

Séance dédiée : « De quelques sens »

COMMUNICATION

Les yeux du labyrinthe

MOTS-CLÉS : LABYRINTHE VESTIBULAIRE. PERCEPTION DE L'ESPACE. VERTIGE. NYSTAGMUS PATHOLOGIQUE. DIPLOPIE. POTENTIELS ÉVOQUÉS VESTIBULAIRES MYOGÉNIQUES. TEST D'IMPULSION ROTATOIRE DE LA TÊTE. ACUITÉ VISUELLE

The eyes of the labyrinth

KEY-WORDS : VESTIBULE, LABYRINTH. SPACE PERCEPTION. VERTIGO. NYSTAGMUS, PATHOLOGIC. DIPLOPIA. VESTIBULAR EVOKED MYOGENIC OTENTIALS. HEAD IMPULSE TEST. VISUAL ACUITY

Christian VAN NECHEL *

L'auteur déclare ne pas avoir de liens d'intérêt en relation avec le contenu de cet article.

RÉSUMÉ

Une connaissance fiable de l'espace est une condition indispensable pour y agir efficacement et seule l'expérience sensible donne, sans y suffire, accès à la connaissance du réel. Toutes les modalités sensorielles contribuent à donner du sens à cette construction mentale, mais les informations visuelles sont dominantes lorsqu'elles sont disponibles. Ceci requiert des images stables et l'actualisation constante de la connaissance de la direction du regard et de la position du sujet dans l'espace au moment de leur acquisition. Sensible aux accélérations angulaires et linéaires, le système vestibulaire agit comme une référence de stabilité, une base inertielle qui stabilise, caractérise la direction du regard et encode une trace du déplacement du sujet. Cliniquement, sa perte d'efficacité prend la forme de dérives des yeux, à l'origine de nystagmus, d'oscillopsies, de désalignements oculaires verticaux, et de dérives de la représentation mentale de l'espace créant vertiges, illusions de translation, erreur de l'intégration des trajets, perceptions « insensées » de soi dans l'espace.

* Unité Troubles de l'Équilibre et Vertiges, CHU Brugmann, 4 Place Van Gehuchten, 1020 Bruxelles. Unité de Neuro-Ophthalmologie, CHU Erasme, 808 Route de Lennik, 1070 Bruxelles. Clinique des Vertiges, 131 Avenue Franklin Roosevelt, 1050 Bruxelles ; e-mail : cvnechel@ulb.ac.be

Tirés à part : Professeur Christian VAN NECHEL, même adresse

Article reçu le 15 mai 2014, accepté le 2 juin 2014

Les temps de réponse des mécanismes de stabilisation du regard et de l'image mentale sont de l'ordre de la dizaine de millisecondes. Les outils récents d'exploration vestibulaire donnent accès à la mesure de cette réactivité, déterminante dans la qualité de vie. Les tests d'impulsion de tête (video head impulse test), l'acuité visuelle dynamique, les potentiels évoqués myogéniques vestibulo-coliques (cervical vestibular evoked myogenic potentials) explorent des structures impliquées dans la stabilisation du regard et de l'image, tandis que la verticale visuelle subjective et les potentiels évoqués myogéniques vestibulo-oculaires (ocular vestibular evoked myogenic potentials) permettent une approche des contributions utriculaires.

SUMMARY

Reliable knowledge of one's space is a prerequisite for effective action, and only sensory experience, although not alone sufficient, can provide access to knowledge of reality. All the different sensory modalities help to make sense of this mental construct, but visual information, when available, is predominant. This requires stable images and constant updating of one's awareness of gaze direction and position in space at the moment of acquisition. The vestibular system is sensitive to angular and linear accelerations and thus acts as a reference for stability — an inertial base which stabilizes and characterizes the gaze direction and encodes the subject's movement tracking. In clinical practice, loss of these capacities induces eye drift, nystagmus, oscillopsia, vertical eye misalignment and a shift in the representation of mental space, leading to dizziness, translational illusions, integration path error, and "senseless" perceptions of the self in space.

The reaction time of the eye and of mental image stabilization is of the order of a few tens of milliseconds. Recent tools for vestibular exploration allow us to measure this reactivity, which is a determining factor for quality of life. The video head impulse test, dynamic visual acuity, and cervical vestibular evoked myogenic potentials explore the structures involved in gaze and image stabilization, while subjective visual vertical and ocular vestibular evoked myogenic potentials provide an approach to the utricular contribution.

This clinical and instrumental semiology sometimes proves more sensitive than the most advanced and accurate medical imaging methods, but rational listening and multidisciplinary skills on the part of the physician remain necessary to identify "self in space" perceptual alterations.

INTRODUCTION

L'exploration de la fonction vestibulaire s'est enrichie ces dernières années de deux dimensions : l'analyse des réponses impulsives et la composante cognitive, constitutive, du système vestibulaire. L'imagerie médicale est en outre venue confirmer ou amender chez l'homme une sémiologie souvent construite sur des modèles animaux. En retour, celle-ci permet de mieux cibler les prescriptions d'imagerie pour la rendre plus féconde.

Les progrès technologiques permettent actuellement l'évaluation des boucles réflexes à point de départ vestibulaire, agissant en quelques millisecondes ou dizaines de millisecondes, et déterminantes dans la qualité de la vie journalière.

« Il n'y a rien dans l'esprit qui n'ait pas d'abord séjourné dans les sens » écrit Hobbes dans le *Leviathan*. Seule l'expérience sensible peut donner accès à la connaissance du réel, sans quoi il serait impossible de le distinguer de l'imaginaire. La contribution du système vestibulaire à cette dimension cognitive de connaissance du réel est aujourd'hui mieux connue et fascinante, à défaut d'être aisément accessible. Mais si un sens peut suffire à la perception, la perception, parce qu'elle est sensible, n'est pas suffisante à établir la connaissance. Il faut produire des idées, concevoir des représentations qui solliciteront les autres sens, les facultés de mémoire, d'imagination, de jugement et de raisonnement. De cette confrontation naissent parfois des discordances qui conduisent à des constructions mentales irréelles, « insensées », des illusions sensorielles. Le vertige est par définition une illusion perceptive de mouvement mais les perturbations du système vestibulaire créent bien d'autres illusions dans les relations corps-espace. L'inconscient participe aussi à toute construction intellectuelle et la connaissance de notre espace ne peut s'y soustraire.

De par la spécificité du paramètre physique à laquelle elle est sensible, par sa contribution à la connaissance et aux sens qu'elle donne au « soi dans l'espace », la fonction remplie par le système vestibulaire mériterait sa place au panthéon des sens. C'est peut-être parce que l'accélération gravitaire n'accède pas à notre champ de conscience que ce paramètre physique, qui devient sensible lors de ses variations, par exemple dans les moyens de transport, n'a pas trouvé place au sein des cinq sens définis dans la Grèce antique.

Quelques mots sur le titre qui peut paraître curieux, comme asservissant la vision à cet autre capteur sensoriel, bien secondaire à nos yeux, le labyrinthe, partie postérieure de l'oreille interne : ce jusqu'ici non-sens fait sens, il donne le sens et un sens au regard, il dit où se porte le regard, donne une dimension aux déplacements dans l'espace, et par là à celui-ci, il est le fil d'Ariane qui sortit Thésée du labyrinthe. Il enrichit la vision.

LE SENS DU DÉPLACEMENT

Pour tendre la main à l'ami qui va nous croiser en rue, il nous faut le reconnaître et le localiser correctement dans l'espace. Regarder, c'est exploiter l'image mentale construite au départ des projections rétinienne de notre environnement. Peupler utilement cette image mentale de l'espace impose que chaque pièce du puzzle soit informative par sa position, son orientation et son contenu. En terme ophtalmologique, l'acuité visuelle, c'est-à-dire la netteté, la mesure du pouvoir maximal de résolution, est un paramètre majeur de la qualité du contenu. La stabilité de l'image pendant un temps suffisant sur la rétine est un prérequis à une image nette. Chez l'homme, une acuité visuelle de 10/10 impose que le glissement de l'image sur la rétine ne dépasse pas 4° par seconde pendant au moins 250 millisecondes. Tout en marchant ou bougeant la tête, le regard doit pouvoir rester stable. Cette stabilité

requiert une référence stable, comme un « niveau d'eau », une base inertielle. Cette fonction est remplie dans le monde animal par l'appareil vestibulaire, auquel certaines espèces ajoutent un pigment rétinien, le cryptochrome, sensible au champ magnétique. Le labyrinthe comporte 3 canaux semi-circulaires sensibles aux accélérations angulaires autour de 3 axes presque perpendiculaires et 2 organes otolithiques activés par les accélérations linéaires horizontales et verticales. Ces 5 capteurs de chaque oreille interne fournissent les informations requises à la stabilisation du regard, à l'orientation correcte de la représentation de l'espace et à la navigation dans cet espace.

La stabilité du regard est assurée, dans la limite des amplitudes possibles des mouvements oculaires, par les réflexes vestibulo-oculaires. L'accélération créée par un mouvement de tête défléchit la crête ampulaire des canaux semi-circulaires situés dans le plan du mouvement. Un circuit court de 3 neurones transforme en moins de 10 millisecondes ces données d'accélération en un mouvement oculaire de même vitesse et amplitude mais de direction opposée à la rotation de la tête. L'image d'une cible visuelle se trouve ainsi stabilisée sur la rétine pendant les mouvements de la tête.

LES SENS DU NYSTAGMUS

La défaillance d'un ou plusieurs accéléromètres vestibulaires, ou de leurs connexions, induit une dérive lente unidirectionnelle de la référence de stabilité, la base inertielle. Cette dérive assimilée à une réelle rotation de la tête par le système oculomoteur, induit un mouvement oculaire compensatoire de direction opposée. Ce mouvement oculaire est la phase lente du nystagmus vestibulaire. La connaissance d'une fonction et de ses résultats donnant accès aux facteurs qui les déterminent, le sens du nystagmus permet donc d'identifier la composante défaillante du système vestibulaire.

Le passage évolutif de la vision latérale à la vision frontale a accentué l'obliquité des muscles responsables des mouvements oculaires verticaux par rapport à l'axe optique des yeux. Ce vecteur oblique appliqué aux pôles supérieur ou inférieur des yeux induit dès lors un mouvement oculaire d'élévation ou d'abaissement couplé à une rotation de l'œil autour de son axe optique. Un mouvement exclusivement linéaire et vertical impose donc une coactivation de plusieurs muscles pour annihiler cette composante torsionnelle. Cette subtile coactivation est organisée au sein des structures neurologiques qui acheminent l'information des labyrinthes vers les noyaux oculomoteurs. L'analyse du sens des nystagmus permet dès lors au clinicien de localiser la structure défaillante au sein du labyrinthe ou des voies vestibulaires neurologiques. Cette sémiologie, aidée par la vidéonystagmoscopie infrarouge, qui bloque toute inhibition par la fixation oculaire, version technologique des lunettes de Frenzel, est enrichie par l'imagerie médicale mais reste encore parfois aujourd'hui plus efficace que celle-ci pour établir un diagnostic topographique [1].

LES TESTS IMPULSIONNELS

Plusieurs options sont possibles pour quantifier l'efficacité du système vestibulaire à stabiliser le regard.

Une première option est de vérifier l'absence de fausse détection de mouvement par les accéléromètres vestibulaires lorsque la tête est immobile, de dérive de la base inertielle. C'est la recherche d'une déviation lente des deux yeux dans une direction, la phase lente du nystagmus spontané vestibulaire.

Une deuxième option est de vérifier la conformité du mouvement oculaire induit avec le mouvement de tête inducteur. Ce sont les épreuves classiques du sujet placé sur un fauteuil rotatoire. Elles portent sur des rotations lentes et impliquent obligatoirement les deux labyrinthes, toute rotation stimulant un canal semi-circulaire et inhibant son coplanaire, sur la base de couples opposés gauches-droits et antérieurs-postérieurs. Les épreuves caloriques traditionnelles permettent d'activer ou d'inhiber un seul labyrinthe, principalement en créant un mouvement de convection thermique dans le canal semi-circulaire horizontal. La vitesse de rotation équivalente à cette stimulation est très lente et déterminée par une conduction thermique variable entre le conduit auditif externe et l'oreille interne.

La rapidité actuelle des processeurs donne accès à l'analyse des réponses vestibulaires pour des stimulations brèves et de vitesses élevées, des stimulations impulsives. Elles sont complémentaires des précédentes, offrant la possibilité de tester la stabilisation du regard dans des conditions exigeantes proches de celles rencontrées lors de la marche, avec des mouvements de tête atteignant des vitesses de 80°/seconde, ou supérieures à 400°/seconde lors d'activités sportives [2].

Le test impulsif de la tête

Le test impulsif de la tête (*Head Impulse Test*) cherche à évaluer la stabilisation des yeux par les réflexes vestibulo-oculaires lors de brèves rotations de tête induites par l'examineur à des vitesses de 50 à 300°/seconde [3]. Ces vitesses permettent de jauger les structures impliquées aux limites de leurs performances. En condition parfaite, la vitesse de rotation des yeux doit être équivalente, mais de direction opposée, à celle de la tête. Ces vitesses sont quantifiées par l'analyse vidéo des mouvements oculaires enregistrés par une caméra intégrée dans un masque avec un accéléromètre. Deux paramètres traduisent l'efficacité des réflexes vestibulo-oculaires : le rapport entre la vitesse de l'œil et de la tête et la présence éventuelle de saccades oculaires. Ces saccades sont une tentative de retour à la fixation de la cible visuelle perdue, pendant (*covert saccades*) ou au terme (*overt saccades*) du mouvement de la tête, en cas de perte d'efficacité des réflexes vestibulo-oculaires. Ces dernières saccades sont les seules à pouvoir être identifiées lors du test clinique, non instrumental.

Cette mesure peut être, théoriquement, réalisée dans les différents plans de chaque couple de canaux semi-circulaires opposés. Cependant, les plans des canaux anté-

rieurs, mesurés en imagerie 3D, n'ont pas l'angle, souvent mentionné, de 45° par rapport au plan sagittal, mais forment un angle moyen de 38,4° [4]. Ceci implique qu'aucun mouvement de tête ne peut être dans le plan d'un canal antérieur et perpendiculaire au plan du canal antérieur controlatéral, condition requise pour que ce dernier ne soit pas activé. Un mouvement vertical de la tête stimule donc toujours les deux canaux antérieurs. L'angle entre le plan sagittal et le plan d'un canal postérieur étant de 48,5°, il s'avère par contre possible de réaliser un mouvement qui n'active qu'un canal postérieur.

Ces nouveaux outils d'exploration conduisent à envisager de nouveaux diagnostics tels que des déficiences canalaire limitées aux basses ou hautes fréquences, et des névrites vestibulaires partielles touchant sélectivement la partie supérieure ou inférieure du nerf.

La mesure de l'acuité visuelle dynamique

L'acuité visuelle dynamique évalue la résolution de l'image perçue lorsque la tête est animée de mouvements rapides. Il ne s'agit plus ici seulement d'explorer la stabilisation de l'œil dans l'orbite lors d'un mouvement de tête mais tout le processus de stabilisation de l'image pendant un temps suffisant pour permettre l'identification de son contenu. La tête reste rarement immobile et une régression de l'acuité visuelle dans ces conditions est invalidante. Curieusement, cette condition de vision, plus commune dans l'activité journalière que la stricte immobilité de la tête, n'est pas considérée dans l'examen visuel standard. C'est l'héritage de disciplines médicales définies sur base des organes plutôt que des fonctions.

Le sujet examiné porte un casque qui analyse le mouvement de la tête, et doit identifier sur un écran les symboles habituels des chartes d'acuité visuelle. Ces symboles n'apparaissent toutefois que lorsque la vitesse de la tête dans un plan dépasse un seuil prédéterminé par l'examineur. L'acuité visuelle mesurée dans ces conditions est comparée à l'acuité visuelle tête fixe pour une durée similaire de présentation du stimulus. Cette mesure, en relation avec le symptôme d'oscillopsie, peut être réalisée dans différents plans de mouvement de la tête. Elle est plus exigeante que le test d'impulsion de tête car impose une stabilisation de l'œil pendant un temps suffisant pour l'identification du symbole, et requiert l'attention du sujet. L'acuité visuelle dynamique montre une bonne sensibilité dans l'identification des déficits canalaire uni ou bilatéraux [5]. La capacité de stabiliser l'image après un déficit vestibulaire peut être améliorée par l'entraînement [6].

Les potentiels évoqués myogéniques vestibulo-coliques (*Cervical Vestibular evoked myogenic potentials*)

La stabilisation de la tête, très performante chez les rapaces et les félins, vient renforcer celle des yeux dans l'orbite, pour améliorer la stabilité du regard pendant le mouvement. L'homme a hérité de réflexes de stabilisation de la tête au départ des informations vestibulaires. Ces réflexes peuvent être explorés chez l'homme par des

stimulations acoustiques aériennes ou osseuses qui activent le vestibule, et plus spécifiquement les saccules, puis les voies vestibulo-spinales médianes ipsilatérales [7]. Une inhibition de l'activité tonique des muscles sterno-cléido-mastoïdiens est enregistrable 15 à 30 millisecondes après la stimulation. L'amplitude des réponses est fonction du tonus d'activité du muscle et diminue avec l'âge. Ce potentiel est le seul outil aisément accessible au clinicien pour évaluer les saccules, mais il est parfois absent chez des sujets sains de plus de 60 ans. Des réponses amples et des seuils bas sont suggestifs d'une déhiscence canalaire.

LA PERTE DU SENS

Ce n'est que très fortuitement que l'axe vertical de la tête se retrouve parallèle à l'axe gravitaire. Les images qui se projettent le plus souvent sur notre rétine sont donc similaires à des photos prises avec un appareil non horizontal. L'angle d'inclinaison latérale de la tête peut dépasser largement les quelques possibles degrés de rotation des yeux autour de leur axe optique. Un redressement de l'image rétinienne est requis pour rendre son contenu stable et cohérent avec d'autres sensations, en dépit d'inclinaisons variables de la tête.

La mesure de la verticale visuelle subjective

Cette orientation correcte de l'image rétinienne relève d'un traitement cortical qui exploite une combinaison d'informations issues des canaux semi-circulaires et des organes otolithiques des oreilles internes. Il actualise en permanence notre représentation de l'axe gravitaire : la verticale visuelle subjective. La mesure de la verticale visuelle subjective d'un sujet est réalisée par l'alignement d'un repère visuel linéaire avec sa notion de verticale, en l'absence de toute autre information visuelle susceptible de lui fournir une référence horizontale ou verticale. Dans ces conditions, l'écart entre cette verticale visuelle subjective et l'axe gravitaire ne dépasse pas $2,8^\circ$ chez le sujet sain [8].

Des informations non-vestibulaires contribuent à cette représentation mentale de la verticale, dont la présence au sein même de l'image d'éléments que nous avons appris à considérer comme de fiables références de verticalité ou d'horizontalité. Un poids dominant est attribué à l'information sensorielle estimée la plus fiable. A ce titre vision et appareil vestibulaire sont en compétition, la première insensible aux accélérations linéaires, telles qu'induites par les déplacements, qui vont interférer avec la perception de l'axe gravitaire par le second. Celui-ci est plus apte à nous donner une information fiable de l'axe gravitaire lorsque la première ne contient pas suffisamment de références verticales ou horizontales. En présence d'un cadre incliné ou d'un fond structuré tournant à l'arrière du repère visuel linéaire mesurant la verticale visuelle subjective, certaines personnes donneront priorité à l'information fournie par l'appareil vestibulaire, elles seront qualifiées de « non-dépendantes visuelles », d'autres, les « dépendantes visuelles » verront l'orientation de leur verticale subjective influencée par le contenu du champ visuel [9].

Des illusions insensées

Certains environnements visuels artificiels ou artistiques créent délibérément ce type de conflit sensoriel. Si un élément habituellement considéré comme référence possible de verticalité est vu incliné, nous y voyons un mouvement (le mât incliné d'un voilier, l'homme en marche de Giacometti) ou ressentons un inconfort (la Tour de Pise).

Un système vestibulaire déficient crée une discordance entre l'angle de rotation de l'image sur la rétine et la mesure erronée de l'angle d'inclinaison de la tête. Il n'a que deux options pour résoudre rationnellement ce conflit sensoriel : si la rotation de l'image sur la rétine est estimée la plus fiable au mouvement réalisé, il y aura illusion de bascule du corps. Inversement, un poids plus grand donné à l'estimation vestibulaire erronée crée une illusion de bascule de l'environnement. Ces illusions de mouvements de soi ou de l'espace, comme solution de discordances sensorielles, sont la définition des vertiges. Elles prennent l'aspect de rotations, de translations, de bascule des champs visuels, mais aussi de modifications du schéma corporel, voire, d'une divergence entre la position du corps et la conscience de la position de soi (« sortie de corps ») [10].

L'accès par le médecin à ces illusions « insensées », anxiogènes, génératrices de comportements d'évitement, d'interdits sociaux ou professionnels, parfois considérées comme relevant d'un désordre mental, demande avant tout un temps d'écoute.

Une diplopie verticale vestibulaire (*skew deviation*).

Pour conserver une vision centrée sur l'horizon, les animaux à vision latérale présentent lors de l'inclinaison latérale de la tête, une élévation de l'œil du côté de l'inclinaison, et un abaissement du côté opposé. L'homme a hérité de ce réflexe à point de départ inertiel, vestibulaire, avec substitution d'un mouvement purement torsionnel, de rotation de quelques degrés des yeux autour de leur axe optique : le réflexe de contre-torsion oculaire. C'est une coactivation subtile des muscles verticaux à implantation oblique sur les globes oculaires qui permet ce mouvement sans composante verticale. Un signal otolithique erroné déséquilibre cette coactivation musculaire avec apparition d'un désalignement oculaire vertical. Une diplopie peut ainsi être le seul signe d'une atteinte vestibulaire otolithique.

Les potentiels évoqués myogéniques vestibulo-oculaires (*Ocular Vestibular evoked myogenic potentials*)

L'utricule et le saccule sont les sources sensorielles de la composante statique de ce réflexe de contre-torsion oculaire et le mouvement oculaire de torsion est induit par les muscles oculaires verticaux. Des stimulations acoustiques aériennes intenses ou une vibration osseuse appliquée sur le front permettent d'enregistrer l'activation des muscles obliques inférieurs ramenés sous la paupière inférieure par une déviation du regard vers le haut [11]. Les stimulations aériennes activent surtout le saccule tandis

que les stimulations osseuses ébranlent tant les saccules que les utricules. L'absence de réponse myogénique vestibulo-oculaire par conduction osseuse chez des sujets qui conservent un potentiel myogénique vestibulo-colique, donc suspecté d'une atteinte sélective du nerf vestibulaire supérieur, plaide pour une origine utriculaire des potentiels myogéniques vestibulo-oculaires. Des lésions des voies neurologiques vestibulo-oculaires peuvent altérer ces réponses.

CE NON-SENS QUI DONNE UN SENS À NOTRE REGARD

Nous aurions beaucoup de mal à comprendre notre environnement et y agir si nous n'en avions que la vision fragmentaire et instantanée de nos images rétiniennes, si nous ignorions la position dans l'espace de ce que nous voyons. Nos mouvements sont d'abord conçus dans une image pensée de notre environnement physique, largement déterminée chez le sujet sain par la vision. Chaque regard que nous portons apporte une pièce au puzzle de cette construction mentale de l'environnement. Aussi faut-il que chacune de ces pièces soit informative, c'est-à-dire correctement localisée et d'un contenu signifiant. Le lieu d'implantation de chaque élément visuel de notre image mentale est déterminé par la position de notre regard, c'est-à-dire de l'œil dans l'orbite et de la tête dans l'espace, au moment de son acquisition. Les coordonnées de l'image acquise doivent faire appel à un référentiel stable, allocentré, c'est-à-dire indépendant de l'orientation de l'observateur.

La défaillance d'un ou de plusieurs accéléromètres vestibulaires, ou de leurs connexions, induit une dérive lente unidirectionnelle de cette référence de stabilité, cette base inertielle. Cette dérive, appliquée à l'image mentale de l'espace est à l'origine de l'illusion de mouvement, le vertige. Toute fragilisation de nos rapports avec l'espace est génératrice d'anxiété probablement en raison de son caractère vital et induit progressivement des comportements d'évitement par anticipation, qui peuvent considérablement dégrader la vie sociale et professionnelle.

Le fil d'Ariane pour sortir du labyrinthe

La vision peuple l'espace mental que jalonne le système vestibulaire. S'orienter dans l'espace, se repérer dans l'environnement est vital pour les êtres mobiles. Les mammifères sont aptes au terme d'un parcours, à revenir à leur lieu de départ même en l'absence de tout repère externe (allothétique) comme la vision ou l'olfaction. Cette compétence repose sur l'intégration dans le temps du mouvement de soi, de données propres au sujet (idiothétiques) telles la copie des commandes motrices, ou les vitesses de translations et de rotations tout au long du trajet. Ces dernières sont issues des capteurs labyrinthiques ou du flux optique. Elles actualisent en permanence la connaissance de la position et l'orientation dans l'espace par rapport au point de départ, qui définit la longueur et direction du « vecteur de retour au gîte » [12]. Le support neuronal de ce processus d'intégration de trajet inclut un large réseau cortical et sous-cortical dont l'hippocampe dorsal, le cortex entorhinal, et le

thalamus antéro-dorsal chez le rat [13]. Ces structures contiennent des « cellules de lieux », actives spécifiquement dès que le rat pénètre dans une portion précise de l'environnement, des « cellules d'orientation de la tête », codant la direction de la tête en quelque endroit qu'elle soit de l'environnement, et des « cellules grilles » qui s'activent lorsque le rat atteint des jalons placés très régulièrement en un treillis de triangles couvrant la surface de déplacement. Le comportement de ces dernières est modulé par la vitesse de déplacement du rat, donnée issue du flux optique ou des capteurs vestibulaires.

Toutes les données requises sont donc disponibles à ce niveau, et confirmées chez l'homme en imagerie fonctionnelle [14], pour en constituer un centre de navigation, fil d'Ariane pour quitter le labyrinthe.

CONCLUSION

C'est probablement pour des raisons historiques, que la fonction du labyrinthe fut assimilée à celle de l'équilibration et de la stabilisation des yeux, parce qu'il était plus aisé, avec les outils d'autrefois, d'analyser le comportement postural et oculaire de l'animal qui en était privé, que d'explorer sa représentation mentale de l'environnement. Le système vestibulaire, bien que classiquement privé de la qualité de sens, peut-être parce que le processus d'équilibration et de stabilisation du regard est le plus souvent implicite, est essentiel à la perception de l'espace ; il est bien inconfortable d'en être privé.

« Percevoir, c'est se représenter ce qui se présente : la perception est notre ouverture au monde et à tout » [15]. Il nous faut une perception fiable de notre environnement pour y agir. Mais si la perception suppose la sensation, elle ne s'y réduit pas, elle résulte d'une organisation d'informations sensorielles cohérentes, aidée des capacités de réflexion et de mémoire. Les informations visuelles y sont prédominantes mais le système vestibulaire permet de stabiliser, d'orienter, de situer dans l'espace les images projetées sur la rétine, de construire cet espace pensé dans lequel nous vivons. Il contribue à lui donner un sens. Les outils récents d'exploration vestibulaire permettent de mieux évaluer les conséquences physiques de ses défaillances mais identifier les altérations perceptives du « soi dans l'espace » relève toujours pour le médecin d'une écoute patiente et rationnelle.

RÉFÉRENCES

- [1] Kattah JC, Talkad AV, Wang DZ, Hsieh YH, Newman-Toker DE. HINTS to diagnose stroke in the acute vestibular syndrome. Three-step bedside oculomotor examination more sensitive than early MRI diffusion-weighted imaging. *Stroke* 2009;40:3504-10.
- [2] Grossman GE, Leigh RJ, Abel LA, Lanska DJ, Thurston SE. Frequency and velocity of rotational head perturbations during locomotion. *Experimental Brain Research* 1988;70:470-6.

- [3] Halmagyi, GM, Curthoys PD, Cremer, *et al.* The human horizontal vestibulo-ocular reflex in response to high-acceleration stimulation before and after unilateral vestibular neurectomy. *Experimental Brain Research*. 1990;81:479-90.
- [4] Della Santina CC, Potyagaylo V, Migliaccio AA, Minor LB, Carey JP. Orientation of Human Semicircular Canals Measured by Three-Dimensional Multiplanar CT Reconstruction. *JARO*. 2005;6:191-206.
- [5] Tian JR, Shubayev I, Demer JL. Dynamic visual acuity during passive and self-generated transient head rotation in normal and unilaterally vestibulopathic humans. *Exp Brain Res*. 2002;142:486-95.
- [6] Schubert MC, Migliaccio AA, Clendaniel RA, Allak A, Carey JP. Mechanism of Dynamic Visual Acuity Recovery With Vestibular Rehabilitation. *Arch Phys Med Rehabil*. 2008; 89:500-7.
- [7] Uchino Y, Sato H, Sasaki M, Imagawa M, Ikegami H, Isu N, *et al.* Sacculocollic reflex arcs in cats. *J Neurophysiol*. 1997;77:3003-12.
- [8] Van Nechel C, Toupet M, Bodson I. The subjective visual vertical. *Adv Otorhinolaryngol*. 2001;58:77-87.
- [9] Lopez C, Lacour M, Magnan J, Borel L. Visual field dependence-independence before and after unilateral vestibular loss. *Neuroreport*. 2006;17(8):797-803.
- [10] Blanke O, Landis T, Spinelli L, Seeck M. Out-of-body experience and autoscapy of neurological origin. *Brain*. 2004;127,243-58.
- [11] Iwasaki S, Chihara Y, Smulders YE, Burgess AM, Halmagyi GM, Curthoys IS, *et al.* The role of the superior vestibular nerve in generating ocular vestibular-evoked myogenic potentials to bone-conducted vibration at Fz. *Clin Neurophysiol*. 2009;20:588-93.
- [12] Étienne AS, Maurer R, Séguinot V. Path integration in mammals and its interaction with visual landmarks. *J Exp Biol*. 1996;199,201-9.
- [13] Hafting T, Fyhn M, Molden S, Moser MB, Moser EI. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*. 2005;436:801-6.
- [14] Maguire EA, Frackowiak RS, Frith CD. Recalling routes around london: activation of the right hippocampus in taxi drivers. *J Neurosciences*. 1997;17:7103-10.
- [15] Comte-Sponville A. *Dictionnaire philosophique*. PUF 2013.

DISCUSSION

M. Jacques-Louis BINET

Le vertige est-il lié à ces « yeux du labyrinthe » ?

Le vertige, défini comme illusion de mouvement de soi ou de l'environnement, est donc subjectif et se distingue de l'instabilité posturale objectivable par un observateur extérieur. En tant qu'illusion, c'est un mouvement de la représentation mentale de l'espace ou de soi dans celui-ci. Le rapport entre soi et l'espace est le fruit d'une intégration multisensorielle.

En condition physiologique, si la vitesse de glissement de l'image du décor sur la rétine est équivalente à la vitesse de rotation de la tête détectée par le labyrinthe, la perception sera celle d'un mouvement de tête dans un environnement stable. À l'opposé, le déplacement

de l'image du décor sur la rétine sans information labyrinthique d'un mouvement causal de la tête aboutit à la perception de mouvement du décor. La même analyse en présence d'une activité labyrinthique inadéquate, excessive ou insuffisante, peut dès lors induire une illusion de mouvement de soi ou de l'environnement le vertige.

Bien qu'un déficit labyrinthique aigu induise un mouvement anormal de l'œil, le nystagmus, ce n'est pas le glissement de l'image sur la rétine qui crée la sensation de vertige, mais l'erreur de la construction mentale du mouvement de soi ou de l'environnement sur base d'informations sensorielles erronées. La suppression du glissement de l'image sur la rétine par la fermeture des yeux ne suffit en effet pas à faire disparaître le vertige.

M. Pierre CORVOL

Quelle a été l'évolution du système vestibulaire au cours de la physiogenèse ?

La graviception est vitale pour de nombreuses espèces. La gravité, contrairement à d'autres paramètres physiques terrestres tels que la température ou la composition de l'atmosphère, a peu évolué depuis l'apparition de la vie sur terre. Les premiers capteurs gravitaires se sont donc plus enrichis de nouvelles fonctions qu'ils n'ont évolué. Les cellules végétales possèdent déjà un capteur sensible à l'axe gravitaire, les amylocytes, déterminant la croissance des racines dans le sol et des branches vers le ciel. Certains protozoaires porteurs de cils qui assurent leur mobilité possèdent des vacuoles contenant du calcium qui viennent en contact avec la racine des cils, et pourraient être responsables de leur graviception.

Les premiers organes dédiés à la graviception, les statocytes, formes primitives du saccule, composés de cellules ciliées surplombées d'une masse calcique, apparaissent chez certains invertébrés. Ainsi, les méduses, cnidaires mobiles apparus il y a 700 millions d'années, possèdent des lithostyles, constitués d'une vésicule contenant des particules de calcium, qui vient défléchir des cellules ciliées voisines selon l'inclinaison de l'animal. L'ensemble des lithostyles forme un système qui permet à l'animal de maintenir un axe de déplacement dans l'espace aquatique quelle que soit son orientation par rapport à la gravité.

Les prémices des réflexes vestibulo-oculaires, c'est-à-dire d'un lien entre les capteurs d'orientation dans l'espace et une mobilisation des yeux afin de stabiliser le regard, apparaissent chez les arthropodes et particulièrement les crustacés. Chez ces derniers l'information visuelle est déterminante pour le contrôle postural ce qui exige un référentiel visuel stable dans l'espace. Les réflexes d'orientation du pédicule portant les yeux du crabe sont abolis lors de l'ablation des statokystes. Ils sont constitués d'un sac ectodermique rempli après chaque mue de grains de sable agglutinés, et dont la paroi interne est couverte de cellules ciliées toniques et phasiques dont l'orientation définit l'axe de sensibilité. Ces statokystes sont également sensibles aux vibrations transmises dans l'eau ou sur le sol.

La danse des abeilles pour transmettre la direction d'une source de nectar requiert une aptitude à définir l'axe gravitaire. Chez les insectes il semble que ce soit surtout des récepteurs proprioceptifs sensibles aux étirements au niveau des pattes, des haltères, et des différents segments du corps qui permettent d'identifier l'axe de la pesanteur.

L'oreille interne des vertébrés a évolué en 2 étapes : la première est la formation d'organes gravicepteurs similaires aux statokystes des invertébrés couverts d'otoconies et d'autre part la formation de canaux comportant des cellules ciliées sans otoconies. Ces derniers

sont apparus seulement chez les animaux aquatiques à déplacements rapides. Une première ébauche de canal semi-circulaire se retrouve chez la myxine, cordé crânien, avec un canal unique, qui va se différencier en deux canaux verticaux dans deux plans différents chez la lamproie, un agnathe vertébré, puis en 3 canaux semi-circulaires lors d'une restructuration du crâne avec apparition de la mâchoire (gnathostomes), modification de l'implantation des muscles oculaires et notamment apparition des muscles oculomoteurs dans le plan horizontal. Les mammifères marins tels que les dauphins ou les baleines ont conservé un labyrinthe très similaire à celui de leurs ancêtres mammifères terrestres.

La stabilisation du regard c'est-à-dire des yeux par rapport à la tête mais également de la tête dans l'espace est déterminante pour la précision de la vision. Les rapaces ont de ce point de vue un labyrinthe plus sensible que celui de l'homme qui leur permet de discerner leur proie à plusieurs kilomètres.

M. Bernard LECHEVALIER

Vous avez souligné le rôle du nerf vestibulaire dans la perception de l'espace extracorporel. Ne faut-il pas ajouter « et de l'image du corps » ? Je rappellerai les travaux de Gilles Rodes de Lyon qui a observé une réduction de l'étendue d'une hémignégligence faciale gauche (par lésion hémisphérique droite) pendant la période de stimulation unilatérale du nerf vestibulaire. Il en a contrôlé la réalité en faisant dessiner par le patient l'image de son propre visage sur du papier millimétrique. Pendant la stimulation la représentation de l'hémiface gauche retrouvait une étendue beaucoup plus vaste qu'avant celle-ci, tendant à se rapprocher de la normale.

En effet le schéma corporel peut-être altéré dans des conflits sensoriels impliquant le système vestibulaire. Certains patients surestiment ou sous-estiment leur taille à la suite d'un déficit vestibulaire, probablement otolithique, car l'illusion apparaît souvent lorsque la tête est en position défléchie. Les capteurs otolithiques privés d'informations canalaires sont peu aptes à dissocier une inclinaison de la tête d'une accélération linéaire. Une solution au conflit sensoriel induit par une incohérence entre les données canalaires et otolithiques, peut créer une illusion de lévitation, d'enfoncement dans le sol, ou si l'ancrage somesthésique podal est dominant, une illusion de modification de la taille du sujet. Les illusions d'autoscopie et de « sortie de corps » sont d'autres formes d'altération de la perception du corps dans les dysfonctionnements vestibulaires.

La régression partielle des syndromes d'hémignégligence lors de stimulations vestibulaires est probablement moins une modification du schéma corporel qu'un renforcement de l'attention vers l'espace corporel ou extracorporel négligé. La question reste ouverte de la spécificité de la stimulation vestibulaire dans ce cas car une stimulation somesthésique telle qu'une vibration appliqué sur l'hémi-corps négligé aboutit à des résultats similaires.

M. Jean-François ALLILAIRE

À propos des illusions visuelles héautoscopiques dont vous avez signalé la survenue dans certaines conditions psychiatriques (troubles anxieux sévères ou certains délires), pouvez-vous préciser quels sont les mécanismes physiopathologiques que vous évoquiez sans les détailler qui permettent d'expliquer ces symptômes ?

L'héautoscopie est la perception d'un dédoublement de son corps dont le double est vu comme dans un miroir. Elle serait une forme intermédiaire entre l'autoscopie et les expériences de sortie de corps dans laquelle la conscience de soi se trouve dans le corps virtuel. De telles illusions peuvent être créées chez le sujet sain lorsqu'il y a une discordance entre l'endroit du corps où une stimulation est appliquée et la position dans l'espace où cette stimulation est vue. Elles sont actuellement bien décrites dans des dysfonctionnements corticaux des zones à compétences multisensorielles : vestibulaires, visuelles et somesthésiques, en particulier de la jonction temporo-pariétale. Cette zone est déterminante dans la construction d'une imagerie mentale de son propre corps, comme en témoigne l'asomatognosie induite par des lésions pariétales, qui est une absence d'intégration dans le schéma corporel d'une partie de son corps. Le déficit vestibulaire y ajoute une erreur de positionnement dans l'espace d'une image totale ou partielle du corps. Olaf Blanke et son équipe ont collationné plusieurs cas de patients présentant des phénomènes d'héautoscopie ou de sortie de corps lors de stimulations électriques ou d'épilepsie focale de cette zone corticale.