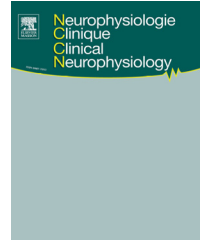




Disponible en ligne sur
SciVerse ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com/en



MISE AU POINT/REVIEW

Le sens de verticalité est-il vestibulaire ?

Is the sense of verticality vestibular?

J. Barra^{a,*}, D. Pérennou^b

^a Laboratoire mémoire & cognition (LMC), université Paris Descartes, 71, avenue Edouard-Vaillant, 92100 Boulogne-Billancourt, France

^b Laboratoire TIMC-IMAG CNRS 5525, université Joseph-Fourier, clinique MPR, CHU de Grenoble, 38706 Grenoble, France

Reçu le 24 septembre 2012 ; accepté le 17 février 2013

Disponible sur Internet le 14 mars 2013

MOTS CLÉS

Sens de verticalité ;
 Graviception
 vestibulaire ;
 Graviception
 somesthésique ;
 Modèles internes de
 verticalité

Résumé Le système vestibulaire constitue un capteur inertiel qui code les accélérations linéaires (otolithes) et angulaires (canaux semi-circulaires) subies par la tête dans les trois dimensions de l'espace. Les otolithes, spécialisés dans la détection d'accélération se comportent alors comme un véritable « fil à plomb » permettant de coder l'accélération (direction) gravitaire. Cette propriété fait du système vestibulaire le candidat principal pour supporter un « sens de verticalité », défini comme l'aptitude de l'être humain à percevoir explicitement la direction de la verticale, à élaborer une représentation mentale de verticalité, et à utiliser cette représentation pour s'orienter ou orienter une partie de son environnement spatial. La prééminence de la contribution vestibulaire assez largement admise dans les années 1990 a progressivement laissé la place à la notion de modèles internes. Les modèles internes de verticalité supposent des règles et des propriétés d'intégration des différentes afférences sensorielles. La perception de la verticale a été principalement modélisée comme une organisation « bottom-up » intégrant les informations visuelles, somesthésiques et vestibulaires. Des études récentes ont rapporté que la construction des modèles internes de verticalité ne serait pas un processus d'intégration multi-sensoriel automatique mais correspondrait plutôt à un mécanisme plus complexe incluant des influences « top-down » telles que la conscience de l'orientation corporelle ou la représentation spatiale. Dans cette revue de littérature, nous montrons que le système vestibulaire est essentiel pour le sens de verticalité mais qu'il n'est pas suffisant. Nous présentons les arguments en faveur d'une intégration poly-sensorielle ainsi que les bases cérébrales du sens de verticalité. Enfin, après avoir abordé les études attestant que le sens de verticalité peut être modulé par des processus cognitifs de haut niveau, nous présentons un modèle intégratif du sens de verticalité, prenant en compte à la fois les processus « bottom-up » et « top-down ».

© 2013 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : julien.barra@parisdescartes.fr (J. Barra), DPerennou@chu-grenoble.fr (D. Pérennou).

KEYWORDS

Sense of verticality;
Vestibular
graviception;
Somesthetic
graviception;
Internal models of
verticality

Summary The vestibular system constitutes an inertial sensor, which detects linear (otoliths) and angular (semicircular canals) accelerations of the head in the three dimensions. The otoliths are specialized in the detection of linear accelerations and can be used by the brain as a “plumb line” coding earth gravity acceleration (direction). This property of otolithic system suggested that the sense of verticality is supported by the vestibular system. The preeminence of vestibular involvement in the sense of verticality stated in the 1900s was progressively supplanted by the notion of internal models of verticality. The internal models of verticality involve rules and properties of integration of vestibular graviception, somesthetic graviception, and vision. The construction of a mental representation of verticality was mainly modeled as a bottom-up organization integrating visual, somatosensory and vestibular information without any cognitive modulations. Recent studies reported that the construction of internal models of verticality is not an automatic multi-sensory integration process but corresponds to more complex mechanisms including top-down influences such as awareness of body orientation or spatial representations.

© 2013 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Le système vestibulaire est un codeur de gravité

Le système vestibulaire est un système sensible aux accélérations linéaires (otolithes) et angulaires (canaux semi-circulaires) de la tête. D'une part, il informe sur les mouvements de la tête dans les trois dimensions de l'espace et, d'autre part, il informe sur l'orientation de la tête par rapport à la direction de la gravité. Il existe sur terre un champ de gravité induit par l'attraction exercée par la masse de la terre qui accélère les objets en direction de son centre. Le champ de gravité, qui correspond à une accélération de $9,81 \text{ m/s}^2$, est codé par le système otolithique qui constitue un véritable « fil à plomb » biologique. Il existe plusieurs voies vestibulaires, partant des noyaux vestibulaires et se projetant sur le thalamus, le cervelet et le cortex vestibulaire (pour une revue : [59]). Plusieurs noyaux thalamiques sont impliqués dans le traitement des informations vestibulaires : le complexe ventro-médian, le complexe ventro-antérieur/ventro-latéral, le noyau intraliminaire et le groupe des noyaux postérieurs. Ces noyaux contiennent des neurones multi-sensoriels qui traitent et relaient les informations vestibulaires, proprioceptives et visuelles vers le cortex vestibulaire. La localisation précise du cortex vestibulaire chez l'homme est toujours débattue ; on a proposé des localisations insulaire, opérulaire, rétro-insulaire, ou plus superficielle [21,34,35,58]. La participation des informations vestibulaires au codage du sens de verticalité a été démontrée à la fois par les conséquences comportementales des pathologies vestibulaires et par les résultats d'études modulant l'information vestibulaire chez des sujets sains. Les lésions vestibulaires périphériques bilatérales entraînent une perturbation de la perception de la direction gravitaire en l'absence d'indices environnementaux [56]. De même, après une perte vestibulaire unilatérale, un biais de la perception de la verticale visuelle subjective est observé de façon systématique en direction du côté de la lésion [19,20,42,60]. La section chirurgicale unilatérale d'un nerf vestibulaire entraîne une déviation ipsilésionnelle substantielle de la perception de la verticale visuelle. Les patients présentant des lésions vestibulaires unilatérales centrales présentent également un biais de perception de la verticale visuelle.

La déviation est principalement ipsilésionnelle lorsque la lésion touche la partie basse, bulbo-pontique, du tronc cérébral (noyaux vestibulaires) et principalement contralésionnelle lorsque la lésion est située dans sa partie haute, ponto-mésencéphalique [22,74]. Les stimulations vestibulaires, notamment galvaniques ont aussi montré le rôle de l'information vestibulaire dans la construction du sens de verticalité. La stimulation galvanique vestibulaire consiste à envoyer un courant constant de faible intensité, soit entre deux électrodes situées sur les mastoïdes (stimulation bilatérale), soit entre une électrode frontale et une électrode située sur une mastoïde (stimulation unilatérale). Ces stimulations dépolarisent les neurones vestibulaires primaires du côté de la cathode et inhibent leur décharge du côté de l'anode [36]. Pendant la stimulation la verticale visuelle est perçue inclinée dans la direction de l'anode [79,89] et ce d'autant plus que l'intensité du courant est importante [89]. Cet effet a d'ailleurs été proposé pour recalibrer le biais de référentiel de verticalité après accident vasculaire cérébral [75], avec possibilité d'améliorer l'équilibre de ces patients compte tenu du lien qui existe entre la capacité d'équilibre et l'inclinaison de la verticale visuelle [18].

Le système vestibulaire est le seul capteur sensoriel spécifique au codage de l'inertie liée à l'accélération gravitaire. Une stimulation ou une destruction du système vestibulaire entraîne une modification du sens de verticalité. Cependant, des études impliquant des patients cérébrolésés ont permis de démontrer que la perception de la verticalité requiert non seulement l'intégrité des circuits neuronaux centrés sur le thalamus [10,64] et l'insula [10,23] mais également des circuits centrés sur le cortex pariétal supérieur [15,51,53,74]. Il a notamment été suggéré récemment que les projections thalamo-insulaires sous-tendraient une graviception vestibulaire alors qu'il existerait également une voie thalamo-pariétale prenant en charge une graviception somesthésique [74]. Si le système vestibulaire est un codeur de gravité, il ne constitue pas à lui seul le sens de verticalité.

Qu'est ce que le sens de verticalité ?

Le sens de verticalité peut être défini comme étant l'aptitude de l'être humain à percevoir explicitement la direction de la verticale, à élaborer une représentation

mentale de verticalité à partir de sa perception de la verticale, et à utiliser cette représentation explicitement ou implicitement pour s'orienter (contrôle de la posture érigée) ou orienter une partie de son environnement spatial. Le sens de verticalité peut être estimé en demandant explicitement au sujet, soit d'ajuster un objet extérieur (une barre), soit d'ajuster leur propre corps sur la direction perçue comme verticale. L'ajustement d'une barre sur la direction de la verticale peut être estimé consciemment dans différentes modalités sensorielles, et les ajustements peuvent être effectués dans le plan frontal, dans le plan sagittal ou dans les deux plans simultanément. Les évaluations des perceptions de la verticale datent de plus d'une soixantaine d'années, pour la modalité visuelle [88] comme pour la modalité haptique ou tactilo-kinesthésique [13,41]. Les erreurs d'ajustement sont faibles, généralement de l'ordre du degré avec un seuil pathologique au-delà de 2,5 degrés d'inclinaison [74]. La direction gravitaire est perçue avec beaucoup plus de précision que n'importe quelle autre direction probablement par le fait que des mécanismes neurophysiologiques corticaux permettant de coder les directions cardinales de verticale et d'horizontale de façon privilégiée [40,69]. L'estimation de la verticale subjective ne se limite pas à ajuster consciemment une barre dans une modalité perceptive particulière mais peut concerner le corps entier. Lors de l'estimation de la verticale posturale, les sujets doivent se repositionner sur la direction gravitaire à partir d'une inclinaison corporelle initiale [30]. En conditions normales, les verticales subjectives visuelle, haptique, et posturale coïncident. Des dissociations entre ces différentes modalités d'évaluations du sens de verticalité sont rapportées chez des patients présentant des lésions vestibulaires périphériques ou des noyaux vestibulaires [2] mais également dans le cas d'atteintes corticales [56]. Anastasopoulos et al. [2] ont décrit le cas de patients présentant une déviation de la perception de la verticale visuelle sans altération de la perception de la verticale posturale après lésions périphériques vestibulaires. Bronstein et al. [23] ont présenté le cas d'un patient dont l'atteinte du tronc cérébral entraînait un biais de perception de la verticale visuelle mais n'affectait pas la perception de la verticale haptique [25]. À partir d'un groupe de 80 patients présentant des lésions cérébrales hémisphériques ou du tronc cérébral, Pérennou et al. [76] ont démontré que même s'il existe chez 22 % des patients une atteinte transmodale, des dissociations entre les différentes modalités (visuelle, haptique et posturale) de la verticale sont fréquentes. L'existence de ces dissociations atteste de l'indépendance et de la complémentarité des différentes modalités visuelles, graviceptives vestibulaires et graviceptives somesthésiques pour l'élaboration du sens de verticalité, dont l'information est traitée dans des zones cérébrales communes ou spécifiques [10,76]. Il est d'ailleurs notable qu'un biais multimodal du sens de verticalité (visuel et haptique) soit fréquemment accompagné de signe de négligence spatiale, probablement induite par des lésions touchant des structures communes ou contiguës [37–39,51,54,55,82].

Dès 1912, Wertheimer [86] avait montré que le sens de verticalité est multi-sensoriel et nécessite la construction ou la représentation de la direction gravitaire à un niveau cognitif. Il avait demandé à des sujets de regarder dans un tube contenant un miroir incliné créant une rotation de 45°

de la pièce dans laquelle se trouvait le sujet. Au départ les sujets se percevaient marcher sur un sol incliné et voyaient les objets tomber selon une trajectoire oblique. Après quelques minutes, les sujets rapportaient que la chambre était droite, avec un sol horizontal et des objets tombant suivant une trajectoire verticale. Cela prouve que la représentation de la verticale a évolué durant l'expérience, sans modification des informations otolithiques ou visuelles initiales. Cette étude a été la première à montrer le rôle important des informations visuelles dans le sens de verticalité. Elle sera plusieurs fois répliquée et confirmée par des recherches inclinant une pièce entière en tangage [3,46] ou en roulis [4,45,46,77] provoquant une déviation de la perception de la verticale visuelle en direction de l'inclinaison de la pièce. Ces recherches montrent le rôle important des informations visuelles mais également des informations somato-sensorielles dans la perception de la verticalité.

Le sens de verticalité est polysensoriel

L'influence des informations visuelles statiques et dynamiques (en mouvement) sur le sens de verticalité a largement été montrée dans le cadre de perturbations sensorielles. Le rôle des informations visuelles statiques a été mis en évidence notamment en demandant à des sujets d'estimer la position de la verticale visuelle dans une pièce inclinée ou face à un cadre incliné (Rod and Frame Test). Un biais d'appréciation de la verticale visuelle en direction de l'inclinaison des indices visuels est alors observé [44,49,87]. De façon similaire, les informations visuelles dynamiques influencent la perception de la verticale visuelle. Des stimulations optocinétiques consistant en des rotations de l'environnement visuel dans le plan frontal, autour de l'axe du regard, induisent une inclinaison de la verticale apparente dans le sens de déplacement de la scène visuelle [33,44,48]. L'intensité du biais créé varie en fonction de la vitesse et de la taille angulaire de la stimulation visuelle. Howard et Hu [47] ont également apporté une démonstration spectaculaire du rôle des informations visuelles dans la construction du sens de verticalité en montrant que des sujets positionnés au milieu d'une pièce meublée (objets polarisés avec indices de haut et de bas) pouvaient avoir l'illusion d'être dans une position différente de leur position réelle (couché, debout) lorsque la pièce était inclinée (90° ou 180°). Une illusion de lévitation pouvait même être induite chez des sujets couchés lorsque la chambre mobile était inclinée de 90°, suggérant une très forte influence des informations visuelles sur l'orientation spatiale.

Les informations somato-sensorielles jouent également un rôle très important dans la construction du sens de verticalité [26,29,43,68,81]. Plusieurs études de patients présentant une altération de la somesthésie d'origine périphérique [61,66], spinale [50] ou cérébrale [10] ont conduit aux mêmes conclusions [1,11]. Il a notamment été montré qu'une inclinaison corporelle latérale produit une erreur d'estimation de la direction gravitaire. La direction et l'amplitude des erreurs sont en lien avec l'importance de l'inclinaison corporelle. Pour de fortes inclinaisons latérales (supérieures à 60°), le sujet perçoit une barre lumineuse objectivement verticale comme étant déplacée dans la direction opposée à son orientation posturale, et par conséquent estime la

verticale biaisée dans le sens de l'inclinaison corporelle. Ce biais d'ajustement de la verticale visuelle subjective en direction de l'inclinaison corporelle est nommé l'effet Aubert [5]. À l'inverse, pour de faibles inclinaisons du corps, la verticale subjective est déviée en sens opposé à l'inclinaison corporelle; cet effet objectivé par Müller en 1916 porte son nom (effet Müller).

Deux principaux mécanismes sensoriels d'origine vestibulaire mis en jeu lors d'inclinaisons latérales du corps ont été avancés pour expliquer ces effets : le réflexe de contre cyclotorsion oculaire [48] et une défaillance otolithique [76]. Il a en effet été proposé qu'une contre cyclotorsion oculaire influence le codage et la perception de l'orientation d'un stimulus visuel en modifiant, de façon non consciente pour le sujet, l'orientation du système de coordonnées rétinien. Pour le jugement visuel de verticalité, la conséquence est un ajustement de la barre au-delà de la direction gravitaire, d'une amplitude voisine de celle de la contre cyclotorsion [31,85]. Cette déviation de la barre en sens inverse de l'inclinaison du corps expliquerait ainsi l'existence de l'effet Müller. Cependant, plusieurs raisons s'opposent à une telle interprétation. D'une part, on n'observe pas de relation de proportionnalité entre l'amplitude de la contre cyclotorsion oculaire et celle de l'effet Müller [31]. D'autre part, la possibilité d'effet Müller sans cyclotorsion oculaire a été rapportée [31]. L'effet Müller existe sans la vision en modalité haptique ou auditive lorsque le sujet doit localiser une source sonore [56]. Les déviations de la verticale visuelle subjective ont également été interprétées comme étant la conséquence perceptive d'une diminution de l'efficacité otolithique avec l'inclinaison corporelle. Ce dysfonctionnement otolithique est basé sur la disparité anatomo-fonctionnelle existant entre l'utricule et le saccule qui constituent le système otolithique [46]. En inclinaison ce sont les 33 000 fibres utriculaires qui sont stimulées au lieu des 19 000 fibres sacculaires en position droite. Cette disparité pourrait induire une perception d'inclinaison plus forte que celle à laquelle le sujet est réellement soumis. Cette information erronée de l'orientation corporelle induirait un jugement de la direction verticale au-delà de la verticale gravitaire, produisant un effet Müller. Pour les inclinaisons plus importantes la substitution fonctionnelle du saccule par l'utricule n'aurait pas de conséquences perceptives, certains auteurs considérant même que la sensibilité otolithique devient trop faible pour coder la direction gravitaire [46]. Ainsi, un sujet fortement incliné sans information visuelle ou otolithique fiable aurait tendance à ajuster la verticale subjective en direction de son axe corporel, constituant alors une référence d'orientation de secours. Une telle hypothèse est compatible avec l'accroissement de l'effet Aubert avec l'inclinaison corporelle. Ces recherches physiologiques n'apportant cependant pas d'explications définitives aux effets Aubert-Müller, des interprétations plus cognitives ont été proposées.

Le sens de verticalité implique des modèles internes de verticalité

Dans les années 1980, Mittelstaedt [70] a suggéré que le sens de verticalité pouvait résulter d'une somme vectorielle

construite à partir d'un vecteur vestibulaire et d'un vecteur corporel. Selon Mittelstaedt [70], les éventuelles déviations de la verticale subjective résulteraient non pas d'un mauvais codage de la gravité ou du corps dans l'espace mais seraient le produit de l'interaction de deux tendances : la première dirigée par les informations vestibulaires et visuelles qui pousserait à positionner la verticale subjective sur la verticale physique ; la seconde, dite « idiotropique » pousserait à orienter la verticale subjective dans le sens de l'axe corporel longitudinal qui est perçu de façon précise chez les sujets sains [9]. Si comme le propose Mittelstaedt, on représente vectoriellement ces deux tendances respectivement par un vecteur gravitaire (VG) et le vecteur idiotropique (VI), alors la direction du vecteur résultant de leur somme indiquerait la direction de la verticale subjective perçue par l'individu. L'implication majeure du référentiel égocentré (VI) dans la construction de la verticalité a été depuis démontrée chez les patients cérébro-lésés [1,8,73].

La conception de Mittelstaedt [70–72] trouve son prolongement actuellement dans la notion de modèles internes. Les modèles internes sont des constructions neurales dynamiques simulant les principes physiques de l'environnement dans le but de résoudre des ambiguïtés sensorielles, synthétiser des informations provenant des différentes modalités sensorielles et combiner les informations afférentes et efférentes [67]. Van Beuzekom et Van Gisbergen [80,83] ont proposé l'existence de modèles internes distincts pour les jugements de verticalité et d'orientation corporelle, qui moduleraient les sorties finales de ces deux estimations en fonction d'une probabilité a priori sans qu'une inclinaison corporelle intervienne réellement. Dans leurs modèles, les erreurs de perception de la verticale visuelle seraient la conséquence d'approximations reposant sur des probabilités de réussites aux situations les plus fréquentes. Kaptein et Van Gisbergen [52] ont proposé un modèle intégrant les hypothèses explicatives des effets Aubert-Müller, à partir de l'étude des effets des décorrélations de la direction gravitaire et de l'axe du corps par des inclinaisons en roulis sur l'ensemble des 360° du plan frontal. Ils ont obtenu des résultats cohérents avec le modèle de Mittelstaedt jusqu'à des inclinaisons de 135°. Ils suggèrent que le VI agit de façon automatisée jusqu'à un certain seuil, qui correspondrait à un écart angulaire de 90° entre la position ressentie du corps et le jugement subjectif de la verticale. Au-delà, les sujets basculeraient sur un fonctionnement moins automatisé directement basé sur l'estimation de la position du corps dans l'espace. Il a été récemment montré que les modèles internes de verticalité sont sensibles à l'effet du vieillissement normal [7], impactant ainsi le déclin postural physiologique des personnes très âgées.

Une étape supplémentaire vient d'être récemment franchie dans la compréhension du modèle interne de verticalité avec la mise en évidence de propriétés d'intégration des informations graviceptives vestibulaires et somesthésiques ainsi que de leurs bases neurales [10]. Barra et al. [10] ont analysé la perception de la verticale de sujets sains et de patients présentant une altération somato-sensorielle unilatérale après lésions cérébrales hémisphériques ou une déafférentation bilatérale due à une lésion médullaire. Les participants avaient pour tâche d'ajuster une barre lumineuse sur la direction visuelle de la verticale en étant, soit droits dans le champ gravitaire (assis), soit inclinés

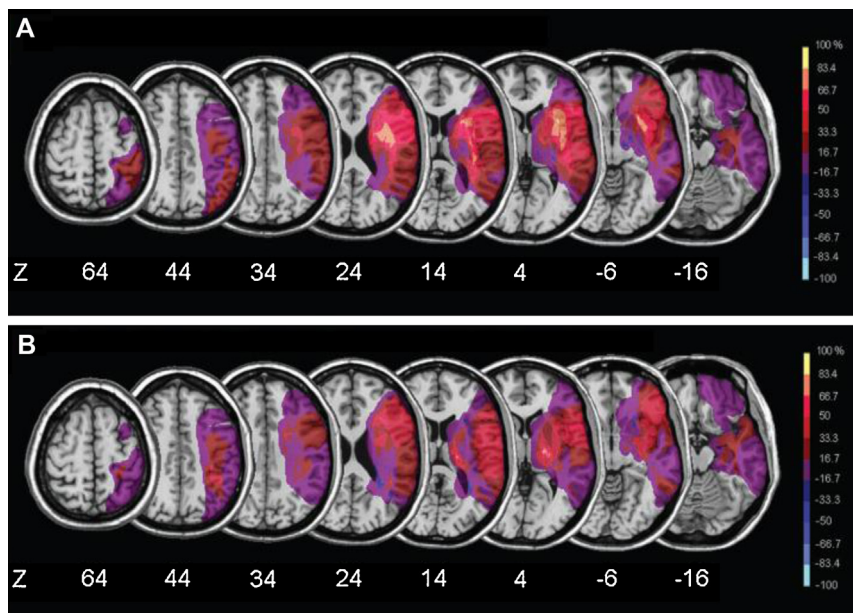


Figure 1 A. Représentation du pourcentage de chevauchement des lésions des patients ayant un biais de perception de la verticale visuelle après soustraction des lésions des patients ne présentant pas de biais, illustré à l'aide de couleurs codant l'augmentation de la fréquence allant de rouge sombre (16,67–33,34%) à jaune (83,35–100%). Le biais contralésionnel de perception de la verticale visuelle chez des patients cérébro-lésés est associé à une atteinte du gyrus insulaire et des zones adjacentes. B. Représentation du pourcentage de chevauchement des lésions des patients ne présentant pas d'effet Aubert après soustraction des lésions des patients présentant un effet Aubert, illustré à l'aide de couleurs codant l'augmentation de la fréquence allant de rouge sombre (16,67–33,34%) à jaune (83,35–100%). La partie postéro-latérale du thalamus joue un rôle critique dans la survenue de l'effet Aubert.

latéralement. Les résultats confirment l'existence d'un biais contralésionnel de perception de la verticale visuelle chez des patients cérébro-lésés [23,88], lié au rôle critique du gyrus insulaire postérieur (gyrus insulaires longs; Fig. 1) et des zones adjacentes (gyrus temporal supérieur et le gyrus temporal transverse). Cette étude met surtout en évidence le rôle critique de la partie postéro-latérale du thalamus (noyau latéral ventro-postérieurs) dans la survenue de l'effet Aubert (Fig. 1b), ainsi que la proportionnalité de l'effet Aubert avec l'hypoesthésie (Fig. 1).

Bien que des études électrophysiologiques chez le primate [62,63] et le chat [17,32] aient suggéré l'existence d'une intégration multi-sensorielle dans les noyaux ventro-postéro-latéraux du thalamus, ces noyaux étaient jusqu'à présent plutôt considérés comme des relais sur les voies de la graviception vestibulaire [22] et somesthésique [74] chez l'homme. L'étude de Barra et al. [10] montre que la partie postéro-latérale du thalamus humain n'est pas uniquement une structure relais mais un complexe intégrateur assurant la synthèse de la graviception vestibulaire et somesthésique. Ces résultats supportés par une promiscuité des voies de la graviception vestibulaire et somesthésique dans cette partie du thalamus amènent à postuler l'existence de neurones polymodaux de graviception, sensibles à la fois à de l'information vestibulaire et somesthésique. L'ensemble de ces propriétés répond bien aux définitions modernes des modèles internes. Le sens de verticalité serait bien supporté par des modèles internes de verticalité créant les conditions pour une synthèse des informations graviceptives vestibulaires et somesthésiques aboutissant à la construction d'une verticale biologique.

Le sens de verticalité peut être modulé par des processus cognitifs de haut niveau (« top-down »)

Les modèles internes peuvent rendre compte de l'influence de la position du corps sur la perception de la verticale [5,6,9,10,49,57,74] dans la mesure où ils intègrent la graviception visuelle, vestibulaire et somesthésique [10]. Comme nous venons de le voir, il a été établi que la construction d'une représentation interne de la verticalité implique des processus « bottom-up » [28,70,84] avec une pondération centrale des informations sensorielles. Cette pondération a été montrée pour les informations somato-sensorielles [1,8,10,61,74], visuelles [20,33,44,60], et vestibulaires [10,42,53,60]. Il semble également que des processus « top-down » puissent influencer le sens de verticalité [12,65,68]. Il a en effet été démontré que l'image mentale d'une situation impliquant une modalité sensorielle spécifique (visuelle ou somesthésique) module la représentation de verticalité [65,68]. Récemment, Barra et al. [12] ont montré que la conscience de l'orientation corporelle peut également influencer le sens de verticalité. Dans cette étude, la perception de la verticalité a été mesurée dans trois conditions expérimentales: une condition contrôle où les sujets étaient assis droits et conscients de leur position; une condition où les sujets étaient inclinés mais conscients de cette inclinaison et enfin une condition où les sujets étaient inclinés mais se pensaient droits. La condition impliquant une dissociation entre l'orientation corporelle objective (sujets inclinés) et subjective (sujets

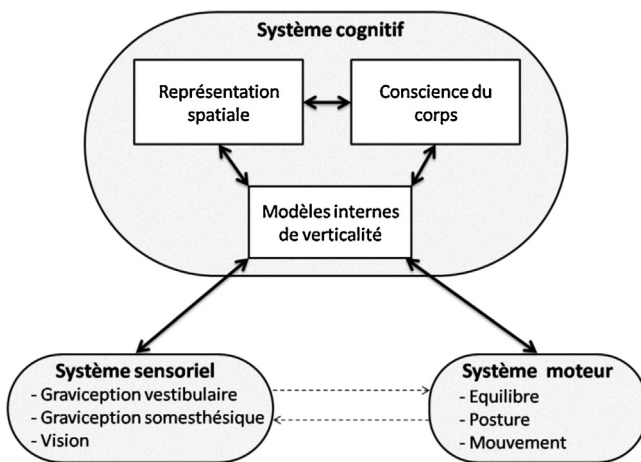


Figure 2 Modèle intégré de la représentation de la verticalité prenant en compte les systèmes sensoriel, cognitif et moteur. Ce modèle reflète les influences « bottom-up » des systèmes sensoriel et moteur sur la représentation de la verticalité mais aussi l'implication de processus « top-down » (représentation spatiale et conscience de l'orientation corporelle).

Adapté de Barra et al. [9].

se pensaient droits) a été induite à l'aide d'un paradigme expérimental d'inclinaison latérale. Dans cette condition, les sujets étaient maintenus inclinés latéralement à 30° pendant cinq minutes puis ils étaient redressés progressivement et avaient pour tâche d'indiquer lorsqu'ils se sentaient à nouveau verticaux. L'inclinaison latérale de cinq minutes induisait une adaptation somato-sensorielle biaisant la perception posturale de la verticale, attirée de 8,8° du côté de l'inclinaison initiale. Cette étude a montré que la conscience de l'orientation corporelle affecte l'estimation de la direction de la verticale. L'explication tient à ce que les structures cérébrales impliquées dans les perceptions de la verticale et de l'orientation corporelle sont en partie communes. La jonction temporo-pariétale et les zones corticales autour du sillon intrapariétale sont connues pour jouer un rôle crucial dans la conscience d'être une entité localisée à un endroit précis dans l'espace [14–16,57] mais également dans l'intégration multi-sensorielle et la perception de la verticalité [10,27]. Un modèle intégratif de la perception de la verticale, prenant en compte à la fois les processus d'intégration sensorielle (« bottom-up ») et les influences cognitives (processus « top-down ») a été proposé par Barra et al. [12] (Fig. 2).

Ce modèle représente les interactions et influences qui existent entre les systèmes sensoriel, cognitif et moteur, contribuant aux modèles internes de verticalité et à leurs mises à jour. Au moins deux processus « bottom-up » sont identifiés. Un premier consiste en l'utilisation et la pondération des informations provenant des systèmes sensoriels (visuelle, vestibulaire et proprioceptive). Un second processus correspond à l'implication des informations issues des signaux efférents mis en jeu dans le contrôle dynamique de l'équilibre [24,74,78]. Au moins deux processus « top-down » semblent également impliqués dans les modèles internes de verticalité. Comme nous l'avons vu, les images mentales peuvent influencer la perception de la verticale [65,68], suggérant que les représentations spatiales peuvent moduler

les modèles internes de verticalité. Enfin, la conscience de l'orientation corporelle peut également moduler le sens de verticalité.

Conclusion

Si le système vestibulaire permet à l'homme de coder la direction gravitaire, la construction du sens de verticalité repose sur des modèles internes intégrant des informations graviceptives vestibulaire et somesthésique aux informations visuelles. L'intégrité de l'insula postérieure et du thalamus postéro-latéral est une condition à un fonctionnement normal des modèles internes de verticalité. Des études récentes ont montré que des processus de haut niveau tels que la conscience de l'orientation du corps dans l'espace peuvent puissamment moduler le sens de verticalité, ce qui pourrait ouvrir des perspectives intéressantes d'utilisation de l'imagerie mentale pour la rééducation du sens de verticalité pathologique, notamment après accident vasculaire cérébral.

Déclaration d'intérêts

Les auteurs déclarent ne pas avoir de conflits d'intérêts en relation avec cet article.

Références

- [1] Anastasopoulos D, Bronstein A, Haslwanter T, Fetter M, Dichgans J. The role of somatosensory input for the perception of verticality. *Ann N Y Acad Sci* 1999;871:379–83.
- [2] Anastasopoulos D, Haslwanter T, Bronstein A, Fetter M, Dichgans J. Dissociation between the perception of body verticality and the visual vertical in acute peripheral vestibular disorder in humans. *Neurosci Lett* 1997;233:2–3.
- [3] Asch S, Witkin H. Studies in space orientation; perception of the upright with displaced visual fields and with body tilted. *J Exp Psychol* 1948;38:455–77.
- [4] Asch S, Witkin H. Studies in space orientation: further experiments on perception of the upright with displaced visual fields. *J Exp Psychol* 1948;38:762–82.
- [5] Aubert H. Über eine scheinbare Drehung von Objecten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links. *Virchows Arch* 1861;20:381–93.
- [6] Barbieri G, Gissot AS, Fouque F, Casillas JM, Pozzo T, Pérennou D. Does proprioception contribute to the sense of verticality? *Exp Brain Res* 2008;185:545–52.
- [7] Barbieri G, Gissot AS, Pérennou D. Ageing of the postural vertical. *Age* 2010;32:51–60.
- [8] Barra J, Benaim C, Chauvineau V, Ohlmann T, Gresty M, Pérennou D. Are rotations in perceived visual vertical and body axis after stroke caused by the same mechanism? *Stroke* 2008;39:3099–101.
- [9] Barra J, Chauvineau V, Ohlmann T, Gresty M, Pérennou D. Perception of longitudinal body axis in patients with stroke: a pilot study. *J Neurol Neurosurg Psychiatr* 2007;78:43–8.
- [10] Barra J, Marquer A, Joassin R, Reymond C, Metge L, Chauvineau V, et al. Humans use internal models to construct and update a sense of verticality. *Brain* 2010;133:3552–63.
- [11] Barra J, Oujamaa L, Chauvineau V, Rougier P, Pérennou D. Asymmetric standing posture after stroke is related to a biased egocentric coordinate system. *Neurology* 2009;72:1582–7.

- [12] Barra J, Pérennou D, Thilo KV, Gresty MA, Bronstein AM. The awareness of body orientation modulates the perception of visual vertical. *Neuropsychologia* 2012;50:2492–8.
- [13] Bauermeister M, Werner H, Wapner S. The effect of body tilt on tactual-kinesthetic perception of verticality. *Am J Psychol* 1964;77:451–6.
- [14] Blanke O, Landis T, Spinelli L, Seeck M. Out-of-body experience and autoscopia of neurological origin. *Brain* 2004;127:243–58.
- [15] Blanke O, Metzinger T. Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood. *Trends Cogn Sci* 2009;13:7–13.
- [16] Blanke O, Ortigue S, Landis T, Seeck M. Stimulating illusory own-body perceptions. *Nature* 2002;419:269–70.
- [17] Blum PS, Gilman S. Vestibular, somatosensory, and auditory input to the thalamus of the cat. *Exp Neurol* 1979;65:343–54.
- [18] Bonan IV, Guettard E, Leman MC, Colle FM, Yelnik AP. Subjective visual vertical perception relates to balance in acute stroke. *Arch Phys Med Rehabil* 2006;87:642–6.
- [19] Borel L, Harlay F, Magnan J, Lacour M. How changes in vestibular and visual reference frames combine to modify body orientation in space. *Neuroreport* 2001;12:3137–41.
- [20] Borel L, Lopez C, Peruch P, Lacour M. Vestibular syndrome: a change in internal spatial representation. *Neurophysiol Clin* 2008;38:375–89.
- [21] Brandt T, Dieterich M. The vestibular cortex. Its locations, functions, and disorders. *Ann N Y Acad Sci* 1999;871:293–312.
- [22] Brandt T, Dieterich M. Perceived vertical and lateropulsion: clinical syndromes, localization, and prognosis. *Neurorehabil Neural Repair* 2000;14:1–12.
- [23] Brandt T, Dieterich M, Danek A. Vestibular cortex lesions affect the perception of verticality. *Ann Neurol* 1994;35:403–12.
- [24] Bray A, Subanandan A, Isableu B, Ohlmann T, Golding JF, Gresty MA. We are most aware of our place in the world when about to fall. *Curr Biol* 2004;14:609–10.
- [25] Bronstein AM, Perennou DA, Guerraz M, Playford D, Rudge P. Dissociation of visual and haptic vertical in two patients with vestibular nuclear lesions. *Neurology* 2003;61:1260–2.
- [26] Brown JL. Orientation to the vertical during water immersion. *Aerosp Med* 1961;32:209–17.
- [27] Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ. Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol* 2000;10:649–57.
- [28] Captein R, Van Gisbergen JA. Interpretation of a discontinuity in the sense of verticality at large body tilt. *J Neurophysiol* 2004;91:2205–14.
- [29] Ceyte H, Cian C, Zory R, Barraud PA, Roux A, Guerraz M. Effect of Achilles tendon vibration on postural orientation. *Neurosci Lett* 2007;416:71–5.
- [30] Clark B, Graybiel A. Perception of the postural vertical in normals and subjects with labyrinthine defects. *J Exp Psychol* 1963;65:490–4.
- [31] de Graaf B, Bekkering H, Erasmus C, Bles W. Influence of visual, vestibular, cervical, and somatosensory tilt information on ocular rotation and perception of the horizontal. *J Vestib Res* 1992;2:15–30.
- [32] Deecke L, Schwarz DW, Fredrickson JM. Vestibular responses in the rhesus monkey ventroposterior thalamus. II. Vestibulo-proprioceptive convergence at thalamic neurons. *Exp Brain Res* 1977;30:219–32.
- [33] Dichgans J, Held R, Young LR, Brandt T. Moving visual scenes influence the apparent direction of gravity. *Science* 1972;178:1217–9.
- [34] Eickhoff SB, Weiss PH, Amunts K, Fink GR, Zilles K. Identifying human parieto-insular vestibular cortex using fMRI and cytoarchitectonic mapping. *Hum Brain Mapp* 2006;27:611–21.
- [35] Eulenburg P, Caspers S, Roski C, Eickhoff SB. Meta-analytical definition and functional connectivity of the human vestibular cortex. *NeuroImage* 2012;60:162–9.
- [36] Fitzpatrick RC, Day BL. Probing the human vestibular system with galvanic stimulation. *J Appl Physiol* 2004;96:2301–16.
- [37] Funk J, Finke K, Müller HJ, Preger R, Kerkhoff G. Systematic biases in the tactile perception of the subjective vertical in patients with unilateral neglect and the influence of upright vs. supine posture. *Neuropsychologia* 2010;8:298–308.
- [38] Funk J, Finke K, Müller HJ, Utz KS, Kerkhoff G. Effects of lateral head inclination on multimodal spatial orientation judgments in neglect: evidence for impaired spatial orientation constancy. *Neuropsychologia* 2010;48:1616–27.
- [39] Funk J, Finke K, Müller HJ, Utz KS, Kerkhoff G. Visual context modulates the subjective vertical in neglect: evidence for an increased rod-and-frame-effect. *Neuroscience* 2011;17:124–34.
- [40] Furmanski CS, Engel SA. An oblique effect in human primary visual cortex. *Nat Neurosci* 2000;3:535–6.
- [41] Gentaz E, Hatwell Y. Role of gravitational cues in the haptic perception of orientation. *Percept Psychophys* 1996;58:1278–92.
- [42] Gresty MA, Bronstein AM, Brandt T, Dieterich M. Neurology of otolith function. *Peripheral and central disorders. Brain* 1992;115:647–73.
- [43] Guerraz M, Poquin D, Luyat M, Ohlmann T. Head orientation involvement in assessment of the subjective vertical during whole body tilt. *Percept Mot Skills* 1998;87:643–8.
- [44] Guerraz M, Poquin D, Ohlmann T. The role of head-centric spatial reference with a static and kinetic visual disturbance. *Percept Psychophys* 1998;60:287–95.
- [45] Howard IP, Childerson L. The contribution of motion, the visual frame, and visual polarity to sensations of body tilt. *Perception* 1994;23:753–62.
- [46] Howard IP, Hu G. Visually induced reorientation illusions. *Perception* 2001;30:583–600.
- [47] Howard IP, Templeton WB. *Human spatial orientation*. New York: Wiley; 1966.
- [48] Howard IP. *Human visual orientation*. London: Wiley and sons; 1982.
- [49] Isableu B, Ohlmann T, Cremieux J, Amblard B. Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp Brain Res* 1997;114:584–9.
- [50] Joassin R, Bonniaud V, Barra J, Marquer A, Perennou D. Somaesthetic perception of the vertical in spinal cord injured patients: a clinical study. *Ann Phys Rehabil Med* 2010;53:568–74.
- [51] Johannsen L, Fruhmann Berger M, Karnath HO. Subjective visual vertical (SVV) determined in a representative sample of 15 patients with pusher syndrome. *J Neurol* 2006;253:1367–9.
- [52] Kaptein RG, Van Gisbergen JA. Interpretation of a discontinuity in the sense of verticality at large body tilt. *J Neurophysiol* 2004;91:2205–14.
- [53] Karnath HO, Johannsen L, Broetz D, Küker W. Posterior thalamic hemorrhage induces ‘pusher syndrome’. *Neurology* 2005;64:1014–9.
- [54] Kerkhoff G. Multimodal spatial orientation deficits in left-sided visual neglect. *Neuropsychologia* 1999;37:1387–405.
- [55] Kerkhoff G, Zoelch C. Disorders of visuospatial orientation in the frontal plane in patients with visual neglect following right or left parietal lesions. *Exp Brain Res* 1998;122:108–20.
- [56] Lackner JR. The role of posture in adaptation to visual rearrangement. *Neuropsychologia* 1973;11:33–44.
- [57] Lopez C, Blanke O. The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Res Rev* 2011;67:119–46.
- [58] Lopez C, Blanke O, Mast FW. The vestibular cortex in the human brain revealed by coordinate-based activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuroscience* 2012;212:159–79.
- [59] Lopez C, Halje P, Blanke O. Body ownership and embodiment: vestibular and multisensory mechanisms. *Clin Neurophysiol* 2008;38:149–61.

- [60] Lopez C, Lacour M, Ahmadi AE, Magnan J, Borel L. Changes of visual vertical perception: a long-term sign of unilateral and bilateral vestibular loss. *Neuropsychologia* 2007;45:2025–37.
- [61] Manckoundia P, Mourey F, Pfitzenmeyer P, Hoecke JV, Perennou D. Is backward disequilibrium in the elderly caused by an abnormal perception of verticality? A pilot study. *Clin Neurophysiol* 2007;118:786–93.
- [62] Marlinski V, McCrea RA. Activity of ventroposterior thalamus neurons during rotation and translation in the horizontal plane in the alert squirrel monkey. *J Neurophysiol* 2008;99:2533–45.
- [63] Marlinski V, McCrea RA. Coding of self-motion signals in ventroposterior thalamus neurons in the alert squirrel monkey. *Exp Brain Res* 2008;189:463–72.
- [64] Masdeu JC, Gorelick PB. Thalamic astasia: inability to stand after unilateral thalamic lesions. *Ann Neurol* 1988;23:596–603.
- [65] Mast F, Kosslyn SM, Berthoz A. Visual mental imagery interferes with allocentric orientation judgements. *Neuroreport* 1999;10:3549–53.
- [66] Mazibrada G, Tariq S, Pérennou D, Gresty M, Greenwood R, Bronstein AM. The peripheral nervous system and the perception of verticality. *Gait Posture* 2008;27:202–8.
- [67] Merfeld D, Zupan L, Peterka R. Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration. *Nature* 1999;398:615–8.
- [68] Mertz S, Lepecq JC. Imagined body orientation and perception of the visual vertical. *Psychol Res* 2001;65:64–70.
- [69] Miller EF, Graybiel A. Magnitude of gravito-inertial force, an independent variable in egocentric visual localization of the horizontal. *J Exp Psychol* 1966;71:452–60.
- [70] Mittelstaedt H. A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften* 1983;70:272–81.
- [71] Mittelstaedt H. Somatic versus vestibular gravity reception in man. *Ann N Y Acad Sci* 1992;656:124–39.
- [72] Mittelstaedt H. Somatic graviception. *Biol Psychol* 1996;42:53–74.
- [73] Perennou DA, Amblard B, Leblond C, Pelissier J. Biased postural vertical in humans with hemispheric cerebral lesions. *Neurosci Lett* 1998;252:75–8.
- [74] Pérennou DA, Mazibrada G, Chauvineau V, Greenwood R, Rothwell J, Gresty MA, et al. Lateropulsion, pushing and verticality perception in hemisphere stroke: a causal relationship? *Brain* 2008;131:2401–13.
- [75] Saj A, Honore J, Rousseaux M. Perception of the vertical in patients with right hemispheric lesion: effect of galvanic vestibular stimulation. *Neuropsychologia* 2006;44:1509–12.
- [76] Schöne H. *Spatial orientation: the spatial control of behavior in animals and men*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press; 1984.
- [77] Singer G, Purcell A, Austin M. The effect of structure and degree of tilt on the tilted room illusion. *Percept Psychophys* 1970;7:250–2.
- [78] Stoffregen T, Riccio G. An ecological theory of orientation and the vestibular system. *Psychol Rev* 1988;95:3–14.
- [79] Tardy-Gervet MF, Severac-Cauquil A. Effect of galvanic vestibular stimulation on perception of subjective vertical in standing humans. *Percept Mot Skills* 1998;86:1155–61.
- [80] Trousselard M, Barraud PA, Nougier V, Raphel C, Cian C. Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Brain Res Cogn Brain Res* 2004;20:355–62.
- [81] Trousselard M, Cian C, Nougier V, Pla S, Raphel C. Contribution of somesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical. *Percept Psychophys* 2003;65:1179–87.
- [82] Utz KS, Keller I, Artinger F, Stumpf O, Funk J, Kerkhoff G. Multimodal and multispatial deficits of verticality perception in hemispatial neglect. *Neuroscience* 2011;188:68–79.
- [83] Van Beuzekom AD, Van Gisbergen JA. Properties of the internal representation of gravity inferred from spatial-direction and body-tilt estimates. *J Neurophysiol* 2000;84:11–27.
- [84] Vingerhoets RA, Medendorp WP, Van Gisbergen J. Time course and magnitude of illusory translation perception during off-vertical axis rotation. *J Neurophysiol* 2006;95:1571–87.
- [85] Wade SW, Curthoys IS. The effect of ocular torsional position on perception of the roll-tilt of visual stimuli. *Vision Res* 1997;37:1071–8.
- [86] Wertheimer M. Experimentelle Studien über das Sehen von Bewegung. *Z F Psychol* 1912;61:257.
- [87] Witkin HA, Asch SE. Studies in space orientation. III. Perception of the upright in the absence of a visual field. *J Exp Psychol* 1948;38:603–14.
- [88] Yelnik AP, Lebreton FO, Bonan IV, Colle FM, Meurin FA, Guichard JP, et al. Perception of verticality after recent cerebral hemispheric stroke. *Stroke* 2002;33:2247–53.
- [89] Zink R, Steddin S, Weiss A, Brandt T, Dieterich M. Galvanic vestibular stimulation in humans: effects on otolith function in roll. *Neurosci Lett* 1997;232:171–4.