

VESTIBULAIR SYSTEEM

Inleiding

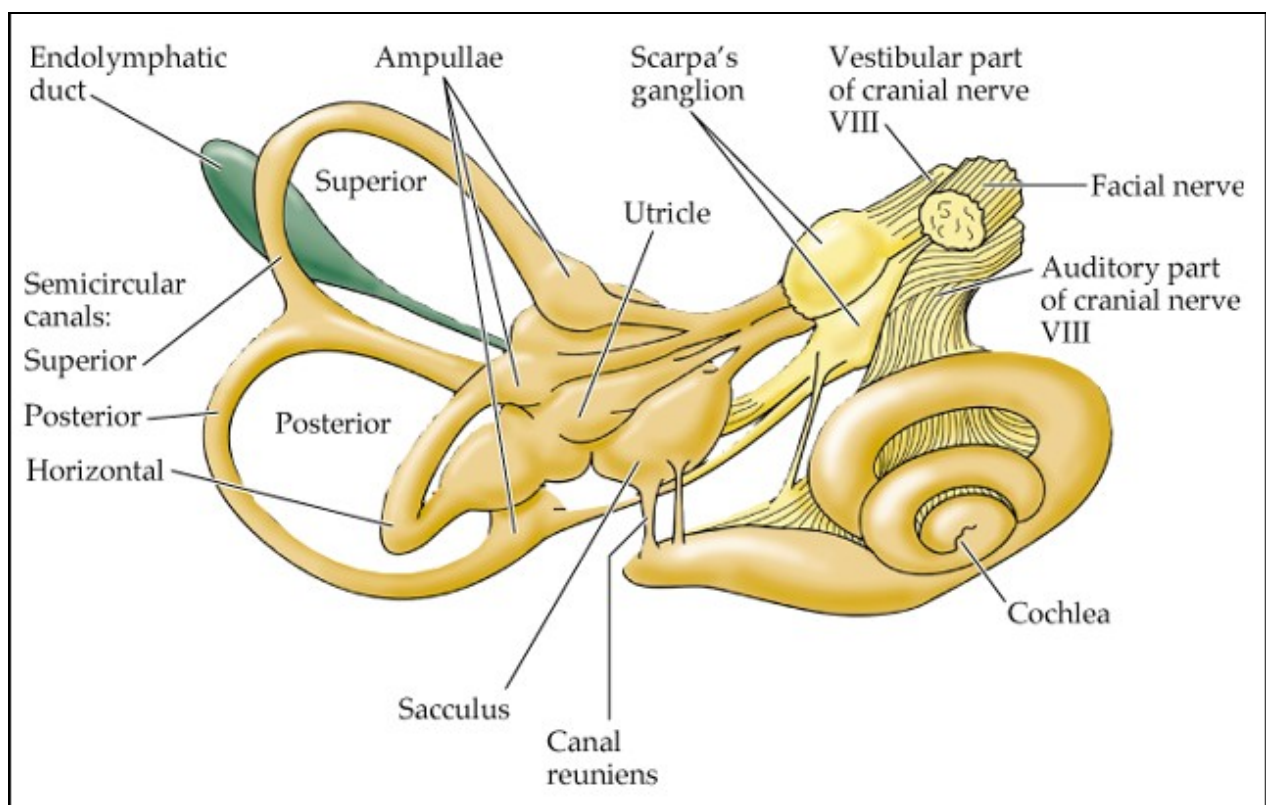
Naast een auditieve functie vervult ons oor ook de evenwichtsfunctie van ons lichaam. Evenwicht is iets waar we zelfs nooit bij stilstaan, tenzij het misloopt. Het is een strikt persoonlijk, intern proces. Ons evenwichtsorgaan informeert het lichaam waar ons hoofd en lichaam zich bevinden en hoe ze bewegen. Deze informatie wordt onbewust doorgestuurd om spiercontracties/relaxaties uit te lokken die ons lichaam zet waar we willen zijn en ons reoriënteren wanneer we uit balans werden gebracht. Eveneens worden onze ogen bewogen, zodanig dat onze visuele wereld gefixeerd blijft op de retina terwijl we rondspringen (voor beperkte bewegingen).

Vreemd genoeg gebeurt bij het beluisteren van muziek en het fietsen net hetzelfde transductieproces via haarcellen. Het vestibulair systeem meet positie en beweging van het hoofd, geeft ons een evenwichtsgevoel en coördineert hoofd, ogen en lichaamsstand zonder we ons daar expliciet van bewust zijn.

I. Vestibulair labrynt

Het vestibulair en auditief systeem gebruiken beide haarcellen om beweging te transduceren. Beide biologische structuren hebben een gemeenschappelijke origine, nl. de lateral line organs in alle waterzoogdieren, waarbij de haarcellen trillen in een geleijchtige massa die blootstaat aan het water. Hierdoor kunnen ze vibraties of drukveranderingen in het water registreren (en soms ook temperatuur en elektrische velden).

Uit de lateral line organs evolueerde het binnenoer en uit vissen uiteraard finaal de mens. Alle haarcellen zitten nu in een aantal sets verbonden kamers, m.n. het vestibulair labrynt. Dit omvat 2 structuren met een verschillende functie: de 2 otolietorganen (sacculus en utriculus, detectie van zwaartekracht en hoofd'tilt') en 3 halfcirkelvormige kanalen (gelegen in een hoek van 90° t.o.v. elkaar in 3D, detectie van hoofdrotatie). Beide structuren transduceren mechanische energie in elektrische via de haarcellen. De vestibulaire organen van beide oren liggen gespiegeld t.o.v. elkaar (spiegelsymmetrie), wat belangrijk is voor de samenwerking links/rechts. [Afb. 1, onder]



Elke haarcel van het vestibulair systeem maakt een excitatorische synaps met het einde van een axon van de pars vestibularis van n. VIII. De cellichamen van deze 20.000 axonen liggen in het ganglion van Scarpa.

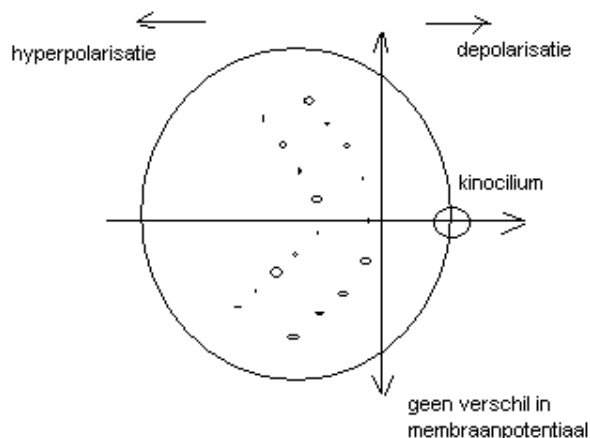
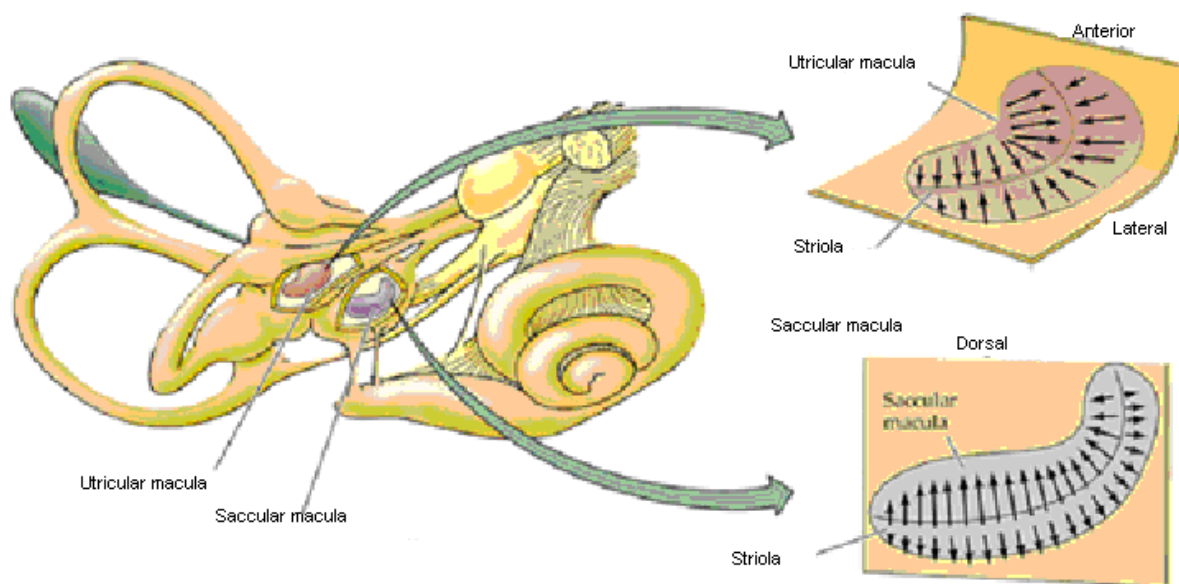
Haarcellen in het auditief en vestibulair deel zijn bijzonder gelijkaardig. Om ervoor te zorgen dat vestibulaire cellen niet reageren op auditieve stimuli en omgekeerd, is de prereceptorstructuur bijzonder belangrijk.

II. Otolietorganen

De sacculus en de utriculus detecteren veranderingen in de voor-achterwaartse hoek van het hoofd en lineaire versnelling van het hoofd. Wanneer je je hoofd beweegt in een voor-achterwaarts vlak, verandert de hoek tussen de otolietorganen en de richting van de zwaartekracht. Lineaire acceleratie (dus niet het vliegen in een vliegtuig met constante snelheid) genereert een kracht die evenredig is met de massa van een object en drukverplaatsingen veroorzaakt in het oor.

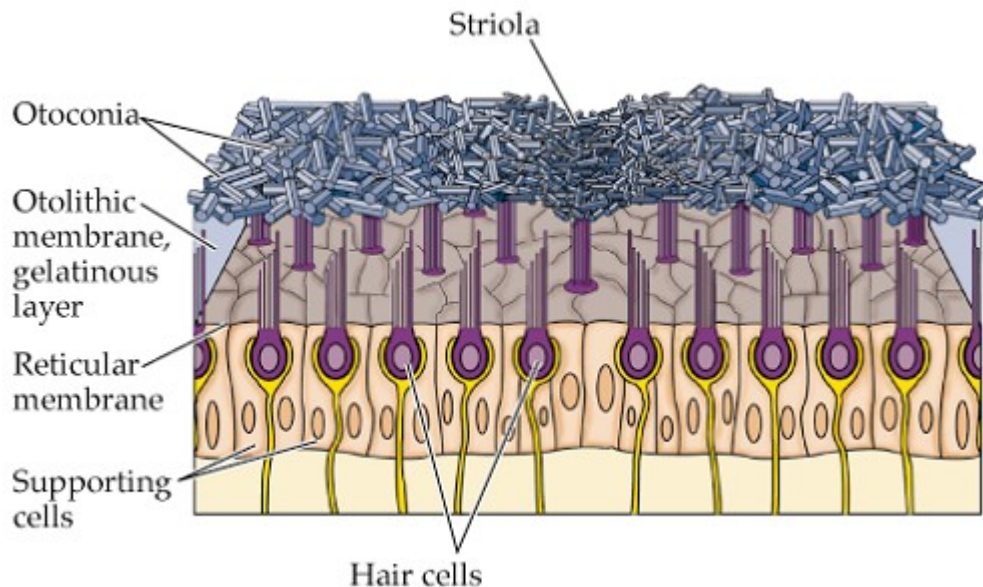
II.1. Micro-anatomie van de macula

Elk otolietorgaan bevat een sensorisch epitheel, m.n. de macula, die verticaal georiënteerd is in de sacculus (lichtjes afgebogen rostraal) en horizontaal in de utriculus wanneer het hoofd rechtop staat. Dit is het receptororgaan. De vestibulaire macula bevat haarcellen die in alle richtingen georiënteerd staan en dus een verschillende voorkeursrichting hebben (depolarisatierichting in de richting van het kinocilium). Door de spiegelsymmetrie links en rechts zal een beweging die links bepaalde haarcellen activeert, rechts dezelfde haarcellen inhiberen. [Afb. 2 en 3, onder]



De haarcellen liggen in een bed van steuncellen en hun cilia (en dus ook

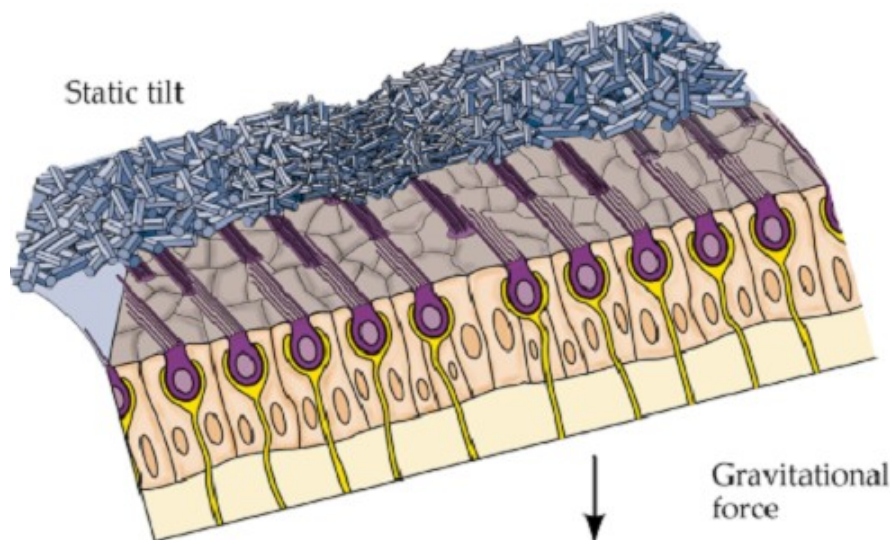
het kinocilium) projecteren in een gelatineuze laag (cupula). Opmerkelijk is dat steentjes deze gelatineuze laag bedekken: otoconia, otolieten of statoconia die opgebouwd zijn uit calciumcarbonaat en 1-5 μm groot zijn. De dichtheid van deze otoconie is groter dan de dichtheid van de omgevende endolymfe. [Afb. 4, onder]



II.2. Fysiologie van de macula

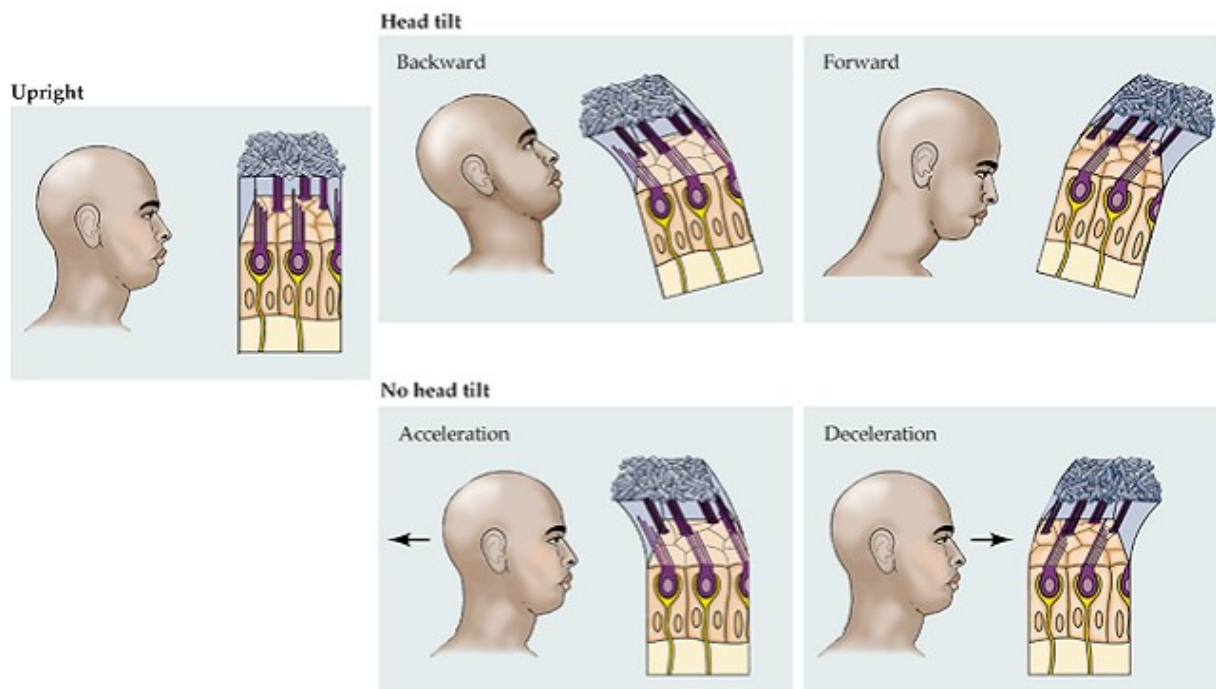
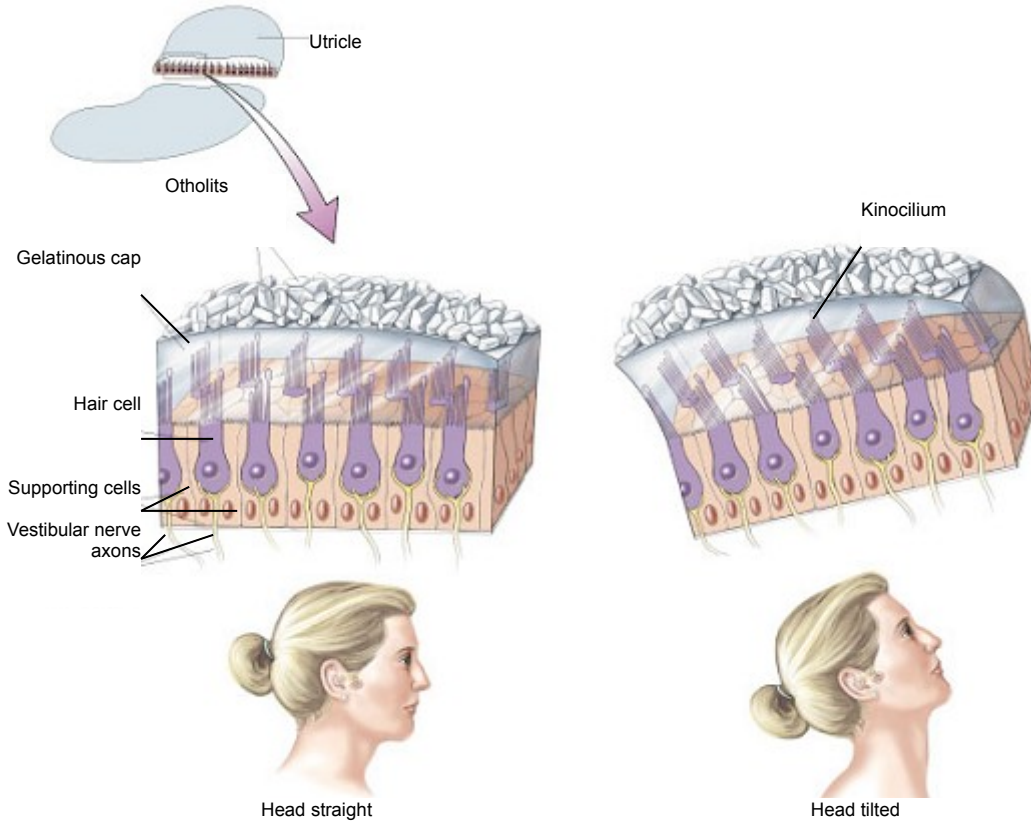
Vervorming van de cupula veroorzaakt een depolarisatie of hyperpolarisatie van de haarcel. Stimuli van buitenaf zullen dus een kracht uitoefenen op de cupula. Hier zijn de statoconia belangrijk: het is belangrijk dat scheefzakken van de gelei kán gebeuren, maar ook niet te hevig wordt (dat de gelei eraf schuift). We kunnen de situatie best vergelijken met een pudding op een schotel (die eraf zakt), een pudding in een aquarium (zelfde dichtheid, geen beweging), en een pudding met hagelslag in datzelfde aquarium (dichtheid groter dan het water, dus wel beweging). Afbuiging in de richting van het kinocilium zal een depolariserend excitatorisch receptorpotentiaal veroorzaken, terwijl afbuiging in tegengestelde richting een hyperpolarisatie veroorzaakt. Haarcellen zijn dus bijzonder richtingsgevoelig: een stimulus loodrecht op de voorkeursrichting geeft (vrijwel) geen respons. De afbuiging moet zeer klein zijn, en de respons satureert indien de afbuiging groter wordt dan 0.5 μm , ongeveer de diameter van 1 cilium.

De cupula vervormt dus door inwerkende krachten op de statoconia. Door een variabele inplant van de haarcellen geeft dit afhankelijk van de richting een spatiaal patroon van membraanpotentiaalverandering in de haarcellen. [Afb. 5, onder]



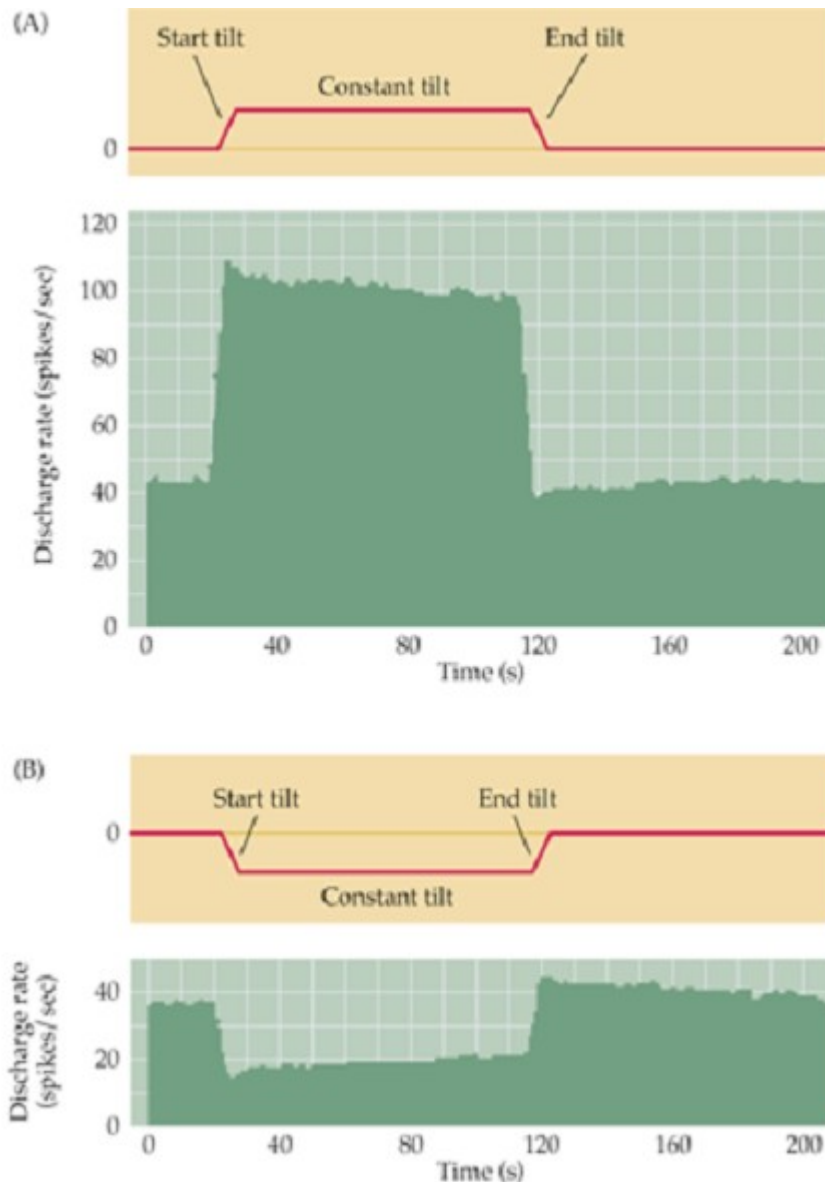
2 effectieve stimuli veroorzaken een vervorming van de cupula [Afb. 6 en 7, onder]:

- o verandering in hoofdstand in voor-achterwaartse richting
- o verandering in lineaire snelheid: acceleratie (komt overeen met achteroverbuigen) en deceleratie (komt overeen met vooroverbuigen)



II.3. Fysiologie van de eerste orde neuronen van de otolietorganen

De eerste orde neuronen van de otolietorganen reageren op sterke stimuli, d.w.z. de extreme stijging van activatie door de voorkeursrichting, en daling van activatie tegen de voorkeursrichting in. Met het oog op de hyperpolarisatie die nodig is in de laatste situatie, vertonen de neuronen een hoge spontane activiteit. Er treedt geen adaptatie op, wat belangrijk is voor een aangehouden hoofdbeweging (zodanig dat de hersenen de afwijkende situatie niet als standaard gaan beschouwen). Op deze manier worden dus 2 richtingen gecodeerd. [Afb. 8, onder]

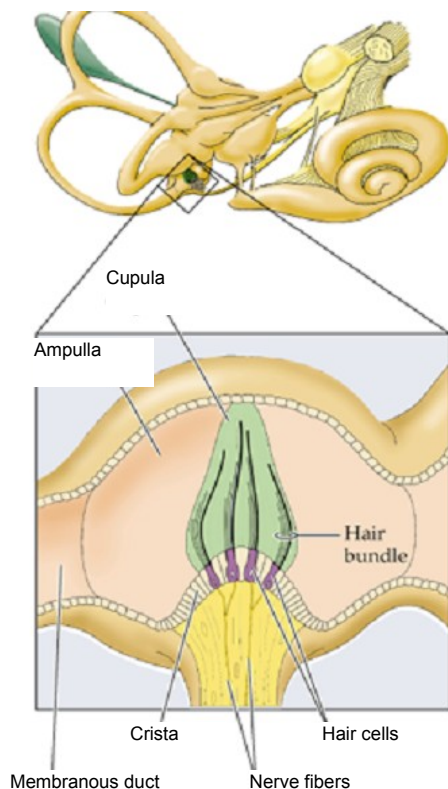
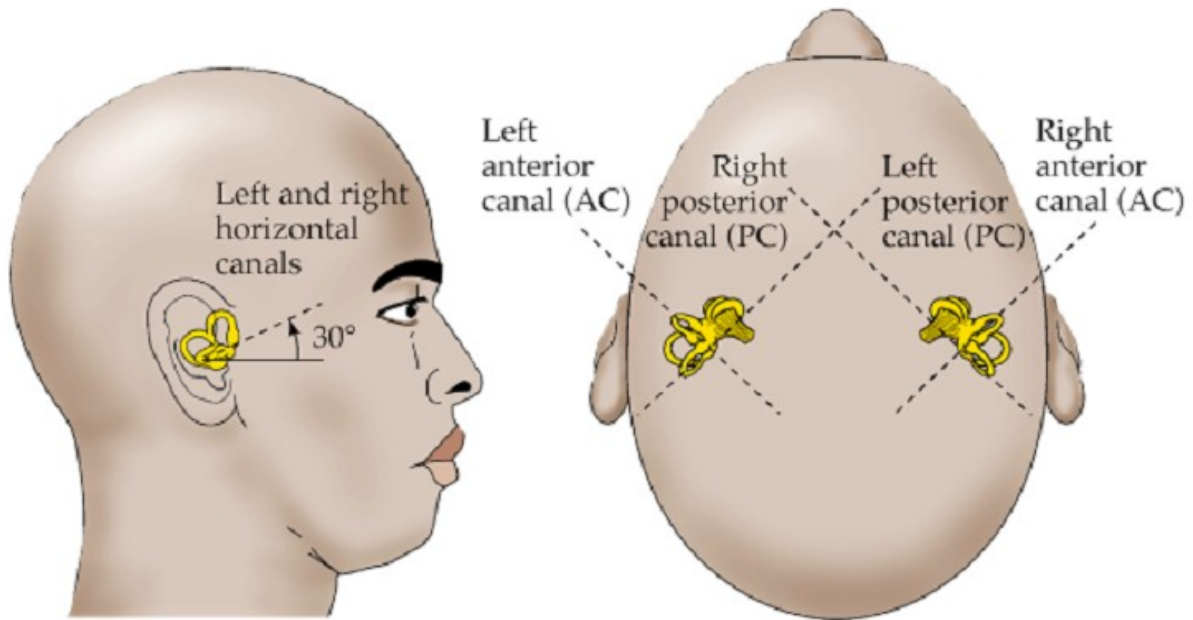


III. Semicirculaire kanalen

De semicirculaire kanalen registreren rotatie van het hoofd zoals heftig heen en weer schudden van het hoofd ('neen'). Net zoals de otolietorganen, worden ook de semicirculaire kanalen een vorm van versnelling gewaar, hier alleen niet in een lineaire maar een angulaire richting.

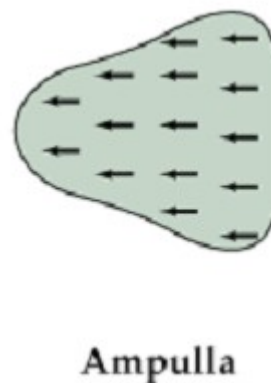
III.1. Micro-anatomie van de semi-circulaire kanalen

De 3 semicirculaire kanalen zijn orthogonaal georiënteerd (hoek van 90°), en zijn symmetrisch links en rechts, waardoor ze in paren werken. De horizontale kanalen (niet 100% horizontaal, vormen een hoek van 30° met de horizontale) werken samen en zijn makkelijk te begrijpen en te testen door iemand rond te draaien op een stoel. Daarnaast werken ook het posterieure kanaal links en het anterieure rechts samen (en omgekeerd). Dit is evenwel complexer, maar ook hier bestaan toestellen om de patiënt in dit vlak te kunnen ronddraaien. Het zijn vooral deze semicirculaire kanalen die evolutionair zeer oud zijn. [Afb. 9, onder]



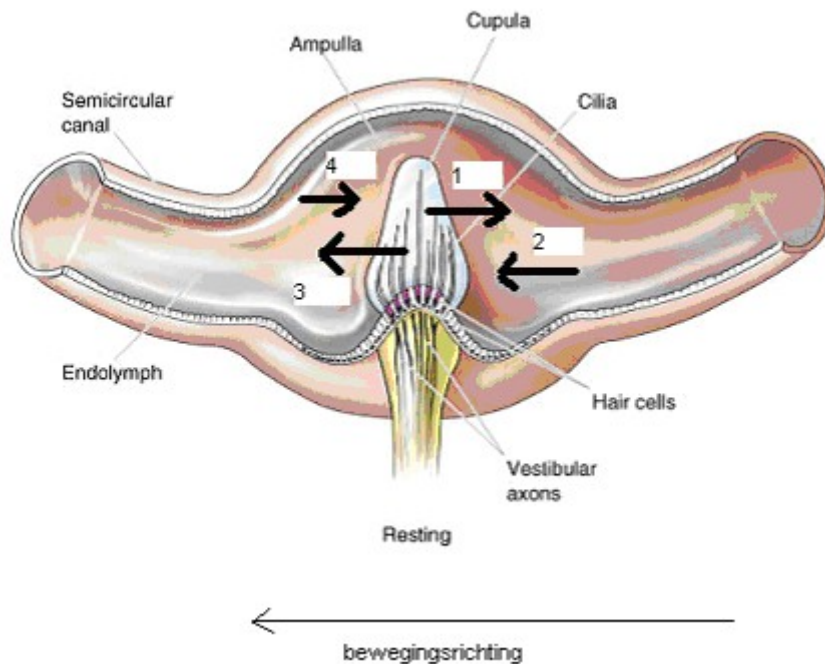
De haarcellen van de semicirculaire kanalen zijn geclusterd in een blad van cellen, de crista ampullaris, een lokale verdikking in een andere verdikking, de ampulla. De cilia van deze cellen liggen in een gelatineuze klep, die ook hier cupula genoemd wordt en het lumen van de ampulla lokaal opvult. De ampulla is verder met endolymfe gevuld. [Afb. 10, links]

Alle haarcellen hebben een kinocilium dat in dezelfde richting georiënteerd staat, dus in één semicirculair kanaal hebben alle cellen dezelfde oriëntatie. [Afb. 11, onder]

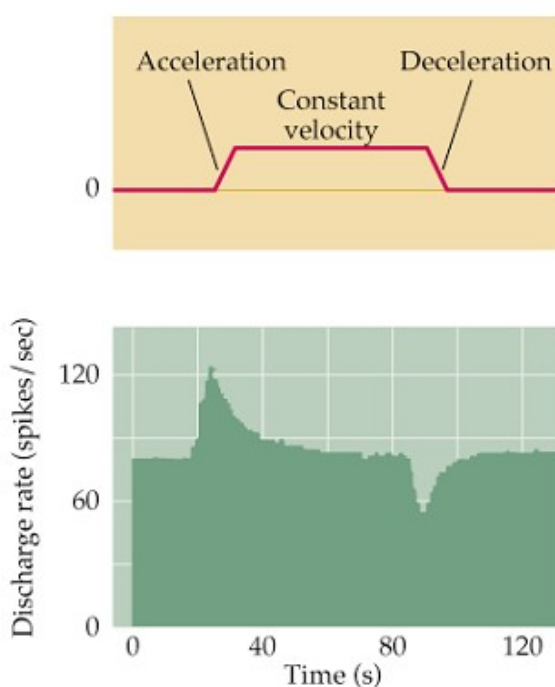


III.2. Fysiologie van de semi-circulaire kanalen

De effectieve stimulus voor de semicirculaire kanalen is een verandering in rotatiesnelheid. Aanvankelijk beweegt het endolymfe niet door inertie. Door de beweging (zwaartekracht) buigt de cupula af (1) en zo ook de cilia, waardoor de membraanpotentiaal verandert (depolarisatie of hyperpolarisatie afhankelijk van de voorkeursrichting van het kanaal). Dit geldt voor alle haarcellen en zenuwvezels. Vervolgens zal de endolymfe haar beweging synchroniseren met de feitelijke beweging en de elastische cupula zal terug op haar oorspronkelijke plaats terecht komen (2), waardoor de respons afneemt. Wanneer de feitelijke beweging stopt, zal de inerte endolymfe de cupula in de andere richting afbuigen (3) en pas wanneer de endolymfe stilvalt, zal de positie van de cupula door elasticiteit normaliseren (4). [Afb. 12, onder]

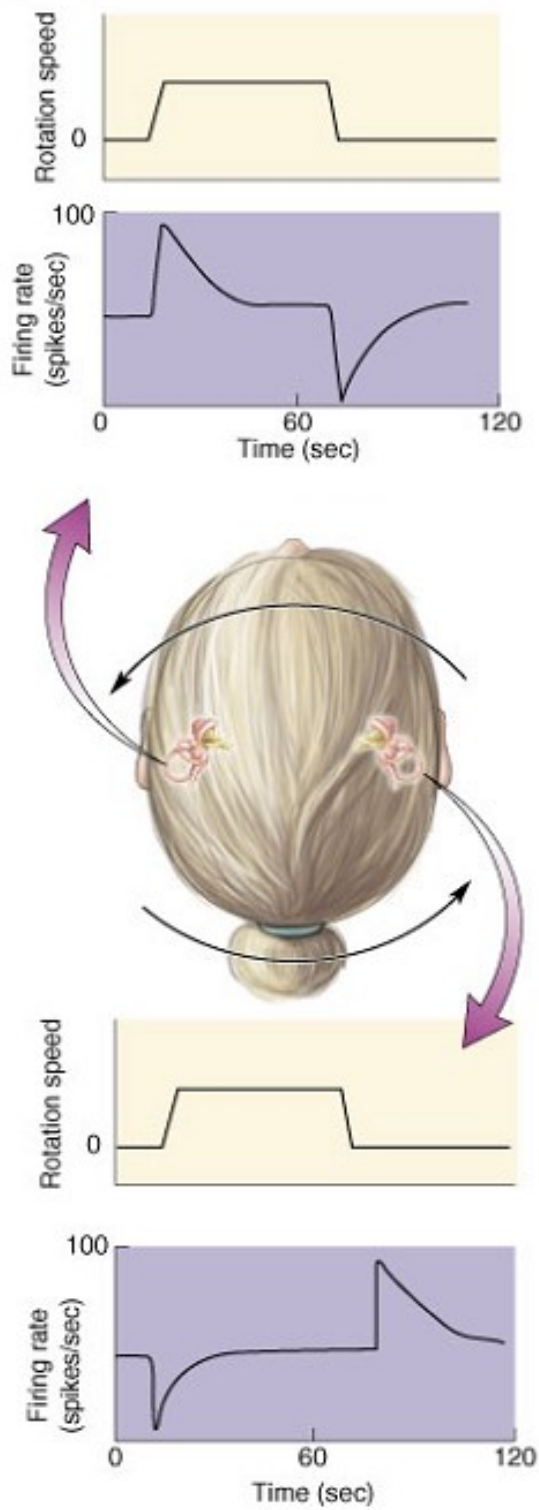


III.3. Fysiologie van de eerste orde neuronen van de SC kanalen



De eerste orde neuronen volgen getrouw de beweging van de cupula. Indien deze door de rotatiebeweging wordt afgebogen, zal een depolarisatie of hyperpolarisatie optreden. De normalisatie van de snelheid van de endolymfe en de elasticiteit van de cupula zorgen voor een adaptatie in het antwoord. Wanneer de cupula daarop weer wordt afgebogen, maar nu in tegengestelde richting, krijgen we een tegengesteld antwoord. Wanneer de endolymfe tot stilstand komt, adapteert dit antwoord opnieuw. [Afb. 13, links]

Door de links-rechts spiegelsymmetrie, zal het antwoord links en rechts tegengesteld zijn. Men spreekt van een push-pull-systeem. [Afb. 14, onder]

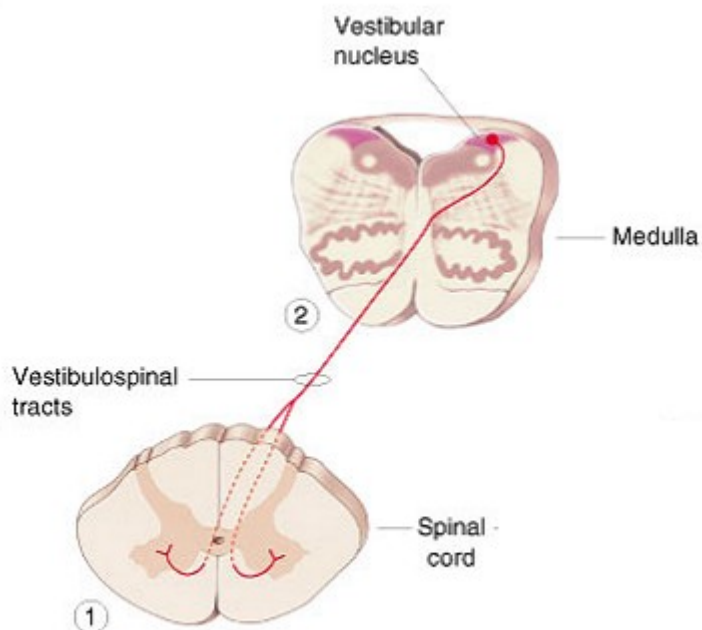
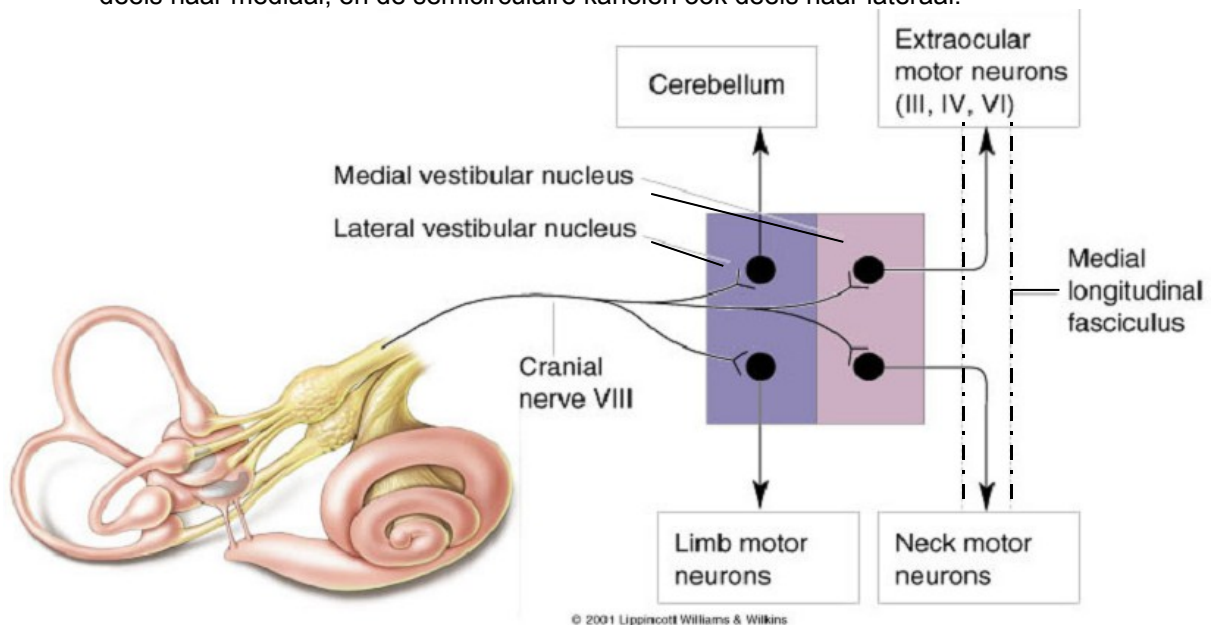


Voor wat betreft de andere kanalen (anterieur en posterieur) is de fysiologie van de responsen gelijkaardig, doch moeilijker theoretisch te benaderen.

IV. Centrale banen en reflexen

De centrale vestibulaire pathways coördineren en integreren informatie van hoofd- en oogbewegingen en controleren de motorneuronen verantwoordelijk voor hoofd-, oog- en lichaamspositie. De eerste orde neuron van otolietorganen en semicirculaire kanalen vormen de pars vestibularis van de achtste craniale zenuw en projecteren naar de ipsilaterale vestibulaire nucleus (waar ook input toekomt vanuit cerebellum, visueel systeem en somatisch systeem). [Afb. 15, onder]

- De laterale vestibulaire nucleus ontvangt voornamelijk informatie uit de otolietorganen en vormt de laterale vestibulospinale tractus, die projecteert naar de motorneuronen van de ledematen. Deze is voornamelijk belangrijk voor houdingsreflexen, vb. het beletten dat we na struikelen over een steen vallen en dit door beencorrectie.
- De mediale vestibulaire nucleus ontvangt voornamelijk input uit de semicirculaire kanalen en gaat via de FLM (fasciculus longitudinalis medialis) de mediale vestibulospinale tractus vormen. Van hier zijn voornamelijk projecties naar oog- en nekspieren voor stabilisatie van de blikrichting.
- Uiteraard is het systeem net iets complexer dan dat, en projecteren de otolietorganen ook deels naar mediaal, en de semicirculaire kanalen ook deels naar lateraal.



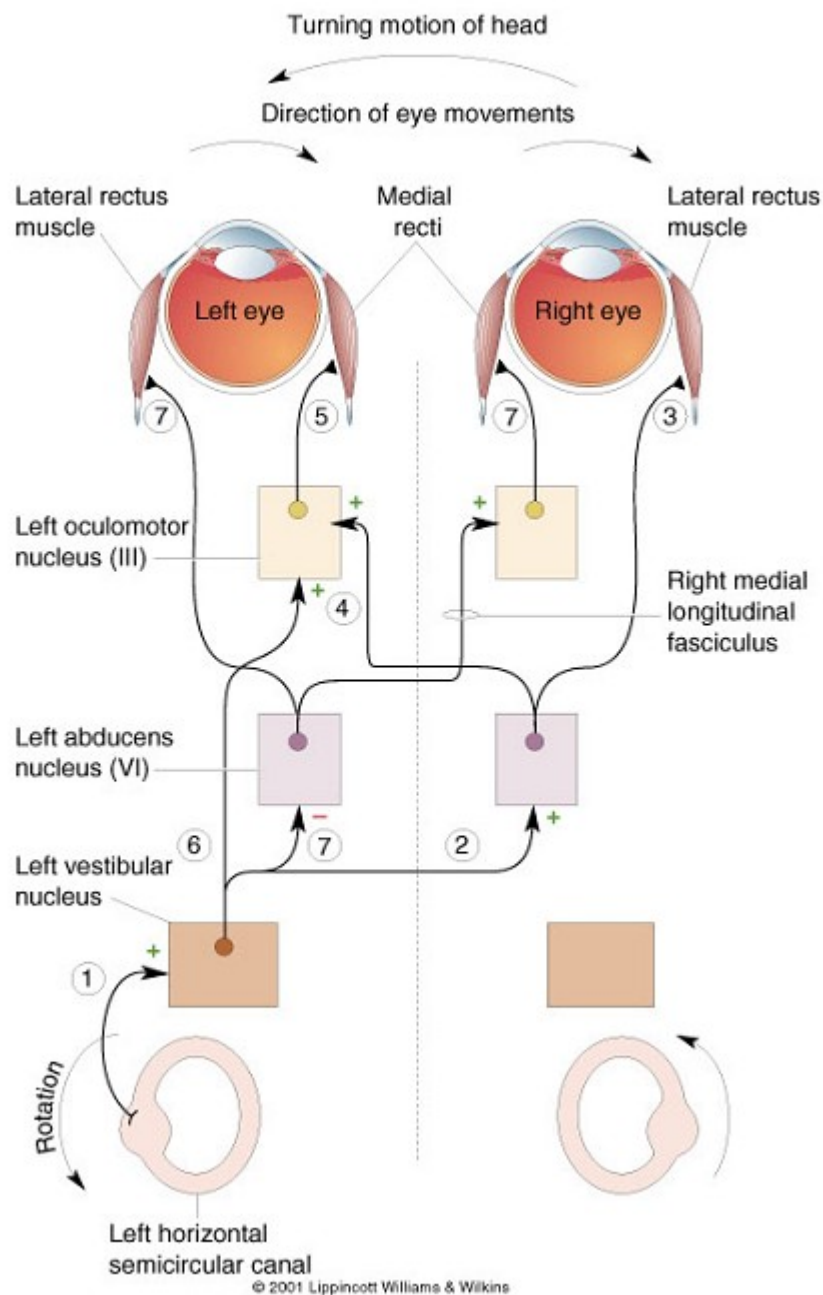
De vestibulaire tractus (zowel lateraal als mediaal) projecteren doorheen de hersenstam, en axonen van de laterale tractus projecteren nog verder naar het ruggenmerg, waar synaps gevormd wordt met motorneuronen. [Afb. 16, links]

Net als de andere sensorische systemen, projecteert het vestibulair systeem ook via de thalamus (VP nucleus) naar de neocortex, voornamelijk gebieden dichtbij M1 en S1. Alhoewel deze rol onduidelijk is, moet er een belangrijke integratie zijn op corticaal niveau, waardoor de cortex permanent een beeld heeft van de lichaamshouding en de oriëntatie in de ruimte (met het oog op planning en uitvoering van gecoördineerde beweging).

V. VOR: vestibulo-oculair reflex

Een belangrijke functie van het centrale vestibulair systeem is om de ogen op een punt gericht te houden ook al bewegen we hevig. Dit wordt mogelijk gemaakt door de vestibulo-oculaire reflex (VOR). Deze stabilisatie van de blikrichting is erg belangrijk, vb. stappen, schrijven... Input vanuit vestibulaire organen zorgt voor onmiddellijke compensatoire (tegengestelde) oogbeweging bij beweging van het hoofd. Hiervoor is geen visuele input vereist, d.w.z. dat de VOR ook in het donker werkt. De VOR kan nooit worden uitgeschakeld, tenzij in pathologische omstandigheden. Ook kan de VOR theoretisch overwonnen worden via andere circuits.

In principe zal een beweging van 10° naar links met het hoofd een correctie van 10° naar rechts met de ogen veroorzaken. Deze gain (versterkingsfactor) is aanpasbaar. Dit gebeurt vb. bij het dragen van een bril, waarbij de compensatie van de koppeling tussen ogen en hoofd moet worden aangepast. Bij een holle lens (minder visuele graden op de retina) moet minder worden gecompenseerd, bij een bolle lens (meer visuele graden) is meer compensatie noodzakelijk.



Hoe werkt het VOR? Veronderstel een beweging met het hoofd naar links. Deze activeert het linker labrynt (onevenwicht links/rechts). Axonen van het linker horizontaal kanaal sturen signalen naar de linker vestibulaire nucleus. Deze zendt excitatorische axonen naar de contralaterale nucleus abducens (nc. VI), vanwaar motorneuronen de laterale rectus van het rechter oog doet contraheren. Daarnaast is er een projectie vanaf de nc. abducens die contralateraal (dus ipsilateraal van de betrokken nc. VIII) de nucleus oculomotorius (III) zal activeren, waardoor de mediale rectus links zal contraheren. De oogbeweging naar rechts kan nu worden uitgevoerd, maar dan enkel indien de antagonistische spieren relaxeren. Daarom zal de linker vestibulaire nucleus de ipsilaterale nc. VI inhiberen, waardoor de laterale rectus aan de linkerzijde relaxeert, en de contralaterale nc. III niet meer gestimuleerd wordt. [Afb. 17, vorige pagina]

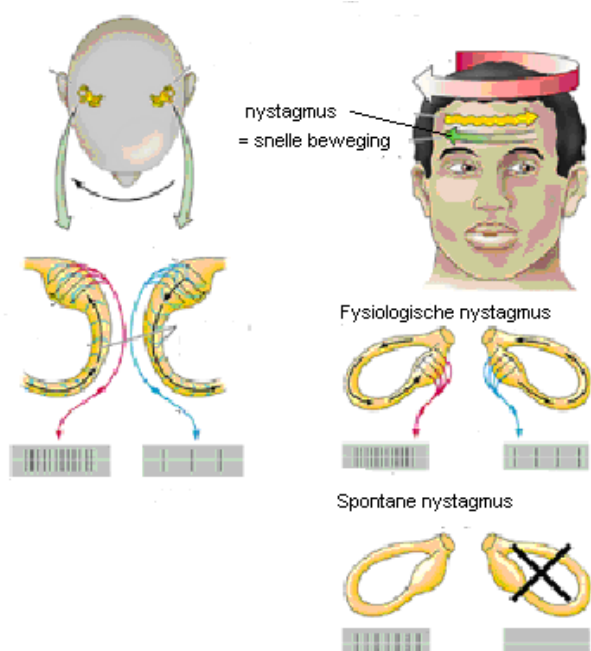
VI. Vestibulaire pathologie

Het vestibulaire systeem kan op variabele wijze worden beschadigd, vb. door hoge dosissen streptomycine. Mensen met bilaterale laesies in het labrynt hebben enorme moeilijkheden om te fixeren op visuele targets. Zelfs de pulsaties van het hoofd door het hartritme kunnen duizelingwekkend zijn. Ze hebben het gevoel dat de wereld rond hen draait, en hebben moeilijkheden om te wandelen, te staan, een boek te lezen (enkel indien ze hun hoofd stilzetten in de ruimte). Na verloop van tijd zal het brein zich wel een beetje hieraan aanpassen, waardoor de mensen zich op visuele informatie gaan baseren om de stand van het lichaam te bepalen.

Vele pathologieën van het vestibulair systeem gaan samen met een gevoel van nausea. Daarenboven kan informatie van links en rechts vestibulair enerzijds, en visuele informatie anderzijds, elkaar tegenspreken. Op een boot zal het visueel systeem zeggen dat we stilstaan, terwijl ons vestibulair systeem voortgaat op de deining van de boot op het water. Dit veroorzaakt ook nausea. Een pseudo-wetenschappelijke verklaring voor deze nausea is dat onze voorouders die nausea kregen, opdat ze niet meer door de bomen zouden slingeren (aangezien ze dus te misselijk waren om dat te doen).

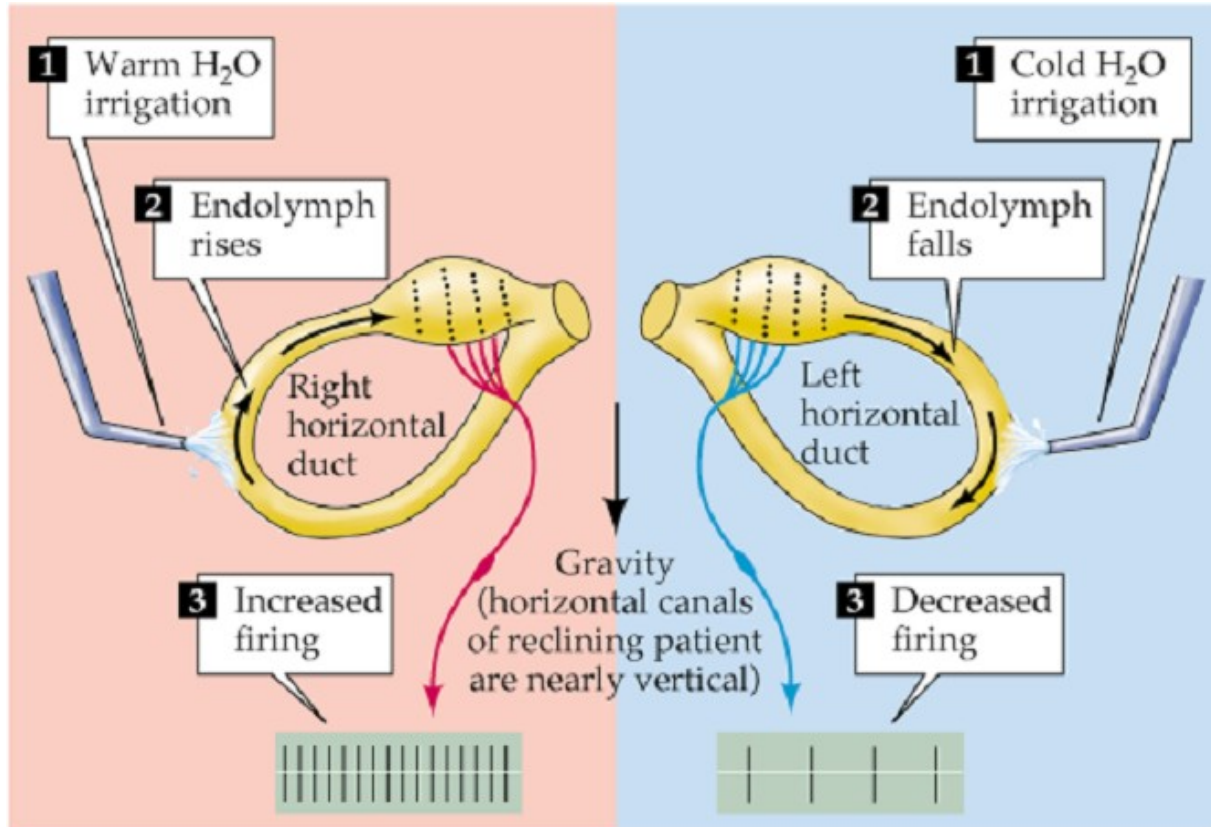
VI.1. Nystagmus: fysiologisch, spontaan en optokinetisch

Nystagmus is een volstrekt normaal fenomeen: indien we draaien, kunnen we met onze ogen natuurlijk niet blijven corrigeren, en is er een bepaald punt waarop ons oog weer een snelle beweging moet maken in de tegengestelde richting. Dit is fysiologische nystagmus. Indien dit in rust echter ook gebeurt (= objectief verschijnsel), dan is er een probleem. Ook hier is er een onevenwicht in de responsen van beide labrynten, waardoor mensen een rotatie voelen, wat aanleiding geeft tot nausea. Ten slotte is er nog een optokinetische nystagmus, die optreedt bij het volgen van objecten bij een trein, maar die heeft niets te maken met het vestibulair systeem. [Afb. 18, onder]



VI.2. Calorische proeven

Bij een vestibulair probleem, is het belangrijk te weten in welk labyrint het probleem zich situeert. Daarom gebruikt men calorische proeven. Hierbij gaat men uit van convectiestromen op basis van kleine temperatuurverschillen, die de cupula zullen doen bewegen en dus een gevoel van onevenwicht veroorzaken. Indien normaal, zal een VOR worden uitgelokt. [Afb. 19, onder]



In geval van coma worden calorische proeven samen met de VOR gebruikt om hersendood vast te stellen. Bij hersenstamlaesies die voldoende laag gesitueerd zijn, zijn VOR en calorische proeven negatief. [Afb. 20, onder]

