

## 連続注視運動時の衝動性眼球運動と前庭動眼反射の関連

篠塚 康英

日本大学医学部眼科学教室

### 要 約

正中を固視した後の二点連続視標提示( $T_1$ ,  $T_2$ )に対する水平性注視運動を4名の被験者で暗室で行なわせ、眼球と頭の動きを記録し、注視運動時の頭位と眼位の関与と、衝動性眼球運動時の頭位変化に伴う前庭動眼反射の作用とを解析した。 $T_1$ と $T_2$ の間隔を200~600msecにすることにより、 $T_1$ による注視運動が開始する前、あるいは遂行中の異なった眼位・頭位のために $T_2$ を提示し、また $T_2$ に対する注視運動をおこさせることが出来た。どのような眼位・頭位であっても、眼球のみの注視運動と同様に、正確に視標をとらえることができた。このことから、常に眼位・頭位の情報がモニターされて注視運動が制御されているものと思われる。 $T_2$ に対する注視運動のときの衝動性眼球運動( $E_2$ )の振幅は、 $E_2$ の間に動いた頭位の変化分だけ、頭が動かない時に比べ減少しているが、 $E_2$ の速度はほぼ一定であり、視線(眼位+頭位)は早く視標に到達した。衝動性眼球運動時には頭の動きによる前庭動眼反射は抑制されていると考えられる。(日眼会誌 94:314-320, 1990)

キーワード: 眼位, 頭位, 網膜誤差, 眼-頭位協同運動, 前庭動眼反射

## Interactions Between Saccades and Vestibulo-Ocular Reflex During Double Gaze Shifts

Yasuhide Shinozuka

*Department of Ophthalmology, School of Medicine, Nihon University*

### Abstract

After fixating the center, human subjects were required to track two visual targets ( $T_1$ ,  $T_2$ ) presented in the horizontal plane in a dark room. When  $T_2$  was lit 200~600msec after  $T_1$ ,  $T_2$  was given and also second saccadic eye movement unsolicited at various positions of eye and head during the course of gaze (eye position in the orbit plus head position) shift toward  $T_1$ . Under all circumstances, the final gaze reached  $T_2$  without significant difference from the trials made by eye movement alone, suggesting head and eye positions are perfectly monitored to adjust the amplitude of gaze. As head velocity increased, gaze velocity increased and duration decreased with little change in eye velocity, contrary to the previous assumption that vestibulo-ocular reflex adjusts the time course of gaze shift to be constant. (*Acta Soc Ophthalmol Jpn.* 94: 314-320, 1990)

Key words: Eye position, Head position, Retinal error, Head-eye coordination, Vestibular ocular reflex

別刷請求先: 101 東京都千代田区神田駿河台1-8-13 駿河台日本大学病院眼科 篠塚 康英  
(平成元年8月3日受付, 平成元年9月29日改訂受理)

Reprint requests to: Yasuhide Shinozuka, M.D. Dept. of Ophthalmol., School of Med, Nihon Univ.  
1-8-13, Kanda-Surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo, 101, Japan.

(Received August 3, 1989 and accepted in revised form September 29, 1989)

## I 緒 言

異なった 2 つの光刺激をいろいろな時間間隔をおいて与え、これにより引起こされる衝動性眼球運動の性質を解析した Hallet と Lightstone<sup>1)</sup>は、衝動性眼球運動は、単に網膜誤差によるものでなく、眼窩内における眼球の位置情報と網膜誤差を加えた情報によって視覚刺激の位置を頭を中心とする空間での位置として読取り、そこに向うように衝動性眼球運動の方向と振幅が決定されていると考えた。May と Sparks<sup>2)</sup>も動物実験で、提示された視標に向う衝動性眼球運動進行中に上丘を電気刺激し、眼位を人為的に変化させても視線は最終的に正確に視標に向くことを示し、視標は網膜誤差と眼位による空間内の位置情報に変換されていることを裏付けた。

しかしながら、眼球の位置及び網膜上の位置が同じでも、頭の向きが異なっている場合は、視覚刺激の空間上の位置は異なったものとしてとらえなければならない。そのとき、網膜上にとらえられた対象物を正確に注視する為には、その位置を身体を基準とした座標系に変換する必要がある。Hallet と Lightstone<sup>1)</sup>にしても May と Sparks<sup>2)</sup>にしても実験は頭を固定した状態で行なっている。そのため、頭の身体に対する位置(頭位)を考慮していない。実際、視覚刺激が与えられ、それに向って側方注視するとき、まず視標に向う衝動性眼球運動がおこり、それより少し遅れて同方向へ頭部運動が始り、この頭部運動による前庭性の代償性眼球運動によって刺激である対象物を注視するという一連の眼球と頭部の協同運動がおこる<sup>3)~6)</sup>。しかし、衝動性眼球運動時に前庭動眼反射が機能しているかどうかについては、必ずしも意見は一致していない<sup>7)~9)</sup>。

そこで、本実験では注視運動を行なう時、網膜上の視覚情報、眼位に加え、頭部の位置情報がいかに用いられているか、そして、注視運動時の衝動性眼球運動に対する前庭動眼反射の影響を解析した。

## II 方 法

実験は、眼科的、耳鼻科的に異常の認められない 4 名の健康人(24~30歳)を対象として行なった。暗室で椅子に座らせ 20 分以上暗順応させたのち、側方注視実験を行なった。被験者の眼の高さで前方 1.15m の圆弧上に発光ダイオード(LED)を左 10°、正中(0°)、右 10°、15°、20°、30°に設置し、これを視標とした。眼球運動は、両眼窩角に銀/塩化銀処理をした電極を装着

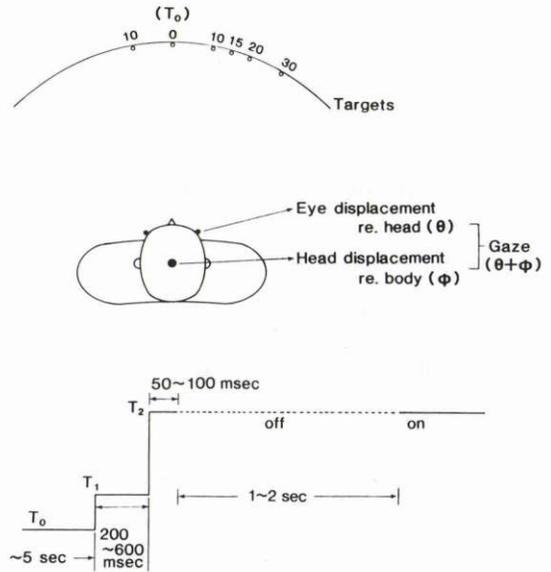


図 1 実験装置とパラダイム。暗室に座った被験者の眼前に 6 つの発光ダイオードを圆弧上に設置し視標とした眼位は EOG で、頭位は頭の回転軸につけたポテンシオメーターで記録した。視線(Gaze)は眼位と頭位を電気的に加えることにより求めた。パラダイムについての詳細は本文参照。

し、直流増幅器(高域フィルター: 100Hz)で EOG(図 1θ)として記録した。較正は実験の前及び途中で行なった。側方注視時の頭部運動は頭部回転軸を固定し水平回転運動のみを可能とし、回転軸に置いたポテンシオメーターで記録した(図 1φ)。この時、一定角度の眼球運動と頭部回転角によって生じる電氣的出力が等しくなるように調節して両者の加算を行ない視線(図 1, Gaze,  $\theta + \phi$ )を求めた。

視標の提示の仕方は、始めに正中の視標( $T_0$ )を 2~5 秒点灯し、これを被験者に注視させ基準とした。引き続き他の LED( $T_1$ ,  $T_2$ )が順次点灯したら、これらを連続的に頭を自由に動かして、注視する様に指示した。すなわち、 $T_0$ を消灯し直ちに他の LED( $T_1$ )を 200~600msec 点灯した。そして  $T_1$ の消灯と同時に  $T_2$ を 50~100msec 点灯した。この  $T_2$ に対する視線方向を最終視線方向として計測した。そして、約 1sec 後に再び  $T_2$ が点灯し、これを注視させた。解析に用いた  $T_1$ と  $T_2$ の組合せ( $T_1/T_2$ )は、(10°/30°)、(15°/30°)、(30°/0°)、(30°/15°)、(20°/0°)で、これらの組合せをランダムに提示した。方向の予測が出来ないように  $T_1$ として左側の LED を点灯する試行も途中にいった。さらに、

頭部運動をともなった注視運動と眼球運動のみによる注視運動の最終視線方向の正確さを比較するため、頭を動かさずに、眼球運動のみで注視運動をさせる試行も行なった。

視標の位置と点灯時間, EOG, 頭部運動回転角度および Gaze は DC-1Kz (-3db) の特性をもつサーマルアレイレコーダー (日本光電製 WS-681G) で 100mm/sec か 50mm/sec のスピードで描画した。

### III 結 果

#### 1. 連続視標提示に対する注視運動

正中の視標 ( $T_0$ ) を固視させたのち、連続的に  $T_1$  と  $T_2$  を提示したときの頭の回転角 (Head), 眼球の眼窩内における変位 (Eye) 及び視線の方向 (Gaze) の記録例を図 2 に示した。図 2A では、 $T_1$  を右  $10^\circ$  に 220 msec の間提示し、眼球・頭部が動く前に、 $T_2$  を右  $30^\circ$  の位置に 50 msec 間提示した。 $T_1$  に対しては、すでに報告されているように<sup>3)-5)</sup> まず衝動性眼球運動が occur (E<sub>1</sub>), 引き続き頭の動きがみられた、頭部運動に伴い衝動性眼球運動と逆方向へのゆっくりした眼球運動がみられ頭位と眼位の和である視線はほぼ  $10^\circ$  を向いていた。一方、 $T_2$  に対する衝動性眼球運動 E<sub>2</sub> は、 $T_1$  に対する頭部運動が進行中にみられた、E<sub>2</sub> が終了する時点ではすでに  $T_2$  は消灯している (off) が、最終視線方向は  $T_2$  の位置  $30^\circ$  に対して  $29^\circ$  ではほぼ一致した。 $T_2$  が再点灯すると眼球運動のみで補正し (矢印),  $30^\circ$  に視線が向いていた。

図 2B では、 $T_1$  を右  $15^\circ$  に 360 msec 提示し、これに対する頭部運動の持続中に  $T_2$  を右  $30^\circ$  に 50 msec 提示した例を示してある。この時も最終視線方向は正確に  $30^\circ$  に向いていた。

図 3 に三名の被験者で、 $T_2$  を図 2A のように  $T_1$  に対する頭部運動がおこる前に提示し、この頭部運動が終了する前に  $T_2$  に対する注視運動が開始した場合 (●) と図 2B のように頭が動いている最中に提示した時 (▲) の最終視標 ( $T_2$ ) の位置に対する視線方向 (Gaze) との関係、頭を動かさないで行なった時のデータと比較して示した。これら頭部運動を伴った注視運動での最終視線方向は、眼球運動のみで行なった注視運動による最終視線方向の値 (○) と統計的に有意な差はなかった (t-検定,  $p < 0.01$ )。すなわち、 $T_2$  に対する注視運動は、どのような頭位のとときに刺激が与えられても、また、刺激を受けてから注視運動を開始するまでに頭位に変化があっても、それには影響されずに正確

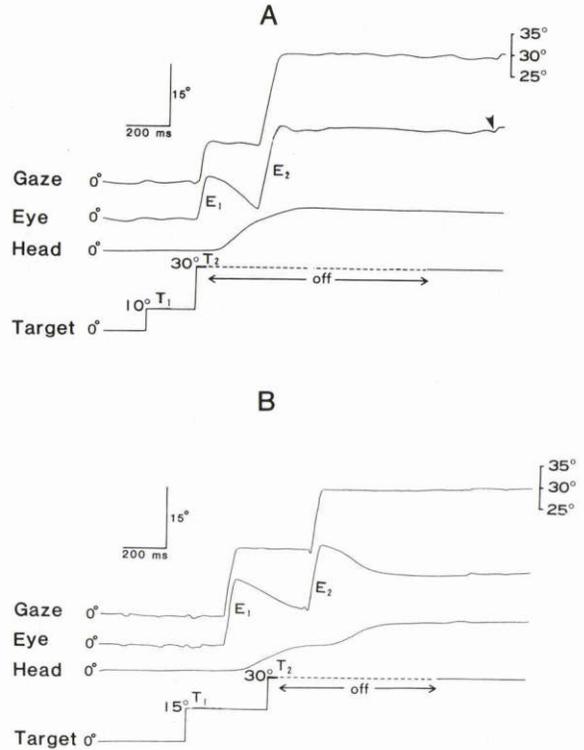


図 2 2つの視標 ( $T_1$ ,  $T_2$ ) を連続的に提示したときの眼球と頭の協同運動。

(A)  $\times$  右  $10^\circ$  に提示した視標 ( $T_1$ ) に向かって眼球・頭部運動が開始する前に  $T_2$  を右  $30^\circ$  に提示した時の応答。眼球運動の軌跡に示した矢印は  $T_2$  が再点灯したためにみられた補正衝動性眼球運動。(B) 右  $15^\circ$  に提示した視標 ( $T_1$ ) に視線が向いてから  $T_2$  を右  $30^\circ$  に提示した時の応答。

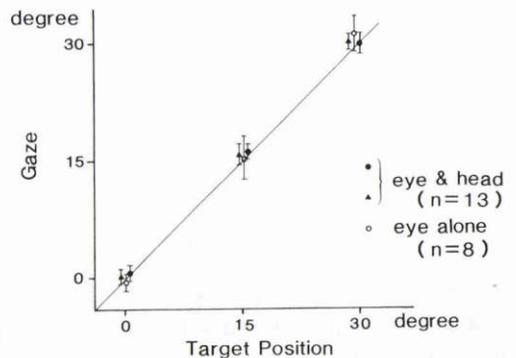


図 3 第二視標の位置と最終視線との関係。

●と▲はそれぞれ、第一視標に向っての注視運動が開始する前と、後に  $T_2$  を提示したとき、○は眼球運動のみで注視運動を行なったときのデータ。それぞれに付した縦線は標準偏差を示す。

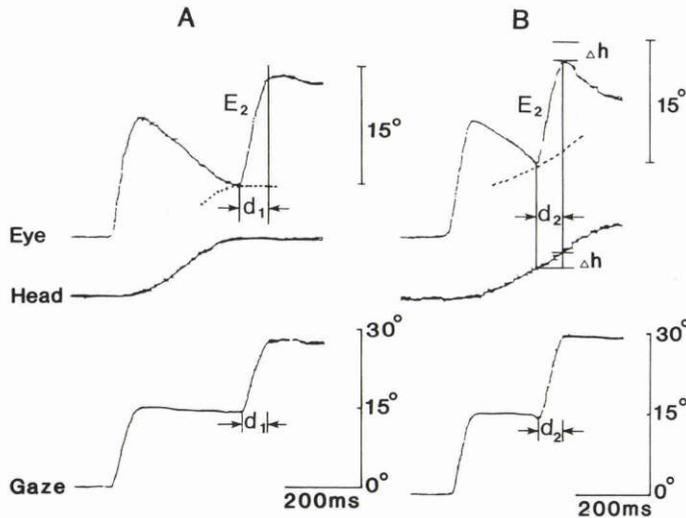


図4 第二衝動性眼球運動の振幅と持続時間にたいする頭位運動が及ぼす影響。A, Bともに $T_1/T_2$ は右 $15^\circ/30^\circ$ である。Aでは、第二衝動性眼球運動( $E_2$ )の間、頭が停止しているため、 $E_2$ の振幅は約 $15^\circ$ となっている。一方Bでは、 $E_2$ の間の頭部運動分( $\Delta h$ )、 $E_2$ の振幅は減少している。それに伴い持続時間( $d$ )が減少している。Eyeの軌跡に記した点線は頭位の軌跡を重ねて描いたもので、図5の作成要領を示す。

に注視することが可能であるといえる。

## 2. 衝動性眼球運動と前庭動眼反射との関係

第一刺激に対する衝動性眼球運動のあとに続くゆっくりした眼球運動(図2)は、前庭動眼反射による代償性眼球運動であることはすでに明らかにされている<sup>3)~6)</sup>。そこで衝動性眼球運動に対しても頭の動きに伴う前庭動眼反射が関与しているかを解析した。

$T_1$ に対する注視運動のとき、図2および図4で明らかのように、まず衝動性眼球運動がおり、これに遅れて頭部運動がみられる。151回の $T_1$ に対する注視運動において衝動性眼球運動の潜時が平均225msecであったのに対し、頭部運動では276msecで、統計的に有意(t検定, 片側検定,  $p < 0.01$ )に頭部運動の方が遅かった。このように衝動性眼球運動の途中から頭部運動が始まることは、衝動性眼球運動に対する前庭動眼反射の関連を調べるには適していない<sup>7)</sup>。しかし前節で示したように、第二視標を、第一視標提示後200~600msecに与えることにより、第二の衝動性眼球運動を第一刺激による頭部運動が継続している最中に起こすことが出来、しかも最終視線方向はほぼ正確に視標に到達した。このことを利用し、第二番目の衝動性眼球運動に対する頭位変化の作用、即ち、前庭動眼反射との関連について解析した。

図4には、疲労状態などほとんど差がないと考えら

れる時間間隔(約6分)をおいて記録した2例を示した。ともに( $T_1/T_2$ )は、( $15^\circ/30^\circ$ )で、視線(図4, Gaze)はそれぞれに対してほぼ $15^\circ$ と $30^\circ$ に到達している。図4Aでは、 $T_1$ による頭部運動が終了した時点で $T_2$ に対する衝動性眼球運動 $E_2$ が開始しており、 $E_2$ の間は頭の動きがみられないので、 $E_2$ の振幅は $15^\circ$ となり最終的な視線は $30^\circ$ を向いている。一方、図4Bの場合、視線方向が $15^\circ$ から $30^\circ$ に到達するまでに頭が $\Delta h$ だけ動いているので、 $E_2$ の振幅は $15^\circ$ より $\Delta h$ 分、小さくなって最終視線方向は $30^\circ$ に向いている。従来、この振幅の減少は衝動性眼球運動に対する前庭動眼反射による作用であり、視線の時間経過は頭部運動を伴わない時と同じであると報告されている<sup>4)</sup>(考察参照)。しかし、図4で示したように同じ $15^\circ$ から $30^\circ$ への注視運動であるにもかかわらず、頭の動きを伴ったときの視線の持続時間(図4,  $d_2$ )のほうが眼球運動のみで行なった時に比べ短縮した(67vs73msec)。このような傾向は4被験者のうち、3名でみられた。

しかし、衝動性眼球運動の速度、持続時間などは衝動性眼球運動の振幅のみならず、始点の眼位により影響される<sup>7)</sup>。解析を試みた多くの例では、図4に示すように、 $E_2$ の始点の眼位にばらつきがみられ、実験的に始点の眼位を揃える事は不可能であった。そこで、同一被験者で( $T_1/T_2$ )が( $10^\circ/30^\circ$ )の組合せで、 $E_2$ の

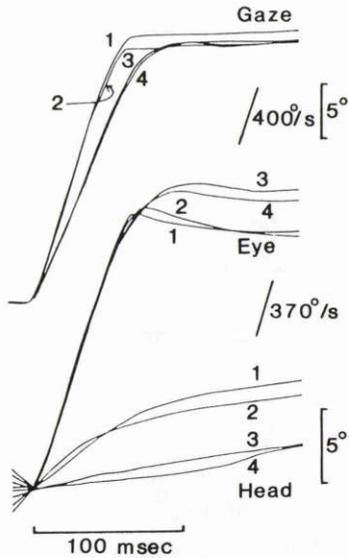


図5 頭部運動速度の眼球運動と視線の時間経過に及ぼす影響. 第一視標提示に対する注視運動の頭の動きにより眼位が約 $2^\circ$ に戻った時に第二視標提示による注視運動が開始した四例を, 衝動性眼球運動の始りを揃えて描いてある. 各トレースの付した<sup>1)</sup>は, 同一試行のデータである.

始る時点での眼位がほぼ一致した試行を全サンプルから抽出して頭部運動速度の異なった時の視線時間経過について解析した. この場合, もし衝動性眼球運動中にも前庭動眼反射が機能しているなら, Morasso<sup>4)</sup>が指摘するように, 頭部運動の速い場合の方が衝動性眼球運動の速度や振幅を減少させ, 視線の視標への到達時間はどの場合でも同じになることが期待される. 図5は, 眼位が $0\sim 3^\circ$ 以内におさまった7試行(平均 $2.1^\circ$ )のうち4例を,  $E_2$ の始点を揃えて頭(Head), 眼(Eye)と視線(Gaze)を重ね描きしたものである. この時点で視線はすべてほぼ $10^\circ$ にあり, 最終的に視線が $T_2(30^\circ)$ に向くためにはあと $20^\circ$ 動く必要があるという同条件での記録である. このうち, トレース(3)は, 図2Aと同じものである. この図からも, 図4と同じ傾向が明らかになった. すなわち, 頭の動きの速い試行(トレース1, 2)での衝動性眼球運動の振幅のほうが, 頭の動きの遅い試行(トレース3, 4)に比べ小さくなって, 視線が早く視標に到達した. しかし, 頭部運動の速さにかかわらず(図5, Head), 衝動性眼球運動の軌跡は視線が視標点に近づくあたりを除きほぼ一致している(図5, Eye). すなわち, 衝動性眼球運動の速度は頭部運動による顕著な影響は受けず, 視線が

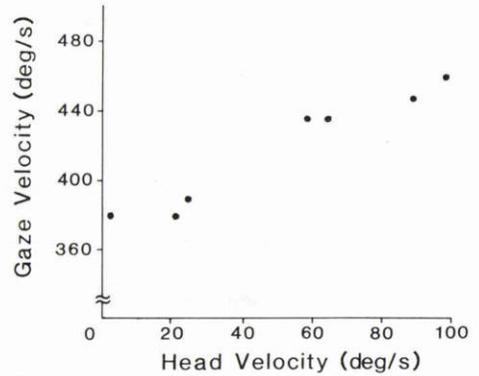


図6 頭部運動速度と視線速度との関連.

速く視標に到達していることになる. 7試行の各トレースの最大接線角度から求めた頭部運動速度と視線の動きの速度との関係を比べてみても(図6), 視線の動きの速度は頭部運動の速度に伴って増大している傾向が明らかとなった.

これらのことから, 衝動性眼球運動中には, 頭の動きにより本来おこるべき前庭動眼反射は, 有効に働いていないと考えられる. すなわち, 注視運動を眼と頭の協調運動により行なった時, 衝動性眼球運動はその間に動いた頭の変化分(図4B,  $\Delta h$ )だけ小さくなるが, これはすべてが前庭動眼反射で説明できるものではなく, 衝動性眼球運動の速度に頭部運動の速度が加わることにより視線が速く視標に到達するため, 衝動性眼球運動の振幅が小さくなったものと考えられる. しかし, 視線が一旦視標をとらえたあとの頭の動きに対しては, 従来報告されているように頭の動く方向とは逆向きに代償性眼球運動がみられ, 視線方向は一定して視標に向いている. すなわち, 少なくともこの時点からは, 再び前庭動眼反射が機能していると考えられる.

#### IV 考 按

本実験において, 注視運動に関連した次の二つの結果が得られた. 第一は, 注視運動の際, どのような頭位・眼位の際に視標が提示されても, またどのよいな頭位・眼位の際から注視運動を開始しても, さらに注視運動を行なう前にすでに視標は消え去っていても視線が正確に視標に到達していることである. すなわち, 提示された視標の位置は, その時点の網膜誤差, 眼位それに頭位の求心性情報により読み込まれ, そして, 対象を注視するときには, 眼位と頭位の求心性情報に

より計算された視線がすでに読み込まれている視線の方向へむかう注視運動がおこると考えられる。HalletとLightstone<sup>11)</sup>あるいはMayとSparks<sup>2)</sup>は、頭を固定した状態での注視運動を解析し、視標の位置は、網膜誤差と眼位によって頭を中心とした空間座標上の位置としてとらえ、注視運動は視線(gaze)がその座標点に向うような振幅をもつ衝動性眼球運動がプログラムされておきているのであろうと考えた。頭部運動が伴う場合は視線が眼位と頭位の和でまざることを考えると、本実験の結果は彼等の考えと一致する。しかし、注視運動時には頭位の情報が不可欠で、この情報を受けて、頭を中心とした座標というよりは、自己を中心とした座標軸上に視標の位置を読み込んでいて一般化することができる結果が得られたことになる。注視運動時に網膜誤差や眼位の情報をコードしている中枢神経細胞の活動は記録されているが<sup>11)</sup>、頭を自由に回転させるようにして注視運動に伴う頭位変化に対応する神経活動を記録した報告はほとんどない<sup>12)</sup>。今後、注視運動の中枢神経機序の解明にあたっては、従来の視覚入力、眼位に加え頭位の要素を入れて解析することが期待される。

本実験で明らかになった第二点は、視標を二点続けて提示し、二回目の注視運動が一回目の注視運動による頭部運動の最中におきるようにしたとき、視線の時間的経過は頭部運動速度により変化するという点である。この結果は、サルで光刺激を提示し側方注視させる実験を行なったBizzir<sup>3)</sup>やMorasso<sup>4)</sup>のデータと異なっている。彼等は、眼球と頭の運動を同時に行なわせた時の衝動性眼球運動の振幅や速度は、眼球運動のみでの注視運動時の衝動性眼球運動より減少しているが、視線の時間経過は両者で同じであること、また、注視運動のおこる直前に頭を動かさないようにしても、眼球運動のみで注視運動をするように訓練した動物の場合と視線の時間経過に変化がみられないことから、衝動性眼球運動の時間経過は注視運動が始る前にすでに頭部運動とは関係なくプログラムされており、もし頭部運動が伴うと前庭動眼反射が作用し衝動性眼球運動の振幅や速度が減少する、と考えた。一方、最近、ヒトを対象とした実験で、眼窩内での眼球可動範囲の限界に近い40°以上(～200°)の大きな注視運動を能動的に頭を動かして行なわせた場合には前庭動眼反射の機能が抑制されていること<sup>7,8)</sup>、また、他動的に頭を回転させながら注視運動を行なわせた場合にも前庭動眼反射の機能は、完全にはないが、低下してい

る<sup>13,14)</sup>という報告がだされている。しかし、能動的に頭を動かして行なう30°以下の注視運動の場合にははっきりした結果が得られておらず、眼窩内眼球可動範囲あたりを境として、前庭動眼反射が機能するものと、機能しないものとの2つの機序が存在する可能性が示唆されてきた<sup>9)</sup>。

しかし本実験では、2回連続して注視運動を行なわせることにより、15～30°あたりの注視運動においても、頭部運動が速くなると視線も早く最終視標位置に到達する結果が得られ(図4, 5)、衝動性眼球運動中は前庭動眼反射の機能が低下していることが示唆された。異なった速度の頭部運動を伴った注視運動において、衝動性眼球運動の速度はあまり変わらず、しかも最終視線方向は眼球運動のみで行なった時と同様に正確であるのは、眼位と頭位がモニターされてその時々々の視線の位置が計算され、視標が提示された時に読み取った視標の位置と等しくなったとき衝動性眼球運動が停止するような機序が存在するものと思われる。いままで、このような小さな注視運動のとき明らかな結果がでなかった理由の一つには、ヒトの30°以内の注視運動では衝動性眼球運動中の頭部運動の関与が少ないことがあげられる。Uemura<sup>9)</sup>の詳細な解析によると、30°の注視運動のとき、最終的に頭の動きは10°あまりになるが、頭の動きの潜時が眼球の動きに比べ遅れるため、衝動性眼球運動のピーク時にはせいぜい2°程度(文献6の図5, 8)で、前庭動眼反射の作用を一回の注視運動で検討するには小さすぎるのではないかと思われる。一方、本実験では、2回連続して注視運動を行なわせているため、第一回目の注視運動に対する頭部運動速度が速くなったときに第二回目の衝動性眼球運動が始るように設定でき、衝動性眼球運動と前庭動眼反射の関連が明らかになったものと思われる。

稿を終えるにあたり、ご指導、ご校閲を賜りました松井瑞夫教授ならびに日本大学第一生理学教室酒田英夫教授に深謝いたします。また、実験に際し直接御指導賜りました日本大学第一生理学教室平井直樹助教授(現杏林大学第一生理学教室)に深謝いたします。なお、本論文の主旨は第6回関東眼科学会で発表した。

#### 文 献

- 1) Hallet PE, Lightstone AD: Saccadic eye movements to flashed targets. *Vision Res* 16: 107-114, 1976.
- 2) Mays LE, Sparks DL: Saccades are spatially, not retinocentrally, coded. *Science* 208: 1163

- 1165, 1980.
- 3) **Bizzi E, Kalil RE, Tagliasco, V**: Eye-head coordination in monkeys: Evidence for centrally patterned organization. *Science* 173: 452—454, 1971.
  - 4) **Morasso P, Bizzi E, Dichgans J**: Adjustment of saccadic characteristics during head movements. *Exp Brain Res* 16: 492—500, 1973.
  - 5) **Waeabi T**: The reaction time of eye-head coordination in man. *Neurosci. Lett* 6: 47—51, 1977.
  - 6) **Uemura T, Arai Y, Shimazaki C**: Eye-head coordination during lateral gaze in normal subjects. *Acta Otolaryngol* 90: 191—198, 1980.
  - 7) **Lauritis VP, Robinson DA**: The vestibulo-ocular reflex during human saccadic eye movements. *J Physiol* 373: 209—233, 1986.
  - 8) **Guittton D, Volle M**: Gaze control in humans: Eye-head coordination during orienting movements to targets within and beyond the oculomotor range. *J Neurophysiol* 58: 427—459, 1987.
  - 9) **Guittton D**: Eye-head coordination in gaze control. In BW Peterson, FJ Richmond (Eds), *Control of Head Movement*, Oxford University Press, Oxford, 1988, 197—207.
  - 10) **Hallet PE, Lightstone AD**: Saccadic eye movements towards stimuli triggered by prior saccades. *Vision Res* 16: 99—106, 1976.
  - 11) **Zipser D, Andersen RA**: A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature* 331: 679—684, 1988.
  - 12) **Whittington DA, Lestienne F, Bizzi E**: Behavior of Preoculomotor burst neurons during eye-head coordination. *Exp Brain Res* 55: 215—222, 1984.
  - 13) **Jürgens R, Becker W, Pieger P, et al**: Interaction between goal-directed saccades and the vestibulo-ocular reflex (VOR) is different from interaction between quick phases and the VOR. In Fuchs AF, Becker W (Eds), *Progress in Oculomotor Research*, Elsevier, New York, 1981, 11—18.
  - 14) **Pelisson D, Prablanc C**: Vestibulo-ocular reflex (VOR) induced by passive head rotation and goal directed saccadic eye movements do not simply add in man. *Brain Res* 380: 397—400, 1986.
-