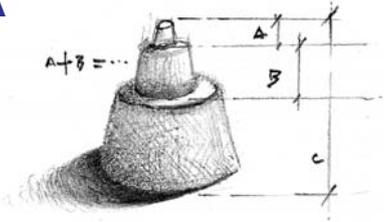


CODIFICACIÓN DE LOS MOVIMIENTOS OCULARES SACÁDICOS EN EL MESENCÉFALO: UNA APROXIMACIÓN COMPARADA

Luis Herrero, María A. Luque, Blas Torres*.

Departamento de Fisiología y Zoología, Universidad de Sevilla.

*Autor para remitir correspondencia: Dr. B. Torres - Dept. Fisiología y Zoología - Fac. Biología
Avenida Reina Mercedes, 6 - 41012 Sevilla - Spain
Telephone number: 954557093 - Fax number: 954233480 - Email: btorres@us.es



El sistema nervioso motor se organiza de forma jerárquica y modular para codificar el movimiento. El sistema de generación de los movimientos oculares sacádicos permite estudiar los mecanismos de programación y ejecución del movimiento a diferentes niveles. La red neuronal que genera estos movimientos ha sido ampliamente estudiada en mamíferos, siendo aún desconocida en otras clases de vertebrados. En este marco, nuestros estudios se han centrado en la contribución del mesencéfalo (techo óptico, formación reticular y núcleo motor ocular común) a los movimientos sacádicos en la carpa dorada (*Carassius auratus*). La codificación en el techo óptico de los movimientos sacádicos en un mapa motor espacial y bidimensional es un rasgo ancestral en los vertebrados. Sin embargo, en peces (en oposición a primates) esta estructura genera movimientos de convergencia ocular, y respuestas de orientación y escape. La formación reticular del mesencéfalo podría contribuir con la descodificación en coordenadas cartesianas de señales tectales en dirección a estructuras inmediatamente premotoras. El núcleo motor ocular común muestra una actividad fásico-tónica relacionada con los movimientos y fijaciones oculares. Esta aproximación comparada permite extender los principios (programación y ejecución) que gobiernan los substratos neuronales del sistema motor ocular sacádico de los vertebrados y proponer modificaciones adaptativas.

Introducción.

Una de las características del sistema nervioso motor es su organización jerárquica y modular, mediante la cual las estructuras superiores codifican el movimiento y sus señales se transforman a través de redes neuronales hasta alcanzar a las motoneuronas, que guían la acción contráctil del músculo. Conocer las redes neuronales y mecanismos que permiten la programación y ejecución del movimiento constituye un desafío esencial para comprender el funcionamiento del sistema nervioso motor. El estudio de los sistemas implicados en la generación de los movimientos de orientación visual permite abordar estas dos grandes cuestiones, programación y ejecución del movimiento. La aparición de un estímulo relevante en el campo visual genera una respuesta de orientación que implica el desplazamiento coordinado de los ojos, cabeza y cuerpo hacia la zona del espacio donde aparece el estímulo (Freedman, 2008). Los movimientos de orientación visual están destinados a proyectar la imagen del estímulo sobre la zona de la retina de mayor agudeza visual (fóvea, área central). Durante las cuatro últimas décadas, gran parte de los trabajos destinados a estudiar la red neuronal que hace posible los movimientos de orientación han centrado su atención en el subsistema que inicia y guía los movimientos oculares rápidos o sacádicos en mamíferos (Scudder y col., 2002; Sparks, 2002). Estos movimientos se caracterizan por ser de gran velocidad (hasta 1000°/s en monos) y corta duración (20-100 ms). La codificación central de los movimientos sacádicos en otras clases de vertebrados es poco conocida; nuestro grupo está estudiando este sistema en una especie de peces teleosteos, la carpa dorada (*Carassius auratus*). En contraste con monos y gatos, en la carpa dorada los ojos se sitúan laterales en la cabeza, su campo visual se extiende alrededor de 280° con un solapamiento de unos 30° en posición nasal, y carecen de fóvea, aunque su retina presenta una región con mayor densidad de fotorreceptores. Por otro lado, la carpa exhibe un extenso repertorio de movimientos oculares, incluyendo los movimientos sacádicos, y alguno de los circuitos oculomotores básicos, por ejemplo aquel que permite la visión durante la rotación de la cabeza (reflejo vestibulo-ocular) se ha mantenido básicamente inalterado con la

evolución (Graf y col., 1997; Mensh y col., 2004). En este marco conceptual, nuestros estudios han focalizado su atención en la contribución del mesencéfalo (techo óptico, formación reticular del mesencéfalo y núcleo motor ocular común) a los movimientos de orientación. En esta revisión mostraremos como esta aproximación comparada ha fortalecido los principios (programación y ejecución) que gobiernan los substratos neuronales ancestrales que soportan el sistema motor ocular sacádico y ha aportado nuevos indicios sobre adaptaciones en la evolución de los vertebrados.

El techo óptico y los movimientos de orientación visual.

El colículo superior (o su estructura homóloga en otros vertebrados, el techo óptico) de los mamíferos es una estructura crucial para la realización de los movimientos de orientación; en esta estructura se reciben las señales sensoriales y se generan los comandos premotores que codifican la respuesta de orientación (Hall y Moschovakis, 2004). Las capas superficiales del colículo superior reciben directamente la información visual desde la retina, organizada en un mapa topográfico (mapa retinotópico). Con matices propios de cada especie, en el techo óptico de los vertebrados (peces, anfibios, reptiles y aves) hay una representación ordenada topográficamente del entorno visual. Así, cada techo óptico de la carpa dorada recibe entradas visuales directas en coordenadas retinotópicas en sus capas superficiales. Dos diferencias destacan en peces en relación a primates: 1) en la carpa la información procede casi exclusivamente desde el hemisferio contralateral y sólo una franja del hemisferio homolateral nasal se recibe en la porción antero-medial del techo; y 2) en monos la región de la fóvea que discrimina con precisión alrededor de 5° del campo visual (aproximadamente el 0,03% del espacio que nos rodea), ocupa una extensión amplia en su representación colicular. Además de las entradas visuales, el techo óptico recibe información auditiva, somatosensorial y electrorreceptiva ordenadas topográficamente y algunas neuronas tectales modulan su actividad en relación a señales sensoriales integradas (Stein y col., 2004).

En monos la lesión del colículo superior produce

alteración, pero no incapacidad, en la generación de los movimientos de orientación visual. Los movimientos sacádicos muestran mayor latencia, menor velocidad y precisión para desplazarse hasta la meta deseada (Hikosaka y Wurtz, 1985). Estos déficits parciales sugieren redundancia en el sistema que genera los movimientos de orientación y, por tanto, otras estructuras pueden reemplazar la función del colículo superior (aunque no aquellas respuestas de menor latencia). Así, dos vías actuarían en paralelo para producir las respuestas de orientación, las originadas en el colículo superior y en regiones corticales (e.g., campos oculares frontales). Aunque los campos oculares frontales de monos son una estructura de un nivel jerárquico superior, gran parte del control que ejercen sobre los movimientos oculares es mediado por el colículo superior (Hanes y Wurtz, 2001). La ablación tectal en la carpa dorada impide la respuesta de orientación hacia el hemicampo visual contralateral, aun cuando puede detectar estímulos visuales en esta región y puede girar hacia ese lado. Estos resultados indican que el techo óptico ocupa, en la jerarquía de las estructuras implicadas en la generación de movimientos de orientación, un rango mayor en la carpa dorada que en primates (Torres y col., 2005).

Estudios realizados en la década de los setenta en monos sugirieron que en el colículo superior los movimientos oculares sacádicos se codifican en un mapa bidimensional: la amplitud del movimiento en el eje antero-posterior y la dirección en el eje medio-lateral (Robinson, 1972). Esta organización del mapa motor podría ser un rasgo ancestral en los vertebrados ya que la microestimulación eléctrica (20–50 μ A) de las capas tectales intermedias y profundas de la carpa dorada produce movimientos oculares sacádicos contraversivos de corta latencia (unos 20–40 ms), y codifica un vector (amplitud y dirección) de movimiento que es diferente según el sitio activado (Salas y col., 1997). La figura 1A, B muestra que la estimulación de los sitios 1, 2 y 3 del techo produce movimientos de amplitud creciente y similar dirección; por su parte, la estimulación de los sitios 4 y 5 produce movimientos hacia arriba y abajo (con cambios en la dirección) pero de igual amplitud. Por tanto, la amplitud del movimiento aumenta con la distancia al polo rostral del techo, y los movimientos se dirigen hacia arriba en los aspectos mediales del techo o hacia abajo en los laterales. Esta representación de la métrica y dirección del movimiento está de acuerdo con el mapa visual retinotópico de las capas superficiales tectales. La alineación de los mapas sensorial y motor en la capas tectales sugiere que la representación sensorial del espacio se transforma en el eje dorsoventral del techo. Se ha propuesto que las neuronas de las capas profundas generarían una señal premotora (denominada error motor) relativa a la distancia entre la región de la fóvea y la zona del campo sensorial activada por un estímulo novedoso para iniciar el movimiento; a esta señal se le sustraería la posición ocular, actualizada de forma continua durante el sacádico, para generar el error motor dinámico que codificaría la distancia entre donde está el ojo y adonde quiere llegar. Si el colículo superior participa del circuito de retroalimentación que compara una representación interna de la posición ocular en cada instante con la deseada es motivo de controversia (Robinson, 1975; Soetedjo y col., 2002). Aunque la organización del mapa motor tectal es un carácter aparecido temprano en la evolución de los vertebrados, su estudio detallado demuestra adaptaciones

específicas en peces (Salas y col., 1997; Herrero y col., 1998): 1) la activación de la región antero-medial del techo produce movimientos oculares de convergencia; estos movimientos podrían estar destinados a proporcionar al animal de un cierto grado de visión estereoscópica, y produce los movimientos de captura del alimento; 2) en monos (en contraste con peces), la región colicular que produce movimientos pequeños ($> 20^\circ$) ocupa una zona mayor que la que genera movimientos de gran amplitud (entre 20° y 60°); y 3) la activación del polo rostral del techo produce movimientos coordinados de ojo y cuerpo en peces, mientras que en monos los movimientos ojo-cabeza requieren la activación de regiones caudales del colículo superior. Por último, la estimulación tectal puede producir respuestas antagónicas, como los movimientos de orientación o de escape, que dependen de los parámetros del estímulo y de la región activada. Respuestas semejantes se han encontrado en roedores (Dean y col., 1989; Cohen y Castro Alamancos, 2010), y se ha sugerido que en animales con visión lateral (para visión panorámica, sin verdadera fóvea en la retina y con muchos predadores, el techo podría tomar “decisiones inteligentes” que implicarían girarse hacia el estímulo (orientación) o alejarse del mismo (escape).

La formación reticular del mesencéfalo y los movimientos oculares sacádicos.

Las células del colículo superior que producen un brote de potenciales de acción precediendo a los movimientos sacádicos (~ 20 ms) están ordenadas en un mapa topográfico semejante al descrito con la técnica de estimulación eléctrica, de tal modo que la localización de las neuronas activas en el mapa motor del colículo, y no las características de su disparo (frecuencia y/o duración), codifican la información sobre la amplitud y dirección del movimiento (Sparks y col., 1976). Los datos de microestimulación, inactivación parcial y registro unitario soportan, en conjunto, la hipótesis de que es el lugar activo en el colículo superior, y no los aspectos temporales de su actividad, el que determina el vector del movimiento de orientación. Por el contrario, las características del movimiento ocular (amplitud, velocidad y duración) dependen de los aspectos temporales del disparo de potenciales de acción por las motoneuronas. En otros términos, el colículo superior codifica qué hacer, pero no cómo hacerlo; por tanto, la señal de las neuronas del colículo superior (código de lugar o espacial) debe ser transformada en un código temporal, que guía el movimiento de orientación, a través de las redes neuronales del tronco del cerebro que reciben su información.

La formación reticular del mesencéfalo de mamíferos es una región que recibe una abundante proyección del colículo superior y está implicada en la generación de los movimientos sacádicos (Cohen y col., 1986). Sin embargo, la función de esta región en el movimiento sacádico es aún poco conocida. Estudios de estimulación eléctrica, inactivación reversible y registro neuronal en monos sugieren la presencia de diferentes zonas funcionales en la formación reticular del mesencéfalo en relación al movimiento ocular y que algunas de sus neuronas codifican el movimiento ocular en su frecuencia de disparo (Waitzman y col., 1996; Cromer y Waitzman, 2006). Nuestro grupo ha estudiado si tales caracteres están presentes en la carpa dorada. La formación reticular del mesencéfalo de estos peces recibe una abundante proyección tectal y

retroalimenta al techo (Luque y col., 2007). Además, estudios funcionales han mostrado su implicación en la generación de la locomoción (Kobayashi y col., 2009). En relación al movimiento ocular sacádico, y mediante estimulación eléctrica de la formación reticular del mesencéfalo, se ha encontrado que esta región está directamente implicada en la generación de movimientos oculares sacádicos en la carpa dorada (Luque y col., 2005, 2006). Los movimientos oculares sacádicos generados muestran características diferentes a aquellos producidos desde el techo óptico. Así, estos movimientos muestran menor umbral (alrededor de 10 μ A menor que desde el techo) y latencia (alrededor de 15 ms) lo que elimina la posibilidad de que la activación de la formación reticular produzca la activación del techo, a través de proyección reticulotectal, con generación de movimientos sacádicos secundarios. Además, los movimientos producidos desde la región reticular no varían su dirección en el eje medio-lateral ni incrementan su amplitud con la distancia al polo rostral (en oposición a lo observado en el techo). Finalmente, desde la formación reticular del mesencéfalo se puede generar movimientos verticales puros. En conjunto estos datos sugieren que la formación reticular del mesencéfalo es una región tectorecipiente en el que las señales tectales se transforman.

La estimulación eléctrica de la formación reticular del mesencéfalo en la carpa dorada produce movimientos sacádicos en todas las direcciones (horizontales, oblicuos y verticales; ipsiversivos y contraversivos). Los movimientos verticales puros (hacia arriba y hacia abajo) se producen desde la región rostral, mientras que los oblicuos y horizontales puros se producen desde regiones más caudales (véase el resultado obtenido de la estimulación de los puntos 1 y 2 en la figura 1C, D). Estos hallazgos soportan la presencia de zonas funcionales en la formación reticular del mesencéfalo de la carpa dorada que podrían estar implicadas en la descodificación de señales tectales en coordenadas cartesianas. Esta propuesta implica que el mecanismo para esta transformación podría proceder de un ancestro común de peces y vertebrados terrestres. Se han descrito un amplio número de evidencias que apoyan la hipótesis de descodificación cartesiana de las señales tectales en mamíferos, según las cuales los componentes vertical y horizontal del movimiento se codifican en diferentes poblaciones neuronales del tronco del encéfalo (Scudder y col., 2002; Sparks, 2002). Núcleos en el polo rostral del mesencéfalo han sido relacionados con la generación del componente vertical del movimiento sacádico; mientras que diferentes regiones del rombencéfalo han sido relacionadas con la generación del componente horizontal de estos movimientos. En este contexto, se ha propuesto que la formación reticular del mesencéfalo sería una estación de descodificación y relevo de señales tectales en dirección a estructuras inmediatamente premotoras (Luque y col., 2005, 2006). Por otro lado, la estimulación eléctrica de la región reticular adyacente al núcleo motor común en la carpa dorada produce movimientos oculares convergentes. Esta región podría ser funcionalmente homóloga a la región de convergencia mesencefálica de monos y gatos (Luque y col., 2006).

Cambios en los parámetros de estimulación varían la amplitud, duración y velocidad (pero no la dirección) de los movimientos sacádicos producidos desde la formación

reticular del mesencéfalo en la carpa dorada (Luque y col., 2006). Estos resultados sugieren que la estimulación de esta región puede modular las características métricas y cinéticas del movimiento ocular por influencia en la tasa de disparo de neuronas premotoras y/o del número de neuronas activas. Esta propuesta es consistente con datos obtenidos en monos que demuestran relaciones entre la frecuencia de disparo de las neuronas de la formación reticular del mesencéfalo y las características del movimiento sacádico (Cromer y Waitzman, 2006). En conclusión, la comparación de los resultados obtenidos en la carpa dorada con aquellos encontrados en monos permite proponer que la formación reticular del mesencéfalo comparte funciones fisiológicas en el procesamiento de las señales tectales y en la generación de movimientos oculares sacádicos en grupos de vertebrados alejados filogenéticamente.

El núcleo motor ocular común y los movimientos oculares sacádicos.

El núcleo motor ocular común en la carpa dorada se localiza en el mesencéfalo, por debajo del acueducto cerebral y cercano a la línea media (Fig. 1E). Cualitativamente, todas las motoneuronas de este núcleo muestran un patrón de disparo similar (Fig. 1F). Así, las motoneuronas generan brotes de potenciales de acción (actividad fásica) con los movimientos oculares en la dirección de activación y cuya frecuencia covaría con la velocidad del movimiento. La dirección de activación corresponde con la marcada por la contracción del músculo inervado por las motoneuronas. Además, las motoneuronas, una vez superado su umbral de activación, muestran una frecuencia de disparo sostenida (actividad tónica) que incrementa linealmente conforme el ojo se sitúa en posiciones más excéntricas en la dirección de activación. Esta actividad tónica muestra una pausa en su disparo con los movimientos en la dirección de inactivación (Pastor y col., 1991). Estas propiedades de disparo básicas son similares a las descritas en las motoneuronas oculares de mamíferos. Por otro lado, el estudio de las proyecciones al núcleo motor ocular común muestra que recibe abundantes entradas de los núcleos vestibulares, de las neuronas internucleares del núcleo motor ocular externo y de otras regiones del tronco del encéfalo relacionadas con la generación de la actividad en brote y tónica en el plano horizontal (Torres y col., 1992). La similitud en el funcionamiento y las proyecciones al núcleo motor ocular común sugiere que la red neuronal implicada en la salida del sistema motor sacádico se ha conservado a través de la filogenia.

Agradecimientos.

Nuestro agradecimiento a María Pilar Pérez Pérez cuyos estudios de neuroanatomía funcional han servido de base para el desarrollo de esta línea de investigación. Este trabajo ha sido financiado con ayudas del Ministerio de Innovación y Ciencia (BFU 2009-07867) y de la Junta de Andalucía (Proyectos de Investigación de Excelencia: P08-CVI-039 y P09-CVI-4617).

Bibliografía

- Cohen B, Waitzman DM, Büttner-Ennever JA y Matsuo V (1986) Horizontal saccades and the central mesencephalic reticular formation. *Prog Brain Res* 64: 243-256.
- Cohen JD y Castro-Alamancos MA (2010) Neural correlates of active avoidance behavior in superior colliculus. *J Neurosci* 30: 8502-8511.
- Cromer JA y Waitzman DM (2006) Neurons associated with saccade metrics in the monkey central mesencephalic reticular formation. *J Physiol*

570: 507-523.

Dean P, Redgrave P y Westby GW (1989) Event or emergency? Two response systems in the mammalian superior colliculus. *Trends Neurosci* 12: 137-147.

Freedman EG (2008) Coordination of the eyes and head during visual orienting. *Exp Brain Res* 190:369-387.

Graf W, Spencer R, Baker H y Baker R (1997) Excitatory and inhibitory vestibular pathways to the extraocular motor nuclei in goldfish. *J Neurophysiol* 77: 2765-2779.

Hall WC y Moschovakis A (2004) The superior colliculus. New approaches for studying sensorimotor integration. CRC Press, Boca Raton.

Hanes DP y Wurtz RH (2001) Interaction of the frontal eye field and superior colliculus for saccade generation. *J Neurophysiol* 85: 804-815.

Herrero L, Rodríguez F, Salas C y Torres B (1998) Tail and eye movements evoked by electrical microstimulation of the goldfish optic tectum. *Exp Brain Res* 120: 291-305.

Hikosaka O y Wurtz RH (1985) Modification of saccadic eye movements by GABA-related substances. I. Effect of muscimol and bicuculline in monkey superior colliculus. *J Neurophysiol* 53:266-291.

Kobayashi N, Yoshida M, Matsumoto N y Uematsu K (2009) Artificial control of swimming in goldfish by brain stimulation: confirmation of the midbrain nuclei as the swimming center. *Neurosci Lett*. 452: 42-46.

Luque MA, Perez-Perez MP, Herrero L y Torres B (2005) Involvement of the optic tectum and mesencephalic reticular formation in the generation of saccadic eye movements in goldfish. *Brain Res Rev* 49: 388-397.

Luque MA, Pérez-Pérez MP, Herrero L, Waitzman DM y Torres B (2006) Eye movements evoked by electrical microstimulation of the mesencephalic reticular formation in goldfish. *Neuroscience* 137: 1051-1073.

Luque MA, Perez-Perez MP, Herrero L y Torres B (2007) Connections of eye-saccade-related areas within mesencephalic reticular formation with the optic tectum in goldfish. *J Comp Neurol* 500: 6-19. 13

Mensch BD, Aksay E, Lee DD, Seung HS y Tank DW (2004) Spontaneous eye movements in goldfish: oculomotor integrator performance, plasticity, and dependence on visual feedback. *Vision Res* 44: 711-726.

Pastor AM, Torres B, Delgado-García JM y Baker R (1991) Discharge

characteristics of medial rectus and abducens motoneurons in the goldfish. *J Neurophysiol* 66: 2125-2140.

Robinson DA (1972) Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res* 12: 1795-1808.

Robinson DA (1975) Oculomotor control signals. En "Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications" (eds Bach-y-Rita P y Lennerstrand G) págs 337-374. Pergamon Press, Oxford.

Salas C, Herrero L, Rodríguez F y Torres B (1997) Tectal codification of eye movements in goldfish studied by electrical microstimulation. *Neuroscience* 78: 271-288.

Scudder CA, Kaneko CS, Fuchs AF (2002) The brainstem burst generator for saccadic eye movements: a modern synthesis. *Exp Brain Res* 142: 439-462.

Soetedjo R, Kaneko CR, Fuchs AF (2002) Evidence that the superior colliculus participates in the feedback control of saccadic eye movements. *J Neurophysiol* 87: 679-695.

Sparks DL, Holland R y Guthrie BL (1976) Size and distribution of movement field in the monkey superior colliculus. *Brain Res* 113: 21-34.

Sparks DL (2002) The brainstem control of saccadic eye movements. *Nat Rev Neurosci*. 3: 952-964.

Stein BE, Jiang W y Stanford TE (2004) Multisensory integration in single neurons of the midbrain. En "The handbook of multisensory processes" (eds Calvert G, Spence C y Stein BE) págs 243-264. The MIT Press.

Torres B, Pastor AM, Cabrera B, Salas C y Delgado-García JM (1992) Afferents to the oculomotor nucleus in the goldfish (*Carassius auratus*) as revealed by retrograde labeling with horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 324: 449-461.

Torres B, Luque MA, Pérez-Pérez MP y Herrero L (2005) Visual orienting response in goldfish: a multidisciplinary study. *Brain Res Bull* 66: 376-380.

Waitzman DM, Silakov VL, Cohen B (1996) Central mesencephalic reticular formation (cMRF) neurons discharging before and during eye movements. *J Neurophysiol* 75: 1546-1572.

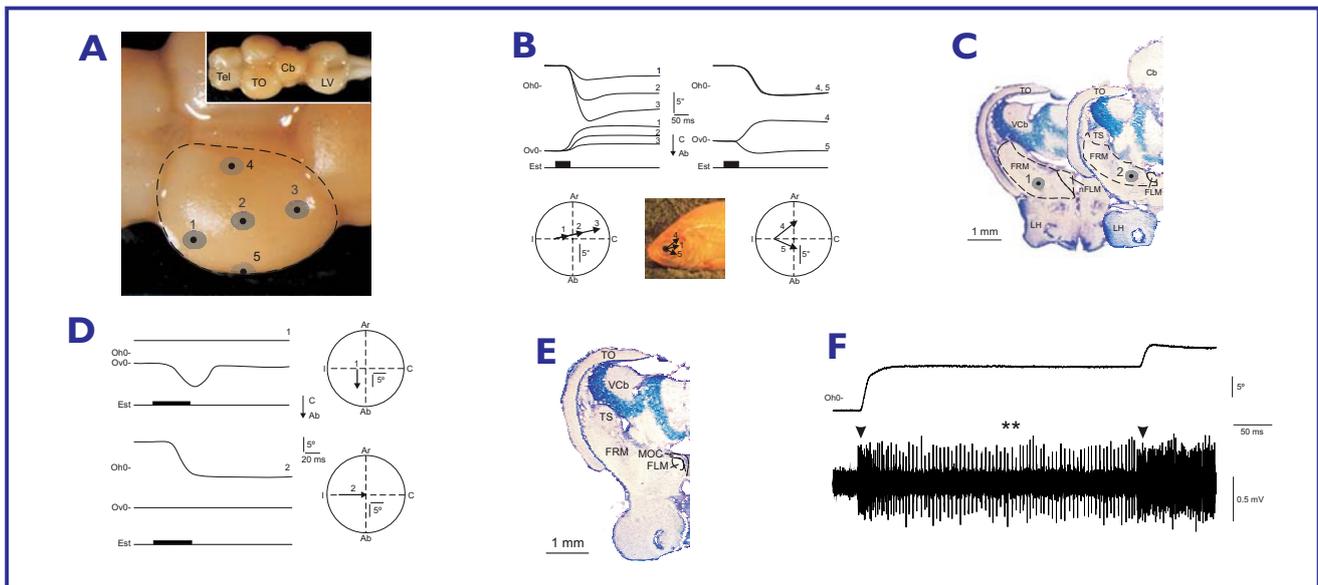


Figura 1. Codificación de los movimientos oculares sacádicos a nivel del techo óptico (A, B), formación reticular del mesencéfalo (C, D) y núcleo motor ocular común (E, F) en la carpa dorada. **A.** Visión dorsal del techo óptico mostrando la localización de diversos sitios de microestimulación eléctrica (1-5; la región central de estimulación y su área de difusión se muestran en negro y gris). En el recuadro se muestra una visión dorsal del cerebro completo de la carpa dorada. **B.** Curso temporal y representación vectorial de los movimientos sacádicos producidos por la estimulación de los sitios tectales indicados en A. Los movimientos se muestran superpuestos y sincronizados por el inicio del estímulo (parte superior), la representación del vector de cada movimiento se ilustra sobre un esquema del rango motor ocular (parte inferior). El círculo representa los límites del rango motor ocular y la línea discontinua representa el eje mayor en los planos horizontal y vertical que cruzan el centro de la órbita. En la parte inferior y en el centro se muestra esquemáticamente la dirección del movimiento ocular producido por la estimulación de los sitios 1, 4 y 5. **C.** Secciones transversales a través del mesencéfalo rostral y caudal mostrando la localización de sitios de estimulación (1 y 2) en la formación reticular del mesencéfalo. **D.** Curso temporal y representación vectorial de los movimientos sacádicos producidos por la estimulación de los sitios indicados en C. **E.** Sección transversal a través del núcleo motor ocular común. **F.** Registro de la actividad extracelular de una motoneurona del núcleo motor ocular común y su relación con el movimiento-fijación ocular en el plano horizontal. Las cabezas de flechas muestran la actividad física relacionada con el movimiento sacádico, mientras que los asteriscos indican la actividad tónica relacionada con la fijación ocular. Calibraciones como se indican. Abreviaturas anatómicas: Cb, cerebelo; FLM, fascículo longitudinal medial; FRM, formación reticular del mesencéfalo; LH, lóbulo hipotalámico; LV, lóbulo vagal; MOC, núcleo motor ocular común; nFLM, núcleo del fascículo longitudinal medial; Tel, telencéfalo; TO, techo óptico; TS, toro semicircular; VCb, válvula del cerebelo. Abreviaturas en los registros fisiológicos: Ab, Ar, C, I, direcciones hacia abajo, hacia arriba, contraversiva e ipsiversiva de los movimientos; Est, estímulo; Oh0, Ov0, posición central del ojo en los planos horizontal y vertical.