

## Neurofisiología de las motoneuronas del núcleo motor ocular externo en el gato despierto\*

R. Serra y J. M. Delgado-García\*\*

Departamento de Fisiología  
Facultad de Medicina  
Universidad de Sevilla

(Recibido el 12 de mayo de 1983)

R. SERRA and J. M. DELGADO-GARCIA. *Neurophysiology of Abducens Motoneurons in the Alert Cat*. Rev. esp. Fisiol., 39,385-394, 1983.

The spontaneous and visually induced activity of abducens motoneurons has been recorded in the alert cat. Motoneurons were identified by their antidromic activation from the ipsilateral abducens nerve. All identified motoneurons appeared related to both the position and velocity of the eye in the horizontal plane, although distributed in a wide range. Neural time constants were also measured, showing a mean value similar to that of the mechanical time constant of the oculomotor plant. According to present results, abducens motoneurons of cats and monkeys are very similar, notwithstanding some differences in their activities during saccadic movements.

El estudio neurofisiológico de los núcleos oculomotores se orientó, inicialmente, al análisis cualitativo de la conducta motoneuronal durante el reflejo vestibulo ocular. Tales trabajos se realizaron en animales espinales o anestesiados, lo que limitó la variedad, amplitud y velocidad de los movimientos oculares en relación con los patrones de conducta neuronal (14). Fue EVARTS (7) quien desarrolló las técnicas apropiadas para el registro unitario extracelular en el animal

despierto, permitiendo un rápido avance de la investigación en este campo. SCHILLER (15) y FUCHS y LUSCHEI (8), entre otros, estudiaron las características dinámicas de neuronas del núcleo motor ocular externo (MOE) en el mono despierto, mientras que ROBINSON y KELLER (9, 13, 14) cuantificaron y desarrollaron las relaciones matemáticas existentes entre la actividad neuronal y los movimientos oculares. Estos estudios abrieron la vía del análisis cuantitativo, aunque los registros se obtuvieron de neuronas que, por su localización y características fisiológicas, se consideraron motoneuronas, sin ser identificadas experimentalmente como tales.

\* Trabajo realizado con las ayudas 4562/79, 4541/79 y 289/81, de la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica.

\*\* Dirección actual: Departamento de Fisiología Animal. Facultad de Biología. Sevilla (España).

En este trabajo se estudia, en el gato

despierto, la actividad de motoneuronas del MOE durante movimientos oculares espontáneos o inducidos por estímulos visuales. Con objeto de evitar confusiones con otras poblaciones neuronales, los registros de la actividad eléctrica neuronal se realizaron en motoneuronas del MOE identificadas mediante su activación antidrómica desde el nervio del MOE homolateral. Se cuantificaron las relaciones entre frecuencia de disparo neuronal y posición ocular, así como con respecto a la velocidad ocular durante movimientos de tipo rápido (sacádicos), determinándose tanto los umbrales, como las pendientes ( $k$  y  $r_s$ , respectivamente) de cada relación (9, 13, 14).

### Material y métodos

Se utilizaron 21 gatos adultos con pesos comprendidos entre 2 y 3,5 kg. A cada animal se le implantaron bajo anestesia (35 mg/kg pentobarbital sódico, i.p.) 5 electrodos en los huesos periorbitarios para el registro de sus movimientos oculares (electrooculograma, EOG) así como 2 electrodos de estimulación, uno en el nervio del MOE homolateral al registro a su paso por la base del cerebro, y otro en el núcleo motor ocular común (MOC) contralateral. La correcta localización de los electrodos de estimulación se comprobó mediante la producción de un movimiento de abducción del ojo homolateral al nervio del MOE estimulado (6, 16), y de una adducción del ojo contralateral por estimulación del núcleo MOC contralateral al área de registro. Para facilitar el registro crónico de la actividad neuronal, en el mismo acto quirúrgico se implantó un sistema de inmovilización consistente en tres tornillos de acero fijados a la bóveda craneana con cemento dental (4). A la semana de la intervención quirúrgica se comenzaron las sesiones de registro. El

animal se situó de modo seguro, pero confortable en la mesa de registro, según procedimiento descrito (16). El abordaje del núcleo MOE se realizó por vía transcerebral, a través de un pequeño orificio practicado en el hueso occipital y en la duramadre subyacente. Los registros se realizaron con micropipetas de vidrio llenas de CNa 2M (2-4 Mohmios de impedancia), mediante un preamplificador NEX-1 (Biomedical Engineering Co.) de alta impedancia de entrada ( $10^{12}$  ohmios). La actividad eléctrica registrada se amplificó con un sistema estándar y se filtraron las frecuencias inferiores a 0,1 Hz y superiores a 10 kHz.

Como estímulos se utilizaron pulsos catódicos de 50-70  $\mu$ s de duración y 50-500  $\mu$ A de intensidad. La frecuencia de estimulación varió de 0,5 a 20 Hz. La estimulación visual consistió en el movimiento de luces y siluetas en el campo visual del animal con objeto de inducirle a realizar movimientos sacádicos (1, 5).

Los potenciales de campo, la actividad de las motoneuronas identificadas antidrómicamente y el EOG (5, 12, 15, 17) se grabaron en una cinta magnética instrumental HP 3600 de 4 canales para su posterior estudio. Previo paso por un convertidor analógico-digital, la información almacenada en las cintas magnéticas, se adquirió, almacenó y analizó en un ordenador HP 9845B (10). Con ayuda de programas descritos previamente (10) se calcularon de forma automática las relaciones posición-frecuencia de disparo y velocidad-frecuencia de disparo, determinándose para cada neurona analizada los valores medios correspondientes (umbral y pendiente de la relación).

Concluidas las sesiones de registro, se sacrificó al animal y se perfundió por vía intracardiaca con una solución salina seguida de otra de formaldehído al 10 %. El tronco del encéfalo se cortó en rodajas de 50  $\mu$ m con objeto de comprobar la localización de los electrodos de estimulación y registro.

### Resultados

En la fig. 1 se muestra la identificación antidrómica de una motoneurona del MOE, pudiéndose apreciar la respuesta todo o nada a la estimulación umbral (fig. 1-A), así como la inflexión IS-SD (flecha curva de la fig. 1-B); esta última indica que el registro correspondió a un soma neuronal y no a un axón de paso (4, 5). Sólo se aceptaron como motoneuronas aquellas células cuya actividad eléctrica se registró en los límites electrofisiológicos del MOE (1, 5) y de las que se pudo apreciar una clara inflexión del espacio IS-SD (5, 16, 17). La latencia de activación antidrómica de la motoneu-

rona que se muestra en la fig. 1 fue de 0,6 ms, medido en el pico máximo negativo. El rango de latencias encontrado para la población de motoneuronas identificadas del modo descrito ( $n = 50$ ) varió entre 0,4 y 1,1 ms, con un valor medio de  $0,71 \text{ ms} \pm 0,09$  (D.E.). Respecto a la determinación del intervalo mínimo al doble pulso de estimulación se encontró como valor medio de la población  $1,3 \text{ ms} \pm 0,26$  (D.E.) ( $n = 23$ ), superior al descrito para las interneuronas del MOE (5).

La actividad de una motoneurona durante movimientos oculares espontáneos varió con la posición del ojo en la órbita, aumentando su frecuencia de disparo conforme el ojo se situó en posiciones

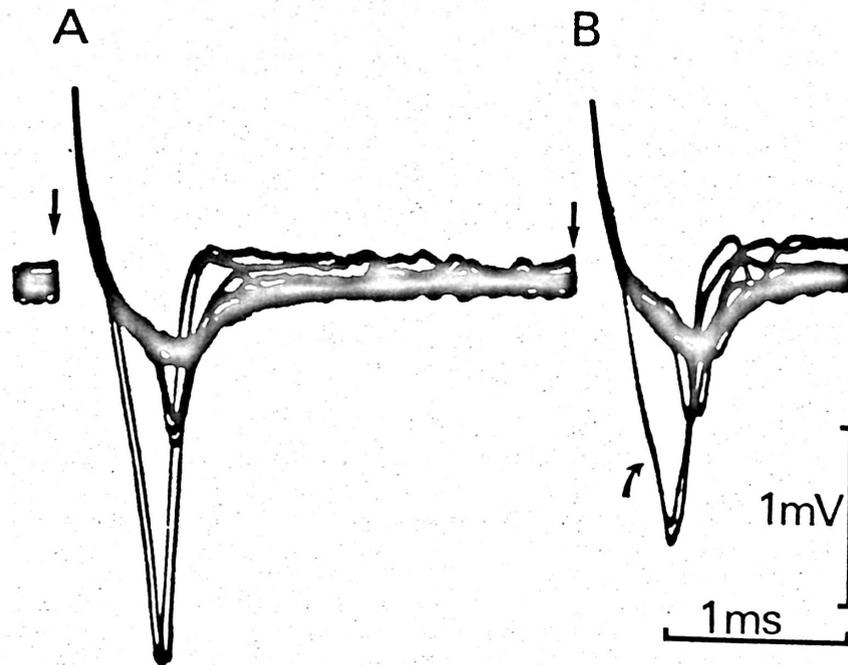


Fig. 1. Activación antidrómica de una motoneurona del núcleo del motor ocular externo (lado izquierdo). A. Respuesta todo o nada de la motoneurona a la estimulación umbral. B. Respuesta de la misma motoneurona durante la determinación de su intervalo mínimo de activación. Véase (flecha curva) la inflexión IS-SD y, además de la actividad umbral de la motoneurona, la activación de otra unidad motoneuronal (onda de menor amplitud) más alejada de la punta del microelectrodo, y con una latencia de activación mayor. Asimismo puede apreciarse el potencial de campo resultante de la activación antidrómica de la población motoneuronal. La flecha vertical indica el inicio del artefacto de estimulación.

angulares mayores en la dirección de activación (homolateral al registro), y disminuyendo su frecuencia de disparo cuando el ojo adoptó posiciones angulares en la dirección de desactivación (fig. 2). Los cambios de posición en la dirección de activación se acompañaron de aumentos en la frecuencia de disparo de la motoneurona proporcionales a la duración, amplitud y velocidad del movimiento. Cuando el movimiento se realizó en la dirección opuesta, la actividad de la motoneurona disminuyó, también de forma proporcional a la amplitud, duración y velocidad del movimiento ocular. Una vez alcan-

zada la nueva posición en la dirección de activación, la actividad de la motoneurona disminuyó progresivamente hasta alcanzar un nivel de disparo relativo a la nueva posición ocular. La frecuencia de disparo correspondiente a una nueva posición ocular alcanzada tras un movimiento en la dirección de activación fue siempre menor que la frecuencia del brote relativo a dicho movimiento. Por el contrario, cuando el movimiento ocular se realizó en la dirección de desactivación la frecuencia de disparo relativa a la nueva posición ocular fue mayor que la relativa al movimiento, siempre y cuando la

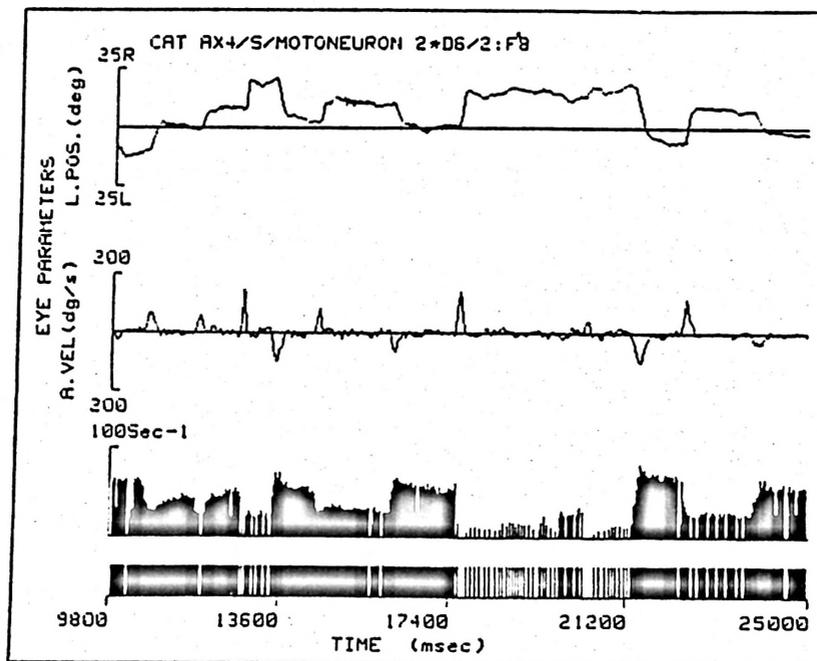


Fig. 2. Representación gráfica, mediante ordenador, de la actividad de una motoneurona del núcleo MOE, identificada antidrómicamente, durante movimientos oculares espontáneos.

De arriba a abajo se representa: posición angular del ojo izquierdo en el plano horizontal (L POS) medida en grados (deg); velocidad del ojo izquierdo (VEL) medida en grados/segundo (deg/s); inversa del intervalo interespiga ( $\text{espigas} \times \text{s}^{-1}$ ) y representación de las espigas obtenidas a través de un discriminador de ventana a partir de los registros de la neurona almacenados en una cinta magnética. Se muestra un registro de 15,2 s de duración. R = hacia la derecha, L = hacia la izquierda. Obsérvense los incrementos de frecuencia relacionados con cambios de posición en la dirección de activación y cómo la frecuencia para la nueva posición es mayor que la correspondiente a la posición de partida, pero menor que la alcanzada durante el movimiento. Asimismo, obsérvense cómo en la dirección de desactivación la frecuencia de disparo disminuye en relación a la posición alcanzada.

nueva posición ocular alcanzada no se encontrase fuera del umbral de actividad de la motoneurona, en cuyo caso ésta quedó silente.

Durante una fijación ocular el intervalo interespiga presentó cierta variabilidad, comprendida entre un 5 y un 30 % del valor medio del intervalo interespiga relativo a cada posición. La mayor variabilidad correspondió a fijaciones de larga duración ( $< 1$  s), durante las cuales apareció una disminución progresiva de la frecuencia de disparo de las motoneuronas.

En 17 de las motoneuronas registradas se midió la frecuencia instantánea media relativa a un número de posiciones oculares a lo largo del rango oculomotor del gato en el plano horizontal ( $\pm 20^\circ$  aproximadamente). El número de medidas realizadas para cada motoneurona fue siempre mayor de 25. Para dicho cálculo se seleccionaron muestras de 100 ms, midiéndose la frecuencia media durante dicho período así como la posición ocular. De esta forma se obtuvo la relación entre el componente horizontal de la posición del ojo izquierdo en la órbita y la frecuencia instantánea de disparo para una motoneurona (fig. 3-A). El coeficiente de correlación ( $r$ ) para la nube de puntos obtenida fue de 0,89. La intersección de la pendiente ( $k$ ) con el eje de abscisas indica el umbral de activación de esa neurona respecto a la posición ocular. Así mismo, la intersección de la línea de regresión con el eje de ordenadas muestra la actividad de la célula cuando el ojo se encuentra en la posición central o de reposo.

Durante movimientos oculares en la dirección de activación, las motoneuronas del MOE produjeron un brote de actividad proporcional a la amplitud y velocidad del ojo; el fenómeno inverso ocurrió durante movimientos oculares en la dirección de inactivación. Así, la frecuencia instantánea de la descarga motoneuronal para cada posición instantánea fue mayor que la correspondiente a la fijación ocular en dicha posición, si el movi-

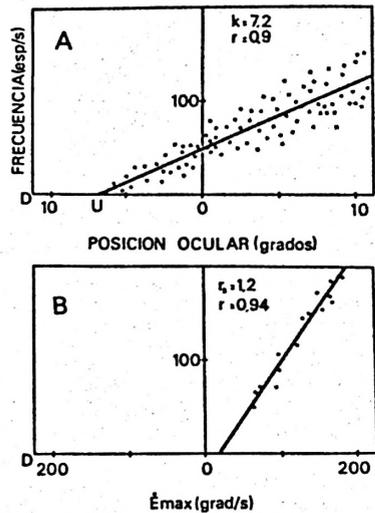


Fig. 3. Representación gráfica de las relaciones entre posición/frecuencia y velocidad/frecuencia de una motoneurona del núcleo motor ocular externo (parámetros  $k$  y  $r_s$ ).

A) Relación frecuencia de disparo (en ordenadas)/posición ocular (en abscisas) para una motoneurona identificada antidrómicamente. Como se puede ver por el valor del coeficiente de correlación ( $r$ ) de la línea ajustada a la nube de puntos obtenida, la relación es lineal, indicando su pendiente ( $k$ ) la sensibilidad de dicha motoneurona a la posición del ojo en la órbita en el plano horizontal.  $k$ : pendiente de la función en espigas/s/grado; U: umbral de activación; D: derecha; I: izquierda. B) Línea de regresión ajustada a la relación frecuencia de disparo/velocidad máxima del movimiento sacádico ( $E_{max}$ ) por el coeficiente de correlación ( $r$ ) esta relación es lineal, siendo  $r_s$  la pendiente, expresando la sensibilidad de dicha motoneurona a los cambios de posición ocular en el plano horizontal. El cuadrante cartesiano representado indica las medidas hechas en movimientos sacádicos realizados en la dirección de activación, en la dirección de desactivación (no representada) la relación fue igualmente lineal.  $r_s$ : pendiente de la función para los movimientos sacádicos en espigas/s/grado/s.

miento se realizó en la dirección de activación, y menor si el movimiento se realizó en la dirección de inactivación.

En las 17 motoneuronas antes mencionadas se midió la velocidad máxima du-

Tabla I. Valores de los parámetros de posición ( $k$ ) y velocidad ( $r_s$ ); medidos en una muestra de la población motoneuronal analizada en el núcleo del MOE en el gato despierto.  $k$ : pendiente de la función posición/frecuencia; Umbral: posición (horizontal) del ojo en la órbita en que la motoneurona inició su actividad;  $X = 0$ : actividad motoneuronal para la posición de reposo del ojo en la órbita;  $r_s$ : pendiente de la función velocidad/frecuencia;  $T$ : constante de tiempo neuronal ( $r/k$ );  $a$ : media;  $b$ : desviación estándar;  $c$ : rango. El coeficiente de correlación ( $r$ ) de las motoneuronas incluidas en esta tabla fue siempre  $\geq 0,85$ .

N.º de motoneuronas	$k$ esp/s/grado	Umbral ( $Y = 0$ ) grados	esp/s cuando $X = 0$	$r_s$ esp/s/grado/s	$T$ ms
17	$7,4^a \pm 0,91$ (E.D.) <sup>b</sup> (5-14,2) <sup>c</sup>	$4,8D \pm 2,1$ (D.E.) (11D-5,51)	$52 \pm 37$ (D.E.) (0-115)	$1,04 \pm 0,41$ (D.E.) (0,78-1,60)	$139,8 \pm 46,2$ (D.E.) (61-216)

rante movimientos sacádicos frente a la frecuencia máxima correspondiente a cada movimiento. Así se obtuvo una relación, para cada motoneurona, análoga a la representada en la fig. 3-B, en la que la pendiente ( $r_s$ ) de la línea de regresión representa la sensibilidad de dicha motoneurona a la velocidad angular del ojo.

En la tabla I se indican los valores de los parámetros medidos en una muestra de la población motoneuronal analizada. El valor de  $k$  para la población estudiada fue de 7,4 espigas/s/grado, mientras que el valor medio de  $r_s$  fue de 1,04 espigas/s/grado/s. De estos valores se obtuvo el valor medio de  $T = (r/k)$ , denominado constante de tiempo neuronal, siendo  $T = 139,8$  ms. El valor de  $T$  debe ser similar al valor de la constante de tiempo del globo ocular en respuesta a cambios en la actividad de las neuronas oculomotoras (14).

Todas las motoneuronas estudiadas presentaron cierta variabilidad en las latencias a los movimientos sacádicos en la dirección de activación, incluso para movimientos sacádicos de amplitud, velocidad y posiciones iniciales de partida similares. En algunos casos el brote comenzó después del inicio del movimiento ocular. El rango encontrado fue de 5 a 15 ms con un valor medio de  $7 \text{ ms} \pm 3$  (E.D.). En los movimientos sacádicos en la dirección de desactivación, los valores encontrados fueron más altos, con un rango comprendido entre 12 y 25 ms y un valor medio de  $16 \text{ ms} \pm 4$  (D.E.).

## Discusión

De los presentes resultados se puede deducir que todas las motoneuronas del núcleo MOE del gato son sensibles a la posición y velocidad ocular, aunque dentro de la población se encuentre toda una gama de sensibilidades a estos dos parámetros. Tales resultados son similares a los descritos en el mono (8, 9, 11, 13, 15). Así mismo, no se ha podido comprobar la existencia de subpoblaciones motoneuronales relacionadas exclusivamente con la posición o con la velocidad ocular, en contra de lo señalado por YAMANAKA y BACH-Y-RITA (18).

El amplio rango en los valores de  $k$  y  $r_s$  (tabla I) concuerda con el también amplio rango en las latencias de activación antidrómica. Como se ha puesto de manifiesto recientemente, las latencias de activación antidrómica están relacionadas con la velocidad de conducción axonal, con el tamaño neuronal y, probablemente, con la excitabilidad de cada neurona (4). De ahí que pueda existir una correlación entre los valores de  $k$  y  $r_s$  (o de  $T$ ) frente a los de la latencia de activación antidrómica, aunque tal hipótesis no ha podido ser demostrada en los presentes experimentos dado la pequeña muestra estudiada.

La ecuación que cuantifica la conducta motoneuronal durante la actividad espontánea ocular del gato despierto se ajusta a la postulada por ROBINSON (14) en el

mono ( $F = F_0 + k.E + r.\dot{E}$ ), donde la frecuencia de disparo de una motoneurona es el resultado de la suma de tres componentes: i)  $F_0$ , frecuencia de disparo correspondiente a la posición central del ojo en la órbita, es decir cuando  $E = 0$  grados; ii)  $k.E$ , frecuencia proporcional a la posición ocular; el producto es positivo para posiciones en la dirección de activación y negativo para posiciones en la dirección de inactivación, y iii)  $r.E$ , frecuencia proporcional a la velocidad angular del ojo. Cuando la velocidad del ojo es cero, la frecuencia de disparo sólo depende de  $F_0$  y  $k.E$ . De acuerdo con los presentes resultados, el 70 % de las motoneuronas registradas se encuentran activas en la posición ocular de reposo ( $E = 0$ ), mientras que el resto se activan entre  $0^\circ$  y  $5,5^\circ$  a la izquierda (posición de activación). Esto indica que el mantenimiento de posiciones más extremas de  $5,5^\circ$  en la dirección de activación es el resultado de un aumento de la frecuencia de disparo motoneuronal, más que de un reclutamiento neuronal. La presencia de motoneuronas de muy alto umbral, que sólo se activan durante posiciones extremas en la dirección de activación (3) no ha podido ser confirmada de modo cuantitativo en los presentes experimentos.

El segundo término de la ecuación, representa la sensibilidad motoneuronal a la posición ocular y refleja la frecuencia de disparo necesaria para que la tensión muscular producida contrarreste las fuerzas elásticas del músculo (14). El valor de  $k$  en la muestra motoneuronal analizada presenta un amplio margen en su distribución (5-14,5 espigas/s/grado). También se ha comprobado que la variabilidad de  $k$  para una misma motoneurona viene determinada por la dirección del movimiento realizado para alcanzar una posición (aunque no se ve afectada por el tipo de movimiento realizado) y por el nivel de alerta en que se encuentra el animal (SERRA y DELGADO-GARCÍA, en preparación).

El tercer término de la ecuación anterior representa el incremento, o decremento, en frecuencia durante el movimiento ocular que se suma algebraicamente a la frecuencia relativa a la posición de partida. Dicho valor expresa el aumento de frecuencia necesario para que el aumento de tensión muscular pueda vencer el componente viscoso del músculo y del globo ocular (14). Los valores de ( $F$ ) que se obtienen en la ecuación cuando se sustituyen los valores de  $r.\dot{E}$  son de alta frecuencia, típicos de los brotes observados durante los movimientos de tipo sacádico analizados en este trabajo. El nivel máximo de descarga encontrado en la muestra analizada nunca superó las 400 espigas por segundo, bastante más bajo que el encontrado en el mono (650 espigas/s) (13). Esta diferencia en el nivel de descarga es explicable en base a las características musculares en ambas especies, ya que de acuerdo con éstas, el recto externo del gato requiere menor frecuencia de estimulación (200 pps) para desarrollar la máxima tensión tetánica que la requerida por su homónimo en el mono (400 pps) (9).

Las motoneuronas del núcleo MOE del gato presentan una latencia respecto al comienzo del movimiento sacádico de valor medio igual a 7 ms (rango 5-15 ms), valores que concuerdan con el encontrado en el mono (9); pero distinto a lo encontrado por otros autores (11) en el mono durante las fases rápidas del reflejo vestíbulo ocular. Estas diferencias pueden deberse a artefactos de la preparación experimental (encéfalo aislado) y a la dificultad de determinar el comienzo del movimiento sacádico cuando interactúan la fase lenta del nistagmo y el movimiento sacádico. La inhibición de la descarga precedente al cese del movimiento sacádico, tiene en el gato un valor medio de 16 ms. Esta mayor latencia respecto a la encontrada en el inicio del movimiento probablemente refleja a nivel neuronal, las propiedades de los elementos contrácti-

les del músculo recto externo, ya que los tiempos de contracción son más cortos que los de relajación en aproximadamente 4 ms, de acuerdo con BARMACK *et al.* (2) y FUCHS y LUSCHEI (8).

Respecto a la conducta seguida por las motoneuronas del núcleo del MOE en el gato durante los movimientos sacádicos, es análoga a la encontrada en otras especies y específicamente en el mono en ciertos aspectos, como son la proporcionalidad existente entre la frecuencia del brote y la amplitud y velocidad del movimiento. Sin embargo, difieren de lo descrito en el mono en cuanto a que la razón de descarga para un movimiento sacádico superior a 5° de amplitud no se satura, ni tampoco se ajusta a un pulso de tipo rectangular, sino que éste es modulado durante el transcurso de la mayoría de los movimientos sacádicos. Tampoco muestran una inhibición total de la descarga durante movimientos realizados en la dirección de inactivación. Estas diferencias funcionales entre poblaciones motoneuronales cuya función es análoga, refleja seguramente las diferentes características existentes en los músculos extraoculares de ambas especies.

En conclusión, la población motoneuronal del núcleo MOE del gato, aquí analizada, a pesar de la variabilidad que presenta en los parámetros que definen su conducta ante la posición y velocidad ocular, se comporta como una población homogénea. La ecuación definitoria de su conducta puede representarse por los valores obtenidos de acuerdo a  $F = 52 + 7,4 \times E + 1,04 \times \dot{E}$ , con unos umbrales de activación comprendidos entre 11° a la derecha y 5,5° a la izquierda y una constante de tiempo neuronal T de aproximadamente 0,14 s, tiempo que tardará el globo ocular en responder de forma exponencial a un cambio repentino de la razón de disparo en la innervación muscular. El valor medio obtenido para T es similar al obtenido mediante el estudio de la mecánica orbitaria para el gato (9, 14).

## Resumen

Se registra en el gato despierto la actividad espontánea y de origen visual de motoneuronas del núcleo del motor ocular externo identificadas mediante su activación antidrómica desde el nervio correspondiente. Todas las motoneuronas identificadas fueron sensibles a la posición y velocidad del globo ocular en el plano horizontal, aunque dicha sensibilidad se distribuyó en una amplia gama de valores. El valor de la constante de tiempo neuronal, es similar al de la mecánica orbitaria. De acuerdo con lo observado, las motoneuronas oculares del gato son funcionalmente similares a las del mono, salvo algunas diferencias, sobre todo en su actividad durante movimientos sacádicos.

## Bibliografía

1. BAKER, R., DELGADO-GARCÍA, J. M. y MCREA, R.: En «Synaptic plasticity in CNS», (H. Flohr y W. Precht, eds.). Elsevier/North Holland, Amsterdam, 1981, Fpp 51-63.
2. BARMACK, N. H., BELL, C. C. y RENCE B. G.: *J. Neurophysiol.*, **34**, 1077-1081, 1974.
3. BROWNE, J. S.: *J. Physiol.*, **254**, 535-550, 1976.
4. BURKE, R. E. y RUDOMIN, P.: En «Handbook of Physiology», vol, 1/1 (E. R. Kandel, ed.). American Physiological Society, Bethesda, Maryland, 1977, pp. 345-422.
5. DELGADO-GARCÍA, J. M., BAKER, R. y HIGSTEIN, S. M.: En «Control of gaze by brain stem neurons», (R. Baker y A. Berthoz, eds.). Elsevier, Amsterdam, 1977, pp 291-300.
6. DELGADO-GARCÍA, J. M., LÓPEZ-BARNEO, J. y SERRA, R.: *Neurosc. Letters Suppl.*, **5**, S182, 1980.
7. EVARTS, E. V: *Electroencephalog. Clin. Neurophysiol.*, **24**, 83-95, 1968.
8. FUCHS, A. F. y LUSCHEI, E. S.: *J. Neurophysiol.*, **33**, 382-392, 1970.
9. KELLER, E. L.: En «Models of oculomotor behavior and control». (B. L. Zuber, ed.). C. R. S. Press, Boca Ratón, 1981, pp. 1-20.
10. POZO, F. del, SENDRA, A., DELGADO-GARCÍA, J. M. y PORTANENCASA, R.: *IEEE System Trans. Man and Cybern. Soc.*, 260-264, 1981.
11. REINHARDT, R. J. y ZUBER, B. L.: *Brain Res.*, **34**, 331-344, 1971.
12. RIBAS, J., SERRA, R. y DELGADO-GARCÍA, J. M.: *Rev. esp. Fisiol.*, **38**, 303-310, 1982.

13. ROBINSON, D. A.: *J. Neurophysiol.*, **33**, 393-404, 1970.
14. ROBINSON, D. A.: *Ann. Rev. Neurosci.*, **4**, 463-503, 1981.
15. SCHILLER, P. H.: *Exp. Brain Res.*, **10**, 347-362, 1970.
16. SERRA, R. y DELGADO-GARCÍA, J. M.: *Rev. esp. Fisiol.*, **36**, 457-462, 1980.
17. SERRA, R., RIBAS, J. y DELGADO-GARCÍA, J. M.: *Rev. esp. Fisiol.*, **38**, 295-302, 1982.
18. YAMANAKA, Y. y BACH-Y-RITA, P.: *Exptl. Neurol.*, **20**, 143-155, 1968.

