

**XIII GIORNATE ITALIANE DI OTONEUROLOGIA
MANIFESTAZIONE UFFICIALE DELL' A.U.O.R.L.**

CON IL PATROCINIO DI
**SOCIETÀ ITALIANA DI OTORINOLARINGOIATRIA
E CHIRURGIA CERVICO-FACCIALE**

**FUNZIONE VESTIBOLARE
E SENSIBILITÀ SPAZIALE
NELL' UOMO**

a cura di A. OTTOBONI, E. MORA, A. SALAMI

Forte dei Marmi
27 Settembre 1996

Comitato Simposi Scientifici FORMENTI - Milano

Ruolo della sostanza reticolare nel controllo dei riflessi vestibolari

G.B. AZZENA, A. FERRARESI, R. SANTARELLI

Istituto di Fisiologia Umana, Università Cattolica del S. Cuore Roma

I riflessi vestibolo-spinali

I riflessi vestibolo-spinali devono essere considerati nell'ambito dei complessi sistemi di controllo della postura. Seguendo la classificazione di Kuypers (8) essi sono di tipo "A", nel senso che la loro funzione è quella di assicurare il corretto assetto posturale in condizioni statiche e nel corso del movimento attraverso l'attivazione simultanea di diversi gruppi muscolari costituiti dai muscoli assiali e dalla muscolatura prossimale degli arti. I sistemi di tipo "B" rappresentano invece, dal punto di vista evolutivo, i primi circuiti di controllo motorio che consentono l'esecuzione di movimenti frazionati eseguiti per attivazione di singoli muscoli o di ristretti gruppi muscolari; tali movimenti sono quindi sganciati dalle posture stereotipe garantite in via riflessa dalle strutture spinali e troncoencefaliche. In realtà, la distinzione tra sistemi di tipo "A" e "B" non è rigida; per esempio, la sostanza reticolare troncoencefalica può essere considerata di tipo "A" o "B" a seconda della differenziazione funzionale delle diverse porzioni da cui risulta costituita. Per quel che riguarda il sistema vestibolare, si può, in prima approssimazione, considerarlo come una struttura di tipo "A". In realtà, le modalità di controllo realizzate su alcuni distretti muscolari, in particolare i muscoli degli arti e i molteplici e differenziati rapporti contratti con strutture come la sostanza reticolare e il locus coeruleus, rendono ragione di alcune caratteristiche funzionali che possono essere meglio comprese nella logica del

frazionamento del movimento piuttosto che in quella di un mero contributo, per quanto rilevante esso sia, al mantenimento dell'assetto posturale.

Il ruolo del sistema vestibolare nel controllo della postura consiste essenzialmente nell'assicurare la stabilità della testa nello spazio attraverso l'attivazione del riflesso vestibolo-collico. Infatti, le accelerazioni angolari e retto-lineari che si generano durante i movimenti della testa determinano la stimolazione rispettivamente dei recettori ampollari ed otolitici. A ciò segue uno spostamento compensatorio della testa determinato dalla attivazione dei muscoli estensori del collo. Per quel che riguarda l'azione sulla muscolatura degli arti, essa è in realtà meramente incidentale alla stabilizzazione della testa, nel senso che tale stabilizzazione può essere garantita a patto che avvenga rispetto ad una struttura che sia a sua volta stabile.

Le afferenze ampollari che entrano in gioco nel controllo posturale sono in gran parte di tipo irregolare e in misura minore di tipo regolare (1, 17, 20). Essendo la scarica delle fibre regolari correlata con la velocità del movimento della testa, la loro dinamica può essere ricondotta al modello meccanico del pendolo a torsione; le fibre irregolari, invece, presentano un maggiore guadagno e un minore ritardo di fase alle alte frequenze di stimolazione sinusoidale rispetto ai valori teoricamente aspettati sulla base della dinamica dei canali semicirculari, risultandone una attività in fase con l'accelerazione della testa. La correlazione con l'accelerazione deve essere messa in relazione con le caratteristiche inerziali del sistema posturale, cioè con l'esigenza di superare l'elevata impedenza meccanica alle alte velocità di movimento della testa. Per quel che riguarda il comportamento delle fibre afferenti provenienti dai recettori otolitici, esso è assimilabile a quello delle afferenze ampollari.

Il controllo del sistema vestibolare sulla postura dei muscoli assiali e sulla muscolatura prossimale degli arti viene realizzato attraverso l'azione dei fasci vestibolo-spinali (1, 4, 20). Il fascio vestibolo-spinale laterale origina dal nucleo di Deiters e pertanto la sua attivazione è in relazione prevalentemente con la stimolazione dei recettori maculari. Le sue fibre decorrono ipsilateralmente nel midollo spinale connettendosi in via monosinaptica ai motoneuroni che innervano la muscolatura assiale e in via multisinaptica a quelli che controllano i muscoli prossimali degli arti. Il fascio vestibolo-spinale mediale origina dai nuclei vestibolari mediale, discendente e laterale. Le sue fibre decorrono ipsi- e controlateralmente nel midollo spinale connettendosi mono- (fascicolo longitudinale mediale) e multisinapticamente con i motoneuroni che innervano i muscoli del collo e degli arti. Questa via trasporta prevalentemente segnali di origine ampollare. In aggiunta ai fasci vestibolo-spinali il controllo vestibolare sui motoneuroni spinali si

esplica in via mono- e polisinaptica attraverso l'azione dei fasci reticolo-spinali mediale e laterale. Questi originano prevalentemente dal nucleo del ponte caudale e dal nucleo gigantocellulare (5, 11, 15).

Il riflesso vestibolo-collico costituisce un sistema di controllo a catena chiusa, per il quale il segnale di ritorno è dato dall'attivazione dei recettori vestibolari che si determina nel corso dello stesso movimento compensatorio generato in risposta alla perturbazione. Di conseguenza, alle velocità fisiologiche di movimento della testa, la fase delle risposte risulta sempre prossima allo zero. Gli studi concernenti la dinamica di questo sistema sono stati effettuati, almeno in prima istanza, in "open-loop", cioè nell'animale con la testa in posizione fissa, in modo da ottenere guadagno e fase delle risposte in assenza del segnale di ritorno dai recettori labirintici. Per quel che riguarda il riflesso vestibolo-collico orizzontale (1, 19), nel gatto decerebrato la registrazione dell'attività elettromiografica dei muscoli del collo ottenuta durante la rotazione della testa ha messo in evidenza l'attivazione dei muscoli controlaterali alla direzione di stimolazione e l'inibizione di quelli ipsilaterali. Le risposte elettromiografiche hanno mostrato un incremento del loro guadagno con l'aumento della frequenza di stimolazione, mentre la fase è risultata prossima ad un segnale in posizione alle basse frequenze (intorno a 0.2 Hz) e correlata con l'accelerazione della testa alle frequenze più elevate (intorno a 3 Hz). Questo tipo di comportamento ha evidentemente il significato di assicurare la compensarietà del riflesso in tutto il "range" di velocità di movimento della testa, cosa questa che comporta il superamento di una impedenza meccanica che incrementa con l'aumento della velocità. D'altra parte, le fibre afferenti e i neuroni vestibolari del secondo ordine a cui esse si connettono mostrano una attività correlata con l'accelerazione della testa (19, 20). Questo significa che il segnale che raggiunge i muscoli del collo deve subire una integrazione per rendere ragione della fase delle risposte alle frequenze di stimolazione basse e intermedie. La interruzione del fascicolo longitudinale mediale (1) non determina alcuna modificazione dell'attività elettromiografica, a meno che la lesione non sia più estesa e non coinvolga le vie reticolo-spinali. Si ha quindi ragione di ritenere che il segnale vestibolare che raggiunge i muscoli del collo venga, almeno in parte, integrato e che questa integrazione si determini a livello della sostanza reticolare troncoencefalica (19).

Il riflesso vestibolo-collico ottenuto sui piani verticali risulta dalla combinazione delle risposte evocate dall'attivazione simultanea dei recettori ampollari e otolitici (4, 5, 10, 17, 20). Anche in questo caso i riflessi si estrinsecano in senso compensatorio e si rileva un aumento del guadagno e un progressivo incremento dell'anticipo di fase delle risposte elettromiografiche all'aumento della frequenza di stimola-

zione. Tuttavia, a differenza di quanto rilevato per il riflesso vestibolo-collico orizzontale, sui piani verticali il ritardo di fase alle basse frequenze di stimolazione viene assicurato dall'attivazione del sistema otolitico, come dimostrato da esperimenti di "plug" dei canali semicircolari (17). Questo significa che non è necessario integrare la risposta di origine vestibolare e pertanto sui piani verticali il contributo dell'attivazione reticolare alla dinamica del riflesso sembra essere poco importante (19).

I riflessi di origine labirintica che agiscono sui muscoli degli arti (1, 10, 17, 21), almeno nelle linee generali, presentano una dinamica simile a quella dei corrispondenti riflessi che si estrinsecano sulla muscolatura cervicale. Tuttavia, esistono importanti differenze con il riflesso vestibolo-collico. Infatti, nel gatto decerebrato i singoli muscoli del collo presentano un vettore preferenziale di attivazione il cui orientamento è variabile con la frequenza di stimolazione. Diversamente, a livello della muscolatura degli arti tale vettore conserva il suo orientamento in tutto l'intervallo di frequenze utilizzate (19, 21). La differenza di comportamento tra i due distretti muscolari è riconducibile a una diversa modalità di interazione tra le informazioni di origine ampollare e otolitica. Tale interazione si realizza a livello delle reti neuronali centrali localizzate in corrispondenza dei nuclei vestibolari e della sostanza reticolare troncoencefalica. Infatti, sono stati trovati numerosi neuroni reticolo-spinali su cui convergono le informazioni di origine ampollare e maculare (11, 15). Il significato delle differenze di organizzazione spaziale tra i muscoli del collo e la muscolatura degli arti va ricercato probabilmente nel fatto che, prendendo in considerazione le modalità di connessione della testa al collo, della colonna cervicale al resto del tronco nonché i punti di inserzione muscolare intorno a queste strutture, è ragionevole aspettarsi delle strategie di stabilizzazione organizzate spazialmente in maniera sicuramente più complessa rispetto a quelle operanti a livello degli arti. D'altra parte, le ragioni delle diversità di comportamento del riflesso vestibolo-spinale a livello del collo e degli arti vanno ricercate, almeno in parte, nella diversa modalità di interazione con i riflessi posturali dovuti alla stimolazione dei propriocettori dei muscoli del collo (riflesso cervico-spinale). A livello della muscolatura del collo infatti, i riflessi vestibolo-spinale e cervico-spinale agiscono in maniera sinergica (4, 5, 10, 17, 21) ed è ragionevole quindi aspettarsi che questa interazione si rifletta sui vettori di orientamento oltretutto sulla dinamica muscolare. In corrispondenza dei muscoli degli arti, invece, poiché il vettore di massima attivazione del riflesso cervico-spinale è allineato con il piano del "pitch" mentre quello del riflesso vestibolo-spinale è orientato sul piano del "roll", la sovrapposizione dell'attività dei due sistemi è solo parziale. Inoltre, nei piani in

cui si verifica la loro interazione, l'uno produce effetti opposti rispetto all'altro, cosicché la rotazione della testa da un lato sul corpo fisso determina una attività dei muscoli estensori ipsilaterali derivante dalla somma dell'attivazione dovuta al riflesso vestibolo-spinale e dell'inibizione determinata dal riflesso cervico-spinale. Si potrebbe quindi ritenere che il mantenimento dell'orientamento del maggiore vettore di attivazione vestibolare a livello degli arti possa essere almeno in parte spiegato tenendo conto della mancata "correzione" della direzione operata dall'attivazione dei propriocettori cervicali. L'interazione tra i segnali originantisi rispettivamente dal labirinto e dai propriocettori del collo avviene a livello dei nuclei vestibolari e della sostanza reticolare. In particolare, per quel che concerne la muscolatura degli arti, l'antagonismo cervico-vestibolare viene verosimilmente controllato da circuiti localizzati a livello della sostanza reticolare. Comunque sia, nella opposizione dei riflessi cervico-spinale e vestibolo-spinale a livello degli arti è possibile riconoscere una proprietà di tipo "B" del sistema vestibolare. Infatti, secondo Lindsay e Roberts l'antagonismo cervico-vestibolare deriva dall'esigenza di eseguire movimenti attivi della testa rispetto al tronco, senza che ciò comporti una modificazione della postura degli arti, venendo l'attivazione vestibolare cancellata o comunque ridotta dal riflesso cervico-spinale.

Le informazioni provenienti dai propriocettori nonché dai recettori cutanei e articolari della muscolatura su cui agiscono i riflessi vestibolo-spinali raggiungono indirettamente i nuclei vestibolari attraverso circuiti plurisinaptici che passano attraverso la sostanza reticolare troncoencefalica e il lobo anteriore del cervelletto (5, 20). Tali circuiti hanno un'azione inibitoria sulle vie eccitatorie vestibolo-spinali. Infatti, nel preparato mesencefalico l'attività delle fibre del fascio vestibolo-spinale laterale dirette agli arti risulta modulata nel corso della deambulazione. Tale modulazione scompare se in questo preparato viene effettuata l'ablazione del lobo anteriore del cervelletto. Si deve quindi ritenere che una delle possibili strategie di adeguamento dello sfondo posturale all'attività fasica passi per i circuiti cerebello-reticolo-spinali.

In questa ottica possono essere considerati anche i risultati ottenuti da Pompeiano e collaboratori nei loro esperimenti concernenti la funzione dell'attività di fibre a partenza dal locus coeruleus sulla scarica dei motoneuroni che innervano la muscolatura degli arti (13, 14). Tali fibre hanno un effetto eccitatorio sui motoneuroni alfa e un effetto inibitorio sulle corrispondenti cellule di Renshaw. Inoltre, la loro scarica durante la stimolazione vestibolare risulta in opposizione di fase rispetto alle risposte delle afferenze vestibolari. Pertanto, nel gatto decerebrato a livello precollicolare, la rotazione della testa da un lato determina attivazione delle vie vestibolo-spinali eccitatorie ipsilaterali e inibizione

delle fibre a partenza dal locus coeruleus dello stesso lato. Ne consegue che la scarica dei motoneuroni che controllano gli estensori ipsilaterali sarà il risultato dell'attivazione dovuta alle fibre vestibolo-spinali e della riduzione di attività indotta dall'azione delle fibre a partenza dal locus coeruleus. Tale riduzione deriva da una minore attivazione dei motoneuroni alfa e, soprattutto, dalla disinibizione delle cellule di Renshaw corrispondenti con conseguente limitazione della scarica dei motoneuroni. Il locus coeruleus agisce quindi come un efficace regolatore del guadagno del riflesso vestibolo-spinale essendo operante a livello della "via finale comune", cioè in corrispondenza dell'ultimo stadio di trasferimento del comando vestibolare. Anche l'introduzione di un fattore di regolazione del guadagno costituisce un aspetto della generale sovrapposizione di una strategia di tipo "B" ad un sistema di controllo di tipo "A".

In generale, il coinvolgimento del locus coeruleus, della sostanza reticolare e del lobo anteriore del cervelletto nel controllo vestibolare della postura si configura come il primo ed essenziale presupposto per un "avanzamento nella gerarchia del controllo motorio".

Il riflesso vestibolo-oculare

Anche il riflesso vestibolo-oculare può essere considerato un sistema di controllo posturale. La sua funzione fondamentale è quella di ridurre la velocità di scorrimento dell'immagine sulla retina per consentire una visione chiara (9). In realtà questa funzione è svolta anche da altri sistemi, come il riflesso optocinetico ed il riflesso cervico-oculare, ma nessuno di essi ha la rapidità di intervento sufficiente a compensare le vibrazioni ad alta frequenza provocate, ad esempio, dalla locomozione. Per ottenere questo, il riflesso vestibolo-oculare si avvale di una circuitazione di base molto semplice, articolata su tre neuroni, che lavora in circuito aperto, dato che l'output (movimento degli occhi) non influenza l'input (movimento della testa). Tale arco è costituito semplicemente dalle fibre che prendono sinapsi direttamente o tramite un interneurone con i nuclei oculomotori (oculomotore comune, trocleare ed abducente).

Tuttavia, fin dall'inizio delle ricerche in questo settore, si è notata una netta discrepanza, in termini di caratteristiche temporali, tra l'input vestibolare e l'output oculare; in particolare, la costante di tempo del segnale che viaggia all'interno del nervo vestibolare è nettamente più breve della costante di tempo del movimento oculare che ne consegue. Inoltre, il segnale proveniente dal labirinto vestibolare è codificato in termini di velocità, mentre i muscoli oculari devono essere

controllati da un segnale posizionale. Per spiegare queste discrepanze è stata ipotizzata l'esistenza di circuiti polisinnaptici in parallelo, con la funzione di integratori, analogamente a quanto osservato nei riflessi vestibolo-spinali. Ma, a differenza dei riflessi vestibolo-spinali, tale integrazione non avviene nella sostanza reticolare; secondo le attuali opinioni, l'integratore relativo al piano orizzontale è identificabile nel nucleo preposito dell'ipoglossa, mentre il nucleo interstiziale di Cajal costituisce l'integratore relativo al piano verticale (6) (è interessante notare che alcuni ricercatori hanno osservato varie analogie strutturali tra alcune popolazioni di quest'ultimo nucleo e le cellule della sostanza reticolare pontina).

Tuttavia, studi neuroanatomici effettuati con traccianti retrogradi (2, 16) hanno messo in evidenza connessioni tra i nuclei oculomotori (soprattutto il nucleo dell'abducente) e la formazione reticolare. Si ritiene probabile che almeno una parte di queste popolazioni neuronali siano in qualche modo connesse con la coordinazione occhio-testa, dato che, come abbiamo visto, fanno parte anche della circuitazione dei riflessi vestibolo-spinali. A questo proposito, è stato dimostrato che l'attività di questi neuroni non ha alcuna relazione con la parte compensatoria della risposta vestibolo-oculare, ma presenta dei picchi di attivazione in corrispondenza delle fasi rapide anticompensatorie (7). Inoltre, la stimolazione elettrica di varie aree della formazione reticolare provoca posizionamenti oculari differenti, raggiunti però con uguale velocità. Per capire meglio il problema è opportuno esaminare più in dettaglio le caratteristiche del riflesso vestibolo-oculare, e le sue relazioni con il sistema saccadico.

Una tipica risposta oculare ad una rotazione della testa è costituita da due tipi di movimento: un movimento lento in direzione opposta a quella della rotazione (detta fase compensatoria perché "compensa" il movimento della testa) interrotto da diversi movimenti rapidi nella stessa direzione della rotazione (detti per questo fasi anticompensatorie). In passato si riteneva che la parte fondamentale del riflesso fosse costituita dalla fase compensatoria, e che le fasi rapide avessero solo la funzione di riportare l'occhio verso il centro orbitale. Attualmente invece, si ritiene che le fasi rapide costituiscano una parte integrante del riflesso vestibolo-oculare, preposta al riorientamento del campo di sguardo. In altre parole, anche se la classificazione di Kuypers (vedi sopra) è stata proposta per i riflessi spinali, potremmo dire, per analogia, che la fase lenta costituisce un sistema di tipo "A" mentre la fase rapida è un sistema di tipo "B".

Molte caratteristiche delle fasi rapide anticompensatorie fanno pensare che esse siano generate dagli stessi sistemi che generano i movimenti saccadici, e questo dato conferma il ruolo di riorientamento dello

sguardo di questa componente del riflesso vestibolo-oculare. Varie aree della sostanza reticolare mesencefalica, pontina e midollare sono implicate nella genesi di questi movimenti, tanto è vero che lesioni di tali aree possono sopprimere selettivamente le fasi rapide del riflesso vestibolo-oculare. In particolare, in queste aree sono situate i neuroni "burst" (18), la cui scarica insorge in corrispondenza dell'esecuzione dei saccadi; tale scarica è correlata con la metrica dei saccadi o con la posizione spaziale in cui terminano i saccadi stessi. In generale, si ritiene che questi siano neuroni premotori, sede della riorganizzazione del segnale proveniente dai collicoli in funzione delle linee di forza dei muscoli estrinseci oculari. Sembra inoltre che la rete di integrazione costituita dalle loro sottopopolazioni sia responsabile delle modalità di attivazione dei motoneuroni al fine di ottenere una intensa attività fascica iniziale (volta a vincere le resistenze visco-elastiche dei muscoli), seguita da una minore attività tonica (per la continuazione del movimento saccadico). Sempre in queste aree sono anche presenti i neuroni "pause", la cui attività è sospesa durante l'esecuzione dei movimenti saccadici; essi sono connessi, tra l'altro, con i neuroni trigger del collicolo superiore, la cui scarica non è correlabile con la metrica dei saccadi. La loro funzione sarebbe correlata con il mantenimento della stabilità oculare tra un saccade e l'altro. Sia i neuroni "burst" che quelli "pause" (e le relative sottopopolazioni) costituiscono quindi dei centri di integrazione fondamentali per la programmazione e l'esecuzione dei movimenti saccadici.

Si è anche osservato che alcune cellule della formazione reticolare sono modulate dalle afferenze propriocettive dei muscoli estrinseci oculari (3); a questo proposito è importante ricordare che tale sistema muscolare, a differenza di tutti gli altri, non presenta lo "stretch reflex", e che in passato si è arrivati a negare ogni importanza a livello di questo sistema propriocettivo. Più di recente è stata dimostrata l'importanza di tale informazione per controllare, tra l'altro, il range in cui vengono effettuati i movimenti oculari (12) ed il corretto orientamento spaziale delle fasi rapide sia del riflesso vestibolo-oculare, che del riflesso cervico-oculare. Da notare che il modo di agire di quest'ultimo riflesso sulla posizione oculare è peculiare, dato che esso, più che spostare direttamente l'occhio, modula il range entro il quale vengono estrinsecati i vari movimenti, come il riflesso vestibolo-oculare stesso ed il riflesso ottocinetico; questo dato lascia supporre che il riflesso cervico-oculare sia di fondamentale importanza nella coordinazione occhio-testa. Questi dati, assieme al fatto che nella sostanza reticolare bulbo-pontina è frequente trovare cellule la cui attività è correlata sia ai movimenti oculari che a quelli della testa, fanno pensare che tale

area possa essere considerata un centro di integrazione fondamentale per la coordinazione occhio-testa.

Bibliografia

- 1) BILOTTO G, GOLDBERG J, PETERSON BW, WILSON VJ (1982) *Dynamic properties of vestibular reflexes in the decerebrate cat*. Exp Brain Res 47: 343-352.
- 2) BUTTNER-ENNEVER JA (1977) *Pathways from the pontine reticular formation to structures controlling horizontal and vertical eye movements*. In: R. Baker and A. Berthoz (eds) Control of gaze by brainstem neurons. Amsterdam, 89-98.
- 3) DONALDSON IML, KNOX PC (1993) *Evidence for corrective effects of afferent signals from the extraocular muscles on single units in the pigeon vestibulo-oculomotor system*. Exp Brain Res 95: 240-250.
- 4) DUTIA MB, HUNTER MJ (1985) *The sagittal vestibulocollic reflex and its interaction with neck proprioceptive afferents in the decerebrate cat*. J Physiol 359: 17-29.
- 5) EZURE K, SASAKI S, UCHINO Y, WILSON VJ (1978) *Frequency response analysis of vestibular-induced neck reflex in cat. II. Functional significance of cervical afferents and polysynaptic descending pathways*. J Neurophysiol 41: 459-471.
- 6) FUKUSHIMA K, KANEKO CRS (1995) *Vestibular integrators in the oculomotor system*. Neurosci Res 22: 249-258.
- 7) KITAMA T, GRANTYN A, BERTHOZ A (1995) *Orienting-related eye-neck neurons of the medial ponto-bulbar reticular formation do not participate in the horizontal canal-dependent vestibular reflexes of alert cats*. Brain Res Bull 38(4): 37-347.
- 8) KUYPERS HGJM (1981) *Anatomy of the descending pathways*. In: Motor Control, Handbook of Physiology, American Physiological Society, vol II, Sect 1, pp 597-666.
- 9) LEIGH RJ, BRANDT (1993) *A reevaluation of the vestibulo-ocular reflex: new ideas of its purpose, properties, neural substrate, and disorders*. Neurology 43(7): 1288-1295.
- 10) LINDSAY KW, ROBERTS TDM, ROSENBERG JM (1976) *Asymmetric tonic labyrinth reflexes and their interaction with neck reflexes in the decerebrate cat*. J Physiol 261: 583-601.
- 11) MANZONI D, POMPEIANO O, STAMPACCHIA G, SRIVASTAVA UC (1983) *Responses of medullary reticulospinal neurons to sinusoidal stimulation of labyrinth receptors in decerebrate cat*. J Neurophysiol 50: 1059-1079.
- 12) PETTOROSSO VE, FERRARESI A, DRAICCHIO F, ERRICO P, SANTARELLI R, MANNI E (1995) *Eye muscle proprioception and eye position*. Acta Otolaryngol (Stockh) suppl 520: 77-81.
- 13) POMPEIANO O, HORN E, D'ASCANIO P (1991) *Locus coeruleus and dorsal pontine reticular influences on the gain of vestibulospinal reflexes*. Progr Brain Res 88: 435-461.
- 14) POMPEIANO O, MANZONI D, BARNES CD (1991) *Responses of locus coeruleus to labyrinth and neck stimulation*. Progr Brain Res 88: 411-434.
- 15) POMPEIANO O, MANZONI D, SRIVASTAVA UC, STAMPACCHIA G (1984) *Convergence and interaction of neck and macular inputs on reticulospinal neurons*. Neurosci 12: 111-128.

- 16) ROBINSON FR, PHILLIPS JO, FUCHS A.F. (1994) *Coordination of gaze in primates: brainstem inputs to neck and extraocular motoneuron pools*. J Comp Neurol 346: 43-62.
- 17) SCHOR RH, MILLER AD (1981) *Vestibular reflexes in neck and forelimb muscles evoked by roll tilt*. J Neurophysiol 46: 167-178.
- 18) SCUDDER CA (1988) *A new local feedback, model of the saccadic burst generators*. J Neurophysiol 59: 1455-1475.
- 19) WILSON VJ (1993) *Vestibulospinal reflexes and the reticular formation*. Progr Brain Res 97: 211-217.
- 20) WILSON VJ, PETERSON BW (1978) *Peripheral and central substrates of vestibulospinal reflexes*. Physiol Rev 58: 80-105.
- 21) WILSON VJ, SCHOR RH, SUZUKI I, PARK BR (1986) *Spatial organization of neck and vestibular reflexes acting on the forelimbs of the decerebrate cat*. J Neurophysiol 55: 514-526.