

MODELLI DI CONTROLLO SOTTOCORTICALE BINOCULARE

Paolo Bruno e Paolo Inchingolo

*Dipartimento di Elettrotecnica, Elettronica ed Informatica
Università di Trieste*

Storicamente si è ritenuto che il processamento degli stimoli sensoriali visivi e vestibolari fosse basato su strutture specializzate per ogni tipo di movimento; il sistema oculomotore è stato cioè tradizionalmente considerato come un insieme di sottosistemi indipendenti agenti in parallelo, dove ogni sottosistema controlla un particolare tipo di movimento coniugato o disconiugato [49]. Oggi è altresì noto che vergenza e versione interagiscono continuamente [10].

L'indipendenza dei sistemi viene postulata nel disegno di molti paradigmi sperimentali e nella derivazione dei modelli, nonostante numerose strutture premotorie partecipino in molti riflessi [6]. Molto frequentemente, inoltre, delle tre rotazioni oculari ne viene studiata una sola. Entrambi i fattori, se da un lato pongono, ed hanno posto, dei limiti ai risultati ottenibili, dall'altro hanno determinato il successo di questa disciplina. La separazione funzionale di un sistema complesso in sottosistemi (per lo più considerati indipendenti) ha consentito semplificazioni notevoli e conseguentemente ha consentito di raggiungere una gran mole di risultati a partire dai quali si è potuto inferire sulla struttura di base del sistema oculomotorio e di altri sistemi motori animali. La coordinazione binoculare, in una o più dimensioni, è uno di quegli aspetti per i quali l'approccio compartimentato risulta oltremodo penalizzante, i fenomeni sono abbastanza ben conosciuti dal punto di vista comportamentale ma molto meno da quello del sistema. I modelli, che concettualizzano questa conoscenza, sono lo specchio di questo stato di cose.

A tutt'oggi non esiste un modello che tenga conto di tutti gli aspetti e di tutte le interazioni fra «sottosistemi» che contribuiscono alla definizione della coordinazione binoculare. I modelli 3D sono quelli che dal punto di vista delle componenti sono i più completi, mancano però molto spesso di aderenza anatomico-fisiologica essendo essenzialmente descrizioni cinematiche; non contemplano inoltre alcuna forma di facilitazione pur ponendo il problema della dipendenza dei controlli di vergenza e versione. I modelli monodimensionali orizzontali sono i più fisiologicamente compatibili ma ovviamente descrivono una realtà necessariamente limitata. Per questa categoria di movimenti esistono schemi e modelli (molto pochi in verità) che cercano di spiegare i fenomeni di adattamento coniugato e disconiugato. Per quanto attiene alla vergenza, l'ultimo fra i sottosistemi studiati, esistono numerosi schemi (rigorosamente limitati al piano orizzontale). Gli schemi un po' più completi tengono conto di almeno due delle componenti della triade e sono pertanto dei modelli di interazione.

Le linee guida di questa trattazione seguiranno l'evoluzione di modelli semplici, per lo più già presentati nelle altre scuole del GIMO, sottolineando la potenzialità delle strutture bilaterali e distribuite, considerando la coordinazione in una e in più dimensioni e ponendo come elemento chiave il concetto di interazione fra i sistemi.

La separazione in sistemi di vergenza e sistemi di versione sta alla base dell'approccio classico "alla Hering" per la risoluzione dei problemi coordinativi. La legge di Hering (1868), o legge di eguale innervazione, afferma che esiste un comando centrale comune per muovere entrambi gli occhi; questo comando viene traslato in un comando motorio in termini di attività dei motoneuroni approssimativamente uguale per i due occhi. Invertendo le coppie muscolari a cui si invia lo stesso segnale, i movimenti possono trasformarsi da movimenti di vergenza in movimenti di versione. Dai segnali di movimento binoculare è sempre possibile estrarre un modo comune ed un modo



differenziale (pratica peraltro usuale in molte applicazioni ingegneristiche) che vengono chiamati versione e vergenza. Impiegare una descrizione comportamentale, ancorchè comoda perchè associa ad una componente i cambi di direzione ed all'altra i cambi di profondità [24], per inferire su quali debbano essere i segnali generati dai sottosistemi di controllo è, purtroppo, la prassi. Da questo approccio è tautologico arrivare a schemi che implementino la legge di Hering e dunque la linear addiction fra vergenza e versione. Ma è un approccio che si basa su osservazioni esterne al sistema e su una semplificazione (separazione del processamento della direzione e della profondità delle mire visive) che, se risulta compatibile con la parte sensoriale (corticale) della programmazione del movimento, è certamente distante dal problema meramente innervazionale che viene risolto a livello sottocorticale. Un esempio può aiutare: vale la pena di sviluppare un sistema che di base innervi coppie di muscoli extraoculari corrispondenti (yoked) in maniera uguale volendo ottenere lo stesso cambio di direzione per entrambi gli occhi, se i muscoli differiscono uno dall'altro e si è quindi costretti a correggere gli errori a posteriori?

Hering sosteneva che i movimenti binoculari erano poi innati perchè osservabili in persone cieche dalla nascita. Diversamente, Helmholtz (1867) era convinto che i movimenti oculari venissero appresi ed ottimizzati sia per minimizzare il dispendio energetico associato all'atto motorio sia per ottimizzare la visione [29]. L'approccio di Helmholtz è sicuramente più ricco di implicazioni e consente facilmente di introdurre il concetto di interazione non-lineare osservata sempre più di frequente fra i sottosistemi motori, si presta inoltre a spiegare la coordinazione binoculare nei ciechi senza postulare nulla di innato. L'uguale innervazione, e qualunque altra innervazione, sono in effetti equivalenti per il sistema motorio di chi non beneficia della visione; pertanto, se secondo un qualsiasi indice di merito l'uguale innervazione risulta "più economica" di un'altra, è prevedibile che un cieco sviluppi questo pattern innervazionale piuttosto che un altro. A conferma della necessità di approcciare criticamente certe semplificazioni del passato, vi sono, ad esempio, registrazioni di movimenti non coordinati in mammiferi [14], [66], registrazioni di attività più monoculari che binoculari (ocular selectivity) in strutture definite versionali [67], ed una lunga teoria di osservazioni sulla non addittività (o interazione non-lineare) delle risposte dei singoli sistemi durante movimenti coordinati [38]: saccadici e vergenza [18], [19], [20], [21], [22], [23], [36], [37], [65], [60], [10]; riflesso vestibolare e vergenza [53], [54], [63], [55], [47], [52], [64]; riflesso ottocinetico e vergenza [7]. A onor del vero va anche rimarcato che negli anni si sono accumulate evidenze in favore di una implementazione strutturale della legge di Hering [45], [44]. Un altro, e non meno importante, aspetto che richiede una valutazione attenta nella rappresentazione modellistica del sistema motorio è dato dalla definizione degli effettori (i muscoli, l'impianto oculare, il sistema controllato) a cui arriva l'innervazione. Noi osserviamo il sistema, come già detto, per lo più dall'esterno: misuriamo i movimenti, non le innervazioni. La scelta dell'impianto è importante per capire quale debba essere la trasformazione visuo-motoria, in quanto definisce il contenuto informativo motorio all'ingresso del sistema controllato [13]. Un problema che si è riproposto all'attenzione dei ricercatori, soprattutto a chi si occupa di controllo binoculare in tre dimensioni, con la proposizione di nuovi modelli per gli impianti oculomotori [16], [39].

Modelli del solo comando discongiunto (vergenza e non solo).

In origine, il sistema di vergenza è stato considerato come un semplice sistema in retroazione (visiva) deputato al raggiungimento della fusione [48], [68]. In effetti la vergenza (intesa come movimenti di convergenza o divergenza oculare) ha diverse nature: tonica, prossimale, accomodativa, fusionale, ed ha diverse componenti: una iniziale-veloce-transiente e un'altra ritardata-lenta-sostenuta. La triade (near triad) vergenza-accomodazione-costrizione pupillare costituisce il complesso di tre distinte risposte motorie che si ritiene originino da tre sistemi interconnessi ed interagenti cooperativamente. Infine, i movimenti oculari disgiuntivi manifestano una asimmetria fra convergenza e divergenza, alla quale è normalmente data risposta mediante un differente setting parametrico di un modello base della vergenza. L'evoluzione dei modelli è segnata da due diverse linee di sviluppo: da un lato il tentativo di conglobare in un unico sistema i vari fattori che contribuiscono al movimento discongiunto dei due occhi, cioè una spinta alla



maggior integrazione [17], dall'altro si cerca di raggiungere un maggior dettaglio sulle componenti specifiche. Ad esempio, la dual-mode theory [32], che postula l'esistenza di due componenti per la vergenza guidata dalla disparità, cioè di una sola delle componenti della triade (vergenza accomodazione-costrizione pupillare), ha recentemente portato allo sviluppo di un modello [31] dettagliato della componente iniziale della vergenza, riprendendo il famoso modello introdotto da Zee [65] per spiegare l'interazione non lineare fra vergenza e versione.

In letteratura si trovano per lo più schemi monodimensionali (per la componente orizzontale): modelli della sola vergenza guidata dalla disparità (la parte motoria della fusione) che, eventualmente, ne separano le componenti; modelli che descrivono la facilitazione saccadica della vergenza. Esistono poi modelli della sola accomodazione, della vergenza accomodativa, e quelli di interazione fra vergenza dovuta alla disparità e all'accomodazione ed infine modelli di interazione fra le componenti che governano l'allineamento binoculare in diverse dimensioni (per esempio vergenza orizzontale e foria verticale).

Modelli bilaterali: le strutture di integrazione motoria e di trasformazione del comando fasico.

Strutture bilaterali sono state proposte da Inchingolo a partire dal 1985 e possono trovarsi riassunte in un precedente libro del GIMO [26]. Questo tipo di struttura è stata proposta anche da Arnold o Cannon in collaborazione con Robinson [2], [3], [9], [8] e da Galiana [28] con Outerbridge [27] e con Cova [12], [11]. I tre gruppi (Inchingolo, Robinson e Galiana) si differenziano perché accentuano, nella concettualizzazione modellistica, un aspetto oppure l'altro. Per Inchingolo la struttura bilaterale è lo strumento per superare le limitazioni fisiche delle codifiche neuronali (solo segnali positivi): la struttura push-pull, con annesso segnale di bias, consente infatti di completare lo spettro dei segnali necessari sottolineando inoltre la natura differenziale del controllo oculomotorio. D'altro canto esprime anche la necessità di una struttura modificabile, capace di adattarsi agli impianti motori. Una via quest'ultima che ha portato Inchingolo a lavorare successivamente sui circuiti premotori di compensazione e sugli impianti oculomotori [34], [35], [33]. Per Robinson è l'aderenza anatomo-funzionale a prevalere, una scelta che porta a formalizzare il modello in termini di rete neurale. La compatibilità del modello con la realtà biologica che rappresenta è un approccio che già aveva fatto il successo del modello bang-bang del 1975 [51] ed è lo strumento per la definizione della struttura ed anche dell'algoritmo di apprendimento della rete (che ne consente la plasticità). Galiana infine esplora le possibilità della struttura bilaterale come sito di integrazione (non-lineare) fra i diversi sottosistemi di vergenza e versione fino a portarla a negare la necessità di due integratori, un argomento che aveva avuto molto interesse alcuni anni fa nella comunità scientifica ma che sembrava risolto favorevolmente in favore di almeno due integratori (o per vergenza e per versione o, secondo altri, monoculari per ciascuno dei due occhi [15]).

Modelli del sistema saccadico.

Per quanto attiene ai modelli del sistema saccadico si può fare riferimento alla revisione critica di Inchingolo [26]. I modelli possono così venir classificati in base alla loro struttura interna ed al tipo di controllo realizzato: modelli monodimensionali per le componenti orizzontale o verticale, modelli a parametri concentrati (collassati) monoculari; modelli binoculari a parametri concentrati (più o meno bilateralizzati); modelli binoculari distribuiti-bilaterali-eventualmente adattivi (per la sola componente orizzontale); modelli monoculari tridimensionali. Per questo gruppo di modelli, la coordinazione binoculare (quando prevista) si estrinseca nel solo caso particolare di movimenti a vergenza costante. Un secondo gruppo di schemi descrive invece alcuni dei meccanismi responsabili della risposta coordinativa (per la componente orizzontale): modelli binoculari distribuiti-bilaterali-adattivi (per la sola componente orizzontale) [4], [70]; modelli binoculari con strutture indipendenti per i due occhi [15], [65]; modelli binoculari di interazione fra i sottosistemi di vergenza e versione [65], [55]; modelli che sottolineano l'alterazione della binocularità (specie dinamica). In quest'ultimo caso l'alterazione dinamica viene spiegata in base alle carenze del



sistema di compensazione monoculare (che distribuisce il segnale agli impianti) dei due sistemi da controllare [25]. Il modello biologico che consente di estrapolare queste caratteristiche è costituito dai bambini e dimostra, se ce ne fosse bisogno, come risulti adeguato allo studio della coordinazione binoculare un approccio alla Helmholtz. Un esempio di modello adattivo che incorpora la modulazione del livello di convergenza oculare sulle prestazioni disconiugate del sistema saccadico, è stato proposto da Bruno e colleghi [4], [70]. Lo schema mostra le potenzialità di un approccio distribuito, in cui i profili dei segnali di controllo originano da codifiche temporali e spaziali delle attività dei siti neuronali.

Caso a se' fanno i modelli binoculari tridimensionali che, di necessità, comprendono sia la componente coniugata che quella disconiugata, ma, per i quali, le tre componenti di vergenza sono sempre scollegate dagli altri elementi della triade.

Quando la coordinazione binoculare viene valutata dal punto di vista 3D, cioè considerando le tre rotazioni oculari (orizzontale, verticale e la torsione), le posizioni oculari, in ragione della natura non commutativa delle rotazioni tridimensionali, vengono preferibilmente espresse con enti matematici quali quaternioni o vettori di rotazione [57].

I modelli tridimensionali, anche di sola versione, generano segnali di controllo che sono le componenti dei quaternioni [56] o dei vettori di rotazione [42], [59] e sono modelli non lineari perché rispecchiano l'algebra dei quaternioni o dei vettori. Questi modelli codificano per lo più segnali che sono legati alla velocità angolare e non alla derivata della posizione: un aspetto tutt'altro che secondario visto che i circuiti premotori sono eccitati da segnali di tipo fasico.

Le rotazioni oculari in 3D soggiacciono inoltre ad una serie di vincoli cinematici. I vincoli monoculari sono espressi dalle leggi di Donders (1847) e di Listing (Helmholtz 1867) [30]: lo stato torsionale degli occhi risulta vincolato dalle componenti direzionali (riduzione dei gradi di libertà), pertanto, fra mire all'infinito, ed in un opportuno riferimento, la torsione risulta nulla. Così i modelli 3D conglobano al loro interno dei meccanismi di interazione fra le componenti del segnale di controllo in modo da realizzare il vincolo torsionale (sulla cicloversione). In visione ravvicinata si evidenziano inoltre delle limitazioni di tipo binoculare [58] che si manifestano vincolando la ciclovergenza al livello di convergenza oculare ed all'elevazione di entrambi gli occhi [1], [46], [43], [62], [41], [40], [42], [61]. Risulta pertanto necessario prevedere nel modello uno schema di interazione fra vergenza e versione. Mok e colleghi [43] proposero un modello in cui questa interazione (non lineare) avveniva all'uscita degli integratori 3D (di vergenza e versione); diversamente, Minken [42] propose che l'interazione avvenisse fra i segnali di velocità. L'interazione fra vergenza e versione è stata modellizzata anche da van den Berg in termini di cambi di posizione (displacement) [59] e riscritta poi in termini di velocità [5]. I segnali generati dai diversi modelli non sono direttamente confrontabili perché basati su definizioni di vergenza e versione diverse. Nei lavori di Minken la vergenza e la versione originano da una reinterpretazione della legge di Hering [40]; hanno natura vettoriale e si compongono secondo le regole di composizione vettoriale. Per van den Berg è l'estensione della legge di Listing a definire le componenti simmetriche (versione) e antisimmetriche (vergenza) dei vettori di rotazione che descrivono le posizioni oculari [62].

Gli impianti oculomotori

Da ultimo vale la pena di ricordare ancora che un modello del sistema di controllo non può prescindere dalla definizione del sistema controllato. In questo specifico due sono gli elementi di maggior interesse: i piani di azione muscolare e le caratteristiche dinamiche dei singoli muscoli. Ad ogni rotazione oculare partecipano sempre tutti i muscoli extraoculari, e, anche nell'ipotesi felice di due occhi uguali, né la vergenza né la versione possono beneficiare di una particolare condizione di simmetria: anche i retti orizzontali (laterale e mediale) mostrano fra loro rimarchevoli differenze di elasticità e viscosità [69]. Inoltre, poiché le caratteristiche degli impianti dipendono da posizione, eccentricità e direzione di moto di ogni singolo occhio rispetto ai suoi vincoli, l'impiego di modelli semplici, minimi impone di modificare, al variare delle condizioni di simulazione i parametri dei modelli dei due impianti.



Bibliografia

1. Allen M.J., Carter J.H., The torsional component of the near reflex, *Am. J. Opt.*, 1967, 44, 343-349
2. Arnold D.B., Robinson D.A., A learning network model of the neural integrator of the oculomotor system, *Biol. Cybern.*, 1991, 64, 447-454
3. Arnold D.B., Robinson D.A., The oculomotor integrator: testing of a neural network model, *Exp. Brain Res.*, 1997, 113, 57-74
4. Bruno P., Inchingolo P., Van der Steen J., Unequal amplitude saccades produced by aniseikonic patterns: a model approach, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3473-3492
5. Bruno P., Van den Berg A.V., Torsion during saccades between tertiary positions, *Exp. Brain Res.*, 1997, 117, 251-265
6. Buettner U., Buettner-Ennever J.A., Present concepts of oculomotor organization, 1988, *Neuroanatomy of the oculomotor system*, Buettner-Ennever J.A., Elsevier Science Publishers, New York, 3-32
7. Busettini C., Miles F.A., Schwarz U., Ocular responses to translation and their dependence on viewing distance. II motion of the scene, *J. Neurophysiol.*, 1991, 66, 865-878
8. Cannon S.C., Robinson D.A., Shamma S., A proposed neural network for the integrator of the oculomotor system, *Biol. Cybern.*, 1983, 49, 127-136
9. Cannon S.C., Robinson D.A., An improved neural-network model for the neural integrator of the oculomotor system: more realistic neuron behavior, *Biol. Cybern.*, 1985, 53, 93-108
10. Collewijn H., Erkelens C.J., Steinman R.M., Voluntary binocular gaze-shifts in the plane of regard: dynamics of version and vergence, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3335-3358
11. Cova A., Galiana H.L., A bilateral model integrating vergence and the vestibulo-ocular reflex, *Exp. Brain Res.*, 1996, 107, 435-452
12. Cova A., Galiana H.L., Providing distinct vergence and version dynamics in bilateral oculomotor network, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3359-3371
13. Crawford J.D., Geometric transformations in the visual-motor interface for saccades, 1997, *Three-Dimensional Kinematics of Eye, Head, and Limb Movements*, Fetter M., Haslwanter T., Misslisch H., Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 85-99
14. Dell'Osso L.F., Williams R.W., Ocular motor abnormalities in achiasmatic mutant belgian sheepdogs: unyoked eye movements in a mammal, *Vis. Res.*, 1995, 35, 109-116
15. Dell'Osso L.F., Evidence suggesting individual ocular motor control of each eye (muscle), 1994, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson*, Brandt T., Buettner U., Fuchs A.F., Zee D.S., Verlag, New York, 342-344
16. Demer J.L., Miller J.M., Poukens V., Vinters H.V., Glasgow B.J., Evidence for fibromuscular pulleys of the recti extraocular muscles, *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 1995, 36, 1125-1136
17. Eadie A.S., Carlin P.J., Evolution of control system models of ocular accommodation, vergence and their interaction, *Med. & Biol. Eng. & Comput.*, 1995, 33, 517-524
18. Enright J.T., Changes in vergence mediated by saccades, *J. Physiol.*, 1984, 350, 9-31
19. Enright J.T., Facilitation of vergence changes by saccades: influences of misfocused images and of disparity stimuli in man, *J. Physiol.*, 1986, 371, 69-87
20. Enright J.T., Ocular translation and cyclotorsion due to changes in fixation distance, *Vis. Res.*, 1980, 20, 595-601
21. Enright J.T., The aftermath of horizontal saccades: saccadic retraction and cyclotorsion, *Vis. Res.*, 1986, 26, 1807-1814
22. Enright J.T., The remarkable saccades of asymmetrical vergence, *Vis. Res.*, 1992, 32, 2261-2276
23. Erkelens C.J., Steinman R.M., Collewijn H., Ocular vergence under natural conditions. II. Gaze shifts between real targets differing in distance and direction, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 1989, 236, 441-465
24. Erkelens C.J., Van de Grind W.A., Binocular visual direction, *Vis. Res.*, 1994, 34, 2963-2969
25. Fioravanti F., Inchingolo P., Pensiero S., Spanio M., Saccadic eye movement conjugation in children, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3217-3228
26. Frens M.A., Van Opstal A.J., Transfer of short-term adaptation in human saccadic eye movements, *Exp. Brain Res.*, 1994, 100, 293-306
27. Galiana H.L., Outerbridge J.S., A bilateral model for central neural pathways in vestibuloocular reflex, *J. Neurophysiol.*, 1984, 51, 210-241
28. Galiana H.L., Modelling integration requirements in ocular reflexes-implications for vergence-conjugate interactions, 1994, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson*, Brandt T., Buettner U., Fuchs A.F., Zee D.S., Verlag, New York, 462-469
29. Henn V., History of three-dimensional eye movement research, 1997, *Three-Dimensional Kinematics of Eye, Head, and Limb Movements*, Fetter M., Haslwanter T., Misslisch H., Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 3-14
30. Hepp K., Oculomotor control: Listing's law and all that, *Current Biology*, 1994, 4, 862-868
31. Horng J.-L., Semmlow J.L., Hung G.K., Ciuffreda K.J., Initial component control in disparity vergence: a model-based study, *IEEE Trans. Biomed. Eng.*, 1998, 45, 249-257
32. Hung G.K., Semmlow J.L., Ciuffreda K.J., A dual-mode dynamic model of the vergence eye movement system, *IEEE Trans. Biomed. Eng.*, 1986, BME-33, 1021-1028
33. Inchingolo P., Accardo A.P., Da Pozzo S., Pensiero S., Perissutti P., Cyclopean and disconjugate adaptive recovery from post-saccadic drift in strabismic children before and after surgery, *Vis. Res.*, 1996, 36, 2897-2913
34. Inchingolo P., Bruno P., Can the phasic and tonic contributions of agonist and antagonist muscles during saccades be identified from the waveforms of the postsaccadic drift?, 1994, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson*, Brandt T., Buettner U., Fuchs A.F., Zee D.S., Verlag, New York, 200-202, 1006
35. Inchingolo P., Optican L.M., Fitzgibbon E.J., Goldberg M.E., Adaptive mechanisms in the monkey saccadic system, 1991, *Oculomotor control and cognitive processes: normal and pathological aspects*, Schmid R., Zambambieri D., Elsevier Science Publishers, North-Holland, 147-162
36. Kenyon R.V., Ciuffreda K.J., Stark L., Unequal saccades during vergence, *Am. J. Optom. Physiol. Opt.*, 1980, 57, 586-594
37. Maxwell J.S., King W.M., Dynamics and efficacy of saccade-facilitated vergence eye movements in monkeys, *J. Neurophysiol.*, 1992, 68, 1248-1260
38. Mays L.E., Porter J.D., Neural control of vergence eye movements: activity of abducens and oculomotor neurons, *J. Neurophysiol.*, 1984, 52, 743-761
39. Miller J.M., Demer J.L., New orbital constraints on eye rotation, 1997, *Three-Dimensional Kinematics of Eye, Head, and Limb Movements*, Fetter M., Haslwanter T., Misslisch H., Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 349-357
40. Minken A.W.H., Gielen C.C.A.M., Van Gisbergen J.A.M., An alternative 3D interpretation of Hering's equal-innervation law for version and vergence eye movements, *Vis. Res.*, 1995, 35, 93-102



41. Minken A.W.H., Van Gisbergen J.A.M., A three-dimensional analysis of vergence movements at various levels of elevation, *Exp. Brain Res.*, 1994, 101, 331-345
42. Minken A.W.H., Van Gisbergen J.A.M., Dynamical version-vergence interactions for a binocular implementation of Donders' law, *Vis. Res.*, 1996, 36, 853-867
43. Mok D., Cadera A., Ro W., Crawford J.D., Vilis T., Rotation of Listing's plane during vergence, *Vis. Res.*, 1992, 32, 2055-2064
44. Moschovakis A.K., Scudder C.A., Highstein M., A structural basis for Hering's law: projections to extraocular motoneurons, *Science*, 1990, 248, 1118-1119
45. Moschovakis A.K., Are laws that govern behavior embedded in the structure of the CNS? The case of Hering's law, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3207-3216
46. Nakayama K., Kinematics of normal and strabismic eyes, 1983, *Vergence eye movements: basic and clinical aspects*, Ciuffreda K.J., Schor C.M., Butterworths, Boston, London, Sydney, 543-564
47. Paige G.D., Tomko D.L., Eye movement responses to linear head motion in the squirrel monkey. I Basic characteristics, *J. Neurophysiol.*, 1991, 65, 1170-1182
48. Rashbass C., Westheimer G., Disjunctive eye movements, *J. Physiol.*, 1961, 159, 339-360
49. Robinson D.A., Control of eye movements, 1981, *Handbook of Physiology, Section 1: The Nervous System. Vol II, Part 2*, Brookhart J.M., Mountcastle V.B, Am Physiological Soc, Bethesda, 1275-1320
50. Robinson D.A., Models of the mechanics of eye movements, 1980, *Models of Oculomotor Behavior and Control*, Zuber B.L., CRC Press, Boca Raton, Florida, 21-42
51. Robinson D.A., Oculomotor control signals, 1975, *Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications*, Bach-y-Rita P., Lennerstrand G., Pergamon Press, New York, Oxford, 337-374
52. Schwartz J.H., Busetini C., Miles F.A., Ocular responses to linear motion are inversely proportional to viewing distance, *Science*, 1989, 245, 1394-1396
53. Snyder L.H., King W.M., Effect of viewing distance and location of the axis of head rotation on the monkey's vestibuloocular reflex. I Eye movement responses., *J. Neurophysiol.*, 1992, 67, 861-874
54. Snyder L.H., Lawrence D.M., King W.M., Changes in vestibuloocular reflex (VOR) anticipate changes in vergence angle in monkey, *Vis. Res.*, 1992, 32, 567-575
55. Tomlinson R.D., McConville K., King W.M., Paige G.D., Na E.-Q., Eye position signals in the vestibular nuclei, 1994, *Contemporary Ocular Motor and Vestibular Research: A Tribute to David A. Robinson*, Brandt T., Buettner U., Fuchs A.F., Zee D.S., Verlag, New York, 42-49
56. Tweed D., Vilis T., Implications of rotational kinematics for the oculomotor system in three dimensions, *J. Neurophysiol.*, 1987, 58, 823-849
57. Tweed D., Kinematic principles of three-dimensional gaze control, 1997, *Three-Dimensional Kinematics of Eye, Head, and Limb Movements*, Fetter M., Haslwanter T., Misslisch H., Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 17-31
58. Van den Berg A.V., Bruno P., de Faber J.T.J.H.N., Monocular and binocular constraints on eye orientation, 1997, *Three-Dimensional Kinematics of Eye, Head, and Limb Movements*, Fetter M., Haslwanter T., Misslisch H., Harwood Academic Publishers, Amsterdam, 115-122
59. Van den Berg A.V., Kinematics of eye movement control, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 1995, 260, 191-197
60. Van der Steen J., Bruno P., Unequal amplitude saccades produced by aniseikonic patterns: effects of viewing distance, *Vis. Res.*, 1995, 35, 3459-3471
61. Van Gisbergen J.A.M., Minken A.W.H., Conjugate and disconjugate contributions to bifoveal fixations studied from a 3D perspective, 1994, *Information Processing Underlying Gaze Control*, Delgado-Garcia J.M., Godaux E., Vidal P.P., Pergamon Press, New York, Oxford, 319-327
62. Van Rijn L.J., Van den Berg A.V., Binocular eye orientation during fixations: Listing's law extended to include eye vergence, *Vis. Res.*, 1993, 33, 691-708, 714
63. Viirre E.S., Demer J.L., The human vertical vestibulo-ocular reflex during combined linear and angular acceleration with near-target fixation, *Exp. Brain Res.*, 1996, 112, 313-324
64. Viirre E.S., Tweed D., Milner K., Vilis T., A reexamination of the gain of the vestibuloocular reflex, *Science*, 1986, 56, 439-450
65. Zee D.S., Fitzgibbon E.J., Optican L.M., Saccade-Vergence interaction in human, *J. Neurophysiol.*, 1992, 68, 1624-1641
66. Zhou W., King W.M., Binocular eye movements not coordinated during REM sleep, *Exp. Brain Res.*, 1997, 117, 153-160
67. Zhou W., King W.M., Ocular selectivity of units in oculomotor pathways, *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1996, 19, 724-728
68. Zuber B.L., Stark L., Dynamical characteristics of fusional vergence eye movements, *IEEE Trans. System. Man Cybern.*, 1968, SMC-4, 72-79
69. Bruno P., Inchingolo P., Controlling binocular saccades to change fixation in space: a parallel model explanation, 1998, *Proceedings of the IEEE International Conference on Control Applications*, Trieste, (in stampa)
70. Inchingolo P., Neural models of the extraocular muscles may work inside the saccadic local-feedback loop to generate the optimal temporal pattern of saccade velocity, 1995, *Proceed. ECEM8*, Derby, P. 16

