解 説

運動学習を導くエラー信号の入力源と機能的役割

小 野 誠 司

ワシントン大学・ワシントン霊長類研究センター*

Potential Sources and Functional Roles of Error Signals for Motor Learning

Seiji Ono

Washington National Primate Research Center, University of Washington*

Summary

Learning new motor behavior is aided by error signals that occur in association with each attempted behavior. Although sensory error inputs are known to be essential for guiding motor learning, the nature and source of error signals are incompletely understood. Therefore, we applied micro-electrical stimulation in the pretectal nucleus of the optic tract (NOT), which encodes retinal error information during smooth pursuit and sends signals to the cerebellum through the inferior olive. Here we would argue that artificial error information (simulated retinal motion) produced by NOT stimulation could provide instructive signals for visually guided motor learning.

1. は じ め に

運動の円滑さや正確さは、運動のエラー情報をもとに運動指令を修正する学習メカニズムにより獲得される。運動のエラーは感覚信号として入力され、感覚情報を運動指令へ変換するシステムが脳内に存在すると考えられている。例えば、視野を動く小さな指標を継続的に眼で追跡する際には、滑らかで正確な眼球運動（滑動性追跡眼球運動、以下 smooth pursuit）が要求され、網膜から入力する視覚情報に基づいて smooth pursuit の運動指令が構築される。Smooth pursuit は網膜に中心窩を持つ霊長類に特異的にみられる随意性の眼球運動で、中心窩視を必要としない反射性眼球運動、例えば前庭動眼反射（VOR）や視運動性眼振（OKN）とは神経機構の一部が異なる眼球運動である¹¹⁾。また、smooth pursuit のゲイン（眼球速度/ターゲット速度）は常に一定ではなく、運動や視覚環境の違いにより適応的な変化が起こり得る。この適応現象は運動学習と呼ばれ、smooth pursuit の学習には小脳の片葉領域（floccular complex）と虫部（vermis）が関与すること

が知られている^{8, 26)}。学習過程に必要な運動エラー情報は、登上線維により小脳プルキンエ細胞へ入力され、学習の教師信号として働くと考えられている^{1, 7, 12)}。本稿では、小脳登上線維の入力源となる下オリーブ核へ信号を送る視蓋前域の視索核（the nucleus of the optic tract, NOT）が、smooth pursuit 時に生じる方向選択性のエラー情報をコードし、対側の小脳片葉領域へ入力する伝達経路に注目し、運動学習を導くエラー信号の入力源と機能的役割について概説する。

2. エラー情報をコードするニューロンの発火特性

本節ではまず、smooth pursuit の際に生じる網膜映像誤差（retinal error）をコードする NOT ニューロンの活動特性を紹介する。眼球運動課題を訓練したアカゲザルから、smooth pursuit の遂行時に記録された単一ユニット活動を Fig. 1A に示す。実験に用いられる代表的な smooth pursuit のパラダイムとして、静止状態からランプ状（一定速度）に動くターゲットの追跡運動があり、これを step-ramp tracking²³⁾とよぶ。このパラダイムでは、ターゲットが動き始めてから眼球運動の開始までに約 100~120 ミリ秒の潜時が生じる（Fig. 1A, arrow）。ターゲットの動きとそれを追跡する眼球の動きが完全に一致しない限り、網膜上の映像にはぶれが生じ、これを retinal error とよぶ。つまり、

* Washington National Primate Research Center
University of Washington
1705 NE Pacific Street, Box 357330
Seattle, WA 98195, U.S.A.

Fig. 1 Response properties of a foveal/parafoveal NOT neuron during smooth pursuit. A: neuronal response of a NOT neuron during step-ramp tracking. Traces show horizontal target and eye velocity, retinal error velocity and neuronal activity (spike density and rasters). B-a: curve fitting with individual traces showing the dynamic values of the components that make up the model. B-b: model fit to neuronal data using multiple linear-regression modeling. NOT neurons are most sensitive to retinal error velocity (REV). C: the calculated preferred directions for a representative population of 50 NOT neurons. Most NOT neurons prefer ipsiversive retinal error motion.

ターゲットが動き始めてから最初の 100~120 ミリ秒の間は眼球速度がゼロに近いとため顕著な retinal error が生じる (Fig. 1A, middle). この視覚-運動誤差情報に基づいて, エラーを最小限にするために必要な運動指令が構築され, 結果として眼球速度をターゲットの速度に一致させることができる. Step-ramp tracking に応答する NOT のニューロン活動をみると, smooth pursuit に約 50 ミリ秒先行して開始し, 眼球速度がターゲットの速度に達するまでの 100~200 ミリ秒にかけて高い発火頻度を示すが, それ以降の定常状態では発火頻度が顕著に減少した (Fig. 1A, bottom). このニューロンの発火パターンと retinal error の動的成分 (位置, 速度, 加速度) との対応を線形回帰モデルを用いて検証すると, NOT ニューロンの発火パターンは retinal error 動的成分の線形和により良く再現され, smooth pursuit 開始時に生じる retinal error の速度成分 (REV) と高い相関を示すことが明らかになった^{4,17)} (Fig. 1B). 更に, NOT ニューロン 50 個の応答の最適方向を調べると, NOT は smooth pursuit 時に生じる同側方向のみの retinal error 情報をコードしていることが分かった (Fig. 1C). これらの smooth pursuit 関連 NOT ニューロンは, 網膜の中心窩付近

の視覚入力 (foveal/parafoveal input) のみに応答することを留意しておく.

3. 運動学習におけるエラー信号 (retinal error) の役割

Smooth pursuit の運動学習を比較的短時間で誘発するための実験課題として, ランプ状に動くターゲットの速度が 2 段階に変化する double-step paradigm (Fig. 2) が用いられている^{5,9,21,26)}. ここでは, smooth pursuit の運動方向とその際に生じる retinal error の方向に注目する. 例えば, Fig. 2A に示すゲイン増加パラダイムでは, 左方向へランプ状に動くターゲットの速度が $10^\circ/\text{s}$ から $30^\circ/\text{s}$ へ変化する. Fig. 2A の上段は学習課題 100 試行中, 最初と最後の 10 試行の眼球速度の平均値を示す. 学習初期はターゲット速度に比べ眼球速度が顕著に低い値を示すが, 課題を反復することにより眼球速度がターゲットの速度変化に徐々に適応し, 学習後期には smooth pursuit 開始時の眼球速度が顕著に増加する. この学習中に生じる retinal error 速度を Fig. 2A 中段に示す. 学習初期にはエラー速度が高い値を示すが, 学習後期では眼球速度の増加に伴いエラー速度が減少する. このゲイン増加パラダ

Fig. 2 Smooth pursuit adaptation during the gain-increase (A) and gain-decrease paradigms (B). Traces show mean eye velocity (top panels) and retinal error velocity (middle panels) in early (first 10 trials) and late (last 10 trials) adaptation. We have used the convention of representing leftward eye/retinal error velocity as negative values in our plots. Eye velocity traces were desaccaded. Dotted lines indicate target velocities. Average eye acceleration of the first 100 ms of tracking were shown as a function of trial number (bottom panels).

イムでは、ターゲット速度に比べ眼球速度が低い値を示すため、学習に必要な retinal error は眼球運動と同じ方向、つまり左方向へ生じる (Fig. 2A, arrow). 従って、smooth pursuit のゲインを増加させるためには、眼球運動と同方向のエラー信号が不可欠となる。一方、Fig. 4B に示すゲイン減少パラダイムでは、左方向へ動くターゲットのランプ速度が $25^{\circ}/s$ から $5^{\circ}/s$ へ減少する。そのため学習初期において、眼球速度がターゲット速度を大きく上回るオーバーシュート現象が起こる (Fig. 2B, top). このオーバーシュートにより retinal error の向きが逆転し、眼球運動と反対方向、つまり右方向へエラーが生じることになる (Fig. 2B, arrow). 従って、smooth pursuit に対して逆方向の

retinal error が生じると、学習後期には眼球速度が減少する。これらの結果から、smooth pursuit の学習中に生じるエラーの方向によってゲイン増加へ、あるいは減少へ適応していくことが分かる。

4. NOT 微小電気刺激が運動学習に及ぼす影響

次に、同側方向の retinal error 情報をコードする NOT の微小電気刺激を試み、人工的に誘発されるエラー信号が smooth pursuit のゲイン増減の運動学習に及ぼす影響を検証する。Fig. 3 に NOT 電気刺激と smooth pursuit を組み合わせた実験パラダイムを示す。NOT 電気刺激の開始と持続時間は、上記した double-step paradigm の速度変化と同様のタイミングでエラー

Fig. 3 Smooth pursuit adaptation paradigm using micro-stimulation of NOT. The standard double-step paradigm (top panels) has the target moving at one speed for first 100 ms followed by either a higher (A) or lower (B) speed. Adaptation paradigms with NOT stimulation (bottom panels) delivered at the point in time where a second target speed would appear in standard double-step paradigms. The target was extinguished coincidentally with the onset of the ES train to eliminate actual retinal error motion associated with the target. C and D show ipsi- and contraversive target motion, respectively.

信号が誘発されるように設定した²²⁾. Fig. 3 上段に示した double-step paradigm の場合, ゲイン増加パラダイムでは (Fig. 3A), 左方向に動くターゲットの速度が開始 100 ミリ秒後に増加するため, 学習に必要な retinal error は左方向へ生じる. 従って, Fig. 3C に示す電気刺激パラダイムでは, 左方向へ動くターゲット開始 100 ミリ秒後に左側 NOT を刺激し, 左方向の retinal error を人工的に誘発した. 更に, 視覚入力により生じる retinal error の影響を防ぐため, 電気刺激と同時にターゲットをオフにした. 一方, Fig. 3D に示すパラダイムでは, 右方向のターゲットの動きに対して左側 NOT を刺激した. これは double-step paradigm のゲイン減少パラダイムと同様に smooth pursuit と retinal error が逆方向となる. これらの NOT 電気刺激パラダイムが, smooth pursuit の運動学習を導くか

どうかを以下で検証する.

Fig. 4 に smooth pursuit と retinal error が同方向の Fig. 3C のパラダイムを用いた学習実験の結果を示す. Fig. 4 上段は, 左方向へ動くターゲットと左側 NOT の刺激により誘発された眼球の変位と速度を, 学習初期と後期で比較している. 試行の反復により, 学習後期の眼球速度が初期に比べて顕著な増加を示した. また, smooth pursuit 開始時の眼球加速度が徐々に増加する学習過程 (Fig. 4, middle) は double-step paradigm を用いた結果とよく符合している. 更に, 学習後のコントロール課題 (NOT 刺激なし) においても眼球速度の顕著な増加がみられた (Fig. 4, bottom). この結果は NOT 電気刺激により人工的に誘発された同方向の retinal error が, smooth pursuit ゲインを増加させる運動学習を導くことを示唆している. 次に Fig. 5 では,

Fig. 4 Adaptation paradigm (top panels) during Left NOT stimulation (200 ms duration; $50 \mu\text{A}$) and leftward (ipsiversive) smooth pursuit of a moving target. Average eye acceleration of the first 100 ms of tracking in the adaptation paradigm of ipsiversive pursuit were shown as a function of trial number for a representative experiment. Control trials using leftward target motion alone are shown before and after adaptation paradigm.

smooth pursuit と retinal error が逆方向の Fig. 3D のパラダイムを用いた学習実験の結果を示す。Fig. 5

上段は、右方向へ動くターゲットと左側 NOT の刺激により誘発される眼球運動を学習初期と後期で比較した。

Fig. 5 Adaptation paradigm (top panels) during Left NOT stimulation (200 ms duration; $50\mu\text{A}$) and rightward (contraversive) smooth pursuit of a moving target. Average eye acceleration during the first 100 ms of tracking in the adaptation paradigm associated with contraversive pursuit shown as a function of trial number for a representative experiment. Control trials using rightward target motion alone are shown before and after adaptation paradigm.

左側 NOT 刺激の反復により、学習後期には右方向の眼球速度が顕著に減少した。同様に、smooth pursuit 開始時の眼球加速度は、試行の反復に伴い適応的な減

少を示した (Fig. 5, middle). つまり、NOT 電気刺激により誘発された逆方向の retinal error が smooth pursuit ゲイン減少の運動学習を導いていることが示

Fig. 6 Control paradigm using NOT stimulation without target motion. Average eye acceleration of the first 100 ms of tracking in the control paradigm using left NOT stimulation alone (200 ms duration) are shown as a function of trial number for a representative experiment. Eye velocity and acceleration did not change in an adaptive manner across repeated trials of NOT stimulation.

唆される。

次に、NOT 電気刺激のみを用いたコントロール実験の結果を Fig. 6 に示す。左側 NOT の刺激により、左方向の retinal error と同時に刺激誘発性の眼球運動 (OKN-like nystagmus) が左方向へ起こる。従って、上記で示した NOT 刺激による運動学習が、刺激により誘発された眼球運動自体の変化によるものかどうかを以下で検証する。Fig. 6 上段は、ターゲットが静止した状態から左側 NOT 刺激により誘発された左方向の眼球の変位と速度を示している。学習実験と同様に課題を反復した際の眼球加速度を Fig. 6 下段に示す。その結果、NOT の電気刺激のみを反復しても、刺

激誘発性の眼球運動には適応的な増加はみられなかった。Fig. 7 は全ての学習実験とコントロール実験の結果の概要を示す。Fig. 7 の A, B はそれぞれ、smooth pursuit と retinal error が同方向と逆方向パラダイムの結果を示し、Fig. 7C は、NOT 電気刺激のみを用いた課題 (bottom plots) と smooth pursuit のみ (top plots) を用いた 2 種類のコントロール実験の結果を示す。Fig. 7A, B に示す smooth pursuit と NOT 電気刺激を組み合わせたパラダイムでは、眼球運動が適応的な変化を示すのに対して、コントロール実験では課題の反復による適応的な変化はみられなかった。従って、smooth pursuit の運動学習を誘発するためには、NOT 刺激だけではなく、smooth pursuit と刺激を組み合わせたパラダイムが必要となる。これらの結果は、小脳の運動学習には、NOT を入力源とするエラー信号と、smooth pursuit を遂行するためのコマンド信号の同時入力が不可欠であり、smooth pursuit がエラー信号により修飾を受けていることを示唆する²²⁾。

5. エラー信号の方向性とゲイン増減に関わる神経回路

Smooth pursuit の運動学習には小脳の片葉領域と虫部 VI-VII 小葉が関与することが明らかにされており^{8, 26)}、小脳へ信号を送る登上線維と苔状線維 (平行線維) 入力の干渉によりプルキンエ細胞のシナプスに生じる可塑的变化が運動学習の主要なメカニズムとして提唱されている^{1, 7, 12)}。ここでは、小脳片葉領域の腹側傍片葉 (vPF) へ入力する登上線維と苔状線維の入力源に注目する (Fig. 8)。まず、小脳 vPF は対側の橋核 (PN) から苔状線維入力を受けており^{2, 6, 18)}、橋核の背外側橋核 (DLPN) には smooth pursuit に特異的に応答するニューロンが存在する^{16, 19, 20, 24)}。Smooth pursuit に応答する DLPN ニューロンの発火パターンは主に眼球速度成分と高い相関を示し^{17, 20)}、応答の最適方向は、水平、垂直方向を含む全ての方向に応答するニューロンを含んでいる。一方で上記した NOT ニューロンは、下オリブ核後帽 (dcK) を経て登上線維入力により対側の小脳片葉領域へ投射する^{3, 6, 15, 18)}。Fig. 6, 7 の結果で示したように、smooth pursuit 運動学習には、NOT 刺激だけではなく smooth pursuit との組み合わせが必要であったことから²²⁾、小脳における運動学習には NOT からの入力と、smooth pursuit の運動情報をコードする DLPN からの苔状線維入力との干渉が不可欠であることが示唆される。この仮説は、DLPN ニューロンのムシモールを用いた不活性化により、同側方向の smooth pursuit の運動学習能力が顕

Fig. 7 Mean eye acceleration during the first 100 ms of tracking for 10 trials are shown at 30-trial intervals for two monkeys. Ipsi- (A) and contraversive adaptation paradigms (B) and control testing (C) are shown. Filled and open circles in A, B indicate different monkeys. Half filled symbols and gray symbols in C indicate control testing using target motion alone and NOT stimulation alone, respectively. Different half filled symbols (circle and square) and gray symbols (circle and triangle) indicate different monkeys.

著な低下を示す先行研究の結果²¹⁾からも支持される。

Fig. 8 に示す NOT と PN から対側の小脳へ入力する信号の伝達経路に注目すると、例えば、左方向のゲイン増加学習の際には、retinal error が smooth pursuit と同じ左方向に生じるため (Fig. 2A 参照)、左側 NOT が retinal error 情報を対側 (右側) 小脳へ送る。同時に右側小脳は smooth pursuit の眼球速度情報を左側 DLPN から受け、その結果、右側小脳で登上線維と苔状線維入力の干渉が起こる。つまり、左方向の retinal error 信号から誘発される運動学習には右側小脳のみが関与することになる。それに対して、左方向のゲイン減少学習の際には、学習に必要な retinal error が smooth pursuit とは逆方向に生じるため (Fig. 2B 参照) 右側 NOT から左側小脳へ retinal error 情報を送る。結果として、左側小脳で登上線維と苔状線維入力の干渉が起こる。従って、水平方向の smooth pursuit において、ゲイン増加と減少の運動学習には retinal error の方向に依存して左右の小脳が別々に機能しているということが示唆される²²⁾。但し、垂直方向の smooth pursuit については、両側の外側終止核 (LTN) から垂直方向 (上向き) の retinal error 情報が両側の小脳へ入力するため¹⁴⁾、ゲイン増減に関わる小脳の学習メカニズムが異なると考えられる。また、DLPN と同様に橋核の橋被蓋網様核 (NRTP) にも smooth pursuit の眼球

運動をコードするニューロンが存在し^{20, 25)}、苔状線維により小脳虫部へ投射する²⁾。NOT から下オリブ核後帽への投射も排他的ではなく、内側副オリブ核 (MAO) への投射が少なからず存在することから^{3, 15)}、vermis においても NOT と PN を入力源とした登上線維¹⁰⁾と苔状線維入力の干渉が起こると考えられる。

6. ま と め

本稿では、運動学習の記憶が小脳にあるという仮説に基づいて、小脳のシナプス伝達可塑性に不可欠な教師信号の入力源に注目し、NOT から入力されるエラー信号の機能的役割と伝達経路について解説した。運動学習に必要なエラー信号はどこから来るのかという従来からの疑問に対して、smooth pursuit を学習モデルとして小脳入力系 (pre-cerebellar centers) の機能に着目した我々の研究を紹介した。今後の課題として、NOT の単一ニューロン活動は 100~200 Hz を超える高い発火頻度を示す一方で、下オリブ核のニューロンは 10 Hz 以下の低い頻度で発火しており、NOT-IO 間で運動の誤差情報が教師信号へどのように変換されているのか、発火の頻度とタイミングがどのようにして決定されているのかという問題は興味深い。また、橋核の DLPN や NRTP にも中心窩の視覚入力 (foveal/parafoveal input) に応答するニューロンが存在し、smooth pur-

Fig. 8 Simplified diagram to indicate some of the pathways for NOT and pontine nuclei (PN) derived retinal error and eye motion signals to the contralateral cerebellum. Horizontal directional retinal error information for smooth pursuit adaptation is available in the NOT. NOT neurons respond preferentially to ipsiversive visual motion and drive neurons in the ipsilateral dorsal cap of Kooy (dck) and the medial accessory olive (MAO) of the inferior olive. For leftward pursuit and left NOT stimulation (ipsiversive pursuit paradigm), the right floccular complex and vermis receive leftward complex spikes and multidirectional simple spikes derived from the PN (e.g., NRTP and DLPN). The arrows indicate that the PN provides multi-directional eye motion signals, while the NOT provides only horizontal (ipsiversive) retinal error signals. Abbreviations; Cf, climbing fiber; Floc, flocculus; Mf, mossy fiber; PC, Purkinje cell; Pf, parallel fiber; vPF, ventral paraflocculus.

suit時に生じるエラー情報をコードしている。しかし橋核から小脳へ入力されるエラー情報の運動学習における機能的役割はまだ不明であり、今後さらなるメカニズムの解明が期待される。

謝辞

本稿の執筆機会を与えて下さった中部大学工学部の平田豊先生に深く感謝いたします。また共同研究者であるワシントン大学Mike Mustari教授に感謝いたします。本稿で紹介した研究の一部はNational Institutes of Health Grants, NEI, EY019266の助成をもとに行われました。

参考文献

- 1) Albus, J.S. (1971): A theory of cerebellar function, Math Biosci, Vol.10, pp.25-61
- 2) Brodal, P. (1982): Further observations on the cerebellar projections from the pontine nuclei and the nucleus reticularis tegmenti pontis in the rhesus monkey, J Comp Neurol, Vol.204, pp.44-55
- 3) Buttner-Ennever, J.A., Cohen, B., Horn, A.K., Reisine, H. (1996): Efferent pathways of the nucleus of the optic tract in monkey and their role in eye movements, J Comp Neurol, Vol.373, pp.90-107
- 4) Das, V.E., Economides, J.R., Ono, S., Mustari, M.J. (2001): Information processing by parafoveal cells in the primate nucleus of the optic tract, Exp Brain Res, Vol.140, pp.301-310
- 5) Fukushima, K., Tanaka, M., Suzuki, Y., Fukushima, J., Yoshida, T. (1996): Adaptive changes in human smooth pursuit eye movement, Neurosci Res, Vol.25, pp.391-398
- 6) Glickstein, M., Gerrits, N., Kralj-Hans, I., Mercier, B., Stein, J., Voogd, J. (1994): Visual pontocerebellar projections in the macaque, J Comp Neurol, Vol.349, pp.51-72

- 7) Ito, M. (1982): Cerebellar control of the vestibulo-ocular reflex—around the flocculus hypothesis, *Annual Review of Neuroscience*, Vol.5, pp.275–296
- 8) Kahlon, M., Lisberger, S.G. (2000): Changes in the responses of Purkinje cells in the floccular complex of monkeys after motor learning in smooth pursuit eye movements, *J Neurophysiol*, Vol.84, pp.2945–2960
- 9) Kahlon, M., Lisberger, S.G. (1996): Coordinate system for learning in the smooth pursuit eye movements of monkeys, *J Neurosci*, Vol.16, pp.7270–7283
- 10) Kitazawa, H., Xiong, G., Hiramatsu, T., Ohki, M., Nagao, S. (2009): Difference of climbing fiber input sources between the primate oculomotor-related cerebellar vermis and hemisphere revealed by a retrograde tracing study, *Neurosci Lett*, Vol.462, pp.10–13
- 11) Leigh, R.J., Zee, D.S. (2006): *The neurology of eye movements* (4th ed.). New York: Oxford Univ. Press
- 12) Marr, D. (1969): A theory of cerebellar cortex, *J Physiol (Lond)*, Vol.202, pp.437–470
- 13) Mustari, M.J., Fuchs, A.F. (1990): Discharge patterns of neurons in the pretectal nucleus of the optic tract (NOT) in the behaving primate, *J Neurophysiol*, Vol.64, pp.77–90
- 14) Mustari, M.J., Fuchs, A.F. (1989): Response properties of single units in the lateral terminal nucleus of the accessory optic system in the behaving primate, *J Neurophysiol*, Vol.61, pp.1207–1220
- 15) Mustari, M.J., Fuchs, A.F., Kaneko, C.R., Robinson, F.R. (1994): Anatomical connections of the primate pretectal nucleus of the optic tract, *J Comp Neurol*, Vol.349, pp.111–128
- 16) Mustari, M.J., Fuchs, A.F., Wallman, J. (1988): Response properties of dorsolateral pontine units during smooth pursuit in the rhesus macaque, *J Neurophysiol*, Vol.60, pp.664–686
- 17) Mustari, M.J., Ono, S., Das, V.E. (2009): Signal processing and distribution in cortical-brainstem pathways for smooth pursuit eye movements, *Ann NY Acad Sci*, Vol.1164, pp.147–154
- 18) Nagao, S., Kitamura, T., Nakamura, N., Hiramatsu, T., Yamada, J. (1997): Differences of the primate flocculus and ventral paraflocculus in the mossy and climbing fiber input organization, *J Comp Neurol*, Vol.382, pp.480–498
- 19) Ono, S., Das, V.E., Mustari, M.J. (2004): Gaze-related response properties of DLPN and NRTP neurons in the rhesus macaque, *J Neurophysiol*, Vol.91, pp.2484–2500
- 20) Ono, S., Das, V.E., Mustari, M.J. (2005): Modeling of smooth pursuit-related neuronal responses in the DLPN and NRTP of the rhesus macaque, *J Neurophysiol*, Vol.93, pp.108–116
- 21) Ono, S., Mustari, M.J. (2007): Horizontal smooth pursuit adaptation in macaques after muscimol inactivation of the dorsolateral pontine nucleus (DLPN), *J Neurophysiol*, Vol.98, pp.2918–2932
- 22) Ono, S., Mustari, M.J. (2010): Visual error signals from the pretectal nucleus of the optic tract guide motor learning for smooth pursuit, *J Neurophysiol*, Vol.103, pp.2889–2899
- 23) Rashbass, C. (1961): The relationship between saccadic and smooth tracking eye movements, *J Physiol*, Vol.159, pp.326–338
- 24) Suzuki, D.A., Keller, E.L. (1984): Visual signals in the dorsolateral pontine nucleus of the alert monkey: their relationship to smooth-pursuit eye movements, *Exp Brain Res*, Vol.53, pp.473–478
- 25) Suzuki, D.A., Yamada, T., Yee, R.D. (2003): Smooth-pursuit eye-movement-related neuronal activity in macaque nucleus reticularis tegmenti pontis, *J Neurophysiol*, Vol.89, pp.2146–2158
- 26) Takagi, M., Zee, D.S., Tamargo, R.J. (2000): Effects of lesions of the oculomotor cerebellar vermis on eye movements in primate: smooth pursuit, *J Neurophysiol*, Vol.83, pp.2047–2062