

LUIZ ROBERTO GIORGETTI DE BRITTO

ESTUDO ELETROFISIOLÓGICO DAS PROJEÇÕES
TELENCEFÁLICAS AO TECTO ÓPTICO, PRÉ -
TECTO E TÁLAMO NO SISTEMA VISUAL DO
POMBO

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas, como requisito parcial para
a obtenção do título de Mestre em Bio
logia, área de Fisiologia e Biofísica.

CAMPINAS
1978

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
BIBLIOTECA CENTRAL

I - INTRODUÇÃO

Como outros vertebrados, e especialmente os mamíferos, as aves tem um alto grau de diferenciação morfológica, além de apresentarem padrões de comportamento bastante elaborados em resposta à estimulação visual, auditiva e cutânea. Estes fatos pressupõem a existência de um sistema nervoso muito bem organizado, o que também se pode depreender das dimensões relativas do cérebro destes animais, só comparáveis às encontradas entre os mamíferos.

De um ponto de vista histórico, é interessante - considerar que os estudos neuroanatômicos do cérebro das aves em geral se desenvolveram bastante a partir do fim do século passado, vencendo mais tarde uma fase em que tais estudos eram limitados a possíveis vias neurais envolvidas nos comportamentos observados pelos etólogos e psicólogos experimentais. Ainda, muitas informações foram obtidas pela aplicação neste material das mesmas técnicas rotineiramente empregadas em preparações de mamíferos, sendo que os dados assim obtidos não só corresponderam às expectativas dos experimentadores, como também produziram, frequentemente, resultados surpreendentes (PEAKSON, 1972).

Um dos principais aspectos emergentes destes estudos, sem dúvida, foi a caracterização no telencéfalo das aves de vias sensoriais altamente organizadas que, pelo menos em primeira análise, mostram muitas semelhanças com as dos mamíferos (KARTEN, 1969; NAUTA e KARTEN, 1970; WEBSTER, 1974). De particular importância tem sido o interesse crescente no estudo do sistema visual das aves, uma vez que é facilmente observável que a visão domina amplamente as atividades destes animais, em relação às outras modalidades sensoriais que se possam considerar. A experimentação por técnicas anatômicas e eletrofisiológicas foi bastante favorecida pela publicação dos mapas estereotáticos de TIENHOVEN e JUHASZ (1962) e, principalmente, do atlas estereotático de KARTEN e HODOS (1967) para o pombo (Columba livia), tendo este contribuído decisivamente para a identificação das duas vias visuais principais, denomina-

das tectofugal e talamofugal, além de haver facilitado o estudo de vários outros aspectos deste sistema visual. Ao mesmo tempo, tem-se procurado, por métodos psicofisiológicos, estabelecer correlação entre as características funcionais das estruturas integrantes e o comportamento guiado visualmente. Dos três tipos de abordagens, anatômica, eletrofisiológica e psicofisiológica, apareceram dados bastante claros relativos à organização anatomo-funcional do sistema visual do pombo, que serão discutidos resumidamente a seguir.

A nível retínico, por exemplo, foram estudadas células ganglionares (HOLDEN, 1969; MATURANA e FRENK, 1963) com respostas bastante complexas quando comparadas àquelas típicas na retina de animais classicamente empregados na fisiologia do sistema visual, como o gato; por exemplo, neurônios com respostas ótimas ao movimento (com ou sem preferência pela direção), a linhas, bordas e a outros estímulos luminosos mais específicos são comuns nesta retina, quadro mais parecido ao encontrado por BARLOW, HILL e LEVICK (1964), BARLOW e LEVICK (1965) e LEVICK (1967) na retina de coelhos e por MICHAEL (1968), na de esquilos.

Está também bem caracterizada a existência de um sistema eferente à retina, cujas fibras se originam do núcleo istmo-óptico que, por sua vez, recebe informação visual a partir do tecto óptico. Este sistema, retina-tecto óptico-núcleo istmo-óptico-retina, topograficamente organizado, modula de modo importante a atividade retiniana, constituindo-se até o momento num apanágio deste sistema visual (GALLIFRET, CONDE-COURTINE, REPERANT e SERVIERE, 1971; HOLDEN e POWELL, 1972; MCGILL, POWELL e COWAN, 1966; MILES, 1970, 1971, 1972a, 1972b). Em estudos envolvendo lesões do núcleo istmo-óptico ou das fibras do trato istmo-óptico ROGERS e MILES (1972) e SHORTESS e KLOSE (1977) evidenciaram deficiências no comportamento guiado visualmente, demonstrando a participação efetiva destes eferentes à retina no processamento da informação visual.

Ainda, a análise das curvas de sensibilidade espectral das células ganglionares e estudos comportamentais apontam uma discriminação de cores nos pombos muito semelhante à do homem (BLOUGH, 1957; DONNER, 1953; WRIGHT e CUMMING, 1971).

e CUMMING, 1971).

De acordo com a maioria dos autores, as fibras do nervo óptico são totalmente cruzadas a nível quiasmático; no entanto, os mesmos deixam em aberto a possibilidade de um pequeno contingente de fibras homolateral, cujo significado funcional seria questionável, e também discutem a existência das projeções diretas retino-hipotalâmicas (COWAN, ADAMSON e POWELL, 1961; PEARSON, 1972; REPERANT, 1973). De qualquer modo, está bem demonstrada a importância da comissura supra-óptica dorsal (CUENOD, 1973) e das comissuras tectal e posterior (HARD, 1976; ROBERT e CUENOD, 1969; VONEIDA e MELLO, 1975) na transferência interhemisférica de informação a níveis mais altos das vias visuais.

As fibras do trato óptico terminam em vários núcleos e regiões a nível mesodiencefálico, dos quais os mais importantes são o tecto óptico, os núcleos talâmicos dorsolateral anterior, lateral anterior, ventrolateral, e geniculado ventral, além dos núcleos da região pré-tectal (CLARKE e WHITTERIDGE, 1976; COWAN et al., 1961; CROSS -- LAND, COWAN, ROGERS e KELLY, 1974; HAMDI e WHITTERIDGE, 1954; HUNT e WEBSTER, 1975; PEARSON, 1972; REPERANT, 1973; WEBSTER, 1974).

Destes níveis, evidenciam-se claramente as duas vias visuais principais (Fig. 1), a primeira a partir do tecto óptico, que envia fibras ao núcleo talâmico denominado núcleo redondo e este, por sua vez, projeta ao telencéfalo na região central do ectostriado. Desta última, partem fibras que atingem uma região mais periférica, conhecida como cintura periectostriatal, além de regiões circunjacentes do neostriado. Esta via, denominada tecto fugal, filogeneticamente mais antiga, teve sua organização anatômica melhor definida a partir dos trabalhos de BENOWITZ e KARTEN (1976), HUNT e KÜNZLE (1976), KARTEN e HODOS (1970), KARTEN e REVZIN (1966) e REVZIN e KARTEN (1966/1967).

Ao mesmo tempo, foram estudadas características funcionais destas estruturas, através do mapeamento de campos receptivos visuais e técnicas eletrofisiológicas convencionais. Por exemplo, a nível do tecto óptico (BIL-

GE, 1971; FROST e DiFRANCO, 1976; HOLDEN, 1968a, 1968b , 1969; HUGHES e PEARLMAN, 1974; JASSIK-GERSCHENFELD e GUICHARD, 1972; JASSIK-GERSCHENFELD, GUICHARD e TESSIER , 1975; JASSIK-GERSCHENFELD, MINOIS e CONDE-COURTINE, 1970; MORI, 1973; O'FLAHERTY, 1972; PEARSON, 1972; REVZIN , 1970; STONE e FREEMAN, 1971; WEBSTER, 1974) é característica uma complexa organização sináptica que determina claramente as propriedades dos campos receptivos a saber , aumento das dimensões das camadas tectais superficiais para o interior da estrutura, perda relativa de especificidade da resposta a estímulos em movimento também naquele sentido, o que aparentemente reflete diminuição da organização topográfica das camadas superficiais às mais profundas, estas representando a principal "saída" tectal. A análise da atividade dos neurônios do núcleo redondo, estação talâmica desta via, contribui para esta idéia, uma vez que os mesmos mostram grandes campos receptivos, resposta ótima a estímulos luminosos em movimento com pouca especificidade a formas, orientação ou direção, e também respostas a variações globais na iluminação ambiental (BRITTO, BRUNELLI, FRANCESCONI e MAGNI, 1975; REVZIN , 1967; REVZIN, 1970). Na região telencefálica de projeção desta via, o ectostriado, as respostas mais marcantes são a estímulos em movimento, sem nenhuma preferência específica, e com campos receptivos extremamente grandes, chegando perto, até mesmo, de 180° (BRITTO e PEREZ, 1978 ; KIMBERLY, HOLDEN e BAMBOROUGH, 1971). Ainda, existem dados que apontam um envolvimento deste sistema na visão de cores, já que os neurônios do n. redondo (GRANDA e YAZULLA, 1971; YAZULLA e GRANDA, 1973) e do tecto óptico (JASSIK-GERSCHENFELD, LANGE e ROPERT, 1977) mostram respostas ótimas em função do comprimento de onda da luz empregada para estimulação. Estudos comportamentais, envolvendo lesões em vários pontos da via visual tectofugal, associados aos dados fisiológicos acima, tem implicado este sistema na detecção de luminosidade geral, movimento e percepção de cores, ainda que se tenham observado também déficits na discriminação de padrões nos pombos operados (COHEN, 1967; HODOS, 1969; HODOS e BONBRIGHT, 1974; HODOS e FLETCHER, 1974; HODOS e KARTEN, 1966, 1970 e 1974; JAR-

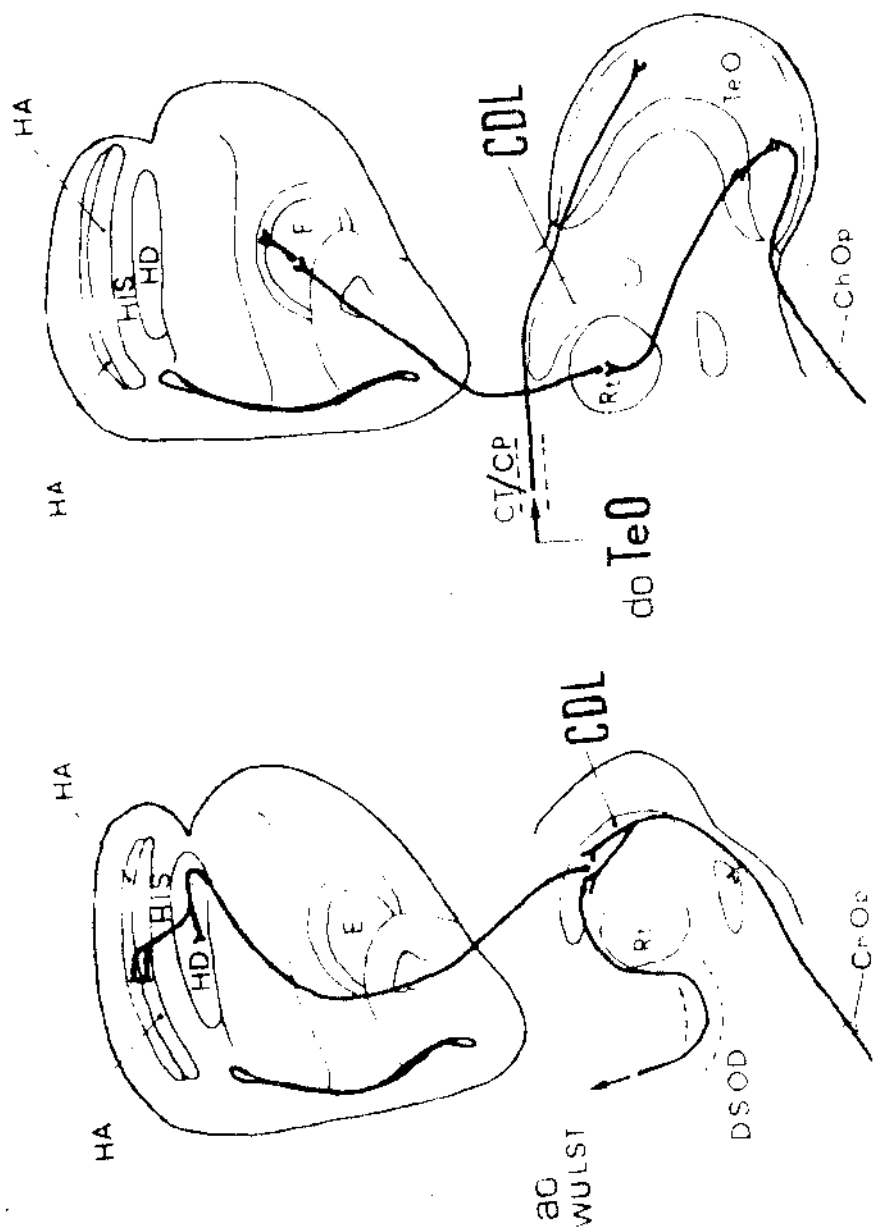


FIG. 1. Esquema das duas vias visuais em aves. À esquerda, está representada a via tectofugal com sua primeira estação a nível do complexo dorsolateral do talamo (CDL) e, a partir deste, as projeções homo e contralaterais (estas através da comissura supra-óptica do telencefalo, DSOD) a região telencefálica conhecida como "Wulst" (hiperestriado acessório, HA; hiperestriado intercalado superior, HIS; hiperestriado dorsal, HD). À direita, a via tectofugal, onde as fibras ópticas, após cruzamento total a nível do quiasma (Ch.Op.), terminam nas camadas mais superficiais do tecto óptico (TeO). Das camadas profundas tectais, saem as fibras dirigidas ao núcleo redondo talâmico (Rt) que, por sua vez, projeta ao telencefalo, na região central do ectostriado (E). Aparece, ainda, a conexão intertectal, através das comissuras tectal e/ou posterior (CT/CP).

VIS, 1974).

A segunda via, denominada talamofugal, tem como primeira estação núcleos do complexo dorsolateral do tálamo (OPT: núcleo óptico principal do tálamo), cujo componente mais importante parece ser o núcleo dorsolateral anterior, parte lateral (DLL), subdividido em partes ventral (DLL_v) e dorsal (DLL_d), principalmente com base em estudos de suas projeções telencefálicas. Outros núcleos desta região, como o lateral anterior (LA), dorsolateral anterior (DLA) e o núcleo do trato septomesencefálico (nSMT) tem sua participação no relê talâmico desta via discutida. Desta região, partem fibras em direção a uma zona telencefálica denominada hiperestriado ("Wulst" visual), composta pelo hiperestriado acessório (HA), hiperestriado dorsal (HD), hiperestriado intercalado superior (HIS), hiperestriado ventral (HV) e núcleo intercalado do hiperestriado acessório (IHA), este último semelhante em aspecto histológico à camada IV granular do neocórtex dos mamíferos. Estas projeções são tanto homo como contralaterais, estas através da comissura supra-óptica dorsal (KARTEN, HODOS, NAUTA e REVZIN, 1973; HUNT e WEBSTER, 1972; MEIER, MIHAILOVIC e CUENOD, 1974; MEIER, MIHAILOVIC, PERISIC e CUENOD, 1972; MICELI, PEYRICHOUX e REPERANT, 1975; PEARSON, 1972; POWELL e COWAN, 1961; WEBSTER, 1974).

Nesta via, a organização topográfica parece se manter ao longo de todo o trajeto, por exemplo pela evidência de que o DLL_v projeta exclusivamente a áreas telencefálicas mais superficiais (HA), homolateralmente, enquanto o DLL_d e talvez outros núcleos vizinhos projetam bilateralmente às outras subdivisões do hiperestriado. Desta maneira, esperar-se-ia encontrar nesta região telencefálica populações de neurônios ativadas exclusivamente a partir do olho contralateral, no HA, e populações ativadas homolateralmente e binocularmente, nas demais regiões. De fato, em estudos eletrofisiológicos (CUENOD, 1973; MIHAILOVIC, PERISIC, BERGONZI e MEIER, 1974; PERISIC, MIHAILOVIC e CUENOD, 1971) esta distribuição foi encontrada a nível do "Wulst" visual. Além disto, nos mesmos estudos, a secção ou resfriamento da comissura supra-óptica dorsal eliminava a resposta homolateral, confirmando seu papel na transfe -

rência da informação visual inter-hemisférica.

O aspecto considerado acima, de manutenção da organização topográfica, pode ser evidenciado também pelo estudo das características de resposta dos neurônios do complexo dorsolateral do tálamo e do "Wulst": os primeiros mostram campos receptivos pequenos, organizados, respostas ao movimento quase sempre com sensibilidade direcional, e alguns apresentam respostas ótimas a uma orientação preferencial, quando testados com estímulos luminosos estacionários (BRITTO et al., 1975; JASSIK-GERSCHENFELD, TEULON e ROPERT, 1976); os do hiperestriado apresentam também campos pequenos, usualmente circulares e os estímulos mais eficazes para ativação são os de movimento, muitas vezes em uma só ou mais direções, e preferências eventuais por formas ou orientação específicas (BRITTO e PEREZ, 1978; PETTIGREW e KONISHI, 1976; REVZIN, 1969).

Estudos comportamentais (HODOS e BONBRIGHT, 1974; HODOS, KARTEN e BONBRIGHT, 1973; PASTERNAK, 1977; PASTERNAK e HODOS, 1977; PRITZ, MEAD e NORTHCUTT, 1970; STETTNER e SCHULTZ, 1967; ZEIGLER, 1963) tem demonstrado deficiências na discriminação visual de formas, padrões e de intensidade de estímulos luminosos com lesões envolvendo a via talamofugal, principalmente sua zona telencefálica de projeção, o "Wulst" visual.

Apesar das duas vias visuais estarem já bem caracterizadas, outros pontos permanecem ainda mal definidos no sistema visual do pombo: por exemplo, a possibilidade de uma terceira área de projeção telencefálica no neolestriado caudal, onde se registram potenciais evocados foticamente (BREMER, DOW e MORUZZI, 1939; PARKER e DELIUS, 1972; WEBSTER, 1974) e são característicos neurônios com sensibilidade direcional ao movimento e pequenos campos receptivos (BRITTO e PEREZ, 1978). Ainda, não são bem conhecidas as projeções eferentes de vários núcleos que recebem, diretamente, fibras do trato óptico (COWAN et al., 1961; MEIER et al., 1974; MICELI et al., 1975; REPERANT, 1973; WEBSTER, 1974). No entanto, são relatadas deficiências na discriminação visual por lesões em algumas destas regiões não integrantes das duas vias já iden-

tificadas, como o complexo pré-tectal e n. geniculado ventral (HODOS e BONBRIGHT, 1975).

Numa visão global, isto dificulta a comparação tentativa deste sistema com o dos mamíferos, apesar de vários autores procurarem homologias e semelhanças entre eles, por exemplo comparando a via talamofugal com o sistema geniculo-estriado daqueles animais e a tectofugal com a via colículo-tálamo-cortical, num aspecto também evolutivo (CAMPBELL e HODOS, 1970; DIAMOND e HALL, 1969; EBBESSON, 1970; KARTEN, 1969; KARTEN et al., 1973; NAUTA e KARTEN, 1970). De fato, nota-se no livro de PEARSON (1972) e na revisão de WEBSTER (1974) a tendência a se considerar principalmente aspectos de evolução paralela, ao invés de homologias, dadas as esperadas diferenças entre os dois sistemas em consideração, em função dos habitats e comportamentos diversos dos animais estudados nas duas classes, além da relativa falta de informação mais detalhada.

Um ponto, todavia, que parece interessante ser analisado, comparativamente, diz respeito à existência de projeções eferentes do "Wulst" visual (Fig. 2), dirigidas a outras regiões telencefálicas e também extra-telencefálicas, inclusive ao tecto óptico e ao complexo dorsolateral do tálamo, estações primárias das vias visuais tectofugal e talamofugal, respectivamente (ADAMO, 1967; HUNT e WEBSTER, 1972; KARTEN, 1971; KARTEN et al., 1973). Estas projeções, consideradas reminiscentes dos sistemas corticofugais dos mamíferos, poderiam representar sistemas semelhantes aos encontrados no sistema visual daqueles animais, como os cortico-tectais e cortico-talâmicos (GAREY, 1965; GAREY, JONES e POWELL, 1968; HOLLANDER, 1972; KAWAMURA, SPRAGUE e NIIMI, 1974; NIIMI, KAWAMURA e ISHIMARU, 1971; PALMER, ROSENQUIST e SPRAGUE, 1972; POWELL, 1976; SPRAGUE, 1963).

Além disto, é sabido que, em gatos (BERMAN e CYNADER, 1975 e 1976; HOFFMANN e STRASCHILL, 1971; KALIL e CHASE, 1970; McILWAIN, 1970 e 1977; McILWAIN e FIELDS, 1971; MIZE e MURPHY, 1976; RICHARD, THIERY e BUSER, 1973; RIZZOLATTI, TRADARDI e CAMARDA, 1970; ROSENQUIST e PALMER, 1971; SCHMIELAU e SINGER, 1975; SINGER, 1977; STEIN e MAGALHÃES-CASTRO, 1975; STERLING e WICKELGREN, 1970;

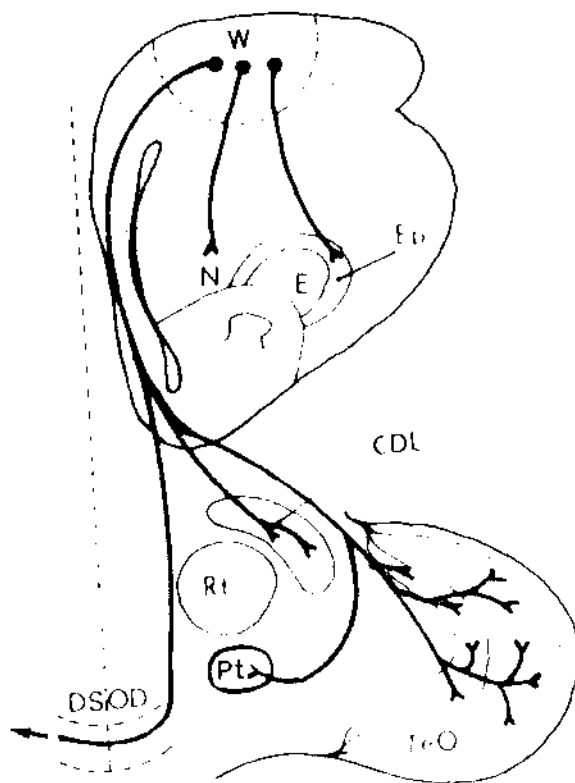


FIG.2. Esquema das projeções eferentes do "Wulst" visual, como descrito por KARTEN et al.(1973), em estudos envolvendo lesões desta região telencefálica (W). Estão representadas eferências intra-telencefálicas dirigidas, por exemplo, ao neostriado (N) e à cintura peri-ectostriatal (Ep) como as extra-telencefálicas, projetando ao tecto óptico (TeO), complexo dorsolateral do tálamo (CDL) e pré-tecto (Pt). Um pequeno contingente de fibras decussa a nível da comissura supra-óptica dorsal (DSOD), para terminar no tecto óptico e tálamo dorsal, contralaterais. Não são descritas projeções ao núcleo redondo (Rt) ou ectostriado (E).

TAMAI e OGAWA, 1973; WICKELGREN e STERLING, 1969), macacos (HULL, 1968; SCHILLER, STRYKER, CYNADER e BERMAN, 1974) , coelhos (MOLOTCHNIKOFF, DUBUC e BRUNETTE, 1976; STEWART , BIRT e TOWNS, 1973), esquilos (MICHAEL, 1970), ratos (COODALE, 1973) e no hamster (RHOADES e CHALUPA, 1978) estes sistemas exercem importante modulação sobre a atividade de neurônios do colículo superior e do n. geniculado lateral, estações primárias das vias visuais destes animais, "impondo" a estas até mesmo algumas de suas características funcionais.

Tal possibilidade começa também a ser considerada para o sistema visual do pombo (BAGNOLI, FRANCESCONI e MAGNI, 1977; BRITTO e PEREZ, 1977), mas existe ainda muito pouca informação a respeito da influência do "Wulst" sobre outros centros e núcleos integrantes das vias visuais para que se possa tentar um paralelo com os dados conhecidos em outros animais, e avaliar a participação de tais projeções no processamento da informação visual.

II - OBJETIVOS

O presente trabalho foi realizado visando caracterizar eletrofisiologicamente o tipo de influência exercida pelas projeções eferentes do "Wulst" visual ao tecto óptico e complexo dorsolateral talâmico, estações neurais primárias das vias tectofugal e talamofugal, como primeira abordagem ao estudo destas interações que poderiam representar circuitos básicos no comportamento guiado visualmente e, em segundo plano, numa comparação aos sistemas corticofugais dos mamíferos.

O mesmo aspecto foi estudado em relação aos núcleos da região pré-tectal, zona provável de terminação de fibras do trato óptico (REPERANT, 1973) como das originárias do hiperestriado (KARTEN et al., 1973), e seguramente envolvida na discriminação visual e integração visuo-motora (HODOS e BONBRIGHT, 1975).

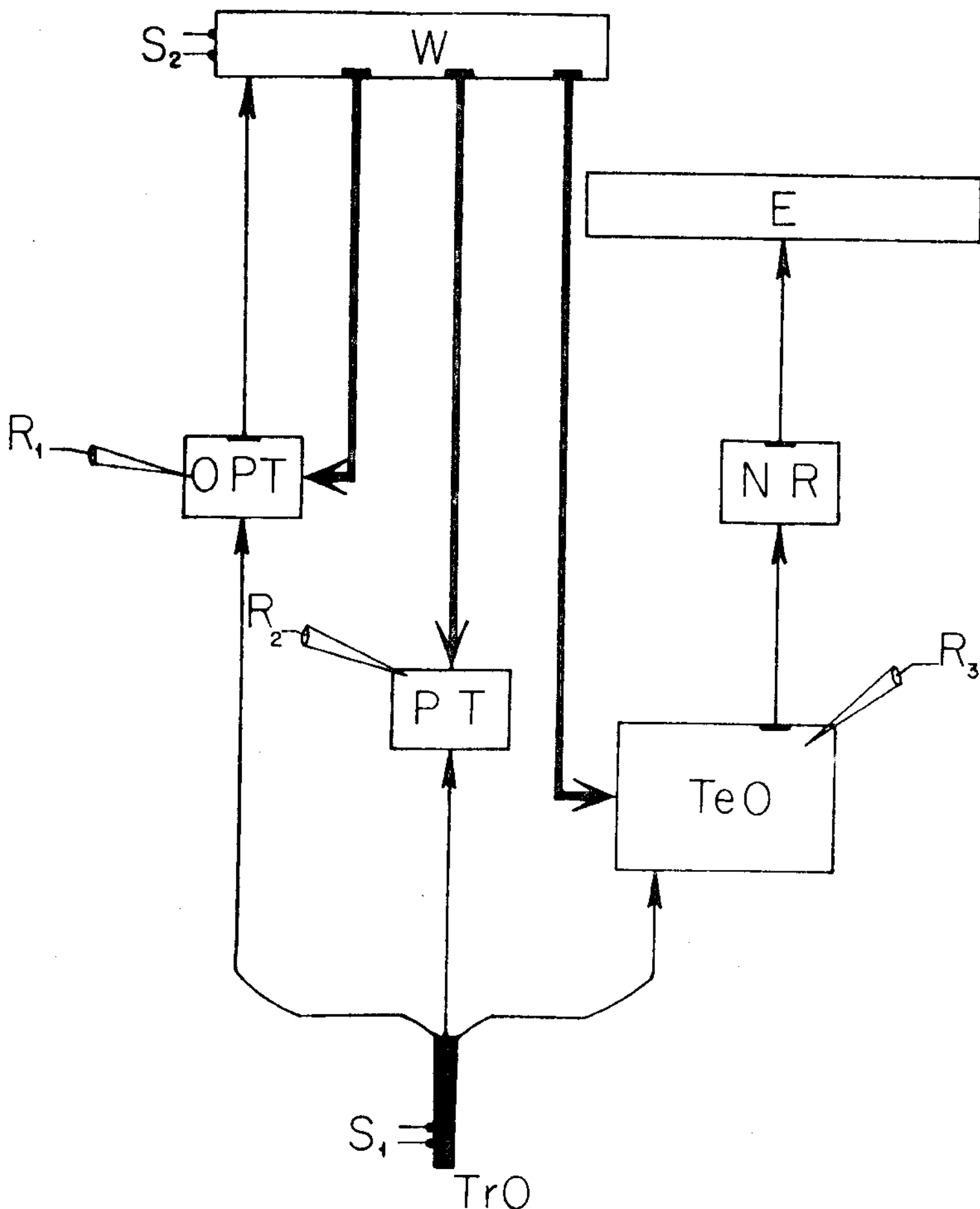


FIG. 3. Diagrama das vias e conexões principais no sistema visual do pombo e montagem experimental. E, ectoestriado; NR, núcleo redondo do tálamo; OPT, núcleo óptico principal do tálamo (complexo dorsolateral); PT, pre-tecto; TeO, tecto óptico; TrO, trato óptico; W, "Wulst" visual. S_1 , S_2 e R_1 , R_2 e R_3 indicam os pontos de estimulação e registro, respectivamente.

III - MATERIAL E MÉTODOS

Foram usados neste estudo 27 pombos adultos, de ambos os sexos, pesando entre 350 e 450 gramas, obtidos de um fornecedor doméstico, e mantidos em grupos no biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica, com tratamento normal.

O animal escolhido para experimentação era anestesiado, de início superficialmente, com éter, para colocação no aparelho estereotático (David Kopf, 1204) com o adaptador de Revzin para pombos, este construído de acordo com o atlas de KARTEN e HODOS (1967). Em seguida, com as técnicas convencionais de estereotaxia e com uma anestesia etérea mais profunda, era feito o implante de elétrodos estimulantes no trato óptico e na região telencefálica correspondente ao "Wulst" visual (Fig. 3); a estimulação do trato óptico foi efetuada para primeira identificação dos neurônios das regiões em estudo e também com a finalidade de se obter respostas consistentes sobre as quais se poderiam testar os efeitos da ativação do "Wulst"; esta, para avaliação das influências desta região telencefálica sobre o tecto óptico, pré-tecto e complexo dorsolateral talâmico, sendo que, com relação a este último, os mesmos estímulos serviram também para identificação por invasão antidrômica dos neurônios de relê da via talamofugal que, como discutido na seção I, projetam homo e contralateralmente àquela região.

Todos os elétrodos estimulantes foram montados com fios já isolados de aço inoxidável, de 0.2 mm de diâmetro, raspados nas extremidades por não mais de 0.5mm. Para implante no trato óptico, dois fios iguais eram enrolados um no outro e suas pontas afastadas cerca de 0.3-0.5mm, de modo a permitir a estimulação em modo bipolar. Os usados no "Wulst" eram fios únicos e implantados (em número de 6) a cada 0.5 mm naquela região, dadas as dimensões relativamente grandes da mesma; assim, era possível estimular entre pontos distintos, sempre de modo bipolar, cobrindo a maior parte da zona descrita como sendo a de origem das projeções eferentes (HUNT e WEBSTER, 1972; KARTEN et al. ,

1973). Após a colocação de todos elétrodos, bilateralmente, o animal era retirado do estereotático, levado de volta ao biotério, agora em gaiola isolada, a fim de permitir sua recuperação.

No dia seguinte, era recolocado no aparelho para a preparação definitiva: novamente sob anestesia com éter, eram praticadas duas incisões na região lombar, a fim de se perfurar os sacos aéreos e permitir a respiração artificial por fluxo unidirecional de ar com uma cânula introduzida na traquéia, sem necessidade de traqueotomia. Este procedimento (BURGER e LORENZ, 1960) possibilita um fluxo de ar contínuo e adequado e, além de dispensar o uso de bombas sofisticadas para respiração e não ter efeitos aparentes nas condições do animal, tem a vantagem de eliminar as oscilações naturais do ciclo inspiração-expiração e assim, favorecer a obtenção de registros muito mais estáveis. Após a fixação da cânula traqueal, o animal era imobilizado (Flaxedil, 4.0 mg/Kg, intra-peritoneal) e, a partir daí, cuidado apenas com anestesia local (Xilocaína), em todos os pontos de incisão e pressão. O eletrocardiograma era monitorado continuamente, obtido através de 2 agulhas inseridas sob a pele, na região dorsal, e com o mesmo sistema de registro descrito abaixo. A temperatura retal foi tomada a intervalos de 15 minutos, sendo mantida na faixa de 40-42°C através de uma espécie de cobertor elétrico alimentado por uma fonte D.C., regulável.

Nesta situação, era feita uma pequena abertura para penetração do microelétrodo para registro unitário extracelular, guiado também estereotaxicamente; no caso particular do tecto óptico, muitas penetrações foram feitas visualmente, dada a facilidade de acesso àquela estrutura. Após abertura também da dura-mater e aplicação de Muiscel para evitar ressecamento da superfície e para maior estabilização da mesma, era iniciada a penetração do eletrodo registrante.

Os microelétrodos empregados consistiam de um fio de tungstênio, inicialmente de 0.2 mm de diâmetro e 10 cm de comprimento, que era afilado eletroliticamente (LEVICK, 1972) até que se obtivesse uma ponta satisfatória, controlada ao microscópio (cerca de 2 a 15 micra). A seguir eram isolados, com exceção da ponta, com vários banhos em um

verniz isolante elétrico (G.E. 9564), após o que suas resistências oscilavam entre 1 - 8 M Ω . Eram montados nos porta-elétrodos comuns do aparelho estereotático, soldados a um suporte por sua vez ligado por fio blindado a um "probe" de alta impedância. Como eletrodo de referência foi usado um fio de prata envolvido por algodão umedecido em solução salina e preso na região dos músculos da nuca do animal.

Os sinais captados pelo "probe" (HIP 511 A, Grass), com este sistema, eram enviados a um pré-amplificador (Grass, P 511) e daí, após amplificação e filtrações adequadas, diretamente a dois osciloscópios (Tektronix, 502 A e 5103 N) e monitor de áudio (Grass AM 3). Os potenciais podiam assim ser fotografados por uma câmara quimográfica Grass C4 ou pela câmara Tektronix C-5.

A penetração era marcada pela grande redução do ruído de fundo no osciloscópio e também no monitor de áudio; este ponto era tomado como zero, a partir da superfície, e daí em diante calculada a altura no porta-elétrodos e acompanhada pela observação do atlas estereotático. Aproximadamente 0.5 mm antes de se atingir a região em investigação, se iniciava a estimulação do trato óptico, a fim de garantir registro do maior número de neurônios possível, já que muitos são silentes nestas condições, ou tem baixa atividade espontânea. Neste momento, também, os dois olhos do animal eram cobertos com uma espécie de lente de contato pintada de preto, a fim de minimizar efeitos provocados pela iluminação ambiental no laboratório.

Assim que a atividade de um neurônio podia ser bem caracterizada, assim como sua resposta aos pulsos aplicados no trato óptico, iniciavam-se os testes para estudo das influências do "Wulst" visual sobre o mesmo, também por estimulação elétrica. Em qualquer caso, mesmo durante a penetração, foram tomados cuidados com os parâmetros dos pulsos empregados na estimulação para a qual foram usados estimuladores Grass S 4, e unidades isoladoras de estímulo SIU 478 A. A frequência, inicialmente 0.5/segundo, era aumentada durante os testes para 1 ou 2/segundo e muito aumentada (até 100/segundo) quando da determinação da natureza das respostas obtidas; no caso dos neurônios do complexo dorsolateral talâmico, para a identificação antidrômica já citada anteriormente, foram empregados os critérios conven-

cionais, como latência curta e fixa, mesmo em altas frequências de estimulação, estabilidade de limiar, e colisão com potenciais de ação evocados eletricamente de uma outra região ou, quando possível, com potenciais espontâneos (FULLER e SCHLAG, 1976). Da mesma forma, a duração dos pulsos foi controlada numa faixa de 0.1-0,6 milisegundos e sua intensidade monitorada de modo a não atingir correntes próximas de 1 miliampère, sendo a mesma mantida entre 40-600 microampères; também a polaridade foi cuidada, sendo invertida frequentemente (BARRY, WALTER e GALLISTEL, 1974; GERKEN e JUDY, 1977; RANCK, 1975; WAXMAN e SWADLOW, 1977).

Após a caracterização de uma resposta típica consistente, era induzida no local uma lesão por corrente contínua (Lesion Maker, Grass LM-3), de aproximadamente 1 miliampère durante 10 segundos, o que produzia uma marca de fácil identificação posterior, à preparação histológica dos cérebros, feita pelos métodos de Nissl (para corpos celulares) e Weill (para fibras), em cortes seriados e alternados.

Apesar das dimensões pequenas das estruturas em estudo, as lesões citadas (de cerca de 50 micra), acopladas aos dados das latências à estimulação do trato óptico e/ou identificação antidrômica (esta, no caso do tálamo), forneceram dados bastante seguros a respeito da localização das células estudadas, como discutido na seção seguinte.

Após o registro de atividade e marcação de um número razoável de neurônios, em duas ou eventualmente nas três regiões visadas, durante uma sessão de não mais de 5 horas, o animal era anestesiado profundamente (uretana, 1.2 g/kg, intraperitonal) e eram feitas lesões também através dos elétrodos estimulantes para posterior verificação dos locais de estimulação; a seguir, o cérebro do animal era perfundido com solução salina, formol-salina, e finalmente esquadrado para o processamento histológico convencional. Os cortes eram observados ao microscópio e as coordenadas aproximadas anotadas em esquemas retirados do atlas de KAKTEN e HODOS (1967).

IV - RESULTADOS

De acordo com o proposto, as projeções do "Wulst" visual a três regiões integrantes do sistema visual do pombo foram estudadas: ao tecto óptico, ao complexo dorsolateral talâmico e à região pré-tectal.

IV-1: Relações "Wulst" - Tecto Óptico

A atividade unitária extracelular de 312 neurônios foi registrada através de penetrações sempre perpendiculares à superfície e, no eixo antero-posterior do cérebro do animal, aproximadamente entre A 6.00 e A 1.00. Desta maneira, procurou-se estudar a maior extensão possível do tecto, e ao mesmo tempo atravessar as várias camadas componentes desta estrutura, das mais superficiais às mais profundas, uma vez que são conhecidas as diferenças funcionais dos elementos presentes em profundidades diversas na mesma, como discutido na Introdução.

Todos neurônios eram ativados pelos pulsos aplicados no trato óptico, a latências variáveis, sendo as mais breves, como esperado pelos dados anatômicos, daqueles localizados mais superficialmente, mais próximos portanto da camada formada pelas fibras ópticas que praticamente envolve o tecto (stratum opticum). No entanto, a resposta em si diferia bastante, podendo ser constituída de um simples potencial de ação, um ou dois trens de potenciais a latências diversas e, em vários neurônios que apresentavam atividade espontânea, uma ativação seguida de um período de silêncio; o aparecimento destas dependia bastante da intensidade, duração e frequência de estimulação empregadas, mas a mesma tinha apenas finalidade de caracterização e obtenção de uma resposta teste consistente, daí não ter havido preocupação maior de quantificar os diversos efeitos observados à estimulação do trato óptico.

Sobre todos os neurônios foi testada a influência do "Wulst" visual, por estimulação desta região, isoladamen

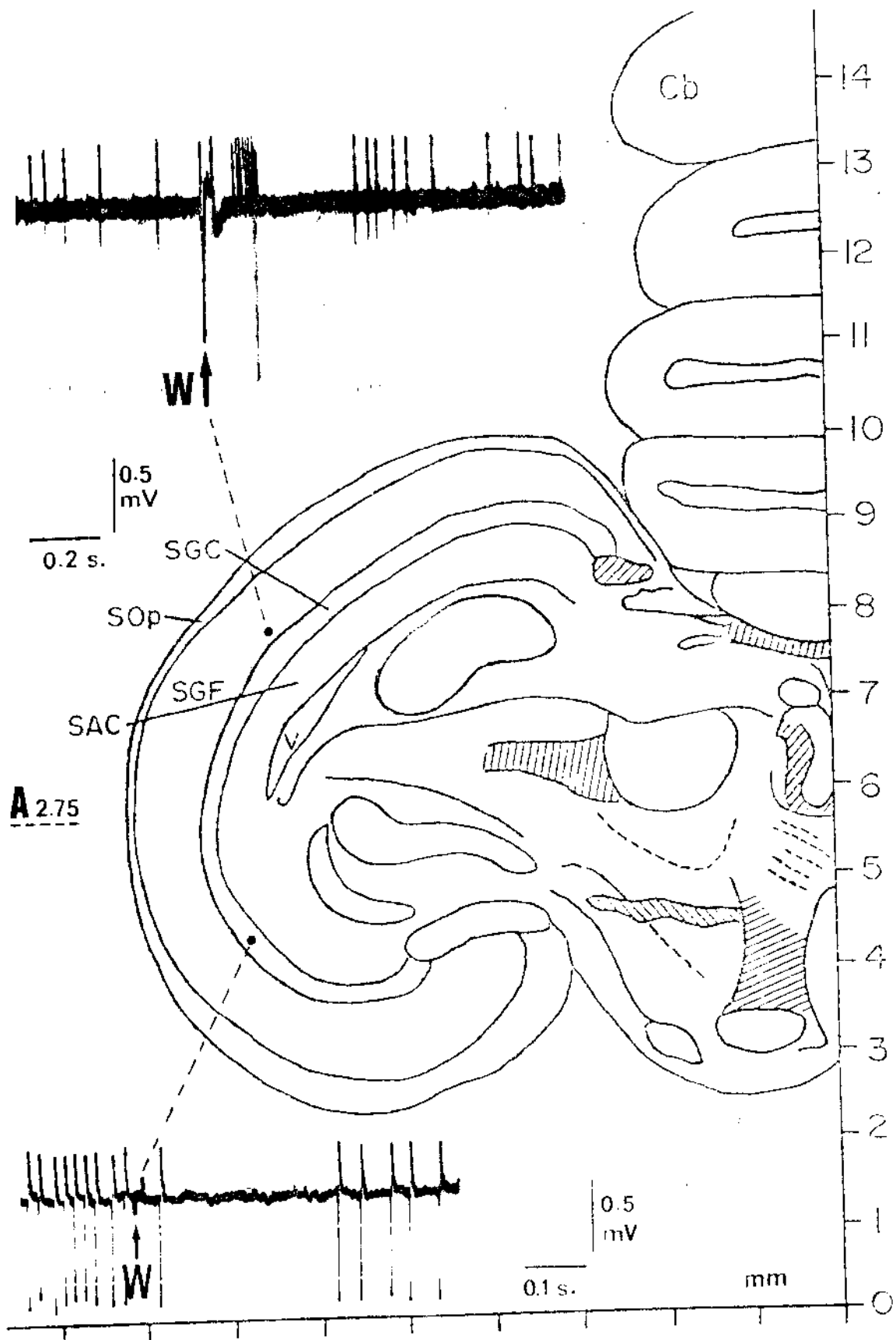


FIG. 4. Efeitos mais comuns da estimulação do "Wulst" visual sobre neurônios do tecto óptico. Acima, ativação seguida de período de silêncio de um neurônio localizado no stratum griseum et fibrosum superficiale (SGF) induzida por um pulso único aplicado no "Wulst" (W). Abaixo, inibição sobre a atividade espontânea de um neurônio do stratum griseum centrale (SGC). S Op, stratum opticum; SAC, stratum album centrale.

te ou em combinação com os pulsos aplicados no trato óptico. Dois tipos básicos de efeitos foram observados a saber, excitação seguida ou não de períodos inibitórios, e inibição, que aparecia como resposta mais frequente a partir de um certo momento em cada penetração (Fig. 4).

No início das mesmas, a partir de aproximadamente 500 micra, era mais comum que a estimulação do "Wulst" homolateral provocasse ativação dos neurônios cuja atividade se registrava, a latências entre 9.5 e 29.2 milissegundos (média 20.1 ± 7.4). Esta resposta era claramente ortodrômica, uma vez que, mesmo quando mostravam latências breves, ocorriam oscilações grandes na mesma com o aumento da frequência de estímulo (Fig. 5C). Este tipo de ativação - foi observado durante o estudo de 72 neurônios, enquanto que em outros 46 se observou uma resposta mais complexa ou seja, ativação inicial seguida de um período de inibição, caracterizado pela diminuição ou cessação da atividade espontânea. Também neste caso, como durante a estimulação do trato óptico, com a variação dos parâmetros empregados, se obtinham potenciais de ação únicos, um ou dois trens de potenciais e ainda variação na duração do período de silêncio pós-excitação, que chegava até a 400 milissegundos. As medidas de latência apresentadas são sempre do potencial único observado ou do início do primeiro trem de potenciais; como padronização, foi usado sempre um pulso de intensidade dobro do limiar, este estimado por uma intensidade que provocava disparo em 50% das vezes em que era empregado (0.3 ms duração, 1/segundo).

À medida que a penetração prosseguia em direção às camadas mais profundas tectais, o efeito predominante era simplesmente inibitório, caracterizado em 116 unidades por uma interrupção ou acentuada diminuição da atividade espontânea; esta inibição, testada com pulsos isolados, podia durar entre 50 e 600 ms (Fig. 5A e Fig 6).

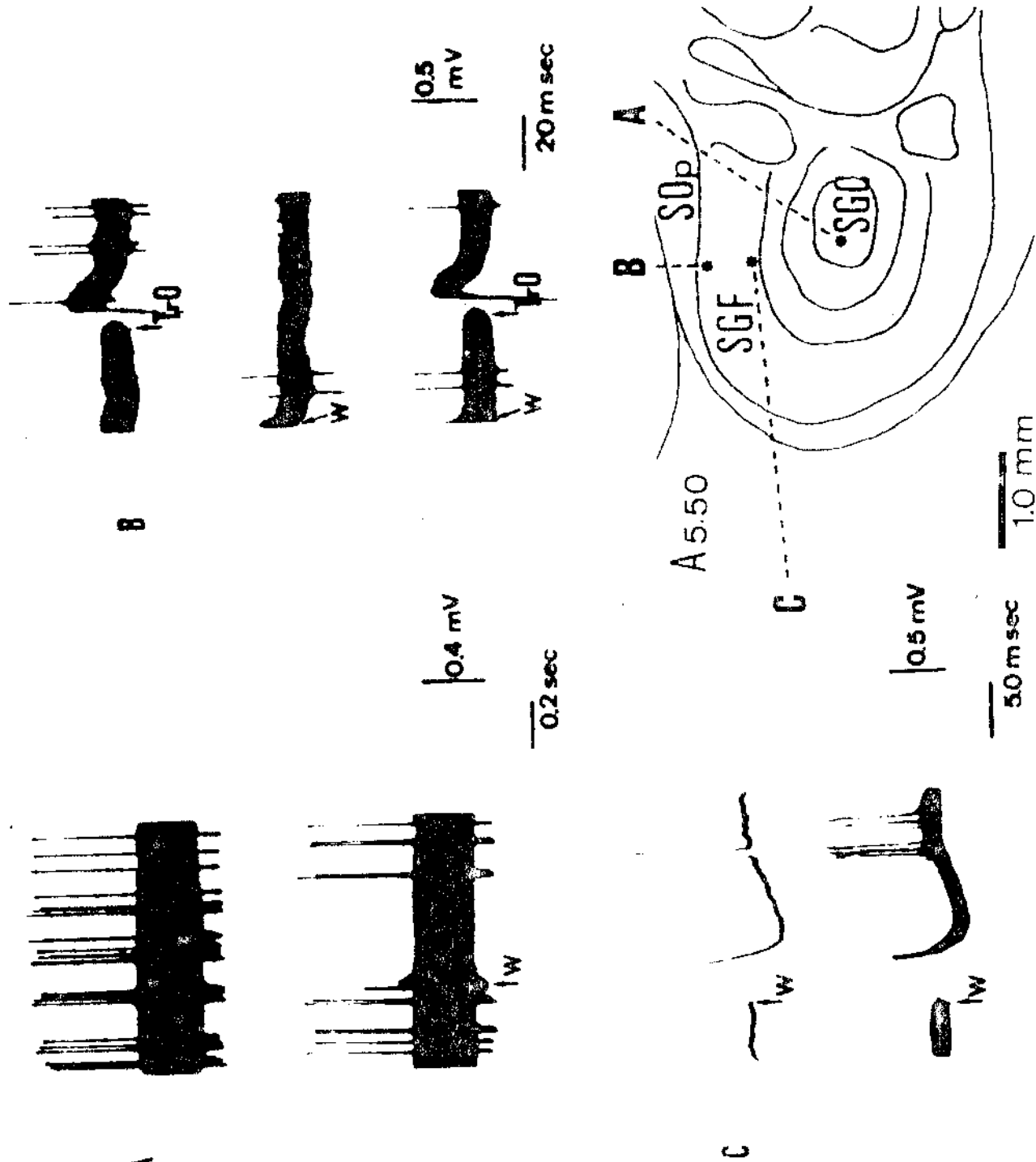
Os efeitos da estimulação do "Wulst" foram também analisados em associação com pulsos aplicados no trato óptico. Assim, pode-se evidenciar em mais um grupo de neurônios uma fase de inibição à estimulação telencefálica, não observável sobre a atividade espontânea baixa destes. Neste grupo (55 células), incluem-se neurônios cuja resposta a esta estimulação era, à primeira análise, basicamente excitatória (Fig. 5B), e outros de resposta não evidente

FIG. 5. A, inibição sobre a atividade espontânea (acima), obtida por estimulação do "Wulst" visual (abaixo).

B, neurônio tectal ativado por estimulação do trato óptico (TrO) e do "Wulst" (W). Os potenciais eliciados por estimulação do trato podiam ser bloqueados por pulsos prévios nesta área telencefálica (traçado inferior).

C, ativação de uma célula tectal por um pulso único na região do "Wulst"; abaixo, a elevação da frequência de estimulação (até 100/s) demonstra a natureza ortodromica da resposta (aprox. 10 traçados superpostos).

O esquema à direita indica a localização dos três neurônios estudados na mesma península.



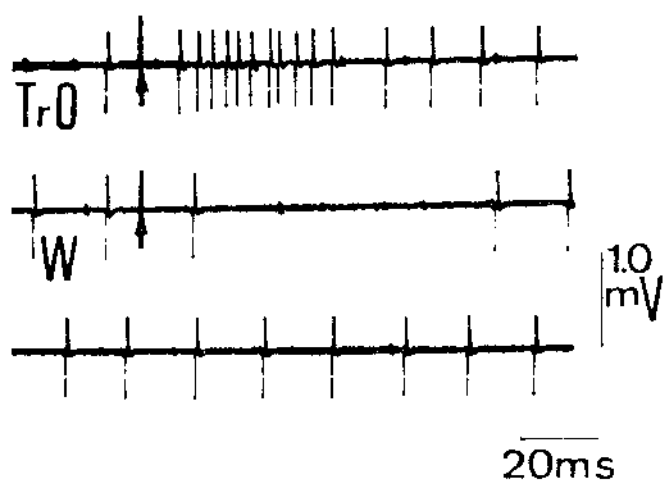


FIG. 6. Neurônio tectal ativado pela estimulação do trato óptico (traçado superior) e inibido por um pulso aplicado no "Wulst" visual (centro). Traçado inferior, atividade espontânea do mesmo, nas condições experimentais.

com a técnica de registro extracelular empregada (Fig. 7); no entanto, a combinação dos pulsos aplicados no "Wulst" e no trato óptico, a diversos intervalos, mostrou claramente a inibição, por diminuição ou supressão dos potenciais resultantes da ativação do trato; as medidas de latência desta última resposta também demonstram tal inibição, uma vez que, quando os pulsos eram separados por intervalos adequados, ocorriam nítidos aumentos na mesma. As separações ideais para inibição, nos casos estudados, ficaram ao redor de 20.5 a 63.8 ms (média 35.4 ± 9.7); a intervalos menores e maiores que os ótimos, em cada caso, se observou redução menor da resposta controle (intensidade de estímulo do trato dobro do limiar, 0.3 ms duração, 1/segundo) e aumentos na latência (Fig. 8). No entanto, nos intervalos ideais indicados acima, a inibição era praticamente total, bloqueando completamente os potenciais eliciados pela estimulação do trato óptico.

Os efeitos tipo excitação apenas ou excitação seguida de inibição foram observados em neurônios cuja localização era quase sempre na camada designada stratum griseum et fibrosum superficiale (SGF), correspondendo aproximadamente às camadas IIa-j de COWAN et al. (1961). Já nas camadas mais profundas, especialmente o stratum griseum centrale (SGC, camada III), o efeito básico era inibição, sobre a atividade espontânea ou dos potenciais eliciados por ativação do trato óptico.

Não se observou, em neurônio algum, efeitos da estimulação do "Wulst" contralateral, apesar de os estudos neuroanatômicos (KARTEN et al., 1973) descreverem um pequeno contingente de fibras eferentes também ao tecto óptico contralateral.

IV-2: Relações "Wulst" - Complexo Dorsolateral Talâmico

A nível talâmico, foram estudados 138 neurônios, todos localizados posteriormente na região correspondente ao núcleo dorsolateralis anterior, pars lateralis (DLL) na sua parte mais ventral (DLLv) logo acima do núcleo redondo talâmico, e numa parte mais dorsal (DLLd). Estas células eram identificadas como pertencentes a este relê talâmico pela invasão antidrômica induzida pela estimulação do

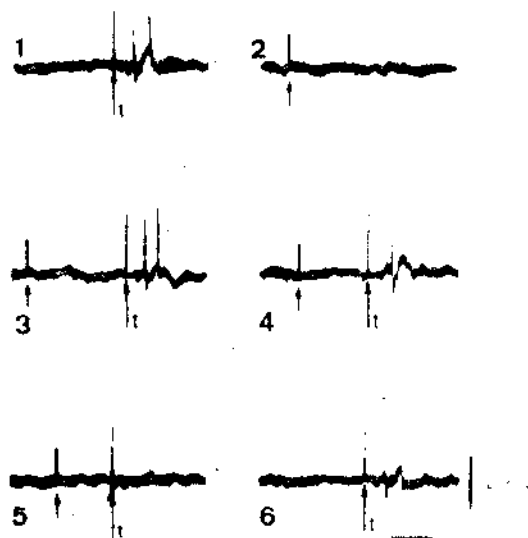
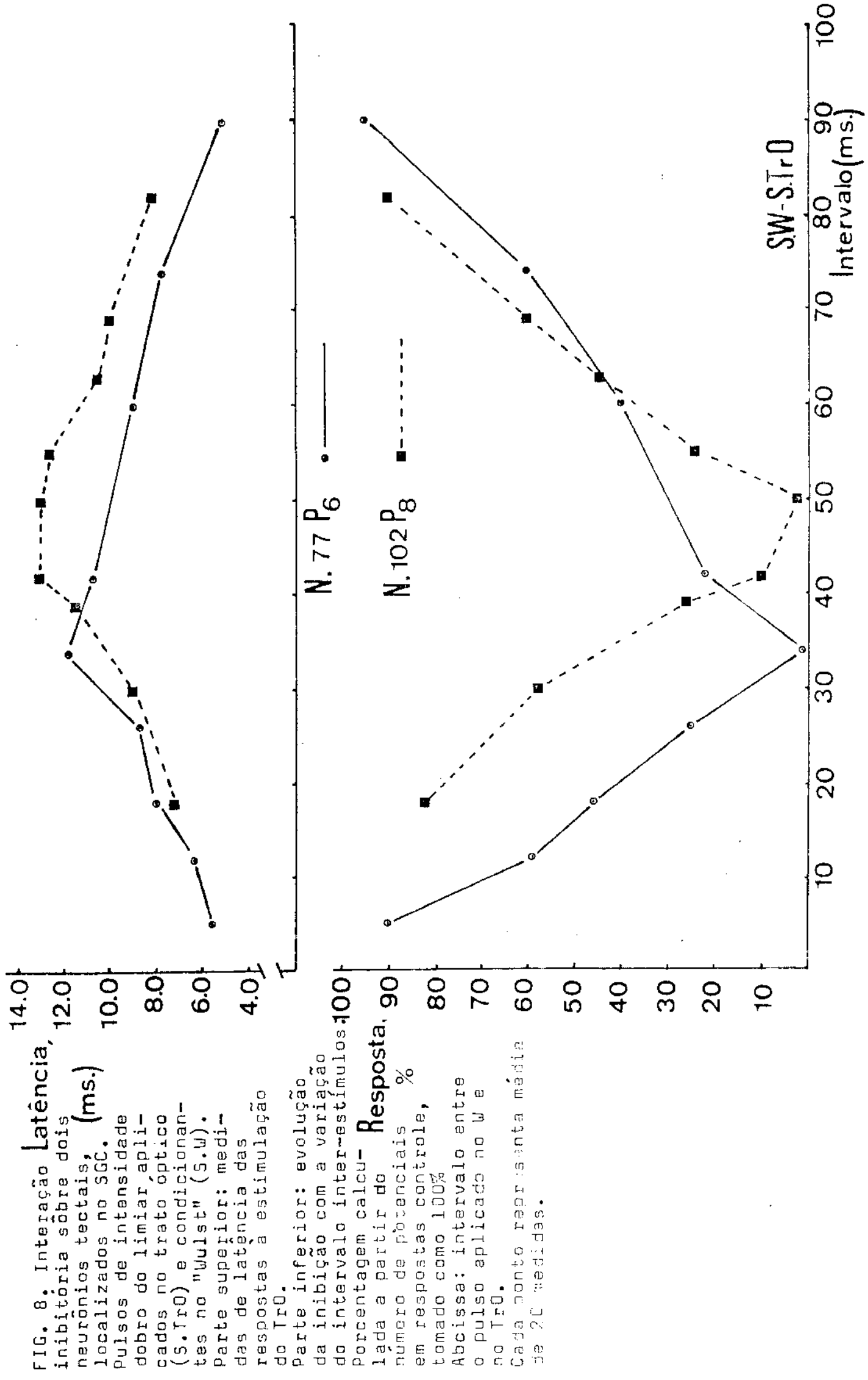


FIG. 7. 1, célula tectal comandada por pulso aplicado no trato óptico (t).
 2, estímulo no "Wulst" visual, sem efeitos aparentes sobre a atividade da mesma.
 3, 4 e 5, combinação dos estímulos acima, com os mesmos parâmetros, a intervalos decrescentes, demonstrando bloqueio parcial em 4 e total em 5, a uma separação de aproximadamente 30 milissegundos.
 6, resposta controle à estimulação do trato óptico.



"Wulst" homolateral (DLLv) ou de um dos dois, homo e contralateral, no caso dos localizados mais dorsalmente (DLL d). A latência destas respostas variou entre 2.0 e 6.2 ms, sendo mais longas aquelas resultantes da estimulação contralateral, de acordo com o percurso mais longo da fibra (Fig. 9 e Fig. 10).

Nestes neurônios, ainda que suas áreas de projeção fossem contralaterais, foi possível observar ativação por pulsos aplicados na região do "Wulst" homolateral a latências entre 6.0 e 22.6 ms (média 12.4 ± 5.2); este efeito foi observado em 81 destas células de relê, e tal resposta era claramente ortodrômica, dada sua latência maior, o fato da mesma se alterar bastante com o aumento da repetição de estímulo, e mesmo não seguir estimulação a frequências próximas de 100/segundo (Fig. 11). O efeito facilitatório do "Wulst" sobre as células do DLL pode ser evidenciado em outros 26 neurônios pela combinação de pulsos sub-limiares aplicados no trato óptico precedidos de outros aplicados naquela região telencefálica, a um intervalo entre 5.0 e 28.2 ms. (Fig. 12A). Desta maneira, um total de 107/138 células apresentaram resposta excitatória à estimulação do "Wulst" homolateral; nas demais não foi possível caracterizar qualquer tipo de influência.

Durante algumas penetrações, foi possível registrar na região do DLL, ao invés de atividade unitária, potenciais de campo positivos evocados pela estimulação do trato óptico. Apesar do tipo de microelétrodo empregado (metal) não ser o adequado para este tipo de registro, sempre que a resposta era estável, esta também foi empregada para teste da influência do "Wulst" visual sobre esta região; deste modo, a aplicação prévia de um pulso naquela zona telencefálica provocou sempre um aumento na amplitude do potencial evocado pela estimulação do trato óptico, demonstrando ainda uma vez os efeitos facilitatórios (Fig. 12 C).

Foi possível ainda, na maioria das células estudadas, registrar potenciais de ação anti e ortodrômicos independentemente, pela estimulação através dos elétrodos colocados na parte mais posterior e mais anterior do "Wulst" visual, respectivamente (Fig. 12 B). Com a estimu

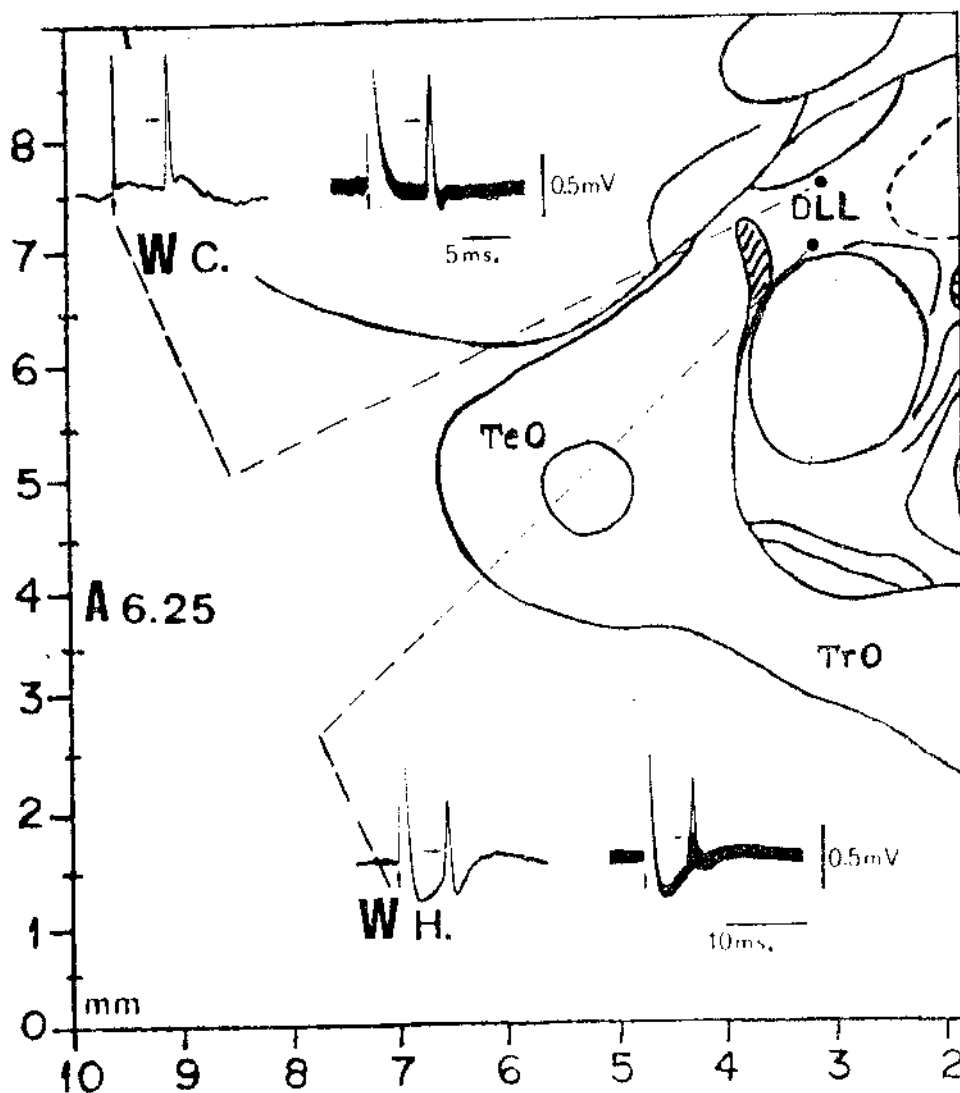


FIG. 9. Identificação antidrômica e localização aproximada de dois neurônios do núcleo dorsolateral anterior, parte lateral (DLL).

Acima, ativação antidrômica por pulso aplicado na região do "Wulst" contralateral (W.C.); à direita, com alta frequência de estimulação, vários traçados superpostos.

Na parte inferior, invasão antidrômica a partir do "Wulst" homolateral (W.H.) com pulso único (esquerda) e alta frequência de repetição (direita).

Nos dois casos, os potenciais se decompõem nos componentes IS e SD, demonstrando que se registrava atividade de um neurônio e não de uma fibra de passagem.

O esquema mostra ainda a situação aproximada do primeiro no DLL dorsal e do segundo no DLL ventral, num diagrama retirado do atlas de KARTEN e HODGS (1967).

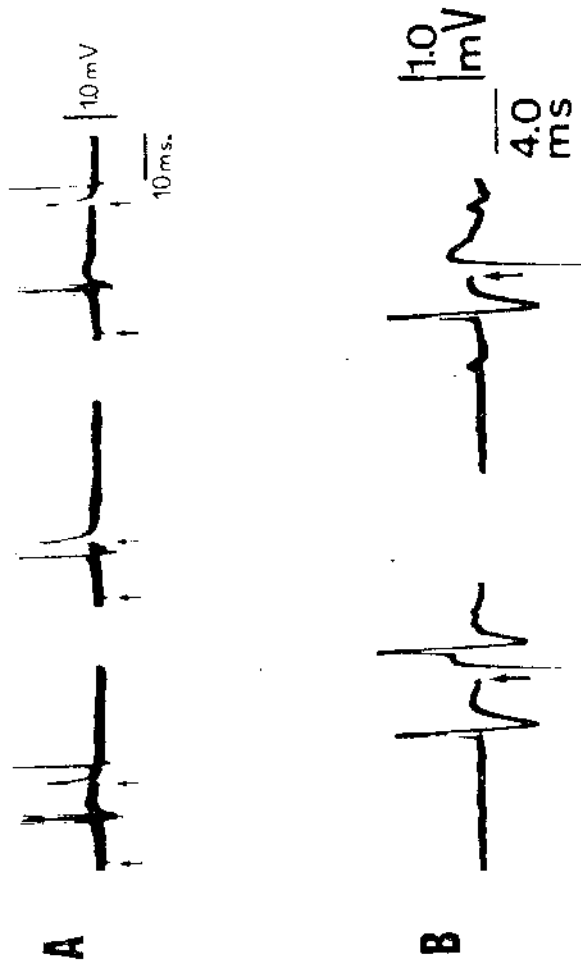


FIG. 10. Critério de colisão para caracterização da invasão antiepileptica.

A, colisão de potenciais de ação eliciados por estimulação do trato óptico (indicada pelas setas à esquerda) com os potenciais antiepilepticos induzidos pela estimulação do "Wulst" contralateral (indicada pelas setas mais à direita). Cada fotograma, 10 traçados superpostos.

B, colisão de potenciais de ação espontâneos com os eliciados pela estimulação do "Wulst" homolateral, indicada pelas setas.

Em ambos os casos, a resposta antiepileptica falha (no centro, em A, e à direita, em B) quando ocorre um potencial evocado ou espontâneo a pouco mais de 2 vezes a latência da mesma, antes do potencial antiepileptico esperado e a intervalos mais curtos.

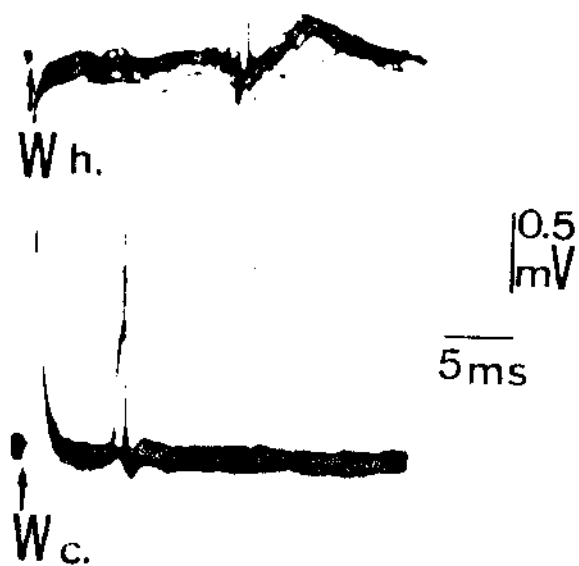


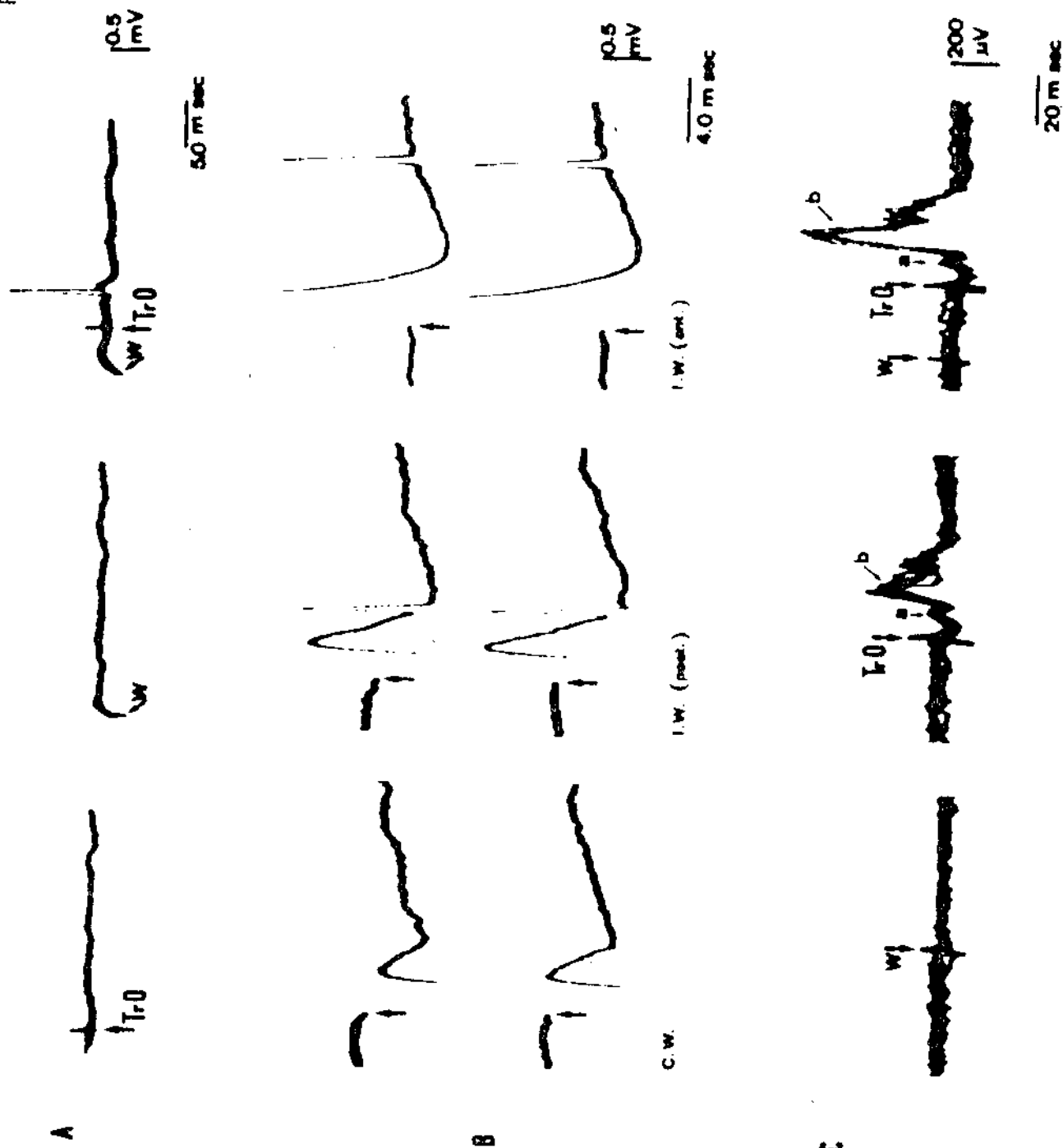
FIG. 11. Neurônio pertencente ao relê talâmico da via visual talamofugal, conforme demonstra sua invasão antidrômica a partir do "Wulst" contralateral (parte inferior). A mesma célula é ativada por pulsos aplicados àquela zona telencefálica, homolateralmente (parte superior). Vários traçados superpostos.

FIG. 12. A, somação de pulsos sub-limiares aplicados no trato óptico (esquerda) e "Wulst" (centro), quando combinados a intervalos adequados (direita).

B, neurônio talâmico identificado antidromicamente pela estimulação do "Wulst" homolateral posterior (centro), que era ativado ortodromicamente por pulsos aplicados numa parte mais anterior da mesma região telencefálica (direita). A estimulação desta área, contralateralmente, não tinha efeitos sobre esta célula (esquerda).

C, potencial de campo positivo evocado no DLI pela estimulação do trato óptico (centro), aumentado pela aplicação de um pulso prévio na região do "Wulst" homolateral (direita). A estimulação desta, com os mesmos parâmetros, não produzia efeitos isoladamente (esquerda).

a e b indicam os componentes pré- e pos-sinápticos do potencial evocado, como demonstrado pela estabilidade do primeiro e decréscimo do segundo, quando se elevava a frequência de estimulação.



lação de uma zona maior, através de dois elétrodos mais afastados entre si, era mais comum se observar os dois tipos de respostas simultaneamente, o que muitas vezes dificultava sua identificação (Fig. 13).

Também no caso do complexo dorsolateral do tálamo, não foi observada influência alguma pela estimulação do "Wulst" contralateral, apesar de serem descritas poucas fibras eferentes cruzadas a nível da comissura supra-óptica dorsal, terminando nesta região talâmica; além disso, o estudo foi limitado a células integrantes do DLL, sem investigação em outros núcleos possivelmente participantes deste relê da via talamofugal.

IV-3: Relações "Wulst" - Pré-Tecto

As pequenas dimensões do complexo pré-tectal, a dificuldade de acesso e o fato de se encontrar próximo a outras regiões receptivas de fibras ópticas complicaram bastante o estudo dos neurônios integrantes do mesmo; ainda, o desconhecimento das projeções eferentes de tais células impediu qualquer tentativa de identificação por invasão antidrômica.

Ainda assim, em 37 unidades ativadas pelos pulsos aplicados no trato óptico, a curtas latências (1.5-4.0 ms), foi possível identificar um efeito facilitatório a partir do "Wulst" homolateral (Fig. 14), sendo que a estimulação desta última região provocava ativação ortodrômica a latências entre 5.9 e 17.8 ms (média 11.2 ± 4.1).

A localização destes neurônios só pode ser definida a partir dos cortes histológicos, parecendo se encontrar nas regiões correspondentes ao n. pretectalis lateralis (PL) e pretectalis diffusus (PD).

Todos efeitos observados, pela estimulação do "Wulst" visual, sobre neurônios do tecto óptico, DLL e pré-tecto foram obtidos pela estimulação através dos elétrodos colocados mais anteriormente naquela região telencefálica, homolateralmente à região em estudo. A localização aproximada dos mesmos, como aparecia à verificação histológica posterior ao experimento, era entre os planos frontais A 12.5 e A 10.0, estendendo-se em altura e lateralmente por

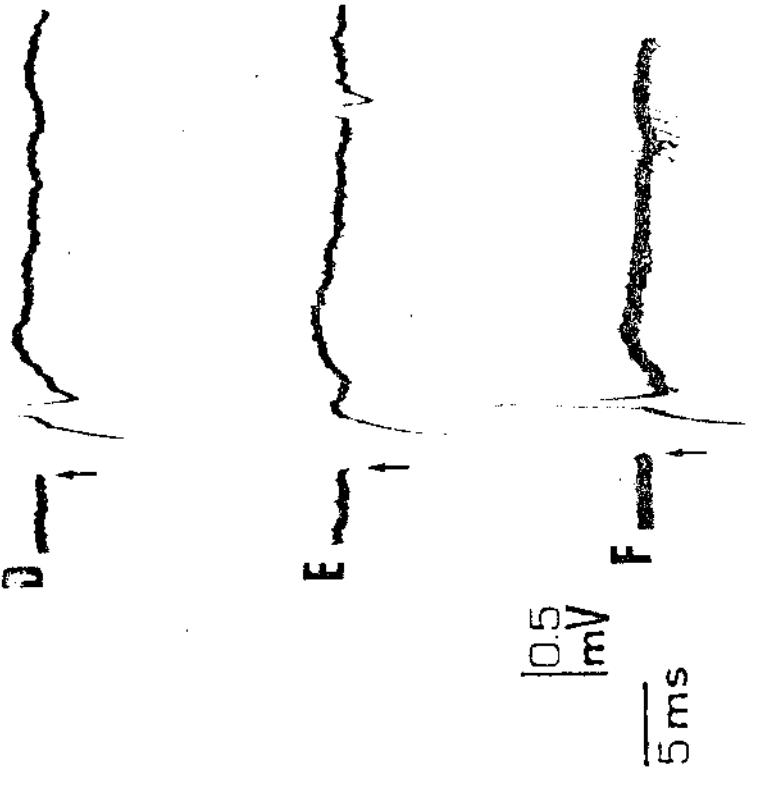


FIG. 13. A, B e C: ativação anti-e ortodrômica de um neurônio talâmico por pulsos aplicados na região do "Wulst", homolateralmente.
 D: invasão antidrômica isolada pela limitação da área de estimulação a parte mais posterior.
 E: ativação ortodrômica obtida pela estimulação restrita a uma parte mais anterior da mesma zona telencefálica.
 F: estimulação desta região, de modo amplo, com a frequência de repetição em 50/s (5 traçados superpostos).

todas divisões hiperestriatais; os colocados mais posteriormente praticamente só foram utilizados para identificação antidrômica dos neurônios do DLL (Fig. 15).

Os elétrodos implantados no trato óptico, de acordo com os cortes histológicos, estiveram entre aproximadamente A 8.25 e A 6.00, L 2.00 e 1.00 e H 4.00 e 2.50.

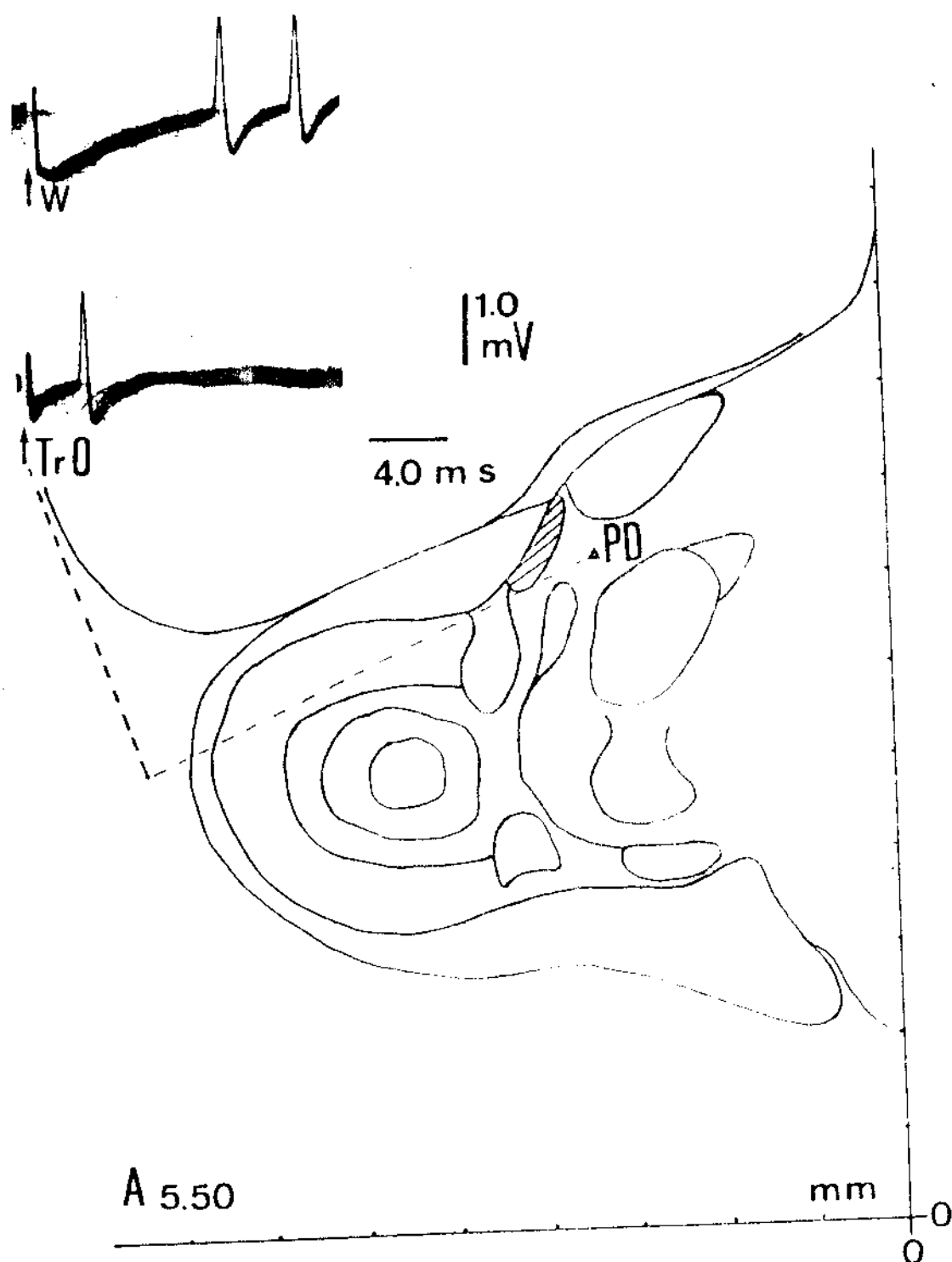


FIG. 14. Neurônio localizado no n. pretectalis diffusus (PD), ativado por pulsos aplicados no "Wulst" homolateral e no trato óptico. Ambas respostas são ortodrômicas, como testado de acordo com os critérios descritos no texto.

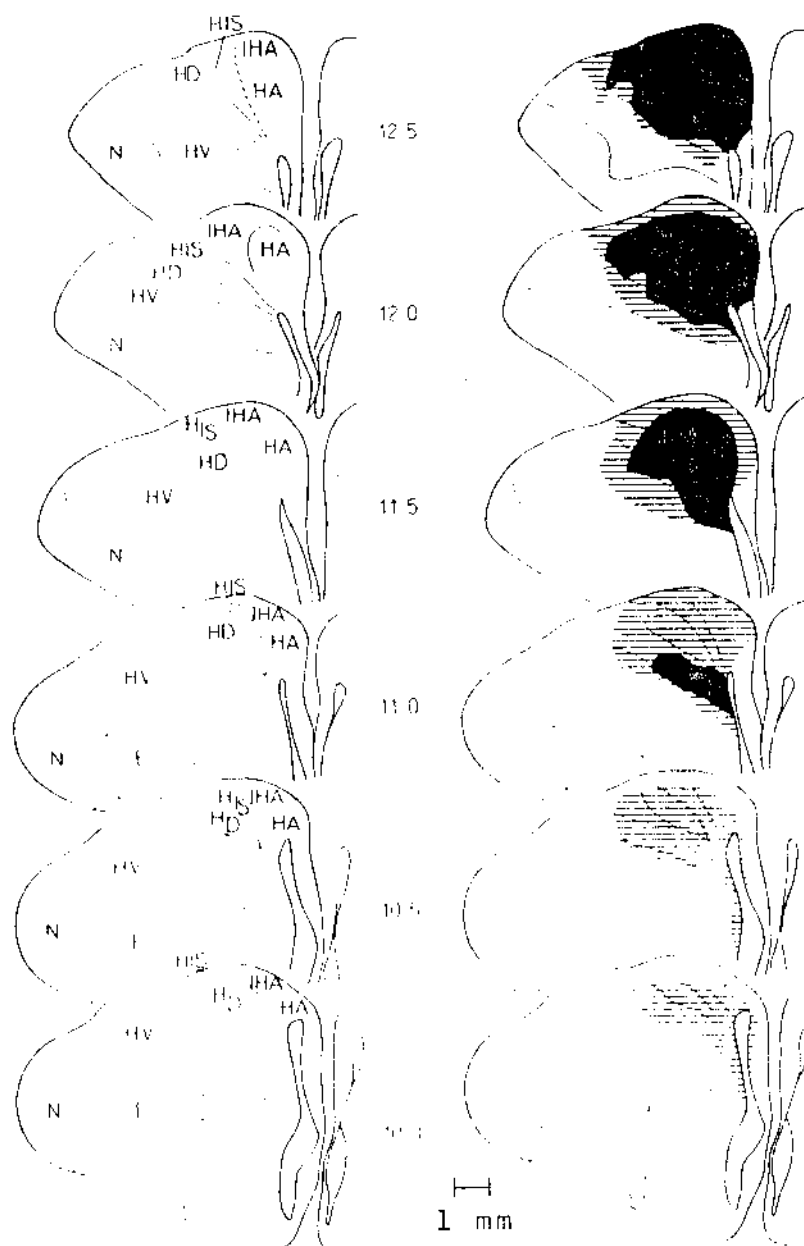


FIG. 15. Reconstrução, a partir dos dados histológicos, da situação dos eletrodos estimulantes com os quais se conseguiram efeitos significativos sobre os neurônios em estudo. A região em negro indica a localização aproximada da lesão feita ao final do experimento através dos eletrodos colocados mais anteriormente no "Gulst" visual e que, geralmente, produziam resultados mais claros. O restante da área demarcada mostrou um envolvimento menor na lesão, no caso apresentado.
HA, HD, HIS, HV e IHA: subdivisões do hipocampo; E: ectostriado; N: nucleado.
Planos frontais de A 10.0 a A 12.5, de acordo com KARTEN e HODOS (1967).

V - DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Os resultados apresentados comprovam eletrofisiologicamente a existência de projeções funcionais do "Wulst" a estações neurais primárias do sistema visual do pombo, caracterizando também qualitativamente a influência exercida pelas mesmas sobre o tecto óptico, pré-tecto e complexo dorsolateral talâmico.

A nível tectal, o fato de os neurônios localizados mais superficialmente serem principalmente ativados a partir do "Wulst", ou mostrarem efeitos tipo excitação seguida de inibição, mostra que existe sobre eles uma convergência excitatória de fibras ópticas e de origem telencefálica, o que pode fazer com que a ação das últimas seja a de aumentar a probabilidade de resposta à informação retinica.

A inibição observada após a resposta excitatória é obtida também com a estimulação do trato óptico, o que sugere que a mesma deva ser devida a circuitos intrínsecos tectais. Tal inibição poderia ser causada pela atuação de um "loop" neural envolvendo ativação do "Wulst" através do DLL, uma vez que nestes experimentos todo o trato óptico era estimulado, podendo levar a este efeito via DLL - "Wulst"-Tecto. No entanto, próximo ao final de alguns experimentos, mesmo após lesão extensa ou mesmo ablação telencefálica, a estimulação do trato ainda provocou efeitos idênticos sobre as células tectais em estudo; isto não exclui a possibilidade de participação do "loop" acima, mas demonstra a existência do circuito intratectal inibitório, que deve ser a base da inibição induzida tanto da periferia como centralmente. Ainda, estes poucos dados adicionais obtidos com a ablação ou lesão do "Wulst" vão contra a idéia de uma ação tônica desta região sobre o tecto óptico, já que as respostas dos neurônios tectais à estimulação do trato se mantiveram em todas suas características, com os mesmos parâmetros usados previamente à eliminação daquela região telencefálica.

Já com relação aos neurônios localizados em camadas mais profundas e sobre os quais o "Wulst" exerce uma

ação basicamente inibitória, é interessante o fato de que os mesmos representam a saída tectal dirigida ao núcleo re dondo, estação talâmica da via tectofugal; de fato, o stratum griseum centrale (SGC) é seguramente a mais importante senão única (BENOWITZ e KARTEN, 1976; KARTEN e REVZIN, 1966; WEBSTER, 1974) fonte de aferentes daquele núcleo. Uma vez que a grande maioria dos neurônios estudados naque la camada tectal eram inibidos pela estimulação telencefálica, isto poderia representar uma importante modulação so bre a via visual tectofugal.

Estes resultados estão em pleno acordo com os ob tidos por BAGNOLI et al. (1977) e BRITTO e PEREZ (1977), no estudo das relações "Wulst"-tecto óptico em pombos, além do que o quadro emergente com relação às interações retínicas e centrais sobre neurônios visuais tectais se as semelha ao discutido por McILWAIN e FIELDS (1971) e TAMAI e OGAWA (1973) para o colículo superior do gato e por MICHAEL (1970) para o colículo superior do esquilo. Ainda, também a possibilidade de modulação tectal a partir de áreas telencefálicas aproxima o tecto óptico do pombo na comparação tentativa ao colículo superior de mamíferos, uma vez que nestes tal modulação é bem conhecida (COODALE, 1973; HOFFMANN e STRASCHILL, 1971; McILWAIN, 1977; MOLOTCHNIKOFF et al., 1976; RICHARD et al., 1973; STERLING e WICKELGREN, 1970).

Sobre os neurônios integrantes do complexo dorso-lateral do tálamo estudados, a influência básica era ex citatória, sempre a partir de áreas do "Wulst" homolateral às células cuja atividade se registrava, em concordância com observações ocasionais feitas anteriormente, num estu do de campos receptivos visuais nesta região (BRITTO et al., 1975).

A intervenção nos efeitos observados de colate rais dos axônios das células de relê não pode ser excluída ou caracterizada, com os métodos empregados; haveria a pos sibilidade da ativação ortodrômica dos neurônios talâmicos por circuitos intrínsecos estabelecidos por tais colate rais, que seriam também estimuladas durante a invasão anti drômica dos mesmos a partir de suas áreas telencefálicas de projeção ("Wulst" visual, homo ou contralateral). No en

tanto, vários pontos apoiam a idéia de se terem observado realmente influências das projeções telencefálicas dirigidas ao DLL: primeiro, a já discutida caracterização de tais eferentes, por métodos anatômicos; segundo, pela possibilidade de se observar, muitas vezes, potenciais anti ou ortodrômicos, separadamente, pela estimulação de regiões diferentes do "Wulst", o que fala a favor também da separação relativa das aferências e eferências a este nível; terceiro, pelo fato de, em alguns poucos casos, haver indicação de ativação monossináptica, uma vez que a latência desta resposta ortodrômica era apenas alguns décimos de milissegundo maiores que as antidrômicas correspondentes, excluindo portanto a participação de mais sinapses no efeito verificado; quarto, um circuito para justificar uma resposta como a observada deveria ser um "feed-back" positivo intratalâmico, sem paralelo no tálamo sensorial (SINGER, 1977); e finalmente, a baixa atividade espontânea destes neurônios, nestas e outras condições de experimentação (BRITTO et al., 1975; JASSIK-GERSCHENFELD et al., 1976), não condiz com a existência de tal circuito.

Da análise dos dados relativos às latências encontradas, as projeções telencéfalo-talâmicas devem principalmente interferir com os circuitos intrínsecos do tálamo (ativação polissináptica ou inativação de circuitos inibitórios) e facilitar diretamente células de relê (ativação monossináptica encontrada em alguns casos) podendo, assim, selecionar possivelmente de maneira específica e retinotópica, as informações a serem transmitidas para o processamento posterior.

De qualquer maneira, o relê talâmico da via visual mais direta no cérebro do pombo, talamofugal, parece sujeito a uma influência excitatória a partir de sua própria área telencefálica de projeção, o que também foi visto sobre os potenciais de campo evocados pela estimulação do trato óptico, uma resposta mais global. Esta modulação corresponde também à encontrada nos mamíferos (HULL, 1968; KALIL e CHASE, 1970; SCHMIELAU e SINGER, 1975; SINGER, 1977), entre o córtex visual e o núcleo geniculado lateral do tálamo.

No pré-tecto, o fato de se terem encontrado cé-

lulas ativadas, a curtas latências, tanto pela estimulação do trato óptico como do "Wulst" visual homolateral, demonstra também a este nível uma integração da informação retínica e central, esta última originária daquela região telencefálica; estes dados, além de confirmarem dados anatômicos (HUNT e WEBSTER, 1972; KARTEN et al., 1973; REPERANT, 1973), completam a identificação nesta região, de todas as características do pré-tecto dos mamíferos, a saber: presença de aferentes retinianos, do córtex visual, do colículo superior e independência telencefálica, ou seja, não alteração histológica (degeneração) após ablação daquela região, provavelmente devida às demais influências persistentes. No pré-tecto dos pombos, na revisão de WEBSTER (1974), são apontadas duas destas características apenas, a saber, aferentes do tecto óptico e independência telencefálica; no entanto, os trabalhos neuroanatômicos acima e os presentes dados caracterizam também as restantes, isto é, aferentes retinianos e de áreas telencefálicas, o que demonstra que esta região possui as mesmas relações básicas em comparação ao pré-tecto dos mamíferos, merecendo assim um estudo mais detalhado.

Todos os efeitos a partir do "Wulst" visual foram obtidos por estimulação de áreas telencefálicas homolaterais às regiões em estudo, apesar de serem descritas projeções extra-telencefálicas contralaterais do "Wulst" visual, através de um pequeno contingente de fibras cruzadas a nível da comissura supra-óptica dorsal, e dirigidas, pelo menos, ao tecto óptico e ao complexo dorsolateral talâmico (KARTEN et al., 1973); isto pode ser devido ao fato de que a população de fibras cruzadas seja realmente pequena e localizada, e assim, que o número de neurônios analisados e a extensão estudada destas duas regiões não foi suficiente para verificação e estudo destas projeções.

BIBLIOGRAFIA:

01. ADAMO, N.J. (1967) Connections of efferent fibers from hyperstriatal areas in chicken, raven and African lovebird. *J. Comp. Neurol.*, 131, 337-55.
02. BAGNOLI, P.; FRANCESCONI, W. e MAGNI, F. (1977) Visual Wulst influences on the Optic Tectum of the Pigeon. *Brain Behav. Evol.*, 14, 217-37.
03. BARLOW, H.B., HILL, R.M. e LEVICK, W.R. (1964) Retinal ganglion cells responding selectively to direction and the speed of image motion in the rabbit. *J. Physiol. (Lond.)*, 173, 377-407.
04. BARLOW, H.B. e LEVICK, W.R. (1965) The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina. *J. Physiol. (Lond.)*, 178, 477-504.
05. BARRY, F.E., WALTER, M.S. e GALLISTEL, C.R. (1974) On the optimal pulse duration in electrical stimulation of the brain. *Physiol. Behav.*, 12, 749-754.
06. BENOWITZ, L.I. e KARTEN, H.J. (1976) Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon: a retrograde transport study. *J. Comp. Neurol.*, 167, 503-520.
07. BERMAN, N. e CYNADER, M. (1975) Receptive fields in cat superior colliculus after visual cortex lesions. *J. Physiol. (Lond.)*, 245, 261-270.
08. BERMAN, N. e CYNADER, M. (1976) Early versus late visual cortex lesions: effects on receptive fields in cat superior colliculus. *Exp. Brain Res.*, 25, 131-137.
09. BILGE, M. (1971) Electrophysiological investigations on the pigeon's optic tectum. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 56, 242-249.

10. BLOUGH, D.S. (1957) Spectral sensitivity in the pigeon.
J. Opt. Soc. Am., 47, 827-833.
11. BREMER, F., DOW, R.S. e MOKUZZI, G. (1939) Physiological analysis of the general cortex in reptiles and birds. J. Neurophysiol., 2, 473-499.
12. BRITTO, L.R.G., BRUNELLI, M., FRANCESCONI, W. e MAGNI, F. (1975) Visual response pattern of thalamic neurons in the pigeon. Brain Research, 97, 337-343.
13. BRITTO, L.R.G. e PEREZ, M.T.R. (1977) Electrophysiology of the Wulst - tectal projections in pigeons. Resúmenes del XIII Congreso Latinoamericano de Ciencias Fisiológicas, pg. 167.
14. BRITTO, L.R.G. e PEREZ, M.T.R. (1978) Campos receptivos visuais de neurônios telencefálicos em pombos. Ciência e Cultura, 30(7) Supl., 483.
15. BURGER, R.E. e LORENZ, F.W. (1960) Artificial respiration in birds by unidirectional air flow. Poultry Sci., 39, 236-237.
16. CAMPBELL, C.B.G. e HODOS, W. (1970) The concept of homology and the evolution of the nervous system. Brain Behav. Evol., 3, 353-367.
17. CLARKE, P.G.H. e WHITTERIDGE, D. (1976) The projection of the retina, including the 'red area', onto the optic tectum of the pigeon. Quart. J. Exp. Physiol., 61, 351-358.
18. COHEN, D.H. (1967) Visual intensity discrimination in pigeons following unilateral and bilateral tectal lesions. J. Comp. Physiol. Psychol., 63, 172-174.
19. COWAN, W.M., ADAMSON, L. e POWELL, T.P.S. (1961) An experimental study of the avian visual system. J. Anat., 95, 545-63.

20. CROSSLAND, W.J., COWAN, W.M., ROGERS, L.A. e KELLY, J.P.
(1974) The specification of the retino-tectal projection in the chick. *J. Comp. Neurol.*, 155, 127-164.
21. CUÉNOD, M. (1973) Commissural pathways in interhemispheric transfer of visual information in the pigeon. Em: F.O. SCHMITT (Ed.): "The Neurosciences: third study program" , Rockefeller University Press, New York, pg. 21-29.
22. DIAMOND, I.T. e HALL, W.C. (1969) Evolution of the neocortex. *Science*, 164, 251-262.
23. DONNER, K.O. (1953) The spectral sensitivity of pigeon's retinal elements. *J. Physiol. (Lond.)*, 122, 524-537.
24. EBBESSON, S.O.E. (1970) On the organization of central visual pathways in vertebrates. *Brain Behav. Evol.*, 3, 178-194.
25. FROST, B.J. e Di FRANCO, D.E. (1976) Motion characteristics of single units in the pigeon optic tectum. *Vision Res.*, 16, 1229-1234.
26. FULLER, J.H. e SCHLAG, J.D. (1976) Determination of antidromic excitation by the collision test: problems of interpretation. *Brain Research*, 112, 283-298.
27. GALIFRET, Y., CONDÉ-COURTINE, F., REPÉRANT, J. e SERVIÈRE, J.
(1971) Centrifugal control in the visual system of the pigeon. *Vision Res.*, 3(suppl.), 185-200.
28. GAREY, L.J. (1965) Interrelations of the visual cortex and superior colliculus in the cat. *Nature*, 207, 1410-1411.
29. GAREY, L.J., JONES, E.G. e POWELL, T.P.S. (1968) Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway . *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 31, 135-157.
30. GERKEN, G.M. e JUDY, M.M. (1977) Electrode polarization and the detection of electrical stimulation of the brain. *Physiol. Behav.*, 18, 825-832.

31. GOODALE, M.A. (1973) Cortico-tectal and intertectal modulation of visual responses in the rat's superior colliculus. *Exp. Brain Res.*, 17, 75-86.
32. GRANDA, A.M. e YAZULLA, S. (1971) The spectral sensitivity of single units in the Nucleus Rotundus of pigeon, *Columba livia*. *J. Gen. Physiol.*, 57, 363-384.
33. HAMDI, F.A. e WHITTERIDGE, D. (1954) The representation of the retina on the optic tectum of the pigeon. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 39, 111-119.
34. HARD, W.L. (1976) The termination of intertectal fibers in the optic tectum of the pigeon. *Anat. Rec.*, 178, 513.
35. HODOS, W. (1969) Color discrimination deficits after lesions of the nucleus rotundus in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 2, 185-200.
36. HODOS, W. e BONBRIGHT, J.C., Jr. (1974) Intensity difference thresholds in pigeons after lesions of the tectofugal and thalamofugal visual pathways. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 87, 1013-1031.
37. HODOS, W. e BONBRIGHT, J.C., Jr. (1975) Intensity and pattern discrimination after lesions of the pretectal complex, accessory optic nucleus and ventral geniculate in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 161, 1-18.
38. HODOS, W. e FLETCHER, G. (1974) Acquisition of visual discrimination after nucleus rotundus lesions in pigeons. *Physiol. Behav.*, 13, 501-506.
39. HODOS, W. e KARTEN, H.J. (1966) Brightness and pattern discrimination deficits in the pigeon after lesions of nucleus rotundus. *Exp. Brain Res.*, 2, 151-167.
40. HODOS, W. e KARTEN, H.J. (1970) Visual intensity and pattern discrimination deficits after lesions of the ectostriatum in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 140, 53-68.
41. HODOS, W. e KARTEN, H.J. (1974) Visual intensity and pattern

- discrimination deficits after lesion of the optic lobe in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 9, 165-194.
42. HODOS, W., KARTEN, H.J. e BONBRIGHT, J.C., Jr. (1973) Visual intensity and pattern discrimination after lesions of the thalamofugal visual pathway in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 148, 447-468.
43. HOFFMANN, K.P. e STRASCHILL, M. (1971) Influences of corticotectal and intertectal connections on visual responses in the cat's superior colliculus. *Exp. Brain Res.*, 12, 120-131.
44. HOLDEN, A.L. (1968a) The field potential profile during activation of the avian optic tectum. *J. Physiol. (Lond.)*, 194, 75-90.
45. HOLDEN, A.L. (1968b) Types of unitary response and correlation with the field potential profile during activation of the avian optic tectum. *J. Physiol. (Lond.)*, 194, 91-104.
46. HOLDEN, A.L. (1969) Receptive properties of retinal and tectal cells in the pigeon. *J. Physiol. (Lond.)*, 201, 56-57P.
47. HOLDEN, A.L. e POWELL, T.P.S. (1972) The functional organization of the isthmo-optic nucleus in the pigeon. *J. Physiol. (Lond.)*, 223, 419-447.
48. HOLLÄNDER, H. (1972) Projection of the visual cortex to the lateral geniculate nucleus in cat. Em: T. Frigyesi, E. Rinvik and M.D. Yahr (Eds.). "Corticothalamic Projections and Sensorimotor Activities". Raven Press, New York. Pg. 475-490.
49. HUGHES, C.P. e PEARLMAN, A.L. (1974) Single unit receptive fields and the cellular layers of the pigeon optic tectum. *Brain Research*, 80, 365-377.

50. HULL, E.M. (1968) Corticofugal influence in the macaque lateral geniculate nucleus. *Vision Res.*, 8, 1285-1298.
51. HUNT, S.P. e KÜNZLE, H. (1976) Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum. An autoradiographic study based on anterograde and retrograde, axonal and dendritic flow. *J. Comp. Neurol.*, 170, 153-172.
52. HUNT, S.P. e WEBSTER, K.E. (1972) Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeon. *Brain Research*, 44, 647-651.
53. HUNT, S.P. e WEBSTER, K.E. (1975) The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 162, 433-446.
54. JARVIS, C.D. (1974) Visual discrimination and spatial localization deficits after lesions of the tectofugal pathway in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 9, 195-228.
55. JASSIK-GERSCHENFELD, D. e GUICHARD, J. (1972) Visual receptive fields of single cells in the pigeon's optic tectum. *Brain Research*, 40, 303-317.
56. JASSIK-GERSCHENFELD, D., GUICHARD, J. e TESSIER, Y. (1975) Localization of directionally selective and movement sensitive cells in the optic tectum of the pigeon. *Vision Res.*, 15, 1037-1039.
57. JASSIK-GERSCHENFELD, D., LANGE, R.V. e ROPERT, N. (1977) Response of movement detecting cells in the optic tectum of pigeons to change of wavelenght. *Vision Res.*, 17, 1139-1146.
58. JASSIK-GERSCHENFELD, D., MINOIS, F. e CONDÉ-COURTINE, F. (1970) Receptive field properties of directionally selective units in the pigeon's optic tectum. *Brain Research*, 24, 407-421.
59. JASSIK-GERSCHENFELD, D., TEULON, J. e ROPERT, N. (1976) Visual receptive field types in the nucleus dorsolateralis anterior of the pigeon's thalamus. *Brain Research*, 108, 295-306.

60. KALIL, R.E. e CHASE, R. (1970) Corticofugal influence on activity of lateral geniculate neurons in the cat. J. Neurophysiol., 33, 459-474.
61. KARTEN, H.J. (1969) The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. Ann. N.Y. Acad. Sci., 167, 164-179.
62. KARTEN, H.J. (1971) Efferent projections of the Wulst of the owl. Anat. Rec., 169, 353.
63. KARTEN, H.J. e HODOS, W. (1967). A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Pigeon (*Columba livia*), Johns Hopkins Press, Baltimore, MD.
64. KARTEN, H.J. e HODOS, W. (1970) Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*). J. Comp. Neurol., 140, 35-52.
65. KARTEN, H.J., HODOS, W., NAUTA, W.J.H. e REVZIN, A.M. (1973) Neural connections of the "visual Wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). J. Comp. Neurol., 150, 253-278.
66. KARTEN, H.J. e REVZIN, A.M. (1966) The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon. Brain Research, 2, 368-377.
67. KAWAMURA, S., SPRAGUE, J.M. e NIIMI, K. (1974) Corticofugal projections from the visual cortices to the thalamus, pretectum and superior colliculus in the cat. J. Comp. Neurol., 158, 339-362.
68. KIMBERLY, R.P., HOLDEN, A.L. e BAMBOROUGH, P. (1971) Response characteristics of pigeon forebrain cells to visual stimulation. Vision Res., 11, 475-478.

69. LEVICK, W.R. (1967) Receptive fields and trigger features of ganglion cells in the visual streak of the rabbit's retina. *J. Physiol. (Lond.)*, 188, 285-307.
70. LEVICK, W.R. (1972) Another tungsten microelectrode. *Med. & Biol. Eng.*, 10, 510-515.
71. MATURANA, H.R. e FRENK, S. (1963) Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina. *Science*, 142, 977-979.
72. MCGILL, J.I., POWELL, T.P.S. e COWAN, W.M. (1966) The organization of the projection of the centrifugal fibres to the retina in the pigeon. *J. Anat.*, 100, 35-49.
73. McILWAIN, J.T. (1970) Cortical origin of collicular directional selectivity in the cat. A review of the evidence. *Brain Behav. Evol.*, 3, 219-221.
74. McILWAIN, J.T. (1977) Topographic organization and convergence in corticotectal projections from areas 17, 18 and 19 in the cat. *J. Neurophysiol.*, 40, 189-198.
75. McILWAIN, J.T. e FIELDS, H.L. (1971) Interactions of cortical and retinal projections on single neurons of the cat's superior colliculus. *J. Neurophysiol.*, 34, 763-772.
76. MEIER, R.E., MIHAILOVIC, J. e CUÉNOD, M. (1974) Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Exp. Brain Res.*, 19, 351-364.
77. MEIER, R.E., MIHAILOVIC, J., PERISIC, M. e CUÉNOD, M. (1972) The dorsal thalamus as a relay in the visual pathways of the pigeon. *Experientia*, 28, 730.
78. MICELI, D., PEYRICHOUX, J. e REPÉRANT, J. (1975) The retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Brain Research*, 100, 125-131.

79. MICHAEL, C.R. (1968) Receptive fields of single optic nerve fibres in a mammal with an all-cone retina. II. Directionally sensitive units. *J. Neurophysiol.*, 31, 257-267.
80. MICHAEL, C.R. (1970) Integration of retinal and cortical information in the superior colliculus of the ground squirrel. *Brain Behav. Evol.*, 3, 205-209.
81. MIHAILOVIC, J., PERISIC, M., BERGONZI, R. e MEIER, R.E. (1974) The dorsolateral thalamus as a relay in the retino-wulst pathway in pigeon (*Columba livia*). An electrophysiological study. *Exp. Brain Res.*, 21, 229-240.
82. MILES, F.A. (1970) Centrifugal effects in the avian retina. *Science*, 170, 992-995.
83. MILES, F.A. (1971) Visual responses of centrifugal neurons to the avian retina. *Brain Research*, 25, 411-415.
84. MILES, F.A. (1972a) Centrifugal control of the avian retina. III. Effects of electrical stimulation of the isthmo-optic tract on the receptive field properties of retinal ganglion cells. *Brain Research*, 48, 115-130.
85. MILES, F.A. (1972b) Centrifugal control of the avian retina. IV. Effects of reversible cold block of the isthmo-optic tract on the receptive field properties of cells in the retina and isthmo-optic nucleus. *Brain Research*, 48, 131-145.
86. MIZE, R.R. e MURPHY, E.H. (1976) Alterations in receptive-field properties of superior colliculus cells produced by visual cortex ablation in infant and adult cats. *J. Comp. Neurol.*, 168, 393-424.
87. MOLOTCHNIKOFF, S., DUBUC, M. e BRUNETTE, J.R. (1976) Influence of the visual cortex upon collicular evoked responses in the rabbit. *Experientia*, 32, 72-74.

88. MORI, S. (1973) Analysis of field response in optic tectum of the pigeon. *Brain Research*, 54, 193-206.
89. NAUTA, W.J.H. e KARTEN, H.J. (1970) A general profile of the vertebrate brain with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. Em: F.O. SCHMITT (Ed.) "The Neurosciences: 2nd Study Program". Rockefeller University Press, New York, pg. 7-26.
90. NIIMI, K., KAWAMURA, S. e ISHIMARU, S. (1971) Projections of the visual cortex to the lateral geniculate and posterior thalamic nuclei in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 143, 279-312.
91. O'FLAHERTY, J.J. (1972) An analysis of the extracellular responses in the duck tectum. I: to stimulation of the optic nerve. *Arch. Fisiol.*, 69, 231-251.
92. PALMER, L.A., ROSENQUIST, A.C. e SPRAGUE, J.M. (1972) Cortico-tectal systems in the cat: their structure and function. Em: T. Frigyesi, E. Rinvik and M.D. Yahr (Eds.): "Cortico-thalamic Projections and Sensorimotor Activities", Raven Press, New York, pg. 491-523.
93. PARKER, D.M. e DELIUS, J.D. (1972) Visual evoked potentials in the forebrain of the pigeon. *Exp. Brain Res.*, 14; 198-209.
94. PASTERNAK, T. (1977) Delayed matching performance after visual Wulst lesions in pigeons. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 472-484.
95. PASTERNAK, T. e HODOS, W. (1977) Intensity difference thresholds after lesions of the visual Wulst in pigeons. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 485-497.
96. PEARSON, R. (1972) *The Avian Brain*. Academic Press, London and New York.

97. PERISIC, M., MIHAILOVIC, J. e CUÉNOD, M. (1971) Electrophysiology of contralateral and ipsilateral visual projections to the Wulst in pigeon (*Columba livia*). *Int. J. Neurosci.*, 2, 7-14.
98. PETTIGREW, J.D. e KONISHI, M. (1976) Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual Wulst of the barn owl (*Tyto alba*). *Science*, 193, 675-678.
99. POWELL, T.P.S. (1976) Bilateral cortico-tectal projection from the visual cortex in the cat. *Nature*, 260, 526-527.
100. POWELL, T.P.S. e COWAN, W.M. (1961) The thalamic projection upon the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*). *J. Anat.*, 95, 78-109.
101. PRITZ, M.B., MLAD, W.R. e NORTHCUTT, R.G. (1970) The effect of Wulst ablation on colour, brightness and pattern discrimination in pigeons (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 140, 81-100.
102. RANCK, J.B., Jr. (1975) Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: a review. *Brain Research*, 98, 417-440.
103. REPÉRANT, J. (1973) Nouvelles données sur les projections visuelles chez le pigeon (*Columba livia*). *J. Hirnforsch.*, 14, 151-187.
104. REPÉRANT, J., MICELI, D. e RAFFIN, J.P. (1977) Transneuronal transport of tritiated fucose and proline in the avian visual system. *Brain Research*, 121, 343-347.
105. REVZIN, A.M. (1967) Unit responses to visual stimuli in the nucleus rotundus of the pigeon. *Fed. Proc.*, 26, 22-38.
106. REVZIN, A.M. (1969) A specific visual projection area in the hyperstriatum of the pigeon (*Columba livia*). *Brain Research*, 15, 246-249.

107. REVZIN, A.M. (1970) Some characteristics of wide-field units in the brain of the pigeon. *Brain Behav. Evol.*, 3, 195-204.
108. REVZIN, A.M. e KARTEN, H.J. (1966/1967) Rostral projections of the optic tectum and nucleus rotundus in pigeons. *Brain Research*, 3, 264-275.
109. RHOADES, R.W. e CHALUPA, L.M. (1978) Effects of neonatal cortical lesions upon directional selectivity in the superior colliculus of the golden hamster. *Brain Research*, 147, 188-193.
110. RICHARD, D., THIERY, J.C. e BUSER, P. (1973) Cortical control of the superior colliculus in awake non-paralyzed cats. *Brain Research*, 58, 524-528.
111. RIZZOLATTI, G., TRADARDI, V. e CAMARDA, R. (1970) Unit responses to visual stimuli in the cat's superior colliculus after removal of the visual cortex. *Brain Research*, 24, 336-339.
112. ROBERT, F. e CUÉNOD, M. (1969) Electrophysiology of the intertectal commissures in the pigeon. II. Inhibitory interaction. *Exp. Brain Res.*, 9, 123-136.
113. ROGERS, L.J. e MILES, F.A. (1972) Centrifugal control of the avian retina. V. Effects of lesions of the isthmo-optic nucleus on behaviour. *Brain Research*, 48, 147-156.
114. ROSENQUIST, A.C. e PALMER, L.A. (1971) Visual receptive field properties of cells of the superior colliculus after cortical lesions in the cat. *Exp. Neurol.*, 33, 629-652.
115. SCHILLER, P.H., STRYKER, M., CYNADER, M. e BERMAN, N. (1974) Response characteristics of single cells in the monkey superior colliculus following ablation or cooling of visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 37, 181-194.

116. SCHMIELAU, F. e SINGER, W. (1975) Corticofugal control of the cat lateral geniculate nucleus. *Exp. Brain Res.*, 23 (Suppl.), 363.
117. SHORTESS, G.K. e KLOSE, E.F. (1977) Effects of lesions involving efferent fibers to the retina in pigeons (*Columba livia*). *Physiol. Behav.*, 18, 409-414.
118. SINGER, W. (1977) Control of thalamic transmission by corticofugal and ascending reticular pathways in the visual system. *Physiol. Rev.*, 57, 386-420.
119. SPRAGUE, J.M. (1963) Corticofugal projections to the superior colliculus in the cat. *Anat. Rec.*, 145, 288.
120. STEIN, B.E. e MAGALHÃES-CASTRO, B. (1975) Effects of neonatal cortical lesions upon the cat superior colliculus. *Brain Research*, 83, 480-485.
121. STERLING, P. e WICKELGREN, B.G. (1970) Function of the projection from the visual cortex to the superior colliculus. *Brain Behav. Evol.*, 3, 210-218.
122. STETTNER, L.J. e SCHULTZ, W.J. (1967) Brain lesions in birds: effects on discrimination acquisition and reversal. *Science*, 155, 1689-1692.
123. STEWART, D.L., BIRT, D. e TOWNS, L.C. (1973) Visual receptive-field characteristics of superior colliculus neurons after cortical lesions in the rabbit. *Vision Res.*, 13, 1965-1977.
124. STONE, J. e FREEMAN, J.A. (1971) Synaptic organization of the pigeon's optic tectum: a Golgi and current source-density analysis. *Brain Research*, 27, 203-221.
125. TAMAI, M. e OGAWA, T. (1973) Interaction between corticotectal and retino-tectal inputs on single neurons of the cat's superior colliculus. *Tohoku J. Exp. Med.*, 109, 189-200.

126. TIENHOVEN, A. van, e JUHASZ, L.P. (1962) Chicken telencephalon, diencephalon, and mesencephalon in stereotaxic coordinates. *J. Comp. Neurol.*, 118, 185-197.
127. VONEIDA, T.J. e MELLO, N.K. (1975) Interhemispheric projections of the optic tectum in pigeon. *Brain Behav. Evol.*, 11, 91-108.
128. WAXMAN, S.G. e SWADLOW, H.A. (1977) The conduction properties of axons in central white matter. *Prog. Neurobiol.*, 8, 297-324.
129. WEBSTER, K.E. (1974) Changing concepts of the organization of central visual pathways in birds. Em: R. Bellairs and E. G. Gray (Eds.): "Essays on the Nervous System", Oxford University Press, pg. 258-298.
130. WICKELGREN, B.G. e STERLING, P. (1969) Influence of visual cortex on receptive fields in the superior colliculus of the cat. *J. Neurophysiol.*, 32, 16-23.
131. WRIGHT, A.A. e CUMMING, W.C. (1971) Color-naming function for the pigeon. *J. Exp. Anal. Behav.*, 15, 7-17.
132. YAZULLA, S. e GRANDA, A.M. (1973) Opponent-color units in the thalamus of the pigeon (*Columba livia*). *Vision Res.*, 13, 1555-1563.
133. ZEIGLER, H.P. (1963) Effects of endbrain lesions upon visual discrimination learning in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 120, 161-182.