

ANA MARIA MARCONDES

O SISTEMA ÓPTICO ACESSÓRIO EM AVES:
padrões de resposta dos neurônios que se
projetam no complexo nuclear do oculomotor

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para a
obtenção do título de MESTRE em Biologia,
na área de Fisiologia e Biofísica.

CAMPINAS - SP
1981

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

À memória de

IDA LISITA MARCONDES

minha mãe

AGRADECIMENTOS

Externo meus sinceros agradecimentos aos:

Professor Doutor CARLOS EDUARDO NEGREIROS DE PAIVA,

Professor Titular e Chefe do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.

Professor Doutor ERNESTO JOSÉ DOTTAVIANO,

Professor Titular do Departamento de Fisiologia e Biofísica do Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas.

Agradeço, ainda, em especial:

Ao Professor Doutor LUIZ ROBERTO GIORGETTI DE BRITTO,
pela orientação sempre segura e amigã

Ao Professor CESAR LAERTE NATAL,
mestre e colaborador em todas as fases deste trabalho, cuja amizade fraterna foi a "descoberta" mais feliz em todos esses anos de Fisiologia.

À Professora ELENICE APARECIDA DE MORAES FERRARI,
pela compreensão e estímulo.

Ao Professor Doutor NEWTON KARA JOSÉ,
Professor Titular, Chefe da Disciplina de Oftalmologia da Faculdade de Ciências Médicas da Universidade Estadual de Campinas, pela confiança em mim depositada, pelo incentivo e apoio constantes.

À Srta. MARIA ELIDIA DOS SANTOS,
pelos serviços datilográficos e por sua valiosa orientação pelos intrincados caminhos dos "trâmites legais".

ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO.....	01
II - OBJETIVOS.....	18
III - MATERIAL E MÉTODOS.....	19
IV - RESULTADOS.....	26
V - DISCUSSÃO.....	35
VI - SUMÁRIO.....	40
VII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

I - INTRODUÇÃO

Entre as aves, os pombos se constituem numa grande e bem sucedida ordem, compreendendo 305 espécies - com muitas subespécies. São encontrados em todos os continentes, exceto na Antártida. A maioria das espécies é arbórea, vivendo e reproduzindo-se nas árvores; entretanto, dos trópicos até as regiões temperadas são encontrados nos mais variados *habitats*, tais como rochedos, penhascos, campinas e telhados. A maioria dos taxonomistas agrupa todos os pombos dentro de uma única família Columbidae, que usualmente é dividida em quatro subfamílias. Tais subfamílias são divididas em quarenta gêneros, sendo o gênero *Columba* o mais cosmopolita, abrangendo 51 espécies, das quais a espécie *Columba livia* apresenta variedades bastante domesticadas, vivendo na maioria das cidades do mundo e alimentados pela população humana. Em virtude da facilidade de se obter tais espécimes, elas tem sido utilizadas - por anatomistas, fisiologistas e psicofisiologistas (MARTIN,

1979).

Dados obtidos em laboratório têm demonstrado que o pombo doméstico apresenta uma série de capacidades sensoriais surpreendentes, incluindo sensibilidade à luz polarizada, luz ultra-violeta, alterações barométricas e a sons de frequência muito baixa (KREITHEN, 1979). Durante a evolução, os pombos se adaptaram a um ambiente que requer um comportamento guiado visualmente tão diverso como manobras de voo de rápida execução e detecção de minúsculas partículas de alimento. Infere-se daí que tais aves possuem um sistema visual bastante diferenciado, uma vez que dependem da visão como fonte primária de informação sensorial. A anatomia é conhecida em algum detalhe: uma retina complexa em termos de suas ligações sinápticas (YAZULLA, 1974) transmite informações visual a estruturas centrais - bem desenvolvidas (KARTEN, HODOS, NAUTA e REVZIN, 1973), através de vias organizadas de modo semelhante àquelas dos mamíferos (WEBSTER, 1974). Do ponto de vista comportamental, a capacidade discriminativa dos pombos para comprimentos de ondas (WRIGHT, 1972) e sua acuidade visual (HODOS, LEIBOWITZ e BONBRIGHT, 1976) estão relativamente bem documentadas; porém, bem menos conhecida do que sua anatomia ou comportamento é a fisiologia do sistema visual deste animal. Até há poucos anos atrás, o conhecimento das vias visuais centrais das aves era bastante limitado e inúmeros componentes do seu sistema visual eram desconhecidos (KARTEN, 1979). Com o advento do atlas estereotáxico para pombos *Columba livia* de KARTEN e HODOS (1967), um passo importante foi dado no conhecimento desse sistema. Assim, por meio de métodos anatômicos e eletrofisiológicos tornou-se

possível o conhecimento de vários aspectos deste sistema visual, o que, associado a resultados obtidos com métodos psicofisiológicos, permitiu uma melhor definição das vias visuais deste animal. Verificou-se que a informação visual flui às estruturas telencefálicas ao longo de duas principais rotas. 1. A via tectófuga pode ser traçada da retina até o tecto óptico, daí até o núcleo redondo do tálamo, e deste até o ectoestriado (FIGURA 1). A organização geral deste sistema tectófugo foi estabelecida a partir de diversos estudos anatômicos, como indicam as revisões de COHEN e KARTEN (1974) e WEBSTER (1974); para os estudos mais recentes, pode-se consultar BENOWITZ e KARTEN (1976) e RITCHIE (1979). 2. A via talamófuga projeta para regiões hiperestriatais conhecidas no seu conjunto com "Wulst" visual, através do complexo nuclear talâmico dorsal (KARTEN e NAUTA, 1968; REVZIN, 1969; PERISIC, MIHAILOVIC e CUENOD, 1971; HUNT e WEBSTER, 1972; MEIER, MIHAILOVIC e CUENOD, 1974; BRITTO, BRUNELLI, FRANCESCONI e MAGNI, 1975; BRITTO, 1978; KARTEN, 1979). Há ainda uma terceira via visual, o sistema óptico acessório (FIGURA 1), que inclui um grupo de núcleos localizados na transição mesodiencefálica e recebe projeções diretas da retina (HAYHOW, 1959; GIOLLI, 1963). Em 1881, GUDDEN descobriu o maior componente do sistema óptico acessório em mamíferos, o núcleo terminal medial, cuja ocorrência parece constante em todos os vertebrados já estudados (ARIENS KAPPERS, HUBER e CROSBY, 1936). Embora as conexões e funções do sistema óptico acessório tenham sido objeto de muita especulação, seu verdadeiro papel nas operações do sistema visual é muito menos conhecido do que as dos citados anteriormente. O mais proeminente e consistente gru-

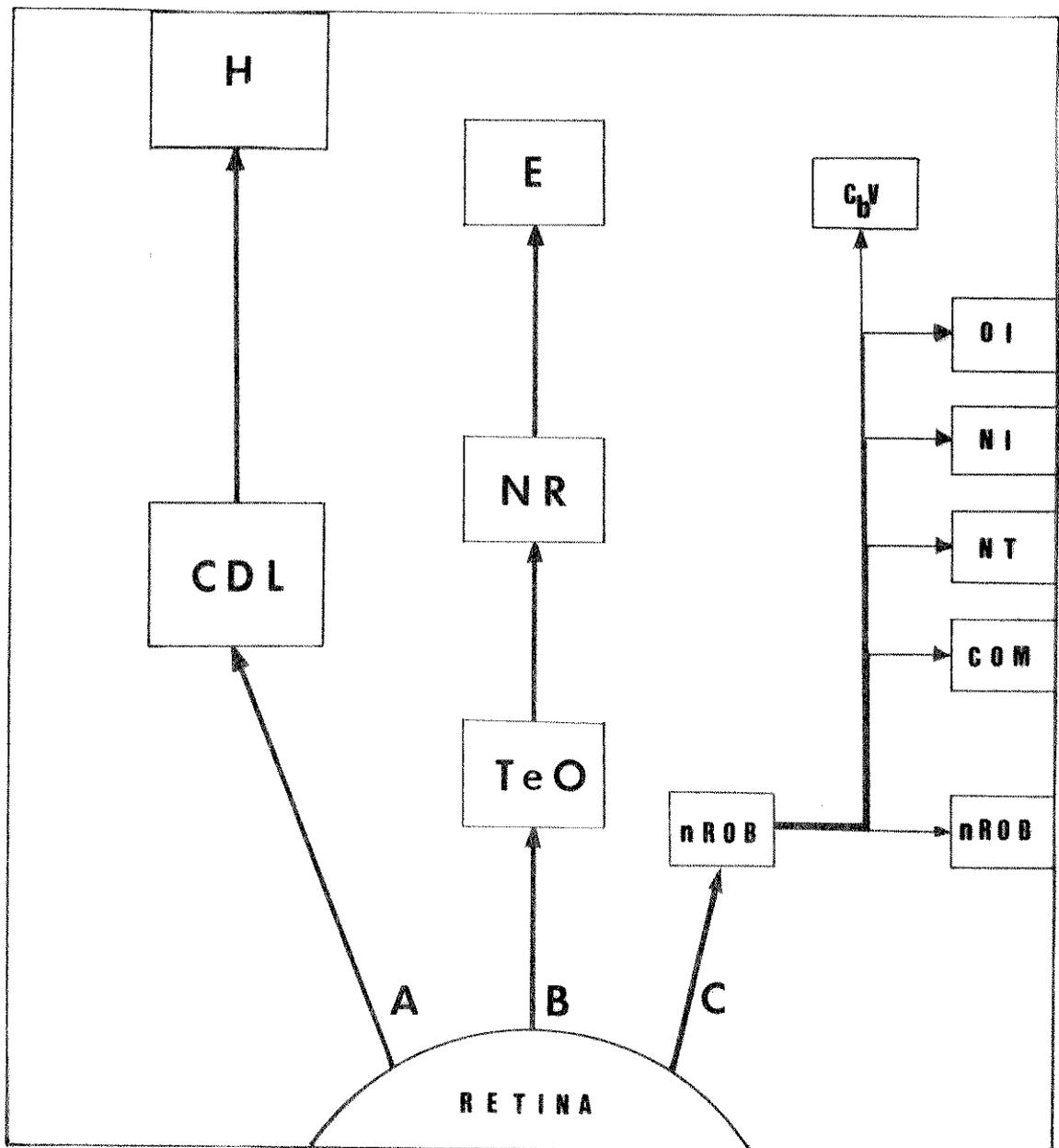


FIGURA 1 - Esquema das principais conexões das vias visuais tamamófuga (A), tectófuga (B) e sistema óptico acessório (C) de aves. Abreviaturas: H, hiperes-triado; CDL, complexo dorso-lateral talâmico; E, ecto-estriado; NR, núcleo redondo; TeO, tecto óp tico; nROB, núcleo da raiz óptica basal; OI, com plexo olivar inferior; NT, núcleo do troclear ; COM, complexo nuclear do oculomotor; NI, núcleo intersticial; CbV, cerebelo vestibular.

po celular, o núcleo da raiz óptica basal, é facilmente identificável em todos os vertebrados com sistema visual desenvolvido. Esse núcleo é também conhecido como núcleo óptico lateral do tegmento em répteis e amniotas, núcleo transversal do pedúnculo, núcleo terminal medial e núcleo óptico terminal nos mamíferos e, nas aves, o núcleo da raiz óptica basal recebe uma variedade de nomes, incluindo núcleo ectomamilar, núcleo óptico terminal, núcleo óptico do tegmento e núcleo terminal da raiz óptica basal. Tal variedade de nomes para diferentes classes de vertebrados sugere o pequeno conhecimento dessa estrutura, o que pode ser explicado por um interesse maior sobre o sistema talamofúgo (geniculostriado) nos mamíferos e pela importância dada ao sistema tectofúgo em outras classes de vertebrados. Esse interesse reflete uma antiga tendência em conceitualizar um sistema visual centralizado numa estrutura principal com componentes satélites de importância gradualmente menor. Entre as principais características do núcleo da raiz óptica basal estão o grande diâmetro dos axônios retinianos que entram nesse núcleo segundo a observação de HERRICK (1948) e a peculiaridade de um trato separado da retina para o mesmo denominado trato da raiz óptica basal nas aves (GILLILAN, 1941; COWAN, ADAMSON e POWELL, 1961; REPÉRANT, 1973). O núcleo da raiz óptica basal recebe aferências do olho contralateral e esta via tem sido identificada também em anfíbios (RISS, KNAPP e SCALLA, 1963), mamíferos (HAYHOW, 1966; TIGGES and TIGGES, 1969), répteis (COWAN, et alii, 1961; BUTLER e NORTH CUTT, 1971) e teleosteos (CAMPBELL e EBBESSON, 1969), embora o seu desenvolvimento nas várias classes de vertebrados seja muito diferente. Entre os mamíferos o sis

tema óptico acessório está muito bem estabelecido nos roedores, mas nos primatas, inclusive o homem, o seu papel anatômico e funcional parece acentuadamente reduzido (MAI, 1978). Da retina, as células ganglionares dão origem a axônios que se projetam para estruturas distintas do sistema nervoso central, incluindo o núcleo da raiz óptica basal, através da raiz do mesmo nome. DOGIEL (1888) e CAJAL (1892 e 1911) demonstram que a população das células ganglionares é heterogênea e pode ser distinguida por variações no tamanho do soma, na configuração e distribuição dendrítica dentro da camada plexiforme interna, bem como pelo calibre do axônio. A maior parte das células ganglionares localiza-se na camada ganglionar propriamente dita, imediatamente acima da camada dos axônios do nervo óptico, mas DOGIEL (1888) também observou grandes células ganglionares ao longo da margem interna da camada nuclear interna, que foram denominadas células ganglionares deslocadas. Essas células são encontradas em todas as classes de vertebrados (STELL e WITKOVSKY, 1973; BUNT e MINCKLER, 1977), sendo particularmente numerosas na retina das aves (DOGIEL, 1888). Em 1977, KARTEN, FITE e BRECHA, utilizando a técnica da peroxidase (HORSE RADISH PEROXIDASE, HRP) como marcador retrógrado, observaram que após injeções de HRP no núcleo da raiz óptica basal de pombos, o marcador era visto quase que exclusivamente nas células ganglionares deslocadas na retina contralateral. As células eram excepcionalmente grandes (18 a 30 μm de diâmetro) com o soma localizado na margem mais interna da camada nuclear interna. Processos dendríticos marcados de muitas dessas células estendiam-se horizontalmente por 80 μm ou mais na camada plexiforme inter

na. Um processo orientado verticalmente, presumivelmente o axônio, podia ser frequentemente seguido através da camada plexiforme interna para dentro da camada de células ganglionares e da camada de axônios ópticos retinianos. Transporte axônico de HRP pode também ser observado do núcleo da raiz óptica basal até o cerebelo, via *brachium-conjunctivum* homolateral e também para a divisão ventral do complexo nuclear do terceiro par de nervos cranianos. Grande número de células ganglionares deslocadas marcadas foi observado tanto na porção temporal de secções transversas tomadas em torno do centro do olho (meridiano horizontal), como nas porções mais periféricas da retina temporal inferior e nasal superior. Raras células ganglionares deslocadas foram observadas nas regiões da fóvea e no chamado campo vermelho (área dorsalis, considerada como uma segunda fóvea nesses animais). Ainda nesses experimentos, os autores contaram de 3700 a 4800 células deslocadas marcadas, o que corresponde satisfatoriamente ao número de fibras contadas na raiz óptica basal (aproximadamente 4500). Isto fornece forte evidência de que, no pombo, tais células constituem uma classe distinta de células ganglionares, que se projeta no núcleo da raiz óptica basal, e permite argumentar, ainda, contra o conceito de que essas células representariam uma anomalia de desenvolvimento, que falharam em migrar para a camada de células ganglionares propriamente dita. Em 1979, REINER, BRECHA e KARTEN, trabalhando agora com galináceos e usando a mesma técnica do marcador retrógrado, observaram que as células ganglionares deslocadas desses animais apresentavam as mesmas características daquelas dos pombos e constituíam-se na única classe de células

las ganglionares retinianas que se projetam para o núcleo da raiz óptica e, aparentemente, só nele. Em trabalhos do grupo de KARTEN (1979), foi feita uma estimativa de aproximadamente 4500 axônios constituindo o trato da raiz óptica basal, em pombos. Não foi possível uma contagem precisa, comparável àquelas obtidas em nervos periféricos ou mesmo no trato óptico, porque o trato da raiz óptica basal acompanha a margem lateral do hipotálamo, tornando-se difícil uma delimitação precisa de sua margem dorsal. BINGELLI e PAULE (1969) relataram que o nervo óptico do pombo contém 1800000 axônios mielinizados e 600000 axônios não mielinizados. Portanto o trato da raiz óptica basal constitui aproximadamente 0,15% do nervo óptico. O diâmetro dos axônios que constituem o trato da raiz óptica basal varia de 2 a 11 μm , sendo todos eles fortemente mielinizados. WEBSTER (1974) comenta que o diâmetro das fibras do trato óptico em pombos varia entre 1 e 4 μm , tendo a grande maioria delas diâmetro de cerca de 1 μm , podendo-se portanto inferir que os axônios que constituem o trato da raiz óptica basal apresentam um diâmetro médio maior do que aquele do trato óptico. As funções e conexões do núcleo da raiz óptica basal são poucas conhecidas em todos os vertebrados, embora uma série de hipóteses a seu respeito tenha sido formulada, incluindo projeções sobre o complexo nuclear do oculomotor (HUBER e CROSBY, 1929; SHANKLIN, 1933; HERRICK, 1948; SHUTE e LEWIS, 1967), o núcleo intersticial de CAJAL (HUBER et al, 1929), o núcleo óptico acessório contralateral (RAMON, 1898, SHANKLIN, 1933), o pretecto (RAMON, 1898) e uma projeção polissináptica na glândula pineal, via gânglio cervical superior (MOORE, HELLER, WURTMAN e AXELROD, 1967; MOORE, 1969). Em 1948, HERRICK formulou a hipótese de

que a raiz óptica basal dos anfíbios se constituiria numa via aferente de alta velocidade para o núcleo da raiz óptica basal, que por sua vez se projetaria para o complexo do oculomotor provocando uma rápida resposta de orientação a um dado estímulo periférico. Esses primeiros dados não foram muito aceitos, apesar do alto conceito em que eram tidas as pesquisas de HERRICK. Em 1967, MOORE, et alii, sugeriram que, nos ratos, o núcleo terminal medial seria um mediador da estimulação luminosa da pineal, do controle de melatonina e do estro. Na verdade, até então havia pouca evidência morfológica e comportamental para confirmar qualquer conclusão decisiva a respeito da função desse núcleo em qualquer das classes de vertebrados. Hoje, melhor estudadas as conexões aferentes e eferentes do núcleo da raiz óptica basal, parecem apoiar a proposta inicial de HERRICK (1948) tanto em pombos, como em outros vertebrados. De grande importância foram as investigações de BRAUTH e KARTEN (1975, 1977) que utilizando HRP, efetuaram injeções na úvula e lobo flóculo-nodular de pombos e observaram que células do núcleo da raiz óptica basal coravam bilateralmente com o marcador. Este estudo ainda permitiu definir a organização do complexo nuclear da raiz óptica basal, que consiste: a) núcleo da raiz óptica basal; b) núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal; c) núcleo da raiz óptica basal, parte lateral, que correspondem respectivamente ao núcleo ectomamilar, núcleo periectomamilar e núcleo periectomamilar, parte lateral (BRAUTH et al, 1977). Estas subdivisões são baseadas no tamanho e forma celulares. Com base nas colorações de GOLGI e de NISSL e marcação retrógrada com HRP, o complexo nuclear da raiz óptica basal apresen -

tuou muitas populações de células (REPÉRANT, 1973; BRAUTH et al, 1977). O núcleo da raiz óptica basal propriamente dito contém células grandes (cerca de 20 a 30 μm), basófilas e de forma estelar; células ovóides médias (cerca de 15 a 25 μm) e células espiculares pequenas (cerca de 10 a 20 μm). O núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal circunda o primeiro em suas margens medial, dorsal e caudal, formando uma concha de células espiculares pequenas e fracamente coradas. O núcleo da raiz óptica basal, parte lateral localiza-se lateralmente e rostralmente aos anteriores, imediatamente dorsal ao trato óptico subjacente e caudalmente ao núcleo geniculado lateral, parte ventral. As células do núcleo da raiz óptica basal, parte lateral são mais dispersas e uniformemente maiores que as do núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal. Nenhum transporte significativo de HRP a esse núcleo foi observado após injeções nas folhas mais rostrais dos lobos posterior e anterior do cerebelo. Em vista da proeminência do trato que vai da retina ao núcleo da raiz óptica basal e da presença de uma via monossináptica que vai diretamente deste para o cerebelo vestibular, os autores formularam a hipótese de que esta via bissináptica, retino-cerebelar, lemniscal, poderia ser o substrato pelo qual o estímulo visual deflagraria respostas oculomotoras mediadas pelo cerebelo vestibular. Baseando-se nos trabalhos de ROBINSON (1975) e SCHILLER e WURTZ (1975), que salientaram o possível papel do cerebelo vestibular no controle do olho, coordenação da cabeça e no reflexo vestibulo-ocular, os autores propuseram que o núcleo da raiz óptica basal poderia fornecer aferências visuais àquelas porções do cerebelo envolvidas no controle oculomotor. Para estudar essa projeção ,

11

BRECHA, KARTEN e HUNT (1977) injetaram prolina triciada no núcleo da raiz óptica basal unilateralmente e as autoradiografias resultantes não somente confirmaram os dados iniciais de BRAUTH et al (1975 e 1977), revelando o padrão de projeções dentro do cerebelo, como também demonstraram uma via ao complexo do oculomotor, proposta por HERRICK em 1948. Ainda em 1977, outro trabalho com HRP dando evidências de uma projeção direta do núcleo da raiz óptica basal para o complexo do oculomotor foi realizado por KARTEN, et alii. Esses autores, estudando as células ganglionares de DOGIEL concluíram que as mesmas se projetavam no núcleo óptico acessório, que por sua vez projeta-se diretamente no cerebelo e no complexo nuclear do oculomotor. Outro trabalho importante foi a demarcação das áreas do complexo oculomotor sobre as quais se projeta o núcleo da raiz óptica basal, em aves (BRECHA, et alii, 1977; BRECHA e KARTEN, 1979). Especificamente, encontrou-se uma projeção sobre os componentes ventromediais homolaterais do complexo do oculomotor e uma projeção separada sobre o núcleo dorsolateral contralateral (FIGURA 2). A fim de confirmar essa projeção, foram realizados três estudos adicionais pelo grupo de KARTEN (1979); 1 - foram feitas lesões no núcleo da raiz óptica basal e os cérebros corados pela degeneração terminal; 2 - uma grande dose de prolina triciada foi colocada no olho e, a seguir, foi examinado o complexo do oculomotor, procurando-se evidência de transporte transsináptico; 3 - injetou-se HRP no complexo do oculomotor. Enquanto o estudo de degeneração confirmou a presença de uma projeção da região do núcleo da raiz óptica basal nas mesmas divisões do núcleo do oculomotor, o estudo com isótopo não permitiu

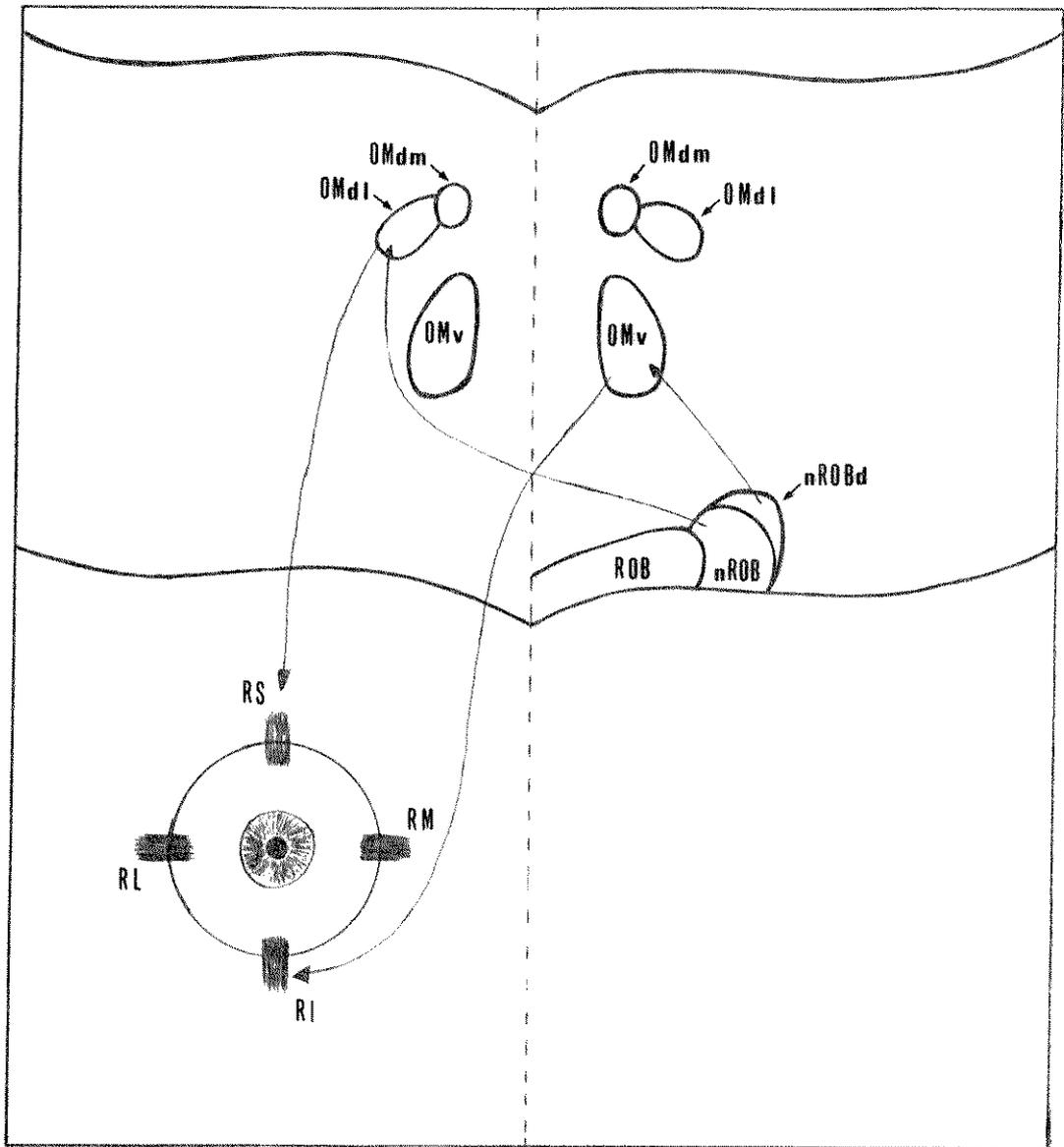


FIGURA 2 - Representação esquemática da projeção do núcleo da raiz óptica basal sobre o complexo nuclear do oculomotor em pombos. Abreviaturas: ROB, raiz óptica basal; nROB, núcleo da raiz óptica basal; nROBd, núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal; OMv, complexo nuclear do oculomotor, parte ventral; OMdl, complexo nuclear do oculomotor, parte dorsolateral; OMdm, complexo nuclear do oculomotor, parte dorsomedial; RS, músculo reto superior; RI, músculo reto inferior; RL, músculo reto lateral; RM, músculo reto medial.

concluir que a projeção sobre esse complexo fosse necessariamente oriunda do núcleo da raiz óptica basal, dada a multiplicidade de alvos retinianos e a presença de marcador transportado a estruturas de segunda, terceira e mesma quarta ordem. Acredita-se que a linha final de evidência foram os resultados do trabalho de BRECHA et al (1979) que fizeram estudo de transporte anterógrado de prolina e leucina triciadas a partir do núcleo da raiz óptica basal, seguidos de estudos de transporte retrógrado de HRP com injeções unilaterais no complexo nuclear do oculomotor, núcleo do troclear e cerebelo vestibular. Os experimentos autoradiográficos demonstraram marcação bilateral do complexo nuclear do oculomotor, núcleo do troclear e cerebelo vestibular. Axônios marcados foram encontrados, a partir do local da injeção, dorsomedialmente ao longo da margem lateral do nervo oculomotor até o complexo nuclear do oculomotor. A marcação foi observada predominantemente sobre as divisões dorsolateral contralateral e ventral homolateral. Nenhuma marcação foi observada nas divisões mais dorsais e mediais tanto no lado contralateral como homolateral, no complexo nuclear do oculomotor. O marcador também estava presente no núcleo do troclear, porém ausente no núcleo abducente. Os grãos de prata agrupavam-se de modo adjacente ao corpo celular dos neurônios dentro do núcleo do oculomotor, sugerindo que as terminações axônicas de células do núcleo da raiz óptica basal fazem sinapses no corpo celular e dendritos proximais de neurônios daquele complexo nuclear. As injeções de HRP dentro do complexo do oculomotor, núcleo do troclear e cerebelo vestibular marcaram retrógradamente o núcleo da raiz óptica basal. A partir de injeções no

complexo nuclear do oculomotor, houve marcação retrógrada do núcleo da raiz óptica basal contralateral e núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal homolateral. Tais estudos confirmaram os resultados obtidos com experimentos autoradiográficos e elucidaram melhor a organização do núcleo da raiz óptica basal. Os resultados desses experimentos são mais extraordinários quando se pensa que eles confirmam a sugestão inicial de HERRICK (1948) baseada no estudo do sistema visual de anfíbios, usando métodos não experimentais. Outro fato interessante é a confirmação da existência dessa via em teleosteos (FINGER e KARTEN, 1978) e possivelmente em todas as grandes classes de vertebrados (KARTEN, 1979). A projeção direta do sistema óptico acessório sobre o núcleo do oculomotor é a via mais curta, até agora descrita, do sistema visual sobre esse núcleo. Esta projeção retiniana bissináptica sobre o núcleo do oculomotor poderia resultar em ajustes rápidos dos músculos oculomotores em resposta a estímulos visuais. Uma vez que as divisões dorsolateral contralateral e ventral homolateral do complexo nuclear do oculomotor parecem inervar, respectivamente, os músculos reto superior e reto inferior do mesmo olho que envia aferências ao núcleo da raiz óptica basal, pode-se admitir que o complexo nuclear da raiz óptica basal desempenhe significativo papel nos movimentos oculares verticais (BRECHA et al, 1979). Em trabalho mais recente, BRECHA, KARTEN e HUNT (1980), realizando um amplo estudo autoradiográfico com prolina e leucina triciadas e com o marcador retrógrado HRP, confirmaram as projeções do núcleo da raiz óptica basal no cerebelo, no complexo olivar inferior, no complexo nuclear do oculomotor, no núcleo do troclear, no núcleo

da raiz óptica basal contralateral, no núcleo intersticial de CAJAL e no núcleo lentiforme do mesencéfalo.

Apesar de uma quantidade relativamente grande de dados anatômicos sobre o sistema óptico acessório, a literatura apresenta poucos e esparsos estudos fisiológicos sobre ele. Registro do núcleo da raiz óptica basal, em coelhos, foram realizados por MARG (1964) e WALLEY (1967) mostrando que suas células apresentam grandes campos receptivos visuais, preferências por estímulos em movimento e possuem algum grau de seletividade direcional. LAZAR (1973), abordando outro aspecto funcional do núcleo da raiz óptica basal obteve completa supressão do nistagmo optocinético, em sapos, após destruição bilateral do núcleo óptico acessório medial. A destruição unilateral desse núcleo suprimia o nistagmo para o estímulo em movimento, somente na direção do lado não lesado, mostrando que esse núcleo desempenharia papel importante no controle de resposta optocinética. O mais forte argumento a favor dessa hipótese é dado pelo fato de que LAZAR não obteve *deficits* oculomotores similares, após destruição de áreas telencefálicas ou tectais. FITE, REINER e HUNT (1977 e 1979) e FITE (1979) observaram que a destruição bilateral do núcleo da raiz óptica basal, em pombos e tartarugas, não abole o nistagmo optocinético, mas relaciona-se com uma redução na frequência do nistagmo em velocidades mais altas, sugerindo, que nesses animais, o núcleo da raiz óptica basal modularia, em parte, o nistagmo optocinético, particularmente em velocidades altas, mas não seria essencial para sua ocorrência. HODOS e BONBRIGHT (1975) observaram que lesão do núcleo da raiz óptica basal, em pombos, parecia não afetar a discri-

minação de intensidade luminosa nem de padrões (barras horizontais e verticais); todavia, é importante considerar que o tipo de teste usado neste experimento (bicar o disco) envolve a visão binocular frontal desses animais, na qual a principal região retiniana implicada é o chamado campo vermelho (GALIFRET, 1968) na retina temporal superior, e onde, como já foi dito, praticamente inexistem as células de origem do sistema óptico acessório. Porém em 1979, LEGG usando ratos como sujeitos, realizou um trabalho de caráter comportamental, que consistia de testes de discriminação visual após lesão do núcleo terminal lateral do trato óptico acessório, tendo observado que lesões nesse núcleo prejudicavam a discriminação de padrões horizontais-verticais, bem como a discriminação de intensidade luminosa. As deficiências encontradas após lesões do núcleo terminal lateral levaram LEGG a sugerir que essa estrutura é necessária para o desempenho normal na discriminação visual, sem destruir suas bases sensoriais. Os trabalhos de BRAUTH et al, (1977) em pombos, coincidem também com as observações de LAZAR (1973) sugerindo que o núcleo da raiz óptica basal desempenharia importante papel na coordenação cabeça-olho dos vertebrados, admitindo ainda que esse mecanismo poderia ser mediado, via cerebelo vestibular, através das conexões dele com os núcleos vestibulares. Estes, por sua vez, agiriam diretamente tanto sobre o núcleo do oculomotor, quanto sobre os motoneurônios que inervam os músculos do pescoço (KARTEN, 1979).

Estudos eletrofisiológicos de neurônios da raiz óptica basal, em pombos, realizados em nosso laboratório (NATAL, 1980), comprovaram a existência de uma via

de alta velocidade do núcleo da raiz óptica basal para o cerebelo homolateral e contralateral. Nesse trabalho, as células do núcleo da raiz óptica basal foram ativadas antidromicamente a partir do cerebelo vestibular com uma latência média de 2.9 ms e 1,8 ms homo e contralateral, respectivamente. Esses neurônios caracterizam-se por apresentarem grandes campos receptivos, localizados preferencialmente em regiões periféricas e por sensibilidade preferencial a estímulos que se movem em direções e sentidos específicos, particularmente a estímulos movidos no plano vertical. Os estudos eletrofisiológicos de neurônios do núcleo da raiz óptica basal, em pombos, realizados por BRITTO (1981) não somente confirmam os achados de NATAL (1980) como também apontam a existência de projeções desse núcleo para o complexo nuclear do oculomotor, núcleo do troclear, núcleo do abducente, complexo vestibular, complexo olivar inferior, complexo pré-tectal, tecto óptico e núcleo interticial.

II - OBJETIVOS

Dando prosseguimento aos estudos efetuados em nosso laboratório, o presente trabalho teve por finalidade o estudo eletrofisiológico de neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no complexo nuclear de oculomotor. Procurou-se estudar o padrão de resposta dessas células, por meio de registro unitário. Após sua identificação, com a técnica de invasão antidrômica, o neurônio do núcleo da raiz óptica basal com projeção ao complexo nuclear do oculomotor era caracterizado funcionalmente quanto a delimitação de seu campo receptivo visual e quanto ao tipo de resposta a estímulos luminosos estáticos e a estímulos luminosos cinéticos.

III - MATERIAL E METODOS

Foram utilizados, neste estudo, 10 pombos a dultos, *Columba livia*, de ambos os sexos, pesando entre 350 a 450 gramas, obtidos de um fornecedor doméstico, e mantidos em grupos no biotério do Departamento de Fisiologia e Bifísica, com água e alimentação à vontade.

O animal era anestesiado com uretana(1,2g/KG, intra-peritoneal) e colocado no aparelho estereotáxico (David Kopf, mod.1204) com o adaptador para pombos, construído de acordo com o atlas de KARTEN et al (1967). Em seguida, com as técnicas convencionais de estereotaxia, era feito o implante de elétrodos estimuladores no complexo do oculomotor. A estimulação do complexo do oculomotor serviu para identificação por invasão antidrômica dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam na região o culomotora (FIGURA 3).

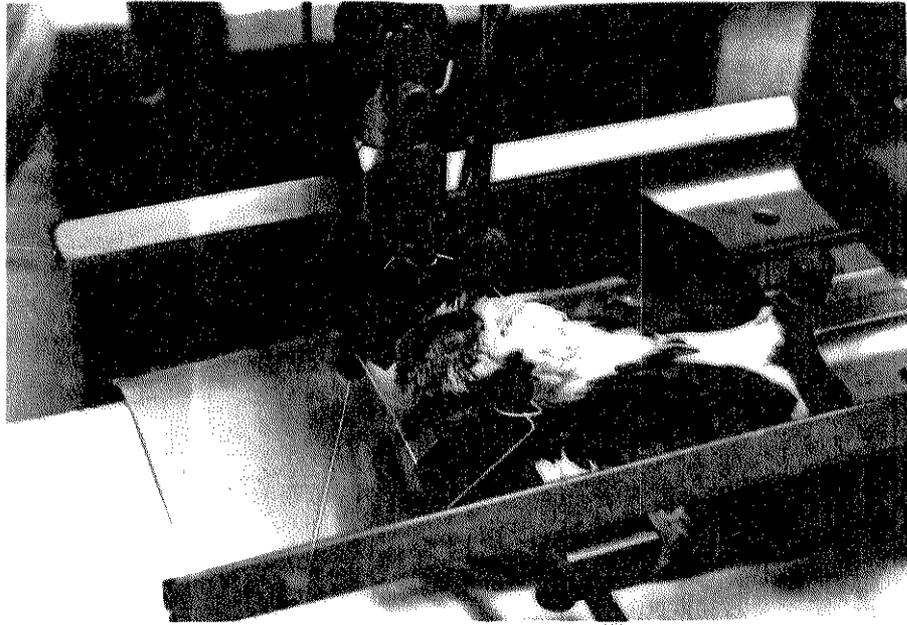


FIGURA 3 - Pombo devidamente adaptado ao aparelho estereotáxico.

Os elétrodos estimuladores foram montados com dois fios já isolados de aço inoxidável, de 0,2 mm de diâmetro, raspados nas extremidades por não mais de 0,5 mm, enrolados um no outro e suas pontas afastadas cerca de 0,3 - 0,5 mm, de maneira a permitir estimulação bipolar. O microelétrodo destinado ao registro unitário extracelular era também guiado estereotaxicamente. Após abertura da calota óssea e da dura-mater, aplicava-se óleo mineral puro aquecido (Nujol), para evitar ressecamento da superfície exposta e propiciar uma maior estabilização. Iniciava-se então a penetração do elétrodo registrador obedecendo-se as coordenadas do atlas de KARTEN et al (1967) até a região do núcleo da raiz óptica basal situada no eixo antero-pos-

terior (AP) entre aproximadamente os seguintes parâmetros. Anterior (A) - 3.8 e 5.0; Lateral (L) - 2.0 e 2.5; Profundidade (H) - 10.5 a 12.0 a partir da superfície cerebral.

A montagem experimental referente aos elétrodos estimulador e de registro está esquematizada na figura 4.

Os microelétrodos empregados consistiam de um fio de tungstênio de diâmetro inicial de cerca de 0,2 mm, que era afilado eletroliticamente (LEVICK, 1972), até que se obtivesse uma ponta satisfatória (2 a 15 μ m), controlada ao microscópio. A seguir os elétrodos eram isolados, exceto a ponta, mediante banhos em verniz isolante elétrico (G.E. 9564), o que elevava sua resistência a valores entre 1 e 8 M Ω . Finalmente, eram montados no aparelho este reotático, soldados a um suporte que por sua vez estava ligado por fio blindado a uma sonda de alta impedância (HIP 511 A, Grass). Como elétrodo de referência foi usado um fio de prata envolvido por algodão umedecido em solução salina e preso aos músculos cervicais do animal.

Os sinais captados pela sonda 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 ao monitor de áudio (Grass, AM 3). Os potenciais podiam, assim, ser fotografados com uma câmara Tektronix C-5.

A penetração do elétrodo 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 cerebral. Daí em diante a altura era calculada no porta-elétrodo em função dos dados fornecidos

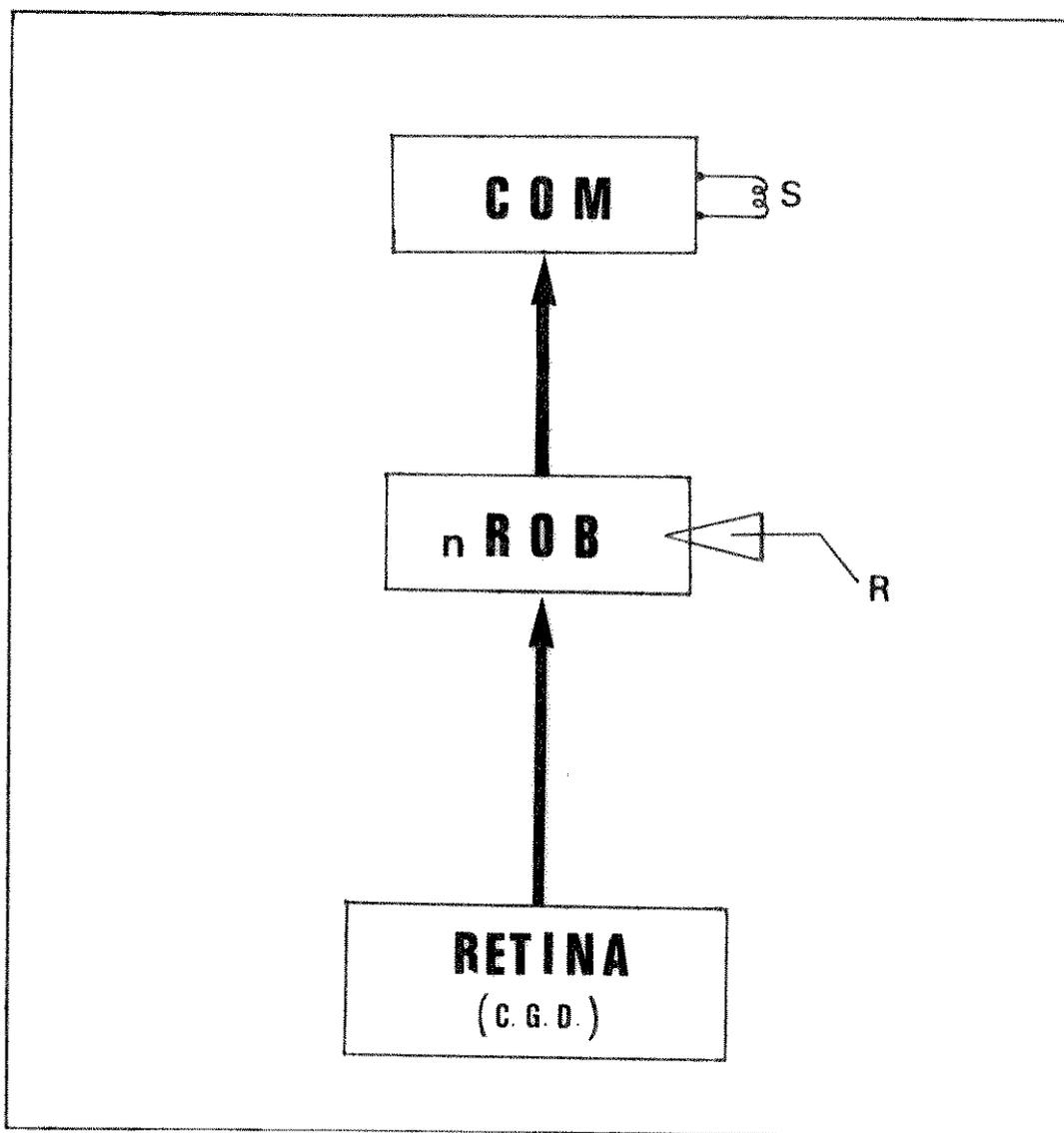


FIGURA 4 - Esquema da montagem experimental. Abreviaturas: S, elétrodo estimulador; R, elétrodo registrador; nROB, núcleo da raiz óptica basal COM, complexo nuclear do oculomotor.

pelo atlas estereotáxico. Aproximadamente 0,5 mm antes de se atingir a região em investigação, iniciava-se a estimulação do complexo nuclear do nervo oculomotor, a fim de se garantir o registro do maior número de neurônios possível, considerando que parte deles poderia ter baixa atividade espontânea ou mesmo estar silente.

Durante a penetração, eram controlados 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 Hz, era aumentada durante os testes para 1 ou 2 Hz e até 100 Hz, quando da determinação da natureza da resposta obtida. Também foi controlada a duração dos pulsos numa faixa de 0,05 a 0,3 milisegundos e sua intensidade monitorada de modo a não atingir valores próximos de 1 miliampere, sendo ela mantida entre 40 e 600 μ A (microamperes); também a polaridade era cuidada, sendo invertida frequentemente (BARRY, WALTER e GALLISTEL, 1974; RANCK, 1975; GERKEN e JUDY, 1977; WAXMAN e SWADLOW, 1977). Para a identificação antidrômica, já citada anteriormente, foram empregados os critérios convencionais, como latência curta e fixa, mesmo em altas frequências de estimulação, estabilidade de limiar e colisão com potenciais espontâneos (FULLER e SCHLAG, 1976). Assim que um neurônio era caracterizado como aferente ao complexo do oculomotor, começavam-se os testes para estudo do seu padrão de respostas à estimulação luminosa. Primeiramente, era observada a atividade da célula com a luz ambiente acesa; a seguir, a luz era apagada enquanto o laboratório permanecia com iluminação de fundo baixa e uma tela tangente era colocada a 60 cm do animal. Isso torna-se necessário

como meio de se assegurar focalização na retina (NYE, 1973). Sobre essa tela era projetado o estímulo fótico, consistindo de pontos luminosos e barras luminosas. Além do estímulo fótico em si, foram também empregados estímulos luminosos dinâmicos, para se estudar as características de resposta dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal a objetos móveis. Eram feitos movimentos mais ou menos uniformes em 4 direções (vertical, horizontal e duas oblíquas) e nos dois sentidos possíveis em cada direção. O olho testado era contralateral ao posicionamento do eletrodo, enquanto que o olho homolateral era ocluído com uma lente de contato pintada de preto.

Os campos visuais foram mapeados pelos testes de iluminação global ou parcial da tela, ou ainda, pela projeção dos pontos ou barras luminosas que eram movimentados nas diferentes direções e sentidos sobre ela. Os limites onde se iniciavam e terminavam as respostas celulares eram demarcados na tela tangente, para cálculo posterior das dimensões. Este cálculo era baseado na medida do ângulo subtendido pelos limites do campo, obtendo-se um valor aproximado das dimensões dos lados do campo receptivo, em graus. Se o campo, por exemplo, apresentasse uma forma retangular (30° x 90°) calculava-se a área do campo visual coberta por ele em graus ao quadrado (graus²). Essa forma de apresentação parece representar de modo satisfatório as dimensões de um campo receptivo visual (MICELI, GIOANNI, REPÉRANT, e PEYRICHOUX, 1979; LEVENTHAL, e HIRSCH, 1980).

A luz do laboratório acesa ou a projeção do estímulo luminoso dava à sala uma luminosidade maior que a iluminação de fundo em que se processava a maior parte do experimento.

Após a caracterização de uma resposta típica estável, fazia-se no local uma lesão eletrolítica (Lesion Maker, Grass LM-3), de cerca de 0,5 mA durante 10 segundos, o que produzia uma marca de fácil identificação posterior.

Uma vez feito o registro de atividade e subsequente marcação de um número razoável de neurônios, durante uma sessão de 5 a 8 horas, o animal era anestesiado profundamente (uretana, 1,2 g/Kg, intraperitoneal) e eram feitas lesões, também por meio de elétrodos estimuladores, para posterior verificação dos locais de estimulação. A seguir, o cérebro do animal era perfundido com solução de salina, formol-salina e finalmente retirado para o processamento histológico convencional. As preparações histológicas foram feitas com os cérebros corados pelo método de NISSL (para corpos celulares), e com cortes seriados de 30 μ m cada um.

Apesar das pequenas dimensões da estrutura em estudo, as lesões (de cerca de 50 μ m), combinadas com os dados das latências à estimulação antidrômica, forneceram dados bastantes seguros a respeito da localização das células estudadas. Os cortes eram observados no projetor de lâminas (Bausch & Lomb) e as coordenadas aproximadas anotadas em esquemas retirados do atlas de KARTEN et al (1967).

IV - RESULTADOS

As estruturas estudadas neste trabalho não são facilmente alcançadas pelas técnicas de estereotaxia, devido ao seu tamanho diminuto. Assim sendo, os resultados aqui apresentados referem-se apenas aos experimentos nos quais o processamento histológico posterior mostrou lesões no complexo nuclear do oculomotor e no núcleo da raiz óptica basal, confirmando o posicionamento dos elétrodos estimuladores e os pontos de registro com segurança.

A caracterização eletrofisiológica dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no complexo nuclear do oculomotor foi feita em 10 (dez) pom - bos, tendo sido estudadas 94 (noventa e quatro) células. A análise da atividade dessas células, mostrou que as latências de ativação antidrômica, a partir do complexo do oculomotor variaram entre 1,0 ms e 4,0 ms (média $2,4 \pm 0,6$ ms).

A FIGURA 5 A mostra um dos critérios de identificação antidrômica, observando-se a latência curta e fixa a alta frequência de estimulação. A FIGURA 5 B mostra

colisão com um potencial espontâneo, que é um outro critério de identificação antidrômica (FULLER et al, 1976).

Uma das principais características dos neurônios estudados foi a alta atividade espontânea, nas condições de iluminação baixa de fundo do laboratório, atividade esta que geralmente era total ou parcialmente reduzida pela luz. (Tabela 1). Pode-se verificar que a atividade espontânea alta ocorreu mais de modo contínuo, do que em surtos.

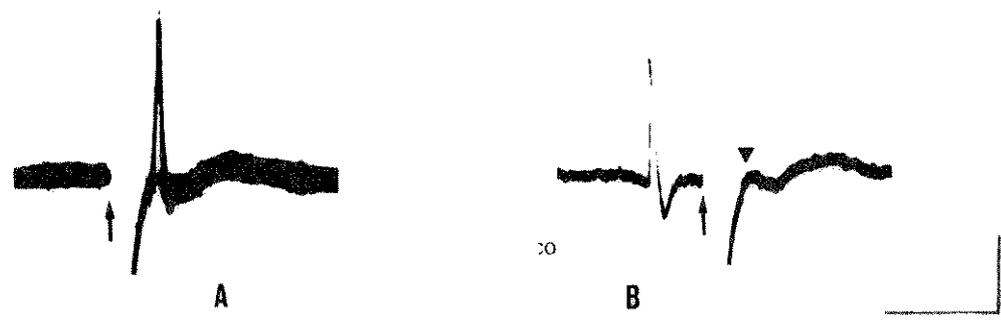


FIGURA 5 - A. Ativação antidrômica de um neurônio típico do núcleo da raiz óptica basal a alta frequência de estimulação. B. Colisão (indicada por ▼) do potencial evocado antidromicamente com o potencial espontâneo do neurônio. A seta aponta o momento em que é aplicado o estímulo. Escala: 2,0 ms e 1,0 mV.

TABELA 1

Padrões de atividade espontânea dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal.

Atividade espontânea alta 88% (N=83)	Contínua 75% (N=71)
	Surtos 13% (N=12)
Atividade espontânea baixa 12% (N=11)	

Os neurônios do núcleo da raiz óptica basal apresentaram campos receptivos grandes, com formas aproximadamente retangulares ou quadradas, com seu eixo maior medindo entre 20° e 120°, no campo visual monocular. Para avaliar melhor as dimensões dos campos receptivos procedemos a um cálculo aproximado da área coberta por eles no campo visual (Tabela 2). O menor campo encontrado cobria uma área de cerca de 900 (novecentos) graus² (30° x 30°) e o maior, 14.400 (quatorze mil e quatrocentos) graus² (120° x 120°).

Tais campos receptivos apresentaram uma localização preferencialmente periférica predominando nos quadrantes superiores, sendo que nenhum neurônio apresentou um campo que coincidissem com a área foveal ou com o "campo vermelho".

TABELA 2

Extensão dos campos receptivos de neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no complexo do oculomotor.

TAMANHO DOS CAMPOS	Nº DE CÉLULAS	%
Pequenos (Até 2.000 graus ²)	N = 7	9
Médios (de 2.000 a 5.000 graus ²)	N = 25	33
Grandes (de 5.000 a 14.400 graus ²)	N = 44	58
TOTAL	N = 76	100

A FIGURA 6 ilustra alguns exemplos de campos receptivos encontrados no presente estudo e sua situação em relação à zona central da retina (fóvea principal).

Dezoito células não tiveram seus campos receptivos computados, pois os mesmos pareciam ter formas complexas, o que dificultava a avaliação de suas áreas.

Das 54 (cinquenta e quatro) células que apresentaram resposta à estimulação luminosa estática, 3 (tres) mostraram resposta tipo "ON"; 47 (quarenta e sete) células, resposta tipo "OFF" e 4 (quatro) células, resposta tipo "ON-OFF". Esses dados estão sumarizados na Tabela 3.

TABELA 3

Resultado da estimulação luminosa estática.

TIPO DE RESPOSTA	Nº DE CÉLULAS	%
"ON"	N = 3	6
"OFF"	N = 47	87
"ON-OFF"	N = 4	7
TOTAL	N = 54	100

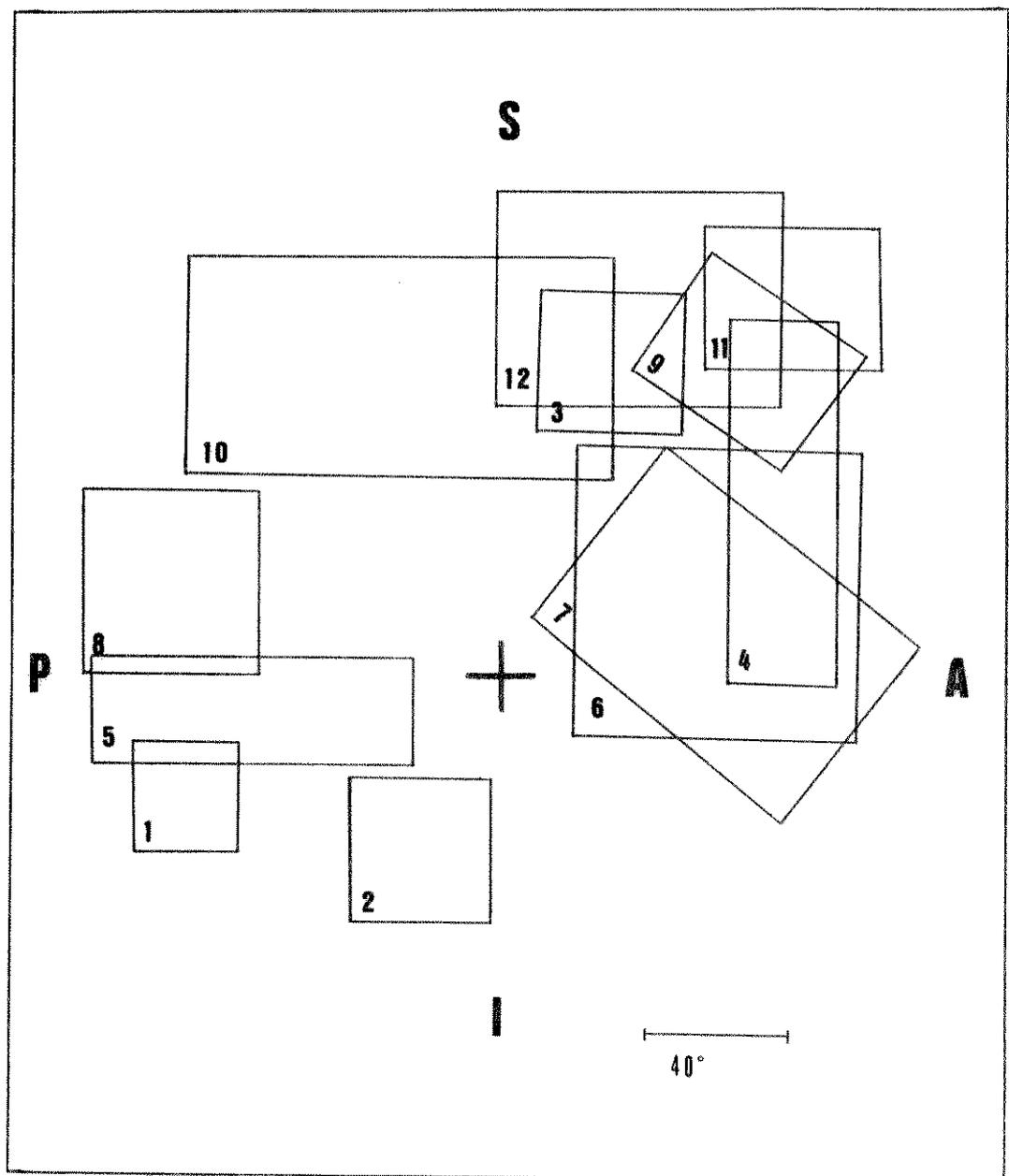


FIGURA 6 - Campos receptivos de neurônios do núcleo da raiz óptica basal. Representação dos campos de 12 (doze) neurônios conforme foram mapeados sobre a tela tangente, pela estimulação luminosa estática ou dinâmica. A cruz representa a localização aproximada da fôvea principal. A, P, S, I referem-se respectivamente às áreas anterior, posterior, superior e inferior do campo visual.

A FIGURA 7 mostra atividade espontânea de um neurônio típico do núcleo da raiz óptica basal, inibida pela luz (ON). Observa-se a resposta "OFF" do neurônio pela retirada do estímulo.

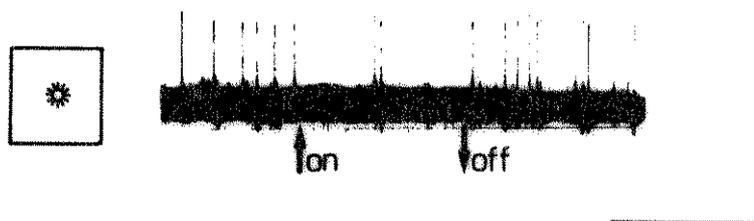


FIGURA 7 - Atividade espontânea de um neurônio do núcleo da raiz óptica basal inibida pela luz. ON e OFF indicam, respectivamente, acender e apagar a luz. Escala: 1,0 s e 1,0 mV.

A FIGURA 8 ilustra a sensibilidade a estímulos móveis com graus variados de especificidade, característica marcante das células do núcleo da raiz óptica basal - com projeções no complexo nuclear do oculomotor. Com a estimulação dinâmica, procurou-se estabelecer os padrões de resposta a movimentos em direções e sentidos diferentes. Foram testadas 4 (quatro) direções e 8 (oito) sentidos. Para que o neurônio fosse considerado sensível a direção, sua resposta a determinadas direções do movimento tinha que ser bem mais distinta do que as outras. Caso isto ocorresse, os dois sentidos do movimento, ascendente e descendente, ao longo dessa direção, eram investigados para que se constatasse

35
sua possível eficácia em deflagrar as respostas do neurônio em estudo.

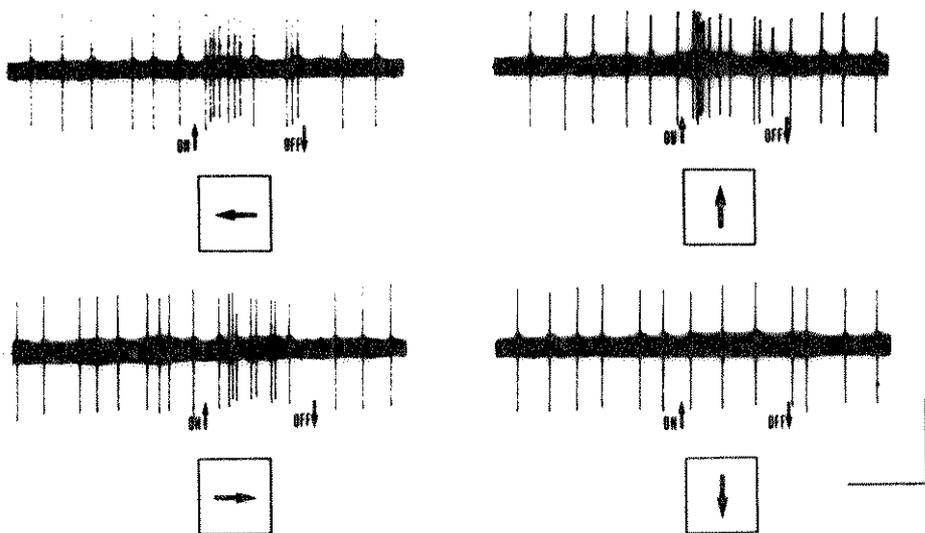


FIGURA 8 - Neurônio do núcleo da raiz óptica basal mostrando atividade espontânea e sensibilidade à estimulação dinâmica com três sentidos preferenciais. "ON" e "OFF" indicam respectivamente, início e fim da estimulação. Escala: 1,0 s e 1,0 mV.

Conforme é mostrado na tabela 4, das 83 (oitenta e três) células que responderam a este tipo de estimulação, apenas 17 (dezesete) apresentaram preferência por estímulo movimentando-se em determinada direção, com predominância para movimentação de pontos ou barras luminosas na vertical. Assim, 13 (treze) células responderam ao estímulo movimentando-se na direção vertical e 4 (quatro) células, na horizontal. Dentre as células sensíveis à direção, apenas

5 (cinco) apresentaram resposta preferencial a um determinado sentido do movimento. Cinco células apresentaram resposta a movimentos de aproximação, além de respostas a estímulos em outras direções. Nenhuma célula estudada mostrou sensibilidade exclusivamente a estímulos movendo-se em direções oblíquas.

TABELA 4

Resultados da estimulação luminosa em movimento.

SENSIBILIDADE AO MOVIMENTO	DIREÇÃO	SENTIDO
Neurônios sensíveis 88% N = 83	Presente 20% N=17	Presente 29% N=5
		Ausente 71% N=12
	Ausente 80% N=66	—
Neurônios não sensíveis 12% N = 11		

V - DISCUSSÃO

Nossos resultados confirmam eletrofisiologicamente projeções do núcleo da raiz óptica basal para o complexo nuclear do oculomotor. A comprovação funcional dessa via corrobora os estudos anatômicos realizados por vários autores (BRECHA et alii, 1977; BRECHA et al, 1979 ; BRECHA et alii, 1980).

Segundo trabalhos do grupo de KARTEN (1979), o núcleo da raiz óptica basal atinge os componentes ventromedial homolateral e dorsolateral controlateral do complexo nuclear do oculomotor. No entanto, do ponto de vista eletrofisiológico foi impossível essa exata demarcação dada a reduzida dimensão das estruturas envolvidas nesse estudo e a dificuldade de alcançá-las pela técnica de este-reotaxia.

BRECHA et al (1979) descrevem a projeção direta do núcleo da raiz óptica basal sobre complexo nuclear do oculomotor (a via mais curta, até agora descrita, do

sistema visual sobre esse núcleo) e sobre o cerebelo vestibular. . Então, para esses autores parece altamente provável que o sistema óptico acessório esteja envolvido no controle dos reflexos oculomotores. NATAL (1980) relata projeção do núcleo da raiz óptica basal sobre o cerebelo vestibular com 2,4 ms de latência média; BRITTO (1981) aponta esta mesma via com 2,3 ms de latência média. Os nossos resultados mostram 2,4 ms na média das latências para ativação antidrômica a partir da estimulação do complexo do oculomotor. Devido a essas latências pequenas e considerando que a velocidade de condução do impulso nervoso depende de propriedades físico-químicas da membrana celular e que estas provavelmente são as mesmas na condução ortodrômica e antidrômica, resultando na mesma velocidade nos dois sentidos, nossos dados vem reforçar a proposta de BRECHA et al, (1979), de que esta seria uma via de alta velocidade. Embora a via do núcleo da raiz óptica basal para o complexo do oculomotor seja mais curta que a via para o cerebelo vestibular, isto não está caracterizado quando observamos a semelhança de latências. No entanto, é válido supor que os axônios que se projetam do núcleo da raiz óptica basal para o cerebelo seriam de diâmetro maior do que aqueles - que se projetam desse núcleo mesodiencefálico para o complexo do oculomotor.

As respostas à estimulação luminosa foram obtidas em campos visuais periféricos, localizados principalmente na região superior anterior, não se obtendo nenhuma resposta à estimulação dos campos correspondentes à região foveal e "campo vermelho". Esses dados eletrofisiológicos são concordes com os dados histológicos obtidos por KARTEN

et alii (1977) que utilizando a técnica do marcador retrógrado, HRP, verificaram que o maior número de células deslocadas de DOGIEL encontrava-se nas regiões mais periféricas da retina nasal superior e temporal inferior, sendo particularmente mais frequentes nesta última região retiniana. Além disso, segundo os mesmos autores, pouquíssimas células deste tipo foram encontradas na área foveal e na região correspondente à segunda fôvea das aves, dita "campo vermelho". Tais dados se revestem de grande importância, visto que, como já mencionado anteriormente, as células ganglionares deslocadas são as únicas células da retina - que se projetam no núcleo da raiz óptica basal.

As extensões dos campos receptivos (de 900 a 14.400 graus²) são semelhantes àsquelas encontradas por NATAL (1980). A justificativa para o grande tamanho dos campos visuais pode ser feita como propõe esse autor com base em características histológicas, especificamente pelo fato de que as células ganglionares deslocadas apresentam dois dendritos primários dispostos com separação de 120⁰ entre si (KARTEN et alii, 1977), o que permitiria maior extensão sináptica dessas células com os receptores periféricos e com circuitos intra-retinianos.

Apesar de 57% das células registradas apresentarem resposta a estimulação luminosa estática, os resultados mostram um número acentuadamente maior de respostas a estímulos em movimento, o que é compatível com o trabalho de HODOS et al (1975) que, após lesão do núcleo da raiz óptica basal, em pombos, não observaram qualquer comprometimento da capacidade discriminativa de intensidade luminosa. Embora tivéssemos encontrado células do tipo "on-

off", tipo "on" e tipo "off", com predominância deste último tipo, em nenhum experimento foi possível caracterizar células com campo organizado (centro "on" e periferia "off" ou centro "off" e periferia "on"). No entanto, este tipo de organização tem sido descrito em vários pontos do sistema visual das aves, tais como: na retina (MATURANA e FRENK, 1963; HOLDEN, 1969), no tálamo (BRITTO et alii, 1975; JASSIK-GERSCHENFELD, TEULON e ROPERT, 1976; JASSIK-GERSCHENFELD, TEULON e HARDY, 1979) no tecto óptico (JASSIK-GERSCHENFELD e GUICHARD, 1972) e no hiperestriado (REVZIN, 1969; PETTIGREW, e KONISHI, 1976). A ausência de células com campo organizado no núcleo da raiz óptica basal pode ser explicada pelo fato de que, talvez, as células retínicas que se projetam nesse núcleo do sistema óptico acessório, células ganglionares deslocadas, não participem de todos os circuitos retinianos típicos, uma vez que elas não se encontram na camada ganglionar propriamente dita. Estudos posteriores com registro intracelular seriam fundamentais para a verificação dessa possibilidade.

No que se refere à caracterização eletrofisiológica dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal de pombos pela estimulação fótica-cinética, os resultados obtidos são coincidentes, em parte, com aqueles relatados por NATAL (1980). Também o trabalho de WALLEY (1967) em coelhos, descreve grandes campos receptivos, forte preferência por estímulo em movimento e alguma seletividade direcional no registro de neurônios do núcleo do sistema óptico acessório desses animais. Os nossos registros confirmam grandes campos receptivos, com forte preferência por estímulos em movimento. Observamos, também, reduzida sensibilidade di

recional, que quando presente se caracterizava por preferência a estímulos movendo-se na vertical. Porém, NATAL (1930) que estudou neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no cerebelo vestibular aponta como característica marcante de tais células uma nítida preferência por estímulos que se movem em direções específicas. Tal diferença nos permite formular a hipótese de que, provavelmente, o sistema de projeção do núcleo da raiz óptica basal para o oculomotor seja menos discriminativo do que aquele que projeta para o cerebelo, o que pode sugerir que tais neurônios do núcleo da raiz óptica basal atuariam rápida e grosseiramente uma correção ocular, enquanto que o sistema de projeção para o cerebelo, mais discriminativo e mais sensível à direção do movimento, envolveria mecanismos de controle mais acurados.

Pelo que foi exposto acima, as características gerais dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no complexo nuclear do oculomotor e cerebelo vestibular podem indicar que esse núcleo agiria como um dos primeiros mediadores nos mecanismos de ajustes grosseiros de campos a novos estímulos que subitamente entram no campo visual do animal, bem como deflagaria mecanismos de coordenação dos movimentos oculares, visando transferir o novo estímulo para a retina foveal; a partir daí, outros mecanismos envolvendo essas e/ou outras estruturas procederiam a ajustes mais precisos.

VI - SUMÁRIO

Por ter sido identificado anatomicamente em todas as classes de vertebrados com sistema visual desenvolvido, o sistema óptico acessório tem despertado, recentemente, o interesse de muitos pesquisadores. A nível retiniano, as células ganglionares deslocadas de DOGIEL fazem sinapses com os receptores e outros circuitos retinianos, tendo já sido comprovado que essa categoria de células é a única que se projeta no núcleo da raiz óptica basal. Esse núcleo, por sua vez, dá origem a um sistema de fibras dirigidas ao complexo nuclear do oculomotor, cerebelo vestibular, complexo olivar inferior, pré-tecto, núcleo do troclear, núcleo intersticial e núcleo da raiz óptica basal contralateral.

Apesar da quantidade relativamente grande de dados neuro-anatômicos a respeito da organização central dessa via visual, o conhecimento de suas funções é bastante limitado. Ela tem sido apontada como participante no

nistagmo optocinético e na discriminação de intensidade luminosa. Alguns estudos eletrofisiológicos demonstraram que neurônios do núcleo da raiz óptica basal parecem apresentar grandes campos receptivos e sensibilidade a estímulos em movimento.

Com a finalidade de esclarecer alguns aspectos funcionais desse sistema foram feitos registros unitários extracelulares de 94 células que se projetam no complexo nuclear do oculomotor de pombos, previamente anestesiados com uretana.

Os principais resultados foram:

- 1 - as células foram ativadas antidromicamente a partir do complexo nuclear do oculomotor com latência média de 2,4 ms;
- 2 - as células apresentavam campos receptivos grandes (900 graus² a 14.400 graus²) localizados principalmente em regiões periféricas do campo visual;
- 3 - grande parte delas apresentava atividade espontânea inibida pela luz e resposta tipo "off";
- 4 - apresentavam preferência por estímulos luminosos cinéticos, sem especificidade direcional.

Os dados obtidos confirmam que o núcleo da raiz óptica basal se projeta no complexo nuclear do oculomotor e indicam que o sistema óptico acessório pode se constituir numa via de integração visual motora de alta velocidade, pela qual rápidos ajustes oculomotores poderiam ser efetuados.

VII - REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

01. ARIENS KAPPERS,C.U.; HUBER,G.C. and CROSBY,E.C.(1936).
The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. (apud H.J. KARTEN, em Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon , Plenum Press, New York, 409 -430, (1979).
02. BARRY,F.E.; WALTER,M.S. and GALLISTEL,C.R. (1974). On the optimal pulse duration in electrical stimulation of the brain. Physiol. Behav., 12: 749-754.
03. BENOWITZ,L.I. and KARTEN,H.L. (1976). Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon. A retrograde transport study. J. Comp. Neurol. , 167: 503-520.
04. BINGELLI,R.L. and PAULE,W.J. (1969). The pigeon retina: Quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer. J.Comp.Neurol., 137: 1-18.

05. BRAUTH, S.E. and KARTEN, H.J. (1975). Accessory optic nuclear projections to the flocculo-nodular lobe of the cerebellum: A possible channel for eye-neck control systems. Neurosci. Abstr., 1: 217.
06. BRAUTH, S.E. and KARTEN, H.J. (1977). Direct accessory optic projections to the vestibulo-cerebellum: A possible channel for oculomotor control systems. Exp. Brain Res., 28: 73-84.
07. BRECHA, N. and KARTEN, H.J. (1979). Accessory optic projections upon oculomotor nuclei and vestibulocerebellum. Science, 203(2): 913-916.
08. BRECHA, N.; KARTEN, H.J. and HUNT, S.P. (1977). A visual quickie: A bisynaptic retinal pathway to the vestibulocerebellum and oculomotor nuclear complex. Soc. Neurosci. Abstrac., 3: 554.
09. BRECHA, N.; KARTEN, H.J. and HUNT, S.P. (1980). Projections of the nucleus of the basal optic root in the pigeon: An autoradiographic and horseradish peroxidase study. J. Comp. Neurol., 189: 615-670.
10. BRITTO, L.R.G. (1978). Hyperstriatal projections to primary visual relays in pigeons: Electrophysiological studies. Brain Research, 153: 382-386.
11. BRITTO, L.R.G. (1981). O sistema óptico acessório: Um estudo eletrofisiológico em pombos. Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Ciências Biomédicas

da Universidade de São Paulo, inédita.

- 12. BRITTO, L.R.G.; BRUNELLI, M.; FRANCESCONI, W. and MAGNI, F. (1975). Visual response pattern of the thalamic neurons in the pigeon. Brain Res., 97: 337-343.
- 13. BUNT, A.H. and MINCKLER, D.S. (1977). Displaced ganglion cells in the retina of monkey. Invest. Ophthalmol., 16: 95-98.
- 14. BUTLER, A.B.; NORTH CUTT, R.G. (1971). Ascending tectal efferent projections in the lizard *iguana iguana* Brain Res., 597-601.
- 15. CAJAL, S.R. (1892). La rétine des vertébrés. La cellule, 9: 17-257 (Apud KARTEN, H.J.; FITE, K.V. and BRECHA, N. Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- 16. CAJAL, S.R. (1911). Histologie du système nerveux des hommes et des vertébrés. Maloine, Paris (Apud KARTEN, H.J.; FITE, K. V. and BRECHA, N., Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- 17. CAMPBELL, C.B.G. and EBBESSON, S.O.E. (1969). The visual system of teleosts. *Olocentrus* reexamined. Brain Behav. Evol., 2: 415-430.
- 18. COHEN, D.H. and KARTEN, H.J. (1974). The structural organization of the avian brain. In: I.J. Goodman and M.W. SCHEIN (Eds.), Birds: Brain and Behavior ,

Academic Press, N.Y., 49-87.

- 19. COWAN, W.N.; ADAMSON, L. and POWELL, T.P.S. (1961). An experimental study of the avian visual system. J. Anat. (London), 95: 545-562.
- 20. DOGIEL, A.S. (1888). Uber das verhalten der nervösen element in dez retina der ganolden, reptillen, Vogel und säugetiere. Anat. Anz., 3: 133-143 (apud KARTEN, H.J., FITE, K.V. and BRECHA, N. Proc. Natl. Acad. - Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- 21. FINGER, T.E. and KARTEN, H.J. (1978). The accessory optic system in teleosts. Brain Res., 153: 144-149.
- 22. FITE, K.V. (1979). Optokinetic nystagmus and the pigeon visual system. Em A.M. GRANDA e J.H. MAXWELL (Eds.) Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon. Plenum Press, New York.
- 23. FITE, K.; REINER, A. and HUNT, S.P. (1979). The accessory optic system and optokinetic nystagmus. Neurosci. Abstr., 559.
- 24. FITE, K.; REINER, A. and HUNT, S.P. (1979). Optokinetic nystagmus and the accessory optic system of pigeon and turtle. Brain Behav. Evol., 16: 192-202.
- 25. FULLER, J.H. and SCHLAG, J.D. (1976). Determination of antidromic excitation by the collision test: Problems of interpretation. Brain Res., 112: 283-298.

26. GALIFRET, Y. (1968). Les diverses aires fonctionelles de la rétine du pigeon. Zeit. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 86, 535-545.
27. GERKEN, G.M. and JUDY, M.M. (1977). Elettrode polarization and the detection of electrical stimulation of the brain. Physiol. Behav., 18, 825-832.
28. GILLILAN, L.A. (1941). The connections of the basal - optic root (posterior accessory optic tract) and its nucleus in various mammals. J. Comp. Neurol. 74 , 367-408.
29. GIOLLI, R.A. (1963). An experimental study of the accessory optic system in the cynomolgus monkey. J. Comp. Neurol., 121, 89-108.
30. GUDDEN, B. (1981). Veber den tractus peduncularis - transversus. Arch. Psych. 11: 415-423 (apud H. J. KARTEN em Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon 409-430. 1979).
31. HAYHOW, W.R. (1959). An experimental study of accessory optic fiber system in the cat. J. Comp. Neurol. 113, 281-313.
32. HAYHOW, W.R. (1966). The accessory optic system in the marsupial Phalanger trichosurus vulpecula, an experimental degeneration study. J. Comp. Neurol. 126 , 653-673.

33. HERRICK, C.J. (1948). The brain of the tiger salamander, Ambystoma Tigrinum. Univ. of Chicago Press. (apud H. J. KARTEN em Neural Mechanisms of Behavior in the pigeon, 409-430. 1979).
34. HODOS, W. and 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.
35. HODOS, W.; LEIBOWITZ, R.W. and BONBRIGHT, J.C. JR. (1976). Nearfield visual acuity of pigeons: Effects of head location and stimulus luminance. J. Exp. Anal. Behav. 25, 129-141.
36. HOLDEN, A.L. (1969). Receptive properties of retinal and tectal cells in the pigeon. J. Physiol. (Lond). 201, 56-57.
37. HUBER, G.C. and CROSBY, E.C. (1929). The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections. J. Comp. Neurol. 48: 1-225 (apud BRECHA, N.; KARTEN, H.J. and HUNT, S.P. em Projections of the nucleus of the basal optic root in the pigeons: An autoradiographic and horseradish peroxidase study. J. Comp. Neurol. 189: 615-670. (1980).
38. HUNT, S.P. and WEBSTER, K.E. (1972). Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeon. Brain Research, 44, 647-651.

39. JASSIK-GERSCHENFELD, D. and GUICHARD, J. (1972). Visual receptive fields of single cells in the pigeon's optic tectum. Brain Research, 40, 303-317.
40. JASSIK-GERSCHENFELD, D.; TEULON, J. and HARDY, O. (1979). Spatial interactions in the visual receptive fields of the nucleus dorsolateralis anterior of the pigeon thalamus. Em A. M. GRANDA e J. H. MAXWELL (Eds.) : Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon. Plenum Press, New York.
41. JASSIK-GERSCHENFELD, D.; TEULON, J. and ROBERT, N. (1976). Visual receptive types in the nucleus dorsolateralis anterior of the pigeons thalamus. Brain Research, 108, 295-306.
42. KARTEN, H.J. (1979). Visual lemniscal pathways in birds. Em A. M. GRANDA e J. H. MAXWELL (Eds.): Neural mechanisms of Behavior in the Pigeon. Plenum Press, New York.
43. KARTEN, H.J.; FITE, K.V. and BRECHA, N. (1977). Specific projections of displaced retinal ganglion cells upon the accessory optic system in the pigeon (Columba livia). Proc. Natl. Acad. Sci. 74, 4, 1753-1756.
44. KARTEN, H.J. and RODOS, W. (1967). A stereotaxic atlas of the pigeon (Columba livia). Johns Hopkins Press, Baltimore, M.D.

45. KARTEN, H.J.; HODOS, W.; NAUTA, W.J.H. and REVZIN, A. M. (1973). Neural connections of the visual wulst of the avian telencephalon: Experimental studies in pigeon (Columba livia) and owl (Speotyto cunicularia). J. Comp. Neurol. 150: 23-278.
46. KARTEN, H.J. and NAUTA, W.J.H. (1968). Organization of retinothalamic projections in the pigeon and owl. - Anat. Rec., 160, 373
47. KREITHEN, L.M. (1979). The sensory world of homing pigeon. Em: A.M. GRANDA e J. MAXWELL (Eds.): Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon. pg. 21-33, Plenum Press, New York.
48. LAZAR, G. (1973). The role of the accessory optic system in the optokinetic nystagmus of the frog. Brain Behav. Evol. 5, 443-460.
49. LEGG, C.R. (1979). Visual discrimination impairments after lesions in zona incerta or lateral terminal nucleus of accessory optic tract. Brain Research, 177, 461-478.
50. LEVENTHAL, A.G. and HIRSH, H.V.B. (1980). Receptive-field properties of different classes of neurons in visual cortex of normal and dark-reared cats. J. Neurophysiol. 43, 1111-1132.
51. LEVICK, W.R. (1972). Another tungsten microelectrode.

Med. & Biol. Eng., 10, 510-515.

52. MAI, J.K. (1978). The accessory optic system and The retinohypothalamic system. A Review. J. Hirnforsch, 19, 213-288.
53. MARG, E. (1964). The accessory optic system. Ann. Acad. Sci., 117: 35-52.
54. MARTIN, G.R. (1979). A brief introduction of the taxonomy and ecology of the columbiformes (pigeons and doves). Em A.M. GRANDA e J.H. MAXWELL (Eds.): Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon. pg.1-4. Plenum Press, New York.
55. MATURANA, H.R. and FRENK, S. (1963). Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina. Science, 142, 977-979.
56. MEIER, R.E.; MIHAILOVIC, J. and CUENÓD, N. (1974). Thalamic organization of the retinothalamo-hiperstriatal pathways in the pigeon (Columba livia). Exp. Brain Res., 19, 361-364.
57. MICELI, D.; GIOANNI, H.; REPÉRANT, J. and PEYRICHOUX, J. (1979). The avian visual wulst: I. An anatomical study of afferent and efferent pathways. II. An electrophysiological study of the functional properties of single neurons. An A.M. GRANDA and J. Maxwell (Eds.), Neural Mechanisms of Behavior in the

4010/BC

Pigeon, Plenum Press, N. Y., 223-254.

58. MOORE, R.Y. (1969). Pineal response to light: Mediation by the accessory optic system in the monkey. Nature, 222: 781-782.
59. MOORE, R.Y.; HELLER, A.; WURTMAN, R.J. and AXELROD, J. (1967). Visual pathways mediating pineal response to environmental light source. Science, 115, 220-223.
60. NATAL, C.L. (1980). Caracterização eletrofisiológica de neurônios do núcleo da raiz óptica basal com projeções ao cerebelo em pombos. Tese de Mestrado apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, inédita.
61. NYE, P.W. (1973). On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. Vision Research, 13, 559-574.
62. PERISIC, N.; MIHAILOVIC, J. and CUENOD, N. (1971). Electrophysiology of contralateral and ipsilateral visual projections to the wulst in pigeon (Columba livia). Int. J. Neurosc., 2, 7-14.
63. PETTIGREW, J.D. and KONISHI, M. (1976). Neuron selective for orientation and binocular disparity in the visual wulst of the barn owl (Tyto Alba). Science, 193, 675-678.

64. RAMON,P. (1898). Centros opticos de las aves. Revtr. Trimest. Microgr., 3: 145-195 (Apud BRECHA,N.;KARTEN, H.J. and HUNT,S.P. em Projections of the nucleus of basal root in the pigeon: An autoradiographic and horseradish peroxidase study. J. Comp. Neurol. 189:615-670, (1980).
65. RANCK,J.B. JR. (1975). Which elements are excited in electrical stimulation of mamalian central nervous system: A Review. Brain Research, 98, 417-440.
66. REINER,A., BRECHA,N. and KARTEN,H.J. (1979). A specific projections of retinal displaced ganglion cells to the nucleus of the basal optic root in the chicken. Neuroscience, 4, 1679-1688.
67. REPÉRANT,J. (1973). Nouvelles données sur les projections visuelles chez le pigeon (Columba livia). J. Hirnforsch , 14, 151-187.
68. REVZIN,A.M. (1969). A specific visual projections area in the hiperstriatum of the pigeon (Columba livia). Brain Research, 15, 246-249.
69. RISS,W.; KNAPP,H.D.; SCALIA,F. (1963). Optic pathways in Cryptobranchus Allegheniensis as revealed by the Nauta technique. J. Comp. Neurol. 121, 31-44.
70. RITCHIE,T.L.C. (1979). Intratelencephalic visual connections and their relationship to the archistriatum

in the pigeon (Columba livia). Ph.D. Thesis, University of Virginia, 217p.

71. ROBINSON, D.A. (1975). Oculomotor control signals. Em Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implication. (Eds.: Gunnar Lennerstrand and Paul Bach-Y-Rita). pp. 354-366. Oxford and New York: Pergamon Press.
72. SCHILLER, T.H. and WURTZ, R.H. (1975). Sensorimotor - transformation in the tectum of the macaque. Neurosci. Res. Program Bulletin, 13, 224-225.
73. SHANKLIN, W.M. (1933). Comparative neurology of the nucleus opticus tegmenti with special reference to Chameleon Vulgaris. Acta Zool., 14: 163-184 (Apud BRECHA, N.; KARTEN, H.J. and HUNT, S.P. em Projections of the nucleus of the basal optic root in the pigeon: An autoradiographic an horseradish peroxidase study. J. Comp. Neurol., 189: 615-670 (1980).
74. SHUTE, C.C.D., and LEWIS, P.R. (1967). The ascending cholinergic reticular system: Neocortical olfactory and subcortical projections. Brain, 90: 497-520.
75. STELL, W.K. and WITKOVSKY, P. (1973). Retinal structure in the smooth dogfish, Mustelus Canis: General description and light microscopy of giant ganglion - cells. J. Comp. Neurol. 148, 1-32.

76. TIGGES, J. and TIGGES, N. (1969). The accessory optic system in erinaceus (insectivora) and galago (primates). J. Comp. Neurol., 137, 59-70.
77. WALLEY, R.E. (1967). Receptive fields in the accessory optic system of the rabbit. Exp. Neurol., 17, 27-43.
78. WAXMAN, S.G. and SWADLOW, H.A. (1977). The conduction properties of axons in central white matter. Prog. Neurobiol., 8, 297-324.
79. WEBSTER, K.E. (1974). Changing concepts of the organization of central visual pathways in birds. In Essays on the nervous system. R. Bellairs e E.G. Gray (Eds.): Oxford University Press, pg. 258-298.
80. WRIGHT, A.A. (1972). Psychometric and psychophysical - hue discrimination functions for the pigeon. Vision Res., 12: 1447-1464.
81. YAZULLA, S. (1974). Intraretinal differentiation in the synaptic organization of the inner plexiform layer of the pigeon retina. J. Comp. Neurol., 153: 309-234.