

CEZAR LAERTE NATAL

**"CARACTERIZAÇÃO ELETROFISIOLÓGICA DE NEURÔNIOS DO NÚCLEO DA RAIZ
ÓPTICA BASAL COM PROJEÇÕES AO CEREBELO EM POMBOS"**

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 - 1980 -

UNICAMP

N191c

3308/BC



COORDENAÇÃO DOS CURSOS DE PÓS-GRADUAÇÃO

UNICAMP

AUTORIZAÇÃO PARA QUE A UNICAMP POSSA FORNECER, A PREÇO DE CUSTO, CÓPIAS DA TESE A INTERESSADOS

Nome do Aluno: CESAR LAERTE NATAL
Nº de Identificação:
Endereço para Correspondência: Deptº de Fisiol. Biof. I.B. - UNICAMP
Curso: Fisiologia e Biofísica
Nome do Orientador: Prof. Dr. Ernesto José Dottaviano
Título da Dissertação ou Tese:

Data proposta para a Defesa: 28-02-1980.

(O Aluno deverá assinar um dos 3 itens abaixo)

1) Autorizo a Universidade Estadual de Campinas a partir desta data, a fornecer, a preço de custo, cópias de minha Dissertação ou Tese a interessados.

13/02/80

Data

assinatura do aluno

2) Autorizo a Universidade Estadual de Campinas, a fornecer, a partir de dois anos após esta data, a preço de custo, cópias de minha Dissertação ou Tese a interessados.

1 / 1

Data

assinatura do aluno

3) Solicito que a Universidade Estadual de Campinas me consulte, dois anos após esta data, quanto à minha autorização para o fornecimento de cópias de minha Dissertação ou Tese, a preço de custo, a interessados.

1 / 1

Data

assinatura do aluno

De acordo

Orientador

DEDICO A

MEUS PAIS,

pela orientação e princípios que guiaram minha vida.

MARA REGINA,

pelo carinho, compreensão e incentivo.

MEUS IRMÃOS,

pelo carinho e incentivo.

AGRADEÇO

Ao Prof. Dr. ERNESTO JOSÉ DOTTAVIANO, pela orientação e amizade.

Ao Prof. LUIZ ROBERTO G. BRITTO, pela amizade e auxílio na parte experimental.

AGRADEÇO TAMBÉM,

Aos Professores do Departamento de Fisiologia e Biofísica, pelos ensinamentos.

Ao Prof. Dr. JOSÉ ANTONIO A. de OLIVEIRA, por ter me guiado nos primeiros passos de pesquisa.

À Srta. IVETE DE JESUS ROQUE, pela contribuição na técnica histológica.

À Srta. MARIA ELIDIA DOS SANTOS, pela dedicação e presteza nos serviços datilográficos.

Aos funcionários do Departamento de Fisiologia e Biofísica, pela dedicação.

A todos aqueles que por gestos, ações ou palavras, incentivaram-me.

ÍNDICE

I - INTRODUÇÃO	01
II - OBJETIVOS	14
III - MATERIAL E MÉTODOS	15
IV - RESULTADOS	22
V - DISCUSSÃO	35
VI - SUMÁRIO E CONCLUSÕES	39
VII - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41

I. INTRODUÇÃO

Entre os vertebrados, as aves, assim como os mamíferos, apresentam alto grau de evolução que pode ser caracterizado pela grande diferenciação morfológica e por padrões comportamentais bastante elaborados em resposta a estímulos visuais, auditivos e cutâneos. Tais fatos pressupõem a existência de um sistema nervoso muito bem organizado, o que vem a coincidir com as dimensões do cérebro destes animais, são comparáveis às encontradas entre os mamíferos.

A capacidade visual das aves é, em geral, mais desenvolvida do que em qualquer outra classe de vertebrados. Até a década passada, o conhecimento das vias visuais no SNC das aves era bastante limitado e muitos componentes do sistema visual eram desconhecidos (KARTEN, 1979). Do ponto de vista histórico, admite-se que os estudos neuroanatômicos do cérebro das aves datam do fim do século passado e restringem-se a mecanismos neurais envolvidos nos comportamentos observados pelos psicólogos experimentalistas. Os métodos utilizados eram idênticos àqueles aplicados em preparações de mamíferos e os dados obtidos por tais pesquisadores levaram frequentemente a resultados surpreendentes (PEARSON, 1972).

Tem sido cada vez maior o interesse pelo estudo do sistema visual das aves, uma vez que se observou ser a visão a principal modalidade sensorial em relação às atividades desses animais. Os estudos anatômicos e eletro-

fisiológicos foram incrementados com o advento dos mapas estereotáticos de TIENHOVEN e JUHASZ (1962) e, principalmente, do atlas estereotático de KARTEN e HODOS (1967) para o pombo (*Columba livia*), tendo o mesmo contribuído decisivamente para a identificação das principais vias visuais. Assim, utilizando-se métodos anatômicos e eletrofisiológicos tornou-se possível a identificação de inúmeros aspectos desse sistema visual, enquanto, simultaneamente, métodos psicofisiológicos permitiram que se estabelecesse uma correlação entre as características funcionais das diversas estruturas e o comportamento guiado visualmente. Do conjunto de resultados obtidos pela experimentação anatômica, eletrofisiológica e psicofisiológica, surgiram dados bem definidos sobre o sistema visual do pombo. Duas maiores vias podem ser reconhecidas na organização central do sistema visual desse animal: 1. sistema tectofugo (FIG. 1), que pode ser traçado da retina ao ectoestriado, via dois relês sinápticos, um no tecto óptico e outro no núcleo redondo (KARTEN e REVZIN, 1966; REVZIN e KARTEN, 1966/1967; KARTEN e HODOS, 1970; BENOWITZ e KARTEN, 1976). 2. sistema talamofugo (FIG. 1), filogeneticamente mais recente, que apresenta fibras que se projetam para o complexo talâmico dorso-lateral e a partir daí para áreas hiperestriadas, conhecidas no seu conjunto como "*Wulst*" visual. (KARTEN e NAUTA, 1968; REVZIN, 1969; PERISIC, MIHAILOVIC e CUENOD, 1971; HUNT e WEBSTER, 1972; MEIER, MIHAILOVIC, PERISIC e CUENOD, 1972; MEIER, MIHAILOVIC e CUENOD, 1974; BRITTO, BRUNELLI, FRANCESCONI e MAGNI, 1975). Mais recentemente, há um crescente interesse numa terceira via visual, o Sistema

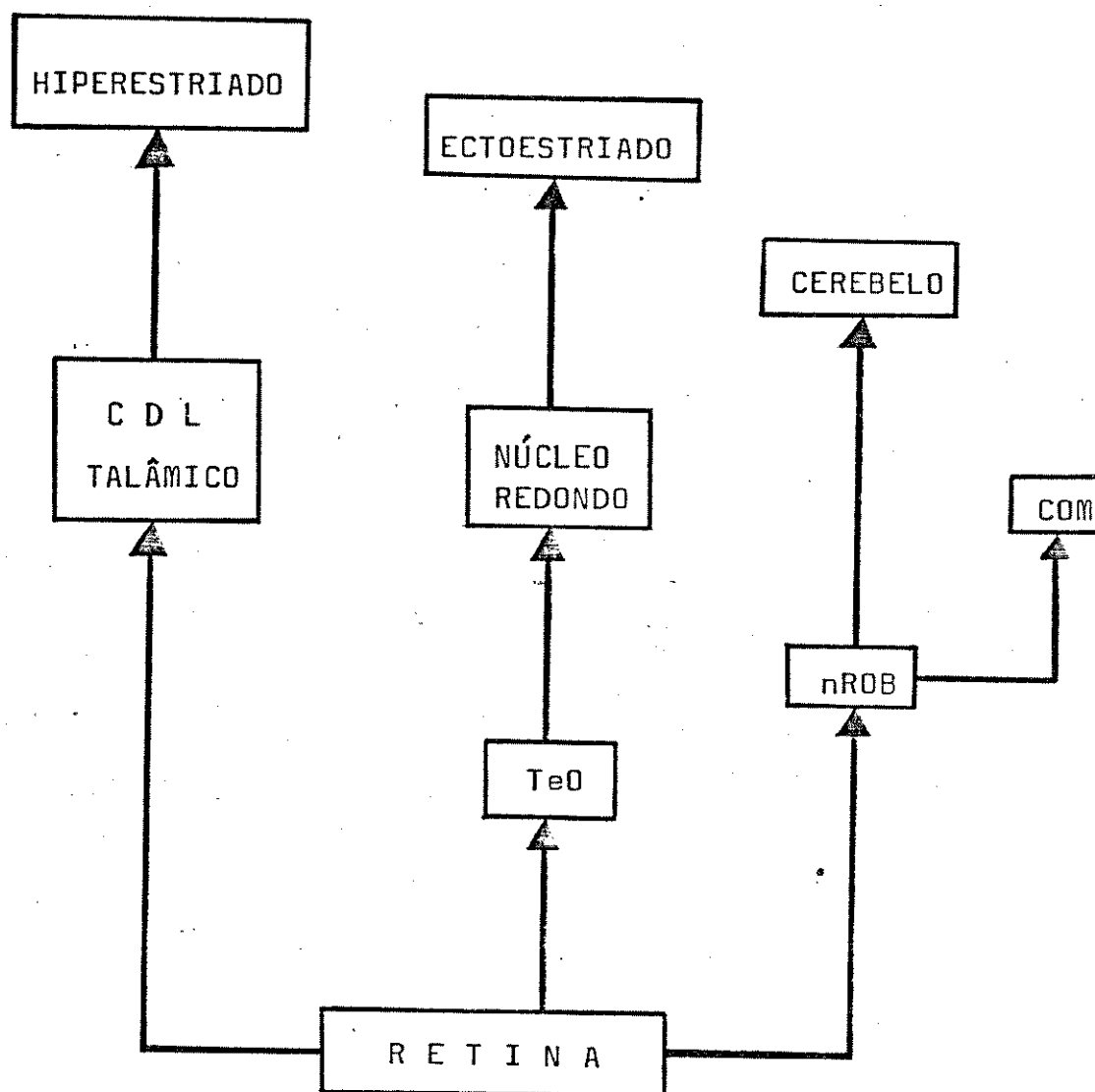


FIGURA 1 - Esquema sumário das duas vias visuais principais e do sistema óptico acessório em pombos. CDL, complexo dorso-lateral talâmico; TeO, tecto óptico; COM, complexo oculomotor; nROB, núcleo da raiz óptica basal.

Óptico Acessório (FIG. 1), que inclui um grupo de núcleos localizados na transição mesodiencefálica e que recebe projeções diretas da retina (HAYHOW, 1959; GIOLLI, 1963). 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 os sistemas citados anteriormente. O mais proeminente e consistente grupo celular, o Núcleo da Raiz Óptica Basal é facilmente identificável em todas as classes de vertebrados com sistema visual desenvolvido. Este núcleo é também conhecido como Núcleo Óptico Lateral do Tegmento em répteis e amniotas, Núcleo Transverso 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 Terminal Medial, Núcleo Óptico do Tegmento e Núcleo Terminal da Raiz Óptica Basal. Esta variedade de nomenclatura nas diferentes classes de vertebrados sugere a escassa informação sobre tal estrutura, o que pode ser explicado pelo interesse preponderante sobre o sistema geniculostriado (talamófu) nos mamíferos e a ênfase dada ao sistema tectófu go para o estudo de outras classes de vertebrados, refletindo uma tendência em conceitualizar um sistema visual centralizado numa estrutura principal com outros componentes de importância progressivamente menor. O maior componente do sistema óptico acessório, o núcleo da raiz óptica basal, foi descoberto primeiramente em mamíferos por VON GUDDEN, em (1881) e subsequentemente foi identificado em

todas as classes de vertebrados com sistema visual desenvolvido (ARIENS e KAPPERS, 1936). Um dos aspectos mais interessantes a se destacar é o grande diâmetro dos axônios retinianos que entram nesse núcleo, segundo observação de HERRICK (1948) e a peculiaridade de um trato separado da retina para o mesmo, denominado de Trato da Raiz Óptica Basal nas aves (GILLILAN, 1941; COWAN, ADAMSON e POWELL, 1961; REPERANT, 1973); o núcleo da raiz óptica basal recebe a maior parte de seus aferentes do olho contralateral e esta via tem sido identificada também em teleosteos (CAMPBELL e EBBESSON, 1969), anfíbios (RISS, KNAPP e SCALIA, 1963), répteis (COWAN, ADAMSON e POWELL, 1961; BUTLER e NORTHUTT, 1971) e mamíferos (HAIHOW, 1966; TIGGES e TIGGES, 1969). Do nível retínico, as células ganglionares dão origem a axônios que se projetam para estruturas distintas do Sistema Nervoso Central, incluindo o núcleo da raiz óptica basal, via raiz óptica basal. Trabalhos de DOGIEL (1888), CAJAL (1892 e 1911) demonstraram que a população de 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 grande maioria das células ganglionares localiza-se na camada ganglionar propriamente dita, mas DOGIEL (1888) observou grandes células ganglionares ao longo da margem interna da camada nuclear interna, que foram denominadas células ganglionares deslocadas de DOGIEL (1888). Estas células foram encontradas em todas as classes de vertebrados (STELL e WITKOVSKY, 1973; BUNT e MINCKLER, 1977), sendo particularmente numerosas na

retina das aves (DOGIEL, 1888). KARTEN, FITE e BRECHA (1977) utilizando a técnica da Paroxidase (*HORSERADISH PEROXIDASE*, HRP) como marcador retrógrado observaram que após injeções de HRP no núcleo da raiz óptica basal, as células deslocadas de DOGIEL da retina contralateral apresentavam acúmulo do marcador no soma. Tal fato não acontecia após injeções de HRP dentro do tecto óptico. Os dados obtidos os levaram a afirmar que: 1. as células ganglionares de Dogiel são grandes, 20-30µm de diâmetro, com dendritos que se estendem horizontalmente por 80µm ou mais, confinados à primeira camada da plexiforme interna, enquanto que as células que se projetam para o tecto óptico apresentam diâmetro variando entre 10-12µm; 2. têm caracteristicamente três dendritos primários dispostos em ângulos de 120° entre si, formando um triângulo equilátero; 3. são mais numerosas na periferia da retina, decrescendo em proporção à medida que se aproximam as porções mais centrais, praticamente inexistindo na região foveal e na região temporal superior que corresponde a uma segunda região foveal nesses animais (*red zone*); 4. são mais frequentes no quadrante temporal inferior da retina. O número de células ganglionares de DOGIEL marcadas variou de 3800 a 4800, o que corresponde satisfatoriamente com o número de fibras contadas na raiz óptica basal, fornecendo forte evidência que, no pombo, tais células constituem uma classe distinta de células que se projeta para o núcleo da raiz óptica basal e, ainda, argumentando contra o conceito de que estas células representariam uma anomalia de desenvolvimento, falhando em migrar para a camada de células ganglionares própria

mente dita. Como já mencionamos acima, uma das mais surpreendentes características do núcleo do sistema óptico acessório é o grande diâmetro das fibras que chegam a ele. Em trabalhos do grupo de KARTEN (KARTEN, 1979) foi feita uma estimativa de aproximadamente 4500 axônios constituindo o trato da raiz óptica basal em pombos. Tais axônios apresentavam diâmetro variando de 2 a 11 μm eram fortemente mielinizados. WEBSTER (1974) comenta que o diâmetro das fibras de trato óptico em pombos varia entre 1 e 4 μm , tendo a grande maioria delas diâmetro próximo a 1 μm , podendo-se inferir que os axônios que constituem o trato da raiz óptica basal apresentam diâmetro médio maior que aqueles do trato óptico. Uma contagem precisa, comparável àquelas obtidas em nervos periféricos ou mesmo no trato óptico não foi possível porque o trato da raiz óptica basal acompanha a margem lateral do hipotálamo tornando-se difícil uma delimitação precisa de sua margem dorsal. BINGGELI e PAULE (1969) relataram que o nervo óptico do pombo contém 1.8 milhão de axônios mielinizados e 0.6 milhão de axônios não mielinizados; assim, pode-se observar que os axônios que constituem o trato da raiz óptica basal perfazem aproximadamente 0.15% do nervo óptico.

As funções e conexões do núcleo da raiz óptica basal são pouco conhecidas em todos os vertebrados, embora uma variedade de especulações a esse respeito tenham sido apresentadas ao longo dos anos, principalmente em anfíbios e mamíferos. Em 1948, HERRICK propôs 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 oculo motor, resultando numa rápida resposta de orientação a um dado estímulo periférico. Esses primeiros dados, entretanto, não foram muito aceitos, apesar do alto conceito em que eram tidas as pesquisas de HERRICK (1948). Hipótese - muito diferente foi formulada por MOORE, HELLER, WURTMAN e AXELROD (1967) que sugeriram ser o núcleo terminal medial, nos ratos, um mediador da estimulação luminosa da pineal, do controle da melatonina e do estro. Na verdade, até então, havia pouca evidência morfológica, fisiológica e comportamental para confirmar qualquer conclusão decisiva a respeito da função deste núcleo em qualquer classe de vertebrados. Mais recentemente, tem sido possível definir as conexões aferentes e eferentes do núcleo da raiz óptica basal, obtendo-se evidências que confirmam a proposta original de HERRICK (1948) tanto em pombos como numa variedade de outras classes de vertebrados. Um dos achados iniciais de maior importância foi a descoberta por BRAUTH e KARTEN (1975) e BRAUTH e KARTEN (1977) que utilizando HRP, efetuaram injeções na úvula e lobo flóculonodular de pombos, e observaram que células do núcleo da raiz óptica basal coravam bilateralmente com o marcador. Nenhum transporte significativo de HRP ao núcleo foi observado após injeções nas folhas mais rostrais dos lobos posterior e anterior do cerebelo. Em vista da projeção do trato da retina para tal núcleo e da presença de uma via monossináptica deste para o cerebelo vestibular diretamente, os autores formularam a hipótese de que esta via retino-cerebelar bissináptico, lemniscal, poderia ser o substrato pelo qual o estí-

mulo visual deflagaria respostas oculomotoras mediadas pelo cerebelo vestibular. Baseando-se nos trabalhos de ROBINSON (1975) e SCHILLER e WURTZ (1975) que enfatizam 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 aferentes visuais àquelas porções do cerebelo envolvidas no controle oculomotor. Afim de explorar e confirmar esta projeção, BRECHA, KARTEN e HUNT (1977) injetaram Prolina Tritiada no núcleo da raiz óptica basal unilateralmente e as auto-radiografias resultantes não somente confirmaram os achados iniciais de BRAUTH e KARTEN (1975 e 1977), revelando as projeções precisas dentro do cerebelo, como também demonstraram uma via para o Complexo Oculomotor proposta por HERRICK em 1948. Esta via retino-cerebelar bissináptica também foi observada em répteis por REINER e KARTEN (1978) e em teleostes por FINGER e KARTEN (1978).

Recentes estudos anatômicos e eletrofisiológicos forneceram evidências de que a projeção do núcleo da raiz óptica basal para o cerebelo vestibular se faz tanto de maneira direta (BRAUTH e KARTEN, 1977; BRECHA, KARTEN e HUNT, 1977; WINFIELD, HENDRICKSON e KIM, 1978), quanto de maneira indireta, via complexo olivar inferior (MAEKAWA e SIMPSON, 1972 e 1973; MAEKAWA e TAKEDA, 1975; BRECHA e KARTEN, 1978). Trabalhos de auto-radiografia anterógrada com injeções de Prolina e Leucina tritiadas injetadas no núcleo da raiz óptica basal demonstraram um fascículo descendente de axônios que, junto ao *Brachium Conjunctivum Ipsilateral* penetra no cerebelo. Os axônios marcados distri-

buliam-se bilateralmente dentro do cerebelo cruzando para as folhas cerebelares contralaterais, via comissura cerebelar dorsal. Eferências do núcleo da raiz óptica basal distribuem-se predominantemente na úvula, especificamente nas folhas IXc, IXd e paraflôculo, terminando em regiões superficiais da camada de células granulares como um sistema de fibras musgosas. O marcador distribuiu-se bilateralmente com densidade aparentemente igual dentro do cerebelo. Poucos terminais de fibras musgosas foram observados nas folhas cerebelares mais rostrais, ou seja, folhas , VII , VIII, IXa e IXb, o que indica uma projeção óptica esparsa sobre tais folhas. O sistema de fibras musgosas oriundo do núcleo da raiz óptica basal, caracteriza-se por axônios que cursam através da substância branca e penetram na camada de células granulares como fascículos dentro de feixes parasagitais; tais fascículos atravessam regiões internas da camada de células granulares antes de se espriarem e formarem os terminais de fibras musgosas. As rosetas de fibras musgosas localizam-se predominantemente da metade ao terço externo da camada de células granulares imediatamente subjacente à camada de células de Purkinje. Neste método experimental, nenhuma evidência foi observada da existência de um sistema tipo fibras trepadeiras. Porém, BRECHA e KARTEN (1978) demonstraram que o Complexo Olivar Inferior recebe projeção bilateral do núcleo da raiz óptica basal e dá origem a um sistema de fibras trepadeiras que se projeta para as mesmas regiões do cerebelo que também recebem a projeção de fibras musgosas descrita acima.

Outra descoberta importante foi a de uma

projeção direta do núcleo da raiz óptica basal para o Complexo Oculomotor (BRECHA et al., 1977; BRECHA e KARTEN, 1979). Mais especificamente foi encontrada uma projeção sobre os componentes ventromediais ipsilaterais do complexo oculomotor e uma projeção separada sobre o núcleo dorso lateral contralateral. Experimentos auto-radiográficos anterógrados, com injeções de Prolina-tritiada e Leucina-tritiada no núcleo da raiz óptica basal, mostraram axônios marcados a partir do local da injeção dorsomedialmente ao longo da margem lateral do nervo oculomotor (III par) até o complexo nuclear oculomotor. A marcação foi observada predominantemente sobre as divisões contralateral, dorsolateral e ipsilateral ventral. Nenhuma marcação foi observada sobre a divisão dorsomedial contralateral ou ipsilateral do complexo oculomotor. A linha final da evidência de tal projeção e que certamente é a mais convincente foi a demonstração de transporte retrógrado de HRP do complexo nuclear oculomotor para o núcleo da raiz óptica basal. Este núcleo pode ser separado em três componentes: o núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal e o núcleo da raiz óptica basal, parte lateral. Injeções de HRP unilaterais no complexo oculomotor mostram marcação retrógrada de células dentro do núcleo da raiz óptica basal propriamente dito contralateral e dentro do núcleo da raiz óptica basal, parte dorsal, ipsilateral. Tais estudos confirmaram os resultados obtidos com experimentos auto-radiográficos e elucidaram bastante a organização do núcleo da raiz óptica basal. A projeção direta do Sistema Óptico Acessório sobre o núcleo oculomotor é a via mais curta até agora descrita do

sistema visual sobre este núcleo. Recentes estudos retrógrados também confirmaram a existência de uma projeção oculomotora em teleosteos (FINGER e KARTEN, 1978) enfatizando a provável ocorrência dessa projeção em diversas classes de vertebrados. Esta projeção retiniana bissináptica sobre o núcleo oculomotor poderia resultar em ajustes rápidos dos músculos oculomotores em resposta a estímulos visuais. Uma vez que as divisões dorsolateral contralateral e ventral ipsilateral do complexo nuclear oculomotor parecem inervar respectivamente os músculos reto superior e reto inferior do mesmo olho, que inerva o núcleo da raiz óptica basal, pode-se admitir que o complexo nuclear da raiz óptica basal desempenhe significativo papel nos movimentos oculares verticais.

Além das projeções sobre o cerebelo vestibular, complexo oculomotor, complexo olivar inferior e núcleo troclear (BRECHA e KARTEN, 1979), o núcleo da raiz óptica basal parece projetar-se para outras estruturas do Sistema Nervoso Central (BRITTO, comunicação pessoal).

Apesar de uma quantidade relativamente grande de dados anatômicos sobre o sistema óptico acessório, a literatura apresenta poucos e esparsos estudos fisiológicos sobre ele. Registros 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, preferência 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

opticocinético em sapos, após destruição bilateral do núcleo óptico acessório medial. A destruição unilateral deste núcleo suprimia o nistagmo para estímulo em movimento, somente na direção do lado não lesado, mostrando que este núcleo desempenharia papel importante no controle da resposta opticocinética. O mais forte argumento a favor desta hipótese é dado pelo fato de que LAZAR não obteve déficits oculomotores similares, após destruição de áreas telencefálica ou tectais. FITE (1979), realizando lesões no núcleo da raiz óptica basal em tartarugas e pombos, observou uma redução na frequência de nistagmo, o que confirmou ser o sistema óptico acessório, pelo menos em parte, responsável por este fenômeno nesses animais. Os trabalhos de BRAUTH e KARTEN (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 este mecanismo poderia ser mediado, via cerebelo vestibular, através das conexões deste com os núcleos vestibulares. Estes, por sua vez, agiriam diretamente tanto sobre o núcleo oculomotor, quanto sobre os motoneurônios que inervam os músculos do pescoço.

II. OBJETIVOS

Será montado um modelo experimental com a finalidade de se obter dados que possibilitem definir melhor as características funcionais do sistema ôptico acessório dos pombos, com particular interesse sobre a via núcleo da raiz ôptica basal - cerebelo vestibular. Procurar-se-á caracterizar eletrofisiologicamente o padrão de respostas dos neurônios do núcleo da raiz ôptica basal que se projetam para o cerebelo vestibular nesses animais. Tais neurônios serão estudados quanto ao tipo de resposta a estímulos luminosos estáticos, estímulos luminosos cinéticos e a possível delimitação e caracterização de seus campos receptivos visuais.

III - MATERIAL E MÉTODOS

Neste estudo foram utilizados 18 pombos adultos, *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 Biofísica, com dieta convencional.

O animal escolhido para experimentação era anestesiado, com éter, para colocação no aparelho estéreotático (David Kopf, mod. 1204) com o adaptador para pombos, construído de acordo com o atlas de KARTEN e HODOS (1967). Em seguida eram praticadas duas incisões na região lombar, a fim de se perfurarem 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, além de dispensar o uso de bombas para respiração e não ter efeitos aparentes nas condições do animal, e tem a vantagem de eliminar as oscilações naturais do ciclo inspiração-expiração, favorecendo assim a obtenção de registros muito mais estáveis. Após a fixação da cânula traqueal, o animal era curarizado (Flaxedil 4,0 mg intramuscular) e, a partir daí, cuidado apenas com anestesia local (Xilocaina, 2%) em todos os pontos de incisão e pressão. O eletrocardiograma era monitorado continuamente, sendo obtido por meio de 2 agulhas inseridas sob a pele, na região dorsal, e com o sistema de registro descrito abaixo. Utilizando-se um termô

metro clínico, a temperatura retal era tomada a intervalos de 15 minutos, sendo mantida na faixa de 40-42°C com um cobertor elétrico alimentado por uma fonte D.C., regulável. Cinco animais foram tratados com o método experimental acima descrito, enquanto que os treze restantes foram anestesiados com Uretana (1,2 mg/Kg, intramuscular), o que permitiu uma preparação experimental mais rápida, com menor sofrimento para o animal, além de não apresentar diferenças aparentes nos registros, quando comparados com aqueles obtidos de animais apenas curarizados. Em seguida, com as técnicas convencionais de estereotaxia, era feito o implante de eletrodos estimuladores bilateralmente, no cerebelo, na região que corresponde ao cerebelo vestibular e, alguns animais receberam implante de eletrodos no trato óptico. A estimulação do trato óptico foi efetuada para uma primeira identificação dos neurônios da região em estudo e a estimulação do cerebelo vestibular serviu para identificação por invasão antidrômica dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal, que se projetam homo e contralateralmente àquela região cerebelar.

Todos os eletrodos 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 microeletrodo destinado ao registro unitário extracelular, era guiado também estereotaxicamente. Após abertura da calota óssea e da dura-mater, aplicava-se óleo mineral puro (Nujol), para evitar ressecamento da superfície e

propiciar sua maior estabilização, iniciando-se então a penetração do eletrodo registrador, guiado de acordo com o atlas de KARTEN e HODOS (1967) à região do núcleo da raiz óptica basal, situada no eixo antero-posterior (AP) entre A 3,8 e 5,0, lateral (L), aproximadamente 2.0 e 2.5 e profundidade (P) 10.5 - 12.0 a partir da superfície cerebral. A montagem experimental está esquematizada na Figura 2.

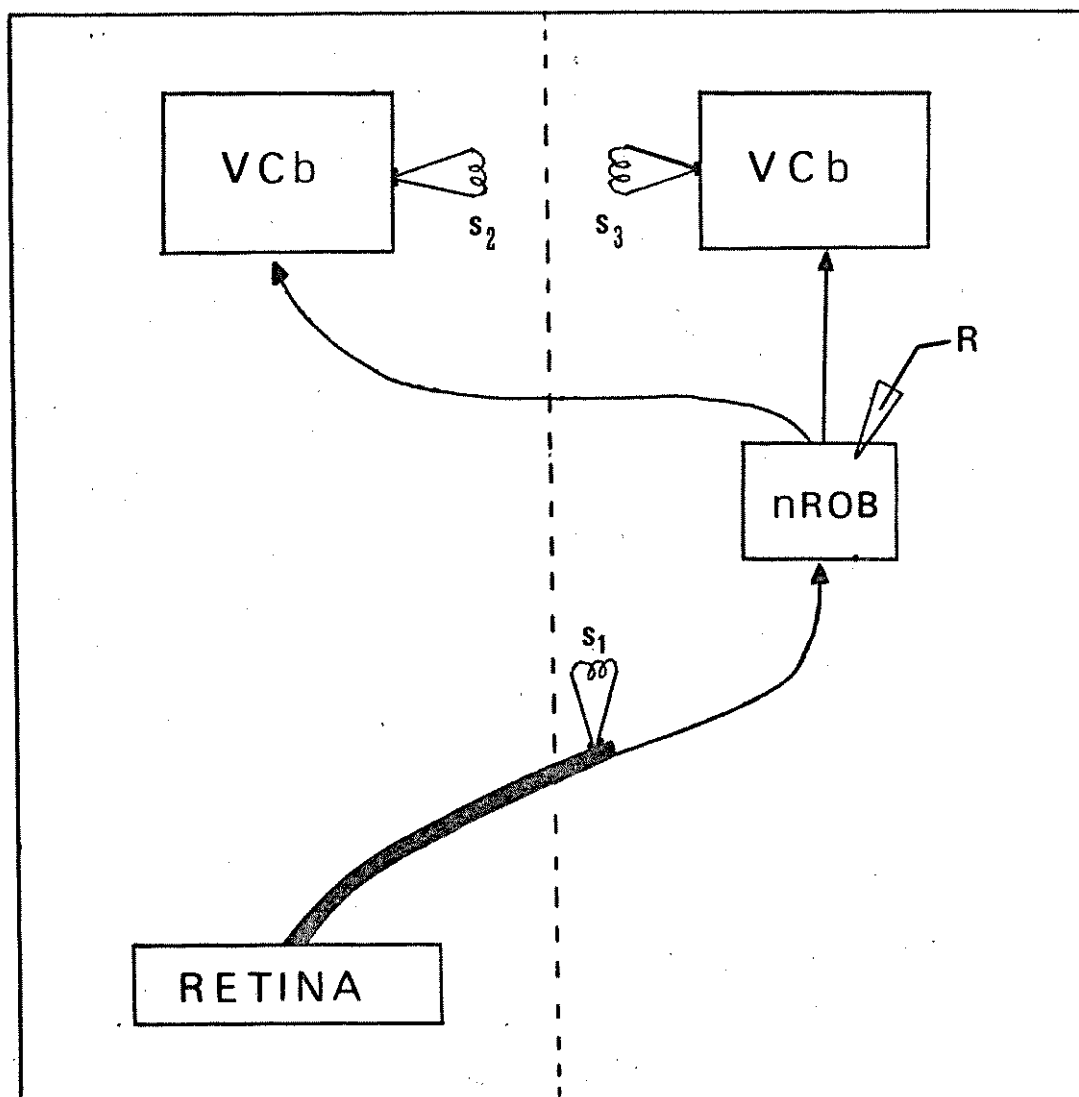


FIGURA 2 - Esquema de montagem experimental. S_1 , S_2 e S_3 são eletrodos estimuladores e R, registrador. nROB - núcleo da raiz óptica basal. VCb - cerebelo vestibular .

Os microeletrodos empregados consistiam de um fio de tungstênio ou de aço, inicialmente de 0.2 mm de diâmetro, que era afilado eletroliticamente (LEVICK, 1972) até que se obtivesse uma ponta satisfatória (2 a 15 micrômetros), controlada ao microscópio. A seguir, os eletrodos eram isolados, exceto a ponta, com vários banhos em verniz isolante elétrico (G.E. 9564), o que elevava suas resistências a valores entre 1 e 8MΩ. Finalmente, eram montados no portaeletrodo do aparelho estereotático, soldados a um suporte que por sua vez estava ligado por fio blindado a uma sonda de alta impedância (HIP 511 A, Grass). Como eletrodo de referência foi usado um fio de prata envolvido por algodão umedecido em solução salina e preso sobre os músculos cervicais do animal. Uma outra sonda de mesmas características recebia os sinais do eletrocardiograma.

Os sinais captados pelas sondas 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 audio (Grass, AM 3). Os potenciais podiam, assim, ser fotografados com uma câmara quimográfica Grass C-4 ou com câmara Tektronix C-5.

A penetração era marcada pela grande redução do ruído de fundo no osciloscópio e também no monitor de audio; este ponto era tomado como zero, a partir da superfície cerebral, e daí em diante a altura era calculada no porta-eletrodo e acompanhada pela observação do atlas estereotático. Aproximadamente 0.5 mm antes de se atingir a região em investigação, iniciava-se a estimulação do ce-

rebelo vestibular, afim de se garantir o registro do maior número de neurônios possível, considerando que parte deles poderia ter baixa atividade espontânea ou mesmo estar silente.

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 de ação evocados eletricamente do trato óptico ou com potenciais espontâneos (FULLER e SCHLAG, 1976). Mesmo durante a penetração, eram 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 Hz, era aumentada durante os testes para 1 ou 2 Hz, e até 100 Hz, quando da determinação da natureza da resposta obtida. Da mesma forma, a duração dos pulsos era controlada numa faixa de 0.01 a 0.3 milissegundo e sua intensidade monitorada de modo a não atingir valores próximos de 1 miliampere, sendo ela mantida entre 40 e 600 microamperes; também a polaridade era cuidada, sendo invertida frequentemente (BARRY, WALTER e GALLISTEL, 1974; RANCK, 1975; GERKEN e JUDY, 1977; WAXMAN e SWADLOW, 1977). Assim que um neurônio era caracterizado como aferente ao cerebelo vestibular, começavam-se os testes para estudo de seu padrão de respostas à estimulação luminosa. Primeiramente era observada a atividade da célula com a luz ambiente acesa; em seguida, o laboratório permanecia com iluminação de fundo, uma tela tangente era colocada a 60 cm do animal (NYE, 1973) e sobre

ela era projetada a estimulação luminosa, consistindo de pontos luminosos, barras luminosas e iluminação colorida e difusa. O olho testado era contralateral ao posicionamento do eletrodo, enquanto, que o olho ipsilateral permanecia coberto com uma calota de contato pintada de preto.

Os campos visuais eram mapeados pelos testes de iluminação global ou parcial da tela, ou ainda, pela projeção dos pontos ou barras luminosos que eram movimentados nas diferentes direções sobre ela. Os limites onde se iniciavam e terminavam as respostas celulares eram demarcados na tela tangente, para cálculo posterior das dimensões.

A luz do laboratório acesa ou a projeção do estímulo luminoso dava à sala uma luminosidade de pelo menos dez vezes 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 por corrente contínua (Lesion Maker, Grass LM-3), de cerca de 0.5 miliampere durante 10 segundos, o que produzia uma marca de fácil identificação posterior, nas preparações histológicas dos cérebros, coradas segundo os métodos de NISSL (para corpos celulares), em cortes seriados de 30µm cada um.

Apesar das pequenas dimensões da estrutura em estudo, as lesões (de cerca de 50 micrômetros), combinadas com os dados das latências à estimulação antidrômica, forneceram dados bastante seguros a respeito da localização das células estudadas, como será discutido na próxima seção.

Completado o registro de atividade e 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 eletrodos estimuladores, para posterior verificação dos locais de estimulação. A seguir, o cérebro do animal era perfundido com solução salina, formol-salina e finalmente retirado para o processamento histológico convencional. Os cortes eram observados no projetor de lâminas (Bausch & Lomb) e as coordenadas aproximadas anotadas em esquemas retirados do atlas de KARTEN e HODOS (1967).

IV. RESULTADOS

Conforme enfatizado anteriormente, procurou-se estudar as características eletrofisiológicas dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal que se projetam para o cerebelo vestibular. Nos dezoito pombos utilizados, foram registradas noventa e seis células que apresentavam ativação antidrômica a partir do cerebelo vestibular. Setenta e seis dessas células foram ativadas ipsilateralmente, com latências entre 0.5 e 5.5 ms, latência média 2.9 ms. Dezoito células foram ativadas contralateralmente com latências entre 0.8 e 4.0 ms, latência média 1.8 ms. Apenas duas células puderam ser ativadas de ambos os lados; uma com latências 0.5 e 1.5 ms e outra com 1.0 e 3.0 ms, ipsi e contralateral, respectivamente. As Figuras 3A e 3B mostram, respectivamente, ativação de um neurônio típico do núcleo da raiz óptica basal e a colisão do potencial evocado antidromicamente com o potencial espontâneo deste neurônio. Nos experimentos em que se fez estimulação do trato óptico, cinco células foram ativadas com latências variando entre 1.2 e 4.0 ms.

Os campos dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal eram aproximadamente retangulares ou quadrados, com uma extensão calculada não menor que 30° . Frequentemente, suas dimensões chegavam a cerca de 120° , pelo menos num dos lados. Quanto à localização, a maior parte dos campos estava em correspondência com regiões periféricas da retina, sendo que nenhum neurônio apresentou um campo

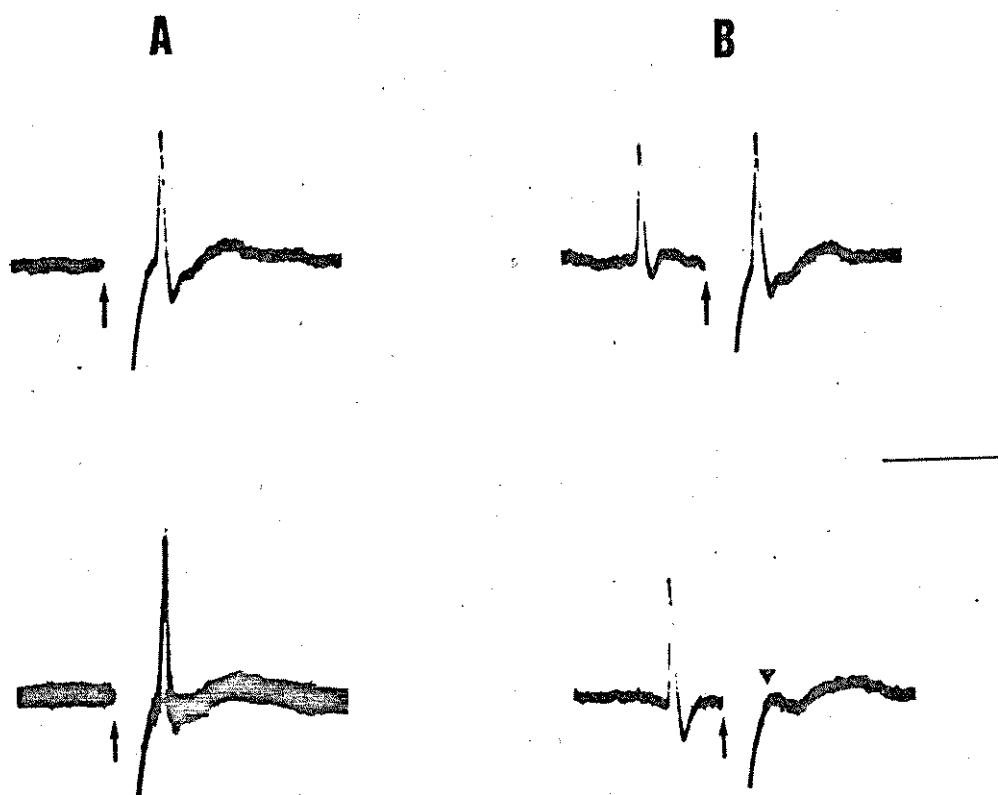


FIGURA 3 - A. Ativação antidrômica de um neurônio típico do núcleo da raiz óptica basal. B. Colisão (no traçado inferior indicada por ▼) do potencial evocado antidromicamente com potencial espontâneo do neurônio. Escala: 2.0 ms e 1.0 mV.

que coincidisse com as regiões da fóvea ou da retina temporal superior. (Figura 4).

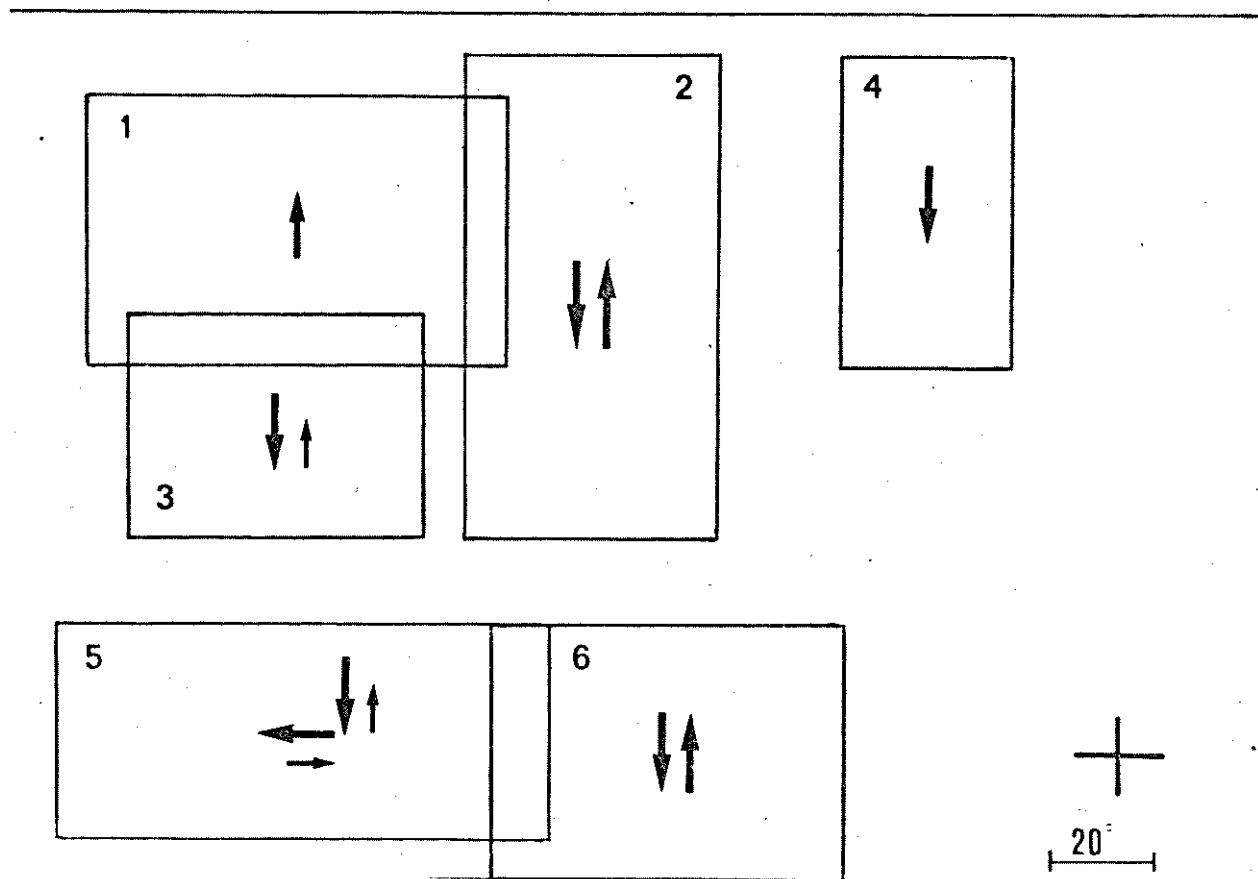


FIGURA 4 - Campos receptivos de seis células do núcleo da raiz óptica basal com os sentidos dos movimentos a que eram sensíveis. As dimensões das setas representam as magnitudes relativas das respostas, e a cruz no canto inferior direito, a localização aproximada de fóvea.

A grande maioria das células apresentava atividade espontânea. Trinta e três células tiveram sua atividade diminuída quando se apresentava um estímulo luminoso estático, sendo que em doze delas, a inibição era acompanhada de resposta *OFF*. (Figura 5A). Das cinquenta e cinco células que apresentaram resposta à estimulação luminosa estática, dez células tiveram resposta tipo *ON*; trinta e uma células, resposta tipo *OFF* e quatorze células, resposta tipo *ON-OFF*. Estes dados estão sumarizados na Tabela I. A Figura 6B mostra o registro de um neurônio silente, nessas condições experimentais, com resposta tipo *ON*. Apesar das claras respostas tipo *ON* ou *OFF* citadas acima, em nenhum experimento foi possível caracterizar organização quer dentro quer na periferia do campo receptivo visual. (Figura 6B).

TABELA I - Resultados da estimulação luminosa estática.

Tipo de resposta	Número de células	%
"ON"	10	11
"OFF"	31	32
"ON-OFF"	14	14

Oitenta células apresentaram resposta a estímulo luminoso em movimento, sendo que 74 células foram ativadas por este tipo de estimulação (Figura 5B) e seis células foram inibidas (Figura 5C). O resultado mais característico foi a resposta celular ao movimento vertical, sendo que alguns neurônios eram ativados pela movimentação do ponto ou barra na vertical e inibidos pela movimentação na horizontal. (Figuras 5B e 5C). Os dados referentes à estimulação cinética encontram-se sumarizados nas Tabela II.

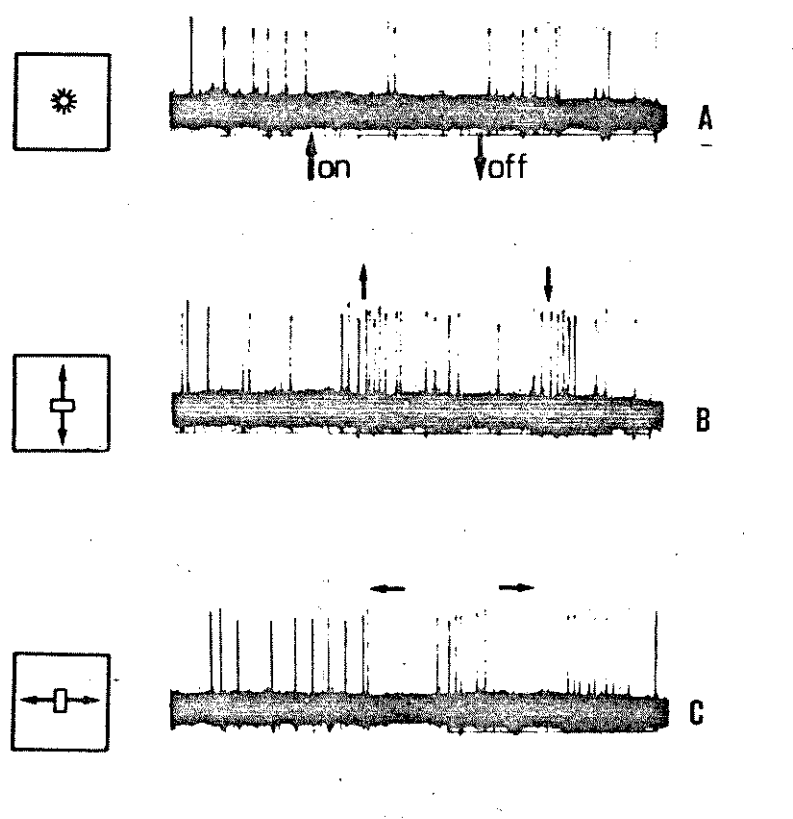


FIGURA 5 - A. Atividade espontânea de uma célula do núcleo da raiz óptica basal inibida pela luz. B. Resposta a estímulos na vertical. C. Atividade espontânea inibida pelo estímulo na horizontal. Escala: 1.0 s e 1.0 mV.

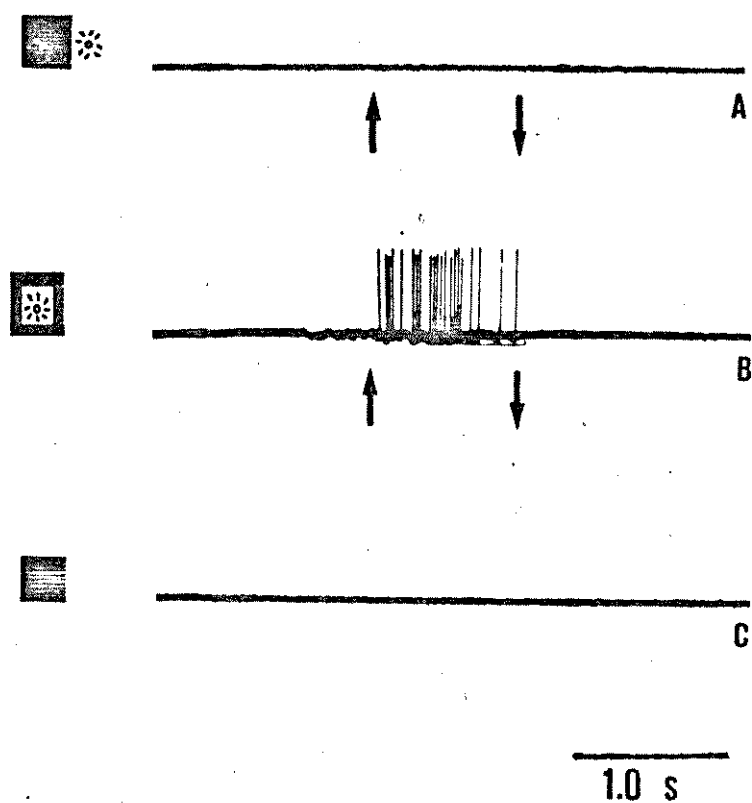


FIGURA 6 - A. Apresentação do estímulo luminoso fora do campo receptivo desta célula. B. Apresentação do estímulo luminoso dentro do campo receptivo. A célula apresenta resposta tipo "ON". C. Ausência da atividade espontânea sem iluminação alguma.

TABELA II - Resultados da estimulação luminosa cinética.

Células com resposta ao movimento	N = 80 (83%)	Células ativadas pelo movimento	N = 74 (93%)	Células com sensibi- lidade direcional	N = 60 (81%)
				Células sem sensibi- lidade direcional	N = 14 (19%)
Células sem resposta ao movimento	N = 16 (17%)	Células inibidas pelo movimento	N = 6 (7%)	-	-
				-	-

As Figuras 7 e 8 mostram nítida preferência das células em registro pelo estímulo vertical ascendente, sendo que a resposta é menor para o estímulo no sentido vertical descendente e menor ainda para o estímulo na horizontal.

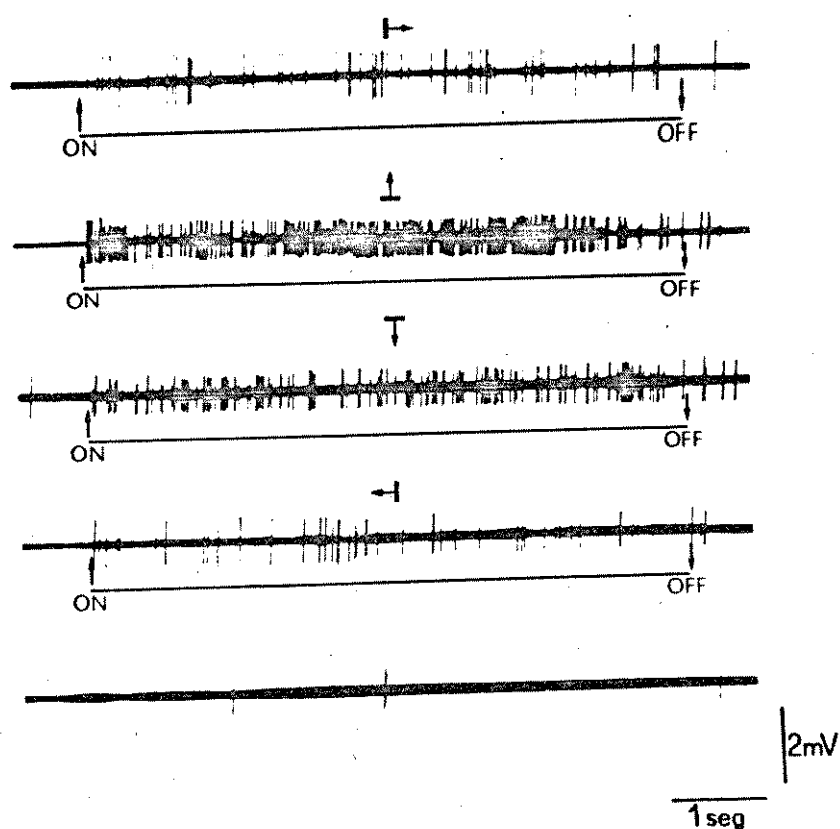


FIGURA 7 - Movimentação de uma barra luminosa nos diferentes sentidos. A célula apresenta forte preferência pelo movimento vertical ascendente. Último traçado, atividade espontânea.

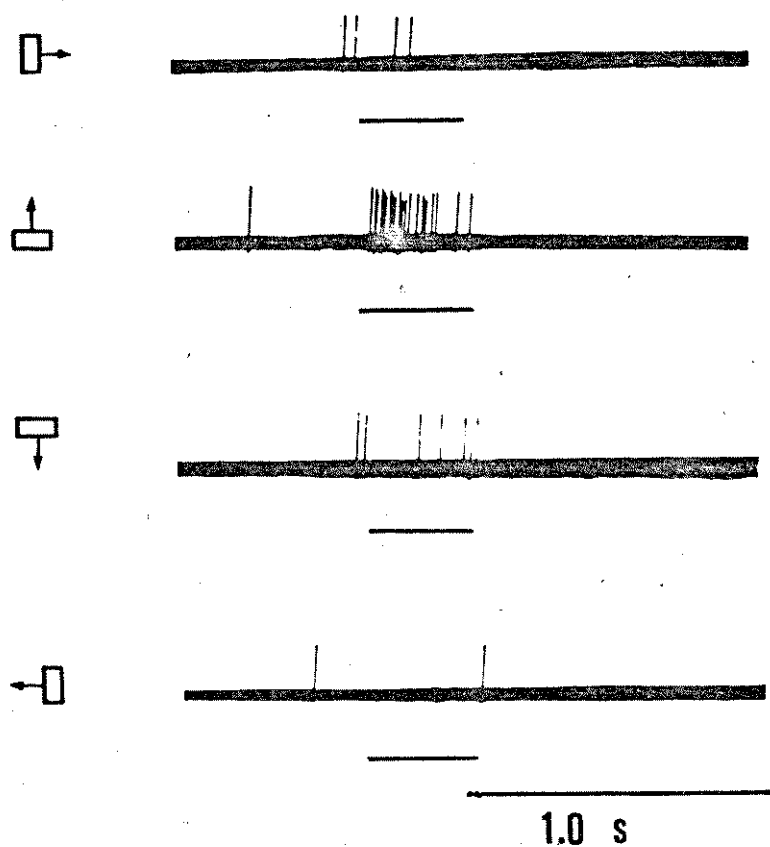


FIGURA 8 - Movimentação de uma barra luminosa nos diferentes sentidos. A célula apresenta preferência - pelo movimento na vertical e pequena resposta ao movimento na horizontal.

Algumas células apresentaram preferência pelo estímulo no sentido vertical descendente, sendo que nas outras direções a resposta foi menos acentuada. (Figura 9).

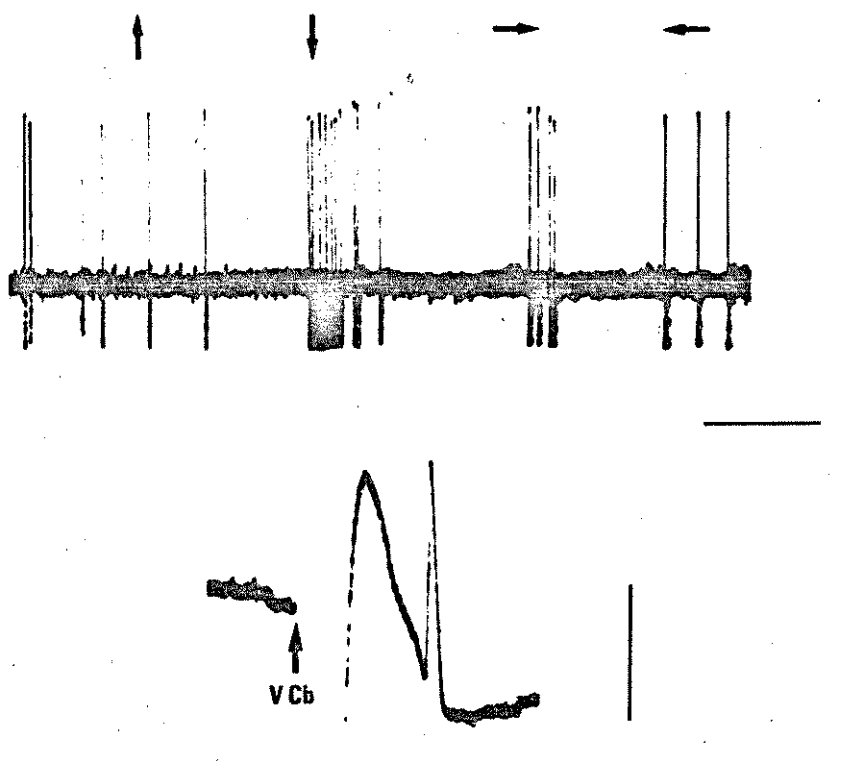


FIGURA 9 Superior - Apresentação do ponto luminoso movido nos diferentes sentidos. A célula apresenta preferência pelo movimento na vertical descendente. Escala: 1.0s e 1.0 mV.

Inferior - A mesma célula ativada antidromicamente do cerebello vestibular. Escala: 4.0s e 1.0 mV.

Outras células apresentaram ainda, resposta ao movimento em ambos os sentidos vertical e nenhuma resposta ao estímulo na horizontal. (Figuras 10 A e B).

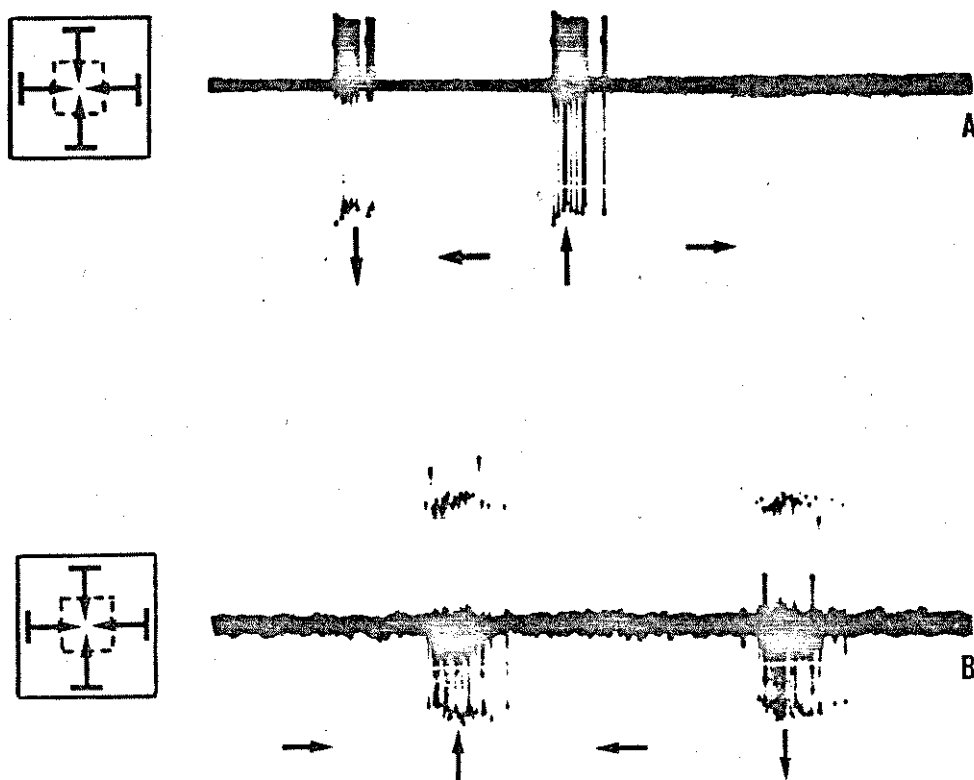


FIGURA 10 A e B - Apresentação do ponto luminoso em movimento a duas diferentes células. Em ambas há resposta ao movimento na vertical e ausência de resposta na horizontal. Escala: 1.0 s e 1.0 mV.

Algumas observações eventuais entraram no rol destes resultados, tais como: alguns neurônios do núcleo da raiz óptica basal, além de apresentarem resposta preferencial a uma certa direção, eram também sensíveis a uma certa velocidade de execução do movimento. Uma intensa resposta tipo *OFF* à iluminação vermelha e verde, com certa preferência à cor vermelha, foi observada em alguns neurônios. Três células apresentaram completa inibição da atividade espontânea tanto na apresentação quanto na retirada do estímulo luminoso; tal inibição, nos três caso, não duravam mais que dez segundos, havendo em seguida completa recuperação da atividade.

Os cortes histológicos mostraram lesões no cerebelo vestibular, trato óptico e núcleo da raiz óptica basal, confirmando o posicionamento dos eletrodos nessas estruturas. (Figura 11).



FIGURA 11 - Esquema de corte sagital (L.2.00) do cérebro de pombo retirado do Atlas de KARTEN e HODOS (1967) mostrando os locais aproximados das lesões. HA, HV, HD, HIS, regiões do hiperestriado. FRM, formação reticular medial. AL, *ansa lenticularis*. RPO, núcleo reticular oral da ponte. RPC, núcleo reticular parvocelular. nROB, núcleo da raiz óptica basal. TrO, trato óptico. VCB, cerebelo vestibular destacando os componentes do folium IX.

V. DISCUSSÃO

Os nossos resultados comprovam eletrofisiologicamente a existência de projeções bilaterais do núcleo da raiz óptica basal ao cerebelo vestibular.

Esta projeção atinge o cerebelo como um sistema de fibras musgosas numa faixa horizontal sobre regiões superficiais da camada de células granulares adjacente à camada de células de Purkinje (BRECHA e KARTEN, 1978 e 1979). Baseando-se nos dados dos autores acima citados, podemos admitir que os valores das latências obtidas antidromicamente estariam numa dependência direta dos locais estimulados; assim, uma estimulação num local próximo ou imediatamente anterior ao ponto de ramificação da fibra musgosa, apresentaria uma latência menor do que aquela aplicada em pontos mais distais da ramificação. Não é estranho, portanto, termos obtido latências menores durante estimulação do cerebelo contralateral, visto que nesta preparação experimental, o número de células registradas no núcleo da raiz óptica basal foi relativamente pequeno, não nos permitindo afastar a eventual ocorrência da situação proposta acima.

BRAUTH e KARTEN (1975 e 1977), trabalhando com HRP, propuseram que o sistema retina-núcleo da raiz óptica basal-cerebelo vestibular poderia ser o substrato pelo qual um estímulo visual deflagaria respostas oculomotoras mediadas pelo cerebelo vestibular. Os nossos resultados mostram uma média global de 2.4 ms de latência para ativa

ção antidrômica. BRITTO et al., (1975) e BRITTO (1978) apresentaram média global de 4.9 ms de latência para a ativação antidrômica do sistema de projeção Complexo Dorso Lateral Talâmico - Hiperestriado em pombos. Se considerarmos que a velocidade de condução do impulso nervoso depende de propriedades físico-químicas da membrana celular e que estas são as mesmas na condução orto e antidrômica, resultando na mesma velocidade nos dois sentidos, nossos dados vêm a reforçar a proposta inicial de BRAUTH e KARTEN (1975 e 1977). Tal reforço é dado pelo fato de que embora os dois sistemas apresentem aproximadamente as mesmas distâncias intracerebrais, a projeção núcleo da raiz óptica basal - cerebelo vestibular se faz com a metade do tempo da projeção Complexo Dorso Lateral Talâmico - Hiperestriado, podendo se constituir numa via de alta velocidade para os rápidos ajustes oculomotores.

O maior número de respostas à estimulação luminosa foi obtido nos campos visuais periféricos, principalmente no campo nasal superior, não se tendo obtido nenhuma resposta quando da estimulação dos campos correspondentes às áreas foveal e da retina temporal superior (*red zone*). Estes dados fisiológicos estão de acordo com os dados histológicos obtidos por KARTEN, FITE e BRECHA (1977) que utilizando a técnica do marcador retrógrado, HRP, verificaram que o maior número de células ganglionares de DOGIEL encontrava-se nas regiões mais periféricas da retina nasal superior e temporal inferior, sendo particularmente mais frequentes nesta última região retiniana. Ainda, segundo os mesmos autores, pouquíssimas células deste

tipo foram encontradas na retina central (fôvea) e na reti na temporal superior, o que, mais uma vez, corrobora os re sultados eletrofisiológicos obtidos em nosso laboratório , desde que, como dito anteriormente, é esta população que se projeta para o núcleo da raiz óptica basal.

Os grandes tamanhos dos campos receptivos ($30-120^{\circ}$) encontrados em nossos experimentos podem ser explicados, do ponto de vista histológico, pela característica das células ganglionares de DOGIEL apresentarem dois - dendritos primários dispostos a 120° entre si (KARTEN , 1979) permitindo maior extensão sináptica destas células com os receptores periféricos e com circuitos intraretinianos.

Células com campo organizado (centro *ON* e periferia *OFF* ou centro *OFF* e periferia *ON*) tem sido descritas em vários pontos do sistema visual das aves. Por exemplo, neurônios com essas características já foram estudadas na retina (MATURANA e FRENK, 1963; HOLDEN, 1969), no tálamo (BRITTO et al., 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). Apesar disso, em nenhum dos nossos experimentos foi possível observar este tipo de organização no núcleo da raiz óptica basal, talvez pelo fato de que as células que se projetam neste núcleo do sistema óptico acessório, células ganglionares de DOGIEL, não participarem de todos os circuitos retinianos típicos, uma vez que eles não se encontram na camada ganglionar propriamente dita. Para tal com-

provação, é necessário que no futuro se façam registros in tracelulares desta população de células retinianas.

Os nossos resultados envolvendo características eletrofisiológicas dos neurônios do núcleo da raiz óptica basal, em pombos, estão de acordo com o trabalho de WALLEY (1967) em coelhos, que relata grandes campos receptivos, com forte preferência para o estímulo em movimento e alguma seletividade direcional no registro de neurônios do núcleo do sistema óptico acessório desses animais. Os nossos registros apontam para grandes campos visuais com forte preferência para um ou mais sentidos de movimento, chamando a nossa atenção para o grande número de neurônios que apresentava preferência pelo movimento na vertical. Estes dados, combinados aos de BRAUTH e KARTEN (1975 e 1977) e KARTEN e BRECHA (1979) evidenciam que o núcleo da raiz óptica basal se projeta para as mesmas porções do complexo oculomotor que inervam os músculos reto superior e reto in ferior, da musculatura extrínseca do olho e poderiam falar a favor de um mecanismo rápido de ajuste do olho, particularmente importante nos movimentos de levantar vôo e pousar.

Os resultados podem falar, ainda, a favor do núcleo da raiz óptica basal agir como primeiro deflagrador central dos mecanismos de correção cabeça-olho, bem como de ajustes grosseiros de campo a novos estímulos que subitamente penetram no campo visual do animal, colocando o estímulo na região central da retina. A partir daí, sistemas mais sofisticados entrariam em ação, podendo ou não envolver o núcleo da raiz óptica basal e/ou outras estruturas do sistema visual para estabilização das imagens na região foveal.

VI. SUMÁRIO E CONCLUSÕES

Recentemente, o sistema óptico acessório tem despertado o interesse de muitos pesquisadores, principalmente pelo fato de ocorrer em todas as classes de vertebrados. Grande número de trabalhos anatômicos tem demonstrado que nas aves, este sistema consiste de uma via bissináptica, lemniscal, com origem na retina e se projetando para o cerebelo vestibular. A nível retínico, as células ganglionares de DOGIEL fazem sinapses com os receptores e outros circuitos retinianos e se projetam para o núcleo da raiz óptica basal. Este núcleo dá origem a um sistema de fibras musgosas aferentes ao cerebelo vestibular e complexo oculomotor, bilateralmente.

A fim de se esclarecer aspectos funcionais deste sistema, foram feitos registros unitários extracelulares em 96 células do núcleo da raiz óptica basal que se projetam no cerebelo vestibular de pombos. Os animais eram anestesiados com Uretana ou curarizados (Flaxedil) e mantidos com respiração artificial por fluxo unidirecional. Os principais resultados foram:

1. as latências com que as células foram ativadas antidromicamente eram em média de 2.9 ms e 1.8 ms ipsi e contralateral, respectivamente;
2. as células apresentavam campos receptivos grandes (30 a 120°) localizados principalmente em regiões periféricas;
3. grande parte delas apresentava atividade

espontânea inibida pela luz e seguida de resposta tipo *OFF*;

4. apresentavam preferência por estímulos luminosos móveis;

5. grande parte delas apresentavam preferência por estímulos movidos no plano vertical.

Os dados permitem concluir que o núcleo da raiz óptica basal se projeta para o cerebelo vestibular constituindo-se numa via de integração visual-motora de alta velocidade, pelo qual rápidos ajustes oculomotores poderiam ser efetuados.

VII. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIENS KAPPERS, C.V.; HUBER, G.C. & CROSBY, E.D. 1936 The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. MacMillan, New York. (Apud Karten, H.J. em Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon, 409-430, 1979).
- BARRY, F.E., WALTER, M.S. & GALLISTEL, C.R. 1974. On the optimal pulse duration in electrical stimulation of the brain. Physiol. Beh., 12: 749-754.
- BENOWITZ, L.I. & KARTEN, H.J. 1976. Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon: a retrograde transport study. J. Comp. Neurol., 167: 503-520.
- BINGELLI, R.L. & PAULE, W.J. 1969. The pigeon retina: quantitative aspects of the optic nerve and ganglion cell layer. J. Comp. Neurol., 137: 1-18.
- BRAUTH, S.E. & KARTEN, H.J. 1975. Accessory optic nuclear projections to the flocculo-nodular lobe of the cerebellum: a possible channel for eye-neck control systems. Neurosc. Abstr., 1, 217.
- BRAUTH, S.E. & 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.

- BRECHA, N. & KARTEN, H.J. 1978. A visual climbing fiber input to the vestibulocerebellum: an accessory optic-inferior olivary-vestibulocerebellar projection system. Soc. Neurosc. Abstr., 4: 621.
- BRECHA, N. & KARTEN, H.J. 1979. Accessory optic projections upon oculomotor nuclei and vestibulocerebellum. Science, 203(2): 913-916.
- BRECHA, N.; KARTEN, H.J. & HUNT, S.P. 1977. A visual quickie: a bisynaptic retinal pathway to the vestibulocerebellum and oculomotor nuclear complex. Soc. Neurosc. Abstr., 3: 554.
- BRITTO, L.R.G.; BRUNELLI, M.; FRANCESCONI, W. & MAGNI, F. 1975. Visual response pattern of the thalamic neurons in the pigeon. Brain Res., 97: 337-343.
- BRITTO, L.R.G. 1978. Hyperstriatal projections to primary visual relays in pigeons: electrophysiological studies. Brain Res., 153: 382-386.
- BUNT, A.H. & MINCKLER, D.S. 1977. Displaced ganglion cells in the retina of monkey. Invest. Ophthalm., 16: 95-98.
- BURGER, R.E. and Lorenz, F.W. 1960. Artificial respiration in birds by unidirectional air flow. Poultry Sci., 39: 236-237.

- BUTLER, A.B.; NORTHUTT, R.G. 1971. Ascending tectal efferent projections in the lizard Iguana Iguana. Brain Res., 35: 597-601.
- CAJAL, S.R. 1892. La rétine des vertébrés. (A Cellule , 9: 17-257. (Apud Karten, H.J.; Fite, K.V. & Brecha, N. Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- CAJAL, S.R. 1911. Histologie du système nerveux des hommes et des vertébrés. Maloine, Paris (Apud Karten, H. J., Fite, K.V. & Brecha, N. Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- CAMPBELL, C.B.G. & EBBESSON, S.O.E. 1969. The visual system of teleosts. Olocentrus reexamined. Brain Res. Evol. 2: 415-430.
- COWAN, W.N.; ADAMSON, L. & POWELL, T.P.S. 1961. An experimental study of the avian visual system. J. Anat. (London), 95: 545-563.
- DOGIEL, A.S. 1888. Über das Verhalten der nervösen element in der retina der ganoiden, reptilien, vogel und säugetiere. Anat. Anz., 3: 133-143 (Apud Karten, H. J. Fite, K.V. & Brecha, N. Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756, 1977).
- FINGER, T.E. & KARTEN, H.J. 1978. The accessory optic system in teleosts. Brain Res., 153: 144-149.

- FITE, K.V. 1979. Optokinetic nystagmus and the pigeon visual system. In: A.M. Grand & J. H. Maxwell (Eds.): Neural mechanisms of behavior in the pigeon. Plenum Press, New York.
- FITE, K.; REINER, A. & HUNT, S.P. 1977. The accessory optic system and optokinetic nystagmus. Neurosc. Abstr., n° 559.
- FULLER, J.H. & SCHLAG, J.D. 1976. Determination of antidromic excitation by the collision test: problems of interpretation. Brain Res., 112: 283-298.
- GERKEN, G.M. & JUDY, M.M. 1977. Electrode polarization and the detection of electrical stimulation of the brain. Physiol. Behav., 18: 825-832.
- 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.
- GIOLLI, R.A. 1963. An experimental study of the accessory optic system in the cynomolgus monkey. J. Comp. Neurol., 121: 89-108.
- HAYHOW, W.R. 1959. An experimental study of the accessory optic fiber system in the cat. J. Comp. Neurol., 113: 281-313.
- HAYHOW, W.R. 1966. The accessory optic system in the

- marsupial phalanger Trichosurus vulpecula, an experimental degeneration study. J. Comp. Neurol., 126: 653-673.
- HERRICK, C.J. 1948. The brain of the tiger salamander , Ambystoma tigrinum. Univ. of Chicago Press, Chicago.
(Apud Karten, H.J. In: Neural Mechanism of Behavior in the pigeon, 409-430, 1979.
- HOLDEN, A.L. 1969. Receptive properties of retinal and tectal cells in the pigeon. J. Physiol. (Lond.), 201: 56-57.
- HUNT, S.P. & WEBSTER, K.E. 1972. Thalamo hiperstriate in terrelations in the pigeon. Brain Res., 44: 647-651.
- JASSIK-GERSCHENFELD, D. & GUICHARD, J. 1972. Visual receptive fields of single cells in the pigeon's optic tectum. Brain Res., 40: 303-317.
- JASSIK-GERSCHENFELD, D., TEULON, J. & ROPERT, N. 1976. Visual receptive field types in the nucleus dorsolateralis anterior of the pigeon's thalamus. Brain Res., 108: 295-306.
- JASSIK-GERSCHENFELD, D.; TEULON, J. & HARDY, O. 1979. Spatial interactions in the visual receptive fields of the nucleus dorsolateralis anterior of the pigeon thalamus. In: A. M. Grand & J.H. Maxwell (Eds.): Neural mechanisms of behavior in the pigeon. Plenum Press, New York.
- KARTEN, H.J. 1979. Visual lemniscal pathways in birds. In: A.M. Grand e J.H. Maxwell (Eds.): Neural mechanisms

of behavior in the pigeon. Plenum Press, New York.

KARTEN, H.J.; FITE, K.V. & BRECHA, N. 1977. Specific projection of displaced retinal ganglion cells upon the accessory optic system in the pigeon (Columba livia).

Proc. Natl. Acad. Sci., 74(4): 1753-1756.

KARTEN, H.J. & HODOS, W. 1967. A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (Columba livia). Johns Hopkins Press, Baltimore, M.D.

KARTEN, H.J. & HODOS, W. (1970). Telencephalic projections to the nucleus rotundus in the pigeon (Columba livia).

J. Comp. Neurol., 140: 35-51.

KARTEN, H.J. & NAUTA, W.J.H. 1968. Organization of retinohalamic projections in the pigeon and owl. Anat. Rec. 160: 373.

KARTEN, H.J. & REVZIN, A.M. 1966. The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon. Brain Res. 2: 368-377.

LAZAR, G. 1973. The role of the accessory optic system in the optokinetic nystagmus of the frog. Brain Behav. Evol., 5: 443-460.

LEVICK, W.R. 1972. Another tungsten microelectrode. Med. & Biol. Eng., 10: 510-515.

- MAEKAWA, K. & SIMPSON, J.I. 1972. Climbing fiber activation of purkinje cells in the flocculus by impulses transferred through the visual pathway. Brain Res., 39: 245-251.
- MAEKAWA, K. & SIMPSON, J.I. 1973. Climbing fiber responses evoked in vestibulocerebellum of rabbit from visual system. J. Neurophysiol., 36: 649-666.
- MAEKAWA, K. and TAKEDA, T. 1975. Mossy fiber responses evoked in the cerebellar flocculus of rabbits by stimulation of the optic pathway. Brain Res., 98: 590-595.
- MARG, E. 1964. The accessory optic system. Ann. Acad. Sci., 117: 35-52.
- MATURANA, H.R. & FRENK, S. 1963. Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina. Science, 142: 977-979.
- MEIER, R.E., MIHAILOVIC, J. & CUENOD, N. 1974. Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathways in the pigeon. (Columba livia). Exp. Brain Res., 19: 361-364.
- MEIER, R.E.; MIHAILOVIC, J.; PERISIC, M. & CUENOD, N. 1972. The dorsal thalamus as a relay in the visual pathways of the pigeon. Experientia, (Basel), 28: 730.
- MOORE, R.Y.; HELLER, A.; WURTMAN, R.J. & AXELROD, J.

1967. Visual pathways mediating pineal response to environmental light source. Science, 155: 220-223.
- NYE, P.W. 1973. On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. Vision Research, 13: 559-574.
- PEARSON, R. 1972. The avian Brain. Acad. Press, London and N. York.
- PERISIC, N.; MIHAILOVIC, V. & CUENOD, N. 1971. Electrophysiological of contralateral and ipsilateral visual projections to the wulst in pigeon (Columba livia). Int. J. Neurosc., 2: 7-14.
- PETTIGREW, J.D. & KONISHI, M. 1976. Neuron selective for orientation and binocular disparity in the visual wulst of the barn owl (Tyto Alba). Science, 193: 675-678.
- RANCK, J.B., Jr. 1975. Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: a review. Brain Res., 98: 417-440.
- REINER, A. & KARTEN, H.J. 1978. A bisynaptic retino-cerebellar pathway in the turtle. Brain Res., 150: 163 - 169.
- REPÉRANT, J. 1973. Nouvelles données sur les projections visuelles chez le pigeon (Columba livia). J. Hirnforsch 14: 151-187.

- REVZIN, A.M. 1969. A specific visual projection area in the hiperstriatum of the pigeon (Columba livia). Brain Res., 15: 246-249.
- REVZIN, A.M. & KARTEN, H.J. 1966/1967. Rostral projections of the optic tectum and the nucleus rotundus in the pigeon. Brain Res., 3: 264-267.
- 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.
- ROBINSON, D.A. 1975. Oculomotor control signals. Basic mechanisms of ocular motility and their clinical implications. Eds. Gunnar Lennerstrand and Paul Bach-Y-Rita) pp. 354-366. Oxford and New York: Pergamon Press.
- SCHILLER, T.H. & WURTZ, R.H. 1975. Sensorimotor transformation in the tectum of the macaque. Neurosc. Res. Program Bulletin, 13: 224-225.
- STELL, W.K. & WITKOVSKY, P. 1973. Retinal struture in the smooth dogfish, mustelus canis: general description and light microscopy of giant ganglion cells. J. Comp. Neurol., 148: 1-32.
- TIENHOVEN, A. Van & JUHASZ, L.P. 1962. Chicken telencephalon, diencephalon an mesencephalon in stereotaxic coordinates. J. Comp. Neurol., 118: 185-197.

- TIGGES, J. & TIGGES, N. 1969. The accessory optic system in erinaceus (Insectivora) and galago (Primates). J. Comp. Neurol., 137: 59-70.
- Von GUDDEN, B. 1881. Ueber den tractus peduncularis transversus. Arch. Psych., 11: 415-423. (Apud KARTEN, H.J. In: Neural mechanisms of behavior in the pigeon, 409-430, 1979).
- WALLEY, R.E. 1967. Receptive fields in the accessory optic system of the rabbit. Exp. Neurol., 17: 27-43.
- WAXMAN, S.G. & SWADLOW, H.A. 1977. The conduction properties of axons in central white matter. Prog. Neurobiol., 8: 297-324.
- WEBSTER, K.E. 1974. Changing concepts of the organization of central visual pathways in birds. In: R. Bellairs e E. G. Gray (eds.): Essays on the nervous system. Oxford University Press, pg. 258-298.
- WINFIELD, J.A.; HENDRICKSON, A.; KIM, J. 1978. Anatomical evidence that the medial terminal nucleus of the accessory optic tract in mammals provides a visual mossy fiber input to the flocculus. Brain Res., 151: 175-182.