

ROSELI GOLFETTI

CONTROLE DA TRANSMISSÃO TALÂMICA POR AFERENTES TECTAIS E
TELENCEFÁLICOS NO SISTEMA VISUAL DO POMBO.

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas, para a
obtenção do título de Mestre
em Ciências Biológicas - área
de Fisiologia.

ORIENTADOR: Dr. Luiz Roberto Giorgetti de Britto.

CAMPINAS

1983

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL



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: ROSELI GOLFETTI

Nº de Identificação: 795309

Endereço para Correspondência: Deptº de Fisiol. Biof. - IB - UNICAMP

Curso: Ciências Biológicas - área de concentração em Fisiologia

Nome do Orientador: Dr. Luiz Roberto G. de Britto

Título da Dissertação ou Tese: Controle da transmissão talâmica por aferentes tectais e telencefálicos no sistema visual do pombo.

Data proposta para a Defesa: 24/08/1983.

(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.

24/08/83

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

ÍNDICE

	Pág.
INTRODUÇÃO	1
MATERIAL E MÉTODOS	24
RESULTADOS	33
1) Relações tecto óptico complexo dorsolateral talâmico	33
2) Relações hiperestriado - complexo dorsolateral talâmico	37
3) Controle histológico	46
DISCUSSÃO	50
1) Relações tecto-talâmicas	50
2) Relações hiperestriado-tálamo	54
SUMÁRIO	58
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62

INTRODUÇÃO

As aves apresentam em geral padrões comportamentais altamente elaborados em resposta à estimulação visual, auditiva e cutânea, o que pressupõe a existência de um sistema nervoso bastante desenvolvido. No que concerne à visão, em particular, esses animais são especialmente favorecidos, visto terem-se adaptado a um ambiente que requer um controle visual muito preciso, como por exemplo, durante o voo e alimentação.

Tendo em vista esses fatos, compreende-se o interesse crescente na organização anátomo-funcional do sistema visual nesta classe de vertebrados; além disso, os estudos realizados nesse campo até o momento têm gerado novas e importantes contribuições ao conhecimento das vias visuais em geral, e estimulado sobremaneira as abordagens comparativas (GRANDA & MAXWELL, 1979; revisão em BRITTO, 1980).

O conhecimento das vias visuais no cérebro desses animais era exatamente limitado até duas décadas atrás; a partir de então passou a ser extensivamente estudado, constituindo-se atualmente num dos mais difundidos modelos utilizados experimentalmente em Neurobiologia Comparativa. Várias estruturas que pertencem ao sistema visual desses animais já haviam sido descritas em trabalhos clássicos

(EDINGER & WALLENBERG, 1899; RAMON Y CAJAL, 1911; HUBER & CROSBY, 1929; ARIENS KAPPERS, HUBER & CROSBY, 1936; ARIENS KAPPERS, 1947). Mas, somente com a investigação anatômica efetuada por COWAN, ADAMSON & POWELL (1961) o estudo do sistema visual em pombos ganhou novo impulso. Com o advento do atlas estereotáxico para aves, primeiramente de TIENHOVEN & JUHASZ (1962) e poucos anos após, especificamente para pombos, *Columba livia*, (KARTEN & HODOS, 1967), um grande avanço na investigação desse sistema tornou-se possível.

Com o aprimoramento das técnicas, os resultados apresentados sobre o sistema nervoso das aves revelaram semelhanças surpreendentes do sistema visual com os correspondentes nos mamíferos e outros vertebrados. Isto pode ser verificado nas revisões de PEARSON (1972), COHEN & KARTEN (1974), WEBSTER (1974), DONOVAN (1978) e KARTEN (1979). Pelos resultados desses estudos, seus autores enfocaram temas bastante interessantes no que diz respeito à organização do sistema nervoso dos vertebrados em geral e também do ponto de vista evolutivo do sistema visual especificamente (DIAMOND & HALL, 1969; KARTEN, 1969 e 1979; NAUTA & KARTEN, 1970; EBBESON, 1970 e 1972).

Estudos comportamentais têm sido de grande importância na demonstração do alto grau de discriminação sensorial e de processamento de informações desses animais, sendo que isso tem contribuído efetivamente para esclarecer possíveis atribuições funcionais das diferentes

estruturas que compõem o sistema visual e outros sistemas cerebrais em pombos (HODOS, 1976; GRANDA *et al.*, 1979).

Dos diferentes tipos de abordagens, anatômica, eletrofisiológica e comportamental, apareceram dados bastante claros relativos à organização anátomo-funcional desse sistema visual, que serão discutidos resumidamente a seguir.

As projeções retinianas foram estudadas principalmente por métodos de identificação de degeneração terminal ou autorradiográficos (revisões em REPÉRANT, 1973; COHEN *et al.*, 1974; MEIER, MIHAILOVIC & CUÉNOD, 1974; WEBSTER, 1974; REPÉRANT & ANGAUT, 1977; REPÉRANT, MICELI & RAFFIN, 1977; STREIT, STELLA & CUÉNOD, 1980). Algumas das projeções assim identificadas vêm sendo estudadas por meio de transporte retrógrado de peroxidase (revisão em KARTEN, 1979). Os resultados desses trabalhos indicam projeções retínicas totalmente cruzadas em nível quiasmático. No entanto há uma certa discordância a respeito de um contingente de fibras homolaterais que se dirigem para algumas estruturas, como por exemplo, hipotálamo, núcleos talâmicos e núcleo ectomamilar (REPÉRANT, 1973; STREIT *et alii*, 1980). Da grande maioria dos dados da literatura disponível, as fibras do trato óptico projetam-se diretamente e contralateralmente para vários núcleos e regiões mesodiencefálicas, das quais as mais importantes são o tecto óptico, o núcleo óptico principal do tálamo (complexo dorso-lateral talâmico), os núcleos da área pré-tectal, o núcleo lentiforme do mesencéfalo, o núcleo supraquiasmático do hi

potálamo, o núcleo geniculado lateral, parte ventral e o núcleo ectomamilar.

Das regiões acima citadas que recebem in formações retínicas, formam-se as vias de projeção, sendo as duas melhor estudadas a tectófuga, a partir do tecto óptico, e a talamófuga, a partir do complexo dorso-lateral do tálamo. Outras projeções têm sido traçadas mais recentemente a partir do pré-tecto e núcleo ectomamilar, sendo que o primeiro parece projetar-se ao telencéfalo (RITCHIE, 1979) e o segundo ao cerebelo, complexo nuclear do oculomotor e outras estruturas cerebrais, constituindo o chamado sistema óptico acessório (KARTEN, 1979). O núcleo lentiforme do mesencéfalo parece conectar-se também ao cerebelo (CLARKE, 1977), enquanto pouco se sabe sobre possíveis eferências do núcleo supraquiasmático ou do núcleo geniculado lateral, parte ventral.

A via visual filogeneticamente mais antiga parece ser a tectófuga, tendo sido bem definida a partir dos trabalhos de KARTEN & REVZIN (1966), REVZIN & KARTEN (1966/1967), KARTEN & HODOS (1970), WEBSTER (1974), BENOWITZ & KARTEN (1976), HUNT & KUNZLE (1976), DONOVAN (1978), KARTEN (1979) e RITCHIE (1979). Essa via tem sua origem na retina e projeta-se ao tecto óptico contralateral (COWAN *et alii*, 1961).

As fibras retínicas que se dirigem ao tecto óptico formam a camada I (camada superficial) e ramificam-se para as partes superficiais da camada II. A ca

mada III, que é mais profunda, parece ser a origem das projeções eferentes do tecto óptico (REINER & KARTEN, 1982).

Deve-se ressaltar que a nomenclatura para as diferentes camadas tectais é bastante variável, incluindo as denominações de estrato óptico, estrato cinzento e fibroso superficial e estrato cinzento central (KARTEN *et alii*, 1967) para as mesmas camadas I, II e III descritas por COWAN *et alii*, (1961) citadas acima. Além disso, RAMÓN Y CAJAL (1911) subdividiu e numerou camadas do tecto óptico de 1 a 15, sendo a camada 1 correspondente ao estrato óptico ou camada I, as camadas 2 a 12 ao estrato cinzento e fibroso superficial ou camada II e a de nº 13 ao estrato cinzento central ou camada III (revisão em REPÉRANT, 1973 e WEBSTER, 1974). As três formas de classificação são empregadas indistintamente pelos autores das áreas, de modo que manteremos essa disposição no presente trabalho.

A partir do tecto óptico, fibras dirigem-se ao núcleo istmo-óptico, que parece responsável pelo controle eferente (centrífugo) da retina; este sistema, retina-tecto-óptico - N. istmo-óptico - retina, topograficamente organizado, modula de modo importante a atividade retiniana, constituindo-se aparentemente num apanágio deste sistema visual. É descrito com detalhes por MCGILL, POWELL & COWAN, (1966); COWAN, (1970); MILES, (1970), (1971), (1972a), (1972b); GALLIFRET, CONDÉ-COURTINE, REPÉRANT & SERVIÈRE, (1971); HOLDEN & POWELL, (1972); CROSSLAND & HU-

GUES (1978), DONOVAN (1978). Em estudos envolvendo lesões do núcleo istmo-óptico ou das fibras do trato istmo-óptico, ROGERS & MILES (1972) e SHORTESS & KLOSE (1977) evidenciaram deficiências no comportamento guiado visualmente, mostrando a participação efetiva destes eferentes à retina no processamento da informação visual.

Várias eferências dirigem-se também ao tálamo, sendo a maior delas a que se projeta no núcleo redondo (KARTEN *et al.*, 1966; HUNT *et al.*, 1976; KARTEN, 1979; HODOS, MACKO & SOMMERS, 1982), que constitui o maior núcleo talâmico do cérebro de pombos. As eferências do núcleo redondo terminam numa região telencefálica conhecida como ectoestriado, especificamente em sua região central, apresentando essa projeção arranjo topográfico bem definido (KARTEN *et al.*, 1970; KARTEN, 1979).

Estudos realizados por HUNT (1973), HUNT *et al.*, (1976), usando técnica de autorradiografia, demonstraram que o tecto óptico também projeta-se para o núcleo redondo contralateral; esses dados foram confirmados pelo trabalho de BENOWITZ *et al.*, (1976) usando o método de transporte retrógrado de peroxidase (HRP).

Além dessa eferência tectal ao núcleo redondo talâmico, duas outras "saídas" tectais tem sido demonstradas mais recentemente. Uma dessas vias termina no núcleo triangular talâmico, que é constituído por uma massa cônica de células situadas na superfície dorso-medial do núcleo redondo. A partir do núcleo triangular, neurônios projetam-se para o ectoestriado. A segun-

da dirige-se para o núcleo sub-pré-tectal, sendo que estas fibras fazem parte do trato tecto-talâmico. Do núcleo sub-pré-tectal partem fibras para o núcleo redondo.

Outra área de projeção do tecto óptico é o núcleo geniculado lateral, parte ventral (VONEIDA & MELLO, 1975; BENOWITZ *et al.*, 1976). Este núcleo é constituído por uma camada bilaminar de células que estão situadas ventralmente ao núcleo redondo e rostralmente ao núcleo sub-pré-tectal. Recebe também fibras provenientes do hiperestriado ("Wulst visual") e trato óptico (COWAN *et alii*, 1961; KARTEN & NAUTA, 1968; KARTEN, HODOS, NAUTA & REVZIN, 1973; MEIER *et alii*, 1974), e projeta-se para o tecto óptico (HUNT *et al.*, 1976).

Mais recentemente, as projeções da região central do ectoestriado (E), alvo telencefálico desta via visual, foram estudadas por métodos anatômicos e fisiológicos. RITCHIE & COHEN (1977) sugeriram que a região central projeta-se para a cintura peri-ectostriatal (Ep), e esta projeta-se a vários alvos, incluindo o neoestriado intermédio lateral (NIL) e uma região do arquiestriado intermédio (Ai). Esta região do arquiestriado, segundo ZEIER & KARTEN (1971), seria a origem de conexões descendentes para o tronco cerebral e tecto óptico: BRECHA, HUNT & KARTEN (1976), demonstraram realmente que a região do arquiestriado que recebe projeção da cintura peri-ectostriatal projeta-se predominantemente nas lâminas 11, 12, 13 do tecto óptico homolateral. O padrão dessas projeções descendentes é muito semelhante ao encon-

trado para o córtex extraestriado e córtex inferotemporal de mamíferos. Trabalhos anteriores de KARTEN (1969) e NAUTA *et al.*, (1970) sugeriram que algumas porções específicas do arquiestriado seriam semelhantes às camadas V e VI do neocórtex de mamíferos. Esses trabalhos, como os mais atuais de RITCHIE (1979), indicam que as conexões em série e recíprocas do E, Ep, NIL e Ai são remi-niscentes de conexões intrínsecas do neocórtex, particularmente regiões corticais tais como 18, 19, 20, 22 e área inferotemporal do córtex de mamíferos.

É importante mencionar que, pouco antes os trabalhos de HALL & EBNER (1970) e DIAMOND (1973) demonstraram que o tecto óptico de muitos mamíferos se projetava diretamente sobre o complexo nuclear pulvinar-posterior do tálamo. Esse complexo projeta-se por sua vez, para regiões corticais extraestriadas e córtex temporal. Esses dados deram maior apoio aos trabalhos mencionados de KARTEN *et al.*, (1966); REVZIN *et al.*, (1966 / 1967) e KARTEN *et al.*, (1970) e confirmaram a semelhança do sistema tectó-fugo ascendente entre pombos e mamíferos.

Ao mesmo tempo em que as conexões neurais desse sistema iam sendo desvendadas, procurava-se também estudar as características funcionais das estruturas do sistema tectó-fugo, por mapeamento de campos receptivos visuais, técnicas eletrofisiológicas convencionais e também com métodos comportamentais, como os que envolvem lesão ou estimulação elétrica.

HAMDI & WHITTERIDGE (1954); HOLDEN (1968a,

1968b, 1969); JASSIK-GERSCHENFELD, MINOIS & CONDE-COURTINE (1970); REVZIN (1970); BILGE (1971); STONE & FREEMAN (1971); JASSIK-GERSCHENFELD & GUICHARD (1972); O'FLAHERTY (1972); MORI (1973); HUGHES & PEARLMAN (1974); JASSIK-GERSCHENFELD, GUICHARD & TESSIER (1975); CLARKE & WHITTERIDGE (1976); FROST & DI FRANCO (1976); BAGNOLI, FRANCESCONI & PELLEGRINO (1981), mostraram que no tecto óptico existe uma complexa organização sináptica que já determina em parte as propriedades dos campos receptivos, a saber: campos com dimensões cada vez maiores das camadas tectais superficiais para as mais profundas, e perda relativa de especificidade da resposta a estímulos também naquela direção, o que aparentemente reflete diminuição da organização topográfica das camadas superficiais às mais profundas. Trabalhos mais recentes, como os de HARDY & JASSIK-GERSCHENFELD (1980) e HARDY, LERESCHE & JASSIK-GERSCHENFELD (1982), relatam uma maior complexidade na organização desses campos e nas propriedades de resposta das células tectais: esses neurônios podem apresentar regiões excitatórias distintas e regiões de sobreposição em seus campos receptivos para estímulos como "claro" e "escuro", respostas diferenciadas para combinações desses estímulos e sensibilidade também ao contraste e frequência espacial deles. Neurônios que mostram propriedades similares às células tectais, com sobreposição espacial das regiões excitatórias e células que são sensíveis a contraste já foram descritas na retina de pombos (PEARLMAN & HUGHES, 1976; HOLDEN, 1979). A similaridade na organização dos campos receptivos destas

células tectais com as da retina sugere que estas células recebem "entrada" proveniente exclusivamente das células ganglionares da retina. Por outro lado, as células tectais que apresentam regiões excitatórias distintas (para "claro" e "escuro") não possuem campos receptivos organizados concentricamente como as suas similares encontradas na retina de pombos (HOLDEN, 1977). Em vista disso suas propriedades devem ser determinadas por conexões intratectais ou por entradas extraretínicas. Estes achados indicam uma complexidade de organização maior do que a encontrada até o momento para o colículo superior dos mamíferos (HARDY *et alii*, 1982).

Uma das aferências ao tecto óptico que parece desempenhar importante papel nesse contexto é proveniente de uma região telencefálica denominada "Wulst" visual, no hiperestriado. Essa projeção ao tecto foi demonstrada anatomicamente (KARTEN *et alii*, 1973; BAGNOLI, GRASSI & MAGNI, 1980) e eletrofisiologicamente (BAGNOLI, FRANCESCONI & MAGNI, 1977; BAGNOLI, FRANCESCONI & MAGNI, 1979; BRITTO, 1978a, 1978b). Entretanto, as informações a respeito do papel efetivo da área telencefálica em questão sobre a atividade das células tectais ainda são escassas. Os dados eletrofisiológicos obtidos por BAGNOLI *et alii*, (1979) e BRITTO (1978a,b) mostraram que a estimulação do "Wulst", precedendo a estimulação do nervo óptico, provoca efeitos tipo facilitatórios e inibitórios em diferentes camadas tectais. Essa projeção telencefálica talvez possa de alguma forma participar na determina-

ção de algumas das propriedades dos campos receptivos das células tectais, como por exemplo no controle da seletividade direcional. Esta última proposição foi há pouco testada por resfriamento reversível do "Wulst" e aparentemente confirmada (LERESCHE, HARDY & JASSIK-GERSCHENFELD, 1982).

A outra estrutura da via tectófuga que tem sido estudada é o núcleo redondo talâmico. Os neurônios deste núcleo apresentam grandes campos receptivos, resposta ótima a estímulos luminosos em movimento com pequena especificidade a formas, orientação ou direção e também respostas a variações globais na iluminação ambiental (REVZIN, 1967, 1970, 1979; BRITTO, BRUNELLI, FRANCESCONI & MAGNI, 1975). Segundo dados obtidos por REVZIN (1979), o núcleo redondo parece ser uma estrutura funcionalmente diferenciada: por exemplo, neurônios da porção posterior respondem ao deslocamento de imagem na retina; as unidades da porção anterior são mais seletivas para detectar qualidades abstratas do estímulo em movimento, como tamanho, direção, contraste e velocidade; e as unidades ventrais parecem estar mais relacionadas com o grau de luminosidade do que as outras.

A região telencefálica de projeção dessa via, o ectoestriado, apresenta respostas mais marcantes a estímulos em movimento sem nenhuma preferência específica e com campos receptivos extremamente grandes, chegando perto mesmo de 180° (REVZIN, 1970; KIMBERLY, HOLDEN & BAMBOROUGH, 1971; BRITTO & PEREZ, 1978).

A porção periectoestriatal recebe projeções tanto da porção central do ectoestriado, como já mencionamos anteriormente, e também da área hiperestriatal visual, talvez funcionalmente homóloga ao córtex estriado (KARTEN *et al.*, 1970; PETTIGREW & KONISHI, 1976). Portanto, a porção periectoestriatal pode ser uma área de integração das 2 maiores vias de projeção visual nas aves, podendo, talvez, ser considerada como um centro controlador da percepção de formas e movimentos nas aves.

Existem ainda dados que apontam para funções do sistema tectófono na visão de cores, já que os neurônios do núcleo redondo (GRANDA & YAZULLA, 1971; YAZULLA & GRANDA, 1973) e do tecto óptico (JASSIK-GERSCHENFELD, LANGE & ROPERT, 1977) mostram respostas diferenciadas em função do comprimento de onda da luz empregada para a estimulação. Finalmente, estudos comportamentais efetuados por HODOS & KARTEN (1966, 1970, 1974) demonstram que lesões neste sistema resultam em perda da discriminação visual. Estas deficiências na discriminação visual foram também observadas quando se efetuaram lesões no sistema tectófono em diversos mamíferos (SPRAGUE, LEVY, Di BERNARDINO, BERLUCCHI, 1977).

A segunda via, denominada talamófono, foi primeiramente identificada em mamíferos, sendo conhecida como sistema genículo - estriado. Na época, a idéia que prevalecia era que esse sistema havia evoluído a partir do sistema tectal e que este último nos ma

míferos estaria envolvido apenas em funções de integração visual-motora. Era também sugerido que a região cortical estriada (área 17) existia somente nessa classe de vertebrados, não havendo predecessores não mamíferos que possuíssem uma região desse tipo. Em resumo, a idéia que pairava entre os estudiosos do sistema visual, era que aves e répteis apresentavam um sistema tectófuco mas não o talamófuco, e os mamíferos apresentavam o sistema talamófuco mas não o sistema tectófuco (isto é, tecto-tálamo-cortical). No ano de 1973, DIAMOND demonstrou que os mamíferos apresentavam um sistema tectófuco semelhante ao das aves. Ainda assim permanecia uma questão: o sistema talamófuco somente estava descrito nos mamíferos, portanto, este parecia ser produto de um desenvolvimento evolutivo único dos mamíferos. Em 1967, entretanto, HIRSCHBERGER notara a presença de uma projeção da retina para o tálamo dorsal de coruja, sendo que KARTEN *et al.*, (1968) e KARTEN *et alii*, (1973) confirmaram esses achados em corujas e pombos.

Como já mencionamos no início desta introdução a projeção retínica para o tálamo em aves é totalmente cruzada a nível quiasmático (KARTEN *et alii*, 1973); notou-se também que as regiões talâmicas de projeção da retina eram subdivididas, formando núcleos, assemelhando-se às subdivisões ou lâminas encontradas na região dorsal do corpo geniculado lateral de mamíferos.

Dentre as várias porções talâmicas que recebem projeções retínicas encontra-se o complexo dorso-la-

teral talâmico (CDL) também conhecido como OPT (Núcleo Óptico Principal do Tálamo): no DLA (Núcleo dorsolateral Anterior) a maior quantidade de terminais do nervo óptico foram observadas na porção ventral do DLLd (parte lateral dorsal do DLA) e um menor número de terminações presentes na região ventro-lateral do DLLv (parte lateral ventral do DLA), como também nas partes lateral rostral (DLAlr) e magnocelular (DLAmc) do núcleo dorsolateral anterior (MICELI, GIOANNI, REPÉRANT & PEYRICHOUX, 1979).

Empregando técnicas de degeneração, KARTEN *et al.*, (1968), HUNT & WEBSTER (1972) e KARTEN *et alii.*, (1973) descreveram as conexões eferentes dessa região denominada a partir de então de complexo dorsolateral do tálamo ou núcleo óptico principal do tálamo em pombos e corujas. Seu componente mais importante parece ser o núcleo dorsolateral anterior, parte lateral (DLL) subdividido em partes ventral (DLLv), e dorsal (DLLd), principalmente com base em estudos de suas projeções telencefálicas. Outros núcleos dessa região, como o lateral anterior (LA), dorsolateral anterior (DLA) (partes magnocelular e lateral rostral) e o núcleo do tracto septo-mesencefálico (nTSM) tem sua participação no relê talâmico dessa via colocada em dúvida. Os trabalhos desses autores demonstraram que o complexo dorsolateral do tálamo projeta-se bilateralmente no telencéfalo na região conhecida como "Wulst" (no hiperestriado), composta pelo hiperestriado acessório (HA), hiperestriado dorsal (HD), hiperestriado intercalado superior

(HIS), hiperestriado ventral (HV) e núcleo intercalado do hiperestriado acessório (iHA), sendo este último semelhante em aspecto histológico à camada IV granular do neocórtex de mamíferos.

Diversos outros estudos confirmaram as projeções ipso e contralaterais nessa via visual, sendo estas últimas pela comissura supra-óptica dorsal (POWELL & COWAN, 1961; MEIER, MIHAILOVIC, PERISIC & CUÉNOD, 1972; MEIER *et alii.*, 1974; WEBSTER, 1974; MICELI, PEYRICHOUX & REPÉRANT, 1975; KARTEN, 1979 ; MICELI *et alii.*, 1979).

Desta série de trabalhos dos estudiosos do sistema talamó-fugo em aves, vamos explicitar os dados mais recentes obtidos por MICELI & REPÉRANT (1982) com método de transporte retrógrado de substância fluorescente, esses autores reviram as projeções tálamo-hiperestriatais. Os dados obtidos confirmaram os resultados de trabalhos anteriores obtidos por técnica de injeção com peroxidase, (MICELI *et alii.*, 1975) sobre as projeções ascendentes tálamo-hiperestriatais em aves.

As projeções ascendem ao "Wulst" através do fascículo prosencefálico lateral, sendo estas conexões ascendentes bilaterais, com predominância ipsolateral.

Nesta via a organização topográfica parece manter-se ao longo de todo o trajeto, visto que determinados núcleos do complexo dorsolateral projetam-se para áreas telencefálicas específicas. Uma distribuição topográfica (similar com as áreas talâmicas que enviam projeções cruzadas e não cruzadas ao telencéfalo) mantêm

-se por toda a extensão rostro-caudal do tálamo, com as regiões ventromedial e dorsolateral do tálamo projetando-se para o hiperestriado ipsolateral e contralateral, respectivamente.

Determinadas áreas do tálamo projetam-se para áreas distintas da região telencefálica em questão, o hiperestriado, como por exemplo DLAlr, DLAmc e DLL que se projetam no HA, HIS, HD. Mas é a partir do DLL que as projeções parecem mais massivas e claramente diferenciadas. O núcleo DLLv, uma subdivisão do DLL, apresenta conexões estritamente ipsolaterais com as áreas telencefálicas mais superficiais (HA); uma segunda área, na porção dorsal do DLLd, projeta-se para o hemisfério contralateral e uma terceira área que ocupa as porções antero-ventral e postero-medial do DLLd adjacentes ao DLLv, dá origem às projeções bilaterais ao hiperestriado. Esta área parece ser composta por três populações distintas de neurônios, duas das quais apresentam conexões unicamente ipsolaterais ou contralaterais e a terceira projeta-se bilateralmente sobre o hiperestriado via uma colateral. Esse terceiro tipo de célula com projeções bilaterais (via colateral do axônio) ao hiperestriado, teve sua existência sugerida anteriormente por método de degeneração celular retrógrada (a partir do DLL) (MEIER *et alii*, 1974). É interessante notar que a região do tálamo que possui maior densidade de terminações retínicas está localizada na porção ventral do DLLd (REPERANT, 1973; MEIER *et alii*, 1974; MICELI, *et alii*,

1975), a qual possui células que dão origem a projeções ascendentes bilaterais e também possui neurônios com bifurcação axonal que se projetam no hiperestriado de ambos hemisférios. Este tipo de arranjo é de grande importância visto que a mesma informação visual é transmitida simultaneamente para ambos hemisférios e deste modo talvez, a via retino-tálamo-hiperestriatal possa desempenhar importante papel no processamento da informação binocular (PERISIC, MIHAILOVIC, & CUÉNOD, 1971; PETTIGREW, *et al.*, 1976) e também nos mecanismos de transferência interocular da informação (BURKHALTER & CUENOD, 1978).

Com o tipo de organização desta via, esperar-se-ia encontrar na região telencefálica de projeção, populações de neurônios ativados exclusivamente a partir do olho contralateral, e populações neuronais ativados ipsolateralmente e bilateralmente nas demais regiões. De fato, em estudos eletrofisiológicos (PERISIC, *et alii*, 1971; CUÉNOD, 1973; MIHAILOVIC, PERISIC, BERGONZI & MEIER, 1974) esta distribuição foi encontrada a nível do hiperestriado. Além disso, nos mesmos estudos, a secção ou resfriamento da comissura supra-óptica dorsal eliminava a resposta homolateral, confirmando sua participação na transferência da informação visual interhemisférica.

A organização topográfica do sistema talamófu go pode também ser evidenciada pelo estudo das características de resposta dos neurônios do complexo dorsolate

ral talâmico e do hiperestriado. Os neurônios do complexo dorsolateral mostram campos receptivos pequenos, organizados com centros e periferias antagônicas, resposta ao movimento quase sempre com sensibilidade direcional, e alguns apresentam respostas ótimas a uma orientação preferencial, quando testados com estímulos luminosos estacionários (BRITTO, *et alii*, 1975; JASSIK - GERSCHENFELD, TEULON & HARDY, 1979). A área telencefálica de projeção dessa via, o "Wulst", possui células que apresentam campos receptivos pequenos, localizados frontalmente, aproximadamente retangulares, aparentemente muito organizados com várias regiões "ON" e "OFF", extremamente complexos e geralmente sensíveis ao movimento (REVZIN, 1969; PETTIGREW *et al.*, 1976; BRITTO *et al.*, 1978; BRITTO, GOLFETTI & PEREZ, 1980).

A partir do hiperestriado tem origem um sistema de fibras eferentes ao complexo dorsolateral talâmico e também a outras estruturas, como já mencionado anteriormente. Essas projeções, consideradas equivalentes aos sistemas corticífugos dos mamíferos, poderiam representar sistemas semelhantes aos encontrados no sistema visual destes animais, como os córtico-tectais e córtico-talâmicos. Essa projeção, no que concerne ao componente "Wulst"-talâmico é exclusivamente ipsolateral (HUNT *et al.*, 1972; MICELI *et alii*, 1979) e está incluída no trato septo mesencefálico (TSM). A maior densidade das terminações foi observada na porção ventral do DLLd e poucas terminações observadas na região do DLLv e no núcleo do tra-

to septo mesencefálico (nTSM). A mesma região talâmica (porção ventral do DLLd) que apresenta grande quantidade de terminações da projeção Wulst-tálamo-dorsal é que representa o maior alvo de projeções retínicas e que também dá origem a projeções ascendentes bilaterais para o "Wulst". Dessa forma, a organização anatômica do sistema tálamo-Wulst-tálamo poderia sugerir envolvimento no processamento de informações binoculares.

Um outro dado que nos parece importante salientar é quanto ao tamanho dos campos receptivos de neurônios talâmicos: unidades da porção ventral do DLLd apresentam campos receptivos menores do que os de unidades do DLLv. Como mencionado anteriormente, a porção ventral do DLLd é a que apresenta maior densidade das projeções Wulst-tálamo-dorsal. Portanto as eferências hiperestriatais poderiam de certo modo desempenhar um papel no que diz respeito ao tamanho desses campos receptivos. Segundo MAXWELL & GRANDA (1979), no entanto, o grande tamanho dos campos receptivos do DLLv estaria na dependência de um papel desinibitório desse "feed-back" do "Wulst", semelhante ao papel desinibitório do núcleo istmo-óptico para a retina. Diante dessa hipótese, esperar-se-iam campos maiores no DLLd, dado o posto ao que tem sido demonstrado. Em estudos realizados no núcleo dorsolateral anterior de *Gallus domesticus*, PATEROMICHELAKIS (1981) observou que algumas unidades também apresentam campos receptivos grandes e sensíveis à iluminação difusa do ambiente. Para este autor, essas dimensões dos campos recep-

tivos estariam relacionados com entradas polissinápticas convergentes a essas unidades.

Estudos comportamentais realizados por HODOS, KARTEN & BONBRIGHT (1973) demonstraram que lesões no complexo dorsolateral (CDL) provocam pequenos prejuízos no desempenho visual de discriminação de intensidade ou padrões. Entretanto, em estudos posteriores, foram efetuadas lesões combinadas do núcleo redondo e CDL, resultando em uma deficiência consideravelmente mais severa que a produzida por lesão da via tectófila isoladamente. Portanto os efeitos obtidos por lesões da via tectófila (HODOS *et al.*, 1970) são potencializados por lesões na via talamófila, sugerindo assim interações entre ambas (HODOS & BONBRIGHT, 1974). Todavia, permanece obscura a natureza do tipo de informação processada por essas vias individualmente e o papel dessas interações na discriminação visual. Mais recentemente, HODOS *et alii* (1982) demonstraram que lesões do núcleo redondo combinadas com lesões no núcleo geniculado ventral em pombos provocaram menores prejuízos na discriminação, quando comparados aos resultados de lesões efetuadas somente no núcleo redondo. Estes dados demonstram a importância de interações em série dos diferentes componentes de uma via visual, como também de projeções entre grupos celulares representando sistemas paralelos. Assim, qualquer interrupção entre as conexões de vários componentes em série, como também das interações paralelas, poderiam provocar alterações na discriminação ou outras funções visuais.

Uma das conexões entre sistemas paralelos que tem sido objeto de intensa investigação, mais recentemente, é a projeção do colículo superior ao tálamo dorsal. Esse sistema foi demonstrado anatomicamente em vários mamíferos (revisão em RODIECK, 1979) como por exemplo em esquilos (ROBSON & HALL, 1976), bicho preguiça (FITZPATRICK, CAREY & DIAMOND, 1980), gatos (GRAHAM, 1977; TORREALBA, PARTLOW & GUILLERY, 1981) e primatas (HARTING, CASAGRANDE & WEBER, 1978; FITZPATRICK *et alii*, 1980). Em aves há breves menções a essa projeção (CUÉNOD, 1973 e WEBSTER, 1974), mas nenhum estudo específico parece ter sido realizado.

Trabalhos eletrofisiológicos também têm contribuído para revelar a projeção do colículo superior ao tálamo dorsal em mamíferos, ao mesmo tempo em que indicam que esse sistema de projeção poderia participar de modo importante na modulação de transmissão das informações visuais a nível do núcleo geniculado lateral (MOLOTCHNIKOFF & LACHAPPELLE, 1980; DELAUNAIS, MOLOTCHNIKOFF & CASANOVA, 1982).

A Figura 1 ilustra a organização geral das vias tectófuga e talamófuga no cérebro das aves, apontando também os sistemas descendentes de origem no hiperestriado ("Wulst visual"). As possíveis interações paralelas discutidas acima foram omitidas do esquema a fim de simplificá-lo.

Em vista dessas informações, pareceu-nos interessante investigar a existência da projeção tecto talâmica em pombos, por meios eletrofisiológicos, de modo a

obter também informações concernentes à funcionalidade dessa via. Ao mesmo tempo em que analisamos assim, essa interação paralela no Sistema visual, procedemos também a uma análise das projeções telencéfalo-talâmicas, como forma de compreender a possível função desse sistema de retroalimentação.

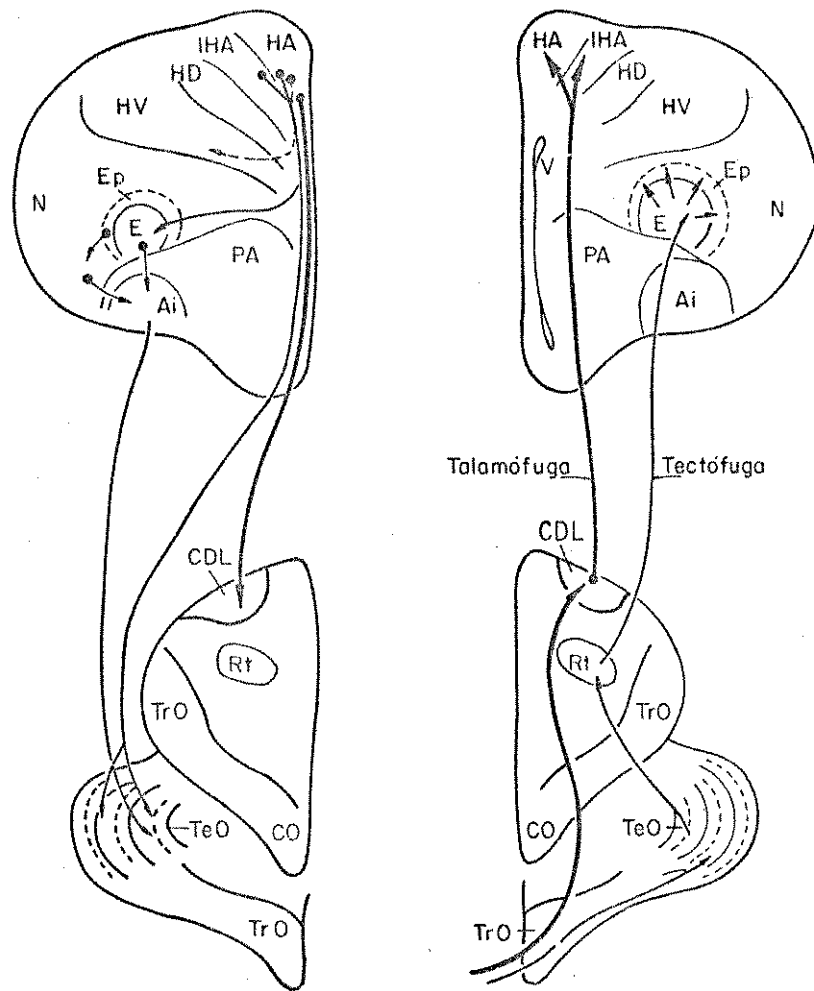


FIGURA 1 - Diagrama das principais vias ascendentes e descendentes no sistema visual do pombo (modificado de BAGNOLI *et alii*, 1980). Abreviações: Ai - arquistriado; CDL - complexo dorsolateral talâmico; CO - quiasma óptico; E - ectoestriado; Ep - cintura periectoestriatal; HA - hiperestriado anterior; HD - hiperestriado dorsal; HV - hiperestriado ventral; iHa - hiperestriado acessório; N - neorestriado; PA - paleorestriado; Rt - núcleo redondo; TeO - tecto óptico; TrO - trato óptico; V - ventrículo.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados neste estudo 35 pombos adultos (derivações de *Columba livia*), de ambos os sexos, pesando entre 350-450 gramas. Os animais eram obtidos de um fornecedor particular e mantidos normalmente no Biotério do Departamento de Fisiologia e Biofísica da UNICAMP.

Em todos os experimentos realizados os animais foram anestesiados com uretana (1,2 g/Kg, i.p.), dose aplicada no início do experimento e que mantinha o animal anestesiado aproximadamente por 3 a 4 horas, tempo que duravam em geral as sessões de registro. O animal anestesiado era então colocado em um aparelho estereotático convencional (David Kopf, modelo 1204), com o adaptador para pombos de Revzin, 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 em diferentes regiões do cérebro do animal conforme será descrito mais adiante. Os elétrodos estimuladores foram preparados, com exceção daqueles utilizados para o telencéfalo, da seguinte maneira: 2 segmentos de fio de aço inoxidável, já isolados e de 0,2 mm de diâmetro, eram enrolados um sobre o outro, tomando-se o cuidado de não danificar o isolamento do fio, o que ocasionaria pontos de curto-circuito. Na extremidade, os dois segmentos de fio eram afastados de uma distância de 0,2 mm - 0,4 mm e tinham suas pontas raspadas por cerca de 0,3 mm. Os elétrodos estimuladores utilizados para estimulação da região telen

cefálica eram fios únicos de níquel-cromo, de 0,1 mm de diâmetro e também já isolados, geralmente colocados em número de três ou quatro e sob observação direta, por se tratar de região superficial e bem visível. A resistência dos elétrodos estimuladores variou entre 50 e 100 K Ω . Para estimulação elétrica, sempre de modo bipolar, foram empregados pulsos retangulares de voltagem, duração e frequência controladas, emitidos por estimuladores GRASS S-4 e aplicados por unidades isoladoras de estímulo SIU 478A. Os pulsos tiveram duração entre 0,05 a 0,5 ms e a intensidade variou entre 40 e 600 μ A, sendo sua polaridade invertida frequentemente. A frequência dos estímulos era 0,5-2 Hz durante as penetrações e testes iniciais para identificação dos neurônios em estudo. Apenas para confirmação se o registro era de respostas antidrômicas ou ortodrômicas, a frequência era elevada até 300 Hz, no máximo por 3 s. Com esses parâmetros de estimulação procurou-se minimizar problemas como, por exemplo, lesões neurais e espraiamento de corrente (BARRY, WALTER e GALLISTEL, 1974; RANCK, 1975; GERKEN & JUDY, 1977; WAXMAN & SWADLOW, 1977).

Os microelétrodos empregados para os registros eram feitos com fios de tungstênio que sofriam afilamento eletrolítico, a fim de deixar sua ponta com um diâmetro de cerca de 2 a 10 μ m, de acordo com LEVICK (1972). A próxima fase para a montagem dos elétrodos era o isolamento deles, feito com diversos banhos em verniz isolante elétrico (G.E. 9564), o que elevava sua resistência a valores entre 2 e 8 M Ω , medida em solução salina. Para os microelétrodos serem então utilizados eram montados no porta elétrodos do aparelho estereotáxico, com um fio blindado conectando

tando-os a uma sonda de alta impedância (HIP 511A, GRASS). Como elétrodo de referência foi utilizado um fio de prata, envolvido por algodão umedecido em solução salina e apoiado aos músculos da nuca do animal. Os sinais captados pelo elétrodo registrador eram enviados a um pré-amplificador (GRASS, P511) e após amplificação e filtrações adequadas, distribuídos a um osciloscópio (Tektronix 5103N) e monitor de áudio (GRASS, AM-3). Os registros obtidos podiam ser fotografados por câmara GRASS C-4, Tektronix C-5 ou Canon EF com lente de aproximação.

Para iniciarmos a penetração do elétrodo registrador era feita uma abertura óssea determinada estereotaxicamente; em seguida era retirada a dura mãe e aplicado ao local gotas de óleo mineral puro (Nujol), para evitar o ressecamento da superfície. A penetração do elétrodo registrador seguia as coordenadas estereotaxicas de acordo como o atlas de KARTEN *et al.*, (1967). Em todo tempo em que transcorria o experimento era monitorada a atividade cardíaca, por meio de 2 agulhas colocadas sob a pele do animal na região dorsal. Nos locais de aplicação dessas agulhas e outros locais de incisão e pressão era aplicado anestésico local (Xilocaína 2%) para evitar possíveis influências nociceptivas nas respostas celulares. Essas agulhas eram conectadas a outro amplificador (GRASS P511) e enviados a outro monitor de áudio. A temperatura também foi cuidada para que se mantivesse em torno de 40 a 41°C, por meio de um cobertor elétrico. Durante todo o experimento, os olhos do animal eram cobertos com uma espécie de lente pintada de preto, para que se evitassem efeitos de luminosida

de e outras influências ambientais.

Após a caracterização de uma resposta típica es tável, fazia-se no local uma lesão por corrente contínua (Lesion Maker, GRASS LM-3), de cerca de 1mA durante 10 segundos, com a finalidade de facilitar a localização posterior do ponto de registro. Outras vezes anotavam-se as coordenadas onde foram obtidas respostas, e ao final do ex perimento fazia-se a lesão nos vários locais de registro, ou ainda no final de cada penetração.

No encerramento de uma sessão experimental, os animais eram anestesiados profundamente (uretana 1,5g/Kg, i.p.) e eram praticadas lesões também por meio dos elétro - dos estimuladores. Os animais eram então sacrificados e decapitados, efetuava-se craniotomia e abertura total da dura mãe, e a cabeça era imersa em solução fixadora (for - mol-salina) para um período de fixação de duas a três sema nas. Após este período fazia-se um pequeno bloco do cêre bro do animal e recolocava-se na solução fixadora (formol-salina), por mais quinze dias. Depois do período de fixação prosseguia-se com o método histológico comum, tendo si do utilizado o método de Nissl, para corpos celulares.

Em alguns experimentos, na investigação de rela - ções tecto-talâmicas, fêz-se a ablação total dos hemisfé - rios cerebrais por sucção até os limites do tálamo, que se visualiza facilmente. Essa cirurgia, bastante rápida, era feita sob anestesia por éter e somente após um período de recuperação (de 30 a 60 minutos), o animal era anestesiado com uretana como já descrito. Nesses casos, o procedimen - to histológico visou também verificar a extensão da lesão

praticada e a efetiva remoção das áreas telencefálicas.

Diversas montagens experimentais foram empregadas neste trabalho, e que serão descritas a seguir.

Para a investigação das relações tecto-talâmicas, efetuamos registros no CDL, tanto de potenciais de campo como unitários, gerados por estimulação elétrica do trato óptico homolateral. Sobre estas respostas, e também sobre a atividade espontânea no CDL, eram testados efeitos de pulsos isolados ou trens de pulsos aplicados em várias regiões do tecto óptico (Figura 2A). Numa segunda etapa, praticou-se estimulação elétrica no CDL e registro unitário no tecto, com o intuito de localizar as células de origem de projeção tecto - talâmica por ativação antidrômica. Os critérios para identificação de respostas antidrômicas, bastante convencionais, consistiam na ocorrência de latências curtas e fixas, mesmo em altas (até 300Hz) frequências de estímulo, estabilidade de limiar e colisão com potenciais espontâneos ou provocados (revisão em FULLER & SCHLAG, 1976). Nesse contexto, é interessante lembrar que os neurônios tectais apresentam, em geral, atividade espontânea (entre 0.5 e 10 impulsos/s), o que facilitava o referido teste; de qualquer modo, fazia-se eventualmente estimulação no trato óptico homolateral, a fim de se conseguir potenciais mais regulares, e também para avaliar em primeira instância a localização provável dos neurônios que se projetam no CDL, já que a organização tectal é bastante conhecida (WEBSTER, 1974). A Figura 2B ilustra este último arranjo experimental. É interessante mencionar ainda que durante alguns desses experimentos foi feita ablação total

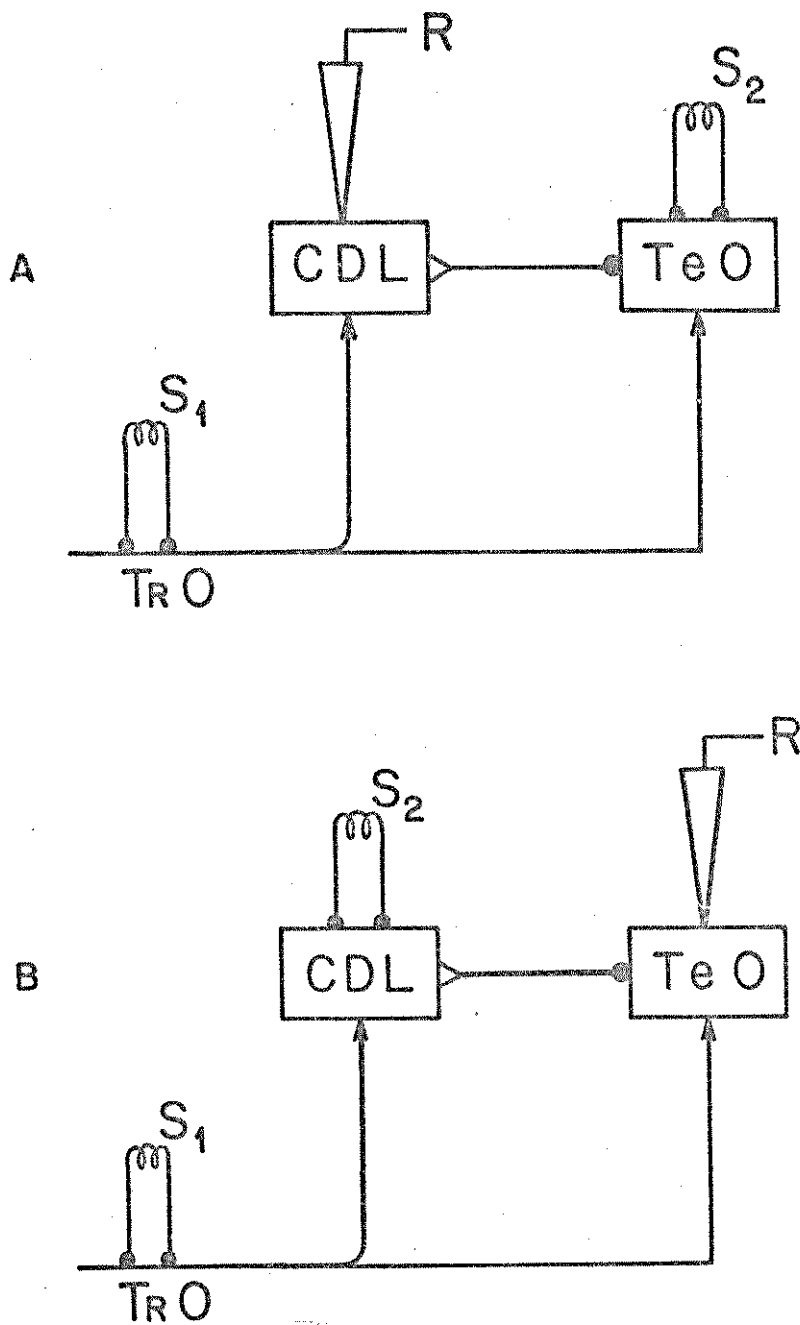


FIGURA 2 - Esquema das montagens experimentais utilizadas no estudo das relações tecto-talâmicas. Abreviaturas: CDL, complexo dorsolateral talâmico; TeO, tecto óptico; TrO, trato óptico. S e R indicam pontos de estimulação e registro, respectivamente.

dos hemisférios cerebrais, com o objetivo de excluir possíveis relações indiretas, por meio das projeções telencefálicas das regiões em estudo.

Para o estudo das relações hiperestriado-tálar - mo, esquemas semelhantes foram usados, e que descrevemos em seguida. Na primeira etapa, estudou-se a influência de pulsos elétricos aplicados na região do hiperestriado sobre a atividade espontânea ou provocada (por estimulação do trato óptico homolateral) no CDL (Figura 3A). Em seguida, procurou-se identificar os locais de origem da projeção telencefalo-tálamo, por ativação antidrômica de neurônios do hiperestriado a partir do CDL (Figura 3B), e usando para isso os mesmos critérios eletrofisiológicos citados anteriormente. Neste caso não havia necessidade de estimulação no trato óptico para que se obtivessem respostas sinápticas para os testes de colisão, sendo que a própria estimulação do CDL podia gerá-las, uma vez que essa região se projeta no hiperestriado. Além disso, dificilmente conseguir-se-ia resposta no hiperestriado por estimulação do trato-óptico, pois os potenciais de ação gerados por esta estimulação encontrariam um bloqueio no outro eletrodo estimulador implantado no CDL, estação neural de relê da via talamofuga. Esses aspectos foram revistos na introdução desse trabalho.

Finalmente, é interessante mencionar que os implantes para estimulação elétrica e as aberturas para penetração dos microelétrodos de registro eram sempre feitos bilateralmente. Isto tinha a finalidade de observar eventuais influências contralaterais nas relações tecto-tálamo e hiperestriado-tálamo, embora a literatura pertinente, co

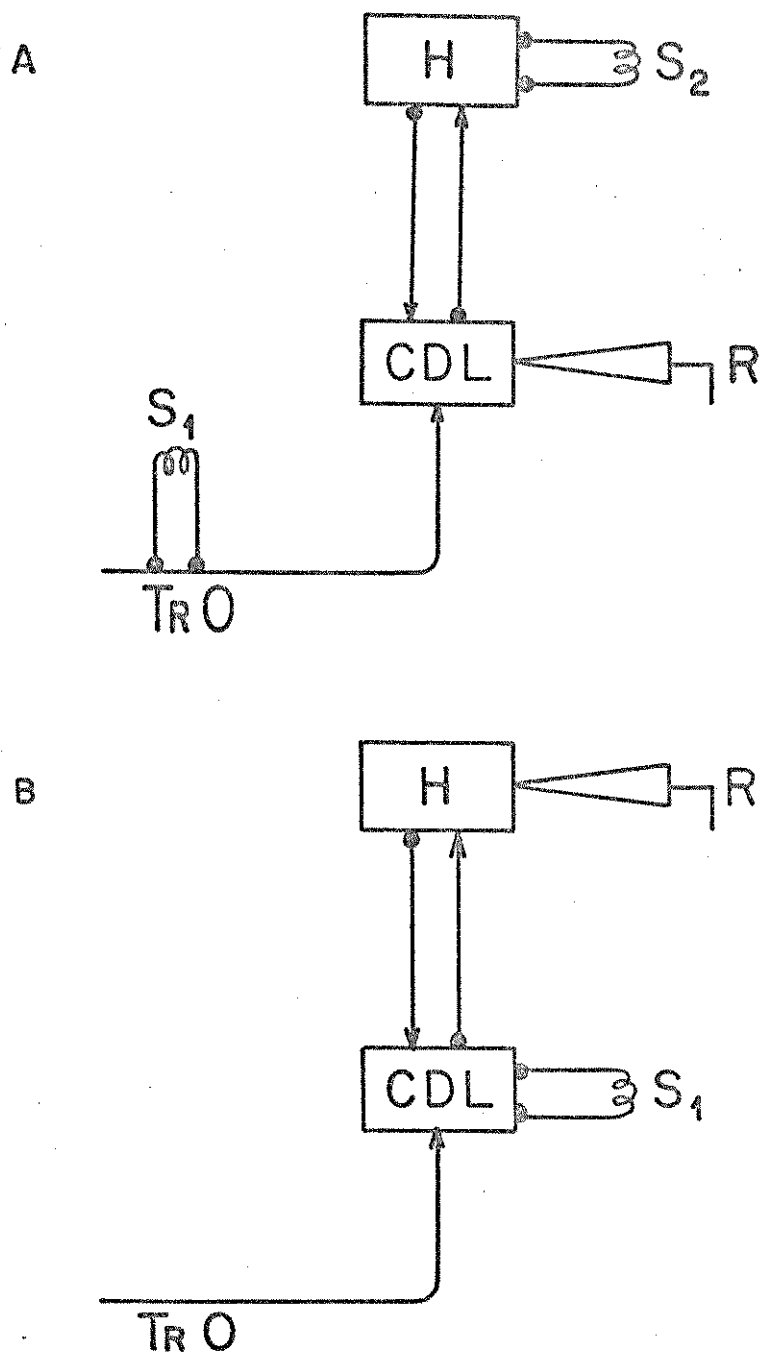


FIGURA 3 - Diagrama ilustrando as montagens experimentais utilizadas na investigação das relações telencé falo-tálamo. Abreviaturas: CDL, complexo dorso lateral-talâmico; H, hiperestriado; TrO, trato óptico. S e R indicam locais de estimulação e registro, respectivamente.

mo mencionado na introdução, seja um tanto omissa neste ponto: as projeções eferentes do telencéfalo parecem incluir um pequeno contingente contralateral, ao mesmo tempo em que as conhecidas conexões inter-tectais poderiam contribuir para uma influência cruzada do tecto sobre o CDL.

RESULTADOS

1) Relações tecto óptico-complexo dorsolateral talâmico

Em 8 pombos, utilizando a montagem da Figura 2A, foi possível demonstrar claras influências tecto-talâmicas. Assim, em 23 neurônios do CDL, ativados pela estimulação do TrO homolateral, observou-se excitação também a partir do TeO (Figura 4). As latências para ativação a partir do TrO variaram entre 2,1 e 7,1 ms ($4,2 \pm 1,9$ ms) e, a partir do TeO, entre 1,0 e 3,3 ms ($2,0 \pm 0,7$ ms). Dada a atividade espontânea reduzida das células do CDL nas nossas condições experimentais, frequentemente usamos respostas a estímulos no TrO como teste para outros efeitos de origem tectal. Dessa forma, pudemos caracterizar influências facilitatórias em outras 13 células, como também sobre potenciais evocados no CDL. Neste último tipo de registro, em 4 ocasiões, observaram-se ainda efeitos inibitórios. Os intervalos inter-estímulos ideais para os efeitos facilitatórios estiveram entre 1,5 e 4 ms e, para os inibitórios, entre 9 e 60 ms; nos dois casos a intensidade do efeito variou continuamente nesses intervalos. A Figura 5 ilustra dois exemplos dessas observações. Em 4 dos animais dessa série foi feita ablação dos hemisférios cerebrais, sem que isso interferisse nos efeitos observados, ao menos no período de 30 minutos a 4 horas subsequente à cirurgia. Com a montagem ilustrada na figura 2B, e usando outros 4 pombos, conseguimos registrar a atividade de 16 neurônios tectais, ativados pela estimulação do TrO,

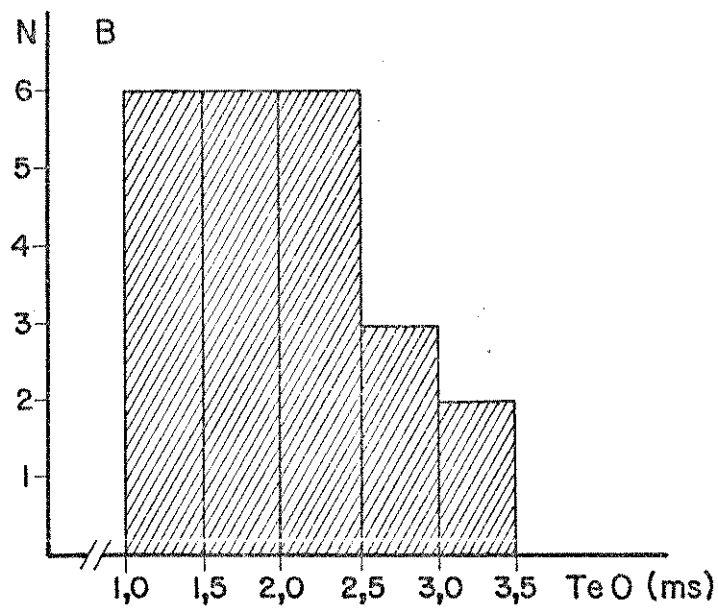
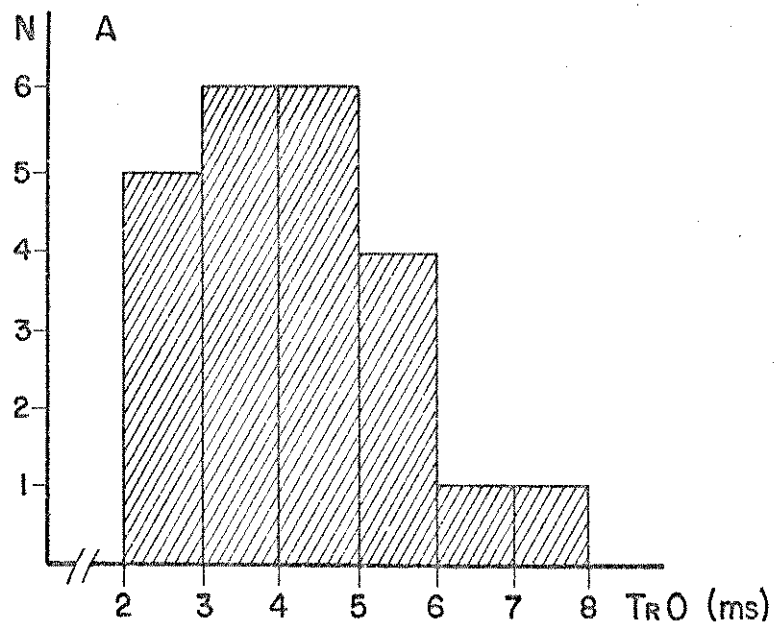


FIGURA 4 - Distribuição de latências das respostas de neurônios do CDL à estimulação do TrO (A) e TeO (B). N = número de células.

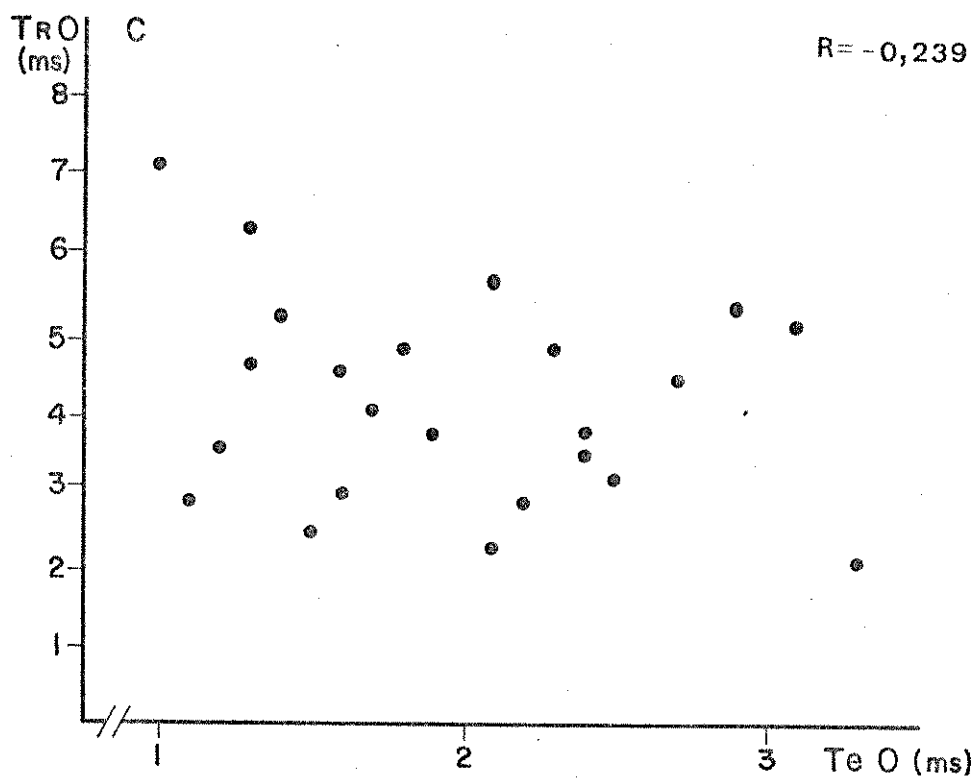


FIGURA 4 - (C). Correlação entre as respostas a pulsos no TrO (ordenada) e TeO (abscissa). R = coeficiente de correlação.

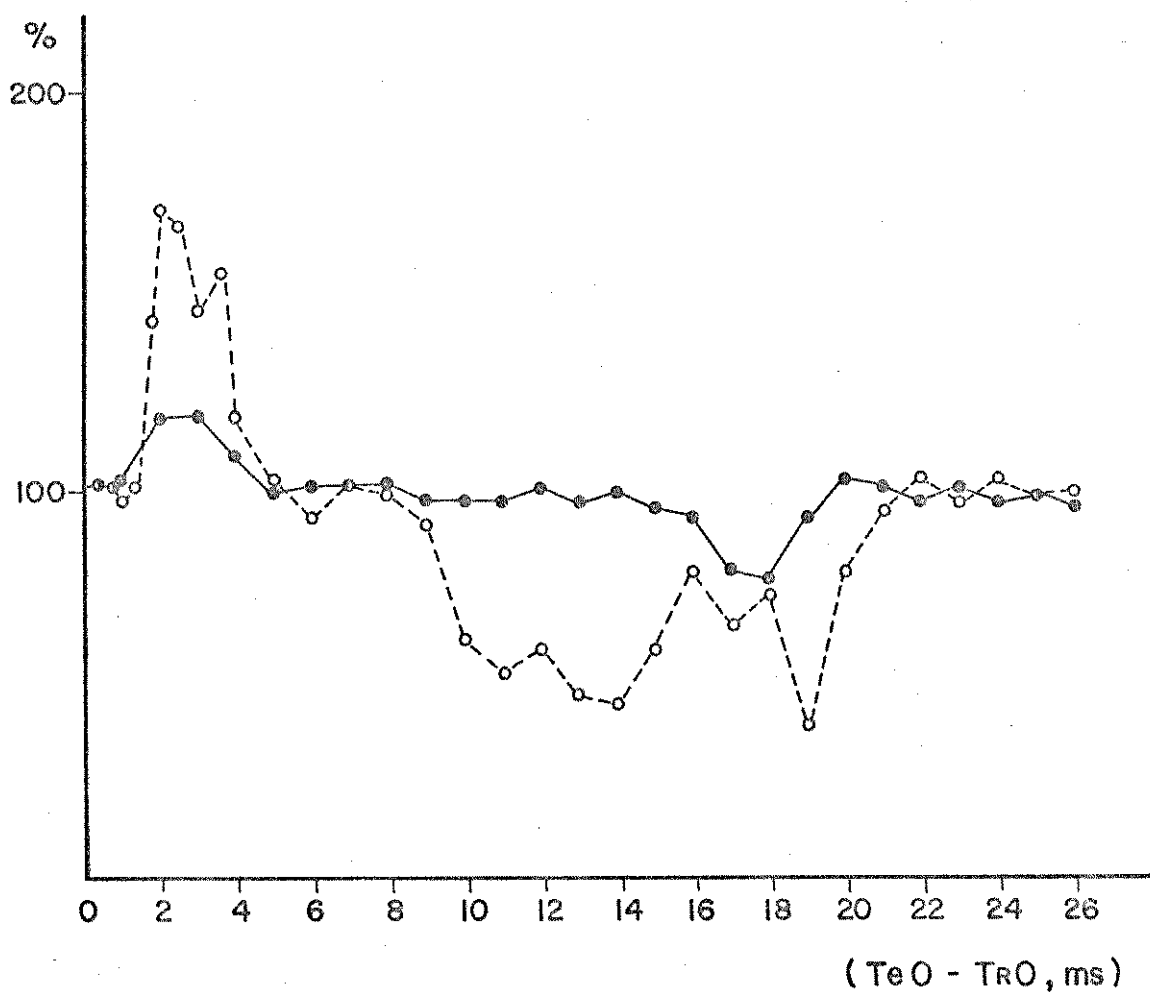


FIGURA 5 - Evolução temporal dos efeitos da estimulação do TeO sobre potenciais provocados no CDL por pulsos elétricos aplicados no TrO ipsolateral. Ordenada, porcentagem da resposta teste (100%= amplitude média de 5 estimulações no TrO, a 0,05 Hz). Abscissa, intervalo entre os pulsos condicionantes (TeO) e testes (TrO). Cada ponto representa média de 5 observações.

e que mostraram invasão antidrômica a partir do CDL. As latências obtidas pela ativação a partir do TrO variaram entre 6,9 e 14,6 ms ($10,4 \pm 2,7$ ms) e para a ativação antidrômica variaram entre 0,3 e 3,2 ms ($1,5 \pm 0,6$ ms). A figura 6 ilustra a distribuição dessas latências, bem como uma possível correlação inversa entre elas, de modo que, aparentemente, quanto maior é a latência a partir do TrO, menor é a antidrômica a partir do CDL.

2) Relações Hiperestriado - Complexo dorsolateral talâmico

Em 15 animais empregamos a montagem da Figura 3A para investigar influências telencefálicas (hiperestriatais) sobre o CDL. Desse modo, pudemos obter ativação em 34 neurônios talâmicos por pulsos no hiperestriado homolateral, a latências entre 3,9 e 11,2 ms ($6,7 \pm 2,3$ ms); estas células eram também ativadas por estimulação do TrO, a latências entre 2,7 e 6,1 ($4,3 \pm 1,3$ ms). A figura 7 ilustra a distribuição dessas respostas. Não tentamos verificar uma eventual correlação entre latências nesses casos, dada a inexistência quase total de informações concernentes às conexões intrínsecas no CDL e no hiperestriado, o que dificultaria quaisquer interpretações semelhantes às obtidas na sessão anterior para as relações tecto-CDL.

Como já mencionado, a atividade espontânea das células do CDL nessas condições é bastante baixa; assim, em diversas ocasiões testamos os efeitos da estimu-

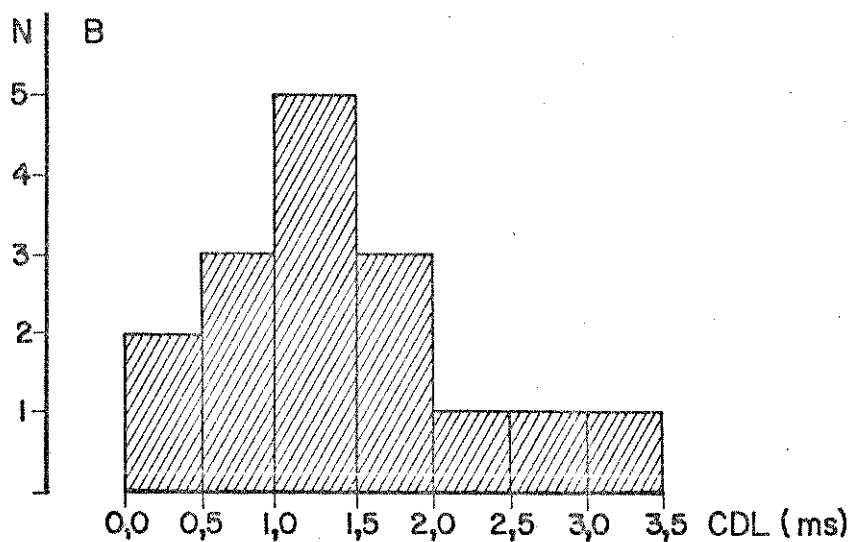
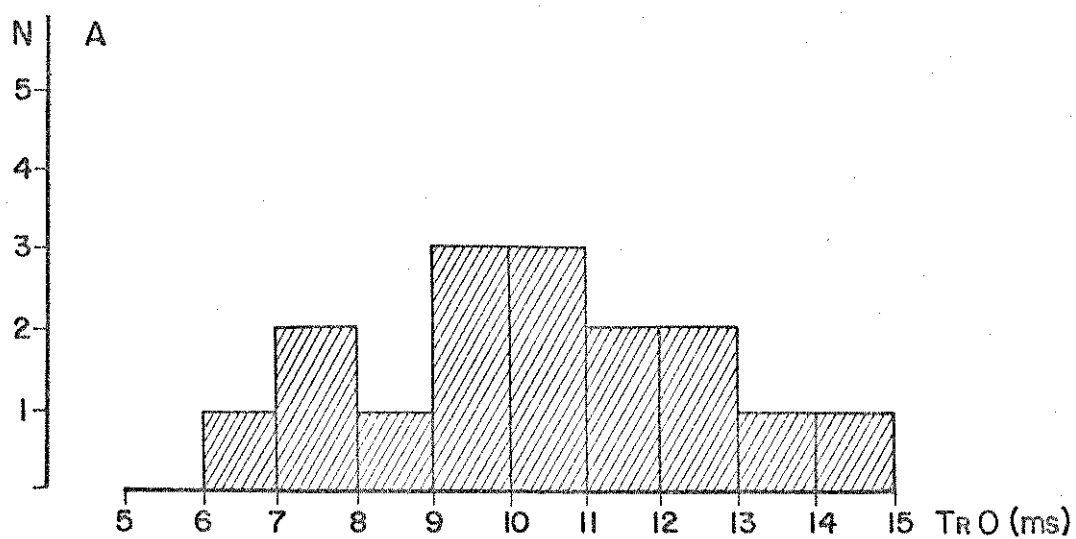


FIGURA 6 - (A,B). Distribuição de respostas ortodrômicas de neurônios do TeO a pulsos no TrO homolateral (A). Em B, ilustra-se a distribuição das latências antidrômicas dos mesmos neurônios a pulsos aplicados no CDL ipsolateral. N = número de células.

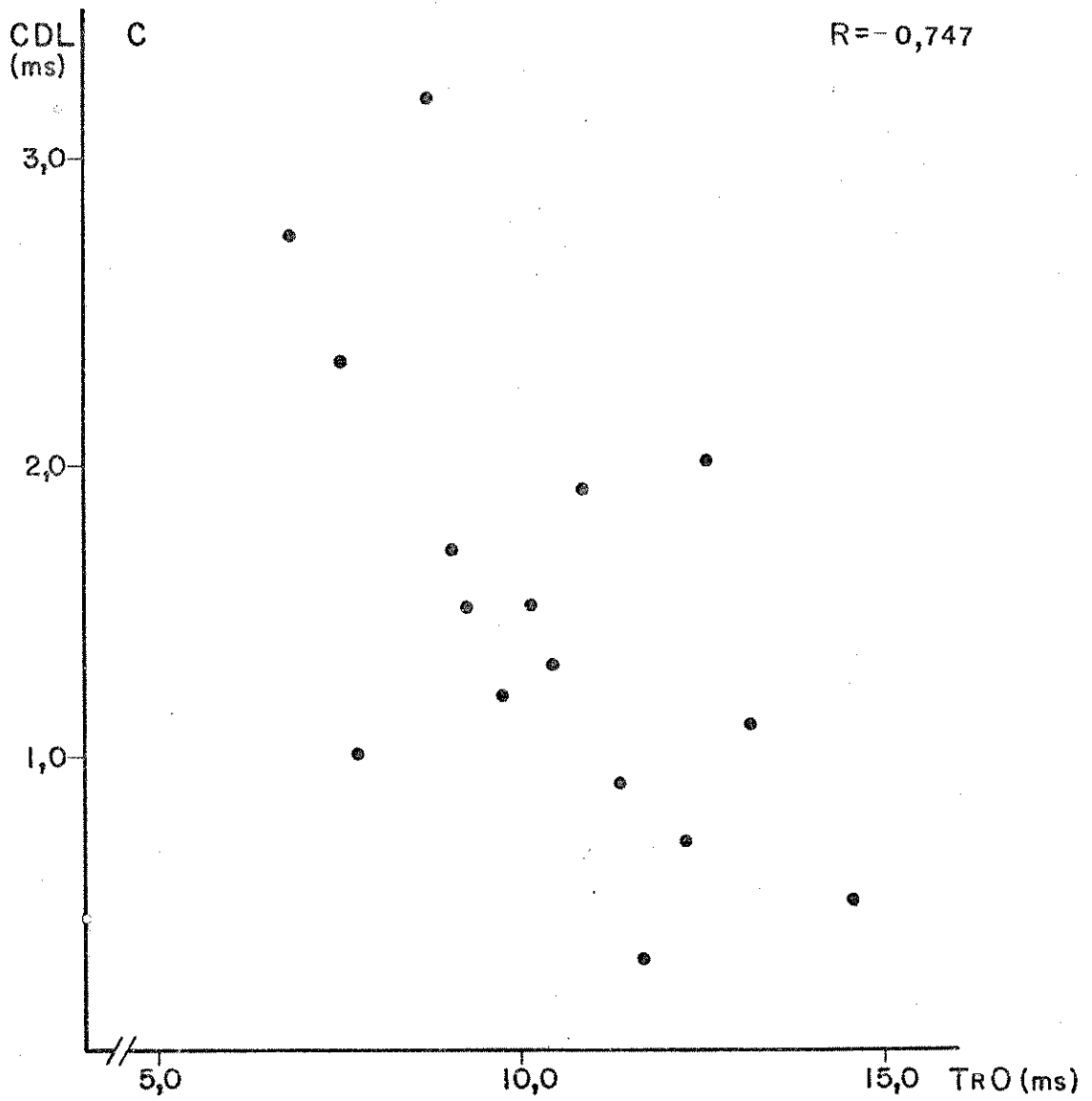


FIGURA 6 - (C). Correlação entre as respostas unitárias ortodrômicas (a partir do TrO) e antidrômicas (a partir do CDL), em neurônios tectais. $R =$ coeficiente de correlação.

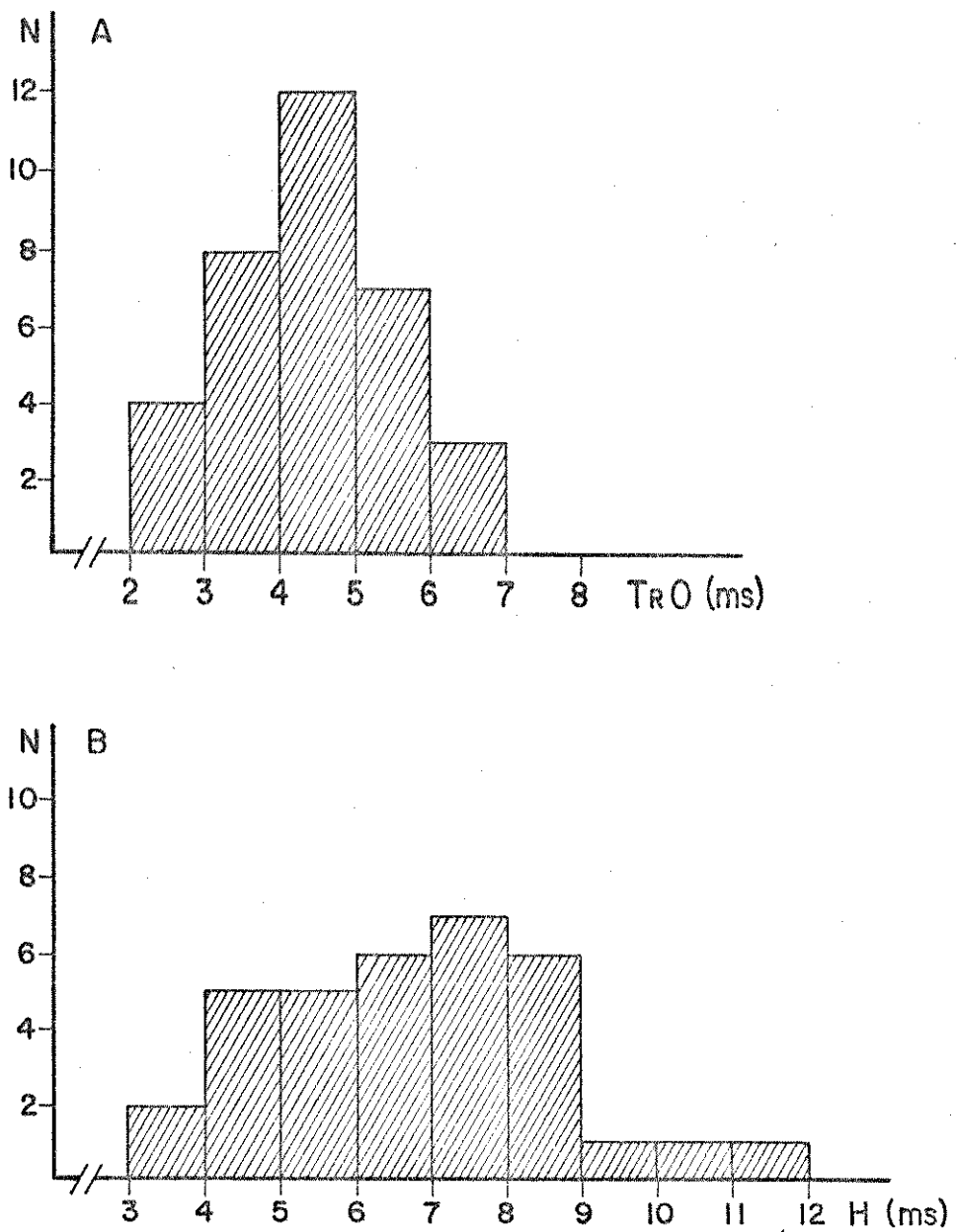


FIGURA 7 - Distribuição de latências de respostas unitárias no CDL à estimulação do TrO (A) e hiperestria do H, (B). N = número de células.

lação do H sobre potenciais de ação e de campo evocados por pulsos no TrO homolateral. Com essa abordagem, pudemos caracterizar efeitos facilitatórios ou inibitórios em outros 23 neurônios talâmicos, sendo que inibição foi verificada apenas em 8 deles (Figura 8A). Já sobre os potenciais de campo evocado no CDL, as influências do H parecem unicamente facilitatórias (Figura 8B). Em todos esses casos, o intervalo inter-estímulos ideal para verificação desses efeitos esteve entre 5,5 e 8,0 ms. É importante ressaltar que não conseguimos obter efeitos ortodrômicos no CDL a partir do hiperestriado contralateral, mas frequentemente surgiam potenciais antidrômicos em resposta a estimulação do hiperestriado de quaisquer dos lados; isso é esperável em função do arranjo anatômico já discutido dessa via, e essas respostas foram sempre descartadas pelos critérios já discutidos.

Com a montagem esquematizada na Figura 3B, conseguimos identificar (em 8 sujeitos) 25 neurônios do H que se projetam no CDL homolateralmente, por ativação antidrômica a partir deste complexo nuclear. Em nenhum caso observou-se invasão antidrômica a partir do CDL contralateral. As latências variaram entre 1,8 e 6,0 ms ($3,8 \pm 1,4$ ms), e sua distribuição encontra-se ilustrada na Figura 9A. Como já mencionado na seção anterior, não era possível nesse caso estimulação a partir do TrO: o CDL representa a estação principal de relê da via talamófuga, e era necessário um implante de elétrodos estimuladores nessa região para que obtivessem respostas antidrômicas no H. Nesses casos conseguimos respostas ortodrômicas a par

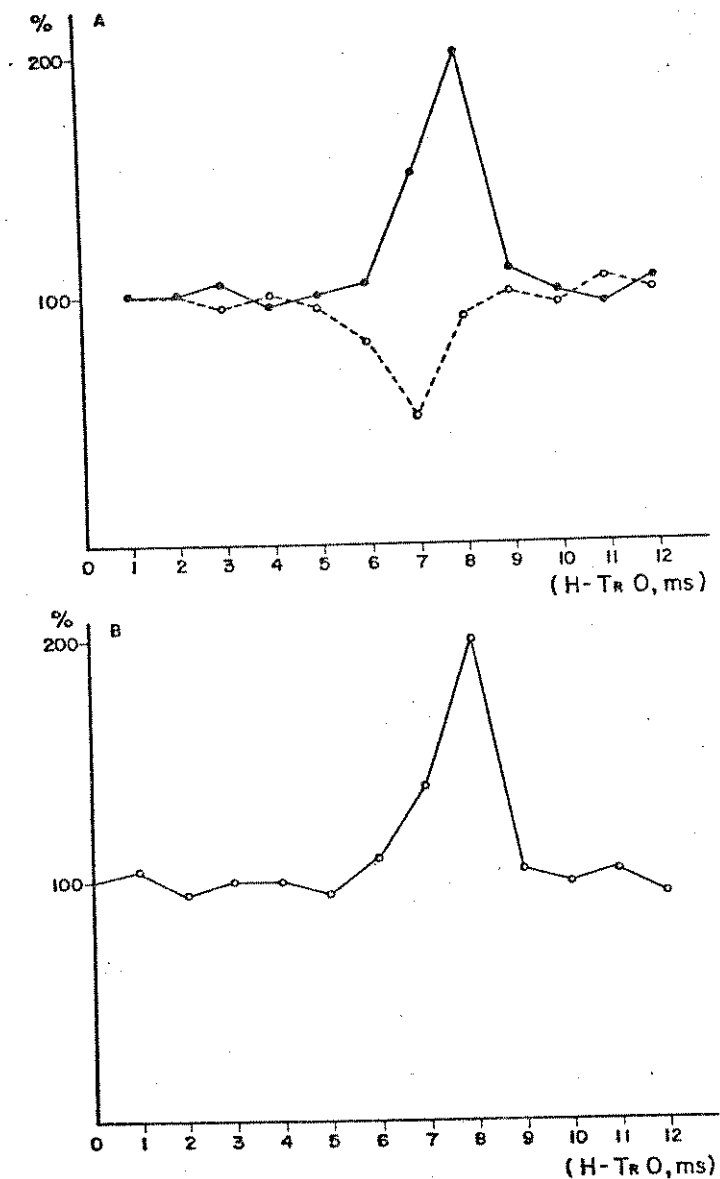


FIGURA 8 - Exemplos de evolução temporal dos efeitos de estimulação do H sobre atividade unitária (A) e de campo (B) provocadas por estímulos no TrO. Ordenada: porcentagem da resposta teste (100% em A = número total de potenciais em 10 estimulações teste, sem estimulação no H; 100% em B = amplitude média de 10 respostas teste, sem estimulação no H. Frequência em ambos os casos = 0,05 Hz). Abscissa: intervalo entre os pulsos condicionante (H) e teste (TrO).

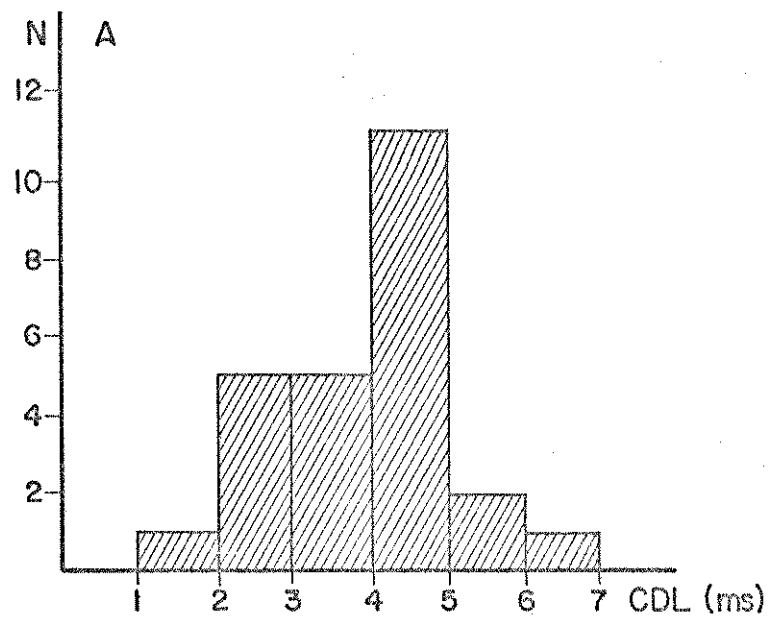


FIGURA 9 - (A). Distribuição de latências das respostas antidrômicas de neurônios do H a pulsos aplicados no CDL homolateral. N = núcleo de células.

tir do próprio CDL, esperáveis em função da discussão acima; todos os neurônios de projeção H-CDL respondiam aos mesmos pulsos aplicados para identificação antidrômica, a estímulos no CDL contralateral, ou ambos. Assim, e como já mencionado anteriormente, não vimos sentido também neste caso, em tentar correlação entre as latências antidrômica e ortodrômica, mas uma outra observação pareceu-nos interessante: as células de projeção H-CDL mostraram sempre latências maiores que a média da população investigada nesses 8 experimentos (82 células). A Figura 9 (B, C) ilustra a distribuição das latências ortodrômicas CDL-H para a população total e para os neurônios de projeção H-CDL. Para os neurônios de projeção H-CDL, a faixa de latências ortodrômicas à estimulação do CDL homolateral foi de 8,6 a 19,5 ms ($12,6 \pm 3,1$ ms, N = 18), sendo que a faixa para a população geral era de 4,3 a 19,5 ms ($9,9 \pm 3,3$ ms, N = 62). No caso de estimulação do CDL contralateral, os dados obtidos para os neurônios H-CDL e da população global foram, respectivamente 13,2 a 23,4 ms ($16,9 \pm 2,9$ ms, N = 16) e 5,7 a 23,4 ms ($12,9 \pm 4,7$ ms, N = 52). Dada a disparidade e pequenas dimensões dos números nas amostras, julgamos inconveniente a aplicação de testes estatísticos para a avaliação de significância do observado, preferindo considerá-lo um dado qualitativo. É importante comentar, finalmente, que entre os 25 neurônios identificados como sendo de projeção H-CDL, 7 (28%) puderam ser ativados por pulsos no CDL homolateral e contralateral, caracterizando-os portanto, como neurônios binoculares.

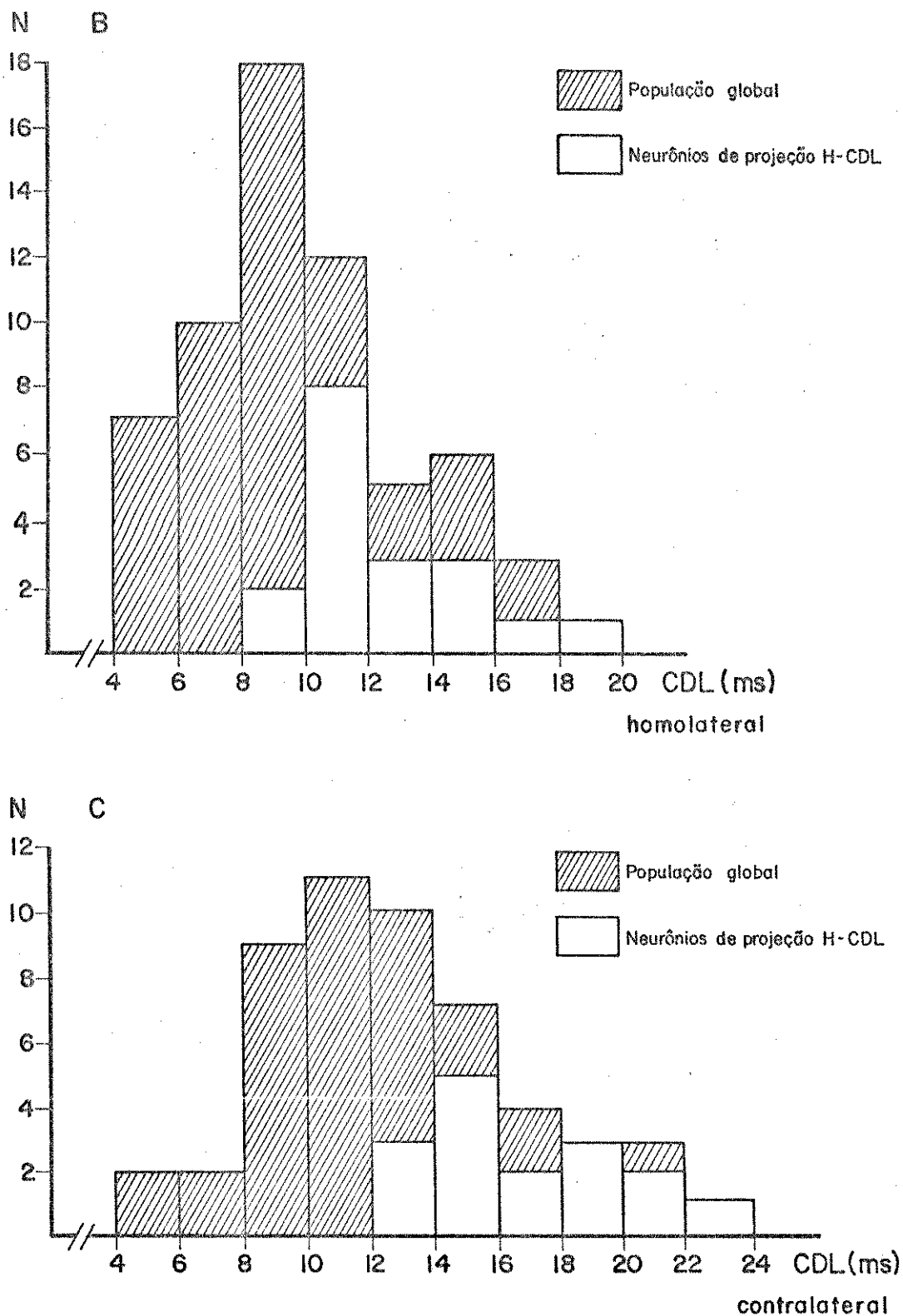


FIGURA 9 - (B,C). Distribuição de latências da respostas de neurônios do H a pulsos aplicados no CDL homolateral (B) e contralateral (C), destacando as latências das células que se projetam no próprio CDL (identificadas por ativação antidrômica; Fig. 9A). N = número de células.

3) Controle Histológico

Após o processamento histológico convencional (coloração de Nissl), ficou evidente a impossibilidade de se estabelecer com precisão absoluta os pontos de estimulação, já que esta era feita com elétrodos bastante grandes. Assim, no CDL, era impossível determinar se a estimulação limitou-se ao componente dorsal ou ventral desse complexo nuclear, sendo mais provável que tivesse abrangido ambos. A mesma discussão aplica-se às diferentes camadas do tecto óptico (camada II profunda vs. III) e da região hiperestriatal testada (HIS vs. HD por exemplo). De qualquer maneira, a região de estimulação sempre pode, nos casos apresentados neste trabalho, ser localizada na estrutura visada, e sem envolvimento de áreas vizinhas. Assim, apesar de não ser possível distinguir organização retinotópica, por exemplo, os dados são bastante seguros quanto à conexão em questão.

Já no que concerne aos pontos de registro, o controle histológico pode revelar com precisão os pontos marcados uma vez que os microelétrodos permitem lesões de não mais do que 50 micrômetros de diâmetro. A Figura 10 ilustra alguns desses dados, referentes aos locais onde foram verificadas influências de TeO e H (Figura 10, A) e de onde se registraram respostas antidrômicas nessas duas regiões (Figura 10, B e C) por estimulação do CDL homolateral. Todos os esquemas dessa figura foram elaborados a partir do atlas estereotáxico de KARTEN *et al.*, 1967).

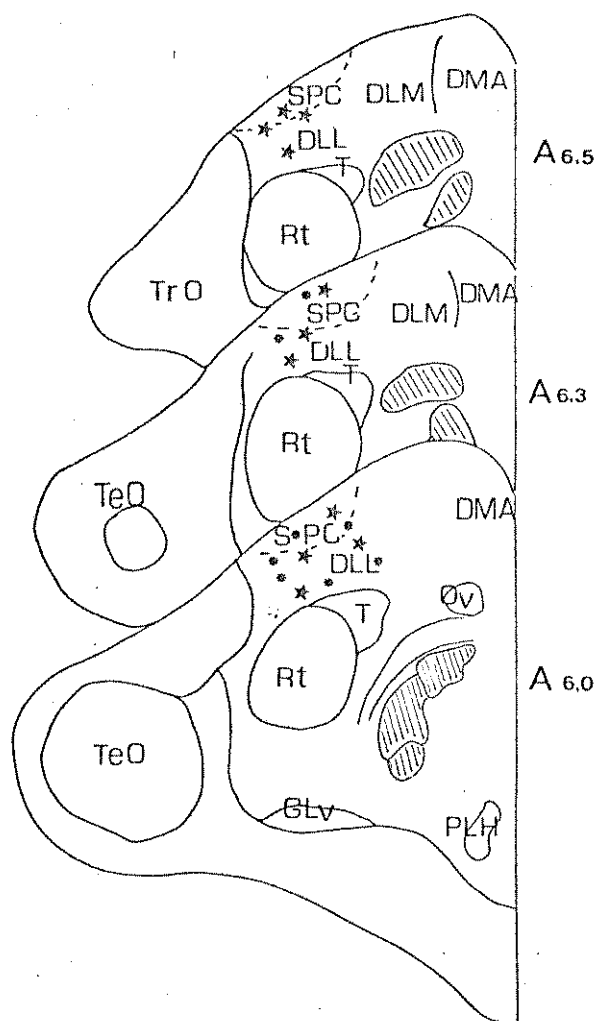


FIGURA 10 - (A). Diagramas estereotáticos de cortes frontais do cérebro do pombo (entre A 6,0 e A 6,5) ilustrando locais onde foram obtidos efeitos a partir do TeO (*) e H (★). Abreviaturas: DLM - núcleo dorsolateral anterior talâmico; parte medial; DLL - núcleo dorsolateral anterior talâmico; parte lateral; DMA - núcleo dorsomedial anterior talâmico; GLv - núcleo geniculado lateral, parte ventral; Ov - núcleo ovoidal; PLH - núcleo lateral do hipotálamo posterior; Rt - núcleo redondo; SPC - núcleo superficial parvocelular (núcleo do trato septo mesencefálico; T - núcleo triangular.

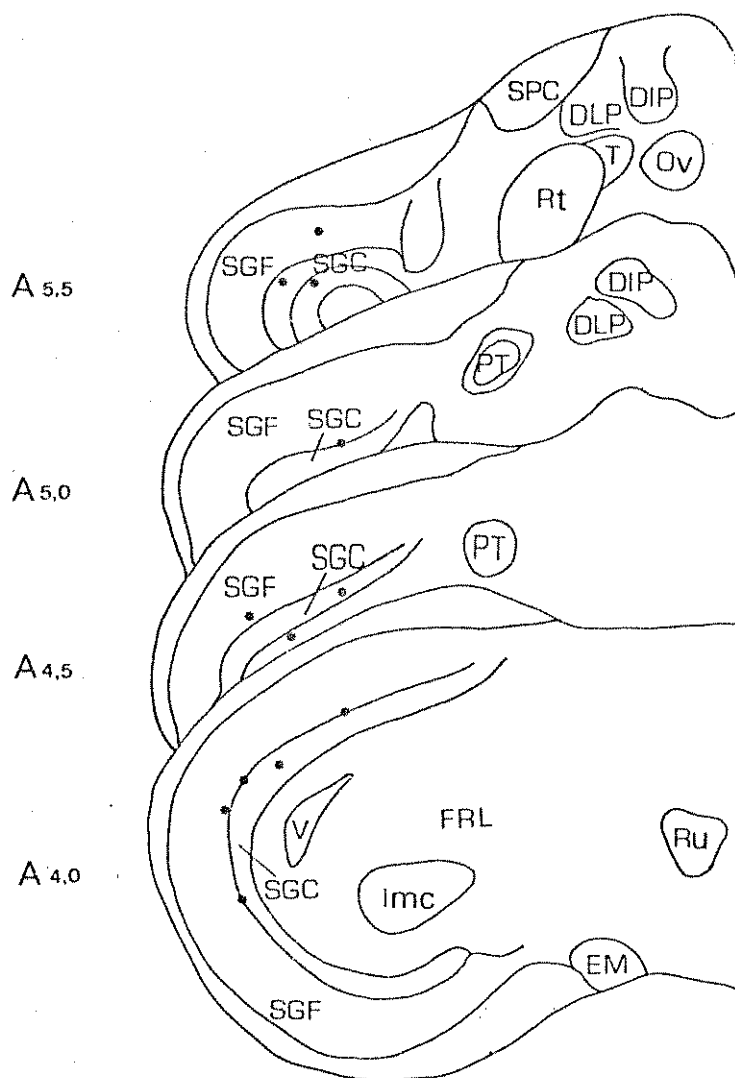


FIGURA 10 - (B). Localização aproximada dos neurônios tectais (*) ativados antidromicamente por pulsos no CDL ipsilateral. Cortes frontais, entre A 4,0 e A 5,5, desenhados a partir do atlas estereotáxico. Abreviaturas: DIP - núcleo dorso intermédio posterior talâmico; DLP - núcleo dorso lateral posterior talâmico; EM - núcleo ectomamilar ; FRL - formação reticular mesencefálica lateral; Imc - núcleo istmo óptico, parte magnocelular; PT - núcleo pré-tectal; RU - núcleo rubro; SGC - estriado cinzento central (camada III); SGF - estriado cinzento e fibroso superficial (camada II); V - ventrículo. (As demais abreviaturas estão citadas na legenda da Figura 10A).

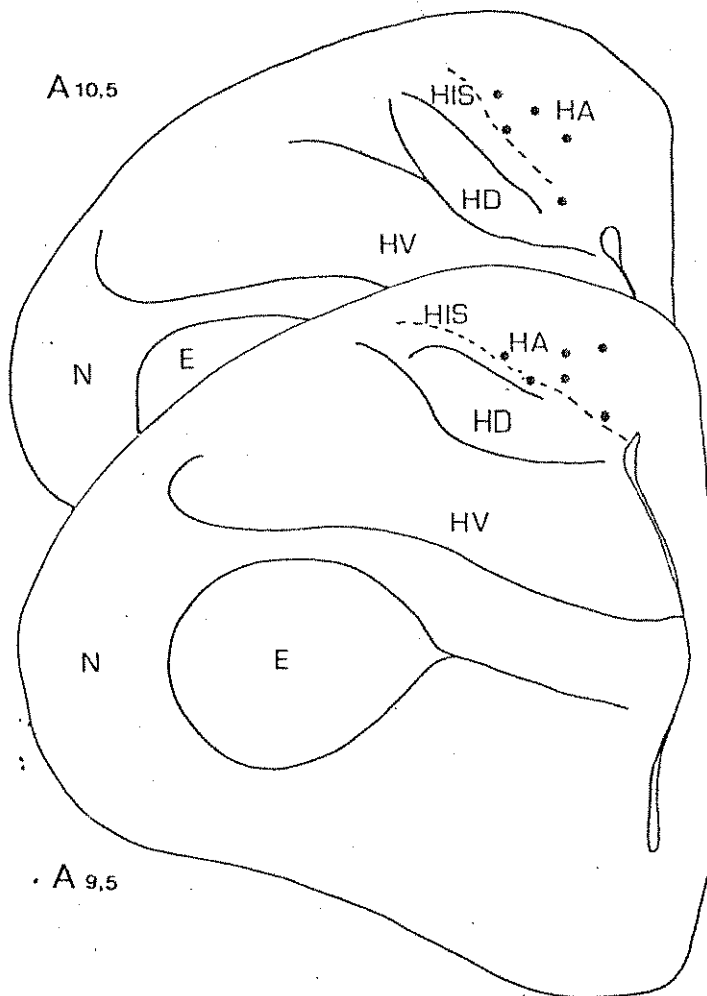


FIGURA 10 - (C) - Localização aproximada dos neurônios hiperestriatais (*) ativados antidromicamente por pulsos no CDI ipsilateral. Cortes frontais, entre A 9,5 e A 10,5. Abreviaturas: E - ectoestriado; HA - hiperestriado anterior; HD - hiperestriado dorsal; HIS - hiperestriado intercalado superior; HV - hiperestriado ventral; N - neostriado.

DISCUSSÃO

1) Relações tecto-talâmicas

Os dados obtidos indicam que o CDL, estação neural de relê da via visual talamofuga no cérebro de aves, está aparentemente sujeito a influências moduladoras de origem no tecto-óptico, principal integrante da via tectofuga. Isto confirma a existência de tais conexões, mencionadas brevemente em algumas revisões (WEBSTER, 1974; CUÉNOD & STREIT, 1979), ao mesmo tempo em que fornece um claro exemplo de interação entre aquelas duas vias visuais, ressaltando a importância do processamento paralelo no sistema visual. Em mamíferos, as ainda escassas informações funcionais a respeito deste ponto não permitem uma comparação mais direta com nossos dados; todavia, os dados anatômicos existentes permitem generalizar a conclusão acima ao menos para essas duas classes de vertebrados (MOLOTCHNIKOFF *et al.*, 1980; TORREALBA *et alii*, 1981).

Uma explicação alternativa para obtenção de efeitos da estimulação tectal sobre o CDL seria a existência de inervação comum dessas duas estruturas por colaterais de axônios das células ganglionares retínicas: poderiam, então, terem sido estimuladas as terminações tectais de axônios retínicos, os impulsos conduzidos até o ponto de ramificação e daí terem atingido o CDL, gerando os efeitos ortodrômicos obtidos por via originalmente "antidrômica". A possibilidade de a mesma célula ganglionar inervar

BC/5061

diferentes estruturas do sistema visual é altamente provável, em função de estudos em mamíferos (revisão em GIOLLI & TOWNS, 1980), não existindo dados comparáveis em aves que sejam de nosso conhecimento. Alguns pontos apoiam, no entanto, a idéia de que esse não foi o caso, pelo menos de maneira exclusiva: 1. a identificação eletrofisiológica de neurônios tectais ativados antidromicamente a partir do CDL talâmico não poderia ser explicada da forma acima, mas apenas por uma projeção dirigida no sentido tecto-CDL; 2. a baixa correlação entre as latências das respostas de células talâmicas a pulsos no trato-óptico e tecto (ver fig. 4C) sugere tratarem-se de efeitos mediados por vias diferentes; 3. os efeitos inibitórios da estimulação tectal sobre o CDL aparecem em latências aparentemente muito longas (Fig. 5, p. ex.) para serem compatíveis com a possibilidade de "inibição antidrômica". Além disso, em nenhuma situação, neste e em outros relatos, verificou-se inibição no CDL por estimulação do trato óptico, o que seria esperável na hipótese acima (BRITTO, 1978a). Essa inibição poderia indicar, assim, a operação de circuitos intra-tectais que se refletiria no CDL pela via direta tecto-CDL. Finalmente, ainda nesse contexto é importante lembrar que a ablação dos hemisférios cerebrais não interferiu de modo visível nessas respostas, o que exclui em princípio a participação do telencéfalo nos efeitos mencionados.

As células de origem de projeção tecto-talâmica foram localizadas nas camadas mais profundas tectais, especificamente no SGF e SGC, que correspondem às camadas II e III, respectivamente (ver Introdução). Isto concorda

com inúmeros dados anatômicos demonstrativos de que as eferências tectais têm origem naquelas camadas, principalmente a III, mesmo aquelas que não se dirigem a outras regiões integrantes do sistema visual, como as tecto-reticulares e tecto-pontinas (por exemplo, REINER *et al.*, 1982). Assim, um ponto interessante para análise futura seria o de verificar a possibilidade de inervação comum, por colaterais axônicas, de várias dessas regiões que constituem "alvos" de eferência tectais; obviamente, isto é possível com as técnicas de invasão antidrômica que empregamos em parte deste trabalho, mas é muito mais factível com o método de marcação dupla com traçadores fluorescentes (MICELI *et al.*, 1982).

Nesta parte do nosso trabalho, verificamos uma possível correlação entre as latências de ativação de células tectais a partir do trato óptico e suas latências antidrômicas a partir do CDL (Fig. 6C). Considerando válidos os critérios empregados na caracterização das respostas antidrômicas, de acordo com a literatura pertinente, essa correlação não pode indicar efeitos mediados por colaterais como discutido acima, situação em que as respostas tectais, à estimulação do CDL seriam ortodrômicas. Além disso, se assim fosse, a correlação entre as latências seria possivelmente direta. Esse achado deve, em vez disso, refletir basicamente a organização tectal: células da camada III devem apresentar latências maiores à estimulação do trato óptico (visto que as fibras retínicas distribuem-se radialmente da camada I em direção às camadas mais profundas, estabelecendo sinapses nesse trajeto) e menores à

ativação antidrômica a partir do CDL, por estarem mais próximas à "saída" tectal. O contrário é válido em geral para neurônios da camada II, mais próximos da "entrada" tectal e com um axônio talvez maior e dirigido, no caso presente, ao CDL. Evidentemente, essas colocações são especulativas e implicam em considerar o sistema de projeção tecto - CDL como absolutamente homogêneo e o número de dados suficiente para essa interpretação, o que certamente seria arriscado. Preferimos considerar essa observação como um dado a ser confirmado em experimentos futuros, uma vez que sua análise detalhada não nos parece fundamental no contexto deste trabalho.

A existência de uma influência modulatória tecto-CDL poderia representar uma das interações entre regiões visuais subjacentes a efeitos verificados em trabalhos comportamentais, como mencionado na introdução desta dissertação. Assim, existe a possibilidade de que lesões no núcleo redondo, estação talâmica da via tectófuga, não bloqueiem funções discriminativas atribuídas a essa via, dada a existência da interação paralela mencionada nesta seção (HODOS *et al.*, 1974; HODOS *et alii*, 1982). Por meio deste caminho paralelo, informações tectais podem ter acesso à região telencefálica de projeção da via visual talamó-fuga, no hiperestriado ("WULST" visual). Nossos dados, relativos a uma população global do CDL, não permite avaliar diretamente esse ponto; seria preciso medir eletrofisiologicamente a "saída" do CDL dirigida ao hiperestriado, e então testar sobre esses potenciais os efeitos da estimulação tectal, cu ainda verificar se esta estimulação pode ge

rar potenciais evocados no hiperestriado. De qualquer maneira, não há razão para supor que os efeitos modulatórios de origem tectal não repercutam sobre a "saída" do CDL.

2) Relações hiperestriado-tálamo

Nossos dados relativos às interações entre o hiperestriado ("Wulst" visual) e o CDL talâmico constituem em princípio uma confirmação da existência de projeções diretas Hiperestriado-CDL (KARTEN *et alii*, 1973; MICELI *et alii*, 1979), recíprocas, o que apoia em linhas gerais a sugestão de comparação dessa região telencefálica com o córtex visual de mamíferos (PETTIGREW *et al.*, 1976).

O efeito principal da influência do hiperestriado sobre o CDL pareceu facilitatório, o que de certa maneira caracteriza um sistema de retroalimentação positiva entre essas duas estruturas. É importante ressaltar que nossa análise restringiu-se a algumas regiões do CDL e não se constituiu em uma análise extensa. Todavia, os dados sugerem com bastante segurança que essas informações sejam em geral válidas.

Um problema que poderia ter complicado a interpretação desses efeitos seria o da ativação dos terminais axônicos do CDL no hiperestriado, condução antidrômica de impulsos, e a invasão de colaterais que poderiam ter por circuitos do tipo recorrente ativado ou inibido ortodromicamente os neurônios do CDL. Apesar de não havermos investigado especificamente esse ponto, o que é difícil com os métodos em

pregados, vários pontos sugerem que os efeitos são devidos à via hiperestriado-CDL, ao menos a maioria deles: 1) As conexões em questão existem, segundo dados anatômicos já mencionados anteriormente; 2) em muitos casos, as latências dos efeitos e sua resistência a frequências de estimulações altas sugeriam uma via monossináptica, incompatível com a idéia acima; 3) um circuito como este, ao menos no caso da facilitação, que era o efeito principal, seria do tipo retroalimentação positiva, de que não se tem conhecimento no tálamo sensorial (SINGER, 1977); 4) a atividade espontânea dos neurônios do CDL, no nosso e outros trabalhos mostrou-se baixa, o que não condiz com a existência de tal circuito (revisão em BRITTO, 1978a). Possivelmente, apenas a análise intracelular permitiria decidir corretamente a respeito desses pontos, e verificar o modo exato de ação das projeções eferentes do hiperestriado na circuitaria intrínseca do CDL. Com a análise de potenciais de campo, entretanto, fica evidente que o hiperestriado influencia de modo importante a atividade do CDL, primeira estação neural da via talamófuga. Este quadro é muito semelhante ao descrito para os sistemas córtico-talâmicos em mamíferos (MOLOTCHNIKOFF & LACHAPELLE, 1977; SINGER, 1977); apesar disso, as informações que obtivemos ainda são escassas para permitir comparações mais precisas a esse respeito. Por exemplo, não tivemos possibilidade de avaliar o problema da retinotopia desse sistema "corticífugo" do pombo, o que só seria possível com um bom conhecimento da representação do campo visual nesses dois níveis da via talamófuga, ainda incipiente. Da mesma forma, a influência

dessa projeção na organização espacial dos campos receptivos não foi avaliada, e será objeto de estudo posterior.

Uma primeira abordagem a esses problemas foi tentada neste trabalho com a identificação de neurônios do hiperestriado que se projetam no CDL, por invasão antidrômica a partir deste complexo nuclear. Como mencionado, essas células foram localizadas em várias regiões, principalmente no hiperestriado acessório, e suas latências à estimulação do CDL (respostas ortodrômicas) eram grandes em relação à população global de neurônios do hiperestriado. Isto indica que um complexo processamento deve existir entre a chegada da informação aferente de origem no CDL e a atuação do sistema descendente; de certa maneira, indica também mais um paralelo com o sistema equivalente no mamífero, em que células com axônios descendentes localizam-se aparentemente na camada VI cortical e têm respostas complexas à estimulação visual (TSUMOTO, CREUTZFELDT & LEGENDY, 1978; revisão em RODIECK, 1979). É evidente que, como nessa classe de vertebrados, esse controle descendente, ou eferente, deve ter outros mecanismos de ativação, e nesse contexto é importante mencionar dados recentes indicando inúmeras outras eferências a essa região telencefálica em aves, inclusive de origem na formação reticular mesencefálica (BAGNOLI & BURKHALTER, 1983).

O fato de termos encontrado para alguns neurônios do hiperestriado com projeções ao CDL respostas à estimulação ortodrômica de ambos os lados indica que esse sistema de controle eferente pode estar envolvido, também em aves, em alguma forma de integração binocular. Este da-

do encontra apoio na verificação anatômica de que essas projeções terminam principalmente nas regiões do CDL que dão origem às projeções bilaterais ascendentes ao hiperestriado (MICELI *et alii*, 1979), e reveste-se de especial importância quando se recorda que as projeções retínicas ao tálamo são exclusivamente cruzadas. Assim, a integração binocular a esse nível poderia ser garantida pelas projeções descendentes hiperestriado-CDL. Esse fato parece-nos relevante, ainda que o campo visual binocular no pombo seja limitado (NYE, 1973; MARTINOYA, REY & BLOCH, 1981), pois claramente esses animais usam essa porção do campo visual para atividades muito importantes, como o comportamento alimentar, por exemplo.

Parece-nos importante o fato que essa região telencefálica das aves, o hiperestriado, apesar de não ter a mesma estrutura histológica do neocórtex de mamíferos, exerce influências muito complexas e em aspectos muito diversos do controle visual (PASTERNAK, 1977; PASTERNAK & HODOS, 1977; McCABE, CIPOLLA-NETO, HORN & BATESON, 1982; CIPOLLA-NETO, HORN & McCABE, 1982; MACPHAIL, 1982). Estas observações apoiam a sugestão da evolução paralela no sistema visual de aves e mamíferos (BRITTO, 1978a) e é possível ao menos que pequena parte dessa complexa participação do hiperestriado nesses processos seja devida ao controle eferente discutido acima. Finalmente, é interessante lembrar a existência do controle eferente sobre a retina, de origem no núcleo ístmo-óptico (revisões em WEBSTER, 1974; DONOVAN, 1978). Este sistema deve integrar-se aos de origem no hiperestriado e que se destinam ao tecto óptico

(BAGNOLI *et alii*, 1977, 1979, 1980; BRITTO, 1978b), pré-técto (KARTEN *et alii*, 1973; BRITTO, 1978b; MICELI *et alii*, 1979) e tálamo dorsal (MICELI *et alii*, 1979 e este trabalho). Dessa forma, esse complexo arranjo pode justificar, ao menos em parte, a conhecida superioridade do desempenho visual das aves sobre o dos outros vertebrados em geral.

SUMÁRIO

O sistema visual das aves tem sido estudado extensivamente por métodos anatômicos, fisiológicos e comportamentais, por se constituir num bom modelo na neurobiologia comparativa. Alguns dos aspectos relevantes da organização funcional desse sistema dizem respeito às interações paralelas e em série entre as vias visuais tectofuga e talamofuga, ponto que vem sendo também analisado recentemente em mamíferos.

O objetivo deste trabalho foi o de analisar as influências modulatórias de origens tectal e telencefálica sobre a atividade do complexo dorsolateral talâmico (CDL) em pombos, num contexto comparativo ao quadro descrito no controle da transmissão visual no núcleo geniculado lateral de mamíferos. Foram utilizados 35 animais adultos, anestesiados com uretana (1,2 g/Kg, i.p.), e preparados para a abordagem eletrofisiológica do problema: numa primeira etapa, elétrodos estimuladores eram implantados no tecto óptico e trato óptico, e efetuou-se registro unitário ou de campo no CDL talâmico. A seguir, procurou-se caracterizar as células de origem de projeção tecto-CDL por ativação antidrômica a partir deste último. Esta mesma abordagem dupla foi utilizada na investigação das relações entre o hiperestriado ("Wulst" visual) e o CDL. Os pontos de estimulação e registro foram verificados após processamento histológico convencional, pela localização de lesões eletrolíticas.

Os principais resultados podem ser resumidos como segue:

- 1) Neurônios do CDL talâmico puderam ser ativados por estimulação do tecto óptico ipsolateral, a latências entre 1,0 e 3,3 ms ($2,0 \pm 0,7$ ms). Estímulos tectais também geraram facilitação sobre os potenciais provocados no CDL por ativação via trato óptico, a intervalos entre-estímulos curtos (entre 1,5 e 4,0 ms) e, em alguns casos, inibição quando o intervalo era maior (entre 9,0 e 60,0 ms).
- 2) Neurônios tectais, localizados principalmente em suas camadas mais profundas puderam ser ativadas antidromicamente a partir do CDL ipsolateral, a latências entre 0,8 e 3,2 ms ($1,5 \pm 0,6$ ms).
- 3) A estimulação do hiperestriado, região telencefálica sobre a qual se projetam os neurônios, do CDL, mostrou-se capaz de ativar células deste complexo nuclear, ipsolateralmente, a latências entre 3,9 e 11,2 ms ($6,7 \pm 2,3$ ms), e exercer facilitação sobre potenciais evocados a partir do trato óptico. Em alguns casos, verificou-se inibição sobre a atividade unitária no CDL ipsolateral.
- 4) Neurônios do hiperestriado ("Wulst" visual) puderam apresentar ativação antidrômica a partir do CDL ipsolateral, a latências entre 1,8 e 6,0 ms ($3,8 \pm 1,4$ ms). Esses neurônios foram localizados principalmente no hiperestriado acessório e pelo menos alguns deles puderam ser ativados ortodromicamente por pulsos elétricos aplicados no CDL de ambos os lados, o que os caracteriza como células binoculares.

Esses dados indicam que o CDL, estação talâmica da via visual talamófica no cérebro das aves, está sujeito a influências modulatórias de origem no hiperestriado, sua própria zona telencefálica de projeção, e do tecto óptico, estação primária da via tectófica. Esse padrão é extremamente semelhante ao descrito para as interações córtico-talâmica e colículo-talâmica no sistema visual dos mamíferos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARIENS KAPPERS, C.V. *Anatomie comparée du système nerveux*, Masson, Paris, 754p., 1947.

—————; HUBER, G.C. & CROSBY, E.C. *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man*. MacMillan, Lond., 1936.

BAGNOLI, P.; FRANCESCONI, W. & MAGNI, F. Visual Wulst influences on the optic tectum of the pigeon. *Brain Behav. Evol.*, 14: 217-237, 1977.

—————; ————— & —————. Interaction of optic tract and visual Wulst impulses on single units of the pigeon's optic tectum. *Brain Behav. Evol.*, 16: 19 - 37, 1979.

—————; ————— & PELLEGRINO, M. Contrast sensitivity of neurons in pigeon optic tectum. *Brain Res.*, 223: 39-48, 1981.

—————; GRASSI, S. & MAGNI, F. A direct connection between visual Wulst and tectum opticum in the pigeon (*Columba livia*) demonstrated by Horseradish peroxidase. *Arch. Ital. Biol.*, 118: 72-88, 1980.

————— & BURKHALTER, A. Organization of the afferent

projections to the Wulst in the pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 214: 103-113, 1983.

BARRY, F.E.; WALTER, M.S. & GALLISTEL, C.R. On the optimal pulse duration in electrical stimulation of the brain. *Physiol. Behav.*, 12: 749-754, 1974.

BENOWITZ, L.I. & KARTEN, H.J. Organization of the tectofugal visual pathway in the pigeon: a retrograde transport study. *J. Comp. Neurol.*, 167: 503-520, 1976.

BILGE, M. Electrophysiological investigations on the pigeon's optic tectum. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 56: 242-249, 1971.

BRECHA, N.; HUNT, S.P. & KARTEN, H.J. Relations between the optic tectum and basal ganglia in pigeons. *Neurosci. Abstr.*, 1: 95, 1976.

BRITTO, L.R.G. Estudo eletrofisiológico das projeções telencefálicas ao tecto óptico, pré-tecto e tálamo no sistema visual do pombo. Tese de Mestrado, UNICAMP, 63p., 1978a.

———. Hyperstriatal projections to primary visual relays in pigeons: electrophysiological studies. *Brain Res.*, 153: 382-386, 1978b.

———. O sistema óptico acessório: um estudo eletrofisiológico.

siológico. Tese de doutoramento. USP, 130p., 1980.

—————; BRUNELLI, M., FRANCESCONI, W. & MAGNI, F. Visual response pattern of thalamic neurons in pigeons. *Brain Res.*, 97: 337-343, 1975.

—————; GOLFETTI, R.; PEREZ, M.T.R. Visual Wulst neurons projecting to the optic tectum and thalamus in pigeons: receptive field properties. *Society for Neuroscience Abstracts*, 6: 751, 1980.

————— & PEREZ, M.T.R. Campos receptivos visuais de neurônios telencefálicos em pombos. *Ciência e Cultura*, 30(7): Supl., 483, 1978.

BURKHALTER, A. & CUÉNOD, M. Changes in pattern discrimination learning induced by visual deprivation in normal and commissurotomized pigeons. *Exp. Brain Res.*, 31: 369-385, 1978.

CIPOLA-NETO, J.; HORN, G. & McCABE, B.J. Hemispheric Asymmetric and imprinting: The effect of sequential lesions to the hyperstriatum ventrale. *Exp. Brain Res.*, 48: 22-27, 1982.

CLARKE, P.G.H. Some visual and other connections to the cerebellum of the pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 174: 535-552, 1977.

_____ & WHITTERIDGE, D. The projection of the retina, including the "red area", onto the optic tectum of the pigeon. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 61: 351-358, 1976.

COHEN, D.H. & KARTEN, H.J. 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, 1974.

COWAN, W.M. Centrifugal fibers to the avian retina. *Brit. Med. Bull.*, 26: 112-118, 1970.

_____; ADAMSON, L. & POWELL, T.P.S. An experimental study of the avian visual system. *J. Anat. (Lond.)*, 95: 545-563, 1961.

CROSSLAND, W.J. & HUGHES, C.P. Observations on the afferent and efferent connections of the avian isthmo-optic nucleus. *Brain Res.*, 145: 239-256, 1978.

CUÉNOD, M. Commissural pathways in interhemispheric transfer of visual information in the pigeon. In: F. O. SCHMITT (Ed.). *The neurosciences: third study program*. Rockefeller University Press, New York, 21-29, 1973.

_____ & STREIT, P. Aminoacid transmitters and local circuitry in optic tectum. In: F.O. SCHMITT and F. G. WORDEN (Eds.) *The neurosciences: fourth study program*.

M.T.T. Press, Cambridge, Massachusetts, 989-1004, 1979.]

DELAUNAIS, D.; MOLOTCHNIKOFF & CASANOVA, C. The influence of retino-collicular pathway stimulation on lateral geniculate cell responses. *Society for Neuroscience Abstracts*, 8: 207, 1982.

DIAMOND, I.T. The evolution of the tectal-pulvinar system in mammals: structural and behavioral studies of the visual system. Symp. Zool. Soc. London, 1973. *Appud* KARTEN, H.J. Visual lemniscal pathways in birds. In: A.M. GRANDA & J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 409-430, 1979.

————— & HALL, W.C. Evolution of the neocortex. *Science*, 164: 251-262, 1969.

DONOVAN, W.J. Structure and function of the pigeon visual system. *Physiol. Psychol.*, 6: 403-437, 1978.

EBBESON, S.O.E. On the organization of central visual pathways in vertebrates. *Brain Behav. Evol.*, 3: 178-194, 1970.

—————. A proposal for a common nomenclature for some optic nuclei in vertebrates and the evidence for common origin of two such cell groups. *Brain Behav. Evol.*, 6: 75-91, 1972.

- EDINGER, L. & WALLENBERG, A. Untersuchungen über das Gehirn der Tauben. *Anat. Anz.*, 15: 245-271, 1899.
- FITZPATRICK, D.; CAREY, R.G. & DIAMOND, I.T. The projection of the superior colliculus upon the lateral geniculate body in *Tupaia glis* and *galago senegalensis*. *Brain Res.*, 194: 494-499, 1980.
- FROST, B.J. & Di FRANCO, D.E. Motion characteristics of single units in the pigeon optic-tectum. *Vision Res.*, 16: 1229-1234, 1976.
- FULLER, J.H. & SCHLAG, J.D. Determination of antidromic excitation by the collision test: problems of interpretation. *Brain Res.*, 112: 283-298, 1976.
- GALLIFRET, Y.; CONDÉ-COURTINE, F. REPÉRANT, J. & SERVIÈRE, J. Centrifugal control in the visual system of the pigeon. *Vision Res.*, 3(suppl.): 185-200, 1971.
- GERKEN, G.M. & JUDY, M.M. Electrode polarization and the detection of electrical stimulation of the brain. *Physiol. Behav.*, 18: 825-832, 1977.
- GIOLLI, R.A. & TOWLS, L.C. A review of axon collateralization in the mammalian visual system. *Brain Behav. Evol.*, 17: 364-390, 1980.
- GRAHAM, J. An autoradiographic study of the efferent con

nections of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 173: 629-654, 1977.

GRANDA, A.M. & MAXWELL, J.H. *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, New York, 436p., 1979.

————— & YAZULLA, S. The spectral sensitivity of single units in the nucleus rotundus of pigeon, *Columba livia*. *J. Gen. Physiol.*, 57: 363-384, 1971.

HALL, W.C. & EBNER, F.F. Thalamo-telencephalic projections in the turtle (*pseudemys scripta*). *J. Comp. Neurol.*, 140: 101-122, 1970.

HAMDI, F.A. & WHITTERIDGE, D. The representation of the retina on the optic tectum of the pigeon. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 39: 111-119, 1954.

HARDY, O. & JASSIK-GERSCHENFELD, D. Spatial organization of the excitatory regions in the receptive fields of the avian optic tectum and their spatial frequency selectivity. *Brain Res.*, 199: 452-458, 1980.

—————; LERESCHE, N. & JASSIK-GERSCHENFELD, D. The spatial organization of the excitatory regions in the visual receptive fields of the pigeon's optic tectum. *Exp. Brain Res.*, 46: 59-68, 1982.

trograde axonal and dendritic flow. *J. Comp. Neurol.*,
170: 153-172, 1976.

———— & WEBSTER, K.E. Thalamo-hyperstriate interrela-
tions in the pigeon. *Brain Res.*, 44: 647-651, 1972.

JASSIK-GERSCHENFELD, D. & GUICHARD, J. Visual receptive
fields of single cells in the pigeon's optic tectum.
Brain Res., 40: 303-317, 1972.

————; ————— & TESSIER, Y. Localization of direc-
tionally selective and movement sensitive cells in the
optic tectum of the pigeon. *Vision Res.*, 15: 1037 -
1039, 1975.

————; LANGE, R.V. & ROPERT, N. Response of movement
detecting cells in the optic tectum of pigeons to chan-
ge of wave length. *Vision Res.*, 17: 1139-1146, 1977.

————; MINOIS, F. & CONDÉ-COURTINE, F. Receptive field
properties of directionally selective units in the pi-
geon's optic tectum. *Brain Res.*, 24: 407-421, 1970.

————; TEULON, J. & HARDY, O. Spatial interactions in
the visual receptive fields of the nucleus dorsolate-
ralis anterior of pigeon thalamus. In: A.M. GRANDA &
J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural mechanisms of behavior in
the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 145-164, 1979.

KARTEN, H.J. The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 167: 164 - 179, 1969.

———. Visual lemniscal pathways in birds. In: A.M. GRANDA & J.H. MAXWELL (Eds.) *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 409 - 430, 1979.

——— & HODOS, W. *A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (Columba livia)*. Johns Hopkins Press, Baltimore, Md., 185p., 1967.

——— & ———. Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 140: 35-52, 1970.

———; ———; NAUTA, W.J.H. & REVZIN, A.M. Neural connections of the visual Wulst of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeons (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). *J. Comp. Neurol.*, 150: 253-278, 1973.

——— & NAUTA, W.J.H. Organization of retino-thalamic projections in the pigeon and owl. *Anat. Rec.*, 160: 373, 1968.

——— & REVZIN, A.M. The afferent connections of the

- HARTING, J.K.; CASAGRANDE, V.A. & WEBER, J.T. The projection of the primate superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: autoradiographic demonstration of interlaminar distribution of tectogeniculate axons. *Brain Res.*, 150: 593-599, 1978.
- HIRSCHBERGER, W. Histologische Untersuchungen an den primären visuellen Zentren des Eulengehirnes und der retinalen Repräsentation in ihnen. *J. Ornithol.* 108: 187 - 202, 1967. Appud KARTEN, H.J. Visual lemniscal pathways in birds. In: A.M. GRAND & J.H. MAXWELL (Eds.), *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 409-430, 1979.
- HODOS, W. Vision and the visual system: a bird's eye view. In: J.M. SPRAGUE & A.M. EPSTEIN (Eds.) *Progress in psychobiology and physiological psychology*. Academic Press, New York, 6: 29-62, 1976.
- & BONBRIGHT, J.C., Jr. Intensity difference thresholds in pigeons after lesions of the tectofugal and thalamofugal visual pathways. *J. Comp. Physiol.*, 87: 1013-1031, 1974.
- & KARTEN, H.J. Brightness and pattern discrimination deficits in the pigeon after lesions of nucleus rotundus. *Exp. Brain Res.*, 2: 151-167, 1966.
- & —————. Visual intensity and pattern discrimination

mination deficits after lesions of the ectostriatum in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 140: 53-68, 1970.

_____ & _____. Visual intensity and pattern discrimination deficits after lesion of the optic lobe in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 9: 165-194, 1974.

_____; _____ & BONBRIGHT, J.C., Jr. Visual intensity and pattern discrimination after lesions of the thalamofugal visual pathway in pigeons. *J. Comp. Neurol.* 148: 447-468, 1973.

_____; MACKO, K.A. & SOMMERS, D.I. Interactions between components of the avian visual system. *Behav. Brain Res.*, 5: 157-175, 1982.

HOLDEN, A.L. The field potential profile during activation of the avian optic tectum. *J. Physiol. (Lond.)*, 194: 75-90, 1968a.

_____. Types of unitary response and correlation with the field potential profile during activation of the avian optic tectum. *J. Physiol. (Lond.)*, 194: 91-104, 1968b.

_____. Receptive properties of retinal and tectal cells in the pigeon. *J. Physiol. (Lond.)*, 201: 56 - 57, 1969.

- . Concentric receptive fields of pigeon ganglion cells. *Vision Res.*, 17: 545-554, 1977.
- . Non-directional and directional ganglion cells in the pigeon retina. *Vision Res.*, 19: 321-326, 1979.
- & POWELL, T.P.S. The functional organization of the isthmo-optic nucleus in the pigeon. *J. Physiol.* (Lond.), 223: 419-447, 1972.
- HUBER, G.C. & CROSBY, E.C. The nuclei and fiber paths of avian diencephalon with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections. *J. Comp. Neurol.*, 48: 1-225, 1929.
- HUGHES, C.P. & PEARLMAN, A.L. Single unit receptive fields and the cellular layers of the pigeon optic tectum. *Brain Res.*, 80: 365-377, 1974.
- HUNT, S.P. A study of forebrain visual areas in the pigeons. Ph.D. Thesis, University College, London, 1973.
- Appud KARTEN, H.J. Visual lemniscal pathways in birds. In: A.M. GRANDA & J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 409-430, 1979.
- & KÜNZLE, H. Observations on the projections and intrinsic organization of the pigeon optic tectum. An autoradiographic study based on anterograde and re-

nucleus rotundus in the pigeon. *Brain Res.*, 2: 368-377, 1966.

KIMBERLY, R.P.; HOLDEN, A.L. & BAMBOROUGH, P. Response characteristics of pigeon forebrain cells to visual stimulation. *Vision Res.*, 11: 475-478, 1971.

LERESCHE, N.; HARDY, O. & JASSIK-GERSCHENFELD, D. Influence des aires télencéphaliques (Wulst) sur la sélectivité directionnelle des cellules tectales chez le pigeon. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294: 833-836, 1982.

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

MACPHAIL, E.M. Hyperstriatal lesions in pigeons (*Columba livia*): effects on retention and perseveration. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 96: 725-741, 1982.

MARTINOYA, C.; REY, J. & BLOCH, S. Limits of the pigeon's binocular field and direction for best binocular viewing. *Vision Res.*, 21: 1197-1200, 1981.

MAXWELL, J.H. & GRANDA, A.M. Receptive fields of movement-sensitive cells in the pigeon thalamus. In: A.M. GRANDA and J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural mechanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y., 177-197, 1979.

MCCABE, B.J.; CIPOLLA-NETO, J.; HORN, G. & BATESON, P. Am-

———— & REPÉRANT, J. Thalamo-hyperstriatal projections in the pigeons (*Columba livia*) as demonstrated by retrograde double-labeling with fluorescent tracers. *Brain Res.*, 245: 365-371, 1982.

MIHAILOVIC, J.; PERISIC, M.; BERGONZI, R. & MEIER, R. E. The dorsolateral thalamus as a relay in the retino-wulst pathway in pigeon (*Columba livia*). An electrophysiological study. *Exp. Brain Res.*, 21: 229-240, 1974.

MILES, F.A. Centrifugal effects in the avian retina. *Science*, 170: 992-995, 1970.

————. Visual response of centrifugal neurons to the avian retina. *Brain Res.*, 25: 411-415, 1971.

————. Centrifugal control of the avian retina. III. Effects of electrical stimulation of the isthmo-optic tract on the receptive field properties of retinal ganglion cells. *Brain Res.*, 48: 115-130, 1972a.

————. Centrifugal control of the avian retina. IV. Effects of reversible cold block of the isthmo-optic tract on the receptive properties of cells in the retina and isthmo-optic nucleus. *Brain Res.*, 48: 131-145, 1972b.

MOLOTCHNIKOFF, S. & LACHAPPELLE, P. Evidence of a collicular input to the dorsal lateral geniculate nucleus in

nesic effects of bilateral lesions placed in the hyperstriatum ventrale of the chick after imprinting.

Exp. Brain Res., 48: 13-21, 1978.

MCGILL, J.I.; POWELL, T.P.S. & COWAN, W.M.. The organization of the projection of the centrifugal fibres to the retina in the pigeon. *J. Anat.*, 100: 35-49, 1966.

MEIER, R.E.; MIHAJLOVIC, J. & CUÉNOD, M. The thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Exp. Brain Res.*, 19: 351-364, 1974.

—————; —————; PERISIC, M. & CUÉNOD, M. The dorsal thalamus as a relay in the visual pathways of the pigeon. *Experientia*, 28: 730, 1972.

MICELI, D.; GIONNI, H.; REPÉRANT, J. & PEYRICHOUX, J. The avian visual Wulst: I. An anatomical study of afferent and efferent pathways. II. An electrophysiological study of the functional properties of single neurons. In: A.M. GRANDA & J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural mechanisms of behavior in the pigeons*. Plenum Press, N.Y., 223-254, 1979.

—————; PEYRICHOUX, J. & REPÉRANT, J. The retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Brain Res.*, 100: 125-131, 1975.

rabbits - electrophysiology. *Exp. Brain Res.*, 40: 221-228, 1980.

MOLOTCHNIKOFF, S. & LACHAPPELLE, P. Corticofugal influence on evoked activity of lateral geniculate neurons in the rabbit. *Exp. Brain Res.*, 29: 527-530, 1977.

MORI, S. Analysis of field response in optic tectum of the pigeon. *Brain Res.*, 54: 193-206, 1973.

NAUTA, W.J.H. & KARTEN, H.J. A general profile of the vertebrate brain with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. In: F.O. SCHMIDT (Ed.). *The Neurosciences: 2nd study program*. Rockefeller Univ. Press, N. Y. 7-26, 1970.

NYE, P.W. On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. *Vision Res.*, 13: 559-574, 1973.

O'FLAHERTY, J.J. An analysis of the extracellular responses in the duck tectum. I: to stimulation of the optic nerve. *Arch. Fisiol.*, 69: 231-251, 1972.

PASTERNAK, T. Delayed matching performance after visual Wulst lesions in pigeons. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91: 472-484, 1977.

————— & HODOS; W. Intensity difference thresholds af-

ter lesions of the visual Wulst in pigeons. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91: 485-497, 1977.

PATEROMICHELAKIS, S. Response properties of visual units in the anterior dorsolateral thalamus of the chick (*Gallus domesticus*). *Experientia*, 37: 279-280, 1981.

PEARLMAN, A.L.; HUGHES, C.P. Functional role of efferents to the avian retina. I. Analysis of retinal ganglion cell receptive fields. *J. Comp. Neurol.*, 166: 111-122, 1976.

PEARSON, R. *The avian brain*. Academic Press, London, 658p. 1972.

PERISIC, M.; MIHAILOVIC, J. & CUÉNOD, M. Electrophysiology of contralateral and ipsilateral visual projections to the Wulst in pigeon (*Columba livia*). *Int. J. Neurosci.*, 2: 7-14, 1971.

PETTIGREW, J.D. & KONISHI, M. Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual Wulst of the barn owl (*Tyto alba*). *Science*, 193: 675-678, 1976.

POWELL, T.P.S. & COWAN, W.M. The thalamic projection upon the telencephalon in the pigeon (*Columba livia*). *J. Anat.*, 95: 79-109, 1961.

RAMON Y CAJAL, S. *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. Maloine, Paris, 1911.

RANCK, J.B., Jr. Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: a review. *Brain Res.*, 98: 417-440, 1975.

REINER, A. & KARTEN, H.J. Laminar distribution of the cells of origin of the descending tectofugal pathways in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 204: 165-187, 1982.

REPÉRANT, J. Nouvelles données sur les projections visuelles chez le pigeon (*Columba livia*). *J. Hirnforsch.*, 14: 151-187, 1973.

————— & ANGAUT, P. The retinotectal projections in the pigeon. An experimental optical and electron microscope study. *Neurosci.*, 2: 119-140, 1977.

—————; MICELI, D. & RAFFIN, J.P. Transneuronal transport of tritiated fucose and proline in the avian visual system. *Brain Res.*, 121: 343-347, 1977.

REVZIN, A.M. Unit responses to visual stimuli in the nucleus rotundus of the pigeon. *Fed. Proc.*, 26: 22-38, 1967.

—————. A specific visual projection area in the

hyperstriatum of the pigeon (*Columba livia*). *Brain Res.*,
15: 246-249, 1969.

_____. Some characteristics of wide-field units in the
brain of the pigeon. *Brain Behav. Evol.*, 3: 195-204 ,
1970.

_____. Functional localization in the nucleus rotun-
dus. In: A.M. GRANDA & J.H. MAXWELL (Eds.). *Neural me-
chanisms of behavior in the pigeon*. Plenum Press, N.Y.
165,-175, 1979.

_____ & KARTEN, H.J. Rostral projection of the optic
tectum and nucleus rotundus in pigeons. *Brain Res.* ,
3: 264-275, 1966/1967.

RITCHIE, T.L.C. Intratelencephalic visual connections and
their relationship to the archistriatum in the pigeon
(*Columba livia*). Ph.D. Thesis, University of Virginia,
217p., 1979.

_____ & COHEN, D.H. The avian tectofugal visual pa-
thway: projections of its telencephalon target ectoes-
triatum complex. *Neurosci. Abstr.*, 3: 94, 1977.

ROBSON, J.A. & HALL, W.C. Projections from the superior
colliculus to the dorsal lateral geniculate nucleus of
the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Brain Res.* ,
113: 379-385, 1976.

- RODIECK, R.W. Visual pathways. *Ann. Rev. Neurosci.*, 2: 193-225, 1979.
- ROGERS, L.J. & MILES, F.A. Centrifugal control of avian retina. V. Effects of lesions of the isthmo-optic nucleus on behavior. *Brain Res.*, 48: 147-156, 1972.
- SHORTESS, G.K. & KLOSE, E.F. Effects of lesions involving efferent fibers to the retina in pigeons (*Columba livia*). *Physiol. Behav.*, 18: 409-414, 1977.
- SINGER, W. Control of thalamic transmission by corticofugal and ascending reticular pathways in the visual system. *Physiol. Rev.*, 57: 386-420, 1977.
- SPRAGUE, J.M.; LEVY, J.; DiBERNARDINO, A. & BERLUCCHI, G. Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 172: 441-488, 1977.
- STONE, J. & FREEMAN, J.A. Synaptic organization of the pigeon's optic tectum: a Golgi and current source density analysis. *Brain Res.*, 27: 203-221, 1971.
- STREIT, P.; STELLA, M. & CUÉNOD, M. Transneuronal labeling in the pigeon visual system. *Neurosci.*, 5: 763-775, 1980.
- TIENHOVEN, A. von & JUHASZ, L.P. Chicken telencephalon, diencephalon and mesencephalon in stereotaxic coordination.

tes. *J. Comp. Neurol.*, 118: 185-197, 1962.

TORREALBA, F.; PARTLOW, G.D. & GUILLERY, A.W. Organization of the projection from the superior colliculus to the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Neuroscience*, 6(7): 1341-1360, 1981.

TSUMOTO, T.; CREUTZFELDT, O.D. & LEGÉNDY, C.R. Functional organization of the cortifugal system from visual cortex to lateral geniculate nucleus in the cat. *Exp. Brain Res.*, 32: 345-364, 1978.

VONEIDA, T.J. & MELLO, N.K. Interhemispheric projections of the optic tectum in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 11: 91-108, 1975.

WAXMAN, S.G. & SWADLOW, H.A. The conduction properties of axons in central white matter. *Prog. Neurobiol.*, 8: 297-324, 1977.

WEBSTER, K.E. Changing concepts of the organization of central visual pathways in birds. In: R. BELLAIRS & E.G. GRAY (Eds.). *Essays on the nervous system*, Oxford University Press, 258-298, 1974.

YAZULLA, S. & GRANDA, A.M. Opponent-color units in the thalamus of the pigeon (*Columba livia*). *Vision Res.*, 13: 1555-1563, 1973.

ZEIER, H. & KARTEN, H.J. The archistriatum of the pigeon:
Organization of afferent and efferent connections. *Brain*
Res., 31: 313-326, 1971.