

INTERAÇÕES BILATERAIS NO SISTEMA ÓPTICO ACESSÓRIO DE POMBOS: UM ESTUDO NEUROANATÔMICO ELETROFISIOLÓGICO



A. Cukiert,
T. A. Azevedo
L. R. G. Brito

RESUMO

O sistema óptico acessório (SOA) tem sido objeto de intensa investigação nos últimos anos, sobretudo após a demonstração de suas ligações com mecanismos de integração visuo-motora. Um aspecto interessante emergente desses estudos, realizados principalmente em aves, diz respeito à possível existência de conexões recíprocas entre os núcleos principais desse sistema, bilateralmente. O presente estudo visou estudar esse aspecto da organização funcional do SOA em pombos, por métodos neuroanatômicos e eletrofisiológicos. Microinjeções eletroforéticas de peroxidase do rábano silvestre (HRP) ou HRP conjugada à aglutinina do germe de trigo (WGA-HRP) foram efetuadas no núcleo da raiz óptica basal (nROB), principal componente do SOA em aves. Em experimentos separados, foram feitos registros unitários e de campo no nROB, e aplicados pulsos elétricos no nROB contralateral e no trato óptico. Os principais resultados obtidos podem ser resumidos como segue: 1) Neurônios marcados retrogradamente por HRP ou WGA-HRP foram encontrados no nROB contralateral, em suas regiões central, dorsal e lateral. 2) A estimulação elétrica do nROB pode gerar potenciais de campo no nROB contralateral, anti e ortodrômicos, 3) A atividade unitária no nROB pode ser suprimida, reduzida ou mesmo levemente facilitada pelos pulsos aplicados no nROB contralateral. Inibição pareceu o efeito predominante e pode ser observada também sobre atividade provocada a partir do trato óptico. Estes dados confirmam a existência de conexões inter-hemisféricas no SOA de pombos, indicando ainda que o nROB está sujeito a uma importante ação modulatória a partir de seu equivalente contralateral. Isto poderia representar um importante mecanismo de controle oculomotor nesses animais e talvez outros vertebrados.

SUMMARY

The accessory optic system (AOS) has been object of extensive investigation in the last few years, mainly after the demonstration of its involvement with visuo-motor, and specially oculomotor, mechanisms. An interesting pattern that has emerged from these studies relates to the possible existence of reciprocal connections between the main accessory optic nuclei. The present study aimed to analyze this point of the functional organization of AOS in pigeons, by neuroanatomical and electrophysiological methods. Electrophoretic injections of horseradish peroxidase (HRP) or wheat germ agglutinin-HRP (WGA-HRP) were made into the nucleus of the basal optic root (nBOR) of the AOS. In separate experiments, unitary and field potential recordings were performed in the same nucleus, while electrically stimulating the contralateral nBOR and optic nerve. The main results are summarized below. 1) Retrogradely labeled neurons were found in the contralateral nBOR, in its central, dorsal and lateral portions. 2) Electrical stimulation of nBOR could evoke field potentials in the contralateral nBOR, both anti-and orthodromic. 3) nBOR unitary activity could be abolished, depressed or even slightly increased by pulses applied in the contralateral nBOR. Inhibition by long periods was the dominant pattern in these experiments, and could also be observed upon optic nerve evoked firing. The above data confirm the existence of reciprocal connections between main accessory optic nuclei in pigeons, besides indicating that nBOR receives a powerful influence from its contralateral counterpart. This could represent an important mechanism in oculomotor control functions in birds and perhaps other vertebrates as well.

INTRODUÇÃO

O sistema óptico acessório (SOA) em pombos (*Columba livia*) compõe-se basicamente de um agrupamento neuronal, o núcleo da raiz óptica basal (nBOR) ou núcleo ecto-mamilar, innervado por fibras que constituem um trato chamado raiz óptica basal (BOR). O BOR origina-se de células ganglionares retínicas especiais, as células ganglionares deslocadas de Dogiel (DGC) (Karten et al., 1977; Reiner et al., 1979; Heaton et al., 1979), que se dispõem fora da camada ganglionar, encontrando-se

Departamento de Fisiologia e Biofísica, Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, 05508 — São Paulo, S.P., Brasil.

Auxílio Financeiro: CNPq (Proc. n.º 30.0826/81)

Correspondência: Ac. Arthur Cukiert, Departamento de Fisiologia e Biofísica, Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo, 05508, São Paulo, Brasil.

Palavras-chave: sistema óptico acessório, estudo neuroanatômico, eletrofisiologia, sistema visual, pombos

axônios de diâmetro superior aos outros componentes na camada plexiforme interna. Dessas células partem do nervo óptico e que correm medialmente no trato óptico, constituindo o BOR. Os outros eferentes retinianos dirigem-se a: 1) complexo dorsolateral talâmico; 2) pré-tecto; 3) tecto óptico; 4) hipotálamo; 5) núcleo lenticular do mesencéfalo; 6) núcleo geniculado ventral.

O complexo do nBOR compõe-se de três porções. O nBOR, o nBOR dorsal, que circunda incompletamente o nBOR em suas porções medial e dorsal, e o nBOR lateral, que repousa lateralmente ao nBOR por sobre o estrato óptico do tecto.

Nos mamíferos (Grasse e Cynader, 1982), o SOA é composto de três pares de núcleos terminais localizados anteriormente próximos à junção meso-diencefálica. Cada núcleo terminal recebe uma projeção de fibras primárias a partir do olho contralateral, coletivamente chamadas de trato óptico acessório (AOT). O mais evidente destes núcleos é o núcleo terminal medial (MTN). O MTN está localizado na região basal do cérebro, ventral ao núcleo rubro um pouco rostralmente à emergência do nervo oculomotor (N III). Quanto aos outros dois núcleos acessórios, o núcleo terminal lateral (LTN) é localizado pósterodorsalmente ao MTN, ficando ventromedial ao corpo geniculado medial enquanto que o núcleo terminal dorsal (DTN) é encontrado na porção antero-lateral do colículo superior imerso no extremo lateral do pré-tecto dorsal.

O SOA tem sido objeto de intensa investigação nos últimos anos, sobretudo após a demonstração de suas ligações com mecanismos de integração visuomotora (vide discussão). Um aspecto interessante emergente desses estudos, realizados principalmente em aves, diz respeito à possível existência de conexões recíprocas bilaterais entre os núcleos principais desse sistema, aspecto este que foi por nós analisado em pombos.

MATERIAL E MÉTODO

Pombos (*Columbia livia*) com peso entre 350 e 450g foram utilizados neste estudo. Antes de iniciada a conduta estereotáxica e o registro, estes animais foram anestesiados com hidrato de cloral (400 mg/kg peso, i.p.). Esta anestesia era suficiente, em geral, para manter os animais inconscientes por toda a duração dos experimentos. O estereotáxico é aquele modificado com o adaptador de Revzin (de acordo com atlas estereotáxico para pombos de Hodós e Karten, 1967) a partir de estereotáxico para ratos, pois os pombos possuem condutos auditivos externos de formato e angulação diferentes da do rato. A temperatura corpórea não foi necessariamente controlada pois com a pequena duração dos experimentos não se registrava queda apreciável da temperatura corpórea do animal.

Colocava-se o animal no aparato estereotáxico e fazia-se a direse, com uma incisão mediana sagital. Para a implantação do(s) eletrodo(s) de estimulação procedia-se à retirada de uma pequena porção da massa craniana, o suficiente para a passagem do referido eletrodo (geralmente $\pm 1\text{mm}^2$). Os eletrodos bipolares de estimulação foram feitos com dois fios de aço, de 0,2mm de diâmetro cada, trançados, completamente isolados com verniz e com "nós" consecutivos distantes mais ou menos 1mm e com resistência final de $5-10 \times 10^4$ ohms. Estes eletrodos foram implantados de acordo com sua localização prevista (trato óptico, núcleo da raiz óptica basal, cerebelo vesicular) e após o preenchimento do espaço restante entre estes e a abertura craniana com gel-foam, eram fixados definitivamente com acrílico polimerizante tipo odontológico.

Os microeletrodos de registro foram feitos com aço ou tungstênio. Fios dos referidos metais foram mergulhados em ácido clorídrico a 15% (no caso de aço) ou processado segundo a técnica de Levick (1972) no caso do tungstênio, até que se tornassem suficientemente delgados, até 5-10 micras, o que era comprovado por exame ao microscópio. Após lavagem em água e álcool estes microeletrodos eram secos em estufas a 37°C por um dia, após o qual recebiam camadas sucessivas de verniz de 30 em 30 minutos, até que se verificasse seu isolamento perfeito, com resistência final de $2-8 \times 10^6$ ohms. Estes microeletrodos foram montados em suportes feitos com pedaços de agulhas hipodérmicas para facilidade de manuseio. Para a penetração do microeletrodo de registro, abria-se uma cavidade maior ($\pm 4\text{mm}^2$). Com estes orifícios podiam-se fazer várias penetrações até que se encontrassem células visuais ou campos elétricos em resposta a estímulos visuais e/ou elétricos. (fig. 1)

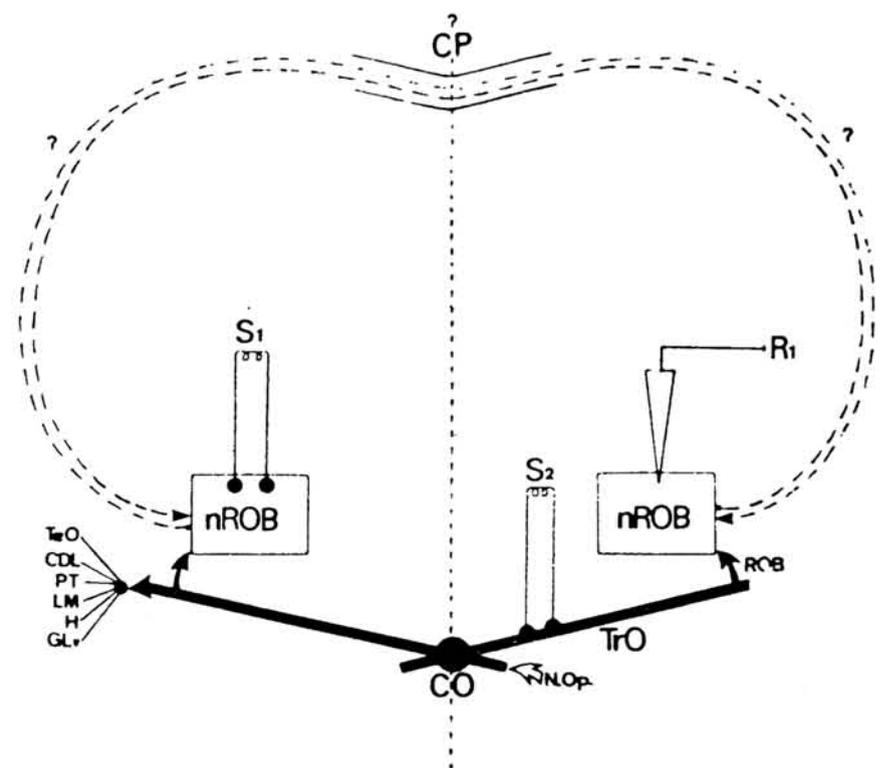


Fig. 1 — Esquema geral do posicionamento dos diversos eletrodos em um experimento padrão. A existência da conexão via comissura posterior foi investigada. Em alguns experimentos, implantou-se um terceiro eletrodo de estimulação no cerebelo vestibular. S — eletrodo de estimulação; R — eletrodo de registro.

A atividade unitária celular era registrada e chegava ao osciloscópio após passar pelo pré-amplificador, fotografada ou gravada em fitas. O pré-amplificador foi ligado a um sistema de áudio, de modo que a atividade celular podia ser "ouvida".

Ao final dos experimentos, lesões eletrolíticas eram efetuadas tanto nos locais de estimulação como de registro (1 mA — 10s — 3x no local de registro; 0,5 mA — 10s — 1x no local de estimulação). Após o sacrifício com éter, o animal era decapitado com a peça sendo guardada em formol a 4% para posterior histologia (coloração com cresil-violeta) e comprovação do posicionamento dos diferentes eletrodos.

Algumas vezes trabalhou-se com a preparação de "animal talâmico", no qual todo o telencéfalo foi retirado por sucção pela facilidade de acesso ao nBOR que este procedimento provê, aparentemente sem danos à fisiologia do resto do sistema nervoso, visto que ani-

mais com estas lesões sobrevivem e podem retornar à vida aparentemente normal após 15 dias.

Os estímulos foram elétricos e visuais. Os estímulos elétricos eram comandados a partir de um gerador de pulsos, mediado por uma unidade de isolamento. A aparelhagem era conectada de modo que o gerador de pulsos pudesse comandar o osciloscópio. A polaridade destes estímulos era invertida para diferenciar se prováveis campos elétricos dos artefatos de estímulo. Potenciais antidrômicos eram reconhecidos basicamente por terem latência constante mesmo com aumento da frequência de estimulação.

Executava-se estimulação visual com luz branca ou colorida a todo o momento quando da descida do eletrodo de registro, para que se pudesse perceber diferentes células respondendo à luz.

As respostas aos estímulos foram analisadas nos seguintes parâmetros: inibindo ou excitação, presença de potenciais evocados (ortodrômico e antidrômico), latência de resposta.

Os seguintes critérios foram utilizados na identificação das células do nBOR:

- 1) A unidade respondia a estímulos do trato óptico;
- 2) Células com atividade espontânea, disparando em grupos de potenciais de ação, com resposta à luz e normalmente a movimentos da luz em direções preferenciais (seletividade direcional);
- 3) Quando a lesão era efetuada próximo de onde se havia registrado atividade de uma célula visual e sua posição comprovada na histologia;
- 4) Estímulo do cerebelo vestibular e do registro de campos em certa posição indica localização no nBOR, pois este projeta-se maciçamente ao cerebelo vestibular (campo antidrômico, vide discussão), o que não ocorre com qualquer outra estrutura desta região.

A técnica neuroanatômica incluía: injeção por eletroforese com micropipetas de vidro (diâmetro interno de 12-20 micras) preenchidas com HRP e WGA-HRP injeção deste volume por meio de uma corrente constante de $0,5-1,0 \times 10^6$ amperes passada na solução por 1,5-6,0 minutos, sobrevida de dois dias, anestesia e perfusão intracardíaca com paraformaldeído e glutaraldeído, microtomia, montagem, histoquímica com tetrametil-benzidina (Mesulam et al, 1980) e coloração (Sharmmah Lagnado, 1983) (em publicação). Foram executadas injeções unilaterais no núcleo da raiz óptica basal.

RESULTADOS

As injeções de HRP e WGA-HRP mostraram basicamente neurônios marcados retrogradamente no nROB contralateral, em suas regiões central, dorsal e lateral, atravessando a comissura posterior e terminando aparentemente na parte dorsal do nBOB contralateral (fig. 2).

A estimulação elétrica de nROB pode gerar potenciais de campo no nROB contralateral, anti e artodrômicos, a latências entre 0,5 e 1,9 ms e 1,2 e 6,0 ms, respectivamente.

A atividade unitária no nROB pode ser suprimida, reduzida ou mesmo levemente facilitada pelos pulsos aplicados no nROB contralateral. Inibição pareceu o efeito predominante, e pode ser observada também sobre a atividade provocada a partir do trato óptico, a intervalos inter-estímulos entre 3 a 10 ms (fig. 3).

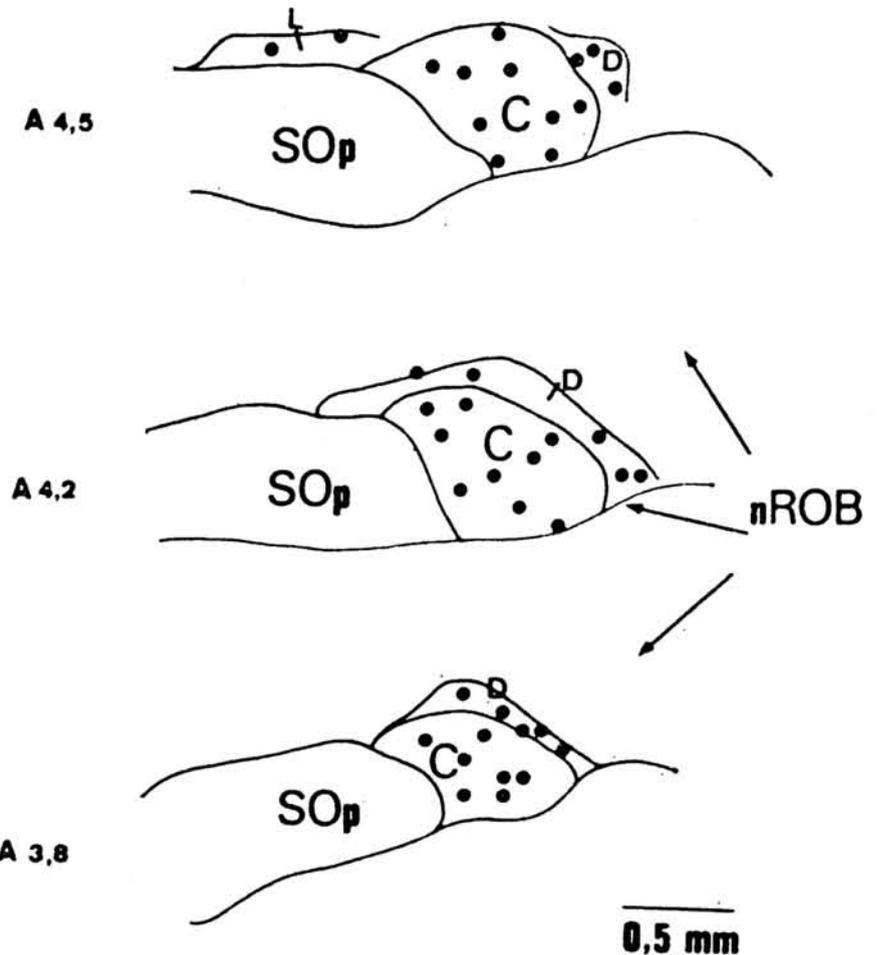


Fig. 2 — Padrões de marcação no nBOR contralateral ao local de injeção. A maioria das fibras que foram encontradas dirigindo-se ao complexo do nBOR terminavam em sua porção dorsal. C — central; L — lateral; D — dorsal.

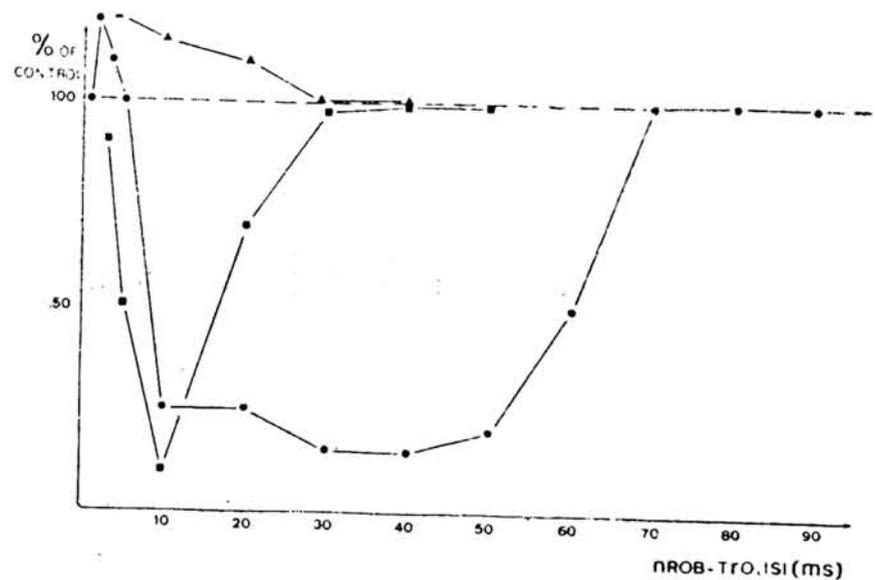


Fig. 3 — Gráfico demonstrando os principais padrões obtidos nos experimentos. Δ e □ — registro do campos; ○ — registro unicelular. Foi mantida uma atividade basal (100%) por estimulação do trato óptico. Na abscissa encontra-se o tempo decorrido após o estímulo do nBOR contralateral ao de registro.

Δ — facilitação que se prolonga por cerca de 30 ms;
 □ — inibição que se prolonga também até aproximadamente 30 ms, de maior controle da atividade local, quando comparada com a facilitação acima citada;

○ — célula com efeito misto, apresentando facilitação inicial seguida de uma inibição duradoura (70 ms).
 Legenda para as figuras: CO — Quiasma óptico; CP — Comissura posterior; GLv — Núcleo geniculado ventral; H — Hipotálamo; NLM — Núcleo lentiforme do mesencéfalo; NOp — Nervo óptico; nBOR — Núcleo da raiz óptica basal; PT — Pré-tecto; ROB — Raiz óptica basal; SOp — Estrato óptico do teto; TeO — Tecto óptico; TrO — Trato óptico.

DISCUSSÃO

O pombo (*Columbia livia*) é um dos animais de escolha para estudos do sistema visual. Isto se deve a algumas de suas características:

1) É um conceito muito difundido de que o processo de evolução do sistema nervoso inclui uma crescente encefalização, ou seja, o aparecimento de grande massa telencefálica, desenvolvimento este que teria culminado nos mamíferos e que seria seguido de uma complexidade cada vez maior de padrões comportamentais. As aves e portanto os pombos, possuem um tecto óptico extremamente desenvolvido (e portanto visão bastante desenvolvida), além de um grande telencéfalo. Em verdade, "as aves possuem uma intensidade da qualidade que chamamos vida como não se encontra em nenhum vertebrado excluindo-se os mamíferos" (em Webster, 1974);

2) Os vertebrados mais inferiores são dotados de uma visão lateral (olhos lateralizados) e caracterizam-se pela ausência de fóvea em sua retina. Além disso, sua visão binocular quase não existe. Animais como os mamíferos — inclusive o homem, possuem uma visão frontal (olhos anteriorizados) e sua retina é dotada de uma estrutura especial: a fóvea. A visão binocular surge então resultante da intersecção dos dois campos visuais direito e esquerdo, melhorando muito certas características da visão. Os pombos são animais intermediários, tendo visão mais ou menos lateral com um pequeno (quando comparado aos mamíferos) campo binocular e com retina dotada de fóvea. Isto pode ajudar-nos a compreender o desenvolvimento dos diversos relês do sistema visual, através de comparações na escala filogenética (Nye, 1973, Martinoya et al., 1981);

3) Os nervos ópticos do pombo (*Columbia livia*) sofrem uma decussação total a nível do quiasma óptico, o que significa que os relês visuais que recebem aferentes primários da retina, o fazem somente a partir do olho contralateral. O fato dos nervos ópticos terem uma decussação completa a nível de quiasma óptico tem implicações interessantes a nível da interpretação das transferências e interações interhemisféricas nos pombos (em relação ao sistema visual). Nos mamíferos, por exemplo, a decussação incompleta torna as interações interhemisféricas muito mais complexas e de difícil interpretação, o que não ocorre com os pombos, já que qualquer atividade modulatória interhemisférica atuará sobre um sinal retiniano muito mais puro (fino). Streit et al., 1980 mostraram que ao tempo em que o animal (pombo) está perfazendo visão binocular, existe uma diferença de atividade nos dois núcleos ópticos acessórios direito e esquerdo, medida esta realizada pelo método da 6 deoxi-O glicose marcada. Isto pode ser sinal de dominância hemisférica e/ou resultado da interação entre os diversos relês do sistema óptico.

Nossos experimentos sugerem que um desses mecanismos de modulação interhemisférica seria basicamente uma inibição, provavelmente recíproca e predominante unilateralmente, não esquecendo porém as ações facilitatórias que também existem mas em menor grau.

Brecha et al., (1980) demonstraram que o nBOR tem projeções maciças para o complexo oculomotor (bilateralmente), núcleo lentiforme do mesencéfalo pars magnocellularis ipsilateral, para a oliva inferior bilateralmente (importante estação para a passagem de impulsos para o flóculo e para-flóculo, que representam o cerebelo vestibular (Brauth e Karten, 1975; Brauth e Karten, 1979; Simpson et al., 1979; Brecha e Karten, 1979; Clarke, 1979)), além de conexões com o núcleo do tro-

clear e com o núcleo intersticial. Maiores detalhes sobre estas conexões podem ser encontrados em Marg (1964), Cohen e Karten (1974), Donovan (1978) e Karten (1979).

Por tais conexões e as características eletrofisiológicas das células do nBOR (respondem só a estímulos visuais cinéticos e não estáticos, campos receptivos de grande dimensão (Britto et al., 1981), o sistema óptico acessório está sendo implicado em mecanismos visuomotores (Burns e Wallman) (em publicação), como por exemplo a coordenação dos globos oculares quando da perseguição de objetos.

Fite et al (1977) e Fite (1979) demonstraram correlações entre a atividade unitária celular dos neurônios do nBOR com o nistagmo celular, tanto eletrofisiologicamente como por meio de lesões (Gionni et al., 1981).

Assim, estes dados confirmam a existência de conexões interhemisféricas no SOA de pombos, indicando ainda que o nROB está sujeito a uma importante ação modulatória a partir de seu equivalente contralateral. Isto poderia representar um importante mecanismo de controle oculomotor nesses animais e talvez outros vertebrados.

O estudo das diversas interações entre cada relê da via visual (Britto, 1981 Lereshe et al., 1982) talvez nos ajude cada vez mais a compreender a funcionalidade deste importante sistema sensorial.

Agradecimentos:

Gostaria aqui de agradecer ao prof. Luis R. G. de Britto por ter me sempre auxiliado e incentivado em meu interesse pelas neurociências, bem como ao professor César Timo Iaria, titular da Neurofisiologia do ICB.

Arthur Cukiert

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Brauth, S. E. & Karten, H. J. (1975) — Accessory optic nuclear projections to the flocculo-nodular lobe of the cerebellum: A possible channel for eye-neck control systems. *Neurosci. Abstr.* 1, 217.
2. Brauth, S. E. & Karten, H. J. (1979) — Direct accessory optic projection to the vestibulo-cerebellum: A possible channel for oculomotor control systems. *Exp. Brain Res.* 28, 73-84.
3. Brecha, N. & Karten, H. J. (1979) — Accessory optic projections upon oculomotor nuclei and vestibulo-cerebellum. *Science*, 203, 2, 913-916.
4. Brecha, N.; Karten, H. J. & Hunt, S. P. (1980) — Projections of the nucleus of the basal optic root in the pigeon: An autoradiographic and horseradish peroxidase study. *J. Comp. Neurol.* 189: 615-670.
5. Britto, L. R. G. (1981) — O sistema óptico acessório: um estudo eletrofisiológico em pombos. Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo.
6. Britto, L. R. G.; Natal, C. L.; Marcondes, A. M. — The accessory optic system in pigeons: receptive fields properties of identified neurons. *Brain Res.*, 206 (1981) 149-154.
7. Burns, S.; Wallman, J. — Relation of single unit properties to the oculomotor function of the nucleus of the basal optic root (accessory optic system) in chickens. *Exp. Brain Res.*, in press.
8. Clarke, P. G. H. — Some visual and other connections to the cerebellum of the pigeon. *J. Comp. Neur.*, 174, 535-552.
9. Cohen, D. H. & Karten, H. J. (1974) — The structural organization of the avian brain. In I. J. Goodman and M. W. Schein (Eds). *Birds: Brain and behavior*, Academic Press, N.Y., 49-87.
10. Donovan, W. J. — Structure and function of the pigeon visual system. *Phys. Psych.* 1978, vol. 6 (4) 403-437.

11. Fite, K. V. (1979) — Optokinetic nystagmus and the pigeon visual system. Em A. M. Grand e J. H. Maxwell (Eds). **Neural Mechanisms of Behavior in the Pigeon**. Plenum Press, New York.
12. Fite, K.; Reiner, A. & Hunt, S. P. (1977) — The accessory optic system and optokinetic nystagmus. **Neurosci, Abstr.** 559.
13. Gioanni, H.; Rey, J.; Villalobos, J.; Bouyer, J. J. & Gioanni, Y. — Optokinetic nystagmus in the pigeon (*Columbia livia*). **Exp. Brain Res.** (1981) 44: 362-370.
14. Grasse, K. L. & Cynader, M. S. — Electrophysiology of medial terminal nucleus of Accessory Optic System in the cat. **J. Neurophys.** vol. 48, n.º 2, August 1982.
15. Heaton, M. B.; Alvarez, I. M. & Crandall, J. E. — The displaced ganglion cell in the avian retina: developmental and comparative consideration. **Anat. Embryol.** 155: 161-178 m (1979).
16. Karten, H. J. (1979) — Visual lemniscal pathways in birds. Em A. M. Grand e J. H. Maxwell (Eds). **Neural Mechanism of Behavior in the Pigeon**. Plenum Press, New York.
17. Karten, H. J.; Fite, K. V. & Brecha, N. (1977) — Specific projections of displaced retinal ganglion cells upon the accessory optic system in the pigeon (*Columbia livia*). **Proc. Natl. Acad. Sci.** 74, 4, 1753-1756.
18. Karten, H. J. & Hodos, W. (1967) — **A stereotaxic atlas of the pigeon (*Columbia livia*)**. Johns Hopkins Press, Baltimore, M.D.
19. Lereshe, N.; Hardy, O.; Jassik-Gerschenfel, D. — Influence des aires télencéphaliques (Wulst) sur la sélectivité directionnelle des cellules tectales chez le pigeon. **C.R. Acad. Sc. Paris** t294 (3 Mai 1982 — série III, 833-836).
20. Levick, W. R. (1972) — Another tungstein microelectrode. **Med. & Biol. Eng.** 10, 510-515.
21. Marg, E. (1964) — The accessory optic system. **Ann. Acad. Sci.** 117: 35-52.
22. Martinoya, C.; Rey, J. & Block, S. — Limits of the pigeon's binocular field and direction for best binnocular viewing. **Vision Res.**, vol. 21, pp 1197-1200, 1981.
23. Mesulam, M. M.; Hegarty, E.; Barbas, H.; Carson, K. A.; Gower, E. C.; Knapp, A. G.; Moss, M. B. & Mulson, E. J. 1980 — Additional factor influencing sensitivity in the tetramethyl benzidina method for HRP neurohistochemistry.
24. Nye, P. W. (1973) — On the functional differences between frontal and lateral visual fields of the pigeon. **Visio Res.**, 13, 559-574.
25. Reiner, A.; Brecha, N. & Karten, H. J. (1979) — A specific projections of retinal displaced ganglion cells to the nucleus of the basal optic root in the chicken. **Neurosci.**, 4, 1679-1688.
26. Shammah-Lagnado, S. J.; Ricardo, J. A.; Sakanoto, N. T. M. N. & Negrão, N. — Afferent connections of the mesencephalic reticular formation: A horseradish peroxidase study in the rat. **Neurosci.**, in press.
27. Simpson, J. L.; Soodak, R. E.; Hess, R. — The accessory optic system and its relation to the vestibulo-cerebellum. **Prog. Brain Res.** 50: 715-724, 1979.
28. Strett, P.; Burkhalter, A.; Stella, M. & Quénod, M. — Patterns of activity in pigeons brain's visual relays as revealed by the 14C-2-deoxyglucose method. **Neurosci**, vol. 5, pp 1053-1066, 1980.
29. Webster, K. E. (1974) — Changing concepts of the organization of central visual pathways in birds. Em R. Bellairs e E. G. Gray (Eds): **Essays on the nervous system**. Oxford University Press, pg. 258-298.

