

LUIZ AUGUSTO MIZIARA RIBEIRO

**CARACTERIZAÇÃO HISTOQUÍMICA E IMUNOISTOQUÍMICA DE ÁREAS
TELENCEFÁLICAS DA CORUJA-DA-IGREJA (*Tyto alba*)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Humana do Instituto de Ciências Biomédicas da Universidade de São Paulo, para obtenção do Título de Mestre em Ciências.

Área de concentração: Fisiologia Humana

Orientador: Prof. Dr. Martin Andreas Metzger

São Paulo

2009

RESUMO

RIBEIRO, L. A. M. **Caracterização histoquímica e imunoistoquímica de áreas telencefálicas da coruja-da-igreja (*Tyto alba*)**. 2009. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Corujas se destacam por suas excepcionais habilidades visuais e auditivas. Vários estudos eletrofisiológicos mostram que muitas das principais propriedades dos neurônios no Wulst visual e no Field L auditivo de corujas são semelhantes às daquelas de neurônios no córtex visual e auditivo primário de mamíferos, respectivamente. Em contraste às ricas informações sobre as propriedades eletrofisiológicas dos neurônios em áreas visuais e auditivas no telencéfalo de corujas, poucos trabalhos investigaram a neuroanatomia e neuroquímica de áreas telencefálicas em corujas. Assim, caracterizamos no presente estudo através de técnicas convencionais histológicas, histoquímicas e imunoistoquímicas as principais estruturas do telencéfalo da coruja-da-igreja. Os componentes estriatais e palidais dos núcleos da base (Ndb) foram delineados através de seus distintos padrões de imunomarcção para a fosfoproteína DARPP-32 e para tirosina hidroxilase (TH). Ambos os marcadores foram altamente enriquecidos nas estruturas estriatais dos Ndb. Áreas sensoriais primárias tálamo-recipientes dentro do nidopálio (N), como o entopálio (E) visual, a sub-região L2 do Field L auditivo e o núcleo basorostral palial trigeminal, foram caracterizadas pela quase ausência de imunomarcção para DARPP-32 e também pela alta atividade da enzima citocromo oxidase. Os diferentes componentes do Field L ocuparam uma grande fração do N caudomedial. Também o Wulst visual, o alvo telencefálico da via talamofoga, se destacou como uma região enorme no dorso do cérebro. As distintas pseudo-camadas presentes no Wulst foram delineadas com uma combinação de métodos, incluindo a coloração de Nissl, ativação da enzima citocromo oxidase, inervação por fibras mielinizadas e imunomarcção para DARPP-32. Em contraste, o E, o principal alvo da via tectofoga se revelou bem menor. Distintas áreas no N mediorrostral e N caudolateral foram destacados por sua rica inervação por fibras TH+, indicando que se trata de áreas associativas.

Estes dados sugerem que a morfologia e neuroquímica dos núcleos da base e de outros componentes telencefálicos da coruja-da-igreja são semelhantes às daquelas em outras espécies de aves. Contudo, o Wulst visual e também o Field L se destacaram por seu enorme tamanho e grau de organização, refletindo a importância da via talamofoga e do sistema auditivo no comportamento de corujas.

Palavras-chave: Sistema visual. Sistema auditivo. Aves. Dopamina. DARPP-32.

ABSTRACT

RIBEIRO, L. A. M. **Histochemical and immunohistochemical characterization of forebrain areas in the barn owl (*Tyto alba*)**. Master thesis (Physiology). Instituto de Ciências Biomédicas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Owls possess exceptional visual and auditory capacities. Several electrophysiological studies revealed that many of the functional key features of neurons in the visual Wulst and auditory Field L of owls are similar to those of neurons in the primary visual and auditory cortex of mammals, respectively. In contrast to the rich information about the electrophysiological properties of neurons in visual and auditory forebrain areas of owls, few studies have investigated the neuroanatomy and neurochemistry of the forebrain in owls. For this purpose, we characterized in the present study by conventional histological, histochemical and immunohistochemical techniques the principal forebrain structures in the barn owl. The principal striatal and pallidal components of the basal ganglia were convincingly delineated by their distinct immunostaining patterns for the phosphoprotein DARPP-32 and tyrosine hydroxylase (TH). Both of these markers were highly enriched in the striatal components of the basal ganglia. Primary thalamorecipient sensory areas within the nidopallium (N), such as the visual entopallium (E), the L2 sub-region of the auditory Field L and the trigeminal basorostral palial nucleus were characterized by the almost absence of DARPP-32 immunostaining and also a high activity of the enzyme cytochrome oxidase. The different components of Field L occupied a great portion of the caudomedial N. Also the visual Wulst, the main telencephalic target of the thalamofugal pathway, was outlined as an enormous region in the dorsal telencephalon. The distinct pseudo layers present in the visual Wulst were delineated by a combination of methods, including Nissl staining, activation of the enzyme cytochrome oxidase, distribution of myelinated axons and immunostaining for DARPP-32. In contrast, the E, principal target of the tectofugal pathway was quite small. Distinct regions in the mediorostral and caudolateral N were outlined by their rich innervation by TH+ fibers, indicating that they might fulfill associative functions.

These data suggest that the morphology and neurochemical profile of the basal ganglia and other forebrain areas of the barn owl are similar to the organization in other bird species. However, the visual Wulst and also Field L were highlighted by their enormous size and high degree of organization, probably reflecting the importance of the thalamofugal visual pathway and the auditory system for the behavior of owls.

Keywords: Visual system. Auditory system. Birds. Dopamine. DARPP-32.

1 INTRODUÇÃO

1.1 A coruja como modelo experimental

As aves são animais que apresentam desenvolvida capacidade visual e auditiva. Algumas espécies de aves possuem acuidade visual e discriminativa comparável, ou até superior, àquela em humanos (VON FERSEN e DELIUS, 1989; HODOS, 1993; WATANABE *et al.*, 1995; EMERY, 2006). A visão é utilizada pelas aves em seu comportamento alimentar, em sua navegação e migração, para escapar de predadores e também em seu comportamento social. Isto torna a visão provavelmente mais importante para aves do que para qualquer outra classe de vertebrados (SHIMIZU e BOWERS, 1999). Dentre as aves, corujas se destacam por suas excepcionais habilidades visuais. Corujas possuem olhos extremamente frontais (IWANIUK e WYLIE, 2006; IWANIUK *et al.*, 2008) e conseqüentemente um grande campo visual binocular. Por ter olhos frontais e visão binocular desenvolvida, as corujas atingem alto desempenho para localização espacial, mesmo em condições de visibilidade desfavoráveis (VAN DER WILLIGEN *et al.*, 2002). Esses fatos tornam a coruja um excelente modelo para estudos comparativos, no que concerne à visão binocular em primatas (NIEDER e WAGNER, 2001; VAN DER WILLINGEN *et al.*, 2003). Dentre as estruturas visuais no cérebro de corujas, o Wulst visual é de particular interesse. Em aves, o Wulst visual é a estrutura telencéflica recipiente de projeções da via retino-talamófica (KARTEN *et al.*, 1973; SHIMIZU e BOWERS, 1999). Nas corujas, essa estrutura é particularmente grande e desenvolvida (KARTEN *et al.*, 1973; IWANIUK e WYLIE, 2006; IWANIUK *et al.*, 2008). Estudos eletrofisiológicos demonstraram que muitas das principais propriedades dos neurônios no Wulst visual de corujas são extremamente semelhantes àsquelas dos neurônios no córtex visual primário (V1) de primatas. Assim, o Wulst visual de corujas dispõe de neurônios com pequenos campos receptores organizados retinotopicamente, seletividade para disparidade binocular, orientação do estímulo e direção do movimento (PETTIGREW e KONISHI, 1976a, b; PETTIGREW, 1978, 1979; WAGNER e FROST, 1993; NIEDER e WAGNER, 2000, 2001a, b).

Porém, as excepcionais capacidades de corujas como predadores noturnos se dão provavelmente não somente por causa da sua altíssima acuidade visual. Uma série de estudos eletrofisiológicos e neuroanatômicos na coruja-da-igreja (*Tyto alba*) mostrou que corujas também possuem um sofisticado sistema auditivo, capaz de captar uma ampla gama de freqüências (COHEN e KNUDSEN, 1994; 1996; COHEN *et al.*, 1998). Além disso, foi verificado que a coruja-da-igreja faz uso de uma via auditiva para localização de objetos que vai do mesencéfalo até o “Field L” no telencéfalo, e traduz pistas de localização auditiva em complexas representações no espaço (KNUDSEN *et al.*, 1979; KNUDSEN, 2002). Assim como humanos (McALPINE, 2005), corujas fazem principalmente uso da pequena diferença com a qual um estímulo sonoro chega às duas orelhas para revelar a origem de sinais sonoros (KNUDSEN, 2002).

Em contraste às ricas informações sobre as propriedades eletrofisiológicas em áreas visuais e auditivas no telencéfalo de corujas, somente poucos trabalhos investigaram a neuroanatomia e neuroquímica de áreas telencefálicas visuais e auditivas em corujas (BRAVO e PETTIGREW, 1981; KARTEN *et al.*, 1973; BAGNOLI *et al.*, 1990; COHEN *et al.*, 1998). Em geral, em contraste a outras espécies de aves como pombos, galinhas, codornas e o mandarim (“zebra finch”), nas quais a organização do telencéfalo foi muito bem explorada durante as últimas décadas (REINER *et al.*, 2004, 2005; JARVIS *et al.*, 2005), ainda não existe um estudo detalhado sobre a organização geral do telencéfalo em corujas. Assim, o objetivo principal do presente trabalho é caracterizar através de técnicas convencionais histológicas, histoquímicas e imunoistoquímicas as principais estruturas do telencéfalo da coruja-da-igreja.

1.2 O telencéfalo de aves

Aves e mamíferos representam linhas filogenéticas paralelas que divergiram ao longo da evolução. Assim, os cérebros de aves e mamíferos evoluíram independentemente e se adaptaram ao seu ambiente específico durante um período de cerca 300 milhões de anos (STRIEDTER, 1997, 2005; MEDINA e REINER 2000; PUELLES 2001; JARVIS *et al.*, 2005; REINER *et al.*, 2005). Ambos, aves e

mamíferos, possuem cérebros grandes, mas em particular o telencéfalo de aves possui aparência completamente diferente daquele do telencéfalo de mamíferos. A diferença mais significativa entre o telencéfalo de mamíferos e aves é a falta de um manto cortical laminado em aves. A maior parte do telencéfalo de aves não apresenta uma laminação óbvia, como o córtex de mamíferos, e está organizado em grupamentos de células bastante uniformes, separados por zonas estreitas (lâminas) pobres em células. Isso, junto com o fato de que a maioria dos neurônios no telencéfalo de aves são constituídos por neurônios com árvores dendríticas com orientação radial, remanescentes da maioria dos neurônios presentes nas estruturas dos núcleos da base (NdB) de mamíferos, resultou na conclusão de que aves não possuem áreas corticais equivalentes ao neocórtex de mamíferos, mas um cérebro que é largamente dominado por estruturas equivalentes aos NdB (EDINGER, *et al.*, 1903; EDINGER, 1908; ARIËNS-KAPPERS, 1909). Essa conclusão resultou, no passado, em uma nomenclatura (EDINGER *et al.*, 1903; ARIËNS-KAPPERS *et al.*, 1936) para as estruturas telencefálicas em aves, na qual a maioria das estruturas foi denominada com o sufixo estriado (ex. “neostriado”, “hiperestriado”, etc.). Através de estudos conduzidos por pioneiros da neuroanatomia comparativa como Harvey Karten, Jacob Dubbeldam (KARTEN e DUBBELDAM, 1973) e Anton Reiner (REINER *et al.*, 1983, 1984) utilizando-se de técnicas como a imunoistoquímica e métodos de impregnação de prata para visualizar axônios degenerados (FINK e HEIMER, 1967), ficou claro que somente uma pequena parte do telencéfalo de aves mostra conexões e uma quimioarquitetura semelhante àquela dos NdB de mamíferos. Atualmente, através dos resultados de estudos conduzidos durante os últimos 35 anos utilizando técnicas refinadas de imunoistoquímica, rastreamento neuronal e principalmente estudos embriológicos/neurogenéticos, é consenso que o telencéfalo de aves não consiste quase exclusivamente de NdB hipertrofiados, pois contém todos os principais componentes presentes no telencéfalo de mamíferos. Estes novos achados culminaram na elaboração de uma nova nomenclatura para o telencéfalo de aves (REINER *et al.*, 2004; REINER, 2005; JARVIS *et al.*, 2005).

1.3 Principais componentes do telencéfalo de aves

O telencéfalo de mamíferos se desenvolve a partir de três domínios principais, o subpálio, o pávido e o pálio. O subpálio é o sítio embrionário que dá origem aos NdB, o pávido dá origem especificamente aos componentes palidais dos NdB, enquanto o pálio dá origem ao córtex e também estruturas paliais nucleares, como o claustró e a amígdala cortical (PUELLES, 2001). Genes reguladores (“Homeobox genes”) são genes altamente conservados durante a evolução que codificam importantes fatores de transcrição (BULFONE *et al.*, 1993, 1995; STOYKOVA e GRUSS, 1994) e têm um papel determinante no desenvolvimento do telencéfalo (STOYKOVA *et al.*, 1996; SHIMAMURA e RUBENSTEIN, 1997). Alguns desses genes reguladores, como *Dlx-2*, *Nkx-2.1*, *Pax-6*, *Emx-1* e *Tbr-1*, mostram no telencéfalo embrionário de camundongos um padrão de expressão domínio-específico em territórios subpaliais ou paliais, o que os torna uma ferramenta valiosa para investigações embriológicas comparativas (MEDINA e REINER, 2000). Assim, recentes estudos comparativos revelaram, através da técnica de hibridização *in situ*, a expressão de determinados genes reguladores em domínios correspondentes do telencéfalo de vertebrados (FERNANDEZ *et al.*, 1998; PUELLES *et al.*, 1999, 2000; PUELLES, 2001; ABELLÁN e MEDINA, 2009; ABELLÁN *et al.*, 2009). Os resultados desses estudos claramente indicaram que o telencéfalo de todos os vertebrados investigados é formado de componentes subpaliais, palidais e paliais (Fig. 1). Em aves, esses estudos deixaram claro que os NdB somente ocupam a porção basal do telencéfalo e provaram a existência de um grande território palial (MEDINA e REINER, 2000; PUELLES, 2001). O pálio de vertebrados se diferencia em componentes mediais, dorsais, laterais e ventrais. Porém, é importante ressaltar que em vertebrados nem todo o pálio se diferencia em córtex, mas também em núcleos paliais (PUELLES, 2001). Assim, em aves, somente uma pequena parte do pálio, incluindo principalmente o Wulst visual (MEDINA e REINER, 2000), parece equivalente ao pálio dorsal que em mamíferos dá origem ao isocórtex (neocórtex). Outros componentes principais do telencéfalo de aves como o mesopálio, nidopálio e arcopálio, em conjunto conhecido como “dorsal ventricular ridge” (DVR), parecem equivalentes aos núcleos paliais de mamíferos (PUELLES, 2001). Porém, a exata

natureza desses componentes do DVR ainda não é completamente esclarecida e tópicos de uma intensa discussão (KARTEN, 1991; STRIEDTER, 1997; JARVIS *et al.*, 2005; REINER *et al.*, 2005).

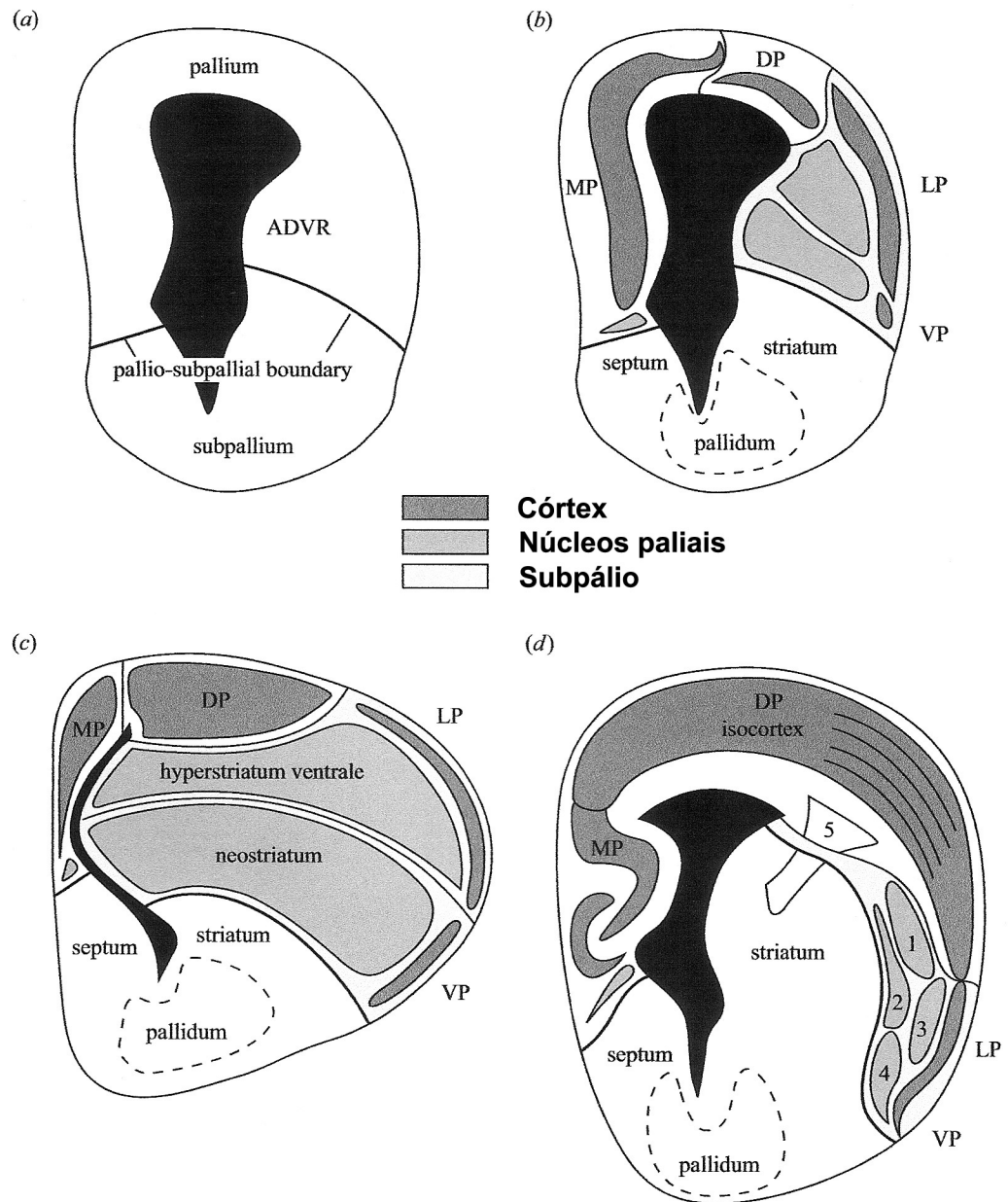


Figura 1 – Esquemas das principais estruturas paliais e subpaliais em telencéfalos embrionários de répteis, aves e mamíferos. **A:** Esquema mostrando a divisa pálio-subpálio. **B:** Estruturas paliais e subpaliais no telencéfalo de um réptil. **C:** Estruturas paliais e subpaliais no telencéfalo de uma ave. **D:** Estruturas paliais e subpaliais no telencéfalo de um mamífero. Figura adaptada de Puelles (2001).

1.4 Áreas sensoriais primárias no telencéfalo de aves

Devido à importância do sistema visual e auditivo em corujas, queremos em seguida resumir as mais importantes características de áreas sensoriais primárias e suas principais vias e fontes de entrada no telencéfalo de aves.

1.4.1 Wulst visual

O Wulst visual é uma região designada como uma elevação parassagital, localizada dorsomedialmente nos hemisférios das aves (KARTEN *et al.*, 1973; PETTIGREW, 1979; REINER e KARTEN, 1983). Esta região, que em alemão significa “protuberância”, se estende medialmente do complexo hipocampal até a valécula (Va), um sulco localizado lateralmente (SHIMIZU e KARTEN, 1990; SHIMIZU *et al.*, 1995). O tamanho relativo do Wulst visual parece relacionado à orientação da órbita e à largura do campo visual binocular, no qual órbitas oculares mais frontais e conseqüentemente campos binoculares mais amplos refletem em tamanho do Wulst relativamente maior (IWANIUK *et al.*, 2008). Assim como já mencionado anteriormente, corujas representam um grupo de aves na qual esta estrutura é particularmente bem desenvolvida (KARTEN *et al.*, 1973; IWANIUK e WYLIE, 2006; IWANIUK *et al.*, 2008), e sua organização funcional parece, em vários aspectos, semelhante ao córtex visual primário (V1) dos mamíferos (PETTIGREW e KONISHI, 1976; PETTIGREW, 1979; NIEDER e WAGNER, 1999; MEDINA e REINER, 2000; LIU e PETTIGREW, 2003; BARON *et al.*, 2007; PINTO e BARON, 2009).

O Wulst visual é o principal alvo da via retino-talamófoga em aves, que vai da retina para o núcleo óptico principal do tálamo (OPT), que se projeta finalmente para o Wulst visual (KARTEN *et al.*, 1973). A via retino-talamófoga é ao lado da via retino-tectófoga, uma das mais proeminentes ou desenvolvidas vias visuais para o telencéfalo (Fig. 2B), presentes em todos os seres amniotas (SHIMIZU e BOWERS, 1999). Estudos em diferentes espécies de aves (HUNT e WEBSTER, 1972; KARTEN *et al.*, 1973; MEIER *et al.*, 1974; BRAVO e PETTIGREW, 1981) têm delineado em detalhe a via retino-talamófoga, que parte das células ganglionares da

retina para o núcleo óptico principal do tálamo (OPT). O OPT de aves parece comparável ao núcleo geniculado lateral de mamíferos (GL; KARTEN *et al.*, 1973; GÜNTÜRKÜN e KARTEN, 1991). O GL pode ser subdividido em diversos subnúcleos, baseando-se nas propriedades citoarquitetônicas, imunoistoquímicas e padrão de distribuição dos terminais vindos da retina (REPÉRANT, 1973; EHRLICH e MARK, 1984; GÜNTÜRKÜN e KARTEN, 1991).

Citoarquiteticamente, o Wulst visual de aves possui uma configuração laminar (REINER e KARTEN, 1983; SHIMIZU e KARTEN, 1990; SHIMIZU *et al.*, 1995; MEDINA e REINER, 2000) que é particularmente bem desenvolvido em corujas (KARTEN *et al.*, 1973; PETTIGREW, 1979). Porém, durante o desenvolvimento as camadas do Wulst visual de aves são formadas numa maneira muito diferente (SZELE e CEPKO, 1996; STRIEDTER e BEYDLER, 1997) que as camadas do neocórtex de mamíferos. Também não existem neurônios no Wulst visual de aves que estendem seus dendritos, como tipicamente encontrada no neocórtex de mamíferos, para outras camadas (PETTIGREW 1979; WATANABE *et al.*, 1983; TÖMBÖL e MAGLÓCZKY, 1990). Assim, as camadas (sub-regiões) do Wulst visual de aves deveriam ser consideradas como pseudo-camadas (MEDINA e REINER, 2000). As principais sub-regiões compreendidas pelo Wulst visual são o hiperpálio apical (HA), o núcleo intersticial do hiperpálio apical (IHA), o hiperpálio intercalado (HI) e o hiperpálio densocelular (HD; SHIMIZU *et al.*, 1995; REINER *et al.*, 2004). No Wulst visual de aves, do mesmo modo que no córtex visual primária (V1) de mamíferos, podem ser distinguidas camadas de entrada e camadas de saída (MEDINA e REINER, 2000). Assim, foi mostrado que em corujas (KARTEN *et al.*, 1973) e outras espécies de aves (BAGNOLI e BURKHALTER, 1983; MICELI e REPÉRANT, 1985), particularmente o IHA e o HD recebem a maioria das entradas vindas do OPT, enquanto o HA é a principal fonte de projeções para alvos extra-telencefálicos (KARTEN *et al.*, 1973; REINER e KARTEN, 1983; MICELI *et al.*, 1987; WILD, 1992) e intra-telencefálicos (SHIMIZU *et al.*, 1995; ALPÁR e TÖMBÖL, 1998). É importante ainda, ressaltar que além da informação visual do OPT, o Wulst também recebe entradas da parte somatossensorial do tálamo (WILD, 1987; FUNKE, 1989b; KORZENIEWSKA e GÜNTÜRKÜN, 1990). Assim, estudos eletrofisiológicos e neuroanatômicos em corujas (WILD *et al.*, 2008) e pombos

(FUNKE, 1989a,b) mostraram que no pólo rostral do WULST existe uma pequena área primária somatossensorial assim como uma área motora (WILD, 1992; MEDINA e REINER, 2000). Porém, os exatos limites entre os diferentes territórios no Wulst rostral ainda não são completamente esclarecidos (MEDINA e REINER, 2000).

1.4.2 Entopálio

O entopálio (E) é um núcleo visual tálamoreciciente localizado dentro do nidopálio (N) de aves, que apresenta morfologia e tamanho diferentes em determinadas espécies (SHIMIZU e KARTEN, 1990). O complexo do E consiste de um cerne (“core”) que é circundado nos seus aspectos laterais por uma estreita camada de células menores (“belt”), chamada perientopálio (Ep). Anteriormente, os exatos limites do E e Ep muitas vezes foram interpretados de modo errôneo (BRAUN *et al.*, 1985; HUSBAND e SHIMIZU, 1999), sendo recentemente definidos de modo bastante convincente no mandarim e pombo (KRÜTZFELDT e WILD, 2004, 2005). O E é o principal alvo da via retino-tectófica (Fig. 2A) que projeta das células ganglionares da retina primeiramente para as camadas superiores do tecto óptico (TO) no mesencéfalo (RAMÓN y CAJAL, 1911; HUNT e WEBSTER, 1975). As camadas profundas do TO se projetam para o tálamo, onde a maior parte das projeções termina em distintas subdivisões do núcleo rotundus (Rt; BENEWITZ e KARTEN 1976; KARTEN *et al.*, 1997). O Rt projeta finalmente para o E (KARTEN e HODOS, 1970; NIXDORF e BISCHOF, 1982, EGEDI e TÖMBÖL, 1993), onde a grande maioria das fibras termina no cerne e uma pequena minoria no Ep (KRÜTZFELDT e WILD, 2004). A partir do E, são enviadas massivas projeções para o Ep, que, finalmente, projeta para diversas regiões do N (HUSBAND e SHIMIZU; 1999). Além disso, foram descritas recentemente projeções diretas do E para um distinto núcleo no mesopálio (M) e para o estriado lateral (LSt; KRÜTZFELDT e WILD, 2004, 2005). A via retino-tectófica parece muito mais proeminente que a via retino-talamófica em aves com olhos laterais, como pombos e galinhas (SHIMIZU e KARTEN, 1990; BISCHOF e WATANABE, 1997). Acredita-se que a via retino-tectófica em aves seja homóloga à via colículo-talâmica em mamíferos (KARTEN e REVZIN, 1966; KARTEN e HODOS, 1970; BUTLER e HODOS, 1996; SHIMIZU e

BOWERS, 1999). As exatas funções da via retino-tectófica em aves ainda não estão completamente esclarecidas (BISCHOF e WATANABE, 1997; WATANABE, 2003). Possivelmente, essa via esteja relacionada a estímulos visuais de luminosidade, cor e movimentos, o que é indicado pela presença de células responsivas a estes estímulos presentes no Rt (WANG *et al.*, 1993).

1.4.3 Field L

O Field L foi primeiro descrito por Rose (1914) como uma área com citoarquitetura distinta localizada na parte caudomedial do N de aves. Karten (1967, 1968) revelou através de estudos de rastreamento neuronal em pombos que o Field L se trata do principal alvo telencefálico da via auditiva ascendente em aves (Fig. 2C). Nesta via, os núcleos cocleares enviam projeções inicialmente para a porção dorsal do núcleo mesencefálico lateral (MLd) contralateral, que é considerado equivalente ao núcleo central do colículo inferior de mamíferos (BOORD, 1968; LEIBLER, 1975). O MLd, em seguida, projeta para o núcleo ovoidalis (Ov) e, em menor proporção, para o adjacente núcleo semilunar paraovoidalis (SPO) do tálamo (KARTEN, 1967). O Ov finalmente manda massivas projeções para o Field L (KARTEN, 1968). Investigações em outras espécies de aves como a galinha da Guiné (BONKE *et al.*, 1979a), o canário (KELLEY e NOTTEBOHM, 1979) e o periquito (BRAUTH *et al.*, 1987), confirmaram essa via, e esclareceram que o Field L, consiste na verdade de três subdivisões distintas, designadas L1, L2, L3 (BONKE *et al.*, 1979a). Assim, foi esclarecido que L2 recebe a grande maioria das entradas vindas do Ov, enquanto L1 e L3, localizadas dorsalmente e ventralmente a L2 respectivamente, recebem somente poucas entradas do Ov, porém massivas entradas de L2 (BONKE *et al.*, 1979a; WILD *et al.*, 1993). L1 e L2 se projetam para fora de Field L, com suas projeções principalmente confinadas para o nidopálio dorsal (Nd; BONKE *et al.*, 1979a; WILD *et al.*, 1993; METZGER *et al.*, 1996, 1998). Estas características hodológicas sugerem equivalência entre L2 e o córtex auditivo primário (A1), e as regiões L1 e L3 equivalentes às áreas auditivas secundárias de mamíferos (WILD *et al.*, 1993; METZGER *et al.*, 1998). Estudos fisiológicos eletrofisiológicos em galinhas (HEIL e SCHEICH, 1985; 1992) e corujas (COHEN e

KNUDSEN, 1996) confirmaram que neurônios da sub-região L2 dividem muitas características similares com neurônios situados em A1 de mamíferos, indicando que L2 é um processador geral da informação auditiva envolvido na análise e processamento de sinais e pistas auditivas biologicamente relevantes (COHEN e KNUDSEN, 1996).

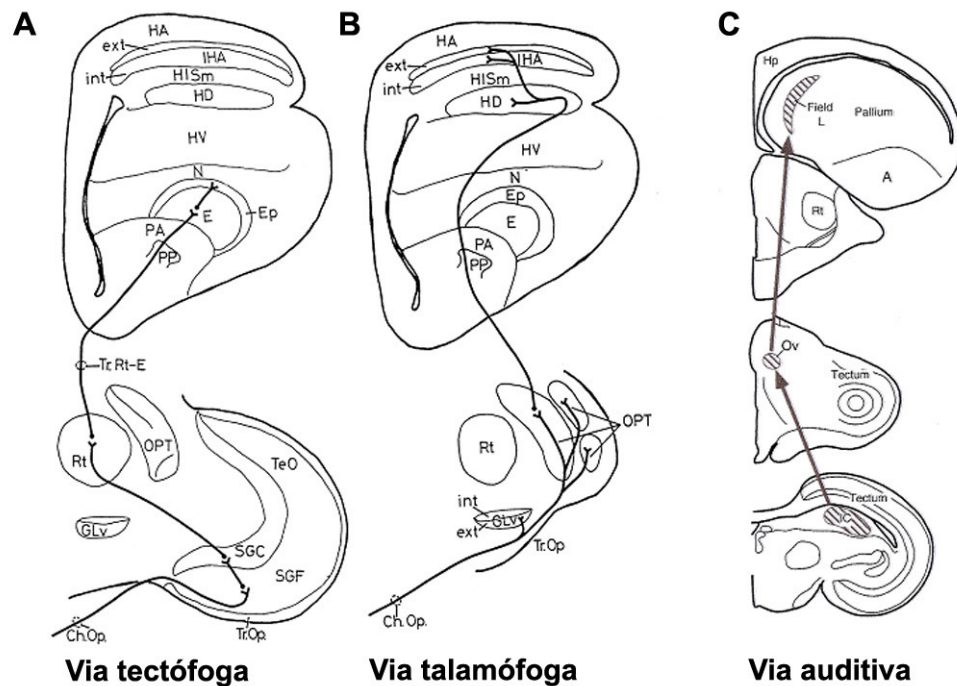


Figura 2 – Ilustração esquemática das vias ascendentes retino-tectófica (A), retino-talamófica (B) e da via auditiva ascendente (C) em aves. A e B foram adaptados de Karten *et al.* (1973) e C de Reiner (2005).

1.5 Justificativa dos marcadores e técnicas usadas no presente estudo

1.5.1 DARPP-32

A DARPP-32 é uma fosfoproteína modulada por dopamina (DA) e monofosfato cíclico de adenosina (AMPC), com um peso molecular de cerca de 32 kD (WALAAS *et al.*, 1983; OUIMET e GREENGARD 1990b). Estudos bioquímicos e eletrofisiológicos em camundongos nos quais a expressão do gene para DARPP-32 foi suprimida (“*knockout*”) têm mostrado que a DARPP-32 tem um papel chave em

integrar vias de sinalização intracelular ativadas pela dopamina e também outros neurotransmissores como o glutamato (GREENGARD *et al.*, 1998, 1999; SVENNINGSSON *et al.*, 2004). A distribuição da DARPP-32 foi estudada através de técnicas de imunistoquímica no cérebro de ratos (OUIMET e GREENGARD, 1990a,b), primatas (BERGER *et al.*, 1990; OUIMET *et al.*, 1992) e aves (SCHNABEL *et al.*, 1997; DURSTEWITZ *et al.*, 1998). Em todas as espécies examinadas, a DARPP-32 demonstrou estar enriquecida em regiões do cérebro que recebem densas aferências dopaminérgicas e, em particular, em regiões contendo receptores do tipo D1. Quase tudo do que se sabe a respeito do papel fisiológico da DARPP-32 é proveniente de estudos “*in vivo*” e “*in vitro*” feitos em distintas estruturas dos NdB, como o núcleo caudato-putâmen onde a DARPP-32 é particularmente enriquecida. De forma interessante, em mamíferos (OUIMET e GREENGARD, 1990a,b) e aves (SCHNABEL *et al.*, 1997; DURSTEWITZ *et al.*, 1998), um padrão diferencial de imunomarcção para DARPP-32 tem sido descrito para os elementos estriatais e palidais dos NdB. Outra característica bastante explorada em estudos prévios sobre a distribuição da DARPP-32 em áreas paliais do cérebro de aves é a sua escassa expressão em áreas sensoriais primárias (SCHNABEL *et al.*, 1997; DURSTEWITZ *et al.*, 1998, 1999; ABSIL *et al.*, 2001). Devido a estas características de distribuição, utilizamos a imunomarcção para DARPP-32, em particular, para delinear os componentes dos NdB assim como áreas sensoriais primárias.

1.5.2 Tirosina Hidroxilase

A tirosina hidroxilase (TH) é uma enzima que participa da biossíntese das catecolaminas, e está sujeita a um controle regulatório complexo. Sua atividade pode ser modulada na via biossintética e sua síntese é controlada por fatores que afetam o desenvolvimento e diferenciação de neurônios simpáticos (LEVITAN e KACZMAREK, 2002). A TH é a enzima essencial e limitante para a síntese de dopamina (DA) e, portanto, está presente em corpos celulares e axônios de neurônios dopaminérgicos. Teoricamente, a TH também deveria estar presente em neurônios e processos noradrenérgicos. Porém, estudos imunistoquímicos em mamíferos (NOACK e LEWIS, 1989) e aves (WYNNE e GÜNTÜRKÜN, 1995;

KARLE *et al.*, 1996; METZGER *et al.*, 1996) têm mostrado, que no telencéfalo, a TH é um marcador altamente confiável para fibras dopaminérgicas. Isso se mostra claro, pois a imunistoquímica, usando anticorpos contra a própria noradrenalina (MOONS *et al.*, 1995; METZGER *et al.*, 2002) ou dopamina beta-hidroxilase (LEWIS e MORRISON, 1989), a enzima essencial para a síntese de noradrenalina, resultou em um padrão de imunomarcção no telencéfalo muito menos intenso e também diferente daquele utilizando anticorpos contra TH. Diversos estudos prévios em mamíferos e aves têm mostrado que fibras TH positivas (+) são em particular enriquecidas nas estruturas dos NdB. Desta forma, a imunomarcção para TH foi freqüentemente utilizada para delinear distintas estruturas dos NdB em aves (KARLE *et al.*, 1996; METZGER *et al.*, 1996; REINER *et al.*, 1998).

1.5.3 Proteínas ligantes de cálcio

Proteínas ligantes de cálcio (CaBPs) participam de uma série de sinais intracelulares, podendo apresentar diversas funções. As CaBPs pertencem a uma família de proteínas de baixo peso molecular, que são caracterizadas por se ligarem ao Ca^{2+} com alta afinidade (CELIO, 1990). Devido à capacidade teórica de regular os níveis intracelulares de Ca^{2+} , um papel chave para essas proteínas em mecanismos de neuroproteção foi postulado no passado. Porém, até hoje tal papel nunca foi convenientemente provado, e o papel funcional dessas proteínas fica ainda obscuro (HEIZMANN e HUNZIKER, 1991; HEIZMANN e BRAUN, 1992). Por outro lado, anticorpos contra os membros das CaPBs parvalbumina (Parv), calretinina (Calr) e calbindina (Calb) têm sido excessivamente utilizados no passado em estudos imunistoquímicos, para visualizar distintas estruturas ou até completas vias funcionais (CELIO, 1990; ANDRESSEN *et al.*, 1993). Devido sua capacidade de delinear de modo eficientemente núcleos e vias, e relevando ao mesmo tempo muitos detalhes morfológicos de neurônios imunomarcados, anticorpos contra essas três proteínas também já foram usados para caracterizar distintas estruturas no telencéfalo de aves (BRAUN *et al.*, 1985, 1991; ROBERTS *et al.*, 2002; KRÜTZFELDT e WILD, 2005; SUAREZ *et al.*, 2006; HEYERS *et al.*, 2008). Porém, é importante ressaltar que, diferentemente de estruturas como o hipocampo (FREUND

e BUSZÁKI, 1996; JINNO e KOSAKA, 2006) e os NdB (KAWAGUCHI, 1997; TEPPER e BOLAM, 2004) em mamíferos, no telencéfalo de aves as CaPBs parvalbumina, calretinina e calbindina não são marcadores específicos de interneurônios (BRAUN *et al.*, 1991).

1.5.4 Citocromo Oxidase

A citocromo oxidase (CO) é uma enzima respiratória endógena, cujo padrão de reatividade está ligado ao grau de atividade elétrica (WONG-RILEY *et al.*, 1978; WONG-RILEY, 1979). O grau da atividade da enzima respiratória dentro de mitocôndrias, marcada pela histoquímica da CO, se correlaciona com a atividade elétrica de longo prazo dentro de um sistema sensorial. Porém, alterações da atividade elétrica de curto prazo parecem não interferir no padrão da marcação CO (HORTON e HUBEL, 1981). A presença ou ausência da atividade da enzima CO tem sido utilizada em diversos trabalhos como uma forma eficiente para delimitar anatomicamente áreas telencefálicas sensoriais. No cérebro de diferentes espécies de aves, a CO tem sido usada para delinear áreas primárias visuais (HELLMANN *et al.*, 1995; KRÜTZFELDT e WILD, 2004; KRÜTZFELDT e WILD, 2005) e auditivas (BRAUN *et al.*, 1985; WILD *et al.*, 1993).

1.5.5 Gallyas

O método para visualização de fibras mielinizadas foi desenvolvido primeiramente por Gallyas (1979), o qual é baseado na ligação de prata coloidal a mielina, podendo ser observada na microscopia de luz. Esta técnica permite uma intensa marcação, na qual até mesmo fibras mielinizadas muito finas podem ser facilmente visualizadas. Este método foi posteriormente modificado por diversos pesquisadores como Hess e Merker (1983), e estudos têm utilizado a marcação de fibras mielinizadas para analisar diversas partes do encéfalo de diversas espécies de animais, como aves (WAGNER *et al.*, 2003; COHEN *et al.*, 1998) e mamíferos (HORTON e HOCKING, 1997; PISTÓRIO *et al.*, 2006).

6 CONCLUSÃO

No presente estudo caracterizamos a neuroanatomia e neuroquímica dos principais componentes de telencéfalo da coruja-da-igreja através de técnicas histológicas, histoquímicas e imunoistoquímicas. Nossos resultados mostram que a organização dos núcleos da base nessa espécie é essencialmente semelhante àquela em outras espécies de aves e que os componentes estriatais e palidais dos núcleos da base podem ser delineados através de seus distintos padrões de imunomarcção para a fosfoproteína DARPP-32 e para tirosina hidroxilase (TH).

Todas as áreas sensoriais primárias tálamo-recipientes dentro do nidopálio, como o entopálio visual, a sub-região L2 do Field L auditivo e o núcleo basorostral palial trigeminal, foram caracterizadas pela quase ausência de imunomarcção para DARPP-32, assim como pela alta atividade da enzima citocromo oxidase. O Field L da coruja-da-igreja se mostrou extenso e seus diferentes componentes ocuparam uma grande fração do N caudomedial.

O Wulst visual, o alvo telencefálico da via talamofoga, se destacou como uma região enorme com uma estrutura laminar pronunciada no dorso do cérebro. As distintas pseudo-camadas presentes no Wulst foram delineadas com uma combinação de métodos, incluindo a coloração de Nissl, ativação da enzima citocromo oxidase, inervação por fibras mielinizadas e imunomarcção para DARPP-32 e parvalbumina. Em contraste, o E, o principal alvo da via tectofoga se revelou bem menor.

Estes dados sugerem que a morfologia e neuroquímica dos núcleos da base e de outros componentes telencefálicos da coruja-da-igreja são semelhantes àsquelas em outras espécies de aves. Contudo, o Wulst visual e também o Field L se destacaram por seu enorme tamanho e grau de organização, refletindo no caso do Wulst provavelmente a importância da estereopsia global, e no caso do Field L a importância do sistema auditivo no comportamento de corujas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS*

ABELLÁN, A.; MEDINA, L. Expression of cLhx6 and cLhx7/8 suggests a pallido-pedunculo-preoptic origin for the lateral and medial parts of the avian bed nucleus of the stria terminalis. **Brain Res. Bull**, v. 75, p. 299-304, 2008.

ABELLÁN, A.; LEGAZ, I.; VERNIER, B.; RETAUX, S.; MEDINA, L. Olfactory and amygdalar structures of the chicken ventral pallium based on the combinatorial expression patterns of LIM and other developmental regulatory genes. **J. Comp. Neurol.**, v. 516, p. 166-186, 2009.

ABELLÁN, A.; MEDINA, L. Subdivisions and derivatives of the chicken subpallium based on expression of LIM and other regulatory genes and markers of neuron subpopulations during development. **J. Comp. Neurol.**, v. 515, p. 465-501, 2009.

ABSIL, P.; FOIDART, A.; HEMMINGS, H.C., JR.; STEINBUSCH, H.W.; BALL, G.F.; BALTHAZART, J. Distribution of DARPP-32 immunoreactive structures in the quail brain: anatomical relationship with dopamine and aromatase. **J. Chem. Neuroanat.**, v. 21, p. 23-39, 2001.

ABSIL, P.; BRAQUENIER, J.B.; BALTHAZART, J.; BALL, G.F. Effects of lesions of nucleus taeniae on appetitive and consummatory aspects of male sexual behavior in Japanese quail. **Brain Behav. Evol.**, v. 60, p. 13-35, 2002.

ALPÁR, A.; TÖMBÖL, T. Telencephalic connections of the visual system of the chicken: tracing the interrelation of the efferents of the visual Wulst and the hyperstriatum ventrale. **Ann. Anat.**, v. 180, p. 529-536, 1998.

ANDRESSEN, C.; BLUMCKE, I.; CELIO, M.R. Calcium-binding proteins: selective markers of nerve cells. **Cell Tissue Res.**, v. 271, p. 181-208, 1993.

ARENDS, J.J.; ZEIGLER, H.P. Anatomical identification of an auditory pathway from a nucleus of the lateral lemniscal system to the frontal telencephalon (nucleus basalis) of the pigeon. **Brain Res.**, v. 398, p. 375-381, 1986.

ARIËNS-KAPPERS, C. The phylogensis of the paleo-córtex and archi-cortex compared with the evolution of the visual neo-cortex. **Arch. Neurol. Psychiatry**, v. 4, p. 161-173, 1909.

* De acordo com:

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 6023**: Informação e documentação: referências: elaboração. Rio de Janeiro, 2002.

ARIËNS KAPPERS, C.U.; HUBER, G.C.; CROSBY, E.C. **The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man.** New York: Hafner, 1936.

ASTE, N.; BALTHAZART, J.; ABSIL, P.; GROSSMANN, R.; MULHBAUER, E.; VIGLIETTI-PANZICA, C.; PANZICA, G.C. Anatomical and neurochemical definition of the nucleus of the stria terminalis in Japanese quail (*Coturnix japonica*). **J. Comp. Neurol.**, v. 396, p. 141-157, 1998.

BAILHACHE, T.; BALTHAZART, J. The catecholaminergic system of the quail brain: immunocytochemical studies of dopamine beta-hydroxylase and tyrosine hydroxylase. **J. Comp. Neurol.**, v. 329, p. 230-256, 1993.

BAGNOLI, P.; BURKHALTER, A. Organization of the afferent projections to the Wulst in the pigeon. **J. Comp. Neurol.**, v. 214, p. 103-113, 1983.

BAGNOLI, P.; FONTANESI, G.; CASINI, G.; PORCIATTI, V. Binocularity in the little owl, *Athene noctua*. I. Anatomical investigation of the thalamo-Wulst pathway. **Brain Behav. Evol.**, v. 35, p. 31-39, 1990.

BALINT, E.; CSILLAG, A. Nucleus accumbens subregions: hodological and immunohistochemical study in the domestic chick (*Gallus domesticus*). **Cell Tissue Res.**, v. 327, p. 221-230, 2007.

BARON, J.; PINTO, L.; DIAS, M.O.; LIMA, B.; NEUENSCHWANDER, S. Directional responses of visual wulst neurones to grating and plaid patterns in the awake owl. **Eur. J. Neurosci.**, v. 26, p. 1950-1968, 2007.

BARTON, R.A. From The Cover: Binocularity and brain evolution in primates. **Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.**, v. 101, p. 10113-10115, 2004.

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

BERGER, B.; FEBVRET, A.; GREENGARD, P.; GOLDMAN-RAKIC, P.S. DARPP-32, a phosphoprotein enriched in dopaminoceptive neurons bearing dopamine D1 receptors: distribution in the cerebral cortex of the newborn and adult rhesus monkey. **J. Comp. Neurol.**, v. 299, p. 327-348, 1990.

BISCHOF, H.J.; WATANABE, S. On the structure and function of the tectofugal visual pathway in laterally eyed birds. **Eur. J. Morphol.**, v. 35, p. 246-254, 1997.

BOCK, J.; WOLF, A.; BRAUN, K. Influence of the N-methyl-D-aspartate receptor antagonist DL-2-amino-5-phosphonovaleric acid on auditory filial imprinting in the domestic chick. **Neurobiol. Learn. Mem.**, v. 65, p. 177-188, 1996.

BOCK, J.; SCHNABEL, R.; BRAUN, K. Role of the dorso-caudal neostriatum in filial imprinting of the domestic chick: a pharmacological and autoradiographical approach focused on the involvement of NMDA-receptors. **Eur. J. Neurosci.**, v. 9, p. 1262-1272, 1997.

BONKE, B.A.; BONKE, D.; SCHEICH, H. Connectivity of the auditory forebrain nuclei in the guinea fowl (*Numida meleagris*). **Cell Tissue Res.**, v. 200, p. 101-121, 1979a.

BONKE, B.A.; SCHEICH, H., LANGER, G. Responsiveness of units in the auditory neostriatum of the guinea fowl (*Numida meleagris*) to species-specific calls and synthetic stimuli. I. Tonotopy and functional zones of field L. **J. Comp. Physiol.**, v. 132, p. 243-255, 1979b.

BOORD, R.L. Ascending projections of the primary cochlear nuclei and nucleus laminaris in the pigeon. **J. Comp. Neurol.**, v. 133, p. 523-541, 1968.

BOTTJER, S.W. The distribution of tyrosine hydroxylase immunoreactivity in the brains of male and female zebra finches. **J. Neurobiol.**, v. 24, p. 51-69, 1993.

BRAUN, K.; SCHEICH, H.; SCHACHNER, M.; HEIZMANN, C.W. Distribution of parvalbumin, cytochrome oxidase activity and 14C-2-deoxyglucose uptake in the brain of the zebra finch. Auditory and vocal motor systems. **Cell Tissue Res.** v. 240, p. 101-115, 1985.

BRAUN, K.; SCHEICH, H.; BRAUN, S.; ROGERS, J.H.; HEIZMANN, C.W. Parvalbumin-, calretinin- and calbindin-D28k-immunoreactivity and GABA in a forebrain region involved in auditory filial imprinting. **Brain Res.**, v. 539, p. 31-44, 1991.

BRAUN, K.; BOCK, J.; METZGER, M.; JIANG, S.; SCHNABEL, R. The dorsocaudal neostriatum of the domestic chick: a structure serving higher associative functions. **Behav. Brain Res.**, v. 98, p. 211-218, 1999.

BRAUTH, S.E.; MCHALE, C.M.; BRASHER, C.A.; DOOLING, R.J. Auditory pathways in the budgerigar. I. Thalamo-telencephalic projections. **Brain Behav. Evol.**, v. 30, p. 174-199, 1987.

BRAVO, H.; PETTIGREW, J.D. The distribution of neurons projecting from the retina and visual cortex to the thalamus and tectum opticum of the barn owl, *Tyto alba*, and the burrowing owl, *Speotyto cunicularia*. **J. Comp. Neurol.**, v. 199, p. 419-441, 1981.

BRUCE, L.L.; NEARY, T.J. The limbic system of tetrapods: a comparative analysis of cortical and amygdalar populations. **Brain Behav. Evol.**, v. 46, p. 224-234, 1995.

BULFONE, A.; PUELLES, L.; PORTEUS, M.H.; FROHMAN, M.A.; MARTIN, G.R.; RUBENSTEIN J.L. Spatially restricted expression of *Dlx-1*, *Dlx-2* (*Tes-1*), *Gbx-2*, and *Wnt-3* in the embryonic day 12.5 mouse forebrain defines potential transverse and longitudinal segmental boundaries. **J. Neurosci.**, v. 13, p. 3155-3172, 1993.

BULFONE, A.; SMIGA, S.M.; SHIMAMURA, K.; PETERSON, A.; PUELLES, L.; RUBENSTEIN, J.L. T-brain-1: a homolog of Brachyury whose expression defines molecularly distinct domains within the cerebral cortex. **Neuron**, v. 15, p. 63-78, 1995.

BUTLER, A.B. The evolution of the dorsal thalamus of jawed vertebrates, including mammals: cladistic analysis and a new hypothesis. **Brain Res. Brain Res. Rev.**, v. 19, p. 29-65, 1994a.

BUTLER, A.B. The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: cladistic analysis and a new hypothesis. **Brain. Res. Rev.**, v. 19, p. 66-101, 1994b.

BUTLER, A. B.; HODOS, W. Optic tectum. In: BUTLER, A. B.; HODOS, W. (Ed.). **Vertebrate neuroanatomy**. New York: Wiley-Liss, 1996. p. 235-258.

CELIO, M.R. Calbindin D-28k and parvalbumin in the rat nervous system. **Neuroscience**, v. 35, p. 375-475, 1990.

CHENG, M.; CHAIKEN, M.; ZUO, M.; MILLER, H. Nucleus taenia of the amygdala of birds: anatomical and functional studies in ring doves (*Streptopelia risoria*) and European starlings (*Sturnus vulgaris*). **Brain Behav. Evol.**, v. 53, p. 243-270, 1999.

COBOS, I.; PUELLES, L.; MARTINEZ, S. The avian telencephalic subpallium originates inhibitory neurons that invade tangentially the pallium (dorsal ventricular ridge and cortical areas). **Dev. Biol.**, v. 239, p. 30-45, 2001.

COHEN, Y.E.; KNUDSEN, E.I. Auditory tuning for spatial cues in the barn owl basal ganglia. **J. Neurophysiol.**, v. 72, p. 285-298, 1994.

COHEN, Y.E.; KNUDSEN, E.I. Binaural tuning of auditory units in the forebrain archistriatal gaze fields of the barn owl: local organization but no space map. **J. Neurosci.**, v. 15, p. 5152-5168, 1995.

COHEN, Y.E.; KNUDSEN, E.I. Representation of frequency in the primary auditory field of the barn owl forebrain. **J. Neurophysiol.**, v. 76, p. 3682-3692, 1996.

COHEN, Y.E.; MILLER, G.L.; KNUDSEN, E.I. Forebrain pathway for auditory space processing in the barn owl. **J. Neurophysiol.**, v. 79, p. 891-902, 1998.

DENG, C.; ROGERS, L.J. Organization of intratelencephalic projections to the visual Wulst of the chick. **Brain Res.**, v. 856, p. 152-162, 2000.

DIEKAMP, B.; GAGLIARDO, A.; GÜNTÜRKÜN, O. Nonspatial and subdivision-specific working memory deficits after selective lesions of the avian prefrontal cortex. **J. Neurosci.**, v. 22, p. 9573-9580, 2002a.

DIEKAMP, B.; KALT, T.; GÜNTÜRKÜN, O. Working memory neurons in pigeons. **J. Neurosci.**, v. 22, p. RC210, 2002b.

DIVAC, I.; MOGENSEN, J. The prefrontal "cortex" in the pigeon catecholamine histofluorescence. **Neuroscience**, v. 15, p. 677-682, 1985.

DUBBELDAM, J.L. **The avian and mammalian forebrain: correspondences and differences**. Ed. Neural and Behavioral Plasticity: The use of domestic chick as a model. Oxford: Oxford University Press, 1991. p. 65-91.

DUBBELDAM, J.L.; BRAUCH, C.S.; DON, A. Studies on the somatotopy of the trigeminal system in the mallard, *Anas platyrhynchos* L. III. Afferents and organization of the nucleus basalis. **J. Comp. Neurol.**, v. 196, p. 391-405, 1981.

DURSTEWITZ, D.; KRONER, S.; HEMMINGS, H.C., JR.; GÜNTÜRKÜN, O. The dopaminergic innervation of the pigeon telencephalon: distribution of DARPP-32 and co-occurrence with glutamate decarboxylase and tyrosine hydroxylase. **Neuroscience**, v. 83, p. 763-779, 1998.

DURSTEWITZ, D.; KRONER, S.; GÜNTÜRKÜN, O. The dopaminergic innervation of the avian telencephalon. **Prog. Neurobiol.**, v. 59, p. 161-195, 1999.

EDINGER, L. The relations of comparative anatomy to comparative psychology. **Comp. Neurol. Psychol.**, v. 18, p. 437-457, 1908.

EDINGER, L.; WALLENBERG, A.; HOLMES, G.M. Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Das Vorderhirn der Vogel. **Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft.**, v. 20, p. 343-426, 1903.

EGEDI, G.; TOMBOL, T. A Phaseolus lectin anterograde tracing study of the rotundo-telencephalic projections in the domestic chick. **J. Hirnforsch**, v. 34, p. 317-333, 1993.

EHRlich, D.; MARK, R. An atlas of the primary visual projections in the brain of the chick *Gallus gallus*. **J. Comp. Neurol.**, v. 223, p. 592-610, 1984.

EMERY, N.J. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. **Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.**, v. 361, p. 23-43, 2006.

FERNANDEZ, A.S.; PIEAU, C.; REPERANT, J.; BONCINELLI, E.; WASSEF, M. Expression of the *Emx-1* and *Dlx-1* homeobox genes define three molecularly distinct domains in the telencephalon of mouse, chick, turtle and frog embryos: implications for the evolution of telencephalic subdivisions in amniotes. **Development**, v. 125, p. 2099-2111, 1998.

FINK, R.P.; HEIMER, L. Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. **Brain Res.**, v. 4, p. 369-374, 1967.

FORTUNE, E.S.; MARGOLIASH, D. Cytoarchitectonic organization and morphology of cells of the field L complex in male zebra finches (*Taenopygia guttata*). **J. Comp. Neurol.**, v. 325, p. 388-404, 1992.

FREUND, T.F.; BUZSAKI, G. Interneurons of the hippocampus. **Hippocampus**, v. 6, p. 347-470, 1996.

FUNKE, K. Somatosensory areas in the telencephalon of the pigeon. I. Response characteristics. **Exp. Brain Res.**, v. 76, p. 603-619, 1989a.

FUNKE, K. Somatosensory areas in the telencephalon of the pigeon. II. Spinal pathways and afferent connections. **Exp. Brain Res.**, v. 76, p. 620-638, 1989b.

GALLYAS, F. Silver staining of myelin by means of physical development. **Neurol. Res.**, v. 1, p. 203-209, 1979.

GARCIA-CALERO, E.; PUELLES, L. Enc1 expression in the chick telencephalon at intermediate and late stages of development. **J. Comp. Neurol.**, v. 517, p. 564-580, 2009.

GARCIA-LOPEZ, M.; ABELLAN, A.; LEGAZ, I.; RUBENSTEIN, J.L.; PUELLES, L.; MEDINA, L. Histogenetic compartments of the mouse centromedial and extended amygdala based on gene expression patterns during development. **J. Comp. Neurol.**, v. 506, p. 46-74, 2008.

GREENGARD, P.; NAIRN, A.C.; GIRAULT, J.A.; OUIMET, C.C.; SNYDER, G.L.; FISONE, G.; ALLEN, P.B.; FIENBERG, A.; NISHI, A. The DARPP-32/protein phosphatase-1 cascade: a model for signal integration. **Brain Res. Rev.**, v. 26, p. 274-284, 1998.

GREENGARD, P.; ALLEN, P.B.; NAIRN, A.C. Beyond the dopamine receptor: the DARPP-32/protein phosphatase-1 cascade. **Neuron**, v. 23, p. 435-447, 1999.

GÜNTÜRKÜN, O. The avian 'prefrontal cortex' and cognition. **Curr. Opin. Neurobiol.**, v. 15, p. 686-693, 2005.

GÜNTÜRKÜN, O.; KARTEN, H.J. An immunocytochemical analysis of the lateral geniculate complex in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 314, p. 721-749, 1991.

HARKANY, T.; VARGA, C.; GROSCHE, J.; MULDER, J.; LUITEN, P.G.; HORTOBAGYI, T.; PENKE, B.; HARTIG, W. Distinct subsets of nucleus basalis neurons exhibit similar sensitivity to excitotoxicity. **Neuroreport**, v. 13, p. 767-772, 2002.

HALL, W.S.; COHEN, P.L.; BRAUTH, S.E. Auditory projections to the anterior telencephalon in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). **Brain Behav. Evol.**, v. 41, p. 97-116, 1993.

HEESY, C.P. On the relationship between orbit orientation and binocular visual field overlap in mammals. **Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell Evol. Biol.**, v. 281, p. 1104-1110, 2004.

HEIL, P.; SCHEICH, H. Quantitative analysis and two-dimensional reconstruction of the tonotopic organization of the auditory field L in the chick from 2-deoxyglucose data. **Exp. Brain Res.**, v. 58, p. 532-543, 1985.

HEIL, P.; SCHEICH, H. Spatial representation of frequency-modulated signals in the tonotopically organized auditory cortex analogue of the chick. **J. Comp. Neurol.**, v. 322, p. 548-565, 1992.

HEIZMANN, C.W.; STREHLER, E.E. Chicken parvalbumin. Comparison with parvalbumin-like protein and three other components ($M_r = 8,000$ to $13,000$). **J. Biol. Chem.**, v. 254, p. 4296-4303, 1979.

HEIZMANN, C.W.; HUNZIKER, W. Intracellular calcium-binding proteins: more sites than insights. **Trends Biochem. Sci.**, v. 16, p. 98-103, 1991.

HEIZMANN, C.W.; BRAUN, K. Changes in Ca^{2+} -binding proteins in human neurodegenerative disorders. **Trends Neurosci.**, v. 15, p. 259-264, 1992.

HELLMANN, B.; WALDMANN, C.; GÜNTÜRKÜN, O. Cytochrome oxidase activity reveals parcellations of the pigeon's ectostriatum. **Neuroreport**, v. 6, p. 881-885, 1995.

HEMMINGS, H.C., JR.; GREENGARD, P. DARPP-32, a dopamine- and adenosine 3':5'-monophosphate-regulated phosphoprotein: regional, tissue, and phylogenetic distribution. **J. Neurosci.**, v. 6, p. 1469-1481, 1986.

HESS, D.T.; MERKER, B.H. Technical modifications of Gallyas' silver stain for myelin. **J. Neurosci. Methods**, v. 8, p. 95-97, 1983.

HEYERS, D.; MANNS, M.; LUKSCH, H.; GÜNTÜRKÜN, O.; MOURITSEN, H. Calcium-binding proteins label functional streams of the visual system in a songbird. **Brain Res. Bull.**, v. 75, p. 348-355, 2008.

HODOS, W. The visual capabilities of birds. In: ZEIGLER, H.P.; BISCHOF, H.J. **Vision, brain and behavior in birds**. Cambridge: Dekr Corporation, 1993.

HORTON, J.C.; HUBEL, D.H. Regular patchy distribution of cytochrome oxidase staining in primary visual cortex of macaque monkey. **Nature**, v. 292, p. 762-764, 1981.

HORTON, J.C.; HOCKING, D.R. Myelin patterns in V1 and V2 of normal and monocularly enucleated monkeys. **Cereb. Cortex**, v. 7, p. 166-177, 1997.

HUNT, S.P.; WEBSTER, K.E. Thalamo-hyperstriate interrelations in the pigeon. **Brain. Res.**, v. 44, p. 647-651, 1972.

HUNT, S.P.; WEBSTER, K.E. The projection of the retina upon the optic tectum of the pigeon. **J. Comp. Neurol.**, v. 162, p. 433-445, 1975.

HUSBAND, S.A.; SHIMIZU, T. Efferent projections of the ectostriatum in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 406, p. 329-345, 1999.

ITOH, K.; KONISHI, A.; NOMURA, S.; MIZUNO, N.; NAKAMURA, Y.; SUGIMOTO, T. Application of coupled oxidation reaction to electron microscopic demonstration of horseradish peroxidase: cobalt-glucose oxidase method. **Brain Res.**, v. 175, p. 341-346, 1979.

IWANIUK, A.N.; HURD, P.L. The evolution of cerebrotypes in birds. **Brain Behav. Evol.**, v. 65, p. 215-230, 2005.

IWANIUK, A.N.; WYLIE, D.R. The evolution of stereopsis and the Wulst in caprimulgidiform birds: A comparative analysis. **J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.**, v. 192, p. 1313-1326, 2006.

IWANIUK, A.N.; HEESY, C.P.; HALL, M.I.; WYLIE, D.R. Relative Wulst volume is correlated with orbit orientation and binocular visual field in birds. **J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural. Behav. Physiol.**, v. 194, p. 267-282, 2008.

JARVIS, E.D.; GÜNTÜRKÜN, O.; BRUCE, L.; CSILLAG, A.; KARTEN, H.; KUENZEL, W.; MEDINA, L.; PAXINOS, G.; PERKEL, D.J.; SHIMIZU, T.; STRIEDTER, G.; WILD, J.M.; BALL, G.F.; DUGAS-FORD, J.; DURAND, S.E.; HOUGH, G.E.; HUSBAND, S.; KUBIKOVA, L.; LEE, D.W.; MELLO, C.V.; POWERS, A.; SIANG, C.; SMULDERS, T.V.; WADA, K.; WHITE, S.A.; YAMAMOTO, K.; YU, J.; REINER, A.; BUTLER, A.B. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. **Nat. Rev. Neurosci.**, v. 6, p. 151-159, 2005.

JIAO, Y.; MEDINA, L.; VEENMAN, C.L.; TOLEDO, C.; PUELLES, L.; REINER, A. Identification of the anterior nucleus of the ansa lenticularis in birds as the homolog of the mammalian subthalamic nucleus. **J. Neurosci.**, v. 20, p. 6998-7010, 2000.

JINNO, S.; KOSAKA, T. Cellular architecture of the mouse hippocampus: a quantitative aspect of chemically defined GABAergic neurons with stereology. **Neurosci. Res.**, v. 56, p. 229-245, 2006.

KÄLLÉN, B. On the nuclear differentiation during ontogenesis in the avian forebrain and some notes on the amniote strio-amygdaloid complex. **Acta Anat.**, v. 17, p. 72-84, 1953.

KÄLLÉN, B. Embriogênese of brain nuclei in the chick telencephalon. **Ergeb. Anat. Ent-wicklungsgesch.**, v. 36, p. 62-82, 1962.

KARLE, E.J.; ANDERSON, K.D.; MEDINA, L.; REINER, A. Light and electron microscopic immunohistochemical study of dopaminergic terminals in the striatal portion of the pigeon basal ganglia using antisera against tyrosine hydroxylase and dopamine. **J. Comp. Neurol.**, v. 369, p. 109-124, 1996.

KARTEN, H.J. The organization of the ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). I. Diencephalic projections of the inferior colliculus (nucleus mesencephali lateralis, pars dorsalis). **Brain Res.**, v. 6, p. 409-427, 1967.

KARTEN, H.J. The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). II. Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. **Brain Res.**, v. 11, p. 134-153, 1968.

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

KARTEN, H.J. Homology and evolutionary origins of the 'neocortex'. **Brain Behav. Evol.**, v. 38, p. 264-272, 1991.

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

KARTEN, H.J.; HODOS, W. **A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (*Columba livia*)**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1967.

KARTEN, H.J.; HODOS, W. Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 140, p. 35-51, 1970.

KARTEN, H.J.; DUBBELDAM, J.L. The organization and projections of the paleostriatal complex in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 148, p. 61-89, 1973.

KARTEN, H.J.; HODOS, W.; NAUTA, W.J.; REVZIN, A.M. Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Speotyto cunicularia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 150, p. 253-278, 1973.

KARTEN, H.J.; COX, K.; MPODOZIS, J. Two distinct populations of tectal neurons have unique connections within the retinotectorotundal pathway of the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 387, p. 449-465, 1997.

KAWAGUCHI, Y. Neostriatal cell subtypes and their functional roles. **Neurosci. Res.**, v. 27, p. 1-8, 1997.

KELLEY, D.B.; NOTTEBOHM, F. Projections of a telencephalic auditory nucleus-field L in the canary. **J. Comp. Neurol.**, v. 183, p. 455-469, 1979.

KORZENIEWSKA, E.; GÜNTÜRKÜN, O. Sensory properties and afferents of the N. dorsolateralis posterior thalami of the pigeon. **J. Comp. Neurol.**, v. 292, p. 457-479, 1990.

KNUDSEN, E.I. Instructed learning in the auditory localization pathway of the barn owl. **Nature**, v. 417, p. 322-328, 2002.

KNUDSEN, E.I.; KONISHI, M. A neural map of auditory space in the owl. **Science**, v. 200, p. 795-797, 1978a.

KNUDSEN, E.I.; KONISHI, M. Space and frequency are represented separately in auditory midbrain of the owl. **J. Neurophysiol.**, v. 41, p. 870-884, 1978b.

KNUDSEN, E.I.; BLASDEL, G.G.; KONISHI, M. Sound localization by the barn owl measured with the search coil technique. **J. Comp. Physiol.**, v.133, p. 1-11, 1979.

KNUDSEN, E.I.; KNUDSEN, P.F. Contribution of the forebrain archistriatal gaze fields to auditory orienting behavior in the barn owl. **Exp. Brain Res.**, v. 108, p. 23-32, 1996.

KRONER, S.; GÜNTÜRKÜN, O. Afferent and efferent connections of the caudolateral neostriatum in the pigeon (*Columba livia*): a retro- and anterograde pathway tracing study. **J. Comp. Neurol.**, v. 407, p. 228-260, 1999.

KRÜTZFELDT, N.O.; WILD, J.M. Definition and connections of the entopallium in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). **J. Comp. Neurol.**, v. 468, p. 452-465, 2004.

KRÜTZFELDT, N.O.; WILD, J.M. Definition and novel connections of the entopallium in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 490, p. 40-56, 2005.

KUBKE, M.F.; GAUGER, B.; BASU, L.; WAGNER, H.; CARR, C.E. Development of calretinin immunoreactivity in the brainstem auditory nuclei of the barn owl (*Tyto alba*). **J. Comp. Neurol.**, v. 415, p. 189-203, 1999.

KUBKE, M.F.; CARR, C.E. Development of the auditory brainstem of birds: comparison between barn owls and chickens. **Hear Res.**, v. 147, p. 1-20, 2000.

KUENZEL, W.J.; MASSON, M. **A stereotaxic atlas of the brain of the chick (*Gallus domesticus*)**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1988.

LANGLEY, K.C.; BERGSON, C.; GREENGARD, P.; OUIMET, C.C. Co-localization of the D1 dopamine receptor in a subset of DARPP-32-containing neurons in rat caudate-putamen. **Neuroscience**, v. 78, p. 977-983, 1997.

LEIBLER, L. **Ascending binaural and monaural pathways to mesencephalic and diencephalic auditory nuclei in the pigeon, *Columba Livia***. Ph. D. Thesis, MIT, Cambridge, MA, 1975.

LEVITAN, I.B.; KACZMAREK, L.K. **The Neuron: cell and molecular biology**. New York: Oxford, 2002.

LEWIS, D.A.; MORRISON, J.H. Noradrenergic innervation of monkey prefrontal cortex: a dopamine-beta-hydroxylase immunohistochemical study. **J. Comp. Neurol.**, v. 282, p. 317-330, 1989.

LIU, G.B.; PETTIGREW, J.D. Orientation mosaic in barn owl's visual Wulst revealed by optical imaging: comparison with cat and monkey striate and extra-striate areas. **Brain Res.**, v. 961, p. 153-158, 2003.

MANGER, P.R.; ELSTON, G.N.; PETTIGREW, J.D. Multiple maps and activity-dependent representational plasticity in the anterior Wulst of the adult barn owl (*Tyto alba*). **Eur. J. Neurosci.**, v. 16, p. 743-750, 2002.

MCALPINE, D. Creating a sense of auditory space. **J. Physiol.**, v. 566, p. 21-28, 2005.

MEDINA, L.; REINER, A.; Neurotransmitter organization and connectivity of the basal in vertebrates: implications for the evolution of basal ganglia. **Brain Behav.**, v. 46, p. 235-258, 1995.

MEDINA, L.; REINER, A. Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices? **Trends Neurosci.**, v. 23, p. 1-12, 2000.

MEIER, R.E.; MIHAILOVIC, J.; CUENOD, M. Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathway in the pigeon (*Columba livia*). **Exp. Brain Res.**, v. 19, p. 351-364, 1974.

METZGER, M.; JIANG, S.; WANG, J.; BRAUN, K. Organization of the dopaminergic innervation of forebrain areas relevant to learning: a combined immunohistochemical/retrograde tracing study in the domestic chick. **J. Comp. Neurol.**, v. 376, p. 1-27, 1996.

METZGER, M.; JIANG, S.; BRAUN, K. Organization of the dorsocaudal neostriatal complex: a retrograde and anterograde tracing study in the domestic chick with special emphasis on pathways relevant to imprinting. **J. Comp. Neurol.**, v. 395, p. 380-404, 1998.

METZGER, M.; JIANG, S.; BRAUN, K. A quantitative immuno-electron microscopic study of dopamine terminals in forebrain regions of the domestic chick involved in filial imprinting. **Neuroscience**, v. 111, p. 611-623, 2002.

MEZEY, S.; CSILLAG, A. Selective striatal connections of midbrain dopaminergic nuclei in the chick (*Gallus domesticus*). **Cell Tissue Res.**, v. 308, p. 35-46, 2002.

- MICELI, D.; REPERANT, J. Telencephalic afferent projections from the diencephalon and brainstem in the pigeon. A retrograde multiple-label fluorescent study. **Exp. Biol.**, v. 44, p. 71-99, 1985.
- MICELI, D.; REPERANT, J.; VILLALOBOS, J.; DIONNE, L. Extratelencephalic projections of the avian visual Wulst. A quantitative autoradiographic study in the pigeon *Columbia livia*. **J. Hirnforsch.**, v. 28, p. 45-57, 1987.
- MIDDLEBROOKS, J.C.; GREEN, D.M. Sound localization by human listeners. **Annu. Rev. Psychol.**, v. 42, p. 135-159, 1991.
- MOGENSEN, J.; DIVAC, I. Behavioural effects of ablation of the pigeon-equivalent of the mammalian prefrontal cortex. **Behav. Brain Res.**, v. 55, p. 101-107, 1993.
- MONTAGNESE, C.M.; MEZEY, S.E.; CSILLAG, A. Efferent connections of the dorsomedial thalamic nuclei of the domestic chick (*Gallus domesticus*). **J. Comp. Neurol.**, v. 459, p. 301-326, 2003.
- MOONS, L.; VAN GILS, J.; GHIJSELS, E.; VANDESANDE, F. Immunocytochemical localization of L-dopa and dopamine in the brain of the chicken (*Gallus domesticus*). **J. Comp. Neurol.**, v. 346, p. 97-118, 1994.
- MOONS, L.; D'HONDT, E.; PIJCKE, K.; VANDESANDE, F. Noradrenergic system in the chicken brain: immunocytochemical study with antibodies to noradrenaline and dopamine-beta-hydroxylase. **J. Comp. Neurol.**, v. 360, p. 331-348, 1995.
- MULLEN, R.J.; BUCK, C.R.; SMITH, A.M. NeuN, a neuronal specific nuclear protein in vertebrates. **Development**, v. 116, p. 201-211, 1992.
- NIEDER, A.; WAGNER, H. Perception and neuronal coding of subjective contours in the owl. **Nat. Neurosci.**, v. 2, p. 660-663, 1999.
- NIEDER, A.; WAGNER, H. Horizontal-disparity tuning of neurons in the visual forebrain of the behaving barn owl. **J. Neurophysiol.**, v. 83, p. 2967-2979, 2000.
- NIEDER, A.; WAGNER, H. Encoding of both vertical and horizontal disparity in random-dot stereograms by Wulst neurons of awake barn owls. **Vis. Neurosci.**, v. 18, p. 541-547, 2001a.
- NIEDER, A.; WAGNER, H. Hierarchical processing of horizontal disparity information in the visual forebrain of behaving owls. **J. Neurosci.**, v. 21, p. 4514-4522, 2001b.
- NIXDORF, B.E.; BISCHOF, H.J. Afferent connections of the ectostriatum and visual wulst in the zebra finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Gould)- an HRP study. **Brain Res.**, v. 248, p. 9-17, 1982.

NOACK, H.J.; LEWIS, D.A. Antibodies directed against tyrosine hydroxylase differentially recognize noradrenergic axons in monkey neocortex. **Brain Res.**, v. 500, p. 313-324, 1989.

OUIMET, C.C.; GREENGARD, P. Distribution of DARPP-32 in the basal ganglia: an electron microscopic study. **J. Neurocytol.**, v. 19, p. 39-52, 1990a.

OUIMET, C.C.; GREENGARD, P. Immunocytochemistry of neuronal phosphoproteins in dopaminergic brain regions. In: BJÖRKLUND A.; HÖFKELT T.; KUHAR M.J. (Ed.). **Handbook of Chemical Neuroanatomy**. Amsterdam: Elsevier, 1990b. **v. 9: Neuropeptides in the CNS. Part II.** p. 505-538.

OUIMET, C.C.; LAMANTIA, A.S.; GOLDMAN-RAKIC, P.; RAKIC, P.; GREENGARD, P. Immunocytochemical localization of DARPP-32, a dopamine and cyclic-AMP-regulated phosphoprotein, in the primate brain. **J. Comp. Neurol.**, v. 323, p. 209-218, 1992.

PARKS, T.N.; CODE, R.A.; TAYLOR, D.A.; SOLUM, D.A.; STRAUSS, K.I.; JACOBOWITZ, D.M.; WINSKY, L. Calretinin expression in the chick brainstem auditory nuclei develops and is maintained independently of cochlear nerve input. **J. Comp. Neurol.**, v. 383, p. 112-121, 1997.

PETTIGREW, J.D. Stereoscopic visual processing. **Nature**, v. 273, p. 9-11, 1978.

PETTIGREW, J.D. Binocular visual processing in the owl's telencephalon. **Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.**, v. 204, p. 435-454, 1979.

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

PETTIGREW, J.D.; KONISHI, M. Effect of monocular deprivation on binocular neurons in the owl's visual Wulst. **Nature**, v. 264, p. 753-754, 1976b.

PINTO, L.; BARON, J. Spatiotemporal frequency and speed tuning in the owl visual wulst. **Eur. J. Neurosci.**, v. 30, p. 1251-1268, 2009.

PISTORIO, A.L.; HENDRY, S.H.; WANG, X. A modified technique for high-resolution staining of myelin. **J. Neurosci. Methods**, v. 153, p. 135-146, 2006.

PUELLES, L. Thoughts on the development, structure and evolution of the mammalian and avian telencephalic pallium. **Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.**, v. 356, p. 1583-1598, 2001.

PUELLES, L.; KUWANA, E.; PUELLES, E.; RUBENSTEIN, J.L. Comparison of the mammalian and avian telencephalon from the perspective of gene expression data. **Eur. J. Morphol.**, v. 37, p. 139-150, 1999.

PUELLES, L.; KUWANA, E.; PUELLES, E.; BULFONE, A.; SHIMAMURA, K.; KELEHER, J.; SMIGA, S.; RUBENSTEIN, J.L. Pallial and subpallial derivatives in the embryonic chick and mouse telencephalon, traced by the expression of the genes Dlx-2, Emx-1, Nkx-2.1, Pax-6, and Tbr-1. **J. Comp. Neurol.**, v. 424, p. 409-438, 2000.

RAMÓN Y CAJAL, S. Le lobe optique des vertébrés inférieurs, toit optique des oiseaux. In: RAMÓN Y CAJAL, S. (Ed.). **Histologie du Système Nerveux de l'Homme e des Vertébrés**. Paris: Maloine, 1911. p. 196-212.

RECHES, A.; GUTFREUND, Y. Auditory and multisensory responses in the tectofugal pathway of the barn owl. **J. Neurosci.**, v. 29, p. 9602-9613, 2009.

REDIES, C.; MEDINA, L.; PUELLES, L. Cadherin expression by embryonic divisions and derived gray matter structures in the telencephalon of the chicken. **J. Comp. Neurol.**, v. 438, p. 253-285, 2001.

REINER, A. Neurotransmitter organization and connections of turtle cortex: implications for the evolution of mammalian isocortex. **Comp. Biochem. Physiol. Comp. Physiol.**, v. 104, p. 735-748, 1993.

REINER, A. A new avian brain nomenclature: why, how and what. **Brain. Res. Bull.**, v. 66, p. 317-331, 2005.

REINER, A.; KARTEN, H.J. The laminar source of efferent projections from the avian Wulst. **Brain Res.**, v. 275, p. 349-354, 1983.

REINER, A.; KARTEN, H.J.; SOLINA, A.R. Substance P: localization within paleostriatal-tegmental pathways in the pigeon. **Neuroscience**, v. 9, p. 61-85, 1983.

REINER, A.; BRAUTH, S.E.; KARTEN, H.J. Evolution of the amniote basal ganglia. **Trends Neurosci.**, v. 7, p. 320-325, 1984.

REINER, A.; KARLE, E.J.; ANDERSON, K.D.; MEDINA, L. **Phylogeny and development of catecholamine system in the CNS of vertebrate**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 135-181 p.

REINER, A.; MEDINA, L.; VEENMAN, C.L. Structural and functional evolution of the basal ganglia in vertebrates. **Brain Res. Rev.**, v. 28, p. 235-285, 1998.

REINER, A.; PERKEL, D.J.; BRUCE, L.L.; BUTLER, A.B.; CSILLAG, A.; KUENZEL, W.; MEDINA, L.; PAXINOS, G.; SHIMIZU, T.; STRIEDTER, G.; WILD, M.; BALL, G.F.; DURAND, S.; GÜNTÜRKÜN, O.; LEE, D.W.; MELLO, C.V.; POWERS, A.; WHITE, S.A.; HOUGH, G.; KUBIKOVA, L.; SMULDERS, T.V.; WADA, K.; DUGAS-FORD, J.; HUSBAND, S.; YAMAMOTO, K.; YU, J.; SIANG, C.; JARVIS, E.D. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. **J. Comp. Neurol.**, v. 473, p. 377-414, 2004.

- REINER, A.; YAMAMOTO, K.; KARTEN, H.J. Organization and evolution of the avian forebrain. **Anat. Rec. A. Discov. Mol. Cell Evol. Biol.**, v. 287, p. 1080-1102, 2005.
- REPERANT, J. New data on visual projections in the pigeon (*Columba livia*). **J. Hirnforsch**, v. 14, p. 151-187, 1973.
- ROBERTS, T.F.; HALL, W.S.; BRAUTH, S.E. Organization of the avian basal forebrain: chemical anatomy in the parrot (*Melopsittacus undulatus*). **J. Comp. Neurol.**, v. 454, p. 383-408, 2002.
- ROSE, M. Über die cytoarchitektonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel. **J. Psychol. Neurol.** v. 21, p. 278-352, 1914.
- ROSE, J.E.; WOOLSEY, C.N. Structure and relations of limbic cortex and anterior thalamic nuclei in rabbit and cat. **J. Comp. Neurol.**, v. 89, p. 279-347, 1948.
- SCHEICH, H. Neural correlates of auditory filial imprinting. **J. Comp. Physiol.**, v. 161, p. 605-619, 1987.
- SCHEICH, H.; BONKE, B.A.; BONKE, D.; LANGNER, G. Functional organization of some auditory nuclei in the guinea fowl demonstrated by the 2-deoxyglucose technique. **Cell Tissue Res.**, v. 204, p. 17-27, 1979.
- SCHEICH, H.; WALLHAUSER-FRANKE, E.; BRAUN, K. **Memory, Organization and Locus of Change**. London: Oxford University Press, 1991. 114-159 p.
- SCHNABEL, R.; METZGER, M.; JIANG, S.; HEMMING, H.C., JR.; GREENGARD, P.; BRAUN, K. Localization of dopamine D1 receptors and dopaminergic neurons in the chick forebrain. **J. Comp. Neurol.**, v. 388, p. 146-168, 1997.
- SCHWALLER, B.; BUCHWALD, P.; BLUMCKE, I.; CELIO, M.R.; HUNZIKER, W. Characterization of a polyclonal antiserum against the purified human recombinant calcium binding protein calretinin. **Cell Calcium**, v. 14, p. 639-648, 1993.
- SHIMAMURA, K.; RUBENSTEIN, J.L. Inductive interactions direct early regionalization of the mouse forebrain. **Development**, v. 124, p. 2709-2718, 1997.
- SHIMIZU, T.; KARTEN, H.J. Immunohistochemical analysis of the visual wulst of the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 300, p. 346-369, 1990.
- SHIMIZU, T.; COX, K.; KARTEN, H.J. Intratelencephalic projections of the visual wulst in pigeons (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 359, p. 551-572, 1995.
- SHIMIZU, T.; BOWERS, A.N. Visual circuits of the avian telencephalon: evolutionary implications. **Behav. Brain Res.**, v. 98, p. 183-191, 1999.
- STOYKOVA, A.; GRUSS, P. Roles of Pax-genes in developing and adult brain as suggested by expression patterns. **J. Neurosci.**, v. 14, p. 1395-1412, 1994.

STOYKOVA, A.; FRITSCH, R.; WALTHER, C.; GRUSS, P. Forebrain patterning defects in Small eye mutant mice. **Development**, v. 122, p. 3453-3465, 1996.

STRIEDTER, G.F. The telencephalon of tetrapods in evolution. **Brain Behav. Evol.**, v. 49, p. 179-213, 1997.

STRIEDTER, G.F. Progress in the study of brain evolution: from speculative theories to testable hypotheses. **Anat. Rec.**, v. 253, p. 105-112, 1998.

STRIEDTER, G.F. **Principles of brain evolution**. Sunderland: Sinauer Associates, 2005.

STRIEDTER, G.F.; BEYDLER, S. Distribution of radial glia in the developing telencephalon of chicks. **J. Comp. Neurol.**, v. 387, p. 399-420, 1997.

STRIEDTER, G.F.; MARCHANT, T.A.; BEYDLER, S. The "neostriatum" develops as part of the lateral pallium in birds. **J. Neurosci.**, v. 18, p. 5839-5849, 1998.

SUAREZ, J.; DAVILA, J.C.; REAL, M.A.; GUIRADO, S.; MEDINA, L. Calcium-binding proteins, neuronal nitric oxide synthase, and GABA help to distinguish different pallial areas in the developing and adult chicken. I. Hippocampal formation and hyperpallium. **J. Comp. Neurol.**, v. 497, p. 751-771, 2006.

SVENNINGSSON, P.; NISHI, A.; FISONE, G.; GIRAULT, J.A.; NAIRN, A.C.; GREENGARD, P. DARPP-32: an integrator of neurotransmission. **Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.**, v. 44, p. 269-296, 2004.

SWANSON, L.W. Cerebral hemisphere regulation of motivated behavior. **Brain Res.**, v. 886, p. 113-164, 2000.

SWANSON, L.W.; PETROVICH, G.D. What is the amygdala? **Trends Neurosci.**, v. 21, p. 323-331, 1998.

SZELE, F.G.; CEPKO, C.L. A subset of clones in the chick telencephalon arranged in rostrocaudal arrays. **Curr. Biol.**, v. 6, p. 1685-1690, 1996.

TAKAHASHI, T.T.; CARR, C.E.; BRECHA, N.; KONISHI, M. Calcium binding protein-like immunoreactivity labels the terminal field of nucleus laminaris of the barn owl. **J. Neurosci.**, v. 7, p. 1843-1856, 1987.

TEPPER, J.M.; BOLAM, J.P. Functional diversity and specificity of neostriatal interneurons. **Curr. Opin. Neurobiol.**, v. 14, p. 685-692, 2004.

TÖMBÖL, T.; MAGLOCZKY, Z. Cytoarchitecture of chicken Wulst: a Golgi study on cell types and their maturation after hatching. **Acta Morphol. Hung.**, v. 38, p. 35-53, 1990.

- UYLINGS, H.B.; VAN EDEN, C.G. Qualitative and quantitative comparison of the prefrontal cortex in rat and in primates, including humans. **Prog. Brain Res.**, v. 85, p. 31-62, 1990.
- VAN DER WILLIGEN, R.F.; FROST, B.J.; WAGNER, H. Stereoscopic depth perception in the owl. **Neuroreport**, v. 9, p. 1233-1237, 1998.
- VAN DER WILLIGEN, R.F.; FROST, B.J.; WAGNER, H. Depth generalization from stereo to motion parallax in the owl. **J. Comp. Physiol. A. Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.**, v. 187, p. 997-1007, 2002.
- VAN DER WILLIGEN R.F.; FROST B.J.; WAGNER H. How owls structure visual information. **Anim. Cogn.** v. 6, p. 39-55, 2003.
- VATES, G.E.; BROOME, B.M.; MELLO, C.V.; NOTTEBOHM, F. Auditory pathways of caudal telencephalon and their relation to the song system of adult male zebra finches. **J. Comp. Neurol.** v. 366: 613-642, 1996.
- VEENMAN, C.L.; MEDINA, L.; REINER, A. Avian homologues of mammalian intralaminar, mediodorsal and midline thalamic nuclei: immunohistochemical and hodological evidence. **Brain Behav. Evol.**, v. 49, p. 78-98, 1997.
- VON FERSEN, L.; DELIUS, J.D. Long-term retention of many visual patterns by pigeons. **Ethology**, v. 82, p. 141-155, 1989.
- WAGNER, H.; FROST, B. Disparity-sensitive cells in the owl have a characteristic disparity. **Nature**, v. 364, p. 796-798, 1993.
- WAGNER, H.; GÜNTÜRKÜN, O.; NIEDER, B. Anatomical markers for the subdivisions of the barn owl's inferior-collicular complex and adjacent peri- and subventricular structures. **J. Comp. Neurol.**, v. 465, p. 145-159, 2003.
- WALAAS, S.I.; ASWAD, D.W.; GREENGARD, P. A dopamine- and cyclic AMP-regulated phosphoprotein enriched in dopamine-innervated brain regions. **Nature**, v. 301, p. 69-71, 1983.
- WALDMANN, C.; GÜNTÜRKÜN, O. The dopaminergic innervation of the pigeon caudolateral forebrain: immunocytochemical evidence for a 'prefrontal cortex' in birds? **Brain Res.**, v. 600, p. 225-234, 1993.
- WALLENBERG, A. Der ursprung des tractus isthmistriatus (oder bulbostriatus) der taube. **Neurol. Zbl.** v. 22, p. 98-101, 1903.
- WANG, Y.C.; JIANG, S.; FROST, B.J. Visual processing in pigeon nucleus rotundus: luminance, color, motion, and looming subdivisions. **Vis. Neurosci.**, v. 10, p. 21-30, 1993.

- WATANABE, S. Effects of Wulst and ectostriatum lesions on repeated acquisition of spatial discrimination in pigeons. **Brain Res. Cogn. Brain Res.**, v. 17, p. 286-292, 2003.
- WATANABE, M.; ITO, H.; MASAI, H. Cytoarchitecture and visual receptive neurons in the Wulst of the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). **J. Comp. Neurol.**, v. 213, p. 188-198, 1983.
- WATANABE, S.; SAKAMOTO, J.; WAKITA, M. Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso. **J. Exp. Anal. Behav.**, v. 63, p. 165-174, 1995.
- WILD, J.M. The avian somatosensory system: connections of regions of body representation in the forebrain of the pigeon. **Brain Res.**, v. 412, p. 205-223, 1987.
- WILD, J.M. Direct and indirect "cortico"-rubral and rubro-cerebellar cortical projections in the pigeon. **J. Comp. Neurol.**, v. 326, p. 623-636, 1992.
- WILD, J.M.; ARENDS, J.J.; ZEIGLER, H.P. Telencephalic connections of the trigeminal system in the pigeon (*Columba livia*): a trigeminal sensorimotor circuit. **J. Comp. Neurol.**, v. 234, p. 441-464, 1985.
- WILD, J.M.; KARTEN, H.J.; FROST, B.J. Connections of the auditory forebrain in the pigeon (*Columba livia*). **J. Comp. Neurol.**, v. 337, p. 32-62, 1993.
- WILD, J.M.; FARABAUGH, S.M. Organization of afferent and efferent projections of the nucleus basalis prosencephali in a passerine, *Taeniopygia guttata*. **J. Comp. Neurol.**, v. 365, p. 306-328, 1996.
- WILD, J.M.; REINKE, H.; FARABAUGH, S.M. A non-thalamic pathway contributes to a whole body map in the brain of the budgerigar. **Brain Res.**, v. 755, p. 137-141, 1997.
- WILD, J.M.; KUBKE, M.F.; CARR, C.E. Tonotopic and somatotopic representation in the nucleus basalis of the barn owl, *Tyto alba*. **Brain Behav. Evol.**, v. 57, p. 39-62, 2001.
- WILD, J.M.; KUBKE, M.F.; PENA, J.L. A pathway for predation in the brain of the barn owl (*Tyto alba*): projections of the gracile nucleus to the "claw area" of the rostral wulst via the dorsal thalamus. **J. Comp. Neurol.**, v. 509, p. 156-166, 2008.
- WINSKY, L.; ISAACS, K.R.; JACOBOWITZ, D.M. Calretinin mRNA and immunoreactivity in the medullary reticular formation of the rat: colocalization with glutamate receptors. **Brain Res.**, v. 741, p. 123-133, 1996.
- WYNNE, B.; GÜNTÜRKÜN, O. Dopaminergic innervation of the telencephalon of the pigeon (*Columba livia*): a study with antibodies against tyrosine hydroxylase and dopamine. **J. Comp. Neurol.**, v. 357, p. 446-464, 1995.

WONG-RILEY, M. Changes in the visual system of monocularly sutured or enucleated cats demonstrable with cytochrome oxidase histochemistry. **Brain Res.**, v. 171, p. 11-28, 1979.

WONG-RILEY, M.T.; MERZENICH, M.M.; LEAKE, P.A. Changes in endogenous enzymatic reactivity to DAB induced by neuronal inactivity. **Brain Res.**, v. 141, p. 185-192, 1978.

YAMAMOTO, K.; SUN, Z.; WANG, H.B.; REINER, A. Subpallial amygdala and nucleus taeniae in birds resemble extended amygdala and medial amygdala in mammals in their expression of markers of regional identity. **Brain Res. Bull.**, v. 66, p. 341-347, 2005.

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