

Proyecciones ópticas primarias en el conejo. Estudio mediante el marcaje anterogrado con peroxidasa de rábano

A. Gonzalo *, B. J. Arzymanow y A. R. Lieberman **

Department of Anatomy and Embriology
University College London
London W.C., U.K.

(Recibido el 15 de octubre de 1984)

A. GONZALO, B. J. ARZYMANOW and A. R. LIEBERMAN. *The Primary Visual Pathways in the Rabbit. An Anterograde Study Using Horseradish Peroxidase*. Rev. esp. Fisiol., 41, 161-170. 1985.

The primary visual pathways, in particular those to the lateral geniculate body, of 11 albino and 7 pigmented rabbits, were studied using the method of anterograde labelling with horseradish peroxidase following injection of the tracer into the vitreous body of one eye. A heavy projection to the contralateral dorsal lateral geniculate nucleus was seen in all animals. In both albino and pigmented animals a region devoid of label was present in the medial part of the α sector of the nucleus. This region corresponded to a compact, oval or wedge-shaped field of terminal label in the ipsilateral nucleus, which was much heavier in pigmented than in albino rabbits. In the ventral lateral geniculate nucleus, contralateral retinal input was almost entirely confined to the caudal half of the lateral sector of the nucleus, where two laminae of dense terminal label, separated by a less densely labelled area, were oriented parallel to one another and to the optic tract. This bilaminar distribution of retinal afferents to the ventral lateral geniculate nucleus has not been described in previous studies. The ipsilateral projection was to the dorsal part of the lateral sector and was most prominent in pigmented animals. The «intergeniculate leaflet» received a prominent contralateral input in all animals, and a clear ipsilateral input in pigmented animals, which overlapped with the contralateral input. Projections to other primary visual centres (pretectal nuclei, superior colliculus, nuclei of the accessory optic tract) are also described.

Key words: Centros visuales subcorticales, Núcleo geniculado lateral, Proyección retino-fugal.

El núcleo geniculado lateral (NGL) es un complejo nuclear del tálamo dorsal, que comprende diversos núcleos (21). El

más prominente de ellos es el núcleo geniculado dorso-lateral (NGD), el cual recibe un importante contingente de fibras retinales y proyecta a través de la radiación óptica hasta el córtex cerebral ipsilateral. Otro de estos núcleos, el geniculado ventro-lateral (NGV), es bastante más prominente en roedores que en gatos y primates (14); tiene por lo menos

* A quien debe dirigirse toda la correspondencia: Departamento de Anatomía Humana, Colegio Universitario de Soria (España).

** Dirección actual: Institute of Anatomy B, University of Aarhus (Dinamarca).

dos subdivisiones, un sector lateral y otro medial, y está separado del NGD por una pequeña lámina horizontal de células y neuropilo, la lámina medular interganglionar (2), designada por HICKEY y SPEAR (8) como *Intergeniculate Leaflet* (lámina intergeniculada). Ambos, la lámina intergeniculada y el NGV (predominantemente o exclusivamente su sector externo), reciben impulsos retinales y se proyectan subcorticalmente.

La proyección visual primaria en el conejo ha sido descrita en varios estudios tanto con métodos de degeneración como con autorradiografía (4, 18, 22). Las variaciones en la proyección retino-fugal ipsilateral en animales albinos ha sido bien estudiada (6), y las diferencias en la proyección retino-geniculada en conejos albinos y pigmentados ha sido demostrada por varios autores (18, 22, 23).

Además de la proyección hacia el NGL, también se han estudiado las proyecciones retino-fugales hacia otros centros visuales subcorticales: colículo superior (4), área pretectal (4, 19) y núcleo del tracto óptico accesorio (3, 7, 24). El modelo expuesto para la proyección retino-fugal en el conejo, es similar al que presenta esa misma proyección en otros mamíferos (16).

El propósito de este trabajo es clarificar la proyección retino-fugal en conejos pigmentados y albinos, mediante la inyección intravítrea de peroxidasa de rábano, con un método sensitivo para detectar el enzima después de su transporte anterógrado a las terminaciones retino-fugales. La mayor atención de este estudio

se presta a la proyección retinal hacia el NGL, aunque también se hace una breve mención de la proyección retinal hacia otros centros visuales.

Material y métodos

Se han utilizado 18 conejos, 7 pigmentados y 11 albinos, de 1,5 a 2 kg de peso, bajo anestesia general con pentotal sódico (35 mg/kg, i.v.) y anestesia local del ojo derecho con dos gotas de nitrato de fenilmercaína al 0,002 %.

La córnea fue perforada con una aguja hipodérmica (31 × 0,6 mm) controlando su penetración mediante un microscopio de disección. La aguja se introduce aproximadamente unos 6 mm desde la córnea y 3,5 mm por detrás de la lente.

La inyección intravítrea unilateral (ojo derecho) de peroxidasa de rábano (Sigma tipo VI), se realiza con una microjeringa Hamilton. Las cantidades inyectadas de peroxidasa (solución al 50 % en suero fisiológico), varían entre 35-60 μ l. Una vez finalizada la inyección, la aguja se deja *in situ* durante algo más de un minuto. Todas las operaciones se realizan bajo condiciones asépticas.

A las 48 h, y bajo anestesia general, todos los animales son perfundidos con una solución de glutaraldehído al 1,25 % y paraformaldehído al 1 % en solución tampón de fosfato 0,1 M (pH 7,4). Se extrae el cerebro llevándose a cabo la postfijación en la solución de perfusión conteniendo sucrosa al 10 %. Los cerebros se cortaron en congelación en un plano frontal, obteniendo cortes de un grosor de 40 μ m.

Las secciones seriadas, para poner de manifiesto la peroxidasa, fueron procesadas de acuerdo con el método de MESULAM (12, 13) y contrastadas con rojo neutro.

El estudio se llevó a cabo con el microscopio de luz y en campo oscuro.

Abreviaturas: C.S.: Colículo Superior. CP: Comisura posterior. F: Fórnix. H: Habénula. HP: Tracto habénulo-peduncular. LGI: Lámina intergeniculada. NGD α : Sector α del núcleo geniculado dorso-lateral. NGL: Núcleo geniculado dorso-lateral. NGV: Núcleo geniculado ventral (l, sector lateral; m, sector medial). PC: Pedúnculo cerebral. PF: Pretectum. TO: Tracto óptico.

Resultados

PROYECCIÓN RETINO-GENICULADA

Proyección hacia el NGD. — Tanto en animales albinos como en pigmentados, se observó un marcaje retinal terminal en la mayor parte del NGD del lado contralateral al del ojo en el que se inyectó la peroxidasa, excepto un área localizada medialmente, exenta en su mayor parte de terminales marcados que se corresponde con la zona de proyección retinal ipsilateral (fig. 1). En los niveles más caudales —en los que esta área todavía estaba presente—, se apreció una estrecha franja de tejido limitándola medialmente, que contiene terminales marcados procedentes de la retina contralateral (fig. 1B); a niveles más rostrales no se observó esta delimitación (fig. 1A). En uno de los conejos pigmentados, la citada área ofreció una apariencia compleja, ya que el espacio libre de marcado retinal se presentó en dos lunares aproximadamente circulares, separados entre sí por una región con terminales marcados que en conjunto representaban una figura en forma de ocho.

En la zona caudal del NGD contralateral, se aprecian fascículos de fibras que atraviesan el núcleo aproximadamente en una dirección ventro-dorsal, más o menos paralelas al tracto óptico, determinando una apariencia estriada en el campo del marcado terminal (fig. 2A).

En el NGD ipsilateral al ojo inyectado de los conejos pigmentados, se apreció una zona localizada medialmente conteniendo un campo compacto de terminales marcados, con bordes bien definidos, mientras que la restante superficie de este núcleo apareció completamente desprovista de marcado (figs. 1, 2B, 2C). En el único animal que se presentó un sector ipsilateral discontinuo y libre de terminales marcados en el NGD contralateral al ojo inyectado, se observó que la zona marcada en el NGD ipsilateral

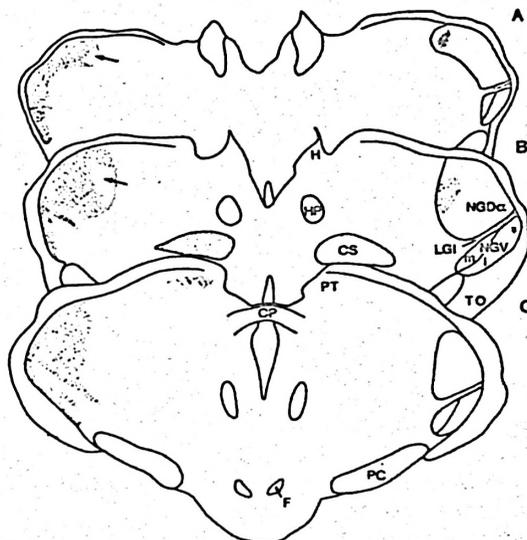


Fig. 1. Secciones frontales del núcleo geniculado lateral de un conejo pigmentado. Sección A: la más rostral; sección C: la más caudal; sección B: aproximadamente la zona media entre A y B. Los niveles más caudales y rostrales del complejo geniculado no están representados. A la izquierda, lado contralateral al ojo en el que se realizó la inyección; el marcaje terminal está representado por puntado. A la derecha, el marcaje terminal ipsilateral y los bordes del complejo nuclear. Las fibras marcadas del tracto óptico y las fibras dentro del complejo nuclear han sido omitidas con el fin de clarificar los resultados. En el lado contralateral se aprecia un intenso marcado terminal en el polo rostral del C.S. (sección C) y, a través del sector α del NGD, con la excepción de una zona oval a niveles medios del núcleo (flecha). En la LGI, el marcaje terminal está bien diferenciado del campo de terminales marcados en los núcleos geniculado dorsal y ventral. En el NGV, el campo de terminales marcados en el sector lateral está distribuido en dos láminas muy claras a niveles caudales (sección C); a niveles más rostrales no aparece el modelo bilaminar (sección A). La zona de intenso marcado en el área pretectal corresponde al núcleo olivar pretectal. En el lado ipsilateral se observa una sola zona de marcado en el sector α del NGD, que desaparece justo rostralmente a la sección A. El marcaje terminal en la LGI está claro en la parte más lateral. En el NGV se aprecia una pequeña zona de terminales marcados en el sector lateral del mismo (sección B).

presentaba una porción dorsal y otra ventral en la que la densidad de terminales marcados era mayor que en la zona intermedia, que las separaba.

Por otro lado, en ambos tipos de animales, en la zona ventro-lateral del NGD contralateral al ojo inyectado, se apreció un marcado terminal de menor intensidad que en el resto del núcleo.

De acuerdo con lo expuesto anteriormente, queda claro que todo el sector α , como fue definido por ROSE y MALIS (17), del NGD contralateral, recibe un importante contingente de fibras retinales a excepción de la región medial que corresponde al área de proyección ipsilateral y de la zona ventro-lateral con relativa densidad de terminales marcados.

El sector β del NGD era difícil de identificar, ya que las secciones contrastadas con rojo neutro no son ideales para llevar a cabo estudios citoarquitectónicos. Además, no es tan fácil de visualizar en secciones frontales como en secciones horizontales. No obstante, ni en el lado contralateral, ni en el ipsilateral, las fibras retinales no parecían dirigirse hacia el sector β .

Proyección hacia el NGV.— Los dos sectores del NGV, uno lateral y otro medial (14), pueden ser fácilmente reconocidos gracias a la presencia de una zona pobre en células entre ambos y el sector lateral está teñido más intensamente que el medial.

El marcaje retinal terminal fue hallado predominantemente en el sector lateral del NGV contralateral (fig. 1), observándose un marcaje difuso de peroxidasa en el sector medial, que se interpreta como fibras que pasan a través del sector medial hacia el NGD o hacia otras áreas adyacentes, que no se corresponde con un marcaje terminal.

El marcaje en el NGV contralateral es más denso y bastante más prominente en la zona caudal que en la rostral (fig. 1). En la parte medio-caudal del

NGV, tanto en animales pigmentados como en albinos, los terminales retinales marcados presentan una distribución bilaminar, con una lámina orientada parasagitalmente, localizada justo a continuación del tracto óptico, y una segunda lámina más o menos paralela a la anterior localizada hacia el borde medial del sector lateral. De estas dos láminas, la situada más lateralmente presenta un marcaje terminal bastante más denso que la situada medialmente y entre ellas queda un área que presenta un débil marcado (fig. 3A). En niveles más rostrales del NGV este modelo bilaminar no es detectable (fig. 3B).

En el NGV ipsilateral, el campo de terminales marcados no es tan extenso como la región con escaso marcado o sin él situada entre las dos láminas de terminales intensamente marcados en el NGV contralateral (figs. 1, 4A, 4B). Concretamente, la zona de marcado en el NGV ipsilateral se corresponde con la parte dorsal de la lámina no marcada en el sector externo del NGV contralateral (figs. 1B, C).

Proyección hacia la lámina intergeniculada.— En ambos grupos de animales se observó una densa proyección retinal hacia la lámina intergeniculada contralateral (figs. 1, 3A). En la LGI, la zona de terminales retinales marcados era claramente discontinua con el campo marcado en el NGD y en el NGV (figs. 1, 3A, 5A). Por lo que esta parte del núcleo geniculado lateral (NGL), evidentemente, tiene una representación retinal.

En conejos pigmentados, en la LGI ipsilateral también se observó un campo de terminales retinales marcados, que si bien era muy claro, estaba menos marcado y era más delgado que la zona marcada en la LGI contralateral, no extendiéndose hasta el extremo medial de la misma (figs. 1, 4A, 4B). Parece evidente que en la LGI existe superposición entre la proyección retinal ipsi- y contralateral.

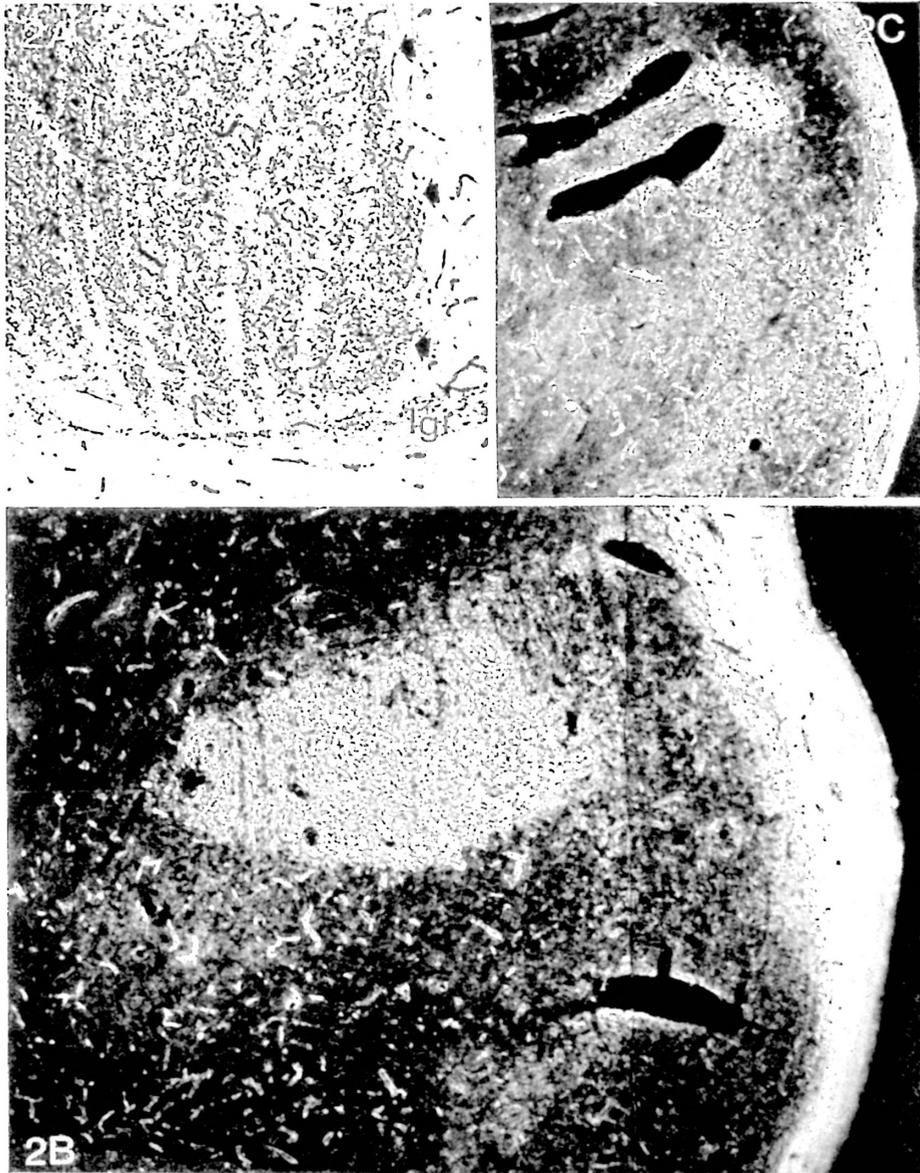


Fig. 2. *Microfotografía en campo obscuro del NGD.*
 A: Mitad medio-ventral del NGD contralateral, modelo estriado que el marcaje retinal terminal determina en el sector α . Las flechas indican el borde medial del NGD ($\times 111$).
 B: Mitad dorso-medial del NGD ipsilateral, marcaje retinal terminal que presenta forma oval ($\times 73$).
 C: Niveles rostrales del NGD ipsilateral, marcaje retinal terminal que ya no presenta forma oval ($\times 61$).

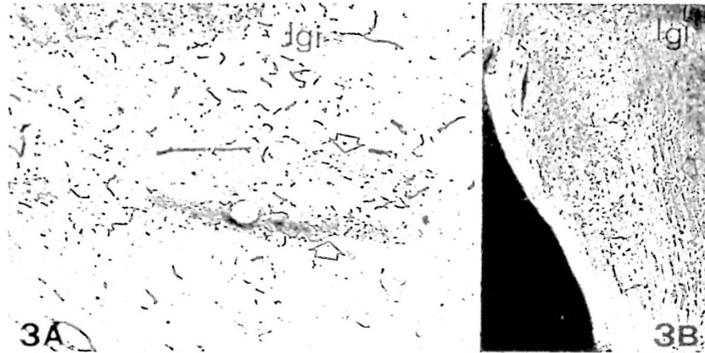


Fig. 3. Microfotografía del NGV *contralesional*.

A: Niveles caudales del NGV, modelo bilaminar que el marcaje retinal ofrece en el sector lateral (flechas). Claro marcaje retinal en la LGI, extendido hasta la zona más medial de la misma ($\times 61$). B: Niveles rostrales del NGV, marcaje retinal terminal en la parte más dorsal del sector lateral. Axones marcados pasando a lo largo del sector medial del NGV (flecha) ($\times 61$).

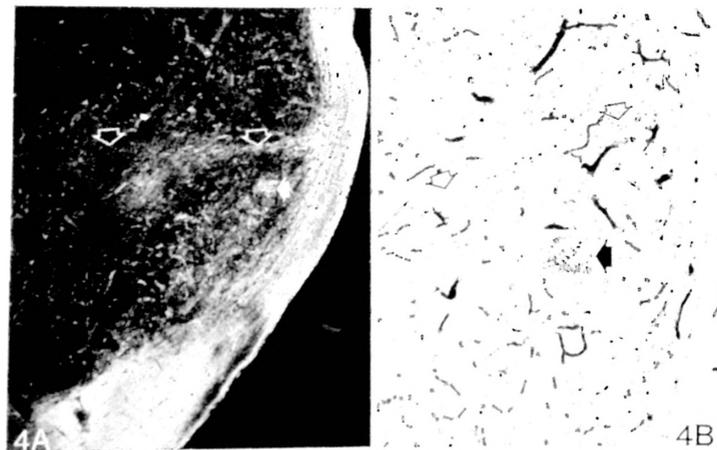


Fig. 4. Microfotografía del NGV *ipsilateral*.

A: Marcaje retinal terminal ipsilateral localizado en la zona dorsal del sector lateral del NGV (flecha sólida). Marcaje retinal terminal en la LGI, localizado en la zona más lateral de la misma, sin extenderse hasta la línea media (flechas abiertas) ($\times 61$). B: Marcaje retinal terminal ipsilateral en el NGV (flecha negra), y en la LGI (flechas abiertas) ($\times 150$).



Fig. 5. Microfotografía de la LGI contralateral (A) y del complejo pretectal contralateral (B). A) Claro marcado retinal terminal y clara separación del NGD y del NGV ($\times 79$). B) La zona de mayor marcado corresponde al núcleo olivar pretectal (NOP). Pequeños grupos de terminales marcados intercalados en el braquium del colículo superior corresponden al núcleo del tracto óptico (flecha abierta) ($\times 194$).

PROYECCIÓN RETINAL HACIA OTROS CENTROS VISUALES PRIMARIOS. — Puesto que nuestros resultados sobre la proyección hacia el *colículo superior* están de acuerdo con los descritos por otros autores (4), no serán comentados.

La proyección hacia el *pretectum* ha sido descrita por SCALIA (19). En el presente estudio, el marcaje retinal terminal más intenso se aprecia en el núcleo olivar pretectal contralateral (fig. 5B). Se observan campos de terminales marcados en el núcleo pretectal posterior contralateral, así como intercalados entre las fibras marcadas del braquium del colículo superior se aprecian varios grupos que corresponden todos ellos al núcleo del tracto óptico (fig. 5B). En el complejo pretectal ipsilateral los terminales retinales marcados eran muy débiles incluso en conejos pigmentados.

Finalmente, en el núcleo medial terminal contralateral se ha hallado un marcaje terminal más denso que en los núcleos dorsal terminal y lateral terminal contralaterales. Sin embargo, en estos núcleos, no se apreció un marcaje ipsilateral.

Discusión

Nuestros resultados confirman que hay una importante proyección retinal hacia la mayor parte del NGD en el lado contralateral al del ojo inyectado, que ocupa la mayor parte del sector α ; resultados que están de acuerdo con estudios de degeneración y autorradiográficos de otros autores (4, 18, 22).

Tanto en conejos pigmentados como en albinos, es evidente la ausencia de terminales marcados en una zona del NGD contralateral, situada medialmente, que se corresponde con el área del NGD ipsilateral que presenta un marcaje muy positivo, lo cual demuestra que en el NGD la proyección retinal ipsilateral y contralateral no se superponen, aunque

no puede excluirse la posibilidad de que exista una cierta superposición entre los límites de la zona de proyección ipsilateral y contralateral.

Las diferencias observadas en la proyección ipsilateral coinciden con los estudios de SANDERSON (18), GIOLLI y GUTHRIE (4), siendo más débil en conejos albinos que en pigmentados. En animales cuya zona exenta de terminales marcados en el NGD contralateral tiene forma oval o cuneiforme, el campo terminal ipsilateral se presenta como un solo lunar con un marcaje denso. Sin embargo, en uno de los conejos pigmentados, el área no marcada en el NGD contralateral presenta forma de ocho, sugiriendo la existencia de dos zonas de proyección ipsilateral. Estos resultados están en la línea de los de TAKAHASHI *et al.* (22), quienes en conejos pigmentados, también observaron más de una zona de marcado ipsilateral.

En ambos tipos de animales, se apreció en la parte ventro-lateral del NGD contralateral, una zona con un marcaje difuso, lo que resulta difícil de explicar si se tiene en cuenta que un área comparable a ésta no había sido observada anteriormente (4, 22). Hay que considerar la posibilidad de que esta área represente un campo terminal de neuronas retino-geniculadas que no están bien marcadas, o quizá, que han sido constantemente dañadas al inyectar la peroxidasa en el humor vítreo. Esta inyección se realizó introduciendo la aguja desde el ángulo temporal-superior del ojo con una dirección ventro-nasal, por lo que, la zona de la retina que pudiera haber sido dañada, es el cuadrante inferior de la retina nasal. Sin embargo, en la zona ventro-lateral del NGD está representado el cuadrante superior de la retina nasal (5, 20).

Debido a la dificultad de identificar el sector β (17) en secciones frontales contrastadas con rojo neutro, no se puede contribuir a clarificar las confusas e in-

cluso contradictorias afirmaciones que respecto a la proyección retinal ipsilateral y contralateral hacia el citado sector del NGD se encuentran en la bibliografía (4, 9, 18, 22).

El modelo que el marcaje retinal terminal presenta en el NGV requiere un pequeño comentario. En todos los animales estudiados, el área de proyección retinal en el NGV contralateral exhibe un modelo bilaminar. Recientemente, KICLITER y BRUCE (10), han descrito un modelo similar sobre la proyección retinal en el NGV de la ardilla. Sin embargo, observaron 3 láminas contralaterales que estaban separadas por regiones no marcadas, las cuales se corresponden con la proyección ipsilateral. Teniendo como base esos resultados, se esperaba hallar una lámina de marcado ipsilateral que se correspondiese con la lámina sin marcado o de escaso marcado terminal en el NGV contralateral. Sin embargo, se ha hallado una serie de pequeños grupos de marcado terminal ipsilateral en la región que se corresponde con la parte más dorsal de esta lámina indicativo de un marcado terminal ipsilateral incompleto o que la organización en el NGV del conejo presenta diferente forma que en la ardilla.

La proyección retinal hacia la lámina intergeniculada (2, 8), descrita ya mediante estudios autorradiográficos (22), ha sido observada muy clara. El marcaje retinal en la LGI contralateral se aprecia como una banda horizontal separada del NGD por una franja no marcada y bien diferenciada de los terminales marcados en el NGV contralateral. Por lo expuesto en los resultados, es evidente que en la LGI existe superposición entre los campos de terminales retinales contralateral e ipsilateral, por lo menos en la mitad más lateral o en los 2/3 más laterales, por lo que la organización básica de la LGI es diferente de la organización del NGD en el que la proyección ipsilateral y contralateral no se super-

ponen. De acuerdo con TAKAHASHI *et al.* (22) en conejos y en rata LIEBERMAN *et al.* (8 y estudios no publicados), ha sido hallada una discreta proyección retinal bilateral hacia esta lámina, por lo que debe ser considerada como un discreto subnúcleo del NGL.

La lámina intergeniculada en la rata es origen de una proyección hacia el núcleo supraquiasmático del hipotálamo (1). El cuerpo celular, los axones y los terminales de esta proyección contienen y quizá usen como transmisor un neuropéptido, identificado como un neuropéptido Y (1). También es conocido que la LGI en la rata es rica en células y terminales que contienen GABA (11, 15). Queda por determinar si en el conejo la LGI tiene características transmisoras, conexiones y funciones similares a la de la rata, presumiblemente con control de ritmo circadiano.

Nota de los autores

Cuando este trabajo estaba en imprenta ha aparecido una publicación de V. HOLCOMBE y R. W. GUILLERY: *J. Comp. Neurol.*, 225, 469-491, 1984, en la que se describe la proyección retinal hacia el complejo geniculado lateral del conejo con métodos de degeneración y autorradiografía. Sus resultados son muy similares a los nuestros en diversos puntos, en la LGI indican que debe existir una proyección retinal ipsi y contralateral superpuesta. El marcaje terminal en el sector externo del NGV está localizado en dos discretas láminas paralelas, que denominan α_1 y α_2 . Estos autores al sector medial del NGV lo denominan sector β y describen un débil marcado retinal, sin embargo, no excluyen la posibilidad de que éste represente un marcado transneuronal y no retino-geniculado.

Agradecimientos

Los autores agradecen al British Council por financiar la visita de A. Gonzalo a Londres y a Albert Meier y Karin Wiedemann por su colaboración en las ilustraciones.

Resumen

Se estudia en conejos pigmentados y albinos la proyección óptica primaria, en particular hacia el núcleo geniculado lateral usando el método de marcado anterógrado con peroxidasa de rábano, después de la inyección unilateral de este enzima en humor vítreo. En todos los animales se halla una densa proyección hacia el núcleo geniculado dorso-lateral contralateral, observándose una región sin marcado en la parte medial del sector α , que se corresponde con una zona oval o cuneiforme de intenso marcado en el lado ipsilateral, que aparece más intensamente marcada en conejos pigmentados que en albinos. En el núcleo geniculado ventral-contralateral la proyección retinal queda referida principalmente hacia la mitad caudal del sector lateral, donde se aprecian dos láminas con denso marcado terminal separadas por un área de marcado difuso, las cuales están orientadas paralelamente al tracto óptico. Esta distribución bilaminar de aferentes retinales hacia el núcleo geniculado ventrolateral no ha sido descrita en estudios previos. La proyección ipsilateral es hacia la parte dorsal del sector lateral y más prominente en conejos pigmentados. En todos los animales, la lámina intergeniculada recibe importante proyección retinal contralateral y, en conejos pigmentados, una clara proyección ipsilateral. También se estudian las proyecciones hacia otros centros visuales primarios.

Bibliografía

1. CARD, J. P. y MOORE, R. Y.: *J. Comp. Neurol.*, **206**, 390-396, 1982.
2. GERHARD, C.: Atlas des Mittel- und Zwischenhirn des Kaninchen. Springer Verlag, Berlin, 1968.
3. GIOLLI, R. A.: *J. Comp. Neurol.*, **117**, 77-95, 1961.
4. GIOLLI, R. A. y GUTHRIE, M. D.: *J. Comp. Neurol.*, **136**, 99-126, 1969.
5. GIOLLI, R. A. y GUTHRIE, M. D.: *J. Comp. Neurol.*, **142**, 351-376, 1971.
6. GUILLERY, R. W.: *Sci. Am.*, **230**, 44-54, 1974.
7. HAMAWAKI, D. y MARG, E.: *Am. J. Physiol.*, **202**, 480-486, 1962.
8. HICKEY, T. L. y SPEAR, P. D.: *Exp. Brain Res.*, **24**, 523-529, 1976.
9. HUGHES, A.: *Docum. Ophthalmol. (La Haya)*, **30**, 33-159, 1971.
10. KICLITER, E. y BRUCE, L.: *Brain Res.*, **267**, 340-345, 1983.
11. LIEBERMAN, A. R., O'HARA, P. T., TAYLOR, A. M., HUNT, S. P. y WU, J.-Y.: *J. Anat.*, **136**, 607-608, 1983.
12. MESULAM, M.-M.: *J. Histochem. Cytochem.*, **26**, 106-117, 1978.
13. MESULAM, M.-M.: Tracing neural connections with horseradish peroxidase. John Wiley & Sons, Chichester, 1982.
14. NIIMI, K., KANASEKI, T. y TAKIMOTO, T.: *J. Comp. Neurol.*, **121**, 313-324, 1963.
15. O'HARA, P. T., LIEBERMAN, A. R., HUNT, S. P. y WU, J.-Y.: *Neuroscience*, **8**, 189-211, 1983.
16. RODIECK, R. W.: *An. Rev. Neurosci.*, **2**, 193-225, 1979.
17. ROSE, J. E. y MALIS, L. I.: *J. Comp. Neurol.*, **125**, 121-140, 1965.
18. SANDERSON, K. T.: *J. Comp. Neurol.*, **159**, 15-28, 1975.
19. SCALIA, F.: *J. Comp. Neurol.*, **145**, 223-258, 1972.
20. STEWART, D. L., CHOW, C. L. y MASLAND, R. H.: *J. Neurophysiol.*, **34**, 139-147, 1971.
21. SZENTÁGOTHAÏ, J.: En «Handbook of sensory physiology», vol. VII/3 B (R. Jung, ed.). Springer Verlag, Berlin, 1973, pp. 141-176.
22. TAKAHASHI, E. S., HICKEY, T. L. y OYSTER, C. W.: *J. Comp. Neurol.*, **175**, 1-12, 1977.
23. UCHIDA, K., MIZUNO, N., SUGIMOTO, T. e ITOH, K.: *Exp. Neurol.*, **78**, 369-379.
24. WALLEY, R.: *Exp. Neurol.*, **17**, 27-43, 1967.