

Análisis cuantitativo encefálico e índices cerebrales en *Aratinga acuticaudata* y *Myiopsitta monachus* de Argentina (Aves: Psittacidae)

Quantitative encephalic analysis and cerebral indices of *Aratinga acuticaudata* and *Myiopsitta monachus* (Aves: Psittacidae) from Argentina

PATRICIA FERNANDEZ, FERNANDO CAREZZANO
y NOEMI BEE DE SPERONI

Cátedra de Anatomía Comparada, Departamento de Diversidad Biológica y Ecología,
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba,
Vélez Sarsfield 299, 5000 Córdoba, Argentina

RESUMEN

Se analizó la composición cuantitativa encefálica y se estimaron los índices cerebrales en dos Psittacidae: *Aratinga a. acuticaudata* (calacante) y *Myiopsitta m. monachus* (cotorra común). Se estimó el volumen porcentual e índices cerebrales del encéfalo total y de once de sus componentes. El telencéfalo es la estructura de mayor desarrollo en ambos loros, siendo el neostriado el componente más voluminoso en concordancia con la notable comunicación vocal y con el uso intensivo del pico que exhiben ambas especies; por el contrario, los bulbos olfatorios presentan el menor tamaño relativo, asociado esto a la dieta herbívora de sendas aves. En *Myiopsitta*, el tamaño relativo del estriado propiamente dicho y arquiestriado se relacionan con el autoacicalado de las plumas, los reflejos de confort en períodos de inactividad y con la agresividad revelada en la defensa del territorio y de las crías. El desarrollo del Wulst en la cotorra se asocia con la compleja y elaborada vida social que exhibe esta especie en su hábitat. En base a los índices cerebrales *Aratinga* y *Myiopsitta* son aves progresivas.

Palabras clave: neuroanatomía, tamaño relativo, ecología, comportamiento.

ABSTRACT

The quantitative encephalic composition and cerebral indices of two Psittacidae: *Aratinga a. acuticaudata* (Blue Crowned Parakeet) and *Myiopsitta m. monachus* (Monk Parakeet) were analyzed. The percentual volumes as well as cerebral indices for the whole encephalon and for eleven components were calculated.

The component of greater relative size is the telencephalon with the neostriatum as its more developed structure, according to the marked vocal communication and particular use of the bill in both species. On the contrary, olfactory bulbous exhibit the minor relative size, perhaps in relation to the herbivorous diet of these birds. In *Myiopsitta*, the relative size of the striatum sensu stricto and archistriatum are related to the self grooming, the confort reflex at inactive periods, and the aggressivity showed in territory and youngs defense. In *Myiopsitta* the development of the Wulst is associated to the complex social life exhibited by this parakeet in its habitat. The cerebral indices of both *Aratinga* and *Myiopsitta* suggest they are progressive birds.

Key words: neuroanatomy, relative size, ecology, behavior.

INTRODUCCION

La adaptación al vuelo, en las aves, trajo aparejado modificaciones en los sistemas corporales y particularmente en el sistema nervioso central en donde destacan, en el telencéfalo, los cuerpos estriados que alcanzan un notable desarrollo. Estos cambios morfológicos se relacionan funcionalmente con el comportamiento estereotipado, la memoria y

el aprendizaje característicos de las aves (Winter 1963, Ariens-Kappers 1967, Stingelin & Senn 1969, Pearson 1972).

El tamaño relativo encefálico de varias especies de aves se asocia con algunos aspectos bioecológicos (manipulación del alimento, cortejo, nidificación, territorialidad, ritmos de actividad, etc.), existiendo una estrecha concordancia entre el volumen de una determinada estructura y su funcionalidad.

dad, infiriéndose que a mayor uso de la misma, mayor volumen (Portmann 1946 1947, Bang 1960, Cobb 1960a 1960b, Tucker 1965, Pettigrew & Konishi 1976a 1976b, Bennet & Harvey 1985).

Estudios cuantitativos del encéfalo, realizados en once familias de aves (Rheidae, Tinamidae, Podicipedidae, Spheniscidae, Strigidae, Tytonidae, Falconidae, Ardeidae, Rallidae, Phasianidae y Columbidae), mostraron interesantes relaciones entre el desarrollo alcanzado por algunos componentes cerebrales y ciertos aspectos ecoetológicos (Bee de Speroni & Pirlot 1987, Alama & Bee de Speroni 1992, Bee de Speroni & Carezzano 1992 1993, Carezzano & Bee de Speroni 1995).

Considerando estos antecedentes, en el presente trabajo se analiza comparativamente la organización cuantitativa cerebral de *Aratinga a. acuticaudata* Vieillot 1817 (calacante común) y *Myiopsitta m. monachus* Boddaert 1783 (cotorra), psitácidos típicos de sudamérica que presentan comportamiento social.

Los objetivos son determinar las posibles variaciones cuantitativas de los componentes encefálicos y establecer relaciones entre estas variaciones y aspectos bioecológicos.

MATERIALES Y METODOS

Dos ejemplares de *Aratinga* fueron capturados mediante el empleo de jaulas trampa, en Cosquín (Departamento Punilla, provincia de Córdoba) e igual número de *Myiopsitta* en Río Primero (Departamento Río Primero, provincia de Córdoba).

En el laboratorio se las anestesiaron con éter sulfúrico y se perfundieron intracardíacamente por el ventrículo izquierdo con formalina (una parte de formol comercial al 40% en siete de agua destilada). A cada espécimen se le determinó la masa corporal (*Aratinga* 180 g y *Myiopsitta* 92 g). Posteriormente se extrajeron los encéfalos y se obtuvo la masa de ellos (*Aratinga* 5,41 g y *Myiopsitta* 3,83 g).

Los encéfalos se incluyeron en parafina y se realizaron cortes seriados de 10 μ m de espesor en *Aratinga* y 15 μ m en *Myiopsitta*. Los

mismos se tiñeron con solución Nissl (Cressyl Violet). Los cortes fueron fotografiados, obteniéndose un mínimo de 120 fotografías.

Para la demarcación de los campos neuronales se utilizó el Atlas Estereotáxico de Karten & Hodós (1967). Se delimitaron las siguientes áreas (según Bee de Speroni & Pirlot 1987): bulbos olfatorios (BO); área del estriado propiamente dicho (St), integrado por el área paleoestriada primitiva y aumentada; área del arquiestriado (Ast); área del neostriado (Nst), formado por las áreas del hiperestriado ventral, ectoestriado y neostriado; área del Wulst o eminencia sagital (W), el cual comprende a las áreas del hiperestriado dorsal e hiperestriado accesorio; cortex (Cx); hipocampo (H); tecto óptico (TO); diencéfalo (Di); cerebelo (Cb) y tronco cerebral (Bs), constituido por el mesencéfalo y la médula oblonga.

Para determinar las variaciones cuantitativas se calculó el volumen de cada área encefálica, para lo cual se empleó el método volumétrico de Stephan et al. (1981). También se estimaron los índices cerebrales, indicadores filogenéticos (Portmann 1946, 1947).

La ecuación canónica que exprese la progresión relativa del cerebro o partes del mismo, con respecto a una forma ancestral para las aves, se desconoce. No obstante, en un intento de expresar cuantitativamente la evolución del encéfalo en este grupo de vertebrados, se calculan los índices cerebrales (Portmann 1946, 1947), quien se basa en la elección arbitraria de una forma aviar primitiva para la comparación.

Los índices se obtienen de la relación entre la masa de un determinado componente encefálico sobre la cifra basal. Esta representa la masa encefálica del tronco cerebral de un galliforme hipotético de la misma masa corporal que la especie en estudio. Portmann seleccionó a las gallináceas por poseer éstas la masa del tronco cerebral más baja entre todas las aves por él estudiadas. La cifra basal se obtiene por medio de la ecuación alométrica $y = b \cdot x^a$, en donde y es la masa encefálica, b es el factor específico de encefalización, x representa la masa corporal y a es el coeficiente de encefalización.

Nosotros hemos asumido que Portmann empleó un individuo de *Gallus gallus* para

calcular su ecuación básica. Esta ave presenta una masa encefálica de 0,437 g, una masa corporal de 550 g y un k de 0,52. Con estos datos obtuvimos el valor específico de encefalización: 0,016426.

RESULTADOS

En el Tabla 1 se presentan los volúmenes del encéfalo total y de once de sus componentes expresados en porcentajes con respecto al encéfalo total en *Aratinga* y *Myiopsitta*, los que se comparan con los valores estimados para *Athene cunicularia* (lechucita de las vizcacheras) (Alama & Bee de Speroni 1992) y *Crypturellus tataupa* (perdiz paloma) (Bee de Speroni & Pirlot 1987). La Tabla 2 muestra la cifra basal y los índices cerebrales.

El hecho de haber utilizado dos individuos de cada especie (por razones económicas y metodológicas) no invalida la base de este es-

tudio. El uso de pocos especímenes en este tipo de análisis ha sido motivo de discusión por diversos investigadores (Stephan & Khun 1981, Bee de Speroni & Pirlot 1987, Pirlot & Bee de Speroni 1987). Asumimos plenamente la posibilidad de que nuestros resultados, al carecer de valor estadístico, puedan tener un pequeño margen de error.

DISCUSION

Los resultados se discuten considerando ciertos aspectos ecológicos y conductas (manipulación del alimento, nidificación, reflejos de confort, territorialidad, vocalizaciones, cortejo, etc.). Además se establecen cociaciones entre las variaciones cuantitativas y los caracteres cualitativos. El término cociación fue introducido por Pirlot (1986) para establecer relaciones entre las características cuantitativas (correlación) y cualitativas (asociación).

TABLA 1

Volumen de los componentes encefálicos expresados en porcentajes en relación al volumen del encéfalo total. n: tamaño muestral; BO: bulbos olfatorios; St: estriado; Ast: arquiestriado; Nst: neostriado; W: Wulst; Cx: cortex; H: hipocampo; Tel: telencéfalo; TO: tecto óptico; Di: diencéfalo; Cb: cerebelo; Bs: tronco cerebral. Entre paréntesis los porcentajes de cada componente telencefálico en relación a éste.

Volumes of the component in percentages of the encephalic total volume. n: sampling size; BO: bulbus olfactorius; St: striatum; Ast: archistriatum; Nst: neostriatum; W: Wulst; Cx: cortex; H: hippocampal component; Tel: telencephalon; TO: tectum opticum; D: diencephalon; Cb: cerebellum; Bs: brain stem. Parenthesized are the percentages of each telencephalic component in relation to the telencephalon.

	<i>Aratinga acuticaudata</i>		<i>Myiopsitta monachus</i>		<i>Athene cunicularia</i> (*)		<i>Crypturellus tataupa</i> (**)	
n	2		2		2		2	
BO	0,06	(0,07)	0,12	(0,17)	0,27	(0,34)	1,14	(2,09)
St	12,16	(14,68)	13,30	(17,99)	3,50	(4,27)	6,46	(11,94)
Ast	4,06	(4,90)	4,02	(5,64)	1,62	(1,97)	2,80	(5,16)
Nst	59,760	(72,14)	47,04	(63,63)	46,52	(56,78)	35,86	(66,32)
W	4,61	(5,56)	6,86	(9,27)	29,06	(35,47)	4,19	(7,27)
Cx	1,66	(2,00)	1,76	(2,37)	0,77	(0,94)	1,20	(2,22)
H	0,54	(0,65)	0,83	(1,13)	0,19	(0,23)	2,46	(4,56)
Tel	82,84		73,93		81,94		54,09	
TO	2,20		4,23		2,54		10,05	
Di	4,70		6,99		4,43		7,87	
Cb	6,03		7,88		7,02		12,74	
Bs	4,24		6,98		4,08		15,24	

(*) De Alama & Bee de Speroni (1992).

(**) De Bee de Speroni & Pirlot (1987).

TABLA 2

Indices cerebrales. n: tamaño muestral; CB: cifra basal; BO: bulbos olfatorios; St: estriado; Ast: arquiestriado; Nst: neoestriado; W: Wulst; Cx: cortex; H: hipocampo; Tel: telencéfalo; TO: tecto óptico; Di: diencéfalo; Cb: cerebelo; Bs: tronco cerebral.

Cerebral indices. n: sampling size; CB: basal number; BO: bulbus olfactorius; St: striatum; Ast: archistriatum; Nst: neostriatum; W: Wulst; Cx: cortex; H: hippocampal component; Tel: telencephalon; TO: tectum opticum; D: diencephalon; Cb: cerebellum; Bs: brain stem.

	<i>Aratinga acuticaudata</i>	<i>Myiopsitta monachus</i>	<i>Athene cunicularia</i> (*)	<i>Crypturellus tataupa</i> (**)
n	2	2	2	2
CB	0,24	0,17	0,25	0,28
BO	0,01	0,03	0,07	0,07
St	0,70	2,95	0,91	0,39
Ast	0,90	0,89	0,42	0,17
Nst	13,21	10,45	11,06	2,14
W	1,02	1,52	7,53	0,25
Cx	0,37	0,39	0,20	0,08
H	0,12	0,19	0,05	0,15
Tel	17,68	15,85	17,78	3,12
TO	0,49	0,94	0,66	0,60
Di	1,04	1,55	1,15	0,47
Cb	1,33	1,75	1,82	0,76
Bs	0,95	1,55	1,06	0,91

(*) De Alama & Bee de Speroni (1992).

(**) De Bee de Speroni & Pirlot (1987).

A continuación se describen las estructuras analizadas discutiendo su relevancia.

Telencéfalo

El telencéfalo es la estructura de mayor desarrollo en ambas Psittacidae (*Aratinga* 82,84% y *Myiopsitta* 73,23%).

Bulbos olfatorios

La mayoría de las aves son microsmáticas, pero en algunas el olfato es relevante en la localización del alimento (Stager 1964, Wenzel 1972, Jouventin 1977, Wurdiner 1979), en la orientación (Benvenuti 1973) y en la identificación de feromonas durante el cortejo (Balthazart & Schoffeniels 1979).

Los valores porcentuales determinados en *Aratinga* (0,06%) y *Myiopsitta* (0,12%) son bajos, comparados con la elevada cifra de *Crypturellus* (1,14%). Estos resultados concuerdan con el escaso significado de la olfacción en estas aves. En ambas el alimento

es localizado con la vista y principalmente consta de granos, yemas y brotes de gramíneas, como así también de flores y frutos. *Myiopsitta* ocasionalmente consume insectos adultos y sus larvas o carne de animales muertos, lo que se asocia con la cifra estimada, la que es el doble que la de *Aratinga*.

Estriado propiamente dicho

El St se asocia con los reflejos condicionados, siendo importante en los movimientos relacionados con las percepciones visuales y auditivas (Salzen & Parker 1975). Boire (1989) señala que el St es un sistema de coordinación motriz e integra los patrones de orientación entre los objetos, dichos modelos son elaborados a nivel del neoestriado. También controla la postura.

El tamaño relativo de esta área es de 12,16% en *Aratinga* y de 13,30% en *Myiopsitta*, que resulta ser elevado con respecto a *Athene* (3,50%) y *Crypturellus* (6,46%). *Myiopsitta* utiliza el pico para autoacicalarse

las plumas, y a la vez exhibe reflejos de confort como son los movimientos de estirado, desplegando las plumas de la cola y extendido de las alas perpendicularmente al cuerpo (Martella & Bucher 1990).

Arquiestriado

Los volúmenes porcentuales en *Aratinga* (4,06%) y *Myiopsitta* (4,02) son elevados, en comparación a *Athene* (1,62%) y *Crypturellus* (2,80%). Esta es un área de integración autonómica, involucrada en respuestas de ataque y fuga (Pearson 1972). King & Lelland (1979) señalaron que la reproducción, muda, migración, termorregulación, nidificación, buceo y vuelo en las aves está controlada por el sistema autónomo. Bee de Speroni & Pirlot (1987) puntualizan que no está bien aclarado el papel específico del Ast en relación a las características conductuales que presentan las aves ante situaciones de peligro.

Observaciones realizadas en *Myiopsitta* revelan conductas agresivas para defender la colonia y a sus crías, emitiendo vocalizaciones de amenaza y alarma (Martella & Bucher 1990). En cuanto a *Aratinga*, Alvarez (1994) menciona que es un ave muy desconfiada, y en situaciones de peligro emite notables gritos de alarma. Estos hechos podrían correlacionarse con los elevados volúmenes del Ast.

Neoestriado

El Nst caudal está implicado con la percepción auditiva y su porción ventrolateral con la sensibilidad del pico, cuello y cabeza (Karten 1969, Pearson 1972, Boire, 1989).

En este trabajo no se han analizado cuantitativamente estas dos áreas en forma separada, sino que el Nst ha sido considerado como un todo. Es el componente telencefálico de mayor volumen. El tamaño relativo del Nst en *Aratinga* es de 59,76% y en *Myiopsitta* de 47,04%, similar al de *Athene* (46,52%).

Es conocida la importancia que tiene, en la vida social de estos psitácidos, la comunicación vocal. Se han registrado en *Myiopsitta* diez tipos de vocalizaciones, utilizando con mayor frecuencia las de parloteo y contacto. El primero es emitido cuando

descansan próximos a los nidos o en su interior y sirve de integración entre los miembros del grupo. Mientras que el segundo es empleado cuando los integrantes de la bandada o pareja se hallan próximos (Martella & Bucher 1990). *Aratinga* emite ocho tipos de vocalizaciones distintas, relacionadas con la comunicación en momentos de descanso, vuelo y de alarma (Alvarez 1994). Además estos psitácidos emplean de manera intensiva el pico para manipular el alimento y trepar a los árboles; así también *Myiopsitta* lo utiliza en la construcción de los nidos comunales.

Wuslt o eminencia sagital

Esta área está relacionada con la habilidad de resolver problemas complejos e inesperados y con la discriminación de formas y colores (Pearson 1972, Mazzi & Fassollo 1977, Bee de Speroni & Pirlot 1987, Alama & Bee de Speroni 1992). La eminencia sagital es un centro de relevo de la vía visual tálamofugal, empleada preferentemente por aves de hábitos nocturnos (Pearson 1972). Boire (1989) señala que el W está involucrado en la visión binocular y cumple un importante papel en el aprendizaje, siendo el asiento de la memoria.

La cifra porcentual estimada en *Aratinga* (4,61%) es inferior a la de *Myiopsitta* (6,86%), cifras similares a la de *Crypturellus* (4,19%) y muy inferiores a la de *Athene* (29,06%) que es crepuscular y tiene amplia visión binocular. Los psitácidos analizados son de hábitos diurnos y posiblemente no tienen muy desarrollada la visión binocular. Entre los problemas que enfrenta *Myiopsitta* uno es la elección del sitio de nidificación, ya que sus voluminosos nidos comunales, construidos en lo alto de árboles, postes de alta tensión, molinos, etc., pueden ser destruidos por fenómenos climáticos (lluvias, viento, granizo, etc.) y eventuales predadores.

Tecto óptico

El TO es un centro de relevo de la vía visual tectofugal que finaliza en el ectoestriado. Esta vía es empleada en mayor proporción por aves diurnas (Karten 1969,

Güntürkün 1991). El tamaño relativo de este componente es 2,19% en *Aratinga* y de 4,23% en *Myiopsitta*, mostrando ser esta última cifra superior a la de *Athene* (2,53%), no así a la de *Crypturellus* (10,06%) que es la más alta. Estas dos Psittaciformes exhiben una intensa actividad diurna, por lo que emplearían en mayor proporción la vía visual tectofugal. Como se mencionara anteriormente, estos loros emplean la visión para detectar su alimento, predadores, etc.

Cerebelo

El Cb funcionalmente se relaciona con el equilibrio, la coordinación muscular y el ajuste de movimientos finos (Pearson 1972).

El porcentaje de esta área en *Aratinga* (6,03%) y en *Myiopsitta* (7,87%) es similar al de *Athene* (7,02%), e inferior al de *Crypturellus* (12,74%), este valor concuerda con que *Crypturellus* es un ave que por habitar en el monte debe moverse con gran habilidad y evitar obstáculos. También efectúa vuelos cortos, sostenidos y direccionados.

El desarrollo del Cb en ambos psitácidos concuerda con la notable capacidad de vuelo en pequeñas o grandes bandadas y con la gran destreza trepadora.

Índices cerebrales

La cifra basal estimada en *Aratinga* es de 0,24 y en *Myiopsitta* es de 0,17. El Tel de *Aratinga* (17,68) y el de *Myiopsitta* (15,85) presenta un nivel de desarrollo similar al de *Athene* (17,78), superior al de *Crypturellus* (3,12). El componente telencefálico que exhibe el índice mayor es el Nst (*Aratinga*, 13,21; *Myiopsitta*, 10,45). Los índices menores corresponden a los BO e H (*Aratinga*: BO= 0,01, H= 0,12; *Myiopsitta*: BO= 0,03, H= 0,19). El St se halla en un nivel de desarrollo superior en *Myiopsitta* (2,95) con respecto a *Aratinga* (0,70), *Athene* (0,90) y *Crypturellus* (0,40). El Ast presenta un valor similar en ambos Psittacidae (*Aratinga*: 0,90; *Myiopsitta*: 0,89) superior al de *Athene* (0,42) y *Crypturellus* (0,17). Los valores estimados para el W en *Aratinga* (1,02) y *Myiopsitta* (1,52) son inferiores al de *Athene* (7,53), pero superiores al de

Crypturellus (0,25) (Tabla 2). Los índices calculados para el Di y Cb, en los dos psitácidos, muestran un grado de desarrollo similar con respecto a *Athene* y superior al de *Crypturellus*. Los índices cerebrales estimados permiten inferir que *Aratinga* y *Myiopsitta* son aves progresivas, encontrándose en un similar nivel al de *Athene*, y superior a *Crypturellus*, ave considerada primitiva por Bee de Speroni & Pirlot (1987).

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Marta Chikilian por la captura de los ejemplares de *Aratinga* y *Myiopsitta*.

Este trabajo fue presentado en el 6° Congreso Argentino de Ciencias Morfológicas (1995).

LITERATURA CITADA

- ALAMA S & N BEE DE SPERONI (1992) Índices cerebrales y composición cuantitativa encefálica en *Athene cunicularia* y *Tyto alba* (Strigiformes: Strigidae y Tytonidae). FACENA (Argentina) 9: 19-37.
- ALVAREZ EV (1994) Análisis ecológico de las vocalizaciones del calacante común (*Aratinga acuticaudata*) en el Chaco Oriental. Tesina I y II. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. 45 pp.
- ARIENS-KAPPERS CU, GC HUBER & EC CROSBY (1967) The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. Hafner Publishing Company, New York. 1845 pp.
- BALTHAZART J & E SCHOFFENIELS (1979) Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften* 66: 55-56.
- BANG BG (1960) Anatomical evidence for olfactory function in some species of birds. *Nature* 188: 547-549.
- BEE DE SPERONI N & F CAREZZANO (1992) Composición cuantitativa encefálica en *Polyborus ch. chimango* Vieillot, desde una perspectiva ecoetológica (Falconidae). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral (Argentina)* 23: 1-8.
- BEE DE SPERONI N & F CAREZZANO (1993) Estudio cuantitativo de componentes encefálicos en tres especies de tinámidos con un enfoque ecoetológico (Aves: Tinamidae). *Revista de la Facultad de Ciencias Médicas de Córdoba (Argentina)* 52: 5-8.
- BEE DE SPERONI N & P PIRLOT (1987) Relative size of avian brain components of the magellanic penguin, the greater rhea and the tataupa tinamou. *Cormorant* 15: 7-22.
- BENNET PM & PH HARVEY (1985) Relative brain size and ecology in birds. *Journal of Zoology* 207: 151-169.
- BENVENUTI S (1973) Homing performances of inexperienced and directionally trained pigeon's subjected to olfactory nerve section. *Journal of Comparative Physiology A* 83: 83-91.

- BOIRE D (1989) Comparaison quantitative de l'encéphale, de ses grandes subdivisions et de relais visuels, trijumeaux et acoustiques chez 28 espèces d'oiseaux. Tesis Doctoral. Universidad de Montreal. 435 pp.
- CAREZZANO F & N BEE DE SPERONI (1995) Composición volumétrica encefálica e índices cerebrales en tres aves de ambiente acuático (Ardeidae, Podicipedidae, Rallidae). *FACENA (Argentina)* 11: 75-83.
- COBB S (1960a) Observations on the comparative anatomy of the avian brain. *Perspectives in Biology and Medicine* 3: 383-408.
- COBB S (1960b) A note on the size of the avian olfactory bulb. *Epilepsia* 1: 394-402.
- JOUVENTIN P (1977) Olfation in snow petrels. *Condor* 72: 498-499.
- GÜNTÜRKÜN O (1991) The functional organization of the avian visual system. In: ANDREW RJ (ed) *Neural and behavioural plasticity: the use of the domestic chick as model*: 498 pp. Oxford University Press, Oxford.
- KARTEN HJ (1969) The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Annals of the New York Academy of Science* 164: 164-179.
- KARTEN HJ & W HODOS (1967) A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (*Columba livia*). The Johns Hopkins Press, Baltimore. 201 pp.
- KING AS & JM LELLAND (1979) *Form and function in birds*. Academic Press, New York. 38 pp.
- MARTELLA BM & EH BUCHER (1990) Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird Behaviour* 8: 101-110.
- MAZZI V & A FASSOLO (1977) *Introduzione alla neurologia comparata dei vertebrati*. Boringhieri, Torino. 621 pp.
- PEARSON R (1972) *The avian brain*. Academic Press, New York. 658 pp.
- PETTIGREW JD & M KONISHI (1976a) Neurons selective for orientation and binocular disparity in the visual Wulst of the barn owl (*Tyto alba*). *Science* 193: 675-677.
- PETTIGREW JD & M KONISHI (1976b) Monocular deprivation in kittens impairs the spatial resolution of geniculate neurones. *Nature* 24: 753-754.
- PIRLOT P (1986) Understanding taxa by comparing brains. *Perspectives in Biology and Medicine* 29: 499-509.
- PIRLOT P & N BEE DE SPERONI (1987) Encephalization and brain composition in South American rodents (Caviidae, Cricetidae, Dasyproctidae). *Mammalia* 51: 305-320.
- PORTMANN A (1946) Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. I. *Alauda* 14: 2-20.
- PORTMANN A (1947) Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. II. *Alauda* 15: 1-15.
- SALZEN EA & D PARKER (1975) Arousal and orientation functions of the avian telencephalon. En Wright P, PG Caryl & DM Vowles (eds). *Neural and endocrine aspects of behavior in birds*: 205-242 pp. Elsevier, Amsterdam.
- STAGER KE (1964) Avian olfaction. *American Zoologist* 7: 415-420.
- STEPHAN H & HJ KUHN (1981) The brain of *Micropotamogale lamotei*. Heim de Balsac. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 47: 129-142.
- STEPHAN H, J NELSON & HD FRAHM (1981) Brain size comparisons in Chiroptera. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 19: 195-222.
- STINGELIN W & DG SENN (1969) Morphological studies on the brain of Sauropsida. *Annals of the New York Academy of Sciences* 167: 156-163.
- TUCKER D (1965) Electrophysiological evidence for olfactory functions in birds. *Nature* 207: 34-36.
- WENZEL B (1972) Olfactory sensation in the kiwi and other birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 188: 183-193.
- WINTER P (1963) Vergleichende qualitative und quantitative untersuchungen an der Horbahn von Vögeln. *Zeitschrift Morphologie und Oekologie der Tiere* 52: 365-400.
- WURDINER J (1979) Olfation and feeding behaviour in juvenile geese *Anser anser* and *Anser domesticus*. *Zeitschrift Tierpsychologie* 49: 132-135.