

УДК 612.82+612.84

ДОРЗАЛЬНОЕ ЯДРО НАРУЖНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА: АНАТОМИЯ, ГИСТОЛОГИЯ, ОНТОГЕНЕЗ

© 2023 г. А. А. Михалкин¹, Н. С. Меркульева¹, *

¹Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: mer-natalia@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.12.2022 г.

После доработки 24.02.2023 г.

Принята к публикации 27.02.2023 г.

Обзор посвящен структуре и функции основного зрительного таламического ядра — дорзального наружного коленчатого тела — и его формированию во время пренатального и постнатального онтогенеза. Также обзревается структура и развитие связанных с ядром ганглиозных клеток сетчатки и нейронов первичной зрительной коры, ретино-геникулятных, геникуло-корковых и корково-геникулятных связей. Отдельное внимание уделено морфофункциональным различиям между элементами трех проводящих каналов: X, Y и W, а также различиям в развитии разных слоев дорзального ядра наружного коленчатого тела. Рассмотрены исследования, проведенные на классическом объекте — кошке.

Ключевые слова: дорзальное ядро наружного коленчатого тела, онтогенез, зрение, X-, Y- и W-каналы, слои А, слои С, кошка

DOI: 10.31857/S0044467723030103, EDN: TTNUKW

Основной объем зрительных афферентов у большинства млекопитающих с высокоорганизованным зрением проецируется в зрительные ядра таламуса, основным из которых является дорзальное ядро наружного коленчатого тела (НКТд). Золотой век интереса к этому ядру пришелся на начало 60-х—конец 90-х гг. прошлого века, и большинство этих работ было выполнено на кошке. В нынешнем веке произошло значительное усиление внимания к этической стороне физиологического эксперимента, что не может не радовать; однако одним из следствий стало снижение числа работ, выполняемых на этой животной модели. На настоящий момент большинство работ в обозреваемой тематике проводят с использованием модели грызунов; а в отряде *Carnivora* на смену кошке пришел хорек. При этом значительная часть данных, полученных на кошке, не повторена на иных животных моделях; а огромный объем информации, получаемый сегодня с использованием растущей мощи молекулярно-генетических методов, очевидно, не был получен ранее при изучении кошки. Таким образом, существует определенный разрыв между знанием об анатомии и гистологии НКТд, базо-

вых электрофизиологических свойств его нейронов, и информацией о синтезе тех или иных молекулярных маркеров, работе отдельных генов в норме и при модификации зрительного опыта. В соответствии с этим в первой части обзора представлены базовые данные о развитии анатомии, гистологии и физиологии НКТд, полученные на кошке, тогда как во второй — представления о молекулярно-генетических механизмах развития НКТд, полученных, главным образом, с использованием модели грызунов.

1. Макро- и микроанатомия наружного коленчатого тела

Анатомия НКТд различается в ряду млекопитающих (Manger et al., 2010), при этом общим остается ламинарное (слоистое) строение (визуализированное как с помощью общих гистологических, так и специальных иммуногистохимических методов), которое выявлено у представителей отряда приматы (Doty et al., 1966; Kageyama, Wong-Riley, 1984; Xu et al., 2001), хищные (Kageyama, Wong-Riley, 1984; Zahs, Stryker, 1985; Najdzion et al., 2009), включая ластоногих (Turner et al., 2017), гры-

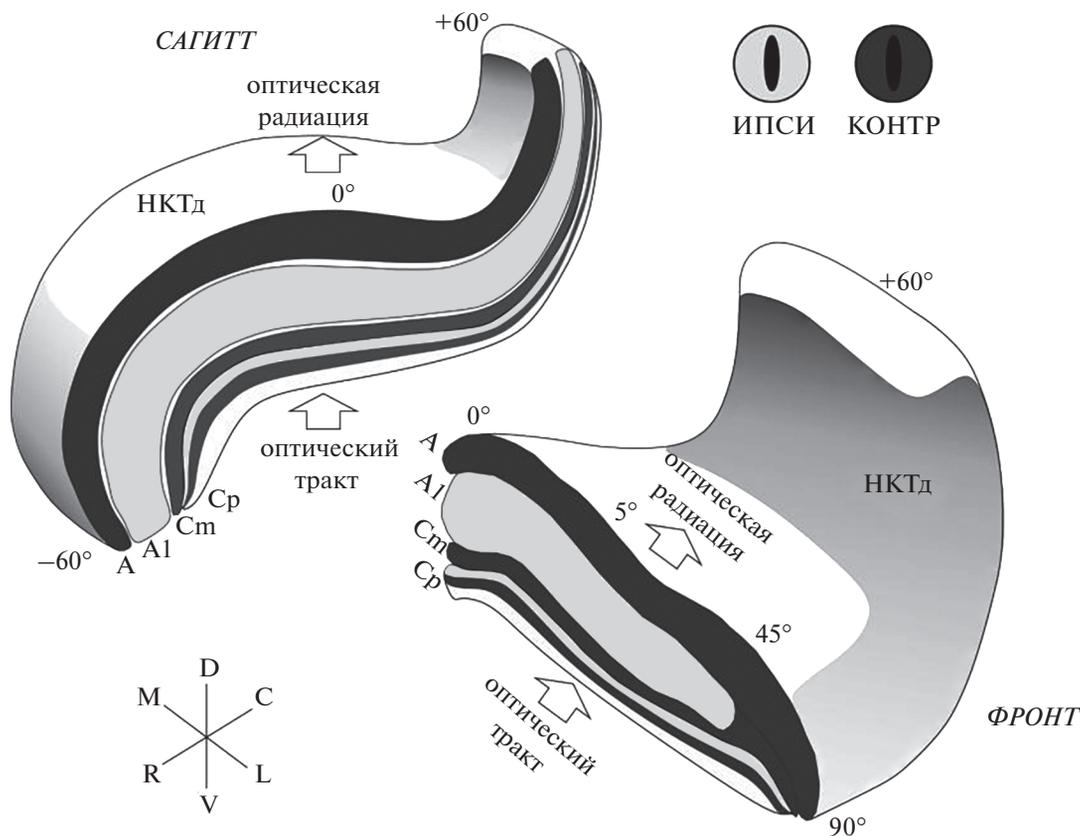


Рис. 1. Общая схема топика дорзального ядра наружного колленчатого тела (LGNd). Показаны представители контралатерального (темно-серый) и ипсилатерального (светло-серый) глаз, а также грубая ретинотопическая схема в градусах поля зрения: вдоль представления вертикали (на сагиттальной плоскости, САГИТТ) и горизонтали (на фронтальной плоскости, ФРОНТ). Стрелками отмечено направление зрительного потока: через оптический тракт – в зрительные ядра и через оптическую радиацию – в зрительную кору. А, А1, Сm, Сp – слои LGNd; D, V, M, L, R, C – дорзальный, вентральный, медиальный, латеральный, ростральный и каудальный полюса головного мозга.

Fig. 1. Scheme of the dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd). The representation of a contralateral (dark-gray) and ipsilateral (light-gray) eye are shown. Rough retinotopic map is shown along vertical (in sagittal plane, САГИТТ) and horizontal (in frontal plane, ФРОНТ) meridians' representation in degrees of the visual field. Arrows indicate direction of the visual information flow from the optical tract through the thalamic visual nucleus to the optical radiation going to the primary visual cortex. A, A1, Cm, Cp – layers of НКТд; D, V, M, L, R, C – dorsal, ventral, medial, lateral, rostral, and caudal.

зуны (Reese, 1988; Grubb, Thompson, 2004; Najdzion et al., 2009), зайцеобразные (Najdzion et al., 2009), копытные (Clarke et al., 1988), сумчатые (Sanderson et al., 1984). В данном обзоре мы рассмотрим строение и развитие НКТд хищных на примере кошки – классического модельного объекта для изучения функции зрения.

Слои НКТд у кошки именуется (с дорзального по вентральный) А, А1, Сm, С1, С2, С3. Слои также подразделяют на крупноклеточные (магноцеллюлярные): А, А1 и С крупноклеточный (Сm) и мелкоклеточные (парвоцеллюлярные): С1, С2, С3, иначе, Сp слои

(Payne, Peters, 2002) (рис. 1). Крупноклеточные А-слои гораздо толще С-слоев, границы между ними легко просматриваются. Ретинальные входы из разных глаз в слоях НКТд чередуются: слои А, Сm, С2 получают входы из назальной контралатеральной сетчатки; слои А1, С1 – из темпоральной ипсилатеральной сетчатки; а слой С3 не имеет ретинальных входов (Graham, 1977; Guillery et al., 1980).

К вентральной поверхности НКТд через оптический тракт приходят ретино-геникулятные волокна, а с дорзальной поверхности ядра через оптическую радиацию выходят ге-

никуло-корковые волокна. Входящие ретинальные волокна упорядочены в соответствии с их ретинотопикой и плотно ветвятся при входе в соответствующий слой НКТд, занимая примерно 0.3 мм в медиолатеральном и 0.5 мм в рострокаудальном направлении (Szentágothai, 1973). Ретинальные волокна, представляющие одну и ту же часть поля зрения разных сетчаток, в соседних слоях выровнены друг относительно друга и формируют единую колонку, проходящую через всю толщу НКТд (Tello, 1904; Hayhow, 1958; Bishop et al., 1962; Szentágothai, 1973). На этой анатомической основе сформированы функциональные проекционные колонки (Sanderson, 1971b; Szentágothai, 1983), в пределах которых нейроны имеют близко расположенные рецептивные поля. В центральной части НКТд для проекционных колонок показаны: 1) ростральный уклон по отношению к границе между слоями (около 40° – замерен нами по представленным в статье иллюстрациям) в сагиттальной плоскости (Bishop et al., 1962; Sanderson, 1971a); 2) ориентация под прямым углом (90°) к границам между слоями – во фронтальной плоскости (Bishop et al., 1962; Eysel, Wolfhard, 1983) (но также есть данные и об их медиальном уклоне (45°) (Sanderson, 1971a)). В свою очередь, ретинотопическая организация НКТд и угол наклона проекционных колонок влияют на морфометрические особенности нейронов А-слоев НКТд, у многих из которых ориентация сомы и дендритного дерева релейных нейронов повторяет угол наклона проекционных колонок (Friedlander et al., 1979, 1981; Mikhalkin, Merkulyeva, 2021) (рис. 2 (б)).

Клеточный состав дорзального наружного колленчатого тела. Как уже было сказано в одном из предыдущих обзоров (Меркульева, 2019), существует несколько классификаций нейронов НКТд, основанных на их морфологических особенностях и/или функциональных характеристиках.

Классификация R. W. Guillery. Наиболее старая классификация была предложена R. W. Guillery (Guillery, 1966), который подразделил релейные нейроны НКТд на 4 типа. Нейроны I типа – наиболее крупные с радиально расходящимися дендритами, свободно пересекающими границы между слоями. Нейроны II типа имеют сому среднего размера, а их дендритное дерево ветвится, главным образом, перпендикулярно границе между слоями. Отличительными особенностями данных

нейронов являются: 1) ветвление дендритов в пределах слоя залегания сомы; 2) наличие коротких плотно упакованных отростков, располагающихся близко к местам ветвления дендритов и напоминающим виноградные грозди (*grape-like*). Нейроны I и II типов локализируются главным образом в крупноклеточных слоях НКТд. Нейроны III типа имеют наименьший размер сомы среди прочих типов, тонкие извилистые дендриты со множеством коротких отростков и аксоны, не выходящие за пределы своего слоя. Эти нейроны встречаются в НКТд повсеместно. Нейроны IV типа преимущественно локализируются в вентральных слоях НКТд, имеют сому среднего размера и дендриты, ориентированные параллельно слоям. Клетки I, II и IV типов являются релейными, их аксоны восходят в зрительную кору, клетки III типа могут быть как интернейронами, так и релейными клетками (Friedlander et al., 1981). Важно отметить, что эти четыре типа нейронов, как полагал сам автор классификации, описывают только 60% клеток НКТд, остальные 40% имеют смешанные характеристики и не могут быть четко причислены к одному из вышеописанных типов (Guillery, 1966).

X-Y-W классификация¹. По аналогии с ганглиозными клетками сетчатки, релейные нейроны НКТд подразделяют на X, Y, и W типы. Для определения принадлежности клетки к тому или иному типу оценивают такие ее электрофизиологические параметры, такие как размер рецептивного поля, скорость ответа на стимуляцию хиазмы, линейность пространственной суммации (Wilson et al., 1976; Friedlander et al., 1981; Stanford et al., 1981).

Для Y- и W-нейронов характерен относительно большой размер рецептивного поля, напротив, X-нейроны обладают наименьшими рецептивными полями при условии их замера в одном и том же ретинотопическом представителе (Hoffmann et al., 1972; Wilson et al., 1976; Friedlander et al., 1981). Рецептивные поля нейронов всех типов увеличиваются от представительства центра к периферии поля зрения (Hoffmann et al., 1972). Скорость ответа на электрическую стимуля-

¹ Основы X-Y-W классификации были представлены ранее (Меркульева, 2019). В данном обзоре основной объем информации о строении и развитии НКТд будет связан с нейронами Y и X типов, поскольку информация о развитии W-нейронов скудна.

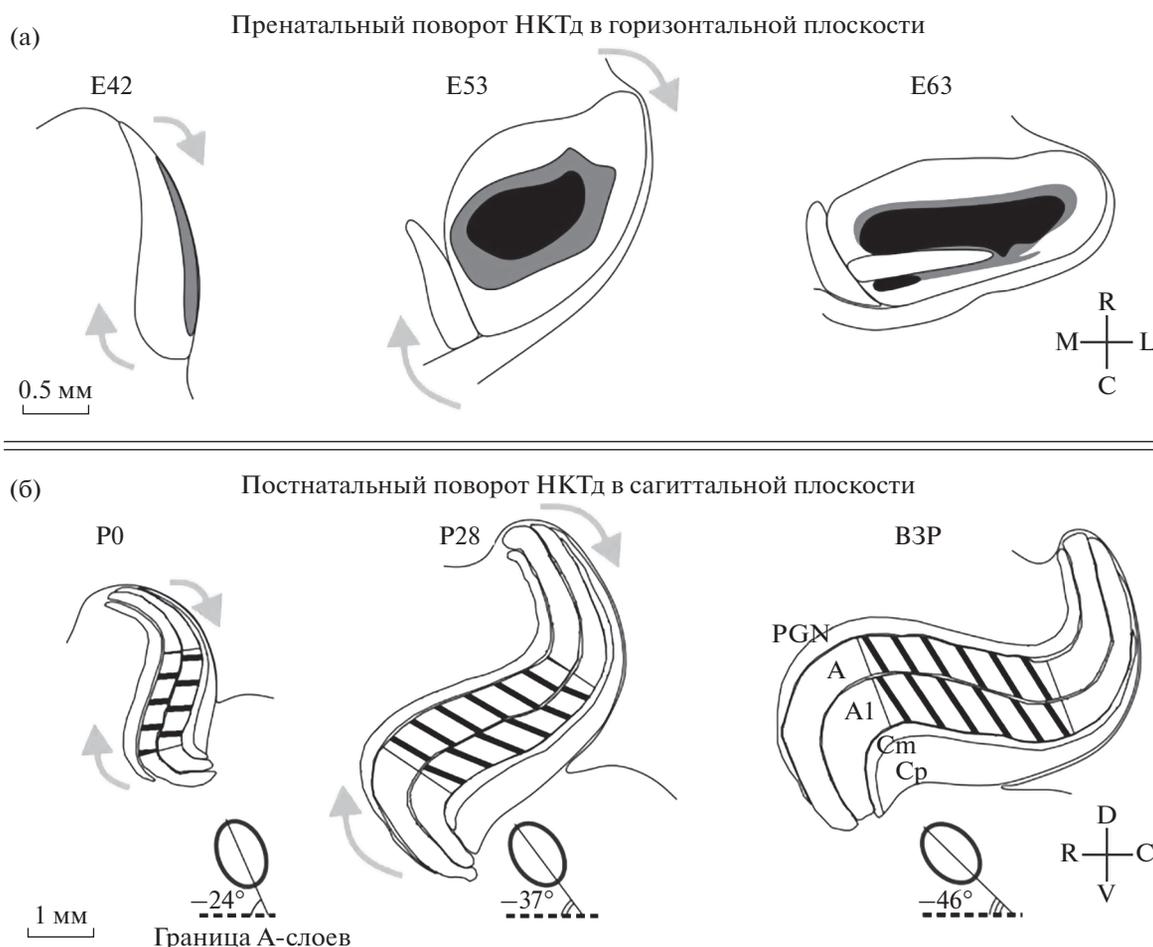


Рис. 2. Поворот дорзального наружного колленчатого тела (LGNd) кошки относительно базовых координат мозга в ходе развития. (а) – пренатальный поворот НКТд в горизонтальной плоскости; E42, E53, E63 – дни пренатального/эмбрионального развития; черным и белым показана локализация ипсилатеральных и контралатеральных ретиногеникулятных проекций соответственно, серым показаны смешанные проекции (б) – постнатальный поворот НКТд в сагиттальной плоскости (по Elgeti et al., 1976); средний угол наклона сомы релейных нейронов А-слоев НКТд относительно межслойной границы отмечен штриховкой, а также схематически показан на нижних вставках в соответствии с (Mikhalkin, Merkulyeva, 2021); P0, P28 – дни постнатального развития, ВЗР – взрослые животные; А, А1, Cm, Cp – слои НКТд; PGN – перигеникулярное ядро; D, V, M, L, R, C – дорзальный, вентральный, медиальный, латеральный, ростральный и каудальный полюса головного мозга.

Fig. 2. Rotation of the dorsal lateral geniculate nucleus (НКТд) of the cat relative to the basic brain coordinates during development. (a) – prenatal rotation of НКТд in horizontal plane; E42, E53, E63 – days of the prenatal/embryonal development; black – ipsilateral, white – contralateral, gray – intermixed retinal projections. (b) – postnatal rotation of НКТд in sagittal plane (Elgeti et al., 1976); oblique lines and inserts below НКТд – the average angle of the soma inclination of relay neurons in A-layers relative to the interlaminar border (Mikhalkin, Merkulyeva, 2021); P0, P28 – days of postnatal development, ВЗР – adult animals; A, A1, Cm, Cp – layers of НКТд; PGN – perigeniculate nucleus; D, V, M, L, R, C – dorsal, ventral, medial, lateral, rostral, and caudal.

цию хиазмы минимальна у Y-нейронов, X-нейроны имеют промежуточные значения, и W-нейроны характеризуются наиболее долгой задержкой ответа на стимуляцию (Hoffmann et al., 1972; Wilson et al., 1976). Однако, стоит отметить, что по крайней мере X-и Y-популяции нейронов могут пересекаться по

вышеописанным параметрам. Определяющим критерием для их разделения является линейность и нелинейность ответа на предъявляемый стимул (Enroth-Cugell, Robson, 1966; Shapley, Hochstein, 1975; Derrington, Fuchs, 1979). В первом случае можно найти такое соотношение темных и светлых зон

стимула, когда возбуждение становится равно торможению и клетка не отвечает на появление такого стимула в ее рецептивном поле, а в случае с нелинейным ответом такого положения найти невозможно (Enroth-Cugell, Robson, 1984). Линейные свойства ответа присущи как X-, так и Y-нейронам, а нелинейные — особенность Y-клеток (Enroth-Cugell, Robson, 1966; Shapley, Hochstein, 1975; Derrington, Fuchs, 1979; Enroth-Cugell et al., 1983). W-клетки включают в себя как клетки с линейным, так и с нелинейным ответом (Enroth-Cugell et al., 1983), и определяющей для них является скорость проведения нервного импульса (Wilson et al., 1976).

По морфометрическим параметрам Y-нейроны — это клетки наибольшего размера с ярко выраженным набором черт клеток I-го типа, однако они также могут разделять часть характеристик клеток II-го типа по Guillery (Friedlander et al., 1981; Stanford et al., 1981). Нейроны X-типа обладают сомой среднего размера, их морфология совпадает с клетками II–III-го типов (Friedlander et al., 1981; Stanford et al., 1981). Нейроны W-типа совпадают по характеристикам с нейронами IV типа (Friedlander et al., 1981; Stanford et al., 1981).

Распределение X-, Y-, W-нейронов также различно: X- и Y-нейроны приурочены к крупноклеточным, а W-нейроны — к мелко-клеточным слоям НКТд. В наиболее широких слоях А и А1 НКТд доля Y-нейронов по отношению к X-нейронам растет от периферии центра поля зрения к периферии (с 34 до 73%) (Hoffmann et al., 1972; LeVay, Ferster, 1977). Кроме того, Y-нейроны тяготеют к границам А-слоев, X-нейроны — к их центрам (Mitzdorf, Singer, 1977; Bowling, Wieniawa-Narkiewicz, 1986).

ON-OFF классификация. Еще на заре изучения электрофизиологических свойств зрительных нейронов последние были подразделены на два основных типа: ON-клетки, реагирующие на включение света, и OFF-клетки, реагирующие на его выключение (Hartline, 1938), что позднее было объяснено строением их рецептивного поля, которое имеет либо возбуждающий центр и тормозную периферию (ON тип), либо наоборот (OFF тип) (Kuffler, 1953; Enroth-Cugell, Robson, 1966). В электрофизиологических исследованиях показано, что у кошки нейроны Y-ON типа численно доминируют в верхней части слоев А и А1, нейроны Y-OFF типа — в нижних частях этих слоев. X-ON

нейроны слоя А численно доминируют в его верхней части, а X-OFF нейроны — в его нижней части; в слое А1 X-клетки обоих подтипов распределены равномерно (Bowling, Wieniawa-Narkiewicz, 1986, 1987; Bowling, Caverhill, 1989). Это отличается от четких OFF и ON подслоев в НКТд хорька (Zahs, Stryker, 1985), норки (Le Vay, McConnell, 1982), тушканы (Le Vay, McConnell, 1982).

Lagged-non-lagged классификация. X- и Y-нейроны НКТд также подразделяют на так называемые “запаздывающие” (*lagged*) и “не запаздывающие” (*non-lagged*) подтипы, согласно делению D.N. Mastronarde (Mastronarde, 1987). “Запаздывающие” нейроны реагируют на зрительную стимуляцию первичным торможением, что является причиной временной задержки основной волны импульсации (Mastronarde, 1987; Humphrey, Weller, 1988a; Saul, 2008). Пока не получено достоверных данных в пользу различной пространственной локализации “запаздывающих” и “не запаздывающих” нейронов как по разным слоям НКТд, так и по их глубине (Humphrey, Weller, 1988a, 1988b)².

2. Ретино-геникулятные, геникуло-корковые и корково-геникулятные проекции

Ретино-геникулятные волокна W ганглиозных нейронов оканчиваются в Sr слоях, волокна Y-нейронов — в слоях А, А1 и Cm, волокна X-нейронов — в слоях А и А1; в целом, нейроны определенного слоя НКТд получают входы от ганглиозных клеток сетчатки “своего” типа (Sur et al., 1987). При этом отдельные аксоны W и X ганглиозных нейронов сетчатки оканчиваются только в одном слое, тогда как аксоны Y ганглиозных нейронов контралатеральной сетчатки имеют тенденцию терминироваться сразу в двух слоях: А и Cm (Bowling, Michael, 1984; Sur et al., 1987; Tamamaki et al., 1995). Отметим также, что существуют данные в пользу конвергенции ретинальных входов разных типов (Y и X) на едином принимающем нейроне НКТд (Singer, Bedworth, 1973; Garraghty, 1985).

Геникулятные проекции широко расходятся по зрительной коре, но в целом большинство геникуло-корковых волокон НКТд следуют в

² Подобное отсутствие четкой закономерности в пространственном распределении “запаздывающих” нейронов показано и у приматов (Saul, 2008).

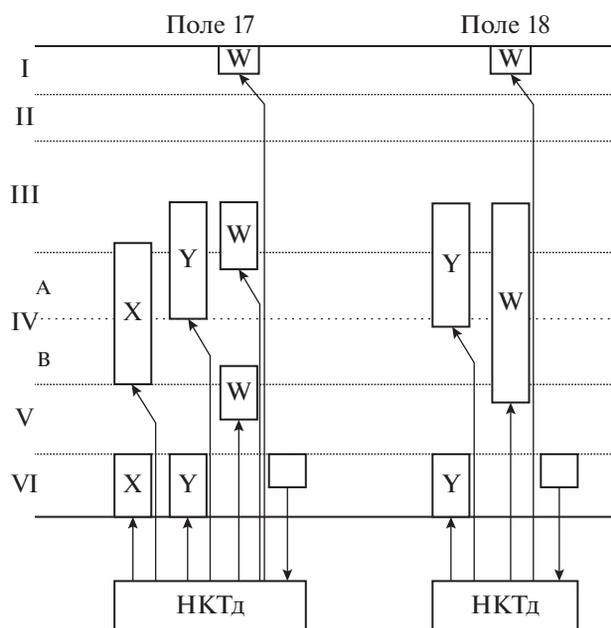


Рис. 3. Схема связей дорзального наружного колленчатого тела (НКТд) с полями первичной зрительной коры 17 (area 17) и 18 (area 18). I–VI – слои коры; прямоугольники с обозначениями X, Y, W – область ветвления геникуло-корковых волокон, образуемых нейронами разных проводящих каналов; пустые прямоугольники – область залегания нейронов, дающих начало корково-геникулятным аксонам.

Fig. 3. Scheme of connections between the dorsal lateral geniculate nucleus (НКТд) and areas 17/18 of the primary visual cortex. I–VI – cortical layers; rectangles with signatures X, Y, W – the area of arborization of geniculocortical axons, initiated by neurons of corresponding visual pathways; empty rectangles – the area of localization of neurons initiating cortico-geniculate axons.

корковые поля 17, 18 и 19. При этом в поле 17 оканчиваются аксоны клеток, расположенных во всех слоях НКТд (Rosenquist et al., 1974); большинство геникуло-корковых аксонов, оканчивающихся в поле 18, приходит из слоев A, A1 и Cm; в поле 19 оканчиваются главным образом аксоны нейронов C-слоев (Holländer, Vanegas, 1977; Niimi et al., 1981). Доминирующим входом в поле 18 являются волокна Y-нейронов (Stone, 1983); в поле 19 – волокна W-нейронов (Dreher et al., 1980).

В первичной зрительной коре (поля 17 и 18) волокна X-нейронов терминируются по всей толщине слоев IV и VI; волокна W-нейронов ветвятся в слоях I, III и IV, а волокна Y-нейронов ветвятся главным образом в верхней половине слоя IV (слое IVA), слое VI, а также в нижней части слоя III (Ferster, Levy, 1978; Niimi et al., 1981; Freund et al., 1985; Humphrey et al., 1985a, 1985b; Boyd, Matsubara, 1996; Kawano, 1998) (рис. 3). На основании паттерна входов в первичную зрительную кору выделяют три основные субпопуляции Y-нейронов НКТд: посылающие аксоны исключительно в поле 17, в поле 18 и образующие бифуркации в оба зрительные поля (Freund

et al., 1985; Humphrey et al., 1985a, 1985b). При этом в поле 18 в основном приходят аксоны Y-нейронов, расположенных в нижней части слоя A1 и в слое Cm (Niimi et al., 1981; Geisert, 1985; Humphrey et al., 1985b).

Основной объем *корково-геникулятных проекций* берет начало в VI слое первичной зрительной коры и терминируется преимущественно в слоях A и A1 (Gilbert, Kelly, 1975; LeVay, Sherk, 1981; Weber, Kalil, 1987; Murphy, Sillito, 1996) (рис. 3). Выявлено несколько отличий между нисходящим влиянием полей 17 и 18. Во-первых, аксональное ветвление нейронов поля 18, отвечающих на стимуляцию ипсилатерального глаза, тяготеет к соответствующему слою НКТд гораздо больше, чем аксональное ветвление нейронов поля 18, отвечающих на стимуляцию контралатерального глаза, подобной зависимости для поля 17 не показано (Murphy et al., 2000). Во-вторых, аксоны полей 17 и 18 предпочитают разные части слоев A и A1: нижнюю часть – аксоны поля 18 и верхнюю часть – аксоны поля 17 (Murphy et al., 2000). В-третьих, отличительной особенностью нисходящих аксонов поля 18 является густое ветвление в C-слоях, не зави-

сящее от глазодоминантности инициальных нейронов (Urduke, 1975; Murphy et al., 2000).

3. Особенности развития анатомии НКТд

В ходе онтогенетического развития НКТд кошки вращается относительно базовых координат мозга. В пренатальный период (между E40 и E60) НКТд разворачивается на 90° в горизонтальной плоскости, перемещаясь в заднелатеральном направлении (Sretavan, Shatz, 1987) (рис. 2 (а)). В постнатальный период происходит разворот НКТд почти на 90° в сагиттальной плоскости в вентро-каудальном направлении (Elgeti et al., 1976; Kalil, 1978b), что особенно выражено в первые недели жизни (рис. 2 (б)). Одновременно с поворотом ядра происходит смещение его внутренних структурных элементов, что отражается в изменении угла наклона сомы нейронов А-слоев относительно межслойной границы примерно на 25° (рис. 2 (б)) (Mikhalkin, Merkuluyeva, 2021).

В постнатальный период продолжает значительно изменяться форма НКТд, становясь более изогнутой. Завершается формирование слоев НКТд: прослойки белого вещества между ними становятся отчетливо видимыми к концу первой недели (Kalil, 1978b). Также НКТд существенно увеличивается в объеме: с 4 мм^3 у новорожденных до 27 мм^3 у взрослых; при этом между 2-ой и 3-ей неделями происходит утроение объема, а к 8-й неделе объем достигает 85% от такового у взрослых животных (Elgeti et al., 1976; Kalil, 1978b; Hickey, 1980).

4. Пренатальное развитие нейронов дорзального наружного колленчатого тела, геникулопетальных и геникулофугальных проекций

Формирование общей анатомии НКТд, а также его общих функциональных карт, в том числе ретинопической, происходят во время пренатального онтогенеза. Эти процессы регулируются внутренними молекулярными факторами, такими как эфрины и их рецепторы. Созревание нейрональных сетей НКТд под действием внешних факторов (сенсорного окружения) происходит во время постнатального онтогенеза, в частности особого периода, названного “критическим” (Huberman et al., 2005, 2008; Pfeiffenberger et al., 2006; Teo et al., 2012).

Пренатальное развитие сетчатки и НКТд. Ганглиозные клетки сетчатки появляются у кошки в районе 21–36 дней эмбрионального развития (E21–E36) (Walsh et al., 1983). Ганглиозные клетки созревают в направлении от *area centralis* к периферии (Sherman, Murray Sherman, 1972; Walsh et al., 1983; Rapaport, Stone, 1984; Walsh, Polley, 1985; Паникян, 2009), при этом их различные популяции (X, Y, W) генерируются последовательно, но с определенным наложением по времени (Walsh et al., 1983; Walsh, Polley, 1985). Средние по размеру (X-клетки) появляются первыми, примерно на четыре дня раньше (E22), чем крупные Y-клетки (E25); W-клетки генерируются во время всего периода заложения ганглиозных клеток (Walsh et al., 1983; Walsh, Polley, 1985). Различие в нейрогенезе Y- и X-клеток отражено в порядке залегания соответствующих волокон в оптическом тракте: аксоны X-клеток, появившиеся раньше, залегают дорзомедиально, аксоны Y-клеток, появившихся позже – вентролатерально (Torrealba et al., 1982; Mastronarde, 1984; Walsh, Guillery, 1984, 1985; Reese et al., 1991).

Одновременно с генерацией ганглиозных клеток сетчатки, между E22 и E32, происходит нейрогенез клеток НКТд, при этом какая-либо четкая очередность появления различных морфологических классов клеток не показана (Hickey, Hitchcock, 1984; Hitchcock et al., 1984; Weber et al., 1986). Ретино-геникулятные волокна прорастают в область будущего расположения слоев А и А1 в период между E32 и E37 (Shatz, 1983); при этом аксоны ганглиозных клеток контралатерального глаза достигают НКТд на три дня раньше, чем аксоны ипсилатерального глаза (Linden et al., 1981; Shatz, 1983). Аксоны X-клеток сетчатки достигают НКТд раньше, чем аксоны Y-клеток (Sur, 1988; Garraghty et al., 1998), что согласуется с порядком генерации соответствующих ганглиозных нейронов.

В районе E36 нейроны НКТд уже имеют несколько биполярных слабо ветвящихся дендритов, ориентированных перпендикулярно пиальной поверхности, параллельно радиальной глии и растущим ретино-геникулятным волокнам. Постепенно дендритное дерево разрастается, на его поверхности увеличивается количество шипиков, а к E45 ретино-геникулятные аксоны начинают сегрегироваться по глазоспецифичным слоям (Dalva et al., 1994). При этом до E47 контралатеральные аксоны частично ветвятся в преде-

лах слоев ипсилатерального глаза (Bowling, Michael, 1980, 1984; Sur, Sherman, 1982), что приводит к доминированию в НКТд контралатеральных проекций (Linden et al., 1981; Shatz, 1983). Процесс дальнейшей сегрегации ретино-геникулятных аксонов по глазоспецифичным слоям протекает в период с E47 по E60, и к моменту рождения (у кошки беременность длится 62–65 дней) они почти полностью разделены (Shatz, 1983; Shatz, Kirkwood, 1984; Sretavan, Shatz, 1986).

Эксперименты по ранней монокулярной энуклеации (E36–P0) показали, что возможность ветвления ретино-геникулятных аксонов ганглиозных нейронов интактного глаза в зоне НКТд, отведенной для удаленного глаза, у Y-клеток сохраняется по крайней мере до момента рождения, тогда как у X-клеток такая способность исчезает уже к E44 (Garraghty et al., 1998). Также выявлено последующее сокращение доли Y у взрослых животных (White et al., 1989). Оба факта указывают на большую внутреннюю детерминированность X, по сравнению с Y-нейронами (Garraghty et al., 1998).

Сегрегация ретино-геникулятных аксонов в глазоспецифичные слои НКТд определяется как внутренними молекулярными маркерами (Land, Shamalla-Hannah, 2001), так и ретинальными волнами сетчатки (Firth et al., 2005; Huberman et al., 2006; Ackman et al., 2012). Ретинальные волны – волны синхронной активности ганглиозных клеток сетчатки – наблюдаются во время позднего пренатального и раннего постнатального периодов (Meister et al., 1991). Ретинальная волна в одном из глаз возникает независимо по времени от волны другого глаза, таким образом релейные клетки НКТд получают синхронные входы только от одного из глаз. Соответствующее формирование слоев НКТд вероятно происходит согласно принципу Хебба (Hebb, 1949): клетки, которые разряжаются вместе, связываются вместе. Синхронная активация обоих глаз нарушает сегрегации слоев, асинхронная стимуляция – усиливает (Zhang et al., 2011). В этот же период отмечена повышенная возбудимость клеток НКТд, что делает их более восприимчивыми к воздействию ретинальных волн (Ramoа, McCormick, 1994; Lo et al., 2002).

К моменту рождения слои НКТд уже хорошо различимы, клетки НКТд увеличиваются в размере (на 190% по сравнению с исходным размером), а их дендритное древо от изна-

чально биполярного становятся мультиполярным (Dalva et al., 1994). Процессы сегрегации ретино-геникулятных аксонов и образования слоев НКТд сопровождаются значительным (в 5–6 раз) сокращением числа ганглиозных клеток сетчатки и частичной элиминацией аксонов оптического нерва (Williams et al., 1986; Wong, Hughes, 1987). Поскольку в этот период у грызунов и приматов показана элиминация клеток самого НКТд (Williams, Rakic, 1988), полагаем, что подобный процесс имеет место и у хищных.

Пренатальное развитие связей между НКТд и первичной зрительной корой. Уже к E35, через три дня после окончания деления клеток НКТд, в зрительной радиации обнаруживаются первые геникуло-корковые аксоны, а к E36 первые из них достигают субпластинки (Shatz, Luskin, 1986; Ghosh, Shatz, 1992; Dalva et al., 1994)³. На протяжении двух последующих недель геникуло-корковые аксоны продолжают накапливаться и интенсивно ветвиться в субпластинке, не заходя при этом в вышележащие корковые слои, за одним исключением: начиная с E40 определяется небольшое количество геникуло-корковых аксонов в маргинальной зоне (предшественник I слоя коры) (Shatz, Luskin, 1986; Ghosh, Shatz, 1992). К E50–E55 геникуло-корковые аксоны обнаруживаются в будущих слоях V–VI, а к рождению – и в слое IV. В это же время усиливаются проекции в слой I (Shatz, Luskin, 1986). Прораствание геникулятных входов в кору происходит в порядке формирования ее слоев (изнутри–снаружи), но с определенной задержкой, в ходе которой клетки целевых слоев заканчивают миграцию; например, слой VI появляется в E31–E36, геникулятные аксоны в нем – в E50–E55, слой IV появляется в E37–E43, геникулятные аксоны в нем – к моменту рождения. В слоях II–III миграционные процессы длятся вплоть до 3-й постнатальной недели (Luskin, Shatz, 1985; Shatz, Luskin, 1986).

Первые корково-таламические проекции образуются субпластинкой на сроках E30–E36; к E43 обнаруживаются первые нисходящие проекции от глубоких слоев коры (V/VI) (McCConnell et al., 1989). В этот период корково-таламические аксоны скапливаются в ПГЯ, и лишь к E55 начинают проникать в собственно НКТд, где их плотность значительно на-

³ Субпластинка – транзитное клеточное образование, подстилающее корковые слои (Friedlander, 2009).

растает к рождению, с концентрацией в межслойном пространстве (McConnell et al., 1994).

Объединяя вышесказанное, геникулокорковые и корково-геникулятные аксоны растут навстречу друг другу практически одновременно, также оба типа аксонов имеют “период ожидания” перед прорастанием в целевую структуру, накапливаясь в субпластинке или ПГЯ, соответственно. Вероятно, субпластинка и ПГЯ играют ключевую регулируемую роль в процессах образования связей между таламусом и корой, что подтверждается для субпластинки (McConnell et al., 1989, 1994; Molnár, Blakemore, 1995), но пока неизвестно для ПГЯ.

5. Постнатальное развитие нейронов дорзального наружного коленчатого тела, геникулопетальных и геникулофугальных проекций

Кошка рождается с закрытыми глазами, открытие которых начинается на 5–7-ой постнатальный день, и завершается к возрасту двух недель; при этом оптические среды глаза остаются не полностью прозрачными до 3–4-ой недели (Sherman, Murray Sherman, 1972; Thorn et al., 1976; Freeman, Lai, 1978). Взрослых оптических характеристик глаз достигает только к 4–5-ой неделе (Bonds, Freeman, 1978). Также в постнатальный период, до возраста 2–3-х недель, продолжается созревание электрофизиологических свойств ганглиозных клеток сетчатки (Hamasaki, Flynn, 1977; Rusoff, Dubin, 1977). Все это определяет фазность развития зрительных структур: существование докритического и критического периодов.

Постнатальное развитие морфологии нейронов НКТд и ретино-геникулятных проекций. Наряду с описанным выше увеличением объема НКТд, происходит снижение плотности залегания нейронов (Elgeti et al., 1976; Kalil, 1978b; Hickey, 1980): с 470 тыс. кл/мм³ у новорожденных она быстро падает, и к началу 2-го месяца составляет 150 тыс. кл/мм³; у взрослых животных — 95–130 тыс. кл/мм³.

С возрастом меняется размер нейронов НКТд: после рождения быстро нарастает площадь сомы, удваиваясь к концу 1-го месяца, и к 8-ой неделе достигая взрослых значений (Kalil, 1978b). Параллельно с увеличением размера сомы нейронов разрастается и дендритное дерево (Coleman, Friedlander,

1992). После 3-й недели, по размеру сомы и характеру дендритного ветвления нейроны НКТд уже можно отнести к X, Y или W типу (Friedlander, 1982; Mason, 1982; Coleman, Friedlander, 1992). При этом в возрасте 3–4-х недель нейроны разных типов имеют разную степень сформированности дендритного дерева: W-нейроны напоминают нейроны взрослых животных (Friedlander, 1982); Y-нейроны также сходны с нейронами взрослых животных, однако значительно уступают им по размеру ветвления (Friedlander, 1982; Coleman, Friedlander, 2002); дендритное дерево X-клеток выглядит самым незрелым, характеризуясь радиальным ветвлением, контрастирующим с перпендикулярным слоям НКТд ветвлением X-клеток взрослых животных (Friedlander, 1982).

Отдельного внимания заслуживает развитие тонких коротких отростков на поверхности сомы и дендритов нейронов НКТд (филоподий), участвующих в синаптогенезе, зависящих от нейрональной активности (Portera-Cailliau et al., 2003; Vardalaki et al., 2022). В первые постнатальные недели дендриты несут большое количество филоподий, которые выглядят как множество тонких “волосков” (Mason, 1982; Coleman, Friedlander, 1992, 2002); при этом в первую неделю отмечены в основном соматические филоподии, число филоподий на дендритах резко увеличивается ко 2-ой неделе (Coleman, Friedlander, 1992). К 4–6-ой неделе филоподии частично исчезают на соме и проксимальных участках дендритов, оставаясь многочисленными на дистальных участках дендритов. Далее продолжается медленное исчезновение филоподий; у взрослых животных на поверхности дендритов показаны лишь редкие филоподии; плотно залегающие филоподии остаются лишь в гроздевидных образованиях, о которых было сказано выше (Mason, 1982; Coleman, Friedlander, 1992, 2002). Интересно, что в возрасте 18-ти недель у Y-нейронов все еще выявляются достаточно многочисленные филоподии на дистальных сегментах дендритов (Coleman, Friedlander, 2002). Схожая динамика плотности филоподий с пиком на 56-ой день (соответствует 33-му дню у кошки) показана в НКТд хорьков (Sutton et al., 1991). Отметим, что этап наибольшей плотности филоподии совпадает с периодом наиболее активного синаптогенеза в НКТд (конец 1-ой — начало 7-ой недели) (Stagg, 1975).

Вместе с созреванием нейронов НКТд в постнатальный период продолжается и раз-

витие входящих ретинальных волокон. Первые миелинизированные волокна обнаружены в НКТд на 16-ом дне жизни (Elgeti et al., 1976). К возрасту двух месяцев большинство волокон оптического тракта становятся миелинизированными (Beckmann, Albus, 1982), что приводит к многократному увеличению скорости проведения нервного импульса (Beckmann, Albus, 1982; Tsumoto, Suda, 1982). К 3–4-ой неделе аксоны X-клеток ветвятся шире, а аксоны Y-клеток – уже, чем у взрослых животных (Sur et al., 1984; Friedlander et al., 1985; Sherman, 1985), при этом многие контралатеральные аксоны Y-нейронов все еще слабо ветвятся в слое А, но имеют относительно зрелое ветвление в слое Сm (Friedlander et al., 1985; Raczowski et al., 1988). Зрелый характер ветвления ретино-геникулятных волокон приобретают к 12-ой неделе (Sur et al., 1984; Friedlander et al., 1985; Sherman, 1985). В период созревания ретино-геникулятных связей происходит сокращение числа ретинальных аксонов, контактирующих с одной клеткой НКТд (Chen, Regehr, 2000), и сегрегация ретино-геникулятных входов от разных проводящих каналов (Archer et al., 1982; Dubin et al., 1986). Результатом подобного ремоделирования связей является приобретение нейронами НКТд зрелых электрофизиологических свойств.

Постнатальное развитие функции нейронов НКТд. У 2-дневных животных нейроны НКТд полностью не восприимчивы к зрительной стимуляции, и регистрируется лишь их спонтанная активность. Вплоть до 3-й недели ответы нейронов имеют низкую частоту спонтанной и вызванной активности, большую задержку ответа, а периферическая зона их концентрических рецептивных полей развита слабо или вообще отсутствует (Adrien, Roffwarg, 1974). Даже будучи активированными, эти нейроны могут реагировать далеко не на каждое предъявление стимула (Friedlander, 1982), а в случае активной стимуляции быстро утомляются (Adrien, Roffwarg, 1974).

В первый постнатальный месяц нейроны НКТд уже можно определить как нейроны с ON- или OFF-типом рецептивного поля (Beckmann, Albus, 1982; Dubin et al., 1986), которые представлены в примерно равной степени (Daniels et al., 1978; Beckmann, Albus, 1982). В то же время около половины нейронов на границах слоев НКТд имеют бинокулярный ответ, а также смешанные входы от X- и Y-ганглиозных клеток сетчатки (Dubin

et al., 1986), в результате чего их крайне сложно идентифицировать по их принадлежности к какому-либо проводящему каналу (Norman et al., 1977; Daniels et al., 1978). Эти сложности, вероятно, стали причиной отсутствия данных по распределению X- и Y-нейронов в пределах слоев НКТд на ранних стадиях постнатального развития⁴.

К 3-ей постнатальной неделе около трети нейронов А-слоев НКТд могут быть идентифицированы как нейроны X- или Y-типа на основе их электрофизиологических характеристик (Norman et al., 1977; Daniels et al., 1978). При этом созревание их ответов (уменьшение размера рецептивного поля, развитие его тормозной периферии, сокращение латентного периода ответа) продолжается до возраста 12-ти недель (Norman et al., 1977; Daniels et al., 1978; Ikeda, Tremain, 1978; Mangel et al., 1983). Раньше всего созревают W-нейроны С-слоев НКТд, которые к 3–4-ой постнатальной неделе приобретают взрослые параметры ответа (стабильный ответ на предъявляемый стимул, чувствительность к движению) (Daniels et al., 1978; Friedlander, 1982). Среди Y-нейронов наиболее зрелыми в этом возрасте являются нейроны Сm слоя (Mikhalkin et al., 2021).

Необходимо добавить, что в нашем морфологическом исследовании показано, что Y-нейроны, специфически детектируемые антителами SMI-32 (см. Меркульева, 2019), у новорожденных повторяют распределение Y(OFF) нейронов (рис. 4), что говорит об их опережающем развитии (Mikhalkin et al., 2021). Такой результат хорошо согласуется с доминированием OFF типа ответа в первичной зрительной коре в течение первых трех постнатальных недель (Albus, Wolf, 1984; Braastad, Heggelund, 1985).

Постнатальное развитие геникуло-корковых проекций. В целом, общий паттерн связей НКТд с первичной зрительной корой у новорожденных животных схож с таковым у взрослых: в поле 17 приходят аксоны от средних и крупных нейронов А- и С-слоев, с полем 18 связаны только самые крупные нейроны

⁴ Два года назад вышла наша работа, посвященная распределению Y-нейронов, визуализированных с помощью селективного маркера SMI-32, в НКТд кошек разного возраста (Mikhalkin et al., 2021). Эта работа – первая работа на сегодняшний день, дающая полное представление о паттернах распределения в раннем постнатальном периоде таламических элементов хотя бы одного проводящего канала.

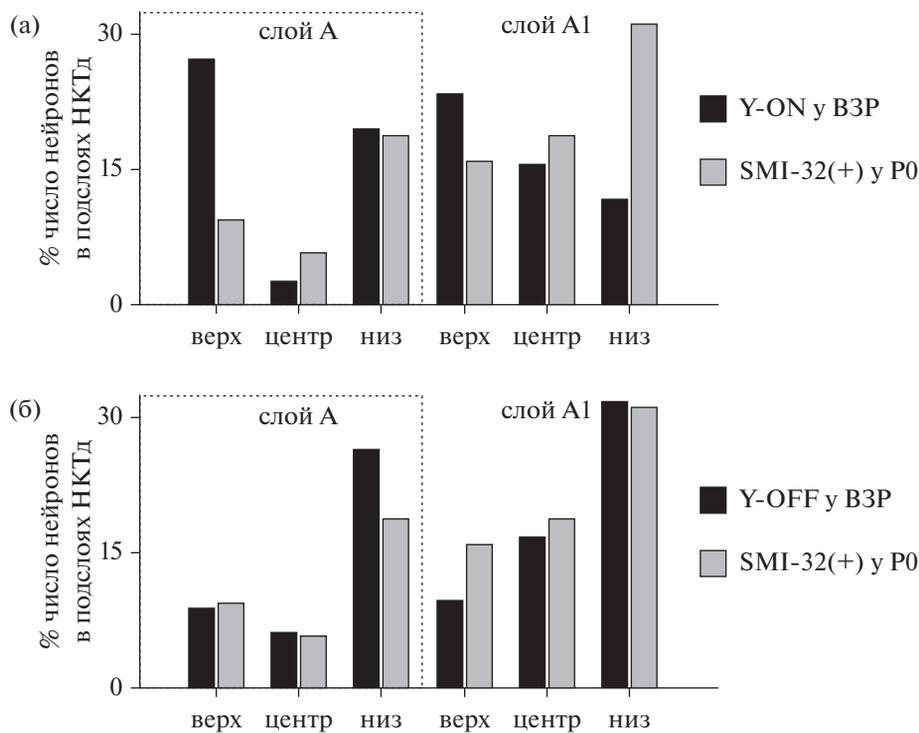


Рис. 4. Сопоставление в наружном колленчатом теле кошки паттернов распределения SMI-32(+) нейронов у новорожденных животных (0–4 постнатальных дня) (серые столбцы) и нейронов Y-ON (а) и Y-OFF (б) типов взрослых животных (черные столбцы). Верх, центр, низ – верхний, средний и нижний подслои А-слоев НКГД соответственно.

Fig. 4. Comparison of distribution patterns between SMI-32(+) neurons of newborn animals (gray columns) and Y-ON/Y-OFF neurons in adult animals (black columns) in the A-layers of the dorsal lateral geniculate nucleus. Y-ON and Y-OFF neurons are shown at the figures (a) and (b) accordingly. Верх, центр, низ – upper, middle, and lower sublayers of layers A and A1 accordingly.

ны этих слоев. Отличием является доля клеток, организующих эти геникуло-корковые связи: у взрослых животных 80% релейных геникулятных нейронов образуют связи с областью 17 и 11% – с областью 18 (LeVay, Ferster, 1977; Geisert, 1980), у новорожденных животных – 65% и 6%, соответственно (Henderson, 1982). Отличительной особенностью НКГД новорожденных является наличие временных связей крупноклеточных слоев А, А1 и Сm с областью PMLS (*posteromedial lateral suprasylvii*, или, по старой классификации, поле Клэра-Бишопа) (Bruce, Stein, 1988; Herbin et al., 2000). К 11-му постнатальному дню количество нейронов, организующих эти связи, значительно сокращается, и у взрослых животных область PMLS будет получать проекции лишь из Ср-слоев (MacNeil et al., 1997). Интересно, что значительная часть нейронов крупноклеточных слоев, организующая временные связи с областью PMLS, организует аксонные коллатерали в

поле 17, которые сохраняются и во взрослом состоянии (Bruce, Stein, 1988).

Что касается послойной организации геникулятных входов в первичную зрительную кору, то геникулятные нейроны, организующие входы в слой IV коры в течение 1-ой постнатальной недели, также организуют транзиторные входы в слой I (Laemle et al., 1972; Kato et al., 1984) и в слой V (Anker, 1977; LeVay et al., 1978; Sherman, Spear, 1982). К 3-ей постнатальной неделе распределение геникуло-корковых аксонов по слоям коры приближается к взрослому паттерну: максимальная плотность входов отмечается в слоях IV и VI (LeVay et al., 1978; Sherman, Spear, 1982).

Параллельно с формированием послойной организации геникулятных входов в кору, происходит развитие топических карт первичной зрительной коры. В течение первой недели жизни на фоне полного развития ретинотопической карты (Kennedy et al., 1994) глазотопическая карта (колонки глазо-

доминантности) остается полностью неразвитой: имеет место значительное перекрытие входов со стороны двух глаз (LeVay et al., 1978). Первые признаки сегрегации глазо-доминантных колонок обнаруживаются на 2-ой неделе жизни, при этом отмечено доминирование контралатеральных входов, занимающих бóльшую площадь коры, которое сохраняется до 3-ей недели (Crair et al., 1998, 2001). Затем происходит элиминация избыточного аксонального ветвления в колонках одного глаза и его усиление в колонках другого глаза (Anderson et al., 1992; Antonini, Stryker, 1993a). Взрослый уровень сегрегации глазо-доминантных колонок достигается к 6-ой неделе жизни (LeVay et al., 1978).

Постнатальное развитие корково-геникулятных проекций. В первую постнатальную неделю, как и в поздний пренатальный период, сохраняются уплотнения корково-геникулятных проекций в межслойном пространстве НКТд (McConnell et al., 1994). К началу 5-ой недели корково-геникулятные аксоны распределяются по толще слоев НКТд, без концентрации в межслойном пространстве (McConnell et al., 1994). В ходе постнатальной реорганизации корково-геникулятных связей в период со 2-ой по 12-ую неделю, происходит двукратное увеличение плотности ветвления аксонных терминалей в слоях НКТд (Weber, Kalil, 1987).

Критический период развития зрительной системы и модификация зрительного окружения. Критический период – особый этап развития зрительной системы, полностью зависимый от зрительного опыта (Feller, Scanziani, 2005; Hooks, Chen, 2006; Espinosa, Stryker, 2012). Критический период характеризуется высоким уровнем нейрональной пластичности, и у кошки длится с 3-ей по 16-ую постнатальную неделю (Hubel, Wiesel, 1970; Blakemore, Van Sluyters, 1974; Olson, Freeman, 1980). Экспериментальные воздействия во время критического периода приводят к быстрым перестройкам как функции отдельных нейронов, так и структуры нейронных сетей. Основными (о чем свидетельствует количество статей на эту тему) способами модификации зрительного окружения и зрительного опыта животного являются монокулярная депривация (Sur et al., 1982; Raczkowski et al., 1988) и выращивание в полной темноте (Derrington, Hawken, 1981; Mower et al., 1981; Kratz, 1982). В первом случае нарушаются конкурентные отношения между двумя гла-

зами, во втором – полностью элиминируется световая стимуляция. Примечательно, что в условиях содержания в полной темноте критический период зрительной системы начинается позже и длится дольше, чем в обычных условиях (Mower et al., 1981; Cynader, 1983). Даже кратковременное помещение животных на завершающих этапах критического периода, когда пластичность уже существенно ограничена, в полную темноту (на 10 дней) приводит к реактивации пластичности (Mower et al., 1981; Duffy et al., 2016; Lingley et al., 2019).

Монокулярная депривация в раннем возрасте (в районе периода нормального открытия глаз) приводит к уменьшению размера сомы нейронов, расположенных в слоях НКТд, получающих входы от депривированного глаза, с сохранением размера нейронов слоев, получающих входы от интактного глаза (Wiesel, Hubel, 1963; Hickey et al., 1977; Kalil, 1978b; Murakami, Wilson, 1983). При этом первоначальный рост клеток депривированных слоев в течение 2-х недель после операции происходит, но намного медленнее, чем в норме; затем, в период между 4-ой и 16-ой неделями, клетки атрофируются (Kalil, 1978b; Hickey, 1980). Также происходит значительное сокращение площади ветвления аксонов релейных клеток НКТд в первичной зрительной коре (Antonini et al., 1998). Выявленные эффекты развиваются крайне быстро: сужение площади аксонального ветвления наблюдают спустя 2 дня после начала монокулярной депривации (Antonini, Stryker, 1993b).

Сокращение размеров сомы НКТд показано для нейронов всех типов, при этом наибольшие изменения иллюстрируют Y-нейроны (Kratz et al., 1978; Friedlander et al., 1982; Murakami, Wilson, 1983; Friedlander, Stanford, 1984); также выявлено значительное (в 3 раза) падение доли Y-нейронов в общей популяции клеток НКТд, нарушение развития их дендритного дерева (Friedlander et al., 1982) и, как следствие, пространственно-частотных характеристик рецептивных полей (Hoffmann, Sireteanu, 1977; Lehmkuhle et al., 1980; Sherman, Spear, 1982), также – нарушение арборизации в НКТд аксонов Y-клеток сетчатки (Sur et al., 1982). Важно отметить, что выявленные изменения касаются только бинокулярного, но не монокулярного сегмента НКТд. В меньшей степени сокращается размер сомы X-нейронов (LeVay, Ferster, 1977; Duffy et al., 2014), их общее число также меня-

ется слабо, при этом происходит 2-кратное снижение их разрешающей способности (Lehmkuhle et al., 1980). W-нейроны подвергаются минимальным изменениям вследствие монокулярной депривации (Hickey, 1980; Murakami, Wilson, 1987). Таким образом, наибольшие структурно-функциональные изменения в ответ на монокулярную депривацию выявлены в пределах Y-нейронов, расположенных в бинокулярном сегменте НКТд, что позволило предположить, что развитие Y-нейронов главным образом определяется конкурентными бинокулярными взаимодействиями.

Выращивание животных в полной темноте приводит к относительно нормальному развитию ретино-геникулятных аксонов X- и Y-клеток (Garraghty et al., 1987). Электрофизиологические свойства X-нейронов НКТд у животных, выращенных в темноте, остаются неизменными, в том числе разрешающая способность рецептивных полей (Kratz et al., 1979; Mower et al., 1981). При этом значительно сокращается количество регистрируемых Y-нейронов НКТд (Kratz et al., 1979; Mower et al., 1981; Zhou et al., 1995), а также происходит 4-кратное снижение числа нейронов, иммунопозитивных к хондроитин сульфат протеогликанам, детектируемый с помощью антител САТ-301 – еще одному маркеру Y-нейронов (Guimarães et al., 1990). Что касается размера сомы нейронов НКТд после световой депривации, то есть как данные в пользу отсутствия ее изменения у X- и Y-нейронов (Kalil, 1978a; Kratz et al., 1979), так и данные о 1.5-кратном снижении площади сомы всей популяции нейронов НКТд и о 2-кратном снижении – у нейронов, иммунопозитивных к САТ-301, т.е. у нейронов Y-типа (Guimarães et al., 1990). Также отмечено снижение пиковой частоты разрядки Y-нейронов (Derrington, Hawken, 1981), но сохранение пространственно-частотных характеристик рецептивных полей общей популяции нейронов НКТд и уровня их ориентационной и дирекциональной чувствительности (Zhou et al., 1995). Таким образом, популяция Y-нейронов НКТд более восприимчива к световой депривации, чем популяция X-нейронов.

Особенности развития и пластичности разных слоев НКТд. При монокулярной депривации, на фоне уменьшения размера нейронов, только в А-слоях снижается доля регистрируемых Y-нейронов и изменяется характер их ответа на зрительную стимуляцию, тогда как

в слое Сm свойства Y-нейронов не меняются (Sherman et al., 1972; Friedlander et al., 1982; Spear et al., 1989). Использование антител SMI-32 и САТ-301 также показало снижение, в ответ на монокулярную депривацию, популяции иммунопозитивных нейронов в А-слоях, но не в слое Сm (Kind et al., 1995; Bickford et al., 1998). Паттерн ветвления ретино-геникулятных аксонов при бинокулярной депривации также нарушается в слоях А, но не в С-слоях (Raczkowski et al., 1988). Минимальное воздействие депривации на популяцию W-нейронов при сенсорной депривации также можно связать с их локализацией в С-слоях НКТд. Таким образом, нарушение зрительного окружения оказывает наименьшее повреждающее действие на нейроны С-слоев НКТд, по сравнению с нейронами А-слоев. Устойчивость слоя Сm к монокулярной депривации можно связать с бинокулярностью получаемых этим слоем корково-геникулятных обратных связей (Murphy et al., 2000). Однако устойчивость при выращивании в темноте и бинокулярной депривации таким образом не объяснить; скорее всего, нейроны А- и С-слоев образуют функционально гетерогенные популяции. Например, известно, что Y-нейроны слоев А и Сm отличаются друг от друга по ряду функциональных свойств: нейроны слоя Сm имеют большие рецептивные поля и контрастную чувствительность (Lee et al., 1992), а также меньший латентный период и более сильную нелинейную составляющую ответа, чем Y-нейроны А-слоев (Frascella, Lehmkuhle, 1984; Lee et al., 1992; Yeh et al., 2003, 2009). Слои А и С также неравны по паттерну связей со зрительной корой: как было сказано выше, в поле 18 в основном приходят аксоны Y-нейронов, расположенных в нижней части слоя А1 и в слое Сm (Hölländer, Vanegas, 1977; Niimi et al., 1981; Geisert, 1985), а нисходящее влияние со стороны этой области коры в большей степени направлено на нейроны нижней части А-слоев и нейроны С-слоев (Updyke, 1975; Murphy et al., 2000). Что касается нормального развития, то ряд морфологических работ указывают на более раннее созревание нейронов С-слоев НКТд (Friedlander et al., 1985; Raczkowski et al., 1988; Mikhalkin et al., 2021).

Отдельно отметим различия между солями А и А1, которые обычно рассматривают эквивалентными по выполняемым функциям, клеточному составу и организуемым связям (Peters, Palay, 1966; Leventhal, 1979; Friedland-

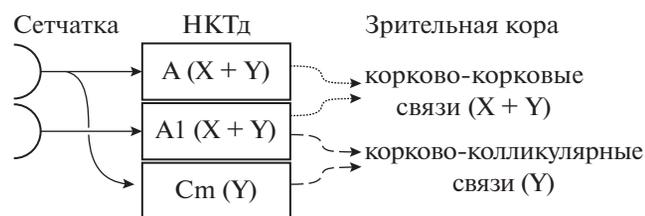


Рис. 5. Схема организации геникуло-корково-корковых и геникуло-корково-колликкулярных сетей. НКТд – дорсальное наружное коленчатое тело; А, А1, Сm – слои НКТд; X, Y – X и Y клетки.

Fig. 5. Scheme of geniculocortico-cortical and geniculocortico-collicular networks. Сетчатка – retina; НКТд – the dorsal lateral geniculate nucleus; зрительная кора – the visual cortex; А, А1, Сm – layers of НКТд; X, Y – X and Y neurons; корково-корковые связи, корково-колликкулярные связи – cortico-cortical and cortico-collicular networks accordingly.

er et al., 1981; Wilson et al., 1984; Sherman, Friedlander, 1988; Montero, 1991; Van Horn et al., 2000).

Во-первых, даже в норме слой А1 содержит больше Y-нейронов, чем слой А (Wilson et al., 1976; Sireteanu, Hoffmann, 1979; Friedlander, Stanford, 1984; Guimarães et al., 1990), и менее структурирован: распределение в нем Y и X, а также OFF- и ON-нейронов более хаотично (Bowling, Wieniawa-Narkiewicz, 1986). Слои А и А1 также отличаются по балансу синаптических терминалей разных типов (Erişir et al., 1998). Сам факт того, что контралатеральный вход получают два слоя НКТд (А и Сm), тогда как ипсилатеральный вход – только один слой (А1), позволил предположить, что в НКТд существует две субпопуляции Y-нейронов, разделенные между слоями А и Сm и смешанные в слое А1 (Rodieck, 1979; Colby, 1988; Boyd, Matsubara, 1996; Erişir et al., 1998; Murphy et al., 2000). Таким образом, слои А и А1 снова оказываются неравноценными. Отдельного внимания заслуживает исследование С.Л. Colby (1988), показавшего, что инактивация слоя А не влияет на активность зрительных нейронов верхних холмиков, в то время как инактивация слоя А1 (и Сm) подавляет эту активность. На базе этой работы возникло предположение о преимущественном участии слоев А и А1 в разных потоках обработки информации: 1) геникуло-корково-корковом – через слой А и частично слой А1, и 2) геникуло-корково-колликкулярном – через слой Сm и частично слой А1 (Colby,

1988; Erişir et al., 1998; Murphy et al., 2000) (рис. 5).

Во-вторых, существуют многочисленные данные в пользу гетерохронного созревания слоев А и А1. Контралатеральные аксоны ганглиозных клеток сетчатки достигают НКТд раньше (на Е32), чем аксоны из ипсилатерального глаза (на Е35); какое-то время контралатеральные волокна располагаются также и на территории, занимаемой ипсилатеральными волокнами, тогда как последние обнаруживаются только в “своем” слое (Daniels et al., 1978; Linden et al., 1981; Shatz, 1983; Sretavan, Shatz, 1986; Chapman, 2000). У постнатальных животных с помощью методов оптического картирования, трансинаптического трејсирования и регистрации активности одиночных нейронов выявлено доминирование представительства контралатерального глаза в пределах первичной зрительной коры (Craig et al., 1998, 2001). Данные по реконструкции аксональных арборизаций ретино-геникулятных волокон у новорожденных также указывают на более раннее созревание тех из них, что приходят в слой А (Sretavan, Shatz, 1987).

В собственных работах мы выявили определенное отставание развития слоя А, получающего контралатеральный ретинальный вход, относительно слоя А1, получающего ипсилатеральный вход: как по плотности SMI-32-иммунопозитивных нейронов (Mikhalkin et al., 2021), так и по паттерну распределения общего нейронального маркера NeuN в слоях НКТд (Merkulyeva et al., 2018), который, как и антитела SMI-32, может быть использован для оценки зрелости исследуемых нейрональных структур (Mullen et al., 1992; Sarnat et al., 1998; Weyer, Schilling, 2003). Кажется, что эти данные противоречат представлению о доминировании контралатерального входа в зрительную систему. В первой работе использован селективный маркер Y-нейронов, таким образом, мы скорее говорим о гетерохронии развития Y-нейронов, расположенных в разных слоях. Во второй работе использован маркер, позволяющий оценивать уровень зрелости нейронов; с учетом того факта, что при развитии ЦНС аксональные ветвления могут “ожидать” появления–созревания таргетных нейронов (см. субпластинку), можно предположить, что в НКТд нейроны, получившие ретинальные входы раньше других, могут все еще оставаться незрелыми, и наоборот. Что касается раннего доминирования контралатерального входа в зрительную кору

(Crair et al., 1998, 2001), как отметили сами авторы, после введения в кору ретроградного трейсера много меченых нейронов было обнаружено в С-слоях. Таким образом, остается возможность того, что раннее контралатеральное доминирование могут по крайней мере частично обеспечивать Y-нейроны слоя Ст и/или W-нейроны слоев Ст и С₂.

В-третьих, при монокулярной депривации слой А и А1 иллюстрируют разные изменения размера сомы (Tieman et al., 1984; Shaffery et al., 1999) и клеточного ответа (Hoffmann, Sireteanu, 1977; Sireteanu, Hoffmann, 1979) (хотя есть и данные о равных эффектах (Mangel et al., 1983)). Таким образом, два на первых взгляд одинаковых слоя НКТд не только различаются по широкому спектру характеристик, но и гетерохронно развиваются и обладают разным уровнем пластичности. Таким образом, как электрофизиологические, так и морфологические исследования указывают на гетерогенность и гетерохронность созревания разных популяций НКТд.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены данные об общей анатомии и морфологии дорзального ядра наружного колленчатого тела, а также его формированию во время пренатального и постнатального онтогенеза. Отдельное внимание уделено морфофункциональным различиям между элементами трех проводящих каналов: X, Y и W, а также – разным слоям ядра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Меркульева Н.С.* Проводящие каналы зрительной системы. основы классификации. Журн. высш. нерв. деят. им. И.П. Павлова. 2019. 69 (5): 541–549.
- Паникян К.К.* Постнатальное развитие area centralis сетчатки глаза кошки. ФГБУН Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН. 2009.
- Ackman J.B., Burbridge T.J., Crair M.C.* Retinal waves coordinate patterned activity throughout the developing visual system. *Nature*. 2012. 490 (7419): 219–225.
- Adrien J., Roffwarg H.P.* The development of unit activity in the lateral geniculate nucleus of the kitten. *Exp. Neurol.* 1974. 43 (1): 261–275.
- Albus K., Wolf W.* Early post-natal development of neuronal function in the kitten's visual cortex: a laminar analysis. *J. Physiol.* 1984. 348 (1): 153–185.
- Anderson J.C., Dehay C., Friedlander M.J., Martin K.A.C., Nelson J.C.* Synaptic connections of physiologically identified geniculocortical axons in kitten cortical area 17. *Proc. R. Soc. London Ser. B. Biol. Sci.* 1992. 250 (1329): 187–194.
- Anker R.L.* The prenatal development of some of the visual pathways in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1977. 173 (1): 185–204.
- Antonini A., Gillespie D.C., Crair M.C., Stryker M.P.* Morphology of single geniculocortical afferents and functional recovery of the visual cortex after reverse monocular deprivation in the kitten. *J. Neurosci.* 1998. 18 (23): 9896–9909.
- Antonini A., Stryker M.* Development of individual geniculocortical arbors in cat striate cortex and effects of binocular impulse blockade. *J. Neurosci.* 1993a. 13 (8): 3549–3573.
- Antonini A., Stryker M.* Rapid remodeling of axonal arbors in the visual cortex. *Science* (80-). 1993b. 260 (5115): 1819–1821.
- Archer S., Dubin M., Stark L.* Abnormal development of kitten retino-geniculate connectivity in the absence of action potentials. *Science* (80-). 1982. 217 (4561): 743–745.
- Beckmann R., Albus K.* The geniculocortical system in the early postnatal kitten: An electrophysiological investigation. *Exp. Brain Res.* 1982. 47 (1): 144–150.
- Bickford M.E., Guido W., Godwin D.W.* Neurofilament proteins in Y-cells of the cat lateral geniculate nucleus: Normal expression and alteration with visual deprivation. *J. Neurosci.* 1998. 18 (16): 6549–6557.
- Bishop P.O., Kozak W., Levick W.R., Vakkur G.J.* The determination of the projection of the visual field on to the lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Physiol.* 1962. 163 (3): 503–539.
- Blakemore C., Van Sluyters R.C.* Reversal of the physiological effects of monocular deprivation in kittens: further evidence for a sensitive period. *J. Physiol.* 1974. 237 (1): 195–216.
- Bonds A.B.B., Freeman R.D.D.* Development of optical quality in the kitten eye. *Vision Res.* 1978. 18 (4): 391–398.
- Bowling D.B., Caverhill J.I.* ON/OFF organization in the cat lateral geniculate nucleus: Sublaminae vs. columns. *J. Comp. Neurol.* 1989. 283 (1): 161–168.
- Bowling D.B., Michael C.R.* Projection patterns of single physiologically characterized optic tract fibres in cat. Intergovernmental Panel on Climate Change, editor. *Nature*. Cambridge: Cambridge University Press, 1980. 286 (5776): 899–902.
- Bowling D.B., Michael C.R.* Terminal patterns of single, physiologically characterized optic tract fibers in the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1984. 4 (1): 198–216.

- Bowling D.B., Wieniawa-Narkiewicz E.* The distribution of on- and off-centre X- and Y-like cells in the A layers of the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Physiol.* 1986. 375: 561–572.
- Bowling D.B., Wieniawa-Narkiewicz E.* Differences in the amplitude of X-cell responses as a function of depth in layer A of lateral geniculate nucleus in cat. *J. Physiol.* 1987. 390 (1): 201–212.
- Boyd J.D., Matsubara J.A.* Laminar and columnar patterns of geniculocortical projections in the cat: Relationship to cytochrome oxidase. *J. Comp. Neurol.* 1996. 365 (4): 659–682.
- Braastad B.O., Heggelund P.* Development of spatial receptive-field organization and orientation selectivity in kitten striate cortex. *J. Neurophysiol.* 1985. 53 (5): 1158–1178.
- Bruce L.L., Stein B.E.* Transient projections from the lateral geniculate to the posteromedial lateral suprasylvian visual cortex in kittens. *J. Comp. Neurol.* 1988. 278 (2): 287–302.
- Chapman B.* Necessity for afferent activity to maintain eye-specific segregation in ferret lateral geniculate nucleus. *Science* (80-). 2000. 287 (5462): 2479–2482.
- Chen C., Regehr W.G.* Developmental remodeling of the retinogeniculate synapse. *Neuron.* 2000. 28 (3): 955–966.
- Clarke P.G.H., Martin K.A.C., Whitteridge D., Rao V.M.* The dorsal lateral geniculate nucleus of the sheep and its retinal connections. *Q. J. Exp. Physiol.* 1988. 73 (3): 295–304.
- Colby C.L.* Corticotectal circuit in the cat: a functional analysis of the lateral geniculate nucleus layers of origin. *J. Neurophysiol.* 1988. 59 (6): 1783–1797.
- Coleman L.A., Friedlander M.J.* Intracellular injections of permanent tracers in the fixed slice: a comparison of HRP and biocytin. *J. Neurosci. Methods.* 1992. 44 (2–3): 167–177.
- Coleman L.A., Friedlander M.J.* Postnatal dendritic development of Y-like geniculocortical relay neurons. *Int. J. Dev. Neurosci.* 2002. 20 (3–5): 137–159.
- Cragg B.G.* The development of synapses in the visual system of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1975. 160 (2): 147–166.
- Crair M.C., Gillespie D.C., Stryker M.P.* The role of visual experience in the development of columns in cat visual cortex. *Science* (80-). 1998. 279 (5350): 566–570.
- Crair M.C., Horton J.C., Antonini A., Stryker M.P.* Emergence of ocular dominance columns in cat visual cortex by 2 weeks of age. *J. Comp. Neurol.* 2001. 430 (2): 235–249.
- Cynader M.* Prolonged sensitivity to monocular deprivation in dark-reared cats: Effects of age and visual exposure. *Dev. Brain Res.* 1983. 8 (2–3): 155–164.
- Dalva M.B., Ghosh A., Shatz C.J.* Independent control of dendritic and axonal form in the developing lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1994. 14 (6): 3588–3602.
- Daniels J.D., Pettigrew J.D., Norman J.L.* Development of single-neuron responses in kitten's lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 1978. 41 (6): 1373–1393.
- Derrington A.M., Fuchs A.F.* Spatial and temporal properties of X and Y cells in the cat lateral geniculate nucleus. *J. Physiol.* 1979. 293 (1): 347–364.
- Derrington A.M., Hawken M.J.* Spatial and temporal properties of cat geniculate neurones after prolonged deprivation. *J. Physiol.* 1981. 314 (1): 107–120.
- Doty R.W., Glickstein M., Calvin W.H.* Lamination of the lateral geniculate nucleus in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*. *J. Comp. Neurol.* 1966. 127 (3): 335–340.
- Dreher B., Leventhal A.G., Hale P.T.* Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18. *J. Neurophysiol.* 1980. 44 (4): 804–826.
- Dubin M., Stark L., Archer S.* A role for action-potential activity in the development of neuronal connections in the kitten retinogeniculate pathway. *J. Neurosci.* 1986. 6 (4): 1021–1036.
- Duffy K.R., Holman K.D., Mitchell D.E.* Shrinkage of X cells in the lateral geniculate nucleus after monocular deprivation revealed by FoxP2 labeling. *Vis. Neurosci.* 2014. 31 (3): 253–261.
- Duffy K.R., Lingley A.J., Holman K.D., Mitchell D.E.* Susceptibility to monocular deprivation following immersion in darkness either late into or beyond the critical period. *J. Comp. Neurol.* 2016. 524 (13): 2643–2653.
- Elgeti H., Elgeti R., Fleischhauer K.* Postnatal growth of the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Anat. Embryol. (Berl).* 1976. 149 (1): 1–13.
- Enroth-Cugell C., Robson J.G.* The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol.* 1966. 187 (3): 517–552.
- Enroth-Cugell C., Robson J.G.* Functional characteristics and diversity of cat retinal ganglion cells. Basic characteristics and quantitative description. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 1984. 25 (3): 250–267.
- Enroth-Cugell C., Robson J.G., Schweitzer-Tong D.E., Watson A.B.* Spatio-temporal interactions in cat retinal ganglion cells showing linear spatial summation. *J. Physiol.* 1983. 341 (November 2015): 279–307.
- Erişir A., Van Horn S.C., Sherman S.M., Erişir A., Van Horn S.C., Sherman S.M.* Distribution of synapses in the lateral geniculate nucleus of the cat: Differences between laminae A and A1 and between relay cells and interneurons. *J. Comp. Neurol.* 1998. 390 (2): 247–255.

- Espinosa J.S., Stryker M.P.* Development and plasticity of the primary visual cortex. *Neuron*. 2012. 75 (2): 230–249.
- Eysel U.T., Wolfhard U.* Morphological fine tuning of retinotopy within the cat lateral geniculate nucleus. *Neurosci. Lett.* 1983. 39 (1): 15–20.
- Feller M.B., Scanziani M.* A precritical period for plasticity in visual cortex. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2005. 15 (1): 94–100.
- Ferster D., Levy S.* The axonal arborizations of lateral geniculate neurons in the striate cortex of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1978. 182 (5): 923–944.
- Firth S.I., Wang C.T., Feller M.B.* Retinal waves: Mechanisms and function in visual system development. *Cell Calcium*. 2005. 37 (5 SPEC. ISS.): 425–432.
- Frascella J., Lehmkuhle S.* A comparison between Y-cells in A-laminae and lamina C of cat dorsal lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 1984. 52 (5): 911–920.
- Freeman R.D., Lai C.E.* Development of the optical surfaces of the kitten eye. *Vision Res.* 1978. 18 (4): 399–407.
- Freund T.F., Martin K.A.C., Whitteridge D.* Innervation of cat visual areas 17 and 18 by physiologically identified X- and Y- type thalamic afferents. I. Arborization patterns and quantitative distribution of postsynaptic elements. *J. Comp. Neurol.* 1985. 242 (2): 263–274.
- Friedlander M.J.* Structure of physiologically classified neurones in the kitten dorsal lateral geniculate nucleus. *Nature*. 1982. 300 (5888): 180–183.
- Friedlander M.J.* The changing roles of neurons in the cortical subplate. *Front Neuroanat.* 2009. 3 (AUG): 1–8.
- Friedlander M.J., Lin C.S., Sherman S.M.* Structure of physiologically identified X and Y cells in the cat's lateral geniculate nucleus. *Science* (80-). 1979. 204 (4397): 1114–1117.
- Friedlander M.J., Lin C.S., Stanford L.R., Sherman S.M.* Morphology of functionally identified neurons in lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.* 1981. 46 (1): 80–129.
- Friedlander M.J., Martin K.A., Vahle-Hinz C.* The structure of the terminal arborizations of physiologically identified retinal ganglion cell Y axons in the kitten. *J. Physiol.* 1985. 359 (1): 293–313.
- Friedlander M.J., Stanford L.R.* Effects of monocular deprivation on the distribution of cell types in the LGNd: A sampling study with fine-tipped micropipettes. *Exp. Brain Res.* 1984. 53 (2): 451–461.
- Friedlander M.J., Stanford L.R., Sherman S.M.* Effects of monocular deprivation on the structure-function relationship of individual neurons in the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1982. 2 (3): 321–330.
- Garraghty P.E.* Mixed cells in the cat lateral geniculate nucleus: Functional convergence or error in development? *Brain Behav Evol.* 1985. 26 (1): 58–64.
- Garraghty P.E., Roe A., Sur M.* Specification of retinogeniculate X and Y axon arbors in cats: fundamental differences in developmental programs. *Brain Res. Dev. Brain Res.* 1998. 107 (2): 227–231.
- Garraghty P.E., Frost D.O., Sur M.* The morphology of retinogeniculate X- and Y-cell axonal arbors in dark-reared cats. *Exp. Brain Res.* 1987. 66 (1): 85–92.
- Geisert E.E.* Cortical projections of the lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1980. 190 (4): 793–812.
- Geisert E.E.* The projection of the lateral geniculate nucleus to area 18. *J. Comp. Neurol.* 1985. 238 (1): 101–106.
- Ghosh A., Shatz C.J.* Pathfinding and target selection by developing geniculocortical axons. *J. Neurosci.* 1992. 12 (1): 39–55.
- Gilbert C.D., Kelly J.P.* The projections of cells in different layers of the cat's visual cortex. *J. Comp. Neurol.* 1975. 163 (1): 81–105.
- Graham J.* An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1977. 173 (4): 629–54.
- Grubb M.S., Thompson I.D.* Biochemical and anatomical subdivision of the dorsal lateral geniculate nucleus in normal mice and in mice lacking the $\beta 2$ subunit of the nicotinic acetylcholine receptor. *Vision Res.* 2004. 44 (28 SPEC.ISS.): 3365–3376.
- Guillery R.W.* A study of Golgi preparations from the dorsal lateral geniculate nucleus of the adult cat. *J. Comp. Neurol.* 1966. 128 (1): 21–50.
- Guillery R.W., Geisert E.E., Polley E.H., Mason C.A.* An analysis of the retinal afferents to the cat's medial interlaminar nucleus and to its rostral thalamic extension, the "geniculate wing." *J. Comp. Neurol.* 1980. 194 (1): 117–142.
- Guimarães A., Zaremba S., Hockfield S., Guimaraes A., Zaremba S., Hockfield S.* Molecular and morphological changes in the cat lateral geniculate nucleus and visual cortex induced by visual deprivation are revealed by monoclonal antibodies Cat-304 and Cat-301. *J. Neurosci.* 1990. 10 (9): 3014–3024.
- Hamasaki D.I., Flynn J.T.* Physiological properties of retinal ganglion cells of 3-week-old kittens. *Vision Res.* 1977. 17 (2): 275–284.
- Hartline H.K.* The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. *Am. J. Physiol. Content.* 1938. 121 (2): 400–415.
- Hayhow W.R.* The cytoarchitecture of the lateral geniculate body in the cat in relation to the distribution of crossed and uncrossed optic fibers. *J. Comp. Neurol.* 1958. 110 (1): 1–63.

- Hebb D.O.* The organization of behaviour. New York: Wiley; 1949.
- Henderson Z.* An anatomical investigation of projections from lateral geniculate nucleus to visual cortical areas 17 and 18 in newborn kitten. *Exp. Brain Res.* 1982. 46 (2): 177–185.
- Herbin M., Miceli D., Repérant J., Massicotte G., Roy G., Réperant J.* Postnatal development of thalamocortical projections upon striate and extrastriate visual cortical areas in the cat. *Anat. Embryol. (Berl)*. 2000. 202 (5): 431–442.
- Hickey T.L.* Development of the dorsal lateral geniculate nucleus in normal and visually deprived cats. *J. Comp. Neurol.* 1980. 189 (3): 467–481.
- Hickey T.L., Hitchcock P.F.* Genesis of neurons in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1984. 228 (2): 186–199.
- Hickey T.L., Spear P.D., Kratz K.E.* Quantitative studies of cell size in the cat's dorsal lateral geniculate nucleus following visual deprivation. *J. Comp. Neurol.* 1977. 172 (2): 265–281.
- Hitchcock P.F., Hickey T.L., Dunkel C.G.* Genesis of morphologically identified neurons in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1984. 228 (2): 200–209.
- Hoffmann K-P., Sireteanu R.* Interlaminar differences in the effects of early and late monocular deprivation on the visual acuity of cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. *Neurosci. Lett.* 1977. 5 (3–4): 171–175.
- Hoffmann K-P., Stone J., Sherman S.M.* Relay of receptive-field properties in dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.* 1972. 35 (4): 518–531.
- Holländer H., Vanegas H.* The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 1977. 173 (3): 519–536.
- Hooks B.M., Chen C.* Distinct roles for spontaneous and visual activity in remodeling of the retinogeniculate synapse. *Neuron.* 2006. 52 (2): 281–291.
- Van Horn S.C., Erişir A., Sherman S.M.* Relative distribution of synapses in the A-laminae of the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 2000. 416 (4): 509–520.
- Hubel D.H., Wiesel T.N.* The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *J. Physiol.* 1970. 206 (2): 419–36.
- Huberman A.D., Feller M.B., Chapman B.* Mechanisms Underlying Development of Visual Maps and Receptive Fields. *Annu. Rev. Neurosci.* 2008. 31 (1): 479–509.
- Huberman A.D., Murray K.D., Warland D.K., Feldheim D.A., Chapman B.* Ephrin-As mediate targeting of eye-specific projections to the lateral geniculate nucleus. *Nat. Neurosci.* NIH Public Access; 2005. 8 (8): 1013–1021.
- Huberman A.D., Speer C.M., Chapman B.* Spontaneous Retinal Activity Mediates Development of Ocular Dominance Columns and Binocular Receptive Fields in V1. *Neuron.* 2006. 52 (2): 247–254.
- Humphrey A.L., Sur M., Uhlrich D.J., Sherman S.M.* Projection patterns of individual X- and Y-cell axons from the lateral geniculate nucleus to cortical area 17 in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1985a. 233 (2): 159–189.
- Humphrey A.L., Sur M., Uhlrich D.J., Sherman S.M.* Termination patterns of individual X- and Y-cell axons in the visual cortex of the cat: Projections to area 18, to the 17/18 border region, and to both areas 17 and 18. *J. Comp. Neurol.* 1985b. 233 (2): 190–212.
- Humphrey A.L., Weller R.E.* Functionally distinct groups of X-cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1988a. 268 (3): 429–447.
- Humphrey A.L., Weller R.E.* Structural correlates of functionally distinct X-cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1988b. 268 (3): 448–468.
- Ikeda H., Tremain K.E.* The development of spatial resolving power of lateral geniculate neurones in kittens. *Exp. Brain Res.* 1978. 31 (2): 193–206.
- Kageyama G.H., Wong-Riley M.T.T.* The histochemical localization of cytochrome oxidase in the retina and lateral geniculate nucleus of the ferret, cat, and monkey, with particular reference to retinal mosaics and on/off-center visual channels. *J. Neurosci.* 1984. 4 (10): 2445–2459.
- Kalil R.* Dark rearing in the cat: effects on visuomotor behavior and cell growth in the dorsal lateral geniculate nucleus. *J. Comp. Neurol.* 1978a. 178(3): 451–467.
- Kalil R.* Development of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1978b. 182 (2): 265–291.
- Kato N., Kawaguchi S., Miyata H.* Geniculocortical projection to layer I of area 17 in kittens: orthograde and retrograde HRP studies. *J. Comp. Neurol.* 1984. 225 (3): 441–447.
- Kawano J.* Cortical projections of the parvocellular laminae C of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat: an anterograde wheat germ agglutinin conjugated to horseradish peroxidase study. *J. Comp. Neurol.* 1998. 392 (4): 439–457.
- Kennedy H., Salin P., Bullier J., Horsburgh G.* Topography of developing thalamic and cortical pathways in the visual system of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1994. 348 (2): 298–319.
- Kind P.C., Beaver C.J., Mitchell D.E.* Effects of early periods of monocular deprivation and reverse lid suture on the development of cat-301 immunoreactivity in the dorsal lateral geniculate nucleus

- (dLGN) of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1995. 359 (4): 523–536.
- Kratz K.E.* Spatial and temporal sensitivity of lateral geniculate cells in dark-reared cats. *Brain Res.* 1982. 251 (1): 55–63.
- Kratz K.E., Sherman S.M., Kalil R.* Lateral geniculate nucleus in dark-reared cats: Loss of Y cells without changes in cell size. *Science* (80-). 1979. 203 (4387): 1353–1355.
- Kratz K.E., Webb S.V., Sherman S.M.* Effects of early monocular lid suture upon neurons in the cat's medial interlaminar nucleus. *J. Comp. Neurol.* 1978. 181 (3): 615–625.
- Kuffler S.W.* Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.* 1953. 16 (1): 37–68.
- Laemle L., Benhamida C., Purpura D.P.* Laminar distribution of geniculo-cortical afferents in visual cortex of the postnatal kitten. *Brain Res.* 1972. 41 (1): 25–37.
- Land P.W., Shamalla-Hannah L.* Transient expression of synaptic zinc during development of uncrossed retinogeniculate projections. *J. Comp. Neurol.* 2001. 433 (4): 515–525.
- Lee D., Lee C., Malpeli J.G.* Acuity-sensitivity trade-offs of X and Y cells in the cat lateral geniculate complex: role of the medial interlaminar nucleus in scotopic vision. *J. Neurophysiol.* 1992. 68 (4): 1235–1247.
- Lehmkuhle S., Kratz K.E., Mangel S.C., Sherman S.M.* Effects of early monocular lid suture on spatial and temporal sensitivity of neurons in dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.* 1980. 43 (2): 542–556.
- LeVay S., Ferster D.* Relay cell classes in the lateral geniculate nucleus of the cat and the effects of visual deprivation. *J. Comp. Neurol.* 1977. 172 (4): 563–584.
- LeVay S., Sherk H.* The visual claustrum of the cat. I. Structure and connections. *J. Neurosci.* 1981. 1 (9): 956–980.
- LeVay S., Stryker M.P., Shatz C.J.* Ocular dominance columns and their development in layer IV of the cat's visual cortex: A quantitative study. *J. Comp. Neurol.* 1978. 179 (1): 223–244.
- Leventhal A.G.* Evidence that the different classes of relay cells of the cat's lateral geniculate nucleus terminate in different layers of the striate cortex. *Exp. Brain Res.* 1979. 37 (2): 349–372.
- Linden D.C., Guillery R.W., Cucchiari J.* The dorsal lateral geniculate nucleus of the normal ferret and its postnatal development. *J. Comp. Neurol.* 1981. 203(2): 189–211.
- Lingley A.J., Mitchell D.E., Crowder N.A., Duffy K.R.* Modification of peak plasticity induced by brief dark exposure. *Neural. Plast.* 2019. 2019: 1–10.
- Lo F.-S., Ziburkus J., Guido W.* Synaptic mechanisms regulating the activation of a Ca²⁺-mediated plateau potential in developing relay cells of the LGN. *J. Neurophysiol.* 2002. 87 (3): 1175–1185.
- Luskin M.B., Shatz C.J.* Neurogenesis of the cat's primary visual cortex. *J. Comp. Neurol.* 1985. 242 (4): 611–631.
- MacNeil M.A., Lomber S.G., Payne B.R.* Thalamic and cortical projections to middle suprasylvian cortex of cats: Constancy and variation. *Exp. Brain Res.* 1997. 114 (1): 24–32.
- Mangel S.C., Wilson J.R., Sherman S.M.* Development of neuronal response properties in the cat dorsal lateral geniculate nucleus during monocular deprivation. *J. Neurophysiol.* 1983. 50 (1): 240–264.
- Manger P.R., Restrepo C.E., Innocenti G.M.* The superior colliculus of the ferret: Cortical afferents and efferent connections to dorsal thalamus. *Brain Res.* 2010. 1353: 74–85.
- Mason C.A.* Development of terminal arbors of retinogeniculate axons in the kitten – I. Light microscopical observations. *Neuroscience.* 1982. 7 (3): 541–559.
- Mastronarde D.N.* Organization of the cat's optic tract as assessed by single-axon recordings. *J. Comp. Neurol.* 1984. 227 (1): 14–22.
- Mastronarde D.N.* Two classes of single-input X-cells in cat lateral geniculate nucleus. I. Receptive-field properties and classification of cells. *J. Neurophysiol.* 1987. 57 (2): 357–380.
- McConnell S., Ghosh A., Shatz C.* Subplate pioneers and the formation of descending connections from cerebral cortex. *J. Neurosci.* 1994. 14 (4): 1892–1907.
- McConnell S.K., Ghosh A., Shatz C.J.* Subplate neurons pioneer the first axon pathway from the cerebral cortex. *Science* (80-). 1989. 245 (4921): 978–982.
- Meister M., Wong R.O., Baylor D.A., Shatz C.J.* Synchronous bursts of action potentials in ganglion cells of the developing mammalian retina. *Sci.* (New York). 1991. 252 (5008): 939–943.
- Merkulyeva N., Mikhalkin A., Zykin P.* Early postnatal development of the lamination in the lateral geniculate nucleus A-layers in cats. *Cell Mol. Neurobiol.* Springer US; 2018. 38 (5): 1137–1143.
- Mikhalkin A., Nikitina N., Merkulyeva N.* Heterochrony of postnatal accumulation of nonphosphorylated heavy-chain neurofilament by neurons of the cat dorsal lateral geniculate nucleus. *J. Comp. Neurol.* 2021. 529 (7): 1430–1441.
- Mikhalkin A.A., Merkulyeva N.S.* Peculiarities of age-related dynamics of neurons in the cat lateral geniculate nucleus as revealed in frontal versus sagittal slices. *J. Evol. Biochem. Physiol.* 2021. 57 (5): 1001–1007.

- Mitzdorf U., Singer W.* Laminar segregation of afferents to lateral geniculate nucleus of the cat: an analysis of current source density. *J. Neurophysiol.* 1977. 40 (6): 1227–1244.
- Molnár Z., Blakemore C.* How do thalamic axons find their way to the cortex? *Trends Neurosci.* 1995. 18 (9): 389–397.
- Montero V.M.* A quantitative study of synaptic contacts on interneurons and relay cells of the cat lateral geniculate nucleus. *Exp. Brain Res.* 1991. 86 (2): 257–270.
- Mower G.D., Burchfiel J.L., Duffy F.H.* The effects of dark-rearing on the development and plasticity of the lateral geniculate nucleus. *Dev. Brain Res.* 1981. 1 (3): 418–424.
- Mullen R.J., Buck C.R., Smith A.M.* NeuN, a neuronal specific nuclear protein in vertebrates. *Development.* 1992. 116 (1): 201–211.
- Murakami D.M., Wilson P.D.* The effect of monocular deprivation on cells in the C-laminae of the cat lateral geniculate nucleus. *Dev. Brain Res.* 1983. 9 (3): 353–358.
- Murakami D.M., Wilson P.D.* The development of soma size changes in the C-laminae of the cat lateral geniculate nucleus following monocular deprivation. *Dev. Brain Res.* 1987. 35 (2): 215–224.
- Murphy P., Sillito A.* Functional morphology of the feedback pathway from area 17 of the cat visual cortex to the lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1996. 16 (3): 1180–1192.
- Murphy P.C., Duckett S.G., Sillito A.M.* Comparison of the laminar distribution of input from areas 17 and 18 of the visual cortex to the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Neurosci.* 2000. 20 (2): 845–853.
- Najdzion J., Wasilewska B., Bogus-Nowakowska K., Równiak M., Sztępn S., Robak A.* A morphometric comparative study of the lateral geniculate body in selected placental mammals: the common shrew, the bank vole, the rabbit, and the fox. *Folia Morphol. (Warsz).* 2009. 68 (2): 70–78.
- Niimi K., Matsuoka H., Yamazaki Y., Matsumoto H.* Thalamic afferents to the visual cortex in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Brain Behav. Evol.* 1981. 18 (3): 127–139.
- Norman J.L., Pettigrew J.D., Daniels J.D.* Early development of X-cells in kitten lateral geniculate nucleus. *Science* (80-). 1977. 198 (4313): 202–204.
- Olson C.R., Freeman R.D.* Profile of the sensitive period for monocular deprivation in kittens. *Exp. Brain Res.* 1980. 39 (1): 17–21.
- Payne B.R., Peters A.* The concept of cat primary visual cortex. In: *Ads. Payne B.R., Peters A. Cat Prim Vis cortex.* San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto: Elsevier, 2002. 1–129 pp.
- Peters A., Palay S.L.* The morphology of laminae A and A1 of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body of the cat. *J. Anat.* 1966. 100 (3): 451–486.
- Pfeiffenberger C., Yamada J., Feldheim D.A.* Ephrin-As and patterned retinal activity act together in the development of topographic maps in the primary visual system. *J. Neurosci.* 2006. 26 (50): 12873–12884.
- Portera-Cailliau C., Pan D.T., Yuste R.* Activity-regulated dynamic behavior of early dendritic protrusions: evidence for different types of dendritic filopodia. *J. Neurosci.* 2003. 23 (18): 7129–7142.
- Raczkowski D., Uhrlich D.J., Sherman S.M.* Morphology of retinogeniculate X and Y axon arbors in cats raised with binocular lid suture. *J. Neurophysiol.* 1988. 60 (6): 2152–2167.
- Ramoá A., McCormick D.* Enhanced activation of NMDA receptor responses at the immature retinogeniculate synapse. *J. Neurosci.* 1994. 14 (4): 2098–2105.
- Rapaport D.H., Stone J.* The area centralis of the retina in the cat and other mammals: Focal point for function and development of the visual system. *Neuroscience.* 1984. 11 (2): 289–301.
- Reese B.E.* ‘Hidden lamination’ in the dorsal lateral geniculate nucleus: the functional organization of this thalamic region in the rat. *Brain Res. Rev.* 1988. 13 (2): 119–137.
- Reese B.E., Guillery R.W., Marzi C.A., Tassinari G.* Position of axons in the cat’s optic tract in relation to their retinal origin and chiasmatic pathway. *J. Comp. Neurol.* 1991. 306 (4): 539–553.
- Rodieck R.W.* Visual Pathways. *Annu Rev Neurosci.* 1979. 2 (1): 193–225.
- Rosenquist A.C., Edwards S.B., Palmer L.A.* An autoradiographic study of the projections of the dorsal lateral geniculate nucleus and the posterior nucleus in the cat. *Brain Res.* 1974. 80 (1): 71–93.
- Rusoff A.C., Dubin M.W.* Development of receptive-field properties of retinal ganglion cells in kittens. *J. Neurophysiol.* 1977. 40 (5): 1188–1198.
- Sanderson K.J.* The projection of the visual field to the lateral geniculate and medial interlaminar nuclei in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1971a. 143 (1): 101–117.
- Sanderson K.J.* Visual field projection columns and magnification factors in the lateral geniculate nucleus of the cat. *Exp. Brain Res.* 1971b. 13 (2): 159–177.
- Sanderson K.J., Haight J.R., Pettigrew J.D.* The dorsal lateral geniculate nucleus of macropodid marsupials: Cytoarchitecture and retinal projections. *J. Comp. Neurol.* 1984. 224 (1): 85–106.
- Sarnat H.B., Noehlin D., Born D.E.* Neuronal nuclear antigen (NeuN): a marker of neuronal maturation in early human fetal nervous system. *Brain Dev.* 1998. 20 (2): 88–94.

- Saul A.B.* Lagged cells. *NeuroSignals*. 2008. 16 (2–3): 209–225.
- Shaffery J.P., Roffwarg H.P., Speciale S.G., Marks G.A.* Ponto-geniculo-occipital-wave suppression amplifies lateral geniculate nucleus cell-size changes in monocularly deprived kittens. *Dev. Brain Res.* 1999. 114 (1): 109–119.
- Shapley R., Hochstein S.* Visual spatial summation in two classes of geniculate cells. *Nature*. 1975. 256 (5516): 411–413.
- Shatz C.* The prenatal development of the cat's retinogeniculate pathway. *J. Neurosci.* 1983. 3 (3): 482–499.
- Shatz C., Kirkwood P.* Prenatal development of functional connections in the cat's retinogeniculate pathway. *J. Neurosci.* 1984. 4 (5): 1378–1397.
- Shatz C., Luskin M.* The relationship between the geniculocortical afferents and their cortical target cells during development of the cat's primary visual cortex. *J. Neurosci.* 1986. 6 (12): 3655–3668.
- Sherman S.M.* Development of retinal projections to the cat's lateral geniculate nucleus. *Trends Neurosci.* 1985. 8: 350–355.
- Sherman S.M., Friedlander M.J.* Identification of X versus Y properties for interneurons in the A-laminae of the cat's lateral geniculate nucleus. *Exp. Brain Res.* 1988. 73 (2): 384–392.
- Sherman S.M., Hoffmann K.P., Stone J.* Loss of a specific cell type from dorsal lateral geniculate nucleus in visually deprived cats. *J. Neurophysiol.* 1972. 35 (4): 532–541.
- Sherman S.M., Sherman S.M.* Development of interocular alignment in cats. *Brain Res.* 1972. 37 (2): 187–203.
- Sherman S.M., Spear P.D.* Organization of visual pathways in normal and visually deprived cats. *Physiol. Rev.* 1982. 62 (2): 738–855.
- Singer W., Bedworth N.* Inhibitory interaction between X and Y units in the cat lateral geniculate nucleus. *Brain Res.* 1973. 49 (2): 291–307.
- Sireteanu R., Hoffmann K.-P.* Relative frequency and visual resolution of X- and Y-cells in the LGN of normal and monocularly deprived cats: Interlaminar differences. *Exp. Brain Res.* 1979. 34 (3): 591–603.
- Spear P.D., McCall A., Tumosa N.* W- and Y-cells in the C layers of the cat's lateral geniculate nucleus: Normal properties and effects of monocular deprivation. *J. Neurophysiol.* 1989. 61 (1): 58–73.
- Sretavan D.W., Shatz C.J.* Prenatal development of retinal ganglion cell axons: segregation into eye-specific layers within the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1986. 6 (1): 234–251.
- Sretavan D.W., Shatz C.J.* Axon trajectories and pattern of terminal arborization during the prenatal development of the cat's retinogeniculate pathway. *J. Comp. Neurol.* 1987. 255 (3): 386–400.
- Stanford L.R., Friedlander M.J., Sherman S.M.* Morphology of physiologically identified W-cells in the C laminae of the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1981. 1 (6): 578–584.
- Stone J.* Parallel processing in the visual system. The classification of retinal ganglion cells and its impact on the neurobiology of vision. Ed. Blakemore C. Q. Rev. Biol. New York and London: Plenum press, 1983.
- Sur M.* Development and plasticity of retinal X and Y axon terminations in the cat's lateral geniculate nucleus. *Brain Behav. Evol.* 1988. 31 (4): 243–251.
- Sur M., Esguerra M., Garraghty P.E., Kritzer M.F., Sherman S.M.* Morphology of physiologically identified retinogeniculate X- and Y-axons in the cat. *J. Neurophysiol.* 1987. 58 (1): 1–32.
- Sur M., Humphrey A.L., Sherman S.M.* Monocular deprivation affects X- and Y-cell retinogeniculate terminations in cats. *Nature*. 1982. 300 (5888): 183–185.
- Sur M., Sherman S.M.* Retinogeniculate terminations in cats: morphological differences between X and Y cell axons. *Science*. 1982. 218 (4570): 389–391.
- Sur M., Weller R.E., Sherman S.M.* Development of X- and Y-cell retinogeniculate terminations in kittens. *Nature*. 1984. 310 (5974): 246–249.
- Sutton J.K., Brunso-Bechtold J.K., Brunso-Bechtold J.K., Brunso-Bechtold J.K.* A golgi study of dendritic development in the dorsal lateral geniculate nucleus of normal ferrets. *J. Comp. Neurol.* 1991. 309 (1): 71–85.
- Szentágothai J.* Neuronal and synaptic architecture of the lateral geniculate nucleus. In: Ed. *Jung R.* Vis centers brain Handb Sens Physiol. Berlin, Heidelberg: Springer, 1973. P. 141–176.
- Szentágothai J.* The modular architectonic principle of neural centers. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 1983. P. 11–61.
- Tamamaki N., Uhlrich D.J., Sherman S.M.* Morphology of physiologically identified retinal X and Y axons in the cat's thalamus and midbrain as revealed by intraaxonal injection of biocytin. *J. Comp. Neurol.* 1995. 354 (4): 583–607.
- Tello F.* Disposición macroscópica y estructura del cuerpillo geniculado externo. *Trab Lab. Invest. Biol. Univ. Madrid*. 1904. 3: 39–62.
- Teo L., Homman-Ludiye J., Rodger J., Bourne J.A.* Discrete ephrin-B1 expression by specific layers of the primate retinogeniculostriate system continues throughout postnatal and adult life. *J. Comp. Neurol.* 2012. 520 (13): 2941–2956.
- Thorn F., Gollender M., Erickson P., Frank T., Morton G., Paul E.* The development of the kitten's visual optics. *Vision Res.* 1976. 16 (10): 1145–1149.
- Tieman S.B., Nickla D.L., Gross K., Hickey T.L., Tumosa N.* Effects of unequal alternating monocular

- exposure on the sizes of cells in the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Comp. Neurol.* 1984. 225 (1): 119–128.
- Torrealba F., Guillery R.W., Eysel U., Polley E.H., Mason C.A.* Studies of retinal representations within the cat's optic tract. *J. Comp. Neurol.* 1982. 211 (4): 377–396.
- Tsumoto T., Suda K.* Postnatal development of the corticofugal projection from striate cortex to lateral geniculate nucleus in kittens. *Dev. Brain Res.* 1982. 4 (3): 323–332.
- Turner E.C., Sawyer E.K., Kaas J.H.* Optic nerve, superior colliculus, visual thalamus, and primary visual cortex of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) and California sea lion (*Zalophus californianus*). *J. Comp. Neurol.* 2017. 525 (9): 2109–2132.
- Updyke B.V.* The pattern of projection of cortical areas 17, 18, and 19 onto the laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1975. 163 (4): 377–395.
- Vardalaki D., Chung K., Harnett M.T.* Filopodia are a structural substrate for silent synapses in adult neocortex. *Nature.* Springer US; 2022. 612 (7939): 323–327.
- Le Vay S., McConnell S.K.* ON and OFF layers in the lateral geniculate nucleus of the mink. *Nature.* 1982. 300 (5890): 350–351.
- Walsh C., Guillery R.W.* Fibre order in the pathways from the eye to the brain. *Trends Neurosci.* 1984. 7 (6): 208–211.
- Walsh C., Guillery R.W.* Age-related fiber order in the optic tract of the ferret. *J. Neurosci.* 1985. 5 (11): 3061–3069.
- Walsh C., Polley E.* The topography of ganglion cell production in the cat's retina. *J. Neurosci.* 1985. 5 (3): 741–750.
- Walsh C., Polley E.H., Hickey T.L., Guillery R.W.* Generation of cat retinal ganglion cells in relation to central pathways. *Nature.* 1983. 302 (5909): 611–614.
- Weber A.J., Kalil R.E.* Development of corticogeniculate synapses in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1987. 264 (2): 171–192.
- Weber A.J., Kalil R.E., Hickey T.L.* Genesis of interneurons in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1986. 252 (3): 385–391.
- Weyer A., Schilling K.* Developmental and cell type-specific expression of the neuronal marker NeuN in the murine cerebellum. *J. Neurosci Res.* 2003. 73 (3): 400–409.
- White C.A., Chalupa L.M., Maffei L., Kirby M.A., Lia B.* Response properties in the dorsal lateral geniculate nucleus of the adult cat after interruption of prenatal binocular interactions. *J. Neurophysiol.* 1989. 62 (5): 1039–1051.
- Wiesel T.N., Hubel D.H.* Effects of visual deprivation on morphology and physiology of cells in the cat's lateral geniculate body. *J. Neurophysiol.* 1963. 26 (6): 978–993.
- Williams R.W., Bastiani M.J., Lia B., Chalupa L.M.* Growth cones, dying axons, and developmental fluctuations in the fiber population of the cat's optic nerve. *J. Comp. Neurol.* 1986. 246 (1): 32–69.
- Williams R.W., Rakic P.* Elimination of neurons from the rhesus monkey's lateral geniculate nucleus during development. *J. Comp. Neurol.* 1988. 272 (3): 424–436.
- Wilson J.R., Friedlander M.J., Sherman S.M., Williams P.H., Wilson J.R., Friedlander M.J., Sherman S.M.* Fine structural morphology of identified X- and Y-cells in the cat's lateral geniculate nucleus. *Proc. R. Soc. London Ser. B. Biol. Sci.* 1984. 221 (1225): 411–436.
- Wilson P.D., Rowe M.H., Stone J.* Properties of relay cells in cat's lateral geniculate nucleus: a comparison of W-cells with X- and Y-cells. *J. Neurophysiol.* 1976. 39 (6): 1193–1209.
- Wong R.O.L., Hughes A.* Developing neuronal populations of the cat retinal ganglion cell layer. *J. Comp. Neurol.* 1987. 262 (4): 473–495.
- Xu X., Ichida J.M., Allison J.D., Boyd J.D., Bonds A.B., Casagrande V.A.* A comparison of koniocellular, magnocellular and parvocellular receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *J. Physiol.* 2001. 531 (1): 203–218.
- Yeh C.-I., Stoelzel C.R., Alonso J.-M.* Two different types of Y cells in the cat lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 2003. 90 (3): 1852–1864.
- Yeh C.I., Stoelzel C.R., Weng C., Alonso J.M.* Functional consequences of neuronal divergence within the retinogeniculate pathway. *J. Neurophysiol.* 2009. 101 (4): 2166–2185.
- Zahs K.R., Stryker M.P.* The projection of the visual field onto the lateral geniculate nucleus of the ferret. *J. Comp. Neurol.* 1985. 241 (2): 210–224.
- Zhang J., Ackman J.B., Xu H.P., Crair M.C.* Visual map development depends on the temporal pattern of binocular activity in mice. *Nat. Neurosci.* Nature Publishing Group; 2011. 15 (2): 298–307.
- Zhou Y., Leventhal A., Thompson K.* Visual deprivation does not affect the orientation and direction sensitivity of relay cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. *J. Neurosci.* 1995. 15 (1): 689–698.

**THE DORSAL LATERAL GENICULATE NUCLEUS:
ANATOMY, HISTOLOGY, ONTOGENESIS****A. A. Mikhalkin^a and N. S. Merkulyeva^{a, #}**^a*Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint Petersburg, Russia*[#]*e-mail: mer-natalia@yandex.ru*

Review is devoted to the structure and function of the main visual thalamic nucleus – dorsal part of the lateral geniculate nucleus, and its formation during prenatal and postnatal ontogenesis. The structure and ontogeny of the related structures (retinal ganglion cells and visual cortex, and their projections) are also reviewed. Particular attention is paid to the morphological and functional differences between X, Y, and W parallel channels, and to the development of different layers of the dorsal the lateral geniculate nucleus.

Keywords: dorsal lateral geniculate nucleus, ontogeny, vision, X, Y and W channels, A-layers, C-layers, cat