



УДК 612.82

EDN CQIHVV

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-2-161-170>

Постнатальное развитие слоев наружного коленчатого тела кошки

Н. С. Меркульева ^{✉1}, А. А. Михалкин ¹

¹ Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Наталья Сергеевна Меркульева, SPIN-код: 1636-5663, Scopus AuthorID: 55800162000, ResearcherID: I-7847-2018, ORCID: 0000-0003-1276-1918, e-mail: merkulyevan@infran.ru

Александр Александрович Михалкин, SPIN-код: 9942-9379, Scopus AuthorID: 55210047400, ORCID: 0000-0003-2342-6357, e-mail: mikhalkin@infran.ru

Для цитирования: Меркульева, Н. С., Михалкин, А. А. (2025) Постнатальное развитие слоев наружного коленчатого тела кошки. *Интегративная физиология*, т. 6, № 2, с. 161–170. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-2-161-170> EDN CQIHVV

Получена 25 июня 2025; прошла рецензирование 31 июля 2025; принята 2 августа 2025.

Финансирование: Работа поддержана средствами федерального бюджета в рамках государственного задания ФГБУН Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН (№ 1021062411653-4-3.1.8).

Права: © Н. С. Меркульева, А. А. Михалкин (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY 4.0.

Аннотация. Представлены результаты исследований постнатального развития зрительных таламических ядер кошки: дорзального ядра наружного коленчатого тела (НКТд) и перигеникулярного ядра (ПГЯ), во время пяти ключевых периодов развития: неонатального, докритического, пика и спада критического периода и зрелости. Нейрональные популяции изучены с помощью четырех нейрохимических маркеров: общего нейронального белка NeuN, Ca²⁺-связывающего белка парвальбумина — маркера тормозных интернейронов, Ca²⁺-связывающего белка кальретинина — маркера кониоцеллюлярных релейных нейронов у приматов и нефосфорилированных доменов тяжелых цепей нейрофиламентов — маркера магноцеллюлярных/У релейных нейронов у приматов и кошки. Во время неонатального и докритического периодов выявлено несколько транзиторных нейрональных популяций, исчезающих во время критического периода: (1) крупные нейроны интерламнарного пространства НКТд, экспрессирующие NeuN и парвальбумин; (2) крупные нейроны слоев Сп НКТд, экспрессирующие кальретинин; (3) нейроны ПГЯ, экспрессирующие кальретинин. Также выявлено транзиторное подразделение А-слоев НКТд на подслои, организованные NeuN-иммунонегативными и NeuN-иммунопозитивными нейронами. Одномоментное существование вышеперечисленных популяций свидетельствует об их сопряженной работе во время докритического периода развития, определяемого в большей степени не зрительным окружением, но внутренними факторами.

Ключевые слова: наружное коленчатое тело, перигеникулярное ядро, постнатальное развитие, кошка, NeuN, SMI-32, кальретинин, парвальбумин

Postnatal development of layers in the cat's lateral geniculate nucleus

N. S. Merkulyeva ¹, A. A. Mikhalkin ¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Natalia S. Merkulyeva, SPIN: 1636-5663, Scopus AuthorID: 55800162000, ResearcherID: I-7847-2018, ORCID: 0000-0003-1276-1918, e-mail: merkulyevan@infran.ru

Aleksandr A. Mikhalkin, SPIN: 9942-9379, Scopus AuthorID: 55210047400, ORCID: 0000-0003-2342-6357, e-mail: mikhalkin@infran.ru

For citation: Merkulyeva, N. S., Mikhalkin, A. A. (2025) Postnatal development of layers in the cat's lateral geniculate nucleus. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 2, pp. 161–170. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-2-161-170> EDN CQIHVV

Received 25 June 2025; reviewed 31 July 2025; accepted 2 August 2025.

Funding: The study is part of the state-commissioned assignment to the Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences (No. 1021062411653-4-3.1.8).

Copyright: © N. S. Merkulyeva, A. A. Mikhalkin (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. This review synthesizes findings from an investigation into the postnatal development of layers of the dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd) and the perigeniculate nucleus (PGN) in the cat, focusing on five key stages: neonatal, precritical, critical (peak and decline), and adulthood. The study employed four neurochemical markers: the common neuronal protein (NeuN), Ca²⁺-binding protein parvalbumin (a marker of inhibitory interneurons), calretinin (a marker of koniocellular relay neurons in primates), and non-phosphorylated heavy neurofilaments (SMI-32, a marker of magnocellular/Y relay neurons in primates and cats). During the neonatal and precritical periods, several transient neuronal populations were identified that disappear during the critical period: (1) large interlaminar neurons in the LGNd expressing NeuN and parvalbumin; (2) large calretinin-expressing neurons in the Cp layers of the LGNd; (3) PGN neurons expressing calretinin. The study also found transient sublamination of the A-layers of the LGNd, organized by NeuN-immunonegative and NeuN-immunopositive neurons. The concurrent existence of these populations suggests a coupled functional role during the precritical period, which appears to be governed more by intrinsic factors than by visual experience.

Keywords: lateral geniculate nucleus, perigeniculate nucleus, postnatal development, cat, NeuN, SMI-32, calretinin, parvalbumin

Введение

У приматов, включая человека, доминирующим органом чувств является зрительная система. На протяжении многих десятилетий классическим объектом для исследования структуры, функции и развития зрительной системы являлась кошка (*Felis catus*) — представитель отряда хищных (Orban 1984; Parrey 2024). Зрительные системы хищных и приматов имеют много общих черт; в первую очередь параллельные каналы обработки информации: Магно/Парво/Конио системы — у приматов и Y/X/W системы — у хищных (Westland, Burke 2002), и высокоразвитое бинокулярное зрение (Mitchell, Duffy 2014; Shinmyo et al. 2017). Тонкая организация основных звеньев зрительной системы: сетчатки, таламических ядер и зрительной коры — у хищных и приматов также имеет множество сходств (Merkulyeva 2019; 2022).

Основным зрительным таламическим ядром является дорзальное наружное коленчатое тело (НКТд), которое у хищных и приматов разделено на несколько слоев, содержащих разные популяции нейронов (Mikhalkin, Merkulyeva 2023; Weyand 2016). До сих пор развитие слоистости НКТд незаслуженно обделено вниманием. В представленной работе обобщаются результаты исследований нашей лаборатории, а также данные других исследователей, посвященные данному вопросу.

Зрительные проводящие каналы

Проведение и обработка информации в зрительной системе приматов и хищных осуществляется с помощью серии проводящих каналов: один из них, магноцеллюлярный или Y канал, отвечает за пространственное зрение, второй, парвоцеллюлярный или X канал, — за предметное

зрение. Функции третьего, кониоцеллюлярного или W канала, далеки от полного понимания, точно показана его взаимосвязь с цветовосприятием и зрительно-моторным контролем, в том числе контролем саккадической супрессии (Casagrande 1994; Hendry, Reid 2000; Merkulyeva 2019; 2022). У приматов проводящие каналы строго разнесены по одноименным слоям НКТд (de Sousa et al. 2013; Jeffries et al. 2014; Martin et al. 1997). При этом у хищных, в том числе кошки, в части слоев они частично смешаны: в А-слоях расположены Y и X нейроны, в слое См (С магноцеллюлярный) — Y и W нейроны. Слои Сп (С парвоцеллюлярные, или слои С1, С2, С3) содержат популяцию исключительно W нейронов (Kawano 1998; Weng et al. 2005; Westland, Burke 2002).

Разделение НКТд на слои и подслои

У родственной кошке группы хищных (хорек, норка, ласка и коати) самые крупные слои НКТд А и А1 легко подразделяются при использовании рутинного окрашивания по Ниссию на два подслоя (дорзальный и вентральный) (Linden et al. 1981; Sanderson 1974). Эти подслои по большей части содержат или релейные нейроны ON типа (активируются при включении света), или релейные нейроны OFF типа (активируются при выключении света), то есть относятся к разным функциональным подсистемам (Le Vay, McConnell 1982; Stryker, Zahs 1983). У кошки метод Ниссля не позволяет увидеть подобного деления на подслои, однако показано доминирование ON клеток в пределах дорзальной части слоев А и А1 и OFF клеток — в пределах их вентральной части (Bowling, Wieniawa-Narkiewicz 1986), что указывает на возможное разнесение данных функциональных подсистем по подслоям, сходно с другими хищными. Более того, Y и X нейроны распределены в пределах А-слоев кошки неравномерно: Y нейроны тяготеют к границам слоев А/А1 и А1/См, а X нейроны — к центрам слоев, что показано как в электрофизиологических (Mitzdorf, Singer 1977), так и в морфологических исследованиях (Bickford et al. 1998; van der Gucht et al. 2001). Данные по исследованию кортикогенкулятных связей также указывают на неоднородную структуру слоев А и А1: их дорзальные подслои получают преимущественный вход со стороны зрительного поля 17, вентральные — поля 18; первое содержит больше нейронов X типа, второе — Y типа (Ferster 1990; Movshon et al. 1978). Данные факты являются аргументом в пользу более сложной структуры А-слоев НКТд у кошки и наличия в них системы подслоев.

Постнатальное развитие подслоев НКТд

Несмотря на то что слои НКТд формируются пренатально (Sherman 1985; Sretavan, Shatz 1986), их окончательное созревание завершается во время постнатального развития (Mikhalkin, Merkulyeva 2023). Поэтому мы исследовали формирование слоев НКТд, основываясь на имеющихся схемах постнатального развития зрительной системы кошки (Fitzgibbon 2007). Были выбраны следующие периоды жизни: перинатальный (0–4 дней), период открытия глаз (10–14 дней), начало критического периода развития (21-й день), пик нейрональной пластичности (28–35 дней), спад нейрональной пластичности (62–123 дня), зрелость (животные старше 6 месяцев). Данные, представленные ниже, суммированы на рисунке 1.

Общий нейрональный маркер. Исследуя общий нейрональный маркер NeuN, экспрессия которого происходит в зрелых нейронах (Lavezzi et al. 2013; Mullen et al. 1992), мы выявили его неравномерное распределение в А-слоях у новорожденных животных: чередование подслоев с, по большей части, иммунонегативными (дорзальный и вентральный подслои) и иммунопозитивными (центральный подслой) нейронами (Merkulyeva et al. 2018) (рис. 2А). Эти подслои четко визуализировались только до двухнедельного возраста, после чего исчезали (рис. 2В). Этот факт указывал на гетерохронное развитие подслоев и мог отражать порядок созревания разных функциональных систем НКТд. Возможной причиной данной неоднородности могла быть гетерогенность популяции релейных нейронов или интернейронов НКТд.

Маркер релейных нейронов Y типа. Среди основных трех типов релейных нейронов НКТд кошки только Y нейроны имеют селективные маркеры. Среди них — нефосфорилированные домены тяжелых цепей нейрофиламентов, выявляемые антителами SMI-32 (Bickford et al. 1998). Используя данные антитела, мы показали, что характерный для Y нейронов паттерн распределения по границам слоев (см. рис. 2А) наиболее выражен у животных в возрасте одной-двух недель (Mikhalkin et al. 2021). Как было сказано выше, Y нейроны тяготеют к границам слоев А/А1 и А1/См (Bickford et al. 1998; Mitzdorf, Singer 1977; van der Gucht et al. 2001), при этом в вентральной части слоев по большей части расположены нейроны OFF типа (Bowling, Wieniawa-Narkiewicz 1986) и нейроны, получающие преимущественный вход со стороны поля 18. Таким образом, мы предположили, что Y нейроны OFF типа и нейроны, связанные

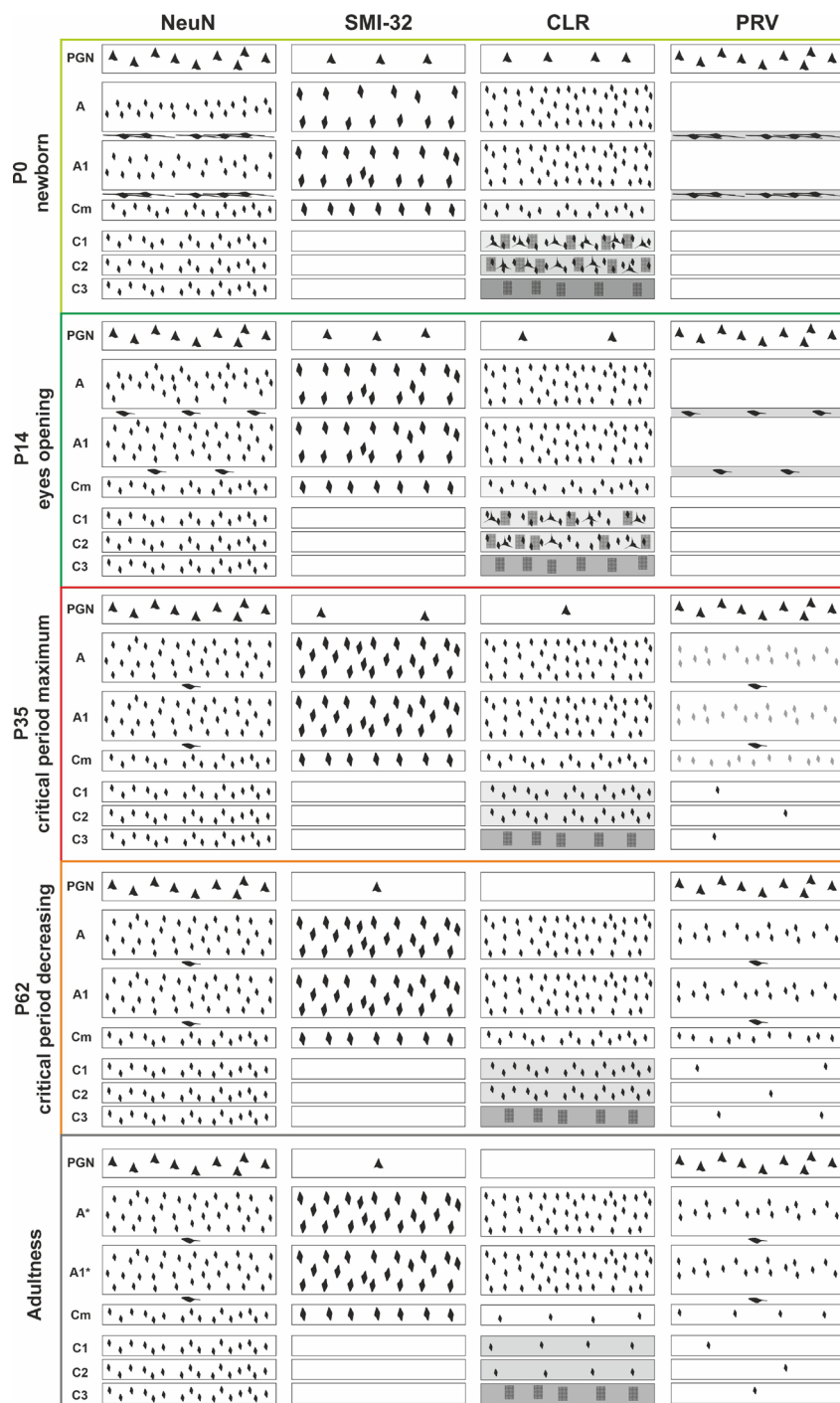


Рис. 1. Схема распределения и постнатального развития нейронных популяций, иммунопозитивных к NeuN, нефосфорилированным доменам тяжелых цепей нейрофиламентов (SMI-32), кальретину (CLR) и парвальбумину (PRV), в слоях дорзального наружного коленчатого тела (НКТд) кошки. A, A1, Cm, C1-3 — слои НКТд; P — постнатальный день. Ромбами, овалами и треугольниками обозначены иммунопозитивные нейроны. Разница в размере маркеров отражает разницу в размере сомы нейронов, число и паттерн распределения маркеров — изменение числа и паттерна распределения иммунопозитивных нейронов с возрастом. Серым обозначены слои с иммунопозитивным нейропилем. Пятнистые прямоугольники — скопления волокон, иммунопозитивных к кальретину

Fig. 1. Schematic representation of the distribution and postnatal development of neuronal populations immunopositive for NeuN, non-phosphorylated heavy-chain neurofilaments (SMI-32), calretinin (CLR), and parvalbumin (PRV) in the layers of the dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd) of the cat. A, A1, Cm, C1-3 — layers of the LGNd; P — postnatal day. Immunopositive neurons are represented by rhombuses, ovals, and triangles. Variations in the size, density, and distribution of these markers illustrate key developmental features across age groups. Immunopositive neuropil is indicated in gray. The dark gray rectangles in the calretinin sections are fiber patches

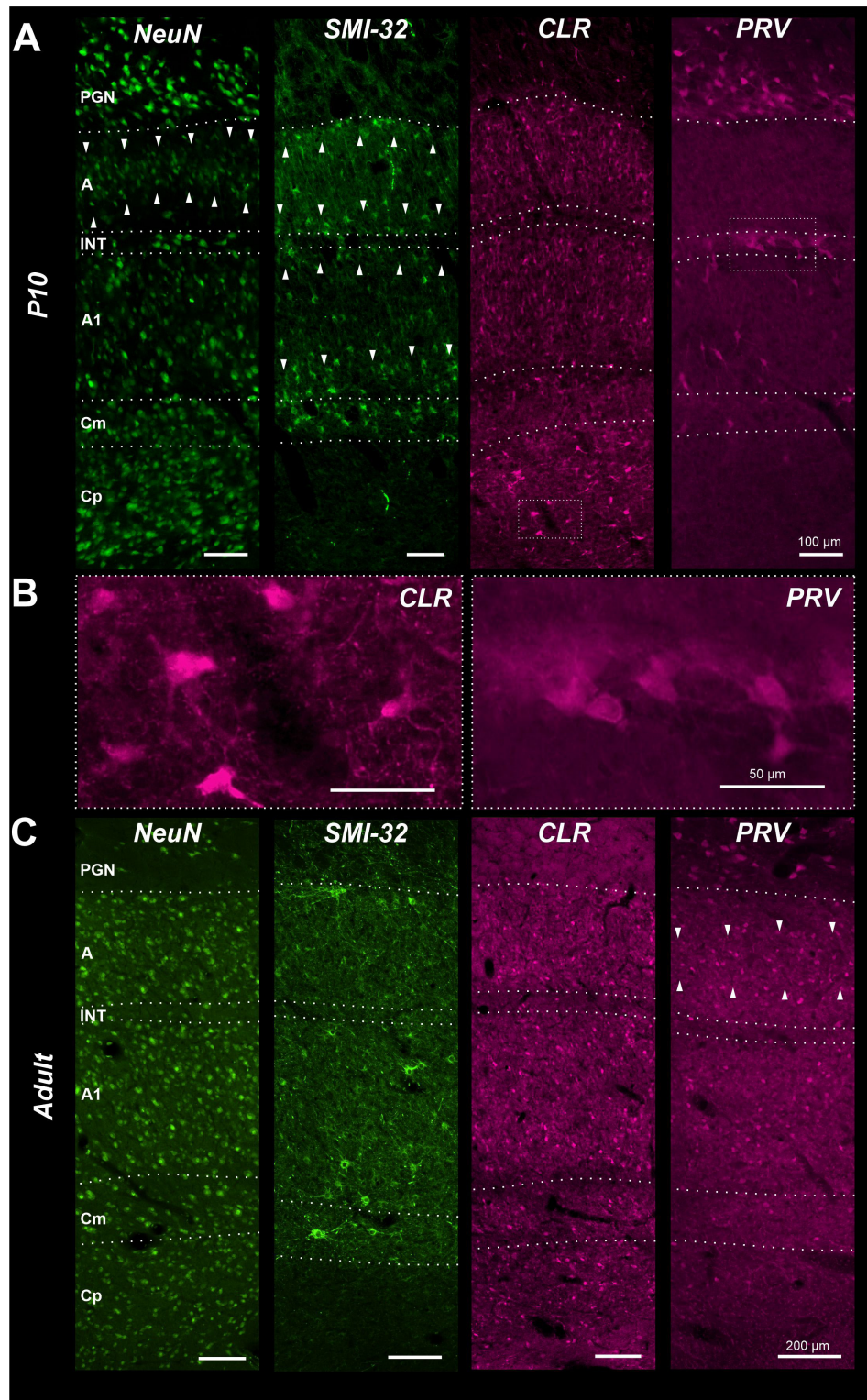


Рис. 2. Примеры распределения нейронных популяций, иммунопозитивных NeuN, нефосфорилированным доменам тяжелых цепей нейрофиламентов (SMI-32), кальретиину (CLR) и парвальбумину (PRV), в слоях дорзального наружного коленчатого тела (НКТА) кошки. A, A1, Cm, C1-3 — слои НКТА, INT — интерламинарное пространство НКТА, PGN — перигеникулятное ядро, P — постнатальный день. A, B — животные в возрасте 10 дней (B — увеличенные изображения), C — взрослые животные

Fig. 2. Distribution of neuronal populations immunopositive for NeuN, non-phosphorylated heavy-chain neurofilaments (SMI-32), calretinin (CLR), and parvalbumin (PRV) in the layers of the dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd) of the cat. A, A1, Cm, C1-3 — layers of the LGNd; INT — interlaminar space of the LGNd; PGN — perigeniculate nucleus; P — postnatal day. Panels A and B show tissue from 10-day-old animals; Panel C shows tissue from an adult animal

с полем 18, созревают в НКТд кошки раньше, чем Y нейроны ON типа и нейроны, связанные с полем 17 (Mikhalkin, Merkulyeva 2023). Мы также предположили, что деление А-слоев НКТд кошки на подслои может отражать функционирование транзиторных геникулятных популяций, функция которых связана с работой нейрональных сетей на независимом от зрительного опыта этапе развития (Mikhalkin et al. 2024).

Маркер интернейронов. Связано ли выявленное деление А-слоев НКТд на подслои с популяцией интернейронов? Широко используемым маркером интернейронов является Ca^{2+} -связывающий белок парвальбумин (Celio 1990; Demeulemeester et al. 1991; Stichel et al. 1987). У животных в возрасте первых двух недель парвальбумин-позитивные нейроны выявляются только в пределах интерламинарного пространства НКТд (между слоями А/А1 и А1/См) (см. рис. 2А); размеры этих нейронов в несколько раз превышают размеры интернейронов А-слоев (Merkulyeva et al. 2018). Показано, что по морфологическим признакам данная популяция подобна популяции нейронов перигеникулятного ядра (ПГЯ) (Merkulyeva et al. 2022), которое обеспечивает возвратное торможение НКТд и расположено дорзальнее его А-слоев (Fitzgibbon 2002; Sherman, Guillery 2002). Принято считать, что именно ПГЯ является источником торможения для геникулятных нейронов во время раннего постнатального периода, поскольку у кошки до возраста семи недель торможение в самом НКТд отсутствует (Berardi, Morrone 1984). Возможно, во время пренатального периода интерламинарные нейроны мигрируют из ПГЯ.

В А-слоях НКТд нейроны, экспрессирующие парвальбумин, появляются только с пятой недели; достигая сходного со взрослыми уровня экспрессии антигена в промежутке между пятой и девятой неделями. При этом у девятидневных животных и старше они имеют тенденцию группироваться в центрах А-слоев (см. рис. 2В), что сходно с паттерном, выявленным при использовании NeuN. Важно, что уровень активности в А-слоях глутамат декарбоксилазы — фермента для синтеза ГАМК (Kaufman et al. 1991), достигает значений, сходных с таковыми у уже зрелого ПГЯ, как раз на пятой неделе (Shotwell et al. 1986). Важный момент: одной из функций парвальбумин-позитивных нейронов полагается контроль нейрональной пластичности и запуск, а также закрытие окна критического периода (Fagiolini et al. 2004; Gao et al. 2000; Takesian, Hensch 2013). Появление этих нейронов в А-слоях сопряжено с достижением максимального уровня нейрональной пластич-

ности на пятой постнатальной неделе, а дальнейшее увеличение их числа совпадает с последующим снижением нейрональной пластичности (Chalupa 2007; Crowley, Katz 2002).

Маркер кониоцеллюлярных нейронов у приматов. У приматов Ca^{2+} -связывающий белок кальретинин селективно метит кониоцеллюлярные слои НКТд (Soares et al. 2001; Yan et al. 1996), в то время как у кошки данная популяция не исследовалась. Оказалось, что нейроны, экспрессирующие кальретинин, у животных всех возрастов распределены в пределах слоев равномерно (Merkulyeva et al. 2025). Однако у животных в возрасте 0–14 дней мы обнаружили ранее неизвестную популяцию крупных нейронов в слоях Сп (см. рис. 2А, В): размер сомы данных нейронов в несколько раз превышал таковую у интернейронов, что позволило предположить, что это релейные клетки (Merkulyeva et al. 2025). В этих же слоях мы выявили высокую концентрацию кальретинин-позитивных волокон, зачастую формирующих регулярные скопления; наиболее вероятное происхождение данных волокон — кальретинин-позитивные ганглиозные клетки сетчатки. В сетчатке кальретинин экспрессируется в ганглиозных клетках, относящихся к W/ кониоцеллюлярному проводящему каналу (Chandra et al. 2017; Hong et al. 2002). Вместе с фактом о том, что Сп слои содержат исключительно W нейроны, это позволяет предположить: наиболее вероятно, что выявленные крупные транзиторные нейроны Сп слоев являются релейными клетками W типа. Ранее было показано, что в Сп слоях НКТд кошек в возрасте 0–14 дней существуют крупные нейроны, посылающие проекции в I слой первичной зрительной коры (Kato et al. 1984). Предполагается, что выявленные W нейроны определяют ранние геникуло-кортикальные взаимодействия.

Отметим, что в ПГЯ животных в возрасте 0–2 недель мы также выявили транзиторную популяцию кальретинин-позитивных нейронов, отличных по морфологии от прочих нейронов этого ядра и не относящихся к популяции ГАМК-эргических тормозных клеток (Merkulyeva et al. 2022). Важно, что первые кортикогеникулятные аксоны оканчиваются не в самом НКТд, но именно в ПГЯ (McConnell et al. 1989). Эти факты, а также одномоментное существование разных транзиторных популяций НКТд и ПГЯ во время первых двух постнатальных недель свидетельствуют об их сопряженной работе во время периода развития, определяемого в большей степени внутренними факторами, поскольку в этот период глаза кошки еще закрыты, а оптические среды не прозрачны (Bonds, Freeman 1978).

Разница между слоями А и А1. Мы выявили, что слой А содержит более выраженные подслои по сравнению со слоем А1. Основным функциональным отличием между этими слоями принято считать ретинальный вход: слой А получает его из контралатерального глаза, слой А1 — из ипсилатерального (Sanderson 1974; Stryker, Zahs 1983). Однако существует целый ряд и других особенностей. В частности, в слое А отмечен более крутой градиент в расположении нейронов разных функциональных типов: OFF/ON, Y/X (Bowling, Wieniawa-Narkiewicz 1986). В слое А, Y нейроны по большей части вовлечены в геникуло-кортико-геникулятные взаимодействия, в то время как Y нейроны слоя А1 — также и в геникуло-кортико-тектальные (Erişir et al. 1998). Размер сомы общей популяции нейронов (Kalil 1978; Kutcher, Duffy 2007), как и размер сомы Y нейронов (Mikhalkin et al. 2021), неодинаковы в А-слоях: больше в слое А1. Интересно, что данные с использованием NeuN и SMI-32 указывают на гетерохронное развитие этих слоев (Merkulyeva et al. 2018; Mikhalkin et al. 2021), что позволяет полагать существование разных балансов в активности OFF/ON, Y/X и прочих систем у животных во время докритического и критического периодов развития.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of Interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Вклад авторов

а. Меркульева Наталья Сергеевна — идея работы, сбор и обработка данных, написание и редактирование текста статьи, финансирование, руководство работой;

б. Михалкин Александр Александрович — сбор и обработка данных, написание и редактирование текста статьи.

Author Contributions

а. Natalia S. Merkulyeva — conception, data collection and processing, manuscript drafting and revision, funding acquisition, project supervision;

б. Aleksandr A. Mikhalkin — data collection and processing, manuscript drafting and revision.

References

- Berardi, N., Morrone, M. C. (1984) Development of gamma-aminobutyric acid mediated inhibition of X cells of the cat lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, vol. 357, no. 1, pp. 525–537. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015515> (In English)
- Bickford, M. E., Guido, W., Godwin, D. W. (1998) Neurofilament proteins in Y-cells of the cat lateral geniculate nucleus: Normal expression and alteration with visual deprivation. *Journal of Neuroscience*, vol. 18, no. 16, pp. 6549–6557. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.18-16-06549.1998> (In English)
- Bonds, A. B., Freeman, R. D. (1978) Development of optical quality in the kitten eye. *Vision Research*, vol. 18, no. 4, pp. 391–398. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(78\)90048-2](https://doi.org/10.1016/0042-6989(78)90048-2) (In English)
- Bowling, D. B., Wieniawa-Narkiewicz, E. (1986) The distribution of on- and off-centre X- and Y-like cells in the A layers of the cat's lateral geniculate nucleus. *Journal of Physiology*, vol. 375, no. 1, pp. 561–572. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1986.sp016133> (In English)
- Casagrande, V. A. (1994) A third parallel visual pathway to primate area V1. *Trends in Neuroscience*, vol. 17, no. 7, pp. 305–310. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(94\)90065-5](https://doi.org/10.1016/0166-2236(94)90065-5) (In English)
- Celio, M. R. (1990) Calbindin D-28k and parvalbumin in the rat nervous system. *Neuroscience*, vol. 35, no. 2, pp. 375–475. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(90\)90091-h](https://doi.org/10.1016/0306-4522(90)90091-h) (In English)
- Chalupa, L. M. (2007) A reassessment of the role of activity in the formation of eye-specific retinogeniculate projections. *Brain Research Reviews*, vol. 55, no. 2, pp. 228–236. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.03.003> (In English)
- Chandra, A. J., Lee, S. C. S., Grünert, U. (2017) Thorny ganglion cells in marmoset retina: Morphological and neurochemical characterization with antibodies against calretinin. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 525, no. 18, pp. 3962–3974. <https://doi.org/10.1002/cne.24319> (In English)
- Crowley, J. C., Katz, L. C. (2002) Ocular dominance development revisited. *Current Opinion in Neurobiology*, vol. 12, no. 1, pp. 104–109. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(02\)00297-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(02)00297-0) (In English)
- Demeulemeester, H., Arckens, L., Vandesande, F. et al. (1991) Calcium binding proteins as molecular markers for cat geniculate neurons. *Experimental Brain Research*, vol. 83, no. 3, pp. 513–520. <https://doi.org/10.1007/BF00229828> (In English)

- De Sousa, A. A., Sherwood, C. C., Hof, P. R., Zilles, K. (2013) Lamination of the lateral geniculate nucleus of catarrhine primates. *Brain, Behavior and Evolution*, vol. 81, no. 2, pp. 93–108. <https://doi.org/10.1159/000346495> (In English)
- Erişir, A., Van Horn, S. C., Sherman, S. M. (1998) Distribution of synapses in the lateral geniculate nucleus of the cat: Differences between laminae A and A1 and between relay cells and interneurons. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 390, no. 2, pp. 247–255. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19980112\)390:2<247::AID-CNE7>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19980112)390:2<247::AID-CNE7>3.0.CO;2-1) (In English)
- Fagiolini, M., Fritschy, J.-M., Löw, K. et al. (2004) Specific GABA_A circuits for visual cortical plasticity. *Science*, vol. 303, no. 5664, pp. 1681–1683. <https://doi.org/10.1126/science.1091032> (In English)
- Ferster, D. (1990) X- and Y-mediated current sources in areas 17 and 18 of cat visual cortex. *Visual Neuroscience*, vol. 4, no. 2, pp. 135–145. <https://doi.org/10.1017/S0952523800002297> (In English)
- Fitzgibbon, T. (2002) Organization of reciprocal connections between the perigeniculate nucleus and dorsal lateral geniculate nucleus in the cat: A transneuronal transport study. *Visual Neuroscience*, vol. 19, no. 4, pp. 511–520. <https://doi.org/10.1017/S0952523802194120> (In English)
- FitzGibbon, T. (2007) Do first order and higher order regions of the thalamic reticular nucleus have different developmental timetables? *Experimental Neurology*, vol. 204, no. 1, pp. 339–354. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2006.11.012> (In English)
- Gao, W. J., Wormington, A. B., Newman, D. E., Pallas, S. L. (2000) Development of inhibitory circuitry in visual and auditory cortex of postnatal ferrets: Immunocytochemical localization of calbindin- and parvalbumin-containing neurons. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 422, no. 1, pp. 140–157. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(20000619\)422:1<140::aid-cne9>3.0.co;2-0](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(20000619)422:1<140::aid-cne9>3.0.co;2-0) (In English)
- Hendry, S. H. C., Reid, R. C. (2000) The koniocellular pathway in primate vision. *Annual Review of Neuroscience*, vol. 23, no. 1, pp. 127–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.23.1.127> (In English)
- Hong, S.-K., Kim, J.-Y., Jeon, C.-J. (2002) Immunocytochemical localization of calretinin in the superficial layers of the cat superior colliculus. *Neuroscience Research*, vol. 44, no. 3, pp. 325–335. [https://doi.org/10.1016/S0168-0102\(02\)00154-2](https://doi.org/10.1016/S0168-0102(02)00154-2) (In English)
- Jeffries, A. M., Killian, N. J., Pezaris, J. S. (2014) Mapping the primate lateral geniculate nucleus: A review of experiments and methods. *Journal of Physiology — Paris*, vol. 108, no. 1, pp. 3–10. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2013.10.001> (In English)
- Kalil, R. (1978) Development of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 182, no. 2, pp. 265–291. <https://doi.org/10.1002/cne.901820206> (In English)
- Kato, N., Kawaguchi, S., Miyata, H. (1984) Geniculocortical projection to layer I of area 17 in kittens: Orthograde and retrograde HRP studies. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 225, no. 3, pp. 441–447. <https://doi.org/10.1002/cne.902250309> (In English)
- Kaufman, D. L., Houser, C. R., Tobin, A. J. (1991) Two forms of the γ -aminobutyric acid synthetic enzyme glutamate decarboxylase have distinct intraneuronal distributions and cofactor interactions. *Journal of Neurochemistry*, vol. 56, no. 2, pp. 720–723. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1991.tb08211.x> (In English)
- Kawano, J. (1998) 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. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 392, no. 4, pp. 439–457. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19980323\)392:4<439::aid-cne3>3.0.co;2-1](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19980323)392:4<439::aid-cne3>3.0.co;2-1) (In English)
- Kutcher, M. R., Duffy, K. R. (2007) Cytoskeleton alteration correlates with gross structural plasticity in the cat lateral geniculate nucleus. *Visual Neuroscience*, vol. 24, no. 6, pp. 775–785. <https://doi.org/10.1017/S095252380707068X> (In English)
- Lavezzi, A. M., Corna, M. F., Matturri, L. (2013) Neuronal nuclear antigen (NeuN): A useful marker of neuronal immaturity in sudden unexplained perinatal death. *Journal of the Neurological Sciences*, vol. 329, no. 1–2, pp. 45–50. <https://doi.org/10.1016/j.jns.2013.03.012> (In English)
- Le Vay, S., McConnell, S. K. (1982) ON and OFF layers in the lateral geniculate nucleus of the mink. *Nature*, vol. 300, no. 5890, pp. 350–351. <https://doi.org/10.1038/300350a0> (In English)
- Linden, D. C., Guillery, R. W., Cucchiari, J. (1981) The dorsal lateral geniculate nucleus of the normal ferret and its postnatal development. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 203, no. 2, pp. 189–211. <https://doi.org/10.1002/cne.902030204> (In English)
- Martin, P. R., White, A. J. R., Goodchild, A. K. et al. (1997) Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *European Journal of Neuroscience*, vol. 9, no. 7, pp. 1536–1541. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.1997.tb01509.x> (In English)
- McConnell, S. K., Ghosh, A., Shatz, C. J. (1989) Subplate neurons pioneer the first axon pathway from the cerebral cortex. *Science*, vol. 245, no. 4921, pp. 978–982. <https://doi.org/10.1126/science.2475909> (In English)
- Merkulyeva, N. S. (2019) Provodyashchie kanaly zritel'noj sistemy. Osnovy klassifikatsii [Visual parallel channels. A basis of classification]. *Zhurnal vysshej nervnoj deyatel'nosti im. I. P. Pavlova*, vol. 69, no. 5, pp. 541–548. <https://doi.org/10.1134/S004446771905006X> (In Russian)

- Merkulyeva, N. S. (2022) Provodyashchie kanaly zritel'noj sistemy. Tretij kanal [Conducting channels in the visual system. The third channel]. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 52, no. 6, pp. 886–898. <https://doi.org/10.1007/s11055-022-01313-4> (In English)
- Merkulyeva, N. S., Kostareva, A., Mikhalkin, A. A. (2025) Neurons expressing calretinin in the developing feline dorsal lateral geniculate nucleus. *The Anatomical Record*. [In Print]. <https://doi.org/10.1002/ar.25670> (In English)
- Merkulyeva, N. S., Mikhalkin, A. A., Zykin, P. (2018) Early postnatal development of the lamination in the lateral geniculate nucleus A-layers in cats. *Cellular and Molecular Neurobiology*, vol. 38, no. 5, pp. 1137–1143. <https://doi.org/10.1007/s10571-018-0585-6> (In English)
- Merkulyeva, N. S., Mikhalkin, A. A., Kostareva, A., Vavilova, T. (2022) Transient neurochemical features of the perigeniculate neurons during early postnatal development of the cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 530, no. 18, pp. 3193–3208. <https://doi.org/10.1002/cne.25402> (In English)
- Mikhalkin, A. A., Merkulyeva, N. S. (2023) Dorzal'noe yadro naruzhnogo kolenchatogo tela: anatomiya, gistologiya, ontogenez [The dorsal nucleus of the lateral geniculate body: Anatomy, histology, ontogenesis]. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 53, no. 8, pp. 1410–1425. <https://doi.org/10.1007/s11055-023-01534-1> (In English)
- Mikhalkin, A. A., Nikitina, N. I., Merkulyeva, N. S. (2021) Heterochrony of postnatal accumulation of nonphosphorylated heavy-chain neurofilament by neurons of the cat dorsal lateral geniculate nucleus. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 529, no. 7, pp. 1430–1441. <https://doi.org/10.1002/cne.25028> (In English)
- Mikhalkin, A. A., Nikitina, N. I., Merkulyeva, N. S. (2024) Early postnatal development of the primary visual areas 17 and 18 of the cat cerebral cortex: An SMI-32 study. *Journal of Neuroscience Research*, vol. 102, no. 8, article e25375. <https://doi.org/10.1002/jnr.25375> (In English)
- Mitchell, D. E., Duffy, K. R. (2014) The case from animal studies for balanced binocular treatment strategies for human amblyopia. *Ophthalmic and Physiological Optics*, vol. 34, no. 2, pp. 129–145. <https://doi.org/10.1111/opo.12122> (In English)
- Mitzdorf, U., Singer, W. (1977) Laminar segregation of afferents to lateral geniculate nucleus of the cat: An analysis of current source density. *Journal of Neurophysiology*, vol. 40, no. 6, pp. 1227–1244. <https://doi.org/10.1152/jn.1977.40.6.1227> (In English)
- Movshon, J. A., Thompson, I. D., Tolhurst, D. J. (1978) Spatial and temporal contrast sensitivity of neurones in areas 17 and 18 of the cat's visual cortex. *Journal of Physiology*, vol. 283, no. 1, pp. 101–120. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1978.sp012490> (In English)
- Mullen, R. J., Buck, C. R., Smith, A. M. (1992) NeuN, a neuronal specific nuclear protein in vertebrates. *Development*, vol. 116, no. 1, pp. 201–211. <https://doi.org/10.1242/dev.116.1.201> (In English)
- Orban, G. A. (1984) *Neuronal operations in the visual cortex*. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag, 370 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-46469-0> (In English)
- Parrey, M. U. R. (2024) From cats to the cortex: Unravelling the hierarchical processing system of vision and brain plasticity. *Cureus*, vol. 16, no. 9, article e68424. <https://doi.org/10.7759/cureus.68424> (In English)
- Sanderson, K. J. (1974) Lamination of the dorsal lateral geniculate nucleus in carnivores of the weasel (Mustelidae), raccoon (Procyonidae) and fox (Canidae) families. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 153, no. 3, pp. 238–266. <https://doi.org/10.1002/cne.901530303> (In English)
- Sherman, S. M. (1985) Development of retinal projections to the cat's lateral geniculate nucleus. *Trends in Neurosciences*, vol. 8, pp. 350–355. [https://doi.org/10.1016/0166-2236\(85\)90121-3](https://doi.org/10.1016/0166-2236(85)90121-3) (In English)
- Sherman, S. M., Guillery, R. W. (2002) The role of the thalamus in the flow of information to the cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, vol. 357, no. 1428, pp. 1695–1708. <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1161> (In English)
- Shinmyo, Y., Toda, T., Masuda, K. et al. (2017) Molecular investigations of the structure and development of the brain of carnivores. In: S. Shigeno, Y. Murakami, T. Nomura (eds.). *Brain evolution by design. Diversity and commonality in animals*. Tokyo: Springer Publ., pp. 311–327. https://doi.org/10.1007/978-4-431-56469-0_13 (In English)
- Shotwell, S. L., Shatz, C. J., Luskin, M. B. (1986) Development of glutamic acid decarboxylase immunoreactivity in the cat's lateral geniculate nucleus. *Journal of Neuroscience*, vol. 6, no. 5, pp. 1410–1423. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.06-05-01410.1986> (In English)
- Soares, J. G., Botelho, E. P., Gattass, R. (2001) Distribution of calbindin, parvalbumin and calretinin in the lateral geniculate nucleus and superior colliculus in Cebus apella monkeys. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, vol. 22, no. 3, pp. 139–146. [https://doi.org/10.1016/s0891-0618\(01\)00123-5](https://doi.org/10.1016/s0891-0618(01)00123-5) (In English)
- Sretavan, D. W., Shatz, C. J. (1986) Prenatal development of retinal ganglion cell axons: Segregation into eye-specific layers within the cat's lateral geniculate nucleus. *Journal of Neuroscience*, vol. 6, no. 1, pp. 234–251. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.06-01-00234.1986> (In English)
- Stichel, C. C., Singer, W., Heizmann, C. W., Norman, A. W. (1987) Immunohistochemical localization of calcium-binding proteins, parvalbumin and calbindin-D 28k, in the adult and developing visual cortex of cats: A light and electron microscopic study. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 262, no. 4, pp. 563–577. <https://doi.org/10.1002/cne.902620409> (In English)

- Stryker, M. P., Zahs, K. R. (1983) On and off sublaminae in the lateral geniculate nucleus of the ferret. *Journal of Neuroscience*, vol. 3, no. 10, pp. 1943–1951. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.03-10-01943.1983> (In English)
- Takesian, A. E., Hensch, T. K. (2013) Balancing plasticity/stability across brain development. *Progress in Brain Research*, vol. 207, pp. 3–34. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63327-9.00001-1> (In English)
- Van der Gucht, E., Vandesande, F., Arckens, L. (2001) Neurofilament protein: A selective marker for the architectonic parcellation of the visual cortex in adult cat brain. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 441, no. 4, pp. 345–368. <https://doi.org/10.1002/cne.1416> (In English)
- Weng, C., Yeh, C.-I., Stoelzel, C. R., Alonso, J.-M. (2005) Receptive field size and response latency are correlated within the cat visual thalamus. *Journal of Neurophysiology*, vol. 93, no. 6, pp. 3537–3547. <https://doi.org/10.1152/jn.00847.2004> (In English)
- Westland, K. W., Burke, W. (2002) Patterns of X and Y optic nerve fibre terminations in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Documenta Ophthalmologica*, vol. 105, no. 2, pp. 129–149. <https://doi.org/10.1023/a:1020544802517> (In English)
- Weyand, T. G. (2016) The multifunctional lateral geniculate nucleus. *Reviews in Neurosciences*, vol. 27, no. 2, pp. 135–157. <https://doi.org/10.1515/revneuro-2015-0018> (In English)
- Yan, Y. H., Winarto, A., Mansjoer, I., Hendrickson, A. (1996) Parvalbumin, calbindin, and calretinin mark distinct pathways during development of monkey dorsal lateral geniculate nucleus. *Journal of Neurobiology*, vol. 31, no. 2, pp. 189–209. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4695\(199610\)31:2<189::AID-NEU5>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4695(199610)31:2<189::AID-NEU5>3.0.CO;2-7) (In English)