

Постнатальное развитие комплекса заднелатеральных ядер дорзального таламуса

Н. С. Меркульева^{✉1, 2}, А. А. Михалкин¹, Н. И. Никитина¹

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

² Санкт-Петербургский государственный университет, 199034, Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

Сведения об авторах

Наталья Сергеевна Меркульева, ORCID: 0000-0003-1276-1918, e-mail: merkulyevan@infran.ru

Александр Александрович Михалкин, ORCID: 0000-0003-2342-6357, e-mail: mikhalkin@infran.ru

Нина Ивановна Никитина, e-mail: nnikitina@infran.ru

Для цитирования:

Меркульева, Н. С., Михалкин, А. А., Никитина, Н. И. (2020)

Постнатальное развитие комплекса заднелатеральных ядер дорзального таламуса.

Интегративная физиология, т. 1, № 3, с. 242–248. DOI: 10.33910/2687-1270-2020-1-3-242-248

Получена 27 мая 2020; прошла рецензирование 8 июля 2020; принята 21 июля 2020.

Финансирование: Исследование поддержано проектом ID: 51134206 Санкт-Петербургского государственного университета (для Н. С. Меркульевой).

Права: © Авторы (2020). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. С помощью метода гистохимической визуализации ацетилхолинэстеразы (АХЭ) изучено постнатальное развитие комплекса заднелатеральных ядер и подушки (LP-pulvinar) кошки. У животных возраста 4–21 дня в латеральном ядре комплекса выявлено кластерное распределение АХЭ в нейропиле. Средний размер АХЭ кластеров и расстояние между их центрами составили 200–300 мкм и 430–600 мкм соответственно. Оптический контраст кластеров быстро нарастал в период между 4-м и 14-м постнатальным днем, достигая максимального значения, после чего быстро снижался, достигая минимальных значений у животных возраста 21 дней. Поскольку АХЭ напрямую связана с нейрональной дифференцировкой и развитием, а АХЭ кластеры локализируются в той же области, что и нейроны, организующие таламокорковые связи, полагаем, что последние могут быть функционально связаны с развитием зрительных модулей.

Ключевые слова: комплекс LP-pulvinar, ранний постнатальный онтогенез, ацетилхолинэстераза, временное мечение, кошка.

Postnatal development of the LP-Pulvinar complex

N. S. Merkulyeva^{✉1, 2}, A. A. Mikhalkin¹, N. I. Nikitina¹

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

² Saint Petersburg State University, 7/9 Universitetskaya Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Natalia S. Merkulyeva,
ORCID: 0000-0003-1276-1918,
e-mail: merkulyevan@infran.ru

Aleksandr A. Mikhalkin,
ORCID: 0000-0003-2342-6357,
e-mail: mikhalkin@infran.ru

Nina I. Nikitina,
e-mail: nnikitina@infran.ru

For citation: Merkulyeva, N. S.,
Mikhalkin, A. A., Nikitina, N. I.
(2020) Postnatal development
of the LP-Pulvinar complex.

Integrative Physiology, vol. 1, no. 3,
pp. 242–248. DOI: 10.33910/2687-
1270-2020-1-3-242-248

Received 27 May 2020; reviewed
8 July 2020; accepted 21 July 2020.

Funding: The research was
supported by Saint-Petersburg
University (Project ID 51134206,
for N. S. Merkulyeva).

Copyright: © The Authors (2020).
Published by Herzen State
Pedagogical University of Russia.
Open access under CC BY-NC
License 4.0.

Abstract. Using histochemical stain for acetylcholinesterase (AChE), the lateral posterior pulvinar complex (*LP-P*) was analyzed in kittens aged 0–123 postnatal days and in adult cats. In the lateral nucleus of the complex (*LPl*) of kittens aged 4–21 days, a transient clustered AChE staining of neuropil was revealed. The average size of AChE clusters varied between 200 and 300 mkm; the inter-cluster distance varied between 430 and 600 mkm. Optical contrast of clusters increased rapidly from the 4th to the 14th postnatal day and, thereafter, rapidly decreased up to the 21st–28th postnatal day. Since AChE is directly linked to neuronal differentiation and development and AChE clusters are located in the same area with neurons responsible for thalamocortical connections, the transient clusters of AChE expression could be related to the development of visual structures.

Keywords: LP-pulvinar complex, early postnatal ontogenesis, acetylcholinesterase, transient staining, cat.

Введение

Основной объем аксонов сетчатки принимают зрительные таламические ядра; одно из основных (у хищных и приматов) — комплекс заднелатеральных ядер и подушки (*LP-P*), подразделяемый на латеральное (*LPl*) и медиальное (*LPm*) заднелатеральные ядра и подушку зрительного бугра (*pulvinar, Pulv*) (Berson, Graybiel 1983; Raczkowski, Rosenquist 1983). У хищных ядро *LPl* уникально тем, что является единственным из ассоциативных ядер зрительного таламуса, организующим реципрокные связи со зрительной корой (Berson, Graybiel 1983; Kato 1990; Casanova et al. 1997); эти проекции полагают модуляторными (Casanova et al. 2014). Ядро *LPl* вовлечено в высшие этапы обработки информации о движущихся объектах (Dumbrava et al. 2001), а также полагается ответственным за остаточное зрение после повреждения зрительной коры (Payne et al. 1991; Kaas 2015). Несмотря на важную роль *LPl* ядра, о его постнатальном развитии до сих пор

мало известно, поэтому его изучение стало целью данной работы.

Один из надежных гистологических методов архитектурного деления *LP-P* комплекса — гистохимическое выявление фермента ацетилхолинэстеразы (АХЭ), вовлеченного в обратный захват ацетилхолина из синаптической щели (Graybiel, Berson 1980; Kato 1986). Этот же метод позволяет исследовать онтогенетическое формирование мозга, поскольку АХЭ вовлечена в процессы роста и дифференцировки нейронов и образование межнейронных связей (Kristt 1989; Bigbee et al. 1999; Brimijoin 2005). Во время эмбрионального и раннего постнатального периода наблюдают временно высокий синтез АХЭ в разных структурах головного мозга крысы (Robertson et al. 1988; Geula et al. 1995; Sendemir et al. 1996), кошки (Bear et al. 1985), приматов (Kostovic, Goldman-Rakic 1983; Kostovic, Rakic 1984; Barone et al. 1994), что полагают связанным с периодом интенсивного роста аксонов и синаптогенеза. В данной работе мы исследовали распределение и уровень активности

фермента АХЭ в *LP* ядрах мозга кошки в возрасте от рождения до половозрелости. Часть данных по 2-недельным животным уже опубликована (Merkulyeva et al. 2015).

Материалы и методы

Все экспериментальные процедуры были согласованы с Этической Комиссией Института физиологии им. И. П. Павлова РАН и проведены в соответствии с требованиями Директивы № 2010/63EU Европейского Парламента по защите лабораторных животных. Использованы нормально пигментированные кошки в возрасте 4, 10, 14, 18, 21, 28, 34, 62, 123 дня (по 2–3 животных в каждой группе) и два взрослых животных.

Процедура пробоподготовки подробно описана в (Merkulyeva et al. 2011). Животным возрастом 123 дня (группа «Трейсирование») в зрительную область заднемедиальной латеральной супрасильвиевой борозды (PMLS) вводили ретроградный аксональный маркер пероксидазы хрена (ПХ, Sigma VI, США). Операцию по введению ПХ осуществляли под общим наркозом (смесь «Золетила» (Virbac Colombia Ltd.) и «Рометара» (Bioveta Inc.) из расчета 15 и 2 мг/кг соответственно) с помощью микрошприца Гамильтона, соединенного со стеклянным микроэлектродом. Микроэлектрод погружали в кору на уровне P2.0–A1.5 (по Horsley-Clarke) на глубину 1000–1500 мкм; объем введенного 25 % водного раствора ПХ составил 0,12–0,14 мкл. Через двое суток под глубоким общим наркозом (смесь «Золетила» (Virbac Colombia Ltd.) и «Рометара» (Bioveta Inc.) из расчета 150 и 20 мг/кг соответственно) животных транскардиально перфузировали последовательно 0,9 % NaCl и 4 % параформальдегидом. Затем головной мозг извлекали, последовательно выдерживали в 20 % и 30 % растворах сахарозы, и на замораживающем микротоме (Reichert, Германия) изготавливали фронтальные срезы коры и зрительного таламуса толщиной 50 мкм. Выявление ПХ проводили по методу М.-М. Mesulam (1976). Перфузию животных и изготовление срезов мозга для других возрастных групп производили аналогично описанному выше.

Выявление активности ацетилхолинэстеразы на срезах проводили с помощью модифицированного гистохимического метода Карновского-Рута (Schatz et al. 1992), результатом выполнения которого являлся преципитат изумрудно-зеленого цвета на месте локализации фермента. Процедура подробно описана в (Merkulyeva et al. 2015). Срезы монтировали на пред-

метные стекла, высушивали, проводили по спиртам восходящей концентрации, просветляли в ксилоле и заключали в Bio Mount (Италия). Гистологические препараты оцифровывали с использованием микроскопа Olympus CX33 (Япония) с объективом 10x и камерой Nikon (Япония) в разрешении 4000x6000 пикселей. Для количественной оценки степени выраженности АХЭ кластеров высчитывали их оптический контраст (ОК) — отношение оптической плотности между темными (ОПт) и светлыми (ОПсв) локусами ядра, по формуле Майкельсона: $OK = (OP_t - OP_{sv}) / (OP_t + OP_{sv})$. Для сравнения возрастных групп использовали тест Манна — Уитни (n — число срезов).

Результаты и обсуждение

Паттерн распределения АХЭ в *LP-P* комплексе у взрослых животных соответствует имеющимся литературным данным (Berson, Graybiel 1983): наибольший уровень активности фермента отмечается в *Pulv* и *LPm*, наименьший — в *LPl*. У животных в возрасте 0–4 дней активность АХЭ в ядре *LPm* выше, чем в ядре *LPl*. При этом в ядре *LPl* у 4-дневных животных отмечены одиночные овальные образования с более высоким уровнем активности АХЭ (АХЭ кластеры); в силу вариабельности их формы и размера определяли только оптический контраст АХЭ кластеров, но не их размерность.

У всех животных в возрасте 10–21 дней в пределах светлоокрашенного ядра *LPl* наблюдается от 3 до 5 овальных АХЭ кластеров (схема, рис. 1А), наиболее отчетливо видимых на каудальном полюсе ядра (стереотаксический уровень $A_{3,0}$ – $A_{4,5}$), как и было показано ранее (Merkulyeva et al. 2015). Размер АХЭ кластеров и расстояние между ними сильно варьируют в пределах единой возрастной группы (разброс средних по всем группам: 193–273 мкм и 429–577 мкм соответственно), однако они имеют слабый тренд к уменьшению с возрастом (рис. 1В, С). В это же время происходит значительное нарастание площади и объема зрительного таламуса в районе комплекса *LP-P* (3393 мкм vs 4207 мкм, $n = 8$; $p = 0,0001$) (рис. 1D), соответствующее ранее выявленной динамике постнатального роста таламуса (Villablanca et al. 2000); таким образом, относительный размер АХЭ кластеров в период с 10 по 21 постнатальный день значительно уменьшается.

Как было сказано выше, для количественной оценки степени выраженности АХЭ кластеров высчитывали их оптический контраст (ОК). В короткий период времени, с 4 по 14 день,

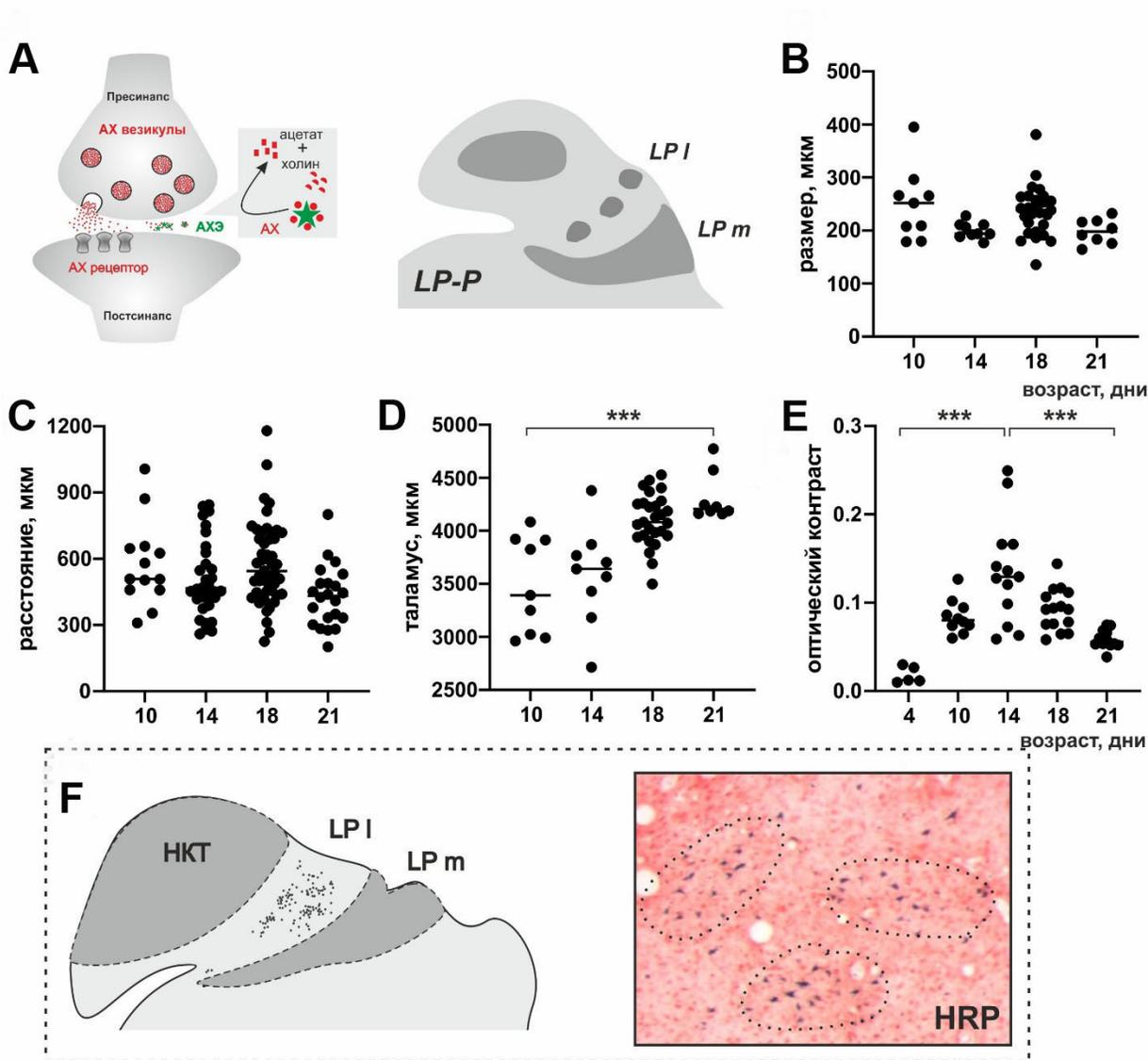


Рис. 1. Распределение фермента ацетилхолинэстеразы (АХЭ) в комплексе заднелатеральных ядер и подушки (*LP-P*) у кошек возраста 4–21 дней. А — схема локализации АХЭ патчей в ядре *LPI* у животного в возрасте 14 дней; В, С, D — характеристики АХЭ патчей: линейный размер (В), расстояние между патчами (С), оптический контраст (D); Е — линейный размер дорзального таламуса в области *LP-P* комплекса; F — распределение HRP-меченых нейронов после введения маркера в зрительную область заднемедиальной латеральной супрасильвиевой борозды (PMLS) животному возрастом 123 дня

Fig. 1. Distribution of acetylcholinesterase (AChE) in the lateral posterior pulvinal complex (*LP-P*) of cats aged 4–21 days. A — localization of the AChE clusters in the *LPI* of 14-day-old animals; B, C, D — parameters of AChE clusters: linear size (B), distance between clusters (C), optical contrast (D); E — linear size of the dorsal thalamus within the *LP-P* complex; F — distribution of HRP neurons retrogradely labeled from the posteromedial lateral suprasylvian area (PMLS) in the animal aged 123 days

происходит быстрое нарастание ОК (0,012 vs 0,129; $n = 10$; $p = 0,0002$), за которым следует такое же быстрое его падение к 21 дню (0,129 vs 0,056; $n = 12$; $p = 0,0001$) (рис. 1Е).

У животных в возрасте 3–7 недель АХЭ кластеры могут быть визуализированы только после добавочного контрастирования оцифрованных изображений; у котят старше 7 недель картина распределения АХЭ сходна с таковой у взрослых кошек (Graybiel, Berson 1980): уровень

АХЭ в ядре очень низкий, и кластерных образований в его пределах не выявляется.

Кластерную организацию ядра *LPI* ранее демонстрировали при изучении его кортикопетальных проекций, поскольку нейроны, иницирующие эти проекции, образовывали регулярные группы (Berson, Graybiel 1983; Raczkowski, Rosenquist 1983; Pospichal et al. 1996). У животных группы «Трейсирование», использованных в нашей работе, нейроны ядра *LPI*, ретроградно

меченные НРР, также были сгруппированы в округлые кластеры (рис. 1F) размером $313,7 \pm 11,2$ мкм \times $244,2 \pm 8,1$ мкм, что сопоставимо с размером АХЭ кластеров, выявленных у животных младших возрастов.

Природа кластерной организации ядра *LPl* не ясна до сих пор; она может быть связана с процессами развития самих нейронов, поскольку накопление АХЭ напрямую влияет на дифференцировку нейронов, рост аксонов и дендритов, синаптогенез (Robertson et al. 1988; Kristt 1989; Bigbee et al. 1999; Brimijoin 2005), или отражать ветвление богатых АХЭ волокон, приходящих из соответствующих структур. По крайней мере, неоднородная структура *LPl* ядра была неоднократно выявлена в электрофизиологических работах (Casanova et al. 1989; Chalupa, Abramson, 1989; Dumbrava et al. 2001). Что касается ветвления входящих волокон, когда мы впервые выявили АХЭ кластеры ядра *LPl*, то предположили, что они имеют связь с колликулярными входами, поскольку сходные АХЭ кластеры располагались параллельным рядом в соседнем ядре *LPm* (Merkulyeva et al. 2015), получающим мощные колликулярные проекции (Berson, Graybiel et al. 1991; McNaffie et al. 1991). Ранее колликулярные проекции к ядру *LPm* выявляли лишь в ограниченной области ядра, на границе с *Pulv* (Abramson,

Chalupa 1988); можно предположить, что у молодых животных эти проекции могут быть более широко распространены в пределах ядра. В любом случае, выявленные АХЭ кластеры могут являться элементом общей модульной организации зрительной системы.

Нарастание оптического контраста АХЭ патчей происходит в сжатые сроки: от минимального — в возрасте 4-х дней, до максимального — в возрасте 14 дней, и обратно — к возрасту 21–28 дней. Прежде транзитное усиление активности АХЭ во время раннего постнатального развития было выявлено в передних холмах кошки (Illing, Graybiel 1994), таламических ядрах крысы (Robertson et al. 1989), первичной зрительной коре кошки и макаки (Bear et al. 1985; Dyck, Synader 1993; Barone et al. 1994). Динамика мечения тел нейронов нижних слоев первичной зрительной коры кошки в работе (Bear et al. 1985) точно такая же, как полученная нами для АХЭ кластеров ядра *LPl*. В коре крысы также выявлены популяции нейронов, синтезирующих АХЭ во время узкого этапа раннего постнатального онтогенеза (Geula et al. 1995). Принимая во внимание то, что ядро *LPl* тесно связано с первичной зрительной корой, можно предположить, что формирование кластеров двух этих структур взаимосвязано.

References

- Abramson, B. P., Chalupa, L. M. (1988) Multiple pathways from the superior colliculus to the extrageniculate visual thalamus of the cat. *The Journal of Comparative Neurology*, vol. 271, no. 3, pp. 397–418. PMID: 2454967. DOI: 10.1002/cne.902710308 (In English)
- Barone, P., Dehay, C., Berland, M., Kennedy, H. (1994) Developmental changes in the distribution of acetylcholinesterase in the extrastriate visual cortex of the monkey. *Developmental Brain Research*, vol. 77, no. 2, pp. 290–294. PMID: 8174234. DOI: 10.1016/0165-3806(94)90205-4 (In English)
- Bear, M. F., Carnes, K. M., Ebner, F. F. (1985) Postnatal changes in the distribution of acetylcholinesterase in kitten striate cortex. *The Journal of Comparative Neurology*, vol. 237, no. 4, pp. 519–532. PMID: 3900150. DOI: 10.1002/cne.902370408 (In English)
- Berson, D. M., Graybiel, A. M. (1983) Organization of the striate-recipient zone of the cat's lateralis posterior-pulvinar complex and its relations with the geniculostriate system. *Neuroscience*, vol. 9, no. 2, pp. 337–372. PMID: 6877598. DOI: 10.1016/0306-4522(83)90299-3 (In English)
- Berson, D. M., Graybiel, A. M. (1991) Tectorecipient zone of cat lateral posterior nucleus: Evidence that collicular afferents contain acetylcholinesterase. *Experimental Brain Research*, vol. 84, no. 3, pp. 478–486. PMID: 1713853. DOI: 10.1007/BF00230959 (In English)
- Bigbee, J. W., Sharma, K. V., Gupta, J. J., Dupree, J. L. (1999) Morphogenic role for acetylcholinesterase in axonal outgrowth during neural development. *Environmental Health Perspectives*, vol. 107, suppl. 1, pp. 81–87. PMID: 10229710. DOI: 10.2307/3434475 (In English)
- Brimijoin, S. (2005) Can cholinesterase inhibitors affect neural development? *Environmental Toxicology and Pharmacology*, vol. 19, no. 3, pp. 429–432. PMID: 21783508. DOI: 10.1016/j.etap.2004.12.004 (In English)
- Casanova, C., Freeman, R. D., Nordmann, J. P. (1989) Monocular and binocular response properties of cells in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *Journal of Neurophysiology*, vol. 62, no. 2, pp. 544–557. PMID: 2769346. DOI: 10.1152/jn.1989.62.2.544 (In English)

- Casanova, C., Lai, J., Thomas, S. (2014) Impact of pulvinar on contrast response functions in the primary visual cortex. *Journal of Vision*, vol. 14, no. 10, article 1408. DOI: 10.1167/14.10.1408 (In English)
- Casanova, C., Savard, T., Darveau, S. (1997) Contribution of area 17 to cell responses in the striate-recipient zone of the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *The European Journal of Neuroscience*, vol. 9, no. 5, pp. 1026–1036. PMID: 9182955. DOI: 10.1111/j.1460-9568.1997.tb01453.x (In English)
- Chalupa, L. M., Abramson, B. P. (1989) Visual receptive fields in the striate-recipient zone of the lateral posterior-pulvinar complex. *The Journal of Neuroscience*, vol. 9, no. 1, pp. 347–357. PMID: 2913211. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.09-01-00347.1989 (In English)
- Dumbrava, D., Faubert, J., Casanova, C. (2001) Global motion integration in the cat's lateral posterior-pulvinar complex. *The European Journal of Neuroscience*, vol. 13, no. 12, pp. 2218–2226. PMID: 11454024. DOI: 10.1046/j.0953-816x.2001.01598.x (In English)
- Dyck, R. H., Cynader, M. S. (1993) An interdigitated columnar mosaic of cytochrome oxidase, zinc, and neurotransmitter-related molecules in cat and monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 90, no. 19, pp. 9066–9069. PMID: 8415654. DOI: 10.1073/pnas.90.19.9066 (In English)
- Geula, C., Mesulam, M.-M., Kuo, C.-C., Tokuno, H. (1995) Postnatal development of cortical acetylcholinesterase-rich neurons in the rat brain: Permanent and transient patterns. *Experimental Neurology*, vol. 134, no. 2, pp. 157–178. PMID: 7556536. DOI: 10.1006/exnr.1995.1046 (In English)
- Graybiel, A. M., Berson, D. M. (1980) Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateralis posterior-pulvinar complex and related thalamic nuclei in the cat. *Neuroscience*, vol. 5, no. 7, pp. 1175–1238. PMID: 7402466. DOI: 10.1016/0306-4522(80)90196-7 (In English)
- Illing, R.-B., Graybiel, A. M. (1994) Pattern formation in the developing superior colliculus: Ontogeny of the periodic architecture in the intermediate layers. *The Journal of Comparative Neurology*, vol. 340, no. 3, pp. 311–327. PMID: 8188853. DOI: 10.1002/cne.903400303 (In English)
- Kaas, J. H. (2015) Blindsight: Post-natal potential of a transient pulvinar pathway. *Current Biology*, vol. 25, no. 4, pp. R155–R157. PMID: 25689912. DOI: 10.1016/j.cub.2014.12.053 (In English)
- Kato, N. (1986) Acetylcholinesterase staining can be used to subdivide the lateral posterior nucleus in newborn kittens. *Developmental Brain Research*, vol. 30, no. 1, pp. 140–143. PMID: 3779431. DOI: 10.1016/0165-3806(86)90144-6 (In English)
- Kato, N. (1990) Cortico-thalamo-cortical projection between visual cortices. *Brain Research*, vol. 509, no. 1, pp. 150–152. PMID: 2306630. DOI: 10.1016/0006-8993(90)90323-4 (In English)
- Kostovic, I., Goldman-Rakic, P. S. (1983) Transient cholinesterase staining in the mediodorsal nucleus of the thalamus and its connections in the developing human and monkey brain. *The Journal of Comparative Neurology*, vol. 219, no. 4, pp. 431–447. PMID: 6196382. DOI: 10.1002/cne.902190405 (In English)
- Kostovic, I., Rakic, P. (1984) Development of prestriate visual projections in the monkey and human fetal cerebrum revealed by transient cholinesterase staining. *The Journal of Neuroscience*, vol. 4, no. 1, pp. 25–42. PMID: 6693940. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.04-01-00025.1984 (In English)
- Kristt, D. A. (1989) Acetylcholinesterase in immature thalamic neurons: Relation to afferentation, development, regulation and cellular distribution. *Neuroscience*, vol. 29, no. 1, pp. 27–43. PMID: 2710346. DOI: 10.1016/0306-4522(89)90330-8 (In English)
- McHaffie, J. G., Beninato, M., Stein, B. E., Spencer, R. F. (1991) Postnatal development of acetylcholinesterase in, and cholinergic projections to, the cat superior colliculus. *The Journal of Comparative Neurology*, vol. 313, no. 1, pp. 113–131. PMID: 1761749. DOI: 10.1002/cne.903130109 (In English)
- Merkulyeva, N. S., Mikhalkin, A. A., Nikitina, N. I., Makarov, F. N. (2011) Razvitie svyazey pervichnoj zritel'noj kory s tsentrom analiza dvizhenij: rol' zritel'nogo okruzheniya [Development of primary visual cortex connections with the motion processing center: The role of the visual environment]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 140, no. 6, pp. 24–31. (In Russian)
- Merkulyeva, N. S., Mikhalkin, A. A., Veshchitskij, A. A. (2015) Osobennosti raspredeleniya atsetilkholinesterazy v zadnelateral'nom yadre talamusa koshki [Peculiarities of the distribution of acetylcholinesterase in the lateral posterior nucleus of the thalamus of the cat]. *Morfologiya — Morphology*, vol. 148, no. 4, pp. 46–48. (In Russian)
- Mesulam, M. M. (1976) The blue reaction product in horseradish peroxidase neurohistochemistry: Incubation parameters and visibility. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, vol. 24, no. 12, pp. 1273–1280. PMID: 63512. DOI: 10.1177/24.12.63512 (In English)
- Payne, B. R., Connors, C., Cornwell, P. (1991) Survival and death of neurons in cortical area PMLS after removal of areas 17, 18, and 19 from cats and kittens. *Cerebral Cortex*, vol. 1, no. 6, pp. 469–491. PMID: 1822753. DOI: 10.1093/cercor/1.6.469 (In English)
- Pospichal, M. W., Stepniowska, I., Wimborne, B. M., Kaas, J. H. (1996) Lateral division of the lateral posterior region: Connections with area 18 in cats. *Visual Neuroscience*, vol. 13, no. 6, pp. 1167–1172. PMID: 8961545. DOI: 10.1017/S095252380000780X (In English)
- Raczkowski, D., Rosenquist, A. C. (1983) Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. *The Journal of Neuroscience*, vol. 3, no. 10, pp. 1912–1942. PMID: 6619917. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.03-10-01912.1983 (In English)

- Robertson, R. T., Hanes, M. A., Yu, J. (1988) Investigations of the origins of transient acetylcholinesterase activity in developing rat visual cortex. *Developmental Brain Research*, vol. 41, no. 1–2, pp. 1–23. PMID: 3401792. DOI: 10.1016/0165-3806(88)90165-4 (In English)
- Robertson, R. T., Poon, H. K., Mirrafati, S. J., Yu, J. (1989) Transient patterns of acetylcholinesterase activity in developing thalamus: A comparative study in rodents. *Developmental Brain Research*, vol. 48, no. 2, pp. 309–315. PMID: 2776300. DOI: 10.1016/0165-3806(89)90084-9 (In English)
- Schatz, C. R., Geula, C., Morecraft, R. J., Mesulam, M. M. (1992) A one-step cobalt-ferrocyanide method for histochemical demonstration of acetylcholinesterase activity in central nervous system tissue. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, vol. 40, no. 3, pp. 431–434. PMID: 1552180. DOI: 10.1177/40.3.1552180 (In English)
- Sendemir, E., Erzurumlu, R. S., Jhaveri, S. (1996) Differential expression of acetylcholinesterase in the developing barrel cortex of three rodent species. *Cerebral Cortex*, vol. 6, no. 3, pp. 377–387. PMID: 8670665. DOI: 10.1093/cercor/6.3.377 (In English)
- Villablanca, J. R., Schmanke, T. D., Crutcher, H. A. et al. (2000) The growth of the feline brain from fetal into adult life: II. A morphometric study of subcortical nuclei. *Developmental Brain Research*, vol. 122, no. 1, pp. 21–33. PMID: 10915902. DOI: 10.1016/S0165-3806(00)00047-X (In English)