——— ОБЗОРЫ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ —

УДК 612.84

ПРОВОДЯЩИЕ КАНАЛЫ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ. ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ

© 2019 г. Н.С. Меркульева*

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия *e-mail: mer-natalia@yandex.ru Поступила в редакцию 28.11.2018 г. После доработки 17.01.2019 г. Принята к публикации 11.02.2019 г.

Зрительная система ряда млекопитающих состоит из нескольких, как минимум трех, параллельных проводящих каналов, образованных ганглиозными клетками сетчатки разного типа. Данный обзор посвящен истории создания классификации ганглиозных нейронов сетчатки и наружного коленчатого тела, положенной в основу концепции параллельного зрительного процессинга. Основной акцент сделан на проблемных моментах классификаций и на выявленных межвидовых различиях.

Ключевые слова: зрительные проводящие каналы, крупноклеточный канал, мелкоклеточный канал, W/X/Y нейроны **DOI:** 10.1134/S004446771905006X

Проведение и обработка информации в зрительной системе множества млекопитающих осуществляется посредством серии каналов (путей, трактов), берущих начало от ганглиозных клеток сетчатки (ГКС) и оканчивающихся в определенных областях неокортекса [Подвигин и др., 1986]. Нейроны в составе этих каналов различаются по размеру сомы, величине дендритного ветвления, толщине аксона, что определяет характерные свойства их рецептивных полей. Основными полагают три канала: W, X и Y – у представителей отряда хищные; пылевидноклеточный,

мелкоклеточный и крупноклеточный¹ — у приматов, включая человека [Lennie, 1980; de Monasterio, Gouras, 1975; Merigan, Maunsell,

1993; Kremers, 1999; Troy, Shou, 2002; Wässle, 2004; Tootell, Nasr, 2017]. У исследованных грызунов [Perry, 1979; Peichl et al., 1987], зайцеобразных [Peichl et al., 1987; Rockhill et al., 2002; Famiglietti, 2004], копытных [Hebel, 1976; Peichl et al., 1987], сумчатых [Sanderson et al., 1984; Henry, Mark, 1992], морских млекопитающих [Mass, Supin, 2000] также выявлено несколько типов ГКС. Мной не найдено подобной информации о каналах и клетках ГКС у однопроходных; возможно, параллельный способ организации проводящих зрительных путей – базовое свойство зрительной системы плацентарных млекопитающих. Концепция проводящих каналов начинается с понимания основ классификации нейронов, организующих эти каналы. В данном обзоре сделана попытка исторической ретроспективы развития W/X/Y классификации.

Классификации ганглиозных клеток сетчатки

В основу классификации проводящих каналов положено деление ГКС на *морфотипы*. У *приматов* S. Polyak [1936] выделил шесть морфотипов: 1) клетки-зонтики (*parasol*) – крупные нейроны с широким плоским дендритным деревом; 2) кустистые клетки (*shrub*) – с крупным шаровидным ветвлением; 3) клет-

¹ Как будет сказано ниже, одним из основных приемников афферентов ГКС у хищных и приматов является шестислойное дорзальное ядро наружного коленчатого тела (НКТд). У приматов волокна ГКС оканчиваются в трех слоях НКТд: крупноклеточных слоях (в оригинале, magnocellular, от лат. *magnus* – крупный), мелкоклеточных слоях (в оригинале, рагvocellular, от лат. *parvus* – мелкий), и в слоях, состоящих из наиболее мелких нейронов (в оригинале, koniocellular, от греч. *konio* – пыль). Именно эти слои и дали названия трем проводящим каналам у приматов: крупноклеточный, мелкоклеточный, пылевидноклеточный.

ки-гирлянды (garland) — с очень длинными ветвящимися многократно дендритами; 4) гигантские клетки (giant) – самые крупные клетки, возможно, подтип клеток-зонтиков; 5) клетки-лилипуты (*midget*) — самые мелкие клетки с ограниченным ветвлением; а также мелкие нейроны с очень тонкими и редкими дендритами, не получившие определенного названия. Через 40 лет В. Boycott и Н. Wässle [1974] описали у кошки 4 типа ГКС: α – крупные клетки с широким дендритным деревом; β – мелкие клетки с узким дендритным деревом; у – мелкие клетки с широким ветвлением дендритов; δ – клетки с более крупной сомой, чем у ү-клеток, и морфологией дендритов, напоминающей α-клетки. Несколько позже A. Leventhal и соавт. [1980] обнаружили у кошки еще один тип ганглиозных клеток, посылающих аксоны в ретинореципиентную область таламического комплекса заднелатеральных ядер и подушки (LP-pulvinar комплекс); они были названы є-нейронами.

Сходство между разными типами ГКС приматов и хищных было очевидным, и по аналогии с классификацией ГКС кошки, клетки-зонтики и клетки-лилипуты приматов стали называть *Р*α и *Р*β нейронами, соответственно, где приставка "Р" означает "примат" [Perry, Cowey, 1981]. Кроме клеток-зонтиков и клеток-лилипутов, прочие названия из классификации S. Polyak не прижились; ГКС приматов, аналогичные γ , δ и ϵ -типам кошки, были названы Рү, Рб и Ре-нейроны соответственно [Perry, Cowey, 1981; Perry et al., 1984]. Численно в сетчатке доминируют В нейроны (клетки-лилипуты), составляя около 80% – у приматов [Perry et al., 1984; Weller, Kaas, 1989] и 40-60% – у кошки [Fukuda, Stone, 1974; Wässle, 2004]. Нейроны α типа (клетки-зонтики) составляют у приматов и кошки по 10% от популяции ГКС [Perry et al., 1984]. Процентное число нейронов, дающих начало третьей проводящей системе, видоспецифично: у кошки оно сопоставимо с числом β клеток (40-60%) [Wilson et al., 1976; Stone et al., 1979; Stanford et al., 1983], a у приматов – с числом клеток-зонтиков (10%) [Perry et al., 1984].

Параллельно с анатомическим делением C. Enroth-Cugell и J. Robson [1966] разрабатывали функциональную классификацию ГКС кошки, согласно которой выделили 2 типа клеток: Х и Ү. Основополагающим признаком деления был тип ответа нейрона на такое положение стимула относительно рецептивного поля, когда характер изменения освещения в одной его половине был противоположен изменению освещения в другой его половине ("нуль-позиция"). Х клетки в такой ситуации не отвечают на реверсию стимула, поскольку обладают линейной суммацией ответа; в противоположность им, Y клетки демонстрируют нелинейную зависимость своего ответа от положения стимула [Enroth-Cugell, Robson, 1966].

Вскоре было отмечено, что скорость проведения импульса аксонами Х клеток ниже, чем аксонами Y клеток, 26.1 м/с vs 39.1 м/с [Fukada, 1971]². В это же время J. Stone и К.-Р. Hoffmann [1972] выявили третью функционально группу ганглиозных клеток, имеющую самые медленно проводящие аксоны (9.5 м/с). По аналогии с Х/У классификацией, они назвали эти клетки W нейронами, где алфавитный порядок "W-X-Y" указывает на возрастающий градиент скорости проведения нервного импульса после стимуляции хиазмы. Интересно, что более чем за 10 лет до публикации данных о W/X/Y нейронах сетчатки, G.H. Bishop и М.Н. Clare [1955] описали в составе оптического нерва кошки несколько типов волокон, различающихся по скорости проведения нервного импульса; это описание в значительной мере сходно с характеристиками волокон клеток W, X, Y типов.

В ходе развития W/X/Y классификации было отмечено, что для большинства Y нейронов у кошки и клеток-зонтиков у приматов характерно кратковременное приращение активности на появление стимула в пределах рецептивного поля (фазный ответ (англ. transient)) [Enroth-Cugell, Robson, 1966; Cleland et al., 1971; Ikeda, Wright, 1972]; для X нейронов и клеток-лилипутов — длительная активность, продолжающаяся во все время стимуляции (тонический ответ (англ. sustained)) [Cleland et al., 1971; Ikeda, Wright, 1972]³. В те

² Отмечу, что в этой работе Y. Fukada [1971, с. 223] использовал иную классификацию: нейроны I типа (phasic) и нейроны II типа (tonic); однако в обсуждении автор пишет "... it may be concluded that X-cells and Y-cells ... be treated as the same as Type II-cells and Type Icells, respectively".

³ Каждый из обозначенных типов нейронов делится, в свою очередь, на 2 подтипа: ON (на засветку отвечают приращением импульсной активности) и OFF (на засветку отвечают снижением импульсной активности); данные подтипы впервые были выявлены S. Kuffler [1953].

же годы было создано еще несколько классификаций ГКС. В частности, на основании скорости реагирования на стимул выделяли 2 типа клеток: *оживленные* нейроны (*англ. brisk*), быстро отвечающие на стимуляцию, и *медлительные* нейроны (*англ. sluggish*), реагирующие на стимул с определенной задержкой. Согласно этому признаку, *фазные и тонические* клетки были подразделены на 2 подтипа каждый [Cleland, Levick, 1974].

В серии работ у кошки было обнаружено полное или частичное соответствие между ГКС W/X/Y и $\gamma/\beta/\alpha$ типов [Boycott, Wässle, 1974; Leventhal, 1982; Stanford, Sherman, 1984], а также – между ү и медлительными клетками, между β и оживленными тоническими клетками, и между α и оживленными фазными клетками [Cleland, Levick, 1974]. В это же время была выявлена обшность между морфологией и функцией W/X/Y ГКС кошки и $P\gamma/P\beta/P\alpha$ ГКС приматов [Perry, Cowey, 1981; Perry, Cowey, 1984]. Это позволило полагать определенную степень гомологии между зрительными проводящими каналами у хищных и приматов на уровне ганглиозного слоя сетчатки [но см. данные Benardete et al., 1992]. При этом отмечу, что нейроны ГКС, дающие начало третьей проводящей системе, представляют собой сборную группу [Kolb et al., 1981; Rowe, Dreher, 1982; Xu et al., 2001], включающую, по мнению некоторых авторов, не менее 15 типов [Kolb et al., 1981]. Это не позволяет рассматривать их как однородную систему. Структурно-функциональной организации третьего проводящего канала будет посвящен следующий обзор.

Классификации нейронов наружного коленчатого тела

Основной объем ретинальных афферентов следует в дорзальное ядро НКТ (НКТд). У хищных афференты Х и Ү нейронов оканчиваются в слоях А, А₁ (Х клетки – преимущественно в их центральных зонах, Ү клетки – в краевых дорзальных и вентральных) и в крупноклеточном слое С (слой См); афференты W нейронов – в вентральных мелкоклеточных С-слоях (слои Ср) [Wilson et al., 1976; Mitzdorf, Singer, 1977; Stone et al., 1979; Raczkowski, Rosenquist, 1983; Hassler, Hajdu, 1985]. У приматов афференты *клеток-лилипутов* и *клеток-зонтиков* оканчиваются в дорсальных мелкоклеточных слоях соответственно [Perry et al., 1984; Blakemore, Vital-Durand, 1986;

Michael, 1988; Conley, Fitzpatrick, 1989; Merigan et al., 1991; Kremers, 1999]. Афференты третьего типа ГКС, в зависимости от таксономического положения животного, оканчиваются во вставочных, поверхностных или пылевидноклеточных слоях НКТд [Perry et al., 1984; Conley, Fitzpatrick, 1989; Merigan et al., 1991; Casagrande, 1994; Martin et al., 1997; Hendry, Reid, 2000; White et al., 2001; Shostak et al., 2002].

Однако стоит сразу оговориться, что несмотря на достаточно высокую степень гомологии между разными типами нейронов у хищных и приматов на уровне сетчатки, гомология между ними на уровне НКТд признана не всеми. Во-первых, имеются данные о гетерогенности популяции ГКС, проецирующихся в мелкоклеточные слои, у приматов: показано, что в дополнение к клеткам-лилипутам, в этих слоях оканчиваются волокна как минимум еще двух типов клеток [Rodieck, Watanabe, 1993]. Во-вторых, есть мнение о том, что у приматов в пределах НКТд есть два функционально различных типа Х нейронов: в крупноклеточных слоях (составляют основной процент от популяции) и в мелкоклеточных слоях (составляют наибольший процент от популяции), в то время как У нейроны крупноклеточных слоев (составляют 15-25% от популяции) являют собой отдельный тип клеток [Kaplan, Shapley, 1982; Blakemore, Vital-Durand, 1986], гомологичный нейронам слоев А и А1 у кошки [Kaplan, Shapley, 1982]. Более того, некоторыми авторами показано полное отсутствие У нейронов (оцениваемых по тесту на "нуль-позицию") в крупноклеточных слоях НКТд приматов [Usrey, Reid, 2000]. Данные различия между проводящими каналами хищных и приматов не должны удивлять, поскольку с таксономической точки зрения приматы удалены от хищных намного дальше, чем от грызунов и зайцеобразных [Kaas, 2013].

Не столь проста и ситуация с хищными. В ранних работах было показано, что ганглиозные нейроны разных функциональных типов у кошки в большей степени связываются с геникулятными принципиальными нейронами своего типа [Cleland et al., 1971; Wilson et al., 1976]⁴. Но еще до появления функционального деления геникулятных нейронов

⁴ Опускаю данные о том, что аксоны ГКС (по крайней мере, Ү/Х типов) контактируют и с геникулятными интернейронами [Datskovskaia et al., 2001].

на Х и У типы существовала их морфологическая классификация, основанная на методике импрегнации серебром по-Гольджи и предложенная R.W. Guillery [1966]. Он выделил 4 типа релейных клеток НКТд: нейроны I типа, обладающие крупной сомой и длинными дендритами, пересекающими границы соседних слоев; нейроны II типа, которым свойственны многочисленные гроздеподобные выросты на коротких дендритах; нейроны III типа, для которых характерна сома очень маленького размера, и аксоны, не выходящие за пределы своего слоя; и нейроны IV типа, преимущественно локализующиеся в вентральных слоях НКТд и обладающие гладкими дендритами, которые ориентированы параллельно слоям. Очень скоро было выявлено определенное соответствие между X/Y классификацией и делением R.W. Guillery: между типами I/II и Y, типами II/III и X, и типами IV и W [Friedlander et al., 1981]. Однако позже, во-первых, было обнаружено, что Х/У мелкоклеточные/крупноклеточные (см. И выше) клетки НКТд являют собой неоднородные популяции: у кошки были выявлены Х клетки особого подтипа (так называемые запаздывающие X-cells (от англ. lagged)), характерным свойством которых, отличающим их от ГКС X типа и от non-lagged X геникулятных нейронов, был особый ранний ответ на зрительную стимуляцию: не возбуждение, но торможение, что приводило к временной задержке основной волны импульсации [Mastronarde, 1987a, 6; Humphrey, Weller, 1988]. Heсколько позже сходный тип ответа был обнаружен у подгруппы Ү нейронов кошки (запаздывающие Y-cells) [Mastronarde et al., 1991]: затем — у группы крупноклеточных и мелкоклеточных нейронов в НКТд макаки [Saul, 2008]. Во-вторых, было показано, что многие из Х нейронов обладают морфологией не II типа, но I типа, согласно делению R.W. Guillery [Humphrey, Weller, 1988]. Таким образом, положение о переключении различных типов ГКС исключительно на геникулятных клетках своего типа является достаточно упрощенным.

Нейрохимические маркеры нейронов разных типов

Факт существования параллельных каналов обработки зрительной информации требует возможности селективного маркирования нейронов в составе этих каналов. На сегодняшний день выявлено три специфических маркера Y/крупноклеточных нейронов, позволяющих визуализировать их в сетчатке и НКТд: (1) антитела к нефосфорилированным доменам тяжелых цепей нейрофиламентов (антитела SMI-32 [Sternberger, Sternberger, 1983]); (2) антитела *САТ-301*, антигеном для которых являются поверхностные протеогликаны, образующие перинейрональную сеть [Hockfield, McKay, 1983] и (3) антитела к агглютинину растения Wisteria floribunda (WFA), маркирующие гликопротеины экстраклеточного матрикса нейронов [Härtig et al., 1992]. Это мнение основано на том, что эти антитела метят: у приматов - нейроны крупноклеточных слоев НКТд [SMI-32: Gutierrez et al., 1995; Chaudhuri et al., 1996; *CAT-301*: Hockfield et al., 1983], у кошки – нейроны НКТд и МИН, имеющие морфологию клеток I типа по классификации R.W. Guillery [SMI-32: Bickford et al. 1998; van der Gucht et al., 2001; CAT-301: Sur et al., 1988; Hockfield, Sur, 1990; WFA: Bickford et al., 2008], а также крупные ГКС, имеющие шаровидное дендритное древо [Burnat et al., 2012]. Еще одним презумптивным маркером Y/крупноклеточных нейронов полагают нейрональный кальмодулин-связывающий протеин *PCP4* (*Purkinje cell protein 4*) [Harashima et al., 2011], экспрессирующийся в крупноклеточных слоях НКТд приматов и в Ү нейронах НКТд хорьков [Kawasaki et al., 2004]. Отмечу, что у кошки отнесение маркированных в НКТ клеток к Y типу основано на их сходстве с нейронами I типа по классификации R.W. Guillery. При этом, как было сказано выше, равенство этих типов не однозначно. Более того, как опять-таки было обозначено выше, не все авторы согласны с тем, что нейроны в составе крупноклеточных слоев НКТа у приматов следует относить исключительно к Ү типу.

Относительно недавно был выявлен предполагаемый маркер Х (мелкоклеточных) нейронов. Было показано, что транскрипционный фактор FoxP2 экспрессируется в пределах сетчатки и НКТд только в популяции Х нейронов: у хорьков [Iwai et al., 2013; Sato et al., 2017], кошки [Duffy et al., 2014], а в НКТд приматов - в популяции нейронов мелкоклеточных слоев [Iwai et al., 2013]. Однако анализ изображений, представленных на рисунках работы [Duffy et al., 2014], показывает, что яркие иммунопозитивные нейроны в значительном количестве присутствуют и в слоях Ср, которые, как известно, содержат почти исключительно W нейроны, но не X клетки (см. выше).

W (пылевидноклеточных) Маркерами нейронов на уровне НКТд у приматов [Casagrande, 1994; Diamond et al., 1993; Hendry, Yoshioka, 1994; Soares et al., 2001] и белки [Felch, Van Hooser, 2012] полагают: (1) Ca²⁺связывающий белок кальбиндин-28kDa И (2) α-субъединицу кальмодулин-зависимой протеинкиназы II типа. Нейроны, иммунопозитивные к этим маркерам, локализуются в пределах вставочных, поверхностных и пылевидноклеточных слоев. При этом у хищных нейроны, иммунопозитивные к кальбиндину-28kDa, отмечены во всех слоях НКТд, не ограничиваясь только Ср слоями [Sanchez-Vives et al., 1996]. Таким образом, маркер третьего проволяшего канала у хишных еше только предстоит обнаружить.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, существуют анатомические и физиологические критерии выделения ГКС и релейных нейронов НКТд нескольких типов. Нейроны в составе разных проводящих каналов различаются серией характеристик, обусловленных, в частности, особенностями их морфологии. Нейроны в составе Ү/крупноклеточного канала имеют крупную сому, широкое дендритное дерево и толстые высоко миелинизированные аксоны; нейроны в составе Х/мелкоклеточного канала имеют сому среднего размера, малое дендритное дерево и гораздо более тонкие, чем у предыдущего канала, аксоны. Это обеспечивает: (1) различную скорость проведения нервного импульса и, как следствие, разное временное разрешение (высокое – у У/крупноклеточного канала и низкое – у Х/мелкоклеточного канала), (2) разный размер рецептивного поля и, как следствие, разное пространственное разрешение и разную контрастную чувствительность (высокая контрастная чувствительность и низкое пространственное разрешение – у Ү/крупноклеточного канала и наоборот – у Х/мелкоклеточного канала) [Fukada, 1971; Hoffmann et al., 1972; Cleland, Levick, 1974; de Monasterio, Gouras, 1975; Wilson et al., 1976; Stanford et al., 1983; Lennie et al., 1990; Merigan, Maunsell, 1993]. У приматов ГКС в составе крупноклеточного канала также являются цветооппонентными, получая входы от колбочек разного типа [de Monasterio, Gouras, 1975; Rodieck, Watanabe, 1993]. Несмотря на горячие дебаты относительно аналогии между проводящими каналами у разных млекопитающих [van Essen, Maunsell, 1983; Dreher et al., 1996; Crook et al., 2008; Crook et al., 2014], особенности морфологии и функции входящих в их состав нейронов позволили предположить преимущественное участие У (крупноклеточного) канала в пространственном зрении и анализе движения, Х (мелкоклеточного) канала – в предметном зрении и цветоощущении [Derrington et al., 1984; Livingstone, Hubel, 1987; Schiller, Logothetis, 1990; Merigan, Maunsell, 1993; Casagrande, 1994; Bullier, 2001; Nassi, Callaway, 2009]. Имеющиеся различия между каналами разных млекопитающих, вероятно, следует полагать отражением филогенетических модификаций, связанных с особенностями образа жизни и поведения животных разных отрядов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственных академий на 2013—2020 годы (ГП-14, раздел 63) и РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Подвигин Н.Ф., Макаров Ф.Н., Шелепин Ю.Е. Элементы структурно-функциональной организации зрительно-глазодвигательной системы. Л., изд. Наука. 1986. 252 с.
- Benardete E.A., Kaplan E., Knight B.W. Contrast gain control in the primate retina: P cells are not X-like, some M cells are. Vis. Neurosci. 1992. 8: 483–486.
- *Bishop G.H., Clare M.H.* Organization and distribution of fibers in the optic tract of the cat. J. Comp. Neurol. 1955. 103: 269–304.
- *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: 6549–6557.
- Bickford M.E., Wei H., Eisenback M.A., Chomsung R.D., Slusarczyk A.S., Dankowsi A.B. Synaptic organization of thalamocortical axon collaterals in the perigeniculate nucleus and dorsal lateral geniculate nucleus. J. Comp. Neurol. 2008. 508: 264– 285.
- *Blakemore C., Vital-Durand F.* Organization and postnatal development of the monkey's lateral geniculate nucleus. J. Physiol. 1986. 380: 453–491.
- *Boycott B.B., Wässle H.* The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. J. Physiol. 1974. 240: 397–419.
- *Bullier J.* Integrated model of visual processing. Brain Res. Brain Res. Rev. 2001. 36: 96–107.
- Burnat K., Van Der Gucht E., Waleszczyk W.J., Kossut M., Arckens L. Lack of early pattern stimulation prevents normal development of the alpha (Y) retinal ganglion cell population in the cat. J. Comp. Neurol. 2012. 520: 2414–2429.

- *Casagrande V.A.* A third parallel visual pathway to primate area V1. Trends Neurosci. 1994. 17: 305–310.
- Chaudhuri A., Zangenehpour S., Matsubara J.A., Cynader M.S. Differential expression of neurofilament protein in the visual system of the vervet monkey. Brain Res. 1996. 709: 17–26.
- *Cleland B.G., Dubin M.W., Levick W.R.* Sustained and transient neurones in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. J. Physiol. 1971. 217: 473–496.
- *Cleland B.G., Levick W.R.* Brisk and sluggish concentrically organized ganglion cells in the cat's retina. J. Physiol. 1974. 240: 421–456.
- *Conley M., Fitzpatrick D.* Morphology of retinogeniculate axons in the macaque. Vis. Neurosci. 1989. 2: 287–296.
- *Crook J.D., Packer O.S., Dacey D.M.* A synaptic signature for ON- and OFF-center parasol ganglion cells of the primate retina. Vis. Neurosci. 2014. 31: 57–84.
- Crook J.D., Peterson B.B., Packer O.S., Robinson F.R., Gamlin P.D., Troy J.B., Dacey D.M. The smooth monostratified ganglion cell: evidence for spatial diversity in the Y-cell pathway to the lateral geniculate nucleus and superior colliculus in the macaque monkey. J. Neurosci. 2008. 28: 12654– 12671.
- *Datskovskaia A., Carden W.B., Bickford M.E.* Y retinal terminals contact interneurons in the cat dorsal lateral geniculate nucleus. J. Comp. Neurol. 2001. 430: 85–100.
- Derrington A.M., Krauskopf J., Lennie P. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. J. Physiol. 1984. 357: 241–265.
- Diamond I.T., Fitzpatrick D., Schmechel D. Calcium binding proteins distinguish large and small cells of the ventral posterior and lateral geniculate nuclei of the prosimian galago and the tree shrew (*Tupaia belangeri*). Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1993. 90: 1425–1429.
- Dreher B., Wang C., Burke W. Limits of parallel processing: excitatory convergence of different information channels on single neurons in striate and extrastriate visual cortices. Clin. Exp. Pharmacol. Physiol. 1996. 23: 913–925.
- *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: 253–261.
- *Enroth-Cugell C., Robson J.G.* The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J. Physiol. 1966. 187: 517–552.
- *Famiglietti E.V.* Class I and class II ganglion cells of rabbit retina: a structural basis for X and Y (brisk) cells. J. Comp. Neurol. 2004. 478: 323–346.
- Felch D.L., Van Hooser S.D. Molecular compartmentalization of lateral geniculate nucleus in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). Front. Neuroanat. 2012. 6: 1–12.
- 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: 80–129.

- *Fukada Y.* Receptive field organization of cat optic nerve fibers with special reference to conduction velocity. Vision Res. 1971. 11: 209–226.
- *Fukuda Y., Stone J.* Retinal distribution and central projections of Y, X, and W-cells of the cat's retina. J Neurophysiol. 1974. 37: 749–772.
- *Guillery R.W.* A study of Golgi preparations from the dorsal lateral geniculate nucleus of the adult cat. J. Comp. Neurol. 1966. 128: 21–50.
- *Gutierrez C., Yaun A., Cusick C.G.* Neurochemical subdivisions of the inferior pulvinar in macaque monkeys. J. Comp. Neurol. 1995. 363: 545–562.
- Harashima S., Wang Y., Horiuchi T., Seino Y., Inagaki N. Purkinje cell protein 4 positively regulates neurite outgrowth and neurotransmitter release. J. Neurosci. Res. 2011. 89: 1519–1530.
- Härtig W., Brauer K., Brückner G. Wisteria floribunda agglutinin-labelled nets surround parvalbumincontaining neurons. Neuroreport. 1992. 3: 869– 872.
- Hassler R., Hajdu F. Architectonic differentiation of the cat geniculate body of the cat. J. Hirnforschung. 1985. 26: 245–257.
- *Hebel R.* Distribution of retinal ganglion cells in five mammalian species (pig, sheep, ox, horse, dog). Anat. Embryol. (Berl). 1976. 150: 45–51.
- Henry G.H., Mark R.F. Partition of function in the morphological subdivisions of the lateral geniculate nucleus of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). Brain Behav. Evol. 1992. 39: 358–370.
- *Hendry S.H.C., Reid R.C.* The koniocellular pathway in primate vision. Annu. Rev. Neurosci. 2000. 23: 127–153.
- *Hendry S.H., Yoshioka T.* A neurochemically distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. Science. 1994. 264: 575–577.
- *Hockfield S., McKay R.D.* A surface antigen expressed by a subset of neurons in the vertebrate central nervous system. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1983. 80: 5758–5761.
- Hockfield S., McKay R.D., Hendry S.H., Jones E.G. A surface antigen that identifies ocular dominance columns in the visual cortex and laminar features of the lateral geniculate nucleus. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 1983. 48: 877–889.
- *Hockfield S., Sur M.* Monoclonal antibody Cat-301 identifies Y-cells in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. J. Comp. Neurol. 1990. 300: 320–330.
- *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: 518–531.
- *Humphrey A.L., Weller R.E.* Structural correlates of functionally distinct X-cells in the lateral geniculate nucleus of the cat. J. Comp. Neurol. 1988. 268: 448–468.

- *Ikeda H., Wright M.J.* Receptive field organization of 'sustained' and 'transient' retinal ganglion cells which subserve different function roles. J. Physiol. 1972. 227: 769–800.
- Iwai L., Ohashi Y., van der List D., Usrey W.M., Miyashita Y., Kawasaki H. FoxP2 is a parvocellularspecific transcription factor in the visual thalamus of monkeys and ferrets. Cereb Cortex. 2013. 23: 2204–2212.
- *Kaas J.H.* The evolution of the visual system in primates. New Vis. Neurosci. Jack Werner and Leo Chalupa (Eds.). MIT Press – 2013. p. 32.
- *Kaplan E., Shapley R.M.* X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of macaque monkey. J. Physiol. 1982. 330: 125–143.
- *Kawasaki H., Crowley J.C., Livesey F.J., Katz L.C.* Molecular organization of the ferret visual thalamus. J. Neurosci. 2004. 24: 9962–9970.
- *Kolb H., Nelson R., Mariani A.* Amacrine cells, bipolar cells and ganglion cells of the cat retina: a Golgi study. Vision Res. 1981. 21: 1081–1114.
- *Kremers J.* Spatial and temporal response properties of the major retinogeniculate pathways of Old and New World monkeys. Doc. Ophtalmolog. 1999. 95: 229–245.
- *Kuffler S.W.* Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. J. Neurophysiol. 1953. 16: 37–68.
- *Lennie P.* Parallel visual pathways: a review. Vision Res. 1980. 20: 561–594.
- *Lennie P., Krauskopf J., Sclar G.* Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. J. Neurosci. 1990. 10: 649–669.
- *Leventhal A.G.* Morphology and distribution of retinal ganglion cells projecting to different layers of the dorsal lateral geniculate nucleus in normal and siamese cats. J. Neurosci. 1982. 2:1024–1042.
- *Leventhal A.G., Keens J., Törk I.* The afferent ganglion cells and cortical projections of the retinal recipient zone (RRZ) of the cat's pulvinar complex. J. Comp. Neurol. 1980. 194: 535–554.
- *Livingstone M.S., Hubel D.H.* Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. J. Neurosci. 1987. 7: 3416–3466.
- Martin P.R., White A.J., Goodchild A.K., Wilder H.D., Sefton A.E. Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. Eur. J. Neurosci. 1997. 9: 1536–1541.
- *Mass A.M., Supin A.Y.* Ganglion cells density and retinal resolution in the sea otter, *Enhydra lutris*. Brain Behav. Evol. 2000. 55: 111–119.
- *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: 357–380.
- *Mastronarde D.N.* Two classes of single-input X-cells in cat lateral geniculate nucleus. II. Retinal inputs and the generation of receptive-field properties. J. Neurophysiol. 1987. 57: 381–413.

- *Mastronarde D.N., Humphrey A.L., Saul A.B.* Lagged Y cells in the cat lateral geniculate nucleus. Vis. Neurosci. 1991. 7: 191–200.
- *Merigan W.H., Maunsell J.H.* How parallel are the primate visual pathways? Annu. Rev. Neurosci. 1993. 16: 369–402.
- Merigan W.H., Katz L.M., Maunsell J.H. The effects of parvocellular lateral geniculate lesions on the acuity and contrast sensitivity of macaque monkeys. J. Neurosci. 1991. 11: 994–1001.
- *Michael C.R.* Retinal afferent arborization patterns, dendritic field orientations, and the segregation of function in the lateral geniculate nucleus of the monkey. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1988. 85: 4914–4918.
- *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: 1227–1244.
- de Monasterio F.M., Gouras P. Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina.
 J. Physiol. 1975. 251: 167–195.
- *Nassi J.J., Callaway E.M.* Parallel processing strategies of the primate visual system. Nat. Rev. Neurosci. 2009. 10: 360–372.
- Peichl L., Ott H., Boycott B.B. Alpha ganglion cells in mammalian retinae. Proc. R Soc. Lond. B Biol. Sci. 1987. 231: 169–197.
- *Perry V.H.* The ganglion cell layer of the retina of the rat: a Golgi study. Proc. R Soc. Lond. B Biol. Sci. 1979. 23: 363–375.
- *Perry V.H., Cowey A.* Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. Neurosci. 1984. 12: 1125–1137.
- Perry V.H., Cowey A. The morphological correlates of X- and Y-like retinal ganglion cells in the retina of monkeys. Exp. Brain Res. 1981. 43: 226–228.
- *Perry V.H., Oehler R., Cowey A.* Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. Neurosci. 1984. 12: 1101–1123.
- *Polyak S.* Minute structure of the retina in monkeys and in apes. Arch. Ophthalmol. 1936. 15: 477–519.
- *Raczkowski D., Rosenquist A.C.* Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. J. Neurosci. 1983. 3: 1912–1942.
- Rockhill R.L., Daly F.J., MacNeil M.A., Brown S.P., Masland R.H. The diversity of ganglion cells in a mammalian retina. J. Neurosci. 2002. 22: 3831– 3843.
- *Rodieck R.W., Watanabe M.* Survey of the morphology of macaque retinal ganglion cells that project to the pretectum, superior colliculus, and parvicellular laminae of the lateral geniculate nucleus. J. Comp. Neurol. 1993. 338: 289–303.
- *Rowe M.H., Dreher B.* Retinal W-cell projections to the medial interlaminar nucleus in the cat: implications for ganglion cell classification. J. Comp. Neurol. 1982. 204: 117–133.

ЖУРНАЛ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ том 69 № 5 2019

- Sanchez-Vives M.V., Bal T., Kim U., von Krosigk M., McCormick D.A. Are the interlaminar zones of the ferret dorsal lateral geniculate nucleus actually part of the perigeniculate nucleus? J. Neurosci. 1996. 16: 5923–5941.
- 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: 85–106.
- Sato C., Iwai-Takekoshi L., Ichikawa Y., Kawasaki H. Cell type-specific expression of FoxP2 in the ferret and mouse retina. Neurosci. Res. 2017. 117: 1–13.
- Saul A.B. Lagged cells in alert monkey lateral geniculate nucleus. Vis. Neurosci. 2008. 25: 647–659.
- *Schiller P.H., Logothetis N.K.* The color opponent and broad-band channels of the primary visual cortex. Trends Neurosci. 1990. 13: 392–399.
- Shostak Y., Ding Y., Mavity-Hudson J., Casagrande V.A. Cortical synaptic arrangements of the third visual pathway in three primate species: *Macaca mulatta*, *Saimiri sciureus*, and *Aotus trivirgatus*. J. Neurosci. 2002. 22: 2885–2893.
- Soares J.G., Botelho E.P., Gattass R. Distribution of calbindin, parvalbumin and calretinin in the lateral geniculate nucleus and superior colliculus in Cebus apella monkeys. J. Chem. Neuroanat. 2001. 22: 139–146.
- Stanford L.R., Friedlander M.J., Sherman S.M. Morphological and physiological properties of geniculate W-cells of the cat: a comparison with X- and Y-cells. J. Neurophysiol. 1983. 50: 582–608.
- Stanford L.R., Sherman S.M. Structure/function relationships of retinal ganglion cells in the cat. Brain Res. 1984. 297: 381–386.
- Sternberger L.A., Sternberger N.H. Monoclonal antibodies distinguish phosphorylated and nonphosphorylated forms of neurofilaments in situ. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1983. 80: 6126–6130.
- Stone J., Dreher B., Leventhal A. Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. Brain Res. 1979. 180: 345–394.
- *Stone J., Hoffmann K.P.* Very slow-conducting ganglion cells in the cat's retina: a major, new functional type? Brain Res. 1972. 43: 610–616.

- Sur M., Frost D.O., Hockfield S. Expression of a surface-associated antigen on Y-cells in the cat lateral geniculate nucleus is regulated by visual experience. J. Neurosci. 1988. 8: 874–882.
- *Tootell R.B.H., Nasr S.* Columnar segregation of magnocellular and parvocellular streams in human extrastriate cortex. J. Neurosci. 2017. 37: 8014–8032.
- *Troy J.B., Shou T.* The receptive fields of cat retinal ganglion cells in physiological and pathological states: where we are after half a century of research. Prog. Retin. Eye Res. 2002. 21: 263–302.
- *Usrey W.M., Reid R.C.* Visual physiology of the lateral geniculate nucleus in two species of new world monkey: *Saimiri sciureus* and *Aotus trivirgatis.* J. Physiol. 2000. 523: 755–769.
- *van der Gucht E., Vandesande F., Arckens L.* Neurofilament protein: a selective marker for the architectonic parcellation of the visual cortex in adult cat brain. J. Comp. Neurol. 2001. 441: 345–368.
- *van Essen D.C., Maunsell J.H.* Hierarchical organization and functional streams in the visual cortex. Trends Neurosci. 1983. 6: 370–375.
- *Wässle H.* Parallel processing in the mammalian retina. Nat. Rev. Neurosci. 2004. 5: 747–757.
- *Weller R.E., Kaas J.H.* Parameters affecting the loss of ganglion cells of the retina following ablations of striate cortex in primates. Vis. Neurosci. 1989. 3: 327–349.
- White A.J., Solomon S.G., Martin P.R. Spatial properties of koniocellular cells in the lateral geniculate nucleus of the marmoset *Callithrix jacchus*. J. Physiol. 2001. 533: 519–535.
- *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: 1193–1209.
- 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 (Aotis trivirgatis). J. Physiol. 2001. 531: 203–218.

VISUAL PARALLEL CHANNELS. A BASIS OF CLASSIFICATION

N. S. Merkulyeva#

Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint-Petersburg, Russia #e-mail: mer-natalia@yandex.ru

Visual system of mammals consists of several, at least, three, parallel conducting channels organized by different types of retinal ganglion cells. This review is devoted to the history of the classification of retinal ganglion neurons and the lateral geniculate nucleus, which is the basis of the concept of parallel visual processing. The main emphasis is made on the problematic aspects of classifications and on the interspecies differences revealed.

Keywords: visual channels, Magno system, Parvo system. Konio system, X/Y/W neurons