

УДК 612.82+612.84

Посвящается Vivien Casagrande, которая впервые соединила вместе осколки данных о третьем проводящем канале

## ПРОВОДЯЩИЕ КАНАЛЫ ЗРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ. ТРЕТИЙ КАНАЛ

© 2021 г. Н. С. Меркульева<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург, Россия

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

Поступила в редакцию 20.02.2021 г.

После доработки 26.04.2021 г.

Принята к публикации 26.04.2021 г.

Зрительные проводящие пути высших млекопитающих состоят из трех основных каналов: X, Y и W – у хищных – и магно-, парво- и кониоцеллюлярный – у приматов; нейроны в составе каналов различаются по площади сомы, величине дендритного ветвления, толщине аксона, что определяет характерные свойства их рецептивных полей. Анализу структурно-функциональной организации первых двух: X/парво и Y/магно – посвящено значительное число экспериментальных и теоретических исследований, а также информативных обзоров и монографий; при этом особенностям организации третьего (W/конио) проводящего канала длительное время уделяли гораздо меньше внимания, а его масштабное исследование начато относительно недавно. Цель данной работы – сравнительный анализ имеющихся фактов о структуре и функциях третьего проводящего канала в ряду млекопитающих отрядов Carnivora (Хищные) и Primates (Приматы).

**Ключевые слова:** зрительные проводящие каналы, кониоцеллюлярная система, X/Y/W-нейроны, эволюция зрения

DOI: 10.31857/S004446772106006X

Согласно доминирующей точке зрения (тем не менее принятой не всеми (см. Kaplan, 2008)), зрительные проводящие пути высших млекопитающих состоят из нескольких каналов, основными из которых являются: X, Y и W – у хищных; парвоцеллюлярный (или мелкоклеточный, лат. *parvus* – мелкий), магноцеллюлярный (или крупноклеточный, лат. *magnus* – крупный) и кониоцеллюлярный (или пылевидноклеточный, греч. *konis* – пыль) – у приматов (сокращенно магно-, парво- и конио-каналы). Анализу структурно-функциональной организации первых двух каналов посвящено значительное число экспериментальных и теоретических исследований, в том числе, информативных обзоров и монографий (Подвигин и др., 1986; Lennie, 1980; Livingstone, Hubel, 1988; Van Essen et al., 1992; Merigan, Maunsell, 1993; Callaway, 2005; Nassi, Callaway, 2009; Ghodrati et al., 2017), однако особенности организации и вклад в зрительное восприятие третьего (W/конио) проводящего канала до сих пор по

большой части мало изучены (Martin, Solomon, 2018; Rima, Schmid, 2000). Целью обзора является попытка объединения имеющихся данных по структуре и функциям третьего проводящего канала у двух отрядов млекопитающих: *Carnivora* (Хищные) и *Primates* (Приматы); в отдельных случаях будут приведены данные по отряду *Scandentia* (Тупайи).

*Ганглиозные клетки сетчатки, дающие начало третьему проводящему каналу*

Все проводящие зрительные каналы берут начало от ганглиозных клеток сетчатки разных типов; исторические основы их классификации были освещены ранее (Меркульева, 2019)<sup>1</sup>. Первое, что нужно знать о третьем проводящем канале: ганглиозные клетки сет-

<sup>1</sup> Наши представления о систематике ганглиозных клеток сетчатки стремительно меняются; например, анализ транскриптома сетчатки мыши позволил классифицировать 40 подтипов (Rheume et al., 2018).

чатки, дающие ему начало, представляют собой сборную группу (Rowe, Dreher, 1982; Xu et al., 2001); об этом свидетельствуют даже самые ранние работы (Stone, Hoffmann, 1972). В фундаментальном исследовании Н. Kolb и соавт. (1981) в сетчатке домашней кошки (*Felis catus*)<sup>2</sup> было описано не менее 15 разных типов ганглиозных клеток, предположительно эквивалентных функциональной группе W-нейронов; впоследствии эти подтипы были охарактеризованы морфологически как  $\gamma$ -,  $\delta$ -,  $\epsilon$ -,  $\zeta$ -,  $\eta$ -,  $\theta$ -,  $\iota$ -,  $\kappa$ -,  $\lambda$ -нейроны (Boycott, Wässle, 1974; Leventhal et al., 1980; Berson et al., 1998; Berson et al., 1999; Isayama et al., 1999; Isayama et al., 2000). У приматов (*Macaca sp.*) выявлено не менее 6–8 типов ганглиозных клеток, проецирующихся в дорзальное ядро наружного колленчатого тела (НКТ) – НКТд и не относящихся к *parasol*- и *midget*-нейронам, организующим проекции в составе магно- и парво-каналов (Polyak, 1936; Dacey, Packer, 2003; Dacey et al., 2003). Процентное количество ганглиозных клеток третьего канала отрядоспецифично: у хищных (домашней кошки, иберийской дикой кошки (*Felis silvestris tartessia*) и морской выдры (*Enhydra lutris*)) оно составляет 40–60% от общей популяции ганглиозных клеток сетчатки (Fukuda, Stone, 1974; Wilson et al., 1976; Stone et al., 1979; Stanford et al., 1983; Mass, Supin, 1987; Williams et al., 1993; Wässle, 2004), у приматов: макак-резус (*Macaca mulatta*), яванский макак (*Macaca fascicularis*) – около 10% (de Monasterio, Gouras, 1975; Schiller, Malpeli, 1977; Perry et al., 1984; Weller, Kaas, 1989). Участие большинства ганглиозных нейронов сетчатки в восприятии конкретных признаков зрительного объекта зачастую далеко от понимания (Kolb et al., 1981; Isayama et al., 2000; Dacey, Packer, 2003; Crook et al., 2008; Gollisch, Meister, 2010; Masland, 2012).

Исторически сложилось так, что при описании ретинального источника третьего проводящего канала у хищных речь идет о некоей общей группе ганглиозных клеток сетчатки – W. И наоборот, у приматов рассматривают главным образом особую группу ганглиозных клеток: малые 2-ярусные (*small bistratified*)

нейроны<sup>3</sup>, отличительная особенность которых – 2 яруса дендритов, во внутренней и в наружной частях внутреннего плексиформного слоя сетчатки; эти нейроны обнаружены у многих видов: обыкновенной игрунки (*Calithrix jacchus*), бурого черноголового капуцина (*Cebus apella*), свиноголового макака (*Macaca nemestrina*), яванского макака, макаки-резуса, человека (*Homo sapiens*) (Famiglietti, 1987; Dacey, 1993; Ghosh, Grünert, 1999; Silveira et al., 1999). Лишь в единичных работах на хищных: кошке и хорьке (*Mustela putorius furo*) – используется сходная терминология (Isayama et al., 2000; Isayama et al., 2009). Возможная причина тому – длительное время доминировавшее авторитетное мнение о том, что у кошки нет малых 2-ярусных нейронов, которые полагались характерной чертой сетчатки приматов (Boycott, Wässle, 1974). При этом на сегодняшний день 2-ярусность ветвления дендритов ганглиозных клеток сетчатки кошки отмечается у  $\theta$ -,  $\zeta$ - и  $\eta$ -типов нейронов (Isayama et al., 2000); у хорька –  $\theta$ - и  $\iota$ -клеток (Isayama et al., 2009). Скорее всего, 2-ярусные ганглиозные нейроны тоже представляют собой неоднородную группу. Поэтому, описывая ганглиозные клетки сетчатки третьего проводящего канала, я буду в большинстве случаев представлять данные по W-клеткам – для хищных и по малым 2-ярусным – для приматов; в исключительных случаях будет дано описание 2-ярусных нейронов сетчатки хищных и особых подтипов W-клеток ( $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$ ,  $\zeta$ ,  $\eta$ ,  $\theta$ ,  $\iota$ ,  $\kappa$ ,  $\lambda$ ) у хищных или приматов.

Если давать лишь общее представление о свойствах этой популяции, то W/малые 2-ярусные нейроны характеризуются мелкой сомой, крупным дендритным древом, тонкими аксонами и особым типом клеточного ответа, получившего название *sluggish* (вялый) (Cleland, Levick, 1974a; Fukuda, Stone, 1974; Wilson et al., 1976; Stanford et al., 1983; Fukuda et al., 1984; Stanford, Sherman, 1984; Dacey, 1993). Размер сомы 2-ярусных нейронов составляет 18–20 мкм у человека и 15–17 мкм – у свиноголового макака; диаметр их дендритного древа варьирует от 50 мкм в центре до 400 мкм на дальней периферии (Dacey, 1993). У бурого черноголового капуцина размер сомы 2-ярусных нейронов составляет 7–12 мкм, диаметр

<sup>2</sup> Латинское название животного будет дано лишь один раз – при первом упоминании; впоследствии будет использовано русское название. Если в первоисточнике отсутствует полное название вида (например, указано лишь “*macaque*”), то в латинском названии будет лишь указание на род.

<sup>3</sup> Существует точка зрения, что малые 2-ярусные нейроны соответствуют “*shrub*” клеткам, описанным S. Polyak (Dacey, 1993) (классификация S. Polyak была представлена ранее (Меркульева, 2019)).

дендритного дерева — 25 мкм в фовеальной части и 200–250 мкм на периферии (Silveira et al., 1999). Сравнение данных по размеру сомы клеток и их дендритного дерева у человека и макака-резуса показало значительное сходство (Watanabe, Rodieck, 1989). У хорька усредненный по сетчатке размер сомы 2-ярусных нейронов составляет 12–17 мкм; диаметр дендритного дерева — 183–304 мкм (Isayama et al., 2009). У кошки средний размер сомы W-нейронов составляет 8–18 мкм (Boycott, Wässle, 1974; Fukuda et al., 1984), размер 2-ярусных нейронов (данные работ (Famiglietti, 1987; Isayama et al., 2000)) — 10–21 мкм. Диаметр дендритного дерева W-нейронов кошки составляет 180–800 мкм (Boycott, Wässle, 1974); диаметр дендритного дерева 2-ярусных нейронов: 70–150 мкм — в фовеальной части и до 700 мкм — на периферии (Famiglietti, 1987; Isayama et al., 2000). Эти факты опровергают старую точку зрения об отсутствии приращения диаметра дендритного дерева ганглиозных нейронов W-типа при удалении от центра сетчатки к периферии (Cleland, Levick, 1974a; Boycott, Wässle, 1974).

Характерной особенностью малых 2-ярусных нейронов приматов является наличие возбуждающих входов от коротковолновых (S) колбочек, что определяет их цветоопponentность “blue-ON/yellow-OFF” типа (Dacey, Lee, 1994; Ghosh, Grünert, 1999). Отмечу, что некоторые ночные приматы: толстохвостный галаго (*Galago crassicaudatus*), галаго Гарнетта (*Otolemur garnettii*), свиная обезьянка (*Aotus trivirgatus*) — лишены S-колбочек, что, в частности, показано с использованием специфических антител (108B или SWS) (Wikler, Rakic, 1990; Jacobs et al., 1996; Martin, Grünert, 1999), однако базовые свойства их малых 2-ярусных нейронов сходны с таковыми у дневных приматов (Pietersen et al., 2014). Более того, есть данные в пользу существования входов от S-колбочек и к некоторым ганглиозным клеткам сетчатки кошки (Cleland, Levick, 1974b; Rowe, Palmer, 1995; Guenther, Zrenner, 1993).

Скорость проведения нервного импульса аксонами W- и 2-ярусных ганглиозных нейронов ниже, чем у X/Midget- и Y/Parasol-нейронов (Stone et al., 1979; Casagrande, 1994), и составляет у кошки 3–15 м/с (по сравнению с 35–45 м/с — у Y-клеток, и 20–25 м/с — у X-клеток) (Fukuda, 1971; Stone, Hoffmann, 1972; Berson, 1987), у приматов (макак-резус) — 11.5 м/с (по сравнению с  $22.1 \pm 8.6$  м/с — у Parasol-

нейронов, и  $12.9 \pm 5.3$  м/с — у Midget-нейронов) (Schiller, Malpeli, 1977). Это, в частности, отражается в большей задержке в обработке информации от коротковолновых колбочек (порядка 10–30 мс), выявленной у разных видов приматов (обыкновенной игрунки, макака-резуса, человека) (Cottaris, De Valois, 1998; Smithson, Mollon, 2004; Pietersen et al., 2014).

Ганглиозные клетки третьего типа характеризуются особым типом клеточного ответа — *sluggish*: отвечают на предъявление зрительных стимулов с большой задержкой и имеют небольшую частоту спайков (Cleland, Levick, 1974a; Wilson, Stone, 1975; Stanford, 1987; Usrey, Reid, 2000); вкупе с мелким размером сомы это затрудняет регистрацию потенциалов *in vivo* (Xu et al., 2005) и является еще одной причиной менее значительного прогресса в изучении этих клеток по сравнению с нейронами, дающими начало X/парво- и Y/магно-каналам.

Как было сказано выше, ганглиозные клетки, дающие начало третьему проводящему каналу, гетерогенны; при этом, несмотря на многообразие морфотипов, функциональная классификация не столь полна. Выделено не менее 7 функциональных типов таких нейронов (см. информативный обзор Troy, Shou, 2002), но наиболее изученными являются четыре. У кошки выделяют два основных класса W-нейронов: тонические (W1) и фазические (W2) (Fukuda, Stone, 1974; Stone, Keens, 1980). Сомы фазических W-нейронов, диаметр их аксонов, а также скорость проведения по нему импульса меньше таковых у тонических W-нейронов, которые по этим параметрам более сходны с X-клетками (Berson, 1987; Stanford, 1987; Rowe, Palmer, 1995). Среди W-нейронов отмечены особые подгруппы: среди фазических — “on/off”-клетки (возбуждаются как при усилении, так и при ослабевании освещенности) — в исследовании (Berson et al., 1998) описаны как  $\zeta$ -клетки — и дирекционально-селективные нейроны (клеточный ответ прирастает при появлении движущегося объекта в пределах локальной (менее 6 град.) области рецептивного поля); среди тонических — цветокодирующие нейроны и клетки, подавляемые контрастом (“*suppressed-by-contrast cells*”): амплитудная модуляция ответа у этих клеток снижается при повышении контраста предъявляемого стимула (Hoffmann, 1973; Fukuda et al., 1984; Berson, 1987; Stanford, 1987; Rowe, Cox, 1993; Rowe, Palmer, 1995). В сетчатке приматов,

среди ганглиозных нейронов, не относящихся к магно- и парво-каналам, также выявлены дирекционально-селективные нейроны и “on/off”-клетки (de Monasterio, Gouras, 1975); на основании анализа морфологии последних (сетчатка свиногохвостого макака) высказано предположение об их принадлежности к 2-ярусным ганглиозным нейронам (Dacey, 1993).

В любом случае, представление о третьем проводящем канале как об однородной системе неверно. При этом полноценный анализ имеющихся данных затруднен, в частности, отсутствием информации о конкретном описываемом в работе типе ганглиозных нейронов (не обобщенного типа W, но одного из того множества, что задокументированы Н. Kolb et al. (1981), Т. Isayama et al. (2000, 2009) и пр. Параллельно с этим описывается все больше новых типов ганглиозных клеток сетчатки; например, на сегодня у приматов охарактеризовано не менее 12 таких типов, проецирующихся в НКТд (Dacey et al., 2003; Crook et al., 2008; Szmajda et al., 2008; Percival et al., 2014), у хищных также обнаруживаются новые морфотипы, относящиеся к группе W-нейронов (Berson et al., 1998, 1999; Isayama et al., 2000, 2009). Что касается филогенетического аспекта, то в работах Т. Isayama и соавт. (2000, 2009), например, проводят параллель между одним из типов 2-ярусных нейронов (1-клетками) хищных и 2-ярусными дирекционально-селективными ганглиозными нейронами дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*) (Famiglietti, 1992; Yang, Masland, 1992; Vaney, 1994), а общее сходство между W-нейронами сетчатки кошки и 2-ярусными ганглиозными нейронами сетчатки кролика и низших позвоночных отмечено еще в ранних работах (Hoffmann, 1973). Эти данные позволяют предполагать филогенетическую древность ганглиозных клеток сетчатки, организующих третий проводящий канал.

*Проекция ганглиозных клеток сетчатки, дающих начало третьему проводящему каналу*

Проекция ганглиозных клеток сетчатки, дающих начало третьему каналу, широко распространяется по мезэнцефалическим и диэнцефалическим структурам. В пределах НКТд у кошки аксоны W-нейронов оканчиваются в вентральных мелкоклеточных слоях С (С<sub>n</sub>) (Wilson et al., 1976; Stone et al., 1979; Itoh et al., 1982; Sur, Sherman, 1982), избегая слоев А и

А1 (Fukuda, Stone, 1974). У приматов, в зависимости от таксономического положения животного, аксоны 2-ярусных ганглиозных нейронов оканчиваются или во вставочных (*intercalated, I*) и кониоцеллюлярных (*koniocellular, K*) слоях — у представителей полуобезьян (группа *Prosimian* или *Strepsirrhini*), или также в поверхностных (*superficial, S*) слоях — у настоящих обезьян (группа *Simian* или *Anthropoidea*) (Itoh et al., 1982; Lachica, Casagrande, 1993; Feig, Harting, 1994; Casagrande, 1994; Martin et al., 1997; Hendry, Reid, 2000; Szmajda et al., 2008; Baldwin, Krubitzer, 2018). Широкое разнообразие паттернов ламинации НКТд у приматов (Casagrande et al., 2007; Eiber et al., 2018) отражается и в особенностях структуры этих слоев. В целом для полуобезьян характерно 2 обособленных К-слоя, состоящих из мелких клеток, вместо отдельных мелких клеток, расположенных между магно- и парво-слоями — у настоящих обезьян (Turner et al., 2020). Клетки К-слоев составляют 7–9% от общего числа нейронов НКТд приматов, т.е. не уступают клеткам магноцеллюлярных (М) слоев (Casagrande, 1994). У хищных W-нейроны также проецируются в специфическое для этого отряда подразделение комплекса ядер НКТ — медиальное интерламинарное ядро (Stone et al., 1979; Itoh et al., 1981; Rowe, Dreher, 1982; Berson et al., 1999), где эти проекции составляют 50–65% от общего ретинального входа (Rowe, Dreher, 1982).

Проекция ганглиозных нейронов сетчатки третьего канала обнаруживают также и в комплексе заднелатеральных (LP) ядер и подушки — у хищных (Leventhal et al., 1980; Mason, 1981; Itoh et al., 1982) и собственно ядер подушки — у приматов (Covey et al., 1994). У кошки большинство проекций терминируется на границе подушки и латерального LP-ядра (LP1) (Leventhal et al., 1980; Mason, 1981); интересно, что в этой же области LP1-ядра обнаружили особую популяцию клеток, отличную от окружения, получающих прямые колликулярные входы (Abramson, Chalupa, 1985). Наши данные о постнатальном развитии паттерна распределения фермента ацетилхолинэстеразы в комплексе ядер LP тоже указывают на возможную связь между этой частью LP1-ядра и колликулярными проекциями (Меркульева и др., 2015, 2020). Возможно, эта зона ответственна за интеграцию между ретинальными и колликулярными входами на диэнцефалическом уровне.

У приматов (яванский макак, макак-резус, макак-крабоед (*Macaca irus*), свинохвостый макак, обыкновенная игрунка) наибольший объем ретинальных афферентов получает медиальное ядро нижней части подушки (Itaya, Van Hoesen, 1983; Nakagawa, Tanaka, 1984; Cowey et al., 1994; O'Brien et al., 2001; Warner et al., 2010); при этом лишь в единичных работах есть строгое указание на источник этого входа: мелкие нейроны сетчатки третьего канала (Cowey et al., 1994; Warner et al., 2010). Существует предположение, что у приматов нейронные взаимодействия ганглиозных нейронов третьего канала, К-слоев НКТд и нижней части подушки являют собой единый информационный континуум (Huo et al., 2019).

Одним из основных приемников входов от ганглиозных нейронов третьего канала являются передние холмики, что показано у кошки (Hoffmann, 1973; Cleland, Levick, 1974a; Fukuda, Stone, 1974; Wässle, 1982; Berson, 1987; Chen et al., 1996), где они составляют около 90% от общего ретинального входа в эту структуру (Stone et al., 1979), и приматов. У хищных W-нейроны  $S_n$ -слоев НКТд — основные геникулятные клетки, получающие прямые колликулярные входы (Anderson et al., 2009). Мощные колликулярные проекции к S- и К-слоям НКТд показаны и у приматов: макака-резус, яванского макака, беличьей обезьянки (*Saimiri sciureus*), совиной обезьянки, толстохвостого галаго (Schiller, Malpeli, 1977; Harting et al., 1978, 1991; Benevento, Yoshida, 1981; Perry, Cowey, 1984; Stepniewska et al., 2000). Данные о доминировании ретинальных входов третьего проводящего канала в передние холмики стали подтверждением предположения их филогенетической древности, высказанного U. Mitzdorf и W. Singer (1977): у низших позвоночных, не имеющих НКТ, основным приемником ретинальных афферентов являются передние холмики; в дальнейшем этот тренд значительно сохраняется для W-нейронов, частично — для Y-нейронов и отсутствует для X-нейронов, что позволяет разложить их в своеобразный филогенетический ряд “W-Y-X”. Если говорить о геникулятном уровне проводящих каналов, то у той же кошки колликулярное влияние испытывает большее число нейронов  $S_n$ -слоев (ок. 68%), чем нейронов А-слоев (44%), и большее число нейронов W-типа (61%), чем X- и Y-типов (21%) (Xue et al., 1994). Предположение об эволюционной древности канала

передачи информации в системе “W-нейроны  $S_{парв}$ -слоев НКТд” также высказывалось D. Raczkowski и A. Rosenquist (Raczkowski, Rosenquist, 1980).

И у кошки, и у приматов (макак-резус, яванский макак) волокна ганглиозных нейронов W-типа ( $\epsilon$ -тип — у кошки,  $\gamma$ -тип — у приматов) также обнаружены в ядрах добавочной оптической системы (дорзальное терминальное, латеральное терминальное, медиальное терминальное (Farmer, Rodieck, 1982; Telkes et al., 2000)) и комплексе претектума (Ballas et al., 1981; Perry, Cowey, 1984; Koontz et al., 1985; Leventhal et al., 1985).

Популяция нейронов с морфологией W-типа ( $\gamma$ - и  $\epsilon$ -типы) у кошки проецируется в комплекс супрахиазматических ядер (вентральное, дорзальное, латеральное ядра) (Koontz et al., 1985; Chen et al., 1996; Murakami et al., 1989; Pu, 1999); эти ретинальные входы являются доминирующими. У приматов проекции из сетчатки в супрахиазматические ядра также известны, однако источником данных проекций по большей части являются так называемые “внутренне-фоточувствительные ганглиозные клетки сетчатки” (*intrinsically photosensitive retinal ganglion cells*), синтезирующие меланопсин и организующие циркадную систему (см. Do, Yau, 2010; Schmidt et al., 2011). Описание таких клеток у кошки обнаружено мной лишь в единичной работе: в ней выявлены ганглиозные клетки сетчатки, иммунопозитивные к меланопсину; размер сомы этих малочисленных клеток составлял 12–18 мкм<sup>2</sup> (Semo et al., 2005), что соответствует характеристике W-нейронов.

Еще один центр, получающий значительный вход от нейронов W-типа у кошек — вентральное ядро НКТ (НКТв) (Hughes, Ater, 1977; Mize, Horner, 1984; Leventhal et al., 1985; Chen et al., 1996). Согласно некоторым данным, W-нейроны — единственный тип ретинальных клеток, связывающийся с этим ядром (Spear et al., 1977; Mize, Horner, 1984; Leventhal et al., 1985; Nakamura, Itoh, 2004). У приматов аналогом этого ядра полагают прегеникулятное ядро (Hassler, 1966; Conley et al., 1984; Cowey et al., 2001); это ядро также получает входы от W-подобных нейронов сетчатки (Cowey et al., 2001).

Основной корковой мишенью ганглиозных нейронов третьего проводящего канала является первичная зрительная кора (области V1 и V2 — у приматов, поля 17 и 18 — у хищ-

ных), в которой терминали геникулокорковых аксонов обнаружены: у кошки — в слоях I, III и V (LeVay, Gilbert, 1976; Leventhal, 1979; Kawano, 1998; Anderson et al., 2009), у приматов (сенегальский галаго (*Galago senegalensis*), совиная обезьянка, беличья обезьянка, яванский макак и многие другие (см. ниже)) — в слоях I и III, полностью избегая нижний этаж коры (Fitzpatrick et al., 1983; Weber et al., 1983; Diamond et al., 1985; Casagrande, 1994; Ding, Casagrande, 1997; Casagrande et al., 2007). У кошки широкое распределение волокон W-клеток показано в области 19 (Updyke, 1975; Hollander, Vanegas, 1977; Dreher et al., 1980; Kawano, 1998), областях 20a, 20b, 21a и областях, расположенных на дне и стенках латеральной супрасильвиевой борозды (LS): PMLS, PLLS, VLS (Raczkowski, Rosenquist, 1980; Kawano, 1998; Anderson et al., 2009). У приматов известны прямые проекции интерламнарных нейронов НКТд, относящихся к третьему проводящему каналу, в область V3 (Yukie, Iwai, 1981; Beck, Kaas, 1998), V4 (Lysakowski et al., 1988; Sincich et al., 2004), медиальную височную (MT) область (Boyd, Matsubara, 1999; Rodman et al., 2001; Sincich et al., 2004), нижневисочную область (Hernández-González et al., 1994).

#### Молекулярные маркеры третьего проводящего канала

На сегодняшний день молекулярными маркерами третьего проводящего канала принято считать  $Ca^{2+}$ -связывающий белок кальбиндин-28kDa и  $\alpha$ -субъединицу кальмодулин-зависимой протеинкиназы II типа (CamKII $\alpha$ ). Иммунопозитивные к кальбиндину нейроны обнаружены в S- и K-слоях НКТд многих приматов, в том числе: яванского макака (Yan et al., 1996; Rodman et al., 2001), макака-резус (Rodman et al., 2001), бурого черноглазого капуцина (Soares et al., 2001), рыжебрюхого прыгуна (*Callicebus moloch*) (Baldwin, Krubitzer, 2018), обыкновенной игрунки (Goodchild, Martin, 1998), толстохвостого галаго (Diamond et al., 1993; Johnson, Casagrande, 1995), малайской тупайи (*Tupaia belangeri*) (Diamond et al., 1993). Иммунопозитивные к CamKII $\alpha$  нейроны были выявлены в S- и K-слоях НКТд у приматов (*Macaca sp.*) (Hendry, Yoshioka, 1994), что впоследствии подтвердили в ходе оптогенетического исследования с использованием праймера к CamKII $\alpha$  (Klein et al., 2016). При этом

у кошки в слоях C<sub>n</sub> специфического мечения кальбиндином или CamKII $\alpha$ , отличного от прочих слоев, не показано.

Несмотря на различия в распределении кальбиндин-иммунопозитивных нейронов в НКТд, в передних холмиках оно имеет значительное сходство у представителей разных отрядов. Как у хищных (кошка, хорек) (Mize et al., 1992; Mize, 1996, 1999; Behan et al., 2002), так и у приматов (бурый черноглазый капуцин) (Soares et al., 2001) иммунопозитивные нейроны выявлены в верхнем сером слое, относящемся к третьему проводящему каналу. Интересно, что у восточной серой белки (*Sciurus carolinensis*) — грызуна с высокоспециализированным зрением — иммунопозитивные к кальбиндину нейроны также выявлены в верхнем сером слое передних холмиков (и в слое 3 НКТд, содержащем W-нейроны) (Felch, Van Hooser, 2012).

#### Функциональные свойства третьего проводящего канала

**Цветовосприятие.** У обезьян как Нового, так и Старого Света третий проводящий канал получает вход от S-колбочек через малые 2-ярусные ганглиозные клетки сетчатки (Dacey, Lee, 1994; Martin et al., 1997). Более того, неоднократно показано ветвление аксонов нейронов конио-слоев НКТд в пределах центров так называемых “цитохромоксидазных блоков” — областей слоев II–III первичной зрительной коры с высоким уровнем экспрессии дыхательного фермента цитохромоксидазы (ЦО), полагающихся связанными с цветовосприятием (Horton, 1984; Hubel, 1986; Livingstone, Hubel, 1988; Tootell et al., 1988). ЦО-блоки выявлены у значительного числа приматов: сенегальского галаго (Horton, 1984; Condo, Casagrande, 1990; Lachica, Casagrande, 1992); толстохвостого галаго (Horton, 1984; Condo, Casagrande, 1990; Lachica, Casagrande, 1992; DeBruyn et al., 1993); галаго Гарнетта (Rockoff et al., 2014); толстохвостого лемура (*Cheirogaleus medius*) (Preuss, Kaas, 1996); обыкновенной игрунки (Valverde, Salzmann et al., 2012); беличьей обезьянки (Horton, 1984); совиной обезьянки (Horton, 1984; Tootell et al., 1985; Ding, Casagrande, 1997); бурого черноглазого капуцина (Hess, Edwards, 1987); макака-резус (Horton, 1984; Hendry et al., 1990; Yabuta, Callaway, 1998); яванского макака (Horton, 1984; Tootell et al., 1988; Hendry et al., 1990; Lachica et al., 1992);

медвежьего макака (*Macaca arctoides*) (Tootell et al., 1988); свиноговостого макака (Tootell et al., 1988); индийского макака (*Macaca radiata*) (Tootell et al., 1988); ассамского макака (*Macaca assamensis*) (Tootell et al., 1988); гвинейского павиана (*Papio papio*) (Horton, 1984); человека (Horton, 1984; Wong-Riley et al., 1993). Механизм выделения цветового сигнала на основании информации от коротковолновых колбочек полагается наиболее древним в ряду млекопитающих (Martin, Lee, 2014; Neitz, Neitz, 2017).

Следует обратить внимание на то, что ЦО-блобы выявлены не только у приматов с дневным зрением, но и у ночных приматов: сенегальского галаго, толстохвостого галаго, галаго Гарнетта, толстохвостого лемура, совиной обезьянки; а также — у кошки (Murphy et al., 1995) и хорька (Rockland, 1985). Таким образом, об участии ЦО-блобов и третьего проводящего канала в механизмах цветовосприятия можно с уверенностью говорить относительно дневных приматов; что касается ночных животных со слабо развитым цветовым зрением, то обсуждаемые структуры, возможно, принимают участие в пока не известных базовых механизмах зрения (Wikler, Rakic, 1990; Jacobs et al., 1996). Термин “базовые” в данном контексте выбран, в частности, на основании данных о том, что первые приматы были ночными животными и напоминали современных галаго, зрительные функции которых, например, пространственное разрешение, более напоминают таковые у кошки, нежели у дневных приматов (DeBruyn et al., 1993).

При этом полностью отмести участие третьего проводящего канала у хищных в цветовом зрении нельзя, поскольку данные о S(ML)-цветооппонентности (т.е. opponентности между коротковолновыми (S) колбочками и единым типом колбочек с более длинноволновым спектром (ML)) на уровне ретинальных (Cleland, Levick, 1974b; Rowe, Palmer, 1995; Guenther, Zrenner, 1993) и геникулятных нейронов кошки существуют. Например, в слоях  $C_{II}$  выявлены цветооппонентные нейроны (Daw, Pearlman, 1970; Pearlman, Daw, 1970; Wilson et al., 1976; Buzás et al., 2013), в дальнейшем *blue-ON*-нейроны, сходные по характеристикам с соответствующими нейронами K-слоев приматов, в том числе — более крупным (в 2.7 раза), относительно ахроматических геникулятных нейронов, размером рецептивных полей (Buzás

et al., 2013). Важно, что у приматов и на ретинальном, и на геникулятном уровнях размер рецептивных полей *blue-ON*-нейронов больше таковых у нейронов магно- и парво-каналов на сходную величину: в 1.5–3.0 раза (Solomon et al., 2005; Tailby et al., 2008; Buzás et al., 2013).

*Восприятие движения.* И у хищных, и у приматов показано участие третьего проводящего канала в восприятии движения. В частности, М.Н. Rowe и L.A. Palmer (1995) выявили у 76% ганглиозных нейронов сетчатки W-типа кошки способность восприятия движущихся и вспыхивающих стимулов. У обыкновенной игрунки один из типов геникулятных K-нейронов — K-on/off-клетки — характеризуются коротким нелинейным клеточным ответом, что позволило предположить, что они играют роль Y-нейронов, т.е. ответственны за процессинг информации о движении (Eiber et al., 2018). Этот тип клеток сходен с особым типом фазических W-нейронов, обнаруженных у кошки как в сетчатке (см. выше), так и в  $C_{II}$ -слоях НКТд (Cleland et al., 1976; Wilson et al., 1976; Sur, Sherman, 1982), полагающихся детекторами локально-го движения.

При этом показаны прямые проекции геникулятных нейронов W/K-типа в области анализа движений: поле PMLS — у кошки (Raczkowski, Rosenquist, 1980; Kawano, 1998), где выявлена популяция нейронов с клеточными ответами, сходными с геникулятными нейронами W-типа (Di Stefano et al., 1985), и в область MT — у приматов (макак-резус, яванский макак, обыкновенная игрунка, совиная обезьянка) (Stepniewska et al., 1999; Sincich et al., 2004; Nassi, Callaway, 2006; Mundinano et al., 2019). Второй дисинаптический путь от ганглиозных клеток третьего типа к области MT — через медиальное ядро нижней подушки — выявлен у совиной обезьянки, беличьей обезьянки, макака-резус (Lin, Kaas, 1980; Cusick et al., 1993; Gray et al., 1999; Adams et al., 2000). В элегантном исследовании С.Е. Warner и соавт. (2010) были впервые визуализированы все этапы этих путей. Возможно, выявленные проекции K-слоев в область MT у приматов могут лежать в основе особых механизмов быстрого восприятия человеком информации о движущихся стимулах, находящихся вне компетенции магно-канала (Cropper, Derrington, 1996; Morand et al., 2000).

Отмечу также, что показаны прямые проекции стриарных нейронов, локализованных

в ЦО-блоках, в области коры, ответственные за анализ движений: PMLS у кошки (Boyd, Matsubara, 1999) и МТ – приматов (Boyd, Casagrande, 1999). Области PMLS и МТ полагаются относящимися не к W/конио-каналу, но к Y/магно (Livingstone, Hubel, 1988; Merigan, Maunsell, 1993), но, во-первых, взаимосвязь ЦО-блобов и W/конио-канала подтверждена неоднократно (см. выше), во-вторых, возможно, что на уровне областей PMLS и МТ происходит конвергенция информационных потоков W/конио- и Y/магно-каналов, отвечающих за восприятие разных аспектов движения.

*Периферическое зрение.* Некоторые факты позволяют полагать участие третьего проводящего канала в механизмах периферического зрения. Например, латентный период ответа ганглиозных клеток этого канала у обыкновенной игрунки короче в области представительства периферии поля зрения (Pietersen et al., 2014). А процентная численность малых 2-ярусных ганглиозных клеток у свиногового макака выше в периферической сетчатке (6–10%), по сравнению с центром (около 1%) (Dacey, 1993). При этом S-колбочки *per se* у видов с цветовым зрением (обыкновенная игрунка, бурый черноголовый капуцин, свиноговостый макак) сконцентрированы в фовеальной части сетчатки (Martin, Grünert, 1999; Silveira et al., 1999); у кошки – наоборот, большее число W-нейронов отмечено в периферической части сетчатки (Fukuda, Stone, 1974). Интересно, что сравнение клеточных ответов цветооппонентных нейронов НКТд в области представительства центра и периферии поля зрения у яванского макака показало значительное сходство; единственным явным отличием стало предпочтение периферическими нейронами более высоких временных частот стимуляции (Solomon et al., 2005).

*Контроль саккадической супрессии.* Существование циклических связей между конио(W)-клетками НКТд, слоями I и V первичной зрительной коры и поверхностным серым слоем передних холмиков позволило предположить участие третьего проводящего канала в контроле саккадической супрессии (подавления зрительного восприятия во время саккад) у кошки и приматов (Casagrande, 1994; Xue et al., 1994; Anderson et al., 2009). Эти же факты позволяют предположить, что определенная популяция мелких нейронов K- и S-слоев НКТд приматов может являться

аналогом  $C_n$ -слоев у хищных, поскольку W(K)-нейроны НКТд получают ретинотопически организованные колликулярные входы как минимум у 19 видов млекопитающих разных отрядов: приматов (макак-резус, белитья обезьянка, совиная обезьянка, толстохвостый галаго); тупайя (обыкновенная тупайя (*Tupaia glis*)); хищных (кошка, хорек, норка<sup>4</sup>, енот (*Procyon sp.*)); зайцеобразных (дикий кролик); грызунов (восточная серая белка, восточный бурундук (*Tamias striatus*), тринадцатиполосный суслик (*Citellus tridecemlineatus*), крыса, мышь, хомяк, морская свинка (*Cavia porcellus*)); сумчатых (виргинский опоссум (*Didelphis virginiana*)) (Niimi et al., 1970; Torrealba et al., 1981; Harting et al., 1991; Felch, Van Hooser, 2012).

О взаимодействии третьего проводящего канала с глазодвигательной системой также свидетельствуют, во-первых, данные по совпадению входов от передних холмиков и парабигеминального ядра (являющегося элементом системы захвата изображения (Cui, Malpeli, 2003; Ma et al., 2013)) к мелким нейронам W-типа, локализованным в  $C_n$ -слоях НКТд кошки (Graybiel, 1978), K- и S-слоях НКТд обыкновенной тупайи (Hashikawa et al., 1986) и толстохвостого и сенегальского галаго (Harting et al., 1986; Diamond et al., 1992). Во-вторых, обозначенные выше проекции ганглиозных нейронов W-типа к ядрам добавочной оптической системы и комплексу ядер претектума, передним холмикам и НКТв, принимающим участие в глазодвигательных задачах, в том числе, рефлекторной стабилизации изображений на сетчатке при движении головы (Spear et al., 1977; Farmer, Rodieck, 1982; Livingston, Fedder, 2003; Giolli et al., 2006).

*Циркадианная система.* Волокна ганглиозных нейронов третьего типа терминируются в структурах, относящихся к циркадианной системе: супрахиазматическом ядре и НКТв (прегеникулятном ядре); это позволило полагать участие третьего проводящего канала в механизмах циркадианной ритмики (Costa, Britto, 1997; Costa et al., 1998).

*Слепозрение и компенсаторная функция.* Поражение первичной зрительной коры у приматов приводит к значительному дефициту распознавания формы зрительных пат-

<sup>4</sup> В том случае, когда авторы не указали ни родовое, ни видовое название животного, латинское название не приводится.

тернов, хотя некоторые ее аспекты сохраняются (Weiskrantz et al., 1974; Denny-Brown, Chambers, 1976). Эти данные легли в основу гипотезы о роли третьего проводящего пути в остаточном зрении (так называемом “слепозрении”), а именно — сохраняющейся популяции W/K-нейронов в соответствующих слоях НКТд (Rodman et al., 1990, 2001; Payne et al., 1996). В более поздние годы все больше данных указывают на правомерность данной гипотезы (Danckert, Rossetti, 2005; Leopold, 2012; Percival et al., 2014; Ajina et al., 2015); в частности, предложен кандидат на роль компенсаторной/остаточной системы: петля “сетчатка — передние холмики — подушка” (Schmid et al., 2009; Kaas, 2015), выявленная у обыкновенной игрунки, беличьей обезьянки, макака-резус (Stepniewska et al., 2000), или “сетчатка — передние холмики — К-слои НКТд” (Schmid et al., 2009, 2010).

При этом удаление первичной зрительной коры у кошки, приводящее к атрофии основных слоев НКТд (А, А1 и С<sub>м</sub>), не сказывается в виде значительного нарушения распознавания зрительных паттернов, зрительно-моторное поведение также мало меняется (Sprague et al., 1977; Payne et al., 1996). Таким образом, у не-приматов сохранность остаточной функции зрения при поражении первичной зрительной коры выше, чем у приматов; это служит косвенным свидетельством в пользу того, что, несмотря на выявленную консервативность, третий проводящий канал вносит неравный вклад в функционирование областей коры и зрения в целом у этих отрядов.

Отдельной веткой исследований, доказавших высокие компенсаторные способности клеток третьего проводящего канала, стали проводимые группой М. Sur работы на модели хищных (хорек) с частично нарушенными зрительными и слуховыми структурами. Экспериментальная модель состояла в абляции первичной зрительной коры (сопровождающейся атрофией основных слоев НКТд) и передних холмиков одного из полушарий, одновременно с абляцией задних холмиков другого полушария, у новорожденных животных (Sur et al., 1988). Как результат, на фоне сохранения ретиальной афферентации в зрительные поля 19, PMLS и т.д. происходило добавочное прорастание ретиальных проекций в медиальное коленчатое тело (МКТ); это отразилось в появлении отчетливых клеточных ответов на стимулы зрительной модальности в МКТ и первичной слухо-

вой коре; свойства этих нейронов соответствовали свойствам W-клеток (Sur et al., 1988; Roe et al., 1993). Нейроны МКТ, ставшие “зрительными”, получали вход от ганглиозных клеток сетчатки, характеризующихся мелкой сомой и низкой скоростью проведения нервного импульса, идентифицированных как W-клетки (Sur et al., 1988; Roe et al., 1993). В более современной работе задокументирована еще более впечатляющая подробность данного эксперимента: показано, что в первичной слуховой коре происходило не только появление ответов на стимулы зрительной модальности, но и мощные структурные преобразования: построение корковых зрительных модулей (Sharma et al., 2000). Эти данные указывают на неизвестные особенности развития третьего проводящего канала, позволившие им не только сохраниться после абляции, но и стать источником компенсаторных перестроек; скорее всего, это связано с особенностями программы развития нейронов разных типов и уровня их пластичности.

*Насколько “зрительный” третий проводящий канал?* Некоторые данные указывают на то, что третий проводящий канал нельзя полагать чисто зрительным. Во-первых, основной объем (около 70%) нейронов К-слоев НКТд некоторых приматов (толстохвостый галаго) предпочитают стимуляцию не зрительной модальности (в отличие от 10–12% нейронов в М- и парвоцеллюлярных (П) слоях), но тактильной или звуковой (Irvin et al., 1986); также показано, что многие (около 27%) нейроны К-слоев НКТд у обыкновенной игрунки вовсе не реагируют на зрительную стимуляцию (White et al., 2001). Не менее 30–40% нейронов К-слоев НКТд свиной обезьянки или слабо реагируют на стимул в виде смещающихся решеток, что значительно больше, чем в М- (6%) и П- (9%) слоях (Xu et al., 2001), или вовсе не реагируют на световую стимуляцию, что показано в недавнем оптогенетическом исследовании НКТд макака-резуса и яванского макака (Klein et al., 2016). Во-вторых, в исследовании D. Raczkowski и соавт. (1988) отмечено, что у кошки доля ретиальных синапсов, образованных на W-нейронах НКТд, составляет лишь 2–4% от их общего числа. Это подтвердило предположение о большей зависимости W-нейронов НКТд от ствола мозга, чем от сетчатки (Torrealba et al., 1981). В-третьих, у обыкновенной игрунки показано, что в отсутствие зрительной

стимуляции активность К-нейронов НКТд медленно флуктуирует в течение секунд/минут, что разительно отличает их от М- и П-клеток (Cheong et al., 2011); это позволило авторам предположить, что активность кониосистемы сильно связана с общей осцилляторной ритмикой головного мозга. В-четвертых, геникулятные нейроны в составе третьего проводящего канала нечувствительны к нарушению зрительного опыта в виде монокулярной депривации: показано сохранение как общего числа этих нейронов, их морфометрических характеристик, так и пространственно-временных свойств рецептивных полей и у кошки (Spear et al., 1989), и у макака-резус (Horton, Hocking, 1998). Сразу оговорюсь относительно последнего пункта: генезис ганглиозных нейронов сетчатки разного размера в ряду млекопитающих происходит не одновременно; у хорька мелкие нейроны (W-тип) появляются позже, чем ганглиозные нейроны среднего и крупного размера (Reese et al., 1994); у кошки мелкие нейроны (W-тип) закладываются одновременно с нейронами среднего размера, однако продолжают появляться и после того, как прочие нейроны прекращают генерироваться (Walsh et al., 1983). У приматов (макака-резус) мелкие нейроны закладываются раньше прочих типов, однако продолжают появляться дольше, чем остальные (Rapaport et al., 1992). Таким образом, нейронные сети, источником которых являются W-нейроны, имеют длительный период заложения; вероятно, это может способствовать их резистентности на определенных фазах развития, когда прочие типы нейронов (и образуемых ими проводящих каналов) подобной резистентностью уже не обладают.

*Участие в таламокорковой синхронизации.* Есть мнение о способности третьего проводящего канала модулировать активность клеток прочих проводящих каналов и зрительное восприятие в целом, участвуя в механизмах локального зрительного внимания (Lachica, Casagrande, 1992; Martin, Solomon, 2018). Есть также предположение относительно механизма этой модуляции; в частности, выявлено, что элементы третьего проводящего канала у приматов: клетки К-слоев НКТд, некоторые ядра подушки (центро-латеральное ядро нижней подушки) — определяют осцилляторную таламокорковую синхронизацию и контроль за степенью активации корковых нейронов (Saalman, Kastner,

2009; Cheong et al., 2011; Saalman et al., 2012; Pietersen et al., 2014; Klein et al., 2016; Huo et al., 2019). Еще один механизм модуляции связывают с проекциями геникулятных нейронов третьего проводящего канала к слою I первичной зрительной коры; ветвления этих аксонов охватывают множество корковых областей, "...синхронизируя специфические и неспецифические элементы таламокортикальных сетей в ... когерентно активные элементы" (Jones, 2001).

*Эволюционный консерватизм третьего проводящего канала.* Данные о свойствах ганглиозных нейронов, паттерне колликулярных входов в НКТд, о сходстве паттерна ветвления геникулостриарных аксонов W (конио) клеток в пределах центров ЦО-блобов у исследованных видов приматов, кошки и белки (Fitzpatrick et al., 1983; Weber et al., 1983; Diamond et al., 1985; Kawano, 1998; Felch, Van Hooser, 2012) и существование, по крайней мере, 2 анатомических классов W (конио) нейронов, иннервирующих слои I и III первичной зрительной коры соответственно (Fitzpatrick et al., 1983; Weber et al., 1983; Diamond et al., 1985; Ding, Casagrande, 1997; Kawano, 1998; Felch, Van Hooser, 2012), послужили основанием предположить эволюционную консервативность третьего проводящего канала (Weber et al., 1983; Diamond et al., 1985; Harting et al., 1991; Casagrande, 1994; Shostak et al., 2002). Но параллельно с этим предположением существует и обратное, согласно которому выявляемые сходства между данными нейронами у хищных и приматов — не отражение их древности (как предковой формы), но результат конвергентной эволюции признаков (Itoh et al., 1982; Marshak, Mills, 2014). В заключение еще раз отмечу: в значительном числе исследований отмечается гетерогенность популяции нейронов, составляющих третий проводящий канал, не только на ретинальном (см. ссылки выше), но и на геникулятном уровне (Szmaajda et al., 2008; Anderson et al., 2009; Klein et al., 2016; Eiber et al., 2018). Все это дополнительно усложняет исследование загадочного третьего проводящего канала.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на разрозненность имеющихся данных о структурно-функциональной организации третьего проводящего канала, они позволяют полагать его участие не только в аспектах зрительного восприятия (в частно-

сти, анализе информации о цветности и движении объектов), но и в механизмах зрительно-глазодвигательной интеграции, циркадианной ритмике. Чувствительность нейронов третьего проводящего канала к стимулам незрительной модальности, а также высокая резистентность к повреждающим факторам позволяют этому эволюционно консервативному каналу лежать в основе слепозрения и компенсаторных функциональных перестроек при нарушении магно-(Y) и парво-(X) проводящих каналов.

Работа выполнена при поддержке Госпрограммы 47 ГП “Научно-технологическое развитие Российской Федерации” (2019–2030), тема 0134-2019-0006.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Меркульева Н.С.* Проводящие каналы зрительной системы. Основы классификации. Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2019. 69: 541–549.
- Меркульева Н.С., Михалкин А.А., Вещицкий А.А.* Особенности распределения ацетилхолинэстеразы в заднелатеральном ядре таламуса кошки. Морфология. 2015. 148: 46–48.
- Меркульева Н.С., Михалкин А.А., Никитина Н.И.* Постнатальное развитие комплекса заднелатеральных ядер дорзального таламуса. Интеграц. Физиол. 2020. 1: 242–248.
- Подвигин Н.Ф., Макаров Ф.Н., Шелепин Ю.Е.* Элементы структурно-функциональной организации зрительной и глазодвигательной систем. Л.: Наука, 1986, 387 с.
- Abramson B.P., Chalupa L.M.* The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat's lateral posterior nucleus. *Neuroscience*. 1985. 15: 81–95.
- Adams M.M., Hof P.R., Gattass R., Webster M.J., Ungerleider L.G.* Visual cortical projections and chemoarchitecture of macaque monkey pulvinar. *J. Comp. Neurol.* 2000. 419: 377–393.
- Ajina S., Rees G., Kennard C., Bridge H.* Abnormal contrast responses in the extrastriate cortex of blindsight patients. *J. Neurosci.* 2015. 35: 8201–8213.
- Anderson J.C., da Costa N.M., Martin K.A.* The W cell pathway to cat primary visual cortex. *J. Comp. Neurol.* 2009. 516: 20–35.
- Baldwin M.K.L., Krubitzer L.* Architectonic characteristics of the visual thalamus and superior colliculus in titi monkeys. *J. Comp. Neurol.* 2018. 526: 1760–1776.
- Ballas I., Hoffmann K.P., Wagner H.J.* Retinal projection to the nucleus of the optic tract in the cat as revealed by retrograde transport of horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 1981. 26: 197–202.
- Beck P.D., Kaas J.H.* Thalamic connections of the dorsomedial visual area in primates. *J. Comp. Neurol.* 1998. 396: 381–398.
- Behan M., Steinhacker K., Jeffrey-Borger S., Meredith M.A.* Chemoarchitecture of GABAergic neurons in the ferret superior colliculus. *J. Comp. Neurol.* 2002. 452: 334–359.
- Benevento L.A., Yoshida K.* The afferent and efferent organization of the lateral geniculo-prestriate pathways in the macaque monkey. *J. Comp. Neurol.* 1981. 203: 455–474.
- Berson D.M.* Retinal W-cell input to the upper superficial gray layer of the cat's superior colliculus: a conduction-velocity analysis. *J. Neurophysiol.* 1987. 58: 1035–1051.
- Berson D.M., Isayama T., Pu M.* The Eta ganglion cell type of cat retina. *J. Comp. Neurol.* 1999. 408: 204–219.
- Berson D.M., Pu M., Famiglietti E.V.* The zeta cell: a new ganglion cell type in cat retina. *J. Comp. Neurol.* 1998. 399: 269–288.
- Boycott B.B., Wässle H.* The morphological types of ganglion cells of the domestic cat's retina. *J. Physiol.* 1974. 240: 397–419.
- Boyd J.D., Matsubara J.A.* Projections from V1 to lateral suprasylvian cortex: an efferent pathway in the cat's visual cortex that originates preferentially from CO blob columns. *Vis. Neurosci.* 1999. 16: 849–860.
- Boyd J.D., Casagrande V.A.* Relationships between cytochrome oxidase (CO) blobs in primate primary visual cortex (V1) and the distribution of neurons projecting to the middle temporal area (MT). *J. Comp. Neurol.* 1999. 409: 573–591.
- Buzás P., Kóbor P., Petykó Z., Telkes I., Martin P.R., Lénárd L.* Receptive field properties of color opponent neurons in the cat lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 2013. 33: 1451–1461.
- Callaway E.M.* Structure and function of parallel pathways in the primate early visual system. *J. Physiol.* 2005. 566: 13–9.
- Casagrande V.A.* A third parallel visual pathway to primate area V1. *TINS.* 1994. 17: 305–310.
- Casagrande V.A., Khaytin I., Boyd J.* The evolution of parallel visual pathways in the brains of primates. In: Preuss T.M., Kaas J. (Eds.), *Evolution of the Nervous System*, 2007. V. 4. P. 87–108.
- Casagrande V.A., Yazar F., Jones K.D., Ding Y.* The morphology of the koniocellular axon pathway in the macaque monkey. *Cereb. Cortex.* 2007. 17: 2334–2345.
- Chen B., Hu X.J., Pourcho R.G.* Morphological diversity in terminals of W-type retinal ganglion cells at projection sites in cat brain. *Vis. Neurosci.* 1996. 13: 449–460.
- Cheong S.K., Tailby C., Martin P.R., Levitt J.B., Solomon S.G.* Slow intrinsic rhythm in the koniocellular visual pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2011. 108: 14659–14663.

- Cleland B.G., Levick W.R.* Brisk and sluggish concentrically organized ganglion cells in the cat's retina. *J. Physiol.* 1974. 240: 421–456.
- Cleland B.G., Levick W.R.* Properties of rarely encountered types of ganglion cells in the cat's retina and an overall classification. *J. Physiol.* 1974. 240: 457–492.
- Condo G.J., Casagrande V.A.* Organization of cytochrome oxidase staining in the visual cortex of nocturnal primates (*Galago crassicaudatus* and *Galago senegalensis*): I. Adult patterns. *J. Compar. Neurol.* 1990. 293: 632–645.
- Conley M., Fitzpatrick D., Diamond I.T.* The laminar organization of the lateral geniculate body and the striate cortex in the tree shrew (*Tupaia glis*). *J. Neurosci.* 1984. 4: 171–197.
- Costa M.S., Britto L.R.* Calbindin immunoreactivity delineates the circadian visual centers of the brain of the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *Brain Res. Bull.* 1997. 43: 369–373.
- Costa M.S.M.O., Moreira L.F., Alones V., Lu J., Santee U.R., Cavalcante J.S., Moraes P.R.A., Britto L.R.G., Menaker M.* Characterization of the circadian system in a brazilian species of monkey (*Callithrix jacchus*): immunohistochemical analysis and retinal projections. *Biol. Rhythm Res.* 1998. 29: 510–520.
- Cottaris N.P., De Valois R.L.* Temporal dynamics of chromatic tuning in macaque primary visual cortex. *Nature.* 1998. 395: 896–900.
- Cowey A., Johnson H., Stoerig P.* The retinal projection to the pregeniculate nucleus in normal and destriate monkeys. *Eur. J. Neurosci.* 2001. 13: 279–290.
- Cowey A., Stoerig P., Bannister M.* Retinal ganglion cells labelled from the pulvinar nucleus in macaque monkeys. *Neuroscience.* 1994. 61: 691–705.
- Crook J.D., Peterson B.B., Packer O.S., Robinson F.R., Gamlin P.D., Troy J.B., Dacey D.M.* The smooth monostратified 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.
- Cropper S.J., Derrington A.M.* Rapid colour-specific detection of motion in human vision. *Nature.* 1996. 379: 72–74.
- Cui He., Malpeli J.G.* Activity in the parabigeminal nucleus during eye movements directed at moving and stationary targets. *J. Neurophysiol.* 2003. 89: 3128–3142.
- Cusick C.G., Scriptor J.L., Darensbourg J.G., Weber J.T.* Chemoarchitectonic subdivisions of the visual pulvinar in monkeys and their connective relations with the middle temporal and rostral dorso-lateral visual areas, MT and DLr. *J. Comp. Neurol.* 1993. 336: 1–30.
- Dacey D.M.* Morphology of a small-field bistratified ganglion cell type in the macaque and human retina. *Vis. Neurosci.* 1993. 10: 1081–1098.
- Dacey D.M., Lee B.B.* The 'blue-on' opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. *Nature.* 1994. 367: 731–735.
- Dacey D.M., Packer O.S.* Colour coding in the primate retina: diverse cell types and cone-specific circuitry. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2003. 13: 421–427.
- Dacey D.M., Peterson B.B., Robinson F.R., Gamlin P.D.* Fireworks in the primate retina: *in vitro* photodynamics reveals diverse LGN-projecting ganglion cell types. *Neuron.* 2003. 37: 15–27.
- Danckert J., Rossetti Y.* Blindsight in action: what can the different sub-types of blindsight tell us about the control of visually guided actions? *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2005. 29: 1035–1046.
- Daw N.W., Pearlman A.L.* Cat colour vision: evidence for more than one cone process. *J. Physiol.* 1970. 211: 125–137.
- de Monasterio F.M., Gouras P.* Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *J. Physiol.* 1975. 251: 167–195.
- DeBruyn E.J., Casagrande V.A., Beck P.D., Bonds A.B.* Visual resolution and sensitivity of single cells in the primary visual cortex (V1) of a nocturnal primate (bush baby): correlations with cortical layers and cytochrome oxidase patterns. *J. Neurophysiol.* 1993. 69: 3–18.
- Denny-Brown D., Chambers R.A.* Physiological aspects of visual perception. I. Functional aspects of visual cortex. *Arch Neurol.* 1976. 33: 219–227.
- Diamond I.T., Conley M., Itoh K., Fitzpatrick D.* Laminar organization of geniculocortical projections in *Galago senegalensis* and *Aotus trivirgatus*. *J. Comp. Neurol.* 1985. 242: 584–610.
- Diamond I.T., Fitzpatrick D., Conley M.* A projection from the parabigeminal nucleus to the pulvinar nucleus in Galago. *J. Comp. Neurol.* 1992. 316: 375–382.
- 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.
- Ding Y., Casagrande V.A.* The distribution and morphology of LGN K pathway axons within the layers and CO blobs of owl monkey V1. *Vis. Neurosci.* 1997. 14: 691–704.
- Di Stefano M., Morrone M.C., Burr D.C.* Visual acuity of neurones in the cat lateral suprasylvian cortex. *Brain Res.* 1985. 331: 382–385.
- Do M.T.H., Yau K.-W.* Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells. *Physiol. Rev.* 2010. 90: 1547–1581.
- Dreher B., Leventhal A.G., Hale P.T.* Geniculate input to cat visual cortex: a comparison of area 19 with areas 17 and 18. *J. Neurophysiol.* 1980. 44: 804–826.

- Eiber C.D., Rahman A.S., Pietersen A.N.J., Zeater N., Dreher B., Solomon S.J., Martin P.R.* Receptive field properties of koniocellular On/Off neurons in the lateral geniculate nucleus of marmoset monkeys. *J. Neurosci.* 2018. 38: 10384–10398.
- Famiglietti E.V.* Starburst amacrine cells in cat retina are associated with bistratified, presumed directionally selective, ganglion cells. *Brain Res.* 1987. 413: 404–408.
- Famiglietti E.V.* Dendritic co-stratification of ON and ON-OFF directionally selective ganglion cells with starburst amacrine cells in rabbit retina. *J. Comp. Neurol.* 1992. 324: 322–335.
- Farmer S.G., Rodieck R.W.* Ganglion cells of the cat accessory optic system: morphology and retinal topography. *J. Comp. Neurol.* 1982. 205: 190–198.
- Feig S., Harting J.K.* Ultrastructural studies of the primate lateral geniculate nucleus: morphology and spatial relationships of axon terminals arising from the retina, visual cortex (area 17), superior colliculus, parabigeminal nucleus, and pretectum of *Galago crassicaudatus*. *J. Comp. Neurol.* 1994. 343: 17–34.
- 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.
- Fitzpatrick D., Itoh K., Diamond I.T.* The laminar organization of the lateral geniculate body and the striate cortex in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *J. Neurosci.* 1983. 3: 673–702.
- Fukada Y.* Receptive field organization of cat optic nerve fibers with special reference to conduction velocity. *Vision Res.* 1971. 11: 209–226.
- Fukuda Y., Hsiao C.F., Watanabe M., Ito H.* Morphological correlates of physiologically identified Y-, X-, and W-cells in cat retina. *J. Neurophysiol.* 1984. 52: 999–1013.
- 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.
- Ghodrati M., Khaligh-Razavi S.M., Lehky S.R.* Towards building a more complex view of the lateral geniculate nucleus: Recent advances in understanding its role. *Prog. Neurobiol.* 2017. 156: 214–255.
- Ghosh K.K., Grünert U.* Synaptic input to small bistratified (blue-ON) ganglion cells in the retina of a new world monkey, the marmoset *Callithrix jacchus*. *J. Comp. Neurol.* 1999. 413: 417–428.
- Giolli R.A., Blanks R.H., Lui F.* The accessory optic system: basic organization with an update on connectivity, neurochemistry, and function. *Prog. Brain Res.* 2006. 151: 407–440.
- Gollisch T., Meister M.* Eye smarter than scientists believed: neural computations in circuits of the retina. *Neuron.* 2010. 65: 150–164.
- Goodchild A.K., Martin P.R.* The distribution of calcium-binding proteins in the lateral geniculate nucleus and visual cortex of a New World monkey, the marmoset, *Callithrix jacchus*. *Vis. Neurosci.* 1998. 15: 625–642.
- Gray D., Gutierrez C., Cusick C.G.* Neurochemical organization of inferior pulvinar complex in squirrel monkeys and macaques revealed by acetylcholinesterase histochemistry, calbindin and Cat-301 immunostaining, and *Wisteria floribunda* agglutinin binding. *J. Comp. Neurol.* 1999. 409: 452–468.
- Graybiel A.M.* A satellite system of the superior colliculus: the parabigeminal nucleus and its projections to the superficial collicular layers. *Brain Res.* 1978. 145: 365–374.
- Guenther E., Zrenner E.* The spectral sensitivity of dark- and light-adapted cat retinal ganglion cells. *J. Neurosci.* 1993. 13: 1543–1550.
- Harting J.K., Casagrande V.A., Weber J.T.* The projection of the primate superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: autoradiographic demonstration of interlaminar distribution of tectogeniculate axons. *Brain Res.* 1978. 150: 593–599.
- Harting J.K., Hashikawa T., Van Lieshout D.* Laminar distribution of tectal, parabigeminal and pretectal inputs to the primate dorsal lateral geniculate nucleus: connectional studies in *Galago crassicaudatus*. *Brain Res.* 1986. 366: 358–363.
- Harting J.K., Huerta M.F., Hashikawa T., van Lieshout D.P.* Projection of the mammalian superior colliculus upon the dorsal lateral geniculate nucleus: organization of tectogeniculate pathways in nineteen species. *J. Comp. Neurol.* 1991. 304: 275–306.
- Hashikawa T., Van Lieshout D., Harting J.K.* Projections from the parabigeminal nucleus to the dorsal lateral geniculate nucleus in the tree shrew *Tupaia glis*. *J. Comp. Neurol.* 1986. 246: 382–394.
- Hassler R.* Comparative anatomy of the central visual systems in day- and night-active primates. In: *Hassler R., Stephan H.* (eds) *Evolution of the Forebrain.* 1966. Springer, Boston, MA.
- Hendry S.H., Fuchs J., deBlas A.L., Jones E.G.* Distribution and plasticity of immunocytochemically localized GABAA receptors in adult monkey visual cortex. *J. Neurosci.* 1990. 10: 2438–2450.
- 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.
- Hernández-González A., Cavada C., Reinoso-Suárez F.* The lateral geniculate nucleus projects to the inferior temporal cortex in the macaque monkey. *Neuroreport.* 1994. 5: 2693–2696.
- Hess D.T., Edwards M.A.* Anatomical demonstration of ocular segregation in the retinogeniculocortical

- pathway of the New World capuchin monkey (*Cebus apella*) J. Comp. Neurol. 1987. 264: 409–420.
- Hoffmann K.-P. Conduction velocity in pathways from retina to superior colliculus in the cat: a correlation with receptive field properties. J. Neurophysiol. 1973. 36: 409–424.
- Holländer H., Vanegas H. The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase J. Comp. Neurol. 1977. 173: 519–536.
- Horton J.C. Cytochrome oxidase patches: a new cytoarchitectonic feature of monkey visual cortex. Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci. 1984. 304: 199–253.
- Horton J.C., Hocking D.R. Monocular core zones and binocular border strips in primate striate cortex revealed by the contrasting effects of enucleation, eyelid suture, and retinal laser lesions on cytochrome oxidase activity J. Neurosci. 1998. 18: 5433–5455.
- Hubel D.H. Blobs and color vision. Cell. Biophys. 1986. 9: 91–102.
- Hughes C.P., Ater S.B. Receptive field properties in the ventral lateral geniculate nucleus of the cat. Brain Res. 1977. 132: 163–166.
- Huo B.-X., Zeater N., Lin M.K., Takahashi Y.S., Hanada M., Nagashima J., Lee B.C., Hata J., Zaher A., Grünert U., Miller M.I., Rosa M.G.P., Okano H., Martin P.R., Mitra P.P. Relation of koniocellular layers of dorsal lateral geniculate to inferior pulvinar nuclei in common marmosets Eur. J. Neurosci. 2019. 50: 4004–4017.
- Irvin G.E., Norton T.T., Sesma M.A., Casagrande V.A. W-like response properties of interlaminar zone cells in the lateral geniculate nucleus of a primate (*Galago crassicaudatus*). Brain Res. 1986. 362: 254–270.
- Isayama T., Berson D.M., Pu M. Theta ganglion cell type of cat retina. J. Comp. Neurol. 2000. 417: 32–48.
- Isayama T., O'Brien B.J., Ugalde I., Muller J.F., Frenz A., Aurora V., Tsiaras W., Berson D.M. Morphology of retinal ganglion cells in the ferret (*Mustela putorius furo*) J. Comp. Neurol. 2009. 517: 459–480.
- Itaya S.K., Van Hoesen G.W. Retinal projections to the inferior and medial pulvinar nuclei in the Old-World monkey. Brain Res. 1983. 269: 223–230.
- Itoh K., Conley M., Diamond I.T. Retinal ganglion cell projections to individual layers of the lateral geniculate body in *Galago crassicaudatus*. J. Comp. Neurol. 1982. 205: 282–290.
- Itoh K., Conley M., Diamond I.T. Different distribution of large and small retinal ganglion cells in the cat after HRP injections of single layers of the lateral geniculate body and the superior colliculus. Brain Res. 1981. 207: 147–152.
- Jacobs G.H., Neitz M., Neitz J. Mutations in S-cone pigment genes and the absence of colour vision in two species of nocturnal primate. Proc. Biol. Sci. 1996. 263: 705–710.
- Johnson J.K., Casagrande V.A. Distribution of calcium-binding proteins within the parallel visual pathways of a primate (*Galago crassicaudatus*) J. Comp. Neurol. 1995. 356: 238–260.
- Jones E.G. The thalamic matrix and thalamocortical synchrony. Trends Neurosci. 2001. 24: 595–601.
- Kaas J.H. Blindsight: post-natal potential of a transient pulvinar pathway. Curr. Biol. 2015. 25: R155–157.
- Kaas J.H., Harting J.K., Guillery R.W. Representation of the complete retina in the contralateral superior colliculus of some mammals. Brain Res. 1974. 65: 343–346.
- Kaplan E. The M, K, and P streams in the primate visual system: what do they do for vision? Chapter: 1.16. Eds. Richard Masland, Tom Albright. Elsevier. UK. 2008.
- Kawano J. Cortical projections of the parvocellular laminae C of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat: an anterograde wheat germ agglutinin conjugated to horseradish peroxidase study. J. Comp. Neurol. 1998. 392: 439–457.
- Klein C., Evrard H.C., Shapcott K.A., Haverkamp S., Logothetis N.K., Schmid M.C. Cell-targeted optogenetics and electrical microstimulation reveal the primate koniocellular projection to supragranular visual cortex. Neuron. 2016. 90: 143–151.
- 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.
- Koontz M.A., Rodieck R.W., Farmer S.G. The retinal projection to the cat pretectum. J. Comp. Neurol. 1985. 236: 42–59.
- Lachica E.A., Casagrande V.A. The morphology of collicular and retinal axons ending on small relay (W-like) cells of the primate lateral geniculate nucleus. Vis Neurosci. 1993. 10: 403–418.
- Lachica E.A., Casagrande V.A. Direct W-like geniculate projections to the cytochrome oxidase (CO) blobs in primate visual cortex: axon morphology. J. Comp. Neurol. 1992. 319: 141–158.
- Lennie P. Parallel visual pathways: a review. Vision Res. 1980. 20: 561–594.
- Leopold D.A. Primary visual cortex: awareness and blindsight. Annu. Rev. Neurosci. 2012. 35: 91–109.
- LeVay S., Gilbert C.D. Laminar patterns of geniculocortical projection in the cat. Brain Res. 1976. 113: 1–19.
- Leventhal A.G. Evidence that the different classes of relay cells of the cat's lateral geniculate nucleus terminate in different layers of the striate cortex. Exp. Brain Res. 1979. 37: 349–372.
- Leventhal A.G., Keens J., Türk 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.

- Leventhal A.G., Rodieck R.W., Dreher B.* Central projections of cat retinal ganglion cells. *J. Comp. Neurol.* 1985. 237: 216–226.
- Lin C.S., Kaas J.H.* Projections from the medial nucleus of the inferior pulvinar complex to the middle temporal area of the visual cortex. *Neuroscience.* 1980. 5: 2219–2228.
- Livingston C.A., Fedder S.R.* Visual-ocular motor activity in the macaque pregeniculate complex. *J. Neurophysiol.* 2003. 90: 226–244.
- Livingstone M., Hubel D.* Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science.* 1988. 240: 740–749.
- Lysakowski A., Standage G.P., Benevento L.A.* An investigation of collateral projections of the dorsal lateral geniculate nucleus and other subcortical structures to cortical areas V1 and V4 in the macaque monkey: a double label retrograde tracer study. *Exp. Brain Res.* 1988. 69: 651–661.
- Ma R., Cui H., Lee S.-H., Anastasio T.J., Malpeli J.G.* Predictive encoding of moving target trajectory by neurons in the parabigeminal nucleus. *J. Neurophysiol.* 2013. 109: 2029–2043.
- Marshak D.W., Mills S.L.* Short-wavelength cone-opponent retinal ganglion cells in mammals. *Vis. Neurosci.* 2014. 31: 165–175.
- Martin P.R., Grünert U.* Analysis of the short wavelength-sensitive (“blue”) cone mosaic in the primate retina: comparison of New World and Old World monkeys. *J. Comp. Neurol.* 1999. 406: 1–14.
- Martin P.R., Lee B.B.* Distribution and specificity of S-cone (“blue cone”) signals in subcortical visual pathways. *Vis. Neurosci.* 2014. 31: 177–187.
- Martin P.R., Solomon S.G.* The koniocellular whiteboard. *J. Comp. Neurol.* 2018. 00: 1–3.
- 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.
- Mason R.* Differential responsiveness of cells in the visual zones of the cat’s LP-pulvinar complex to visual stimuli. *Exp. Brain Res.* 1981. 43: 25–33.
- 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.
- Merigan W.H., Maunsell J.H.* How parallel are the primate visual pathways? *Annu. Rev. Neurosci.* 1993. 16: 369–402.
- 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.
- Mize R.R.* Calbindin 28kD and parvalbumin immunoreactive neurons receive different patterns of synaptic input in the cat superior colliculus. *Brain Res.* 1999. 843: 25–35.
- Mize R.R.* Neurochemical microcircuitry underlying visual and oculomotor function in the cat superior colliculus. *Prog. Brain Res.* 1996. 112: 35–55.
- Mize R.R., Horner L.H.* Retinal synapses of the cat medial interlaminar nucleus and ventral lateral geniculate nucleus differ in size and synaptic organization. *J. Comp. Neurol.* 1984. 224: 579–590.
- Mize R.R., Luo Q., Butler G., Jeon C.J., Nabors B.* The calcium binding proteins parvalbumin and calbindin-D 28K form complementary patterns in the cat superior colliculus. *J. Comp. Neurol.* 1992. 320: 243–256.
- Morand S., Thut G., de Peralta R.G., Clarke S., Khateb A., Landis T., Michel C.M.* Electrophysiological evidence for fast visual processing through the human koniocellular pathway when stimuli move. *Cereb. Cortex.* 2000. 10: 817–825.
- Mundinano I.-C., Kwan W.C., Bourne J.A.* Retinotopic specializations of cortical and thalamic inputs to area MT. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2019. 116: 23326–23331.
- Murakami D.M., Miller J.D., Fuller C.A.* The retino-hypothalamic tract in the cat: retinal ganglion cell morphology and pattern of projection. *Brain Res.* 1989. 482: 283–296.
- Murphy K.M., Jones D.G., Van Sluyters R.C.* Cytochrome-oxidase blobs in cat primary visual cortex. *J. Neurosci.* 1995. 15: 4196–4208.
- Nakagawa S., Tanaka S.* Retinal projections to the pulvinar nucleus of the macaque monkey: a re-investigation using autoradiography. *Exp. Brain Res.* 1984. 57: 151–157.
- Nakamura H., Itoh K.* Cytoarchitectonic and connectional organization of the ventral lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 2004. 473: 439–462.
- Nassi J.J., Callaway E.M.* Multiple circuits relaying primate parallel visual pathways to the middle temporal area. *J. Neurosci.* 2006. 26: 12789–12798.
- Nassi J.J., Callaway E.M.* Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nat. Rev. Neurosci.* 2009. 10: 360–372.
- Neitz J., Neitz M.* Evolution of the circuitry for conscious color vision in primates *Eye (Lond).* 2017. 31: 286–300.
- Niimi K., Miki M., Kawamura S.* Ascending projections of the superior colliculus in the cat *Okajimas Folia Anat Jpn.* 1970. 47: 269–287.
- O’Brien B.J., Abel P.L., Olavarria J.F.* The retinal input to calbindin-D28k-defined subdivisions in macaque inferior pulvinar. *Neurosci. Lett.* 2001. 312: 145–148.
- Payne B.R., Lomber S.G., Macneil M.A., Cornwell P.* Evidence for greater sight in blindsight following damage of primary visual cortex early in life *Neuropsychologia.* 1996. 34: 741–774.
- Pearlman A.L., Daw N.W.* Opponent color cells in the cat lateral geniculate nucleus. *Science.* 1970. 167: 84–86.
- Percival K.A., Koizumi A., Masri R.A., Buzás P., Martin P.R., Grünert U.* Identification of a path-

- way from the retina to koniocellular layer K1 in the lateral geniculate nucleus of marmoset. *J. Neurosci.* 2014. 34: 3821–3825.
- 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., Oehler R., Cowey A. Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neurosci.* 1984. 12: 1101–1123.
- Pietersen A.N.J., Cheong S.K., Solomon S.G., Tailby C., Martin P.R. Temporal response properties of koniocellular (blue-on and blue-off) cells in marmoset lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 2014. 112: 1421–1438.
- Polyak S. Minute structure of the retina in monkeys and in apes. *Arch. Ophthalmol.* 1936. 15: 477–519.
- Preuss T.M., Kaas J.H. Cytochrome oxidase 'blobs' and other characteristics of primary visual cortex in a lemuroid primate, *Cheirogaleus medius*. *Brain Behav. Evol.* 1996. 47: 103–112.
- Pu M. Dendritic morphology of cat retinal ganglion cells projecting to suprachiasmatic nucleus. *J. Comp. Neurol.* 1999. 414: 267–274.
- Raczkowski D., Hamos J.E., Sherman S.M. Synaptic circuitry of physiologically identified W-cells in the cat's dorsal lateral geniculate nucleus. *J. Neurosci.* 1988. 8: 31–48.
- Raczkowski D., Rosenquist A.C. Connections of the parvocellular C laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus with the visual cortex in the cat *Brain Res.* 1980. 199: 447–451.
- Rapaport D.H., Fletcher J.T., LaVail M.M., Rakic P. Genesis of neurons in the retinal ganglion cell layer of the monkey. *J. Comp. Neurol.* 1992. 322: 577–588.
- Reese B.E., Thompson W.F., Peduzzi J.D. Birthdates of neurons in the retinal ganglion cell layer of the ferret. *J. Comp. Neurol.* 1994. 341: 464–475.
- Rheume B.A., Jereen A., Bolisety M., Sajid M.S., Yang Y., Renna K., Sun L., Robson P., Trakhtenberg E.F. Single cell transcriptome profiling of retinal ganglion cells identifies cellular subtypes. *Nat. Commun.* 2018. 9: 2759.
- Rima S., Schmid M.C. V1-bypassing thalamo-cortical visual circuits in blindsight and developmental dyslexia. *Curr. Opin. Physiol.* 2020. 16: 14–20.
- Rockland K.S. Anatomical organization of primary visual cortex (area 17) in the ferret. *J. Comp. Neurol.* 1985. 241: 225–236.
- Rockoff E., Balaram P., Kaas J. Patchy distributions of myelin and vesicular glutamate transporter 2 align with cytochrome oxidase blobs and interblobs in the superficial layers of the primary visual cortex. *Eye Brain.* 2014. 6 (Suppl 1): 19–27.
- Rodman H.R., Gross C.G., Albright T.D. Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque: II. Effects of superior colliculus removal. *J. Neurosci.* 1990. 10: 1154–1164.
- Rodman H.R., Sorenson K.M., Shim A.J., Hexter D.P. Calbindin immunoreactivity in the geniculo-extrastriate system of the macaque: implications for heterogeneity in the koniocellular pathway and recovery from cortical damage *J. Comp. Neurol.* 2001. 431: 168–181.
- Roe A.W., Garraghty P.E., Esguerra M., Sur M. Experimentally induced visual projections to the auditory thalamus in ferrets: evidence for a W cell pathway. *J. Comp. Neurol.* 1993. 334: 263–280.
- Rowe M.H., Cox J.F. Spatial receptive-field structure of cat retinal W cells *Vis Neurosci.* 1993. 10: 765–779.
- 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.
- Rowe M.H., Palmer L.A. Spatio-temporal receptive-field structure of phasic W cells in the cat retina. *Vis. Neurosci.* 1995. 12: 117–139.
- Saalmann Y.B., Kastner S. Gain control in the visual thalamus during perception and cognition. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2009. 19: 408–14.
- Saalmann Y.B., Pinsk M.A., Wang Liang, Xin Li, Kastner S. The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands *Science.* 2012. 337: 753–756.
- Schiller P.H., Malpeli J.G. Properties and tectal projections of monkey retinal ganglion cells. *J. Neurophysiol.* 1977. 40: 428–445.
- Schmid M.C., Mrowka S.W., Turchi J., Saunders R.C., Wilke M., Peters A.J., Ye F.Q., Leopold D.A. Blindsight depends on the lateral geniculate nucleus. *Nature.* 2010. 466: 373–377.
- Schmid M.C., Panagiotaropoulos T., Augath M.A., Logothetis N.K., Smirnakis S.M. Visually driven activation in macaque areas V2 and V3 without input from the primary visual cortex. *PLoS One.* 2009. 4: e5527.
- Schmidt T.M., Chen S.-K., Hattar S. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: many subtypes, diverse functions. *Trends Neurosci.* 2011. 34: 572–580.
- Semo M., Llamasas M.M., Foster R.G., Jeffery G. Melanopsin (Opn4) positive cells in the cat retina are randomly distributed across the ganglion cell layer. *Vis. Neurosci.* 2005. 22: 111–116.
- Sharma J., Angelucci A., Sur M. Induction of visual orientation modules in auditory cortex. *Nature.* 2000. 404: 841–847.
- 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.
- Silveira L.C., Lee B.B., Yamada E.S., Kremers J., Hunt D.M., Martin P.R., Gomes F.L. Ganglion cells of a short-wavelength-sensitive cone pathway

- in New World monkeys: morphology and physiology. *Vis. Neurosci.* 1999. 16: 333–43.
- Sincich L.C., Park K.F., Wohlgenuth M.J., Horton J.C.* Bypassing V1: a direct geniculate input to area MT. *Nat. Neurosci.* 2004. 7: 1123–1128.
- 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.
- Solomon S.G., Lee B.B., White A.J.R., Rüttiger L., Martin P.R.* Chromatic organization of ganglion cell receptive fields in the peripheral retina. *J. Neurosci.* 2005. 25: 4527–4539.
- Spear P.D., McCall M.A., Tumosa N.* W- and Y-cells in the C layers of the cat's lateral geniculate nucleus: normal properties and effects of monocular deprivation. *J. Neurophysiol.* 1989. 61: 58–73.
- Spear P.D., Smith D.C., Williams L.L.* Visual receptive-field properties of single neurons in cat's ventral lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 1977. 40: 390–409.
- Sprague J.M., Levy J., DiBerardino A., Berlucchi G.* Visual cortical areas mediating form discrimination in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1977. 172: 441–488.
- Stanford L.R.* W-cells in the cat retina: correlated morphological and physiological evidence for two distinct classes. *J. Neurophysiol.* 1987. 57: 218–244.
- 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.
- Stepniowska I., Qi H.X., Kaas J.H.* Do superior colliculus projection zones in the inferior pulvinar project to MT in primates? *Eur. J. Neurosci.* 1999. 11: 469–480.
- Stepniowska I., Qi H.X., Kaas J.H.* Projections of the superior colliculus to subdivisions of the inferior pulvinar in New World and Old World monkeys. *Vis. Neurosci.* 2000. 17: 529–549.
- 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.
- Stone J., Keens J.* Distribution of small and medium-sized ganglion cells in the cat's retina. *J. Comp. Neurol.* 1980. 192: 235–246.
- Stone J., Dreher B., Leventhal A.* Hierarchical and parallel mechanisms in the organization of visual cortex. *Brain Res.* 1979. 180: 345–394.
- Sur M., Garraghty P.E., Roe A.W.* Experimentally induced visual projections into auditory thalamus and cortex. *Science.* 1988. 242: 1437–1441.
- Sur M., Sherman S.M.* Linear and nonlinear W-cells in C-laminae of the cat's lateral geniculate nucleus. *J. Neurophysiol.* 1982. 47: 869–884.
- Szmajda B.A., Grünert U., Martin P.R.* Retinal ganglion cell inputs to the koniocellular pathway. *J. Comp. Neurol.* 2008. 510: 251–268.
- Tailby C., Szmajda B.A., Buzás P., Lee B.B., Martin P.R.* Transmission of blue (S) cone signals through the primate lateral geniculate nucleus. *J. Physiol.* 2008. 586: 5947–5967.
- Telkes I., Distler C., Hoffmann K.P.* Retinal ganglion cells projecting to the nucleus of the optic tract and the dorsal terminal nucleus of the accessory optic system in macaque monkeys. *Eur. J. Neurosci.* 2000. 12: 2367–2375.
- Tootell R.B., Hamilton S.L., Silverman M.S.* Topography of cytochrome oxidase activity in owl monkey cortex. *J. Neurosci.* 1985. 5: 2786–2800.
- Tootell R.B., Silverman M.S., Hamilton S.L., De Valois R.L., Switkes E.* Functional anatomy of macaque striate cortex. III. Color. *J. Neurosci.* 1988. 8: 1569–1593.
- Torrealba F., Partlow G.D., Guillery R.W.* Organization of the projection from the superior colliculus to the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. *Neurosci.* 1981. 6: 1341–1360.
- 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.
- Turner E.C., Gabi M., Liao C.-C., Kaas J.H.* The post-natal development of MT, V1, LGN, pulvinar and SC in prosimian galagos (*Otolemur garnettii*). *J. Comp. Neurol.* 2020. 528: 3075–3094.
- Updyke B.V.* The patterns of projection of cortical areas 17, 18, and 19 onto the laminae of the dorsal lateral geniculate nucleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1975. 163: 377–395.
- Usrey W.M., Reid R.C.* Visual physiology of the lateral geniculate nucleus in two species of new world monkey: *Saimiri sciureus* and *Aotus trivirgatus*. *J. Physiol.* 2000. 523: 755–769.
- Valverde Salzmann M.F., Bartels A., Logothetis N.K., Schüz A.* Color blobs in cortical areas V1 and V2 of the new world monkey *Callithrix jacchus*, revealed by non-differential optical imaging. *J. Neurosci.* 2012. 32: 7881–7894.
- Van Essen D.C., Anderson C.H., Felleman D.J.* Information processing in the primate visual system: an integrated systems perspective. *Science.* 1992. 255: 419–423.
- Vaney D.I.* Territorial organization of direction-selective ganglion cells in rabbit retina. *J. Neurosci.* 1994. 14: 6301–6316.
- Warner C.E., Goldshmit Y., Bourne J.A.* Retinal afferents synapse with relay cells targeting the middle temporal area in the pulvinar and lateral geniculate nuclei. *Front. Neuroanat.* 2010. 12: 8.
- Wässle H.* Chapter 4 Morphological types and central projections of ganglion cells in the cat retina. *Prog. Retin. Res.* 1982. 1: 125–152.

- Wässle H. Parallel processing in the mammalian retina. *Nat. Rev. Neurosci.* 2004. 5: 747–757.
- Walsh C., Polley E.H., Hickey T.L., Guillery R.W. Generation of cat retinal ganglion cells in relation to central pathways. *Nature.* 1983. 302: 611–614.
- Watanabe M., Rodieck R.W. Parasol and midget ganglion cells of the primate retina. *J. Comp. Neurol.* 1989. 289: 434–454.
- Weber J.T., Huerta M.F., Kaas J.H., Harting J.K. The projections of the lateral geniculate nucleus of the squirrel monkey: studies of the interlaminar zones and the S layers. *J. Comp. Neurol.* 1983. 213: 135–145.
- Weiskrantz L., Warrington E.K., Sanders M.D., Marshall J. Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain.* 1974. 97: 709–728.
- 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.
- Wikler K.C., Rakic P. Distribution of photoreceptor subtypes in the retina of diurnal and nocturnal primates. *J. Neurosci.* 1990. 10: 3390–3401.
- Williams R.W., Cavada C., Reinoso-Suárez F. Rapid evolution of the visual system: a cellular assay of the retina and dorsal lateral geniculate nucleus of the Spanish wildcat and the domestic cat. *J. Neurosci.* 1993. 13: 208–228.
- 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.
- Wilson P.D., Stone J. Evidence of W-cell input to the cat's visual cortex via the C laminae of the lateral geniculate nucleus. *Brain Res.* 1975. 92: 472–478.
- Wong-Riley M.T.T., Hevner R.F., Cutlan R., Earnest M., Egan R., Frost J., Nguyen T. Cytochrome oxidase in the human visual cortex: distribution in the developing and the adult brain. *Vis. Neurosci.* 1993. 10: 41–58.
- Xu X., Bonds A.B., Casagrande V.A. Modeling receptive-field structure of koniocellular, magnocellular, and parvocellular LGN cells in the owl monkey (*Aotus trivigatus*). *Vis. Neurosci.* 2002. 19: 703–711.
- Xu Y., Dhingra N.K., Smith R.G., Sterling P. Sluggish and brisk ganglion cells detect contrast with similar sensitivity. *J. Neurophysiol.* 2005. 93: 2388–2395.
- Xu X., Ichida J.M., Allison J.D., Boyd J.D., Bonds A.B., Casagrande V.A. A comparison of koniocellular, magnocellular and parvocellular receptive field properties in the lateral geniculate nucleus of the owl monkey (*Aotus trivirgatus*). *J. Physiol.* 2001. 531: 203–218.
- Xue J.T., Kim C.B., Moore R.J., Spear P.D. Influence of the superior colliculus on responses of lateral geniculate neurons in the cat. *Vis. Neurosci.* 1994. 11: 1059–1076.
- Yabuta N.H., Callaway E.M. Functional streams and local connections of layer 4C neurons in primary visual cortex of the macaque monkey. *J. Neurosci.* 1998. 18: 9489–9499.
- Yan Y.H., Winarto A., Mansjoer I., Hendrickson A. Parvalbumin, calbindin, and calretinin mark distinct pathways during development of monkey dorsal lateral geniculate nucleus. *J. Neurobiol.* 1996. 31: 189–209.
- Yang G., Masland R.H. Direct visualization of the dendritic and receptive fields of directionally selective retinal ganglion cells. *Science.* 1992. 258: 1949–1952.
- Yukie M., Iwai E. Direct projection from the dorsal lateral geniculate nucleus to the prestriate cortex in macaque monkeys. *J. Comp. Neurol.* 1981. 201: 81–97.

## VISUAL PARALLEL CHANNELS. THIRD CHANNEL

N. S. Merkulyeva<sup>a, #</sup>

<sup>a</sup> Pavlov Institute of Physiology RAS, Saint-Petersburg, Russia

<sup>#</sup>e-mail: mer-natalia@yandex.ru

Visual system of mammals consists of several, at least, three, retino-thalamo-cortical parallel channels (X, Y, and W, in carnivores; Parvocellular, Magnocellular, and Koniocellular, in primates). Neurons containing them are different in soma size, dendritic arborization, axon thickness, altogether defining their receptive fields properties. Plural experimental and theoretical studies together with reviews are devoted to the structure and functioning of two channels (X/Parvo and Y/Magno). Herewith peculiarities of the third, W/Konio channel, for many years were out of high investigative interest, and only recently it has become under the complicated research. The aim of the present review is a comparative analysis of the facts about structure and functioning of third visual channel in Carnivora and Primates mammals.

**Keywords:** visual channels, Koniocellular system, X/Y/W neurons, vision evolution