

АНАТОМИЧЕСКИЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОЗЖЕЧКА У ЧЕЛОВЕКА И КРЫСЫ

УО «Гродненский государственный медицинский университет»

Крыса является объектом исследования развития, строения и функций мозжечка в норме и при моделировании различных заболеваний и патологических состояний человека. В настоящем обзоре даны современные представления о строении мозжечка по сравнению с человеком. Описаны различные аспекты строения мозжечка: коры, ядер, белого вещества и связей мозжечка с другими отделами ЦНС.

Мозжечок крысы имеет на макроскопическом уровне существенные отличия от мозжечка человека, но при этом имеет сходные филогенетические отделы, а также схожее строение на микроскопическом уровне. Это позволяет использовать крыс для изучения воздействия неблагоприятных факторов на микроскопическом уровне и соотносить полученные данные с человеком.

Ключевые слова: мозжечок, крыса, человек, сравнение.

S. M. Zimatkin, O. A. Karniushko

ANATOMICAL FEATURES OF THE RAT CEREBELLUM

The rat is the object of the study of the development, structure and functions of the cerebellum in normal and simulation of various disturbances and pathological conditions of humans. In this review the modern views on the structure of the cerebellum in rat as compared to human are presented. Various aspects of the structure of the cerebellum: cortex, deep nuclei of the cerebellum, white matter and connections of the cerebellum with other divisions of the central nervous system are described.

The cerebellum of a rat has at the macroscopic level essential differences from a cerebellum of the person, but at the same time has similar phylogenetic departments, and also a similar structure at the microscopic level. It allows to use rats for studying of impact of adverse factors at the microscopic level and to correlate the obtained data with the person.

Key words: cerebellum, rat, human, comparison.

Мозжечок является отделом головного мозга, координирующим двигательные, вегетативные и сенсорные функции организма. Лабораторная крыса является объектом исследования развития, строения и функций мозжечка в норме и при моделировании различных заболеваний и патологических состояний человека. Поэтому понимание морфологических особенностей мозжечка крысы необходимо для обоснования возможностей экстраполяции полученных данных на человека. Масса мозжечка взрослой крысы составляет 0,23–0,24 мг. Он не прикрыт полушариями, между ними находится эпифиз, переднее и задние двуххолмие среднего мозга [1]. Масса мозжечка взрослого человека 143–153 г он расположен в задней черепной ямке

под затылочными долями больших полушарий и отделен от них наметом мозжечка. У крысы и человека по размерам этот отдел мозга уступает только большим полушариям и составляет 11%–13% от массы головного мозга [6, 7, 8].

Поверхность мозжечка представлена складками – бороздами и извилинами, поэтому в сравнительно небольшом объеме коры мозжечка расположено большое количество нейронов. Анатомически всю кору мозжечка принято подразделять на три продольные симметричные зоны: 1) медиальная (червячная), проецирующаяся на фастигиальное ядро, регулирующая – точность положения туловища, ног, движения головы и глаз – движения, которые имеют решающее значение для контроля

позы, локомоции и взгляда; 2) промежуточную (околочервячную), дающую проекции на промежуточное ядро (шаровидное и пробковидное), регулирует точность произвольных движений, хватательные движения, которые мы используем, для удержания и манипулирования объектами руками; 3) латеральная – проецирующаяся на зубчатое ядро – регулирует высшие формы поведения [24].

В поперечном направлении выделяют три анатомических отдела 1) переднюю долю 2) заднюю долю и 3) клочково-узловую.

К передней доле принадлежат язычок, центральная доля и вершина червя (I–V) с соответствующими им долями полушарий. Первая щель ограничивает переднюю долю от задней. К задней доле относятся скат, лист, бугор, пирамида, втулочка (VI–IX) червя и соответствующие им доли полушарий мозжечка. Клочково-узловой доле принадлежат узелок на черве (X) мозжечка и клочок на полушарии мозжечка (рис. 1).

В филогенетическом плане выделяют архицереbellюм, палеоцереbellюм и неоцереbellюм. Они отличаются по функциональной специализации и связям с другими структурами головного мозга. Наиболее филогенетически древней частью мозжечка является архицереbellюм. У человека к нему принадлежат узелок и втулочка (X, IX) на черве и их латеральные ответвления на полушарии (клочок, околочлоковая доля и миндалина). У крыс – узелок и клочок. К палеоцереbellюму относятся язычок, центральная доля, верхушка (I–V) червя с соответствующими долями полушарий, пирамида (pyramis) и втулочка (uvula). Неоцереbellюму представлен скатом, листом, бугром и пирамидой червя (VI–VIII), которые у человека продолжают в полушария верхними и нижними полулунными долями, тонкой и двубрюшной долями соответственно. У крысы переходит в простую долю полушария, ножка I–II, парамедианная доля и купол пирамиды (рис. 1). Ар-

хицереbellюм (вестибулоцереbellюм) в основном получает свои афференты от вестибулярных ядер и регулирует равновесие и формирование позы. Палеоцереbellюм – информацию, от мышечных, сухожильных и суставных рецепторов, а также от двигательной коры тем самым участвует в координации позы и целенаправленного движения, коррекции выполнения сравнительно медленных движений на основе механизма обратной связи. Неоцереbellюм связан с ассоциативной зоной коры, участвует в планировании движения.

Мозжечок состоит из серого и белого вещества. Серое вещество организовано по экранному (кора) и ядерному (ядра мозжечка) типу. Кора мозжечка имеет простую архитектуру и разделена на три слоя: молекулярный (наружный), слой клеток Пуркинье (средний), зернистый (внутренний). В мозжечке нейронные цепи характеризуются единообразием. В настоящее время клеточный состав коры мозжечка насчитывает 8 типов нейронов, имеющих свою характерную морфологию и функциональное значение.

В молекулярном слое (МС) мозжечка находятся ГАМКергические интернейроны – корзинчатые и звездчатые. Они получают возбуждающие синаптические импульсы от аксонов зернистых нейронов (ЗН), а их аксоны образуют тормозные синапсы на клетках Пуркинье (КП). У взрослых крыс, количество тормозных интернейронов в МС к КП достигает 10:1. Корзинчатые и звездчатые нейроны разбросаны по всему МС, но есть закономерность в их распределении: большинство корзинчатых клеток расположены в нижней части МС, а большинство звездчатых нейронов расположены в верхней половине [20, 26, 34]. Функция этих нейронов – регуляция активности КП при воздействии на них афферентных лазающих волокон [32].

Клетки Пуркинье (КП) имеют монослойную организацию [3]. Мощные, широко разветвленные дендритные деревья этих клеток направлены в молекулярный слой.

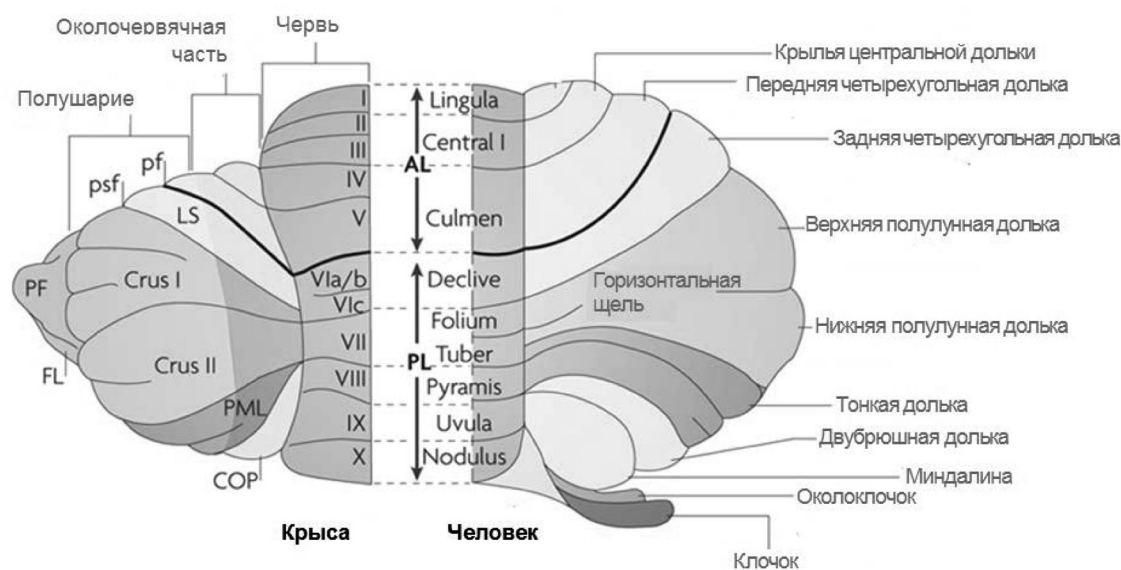


Рис. 1. Сравнительная анатомия мозжечка крысы и человека (по R. Apps & R. Hawkes, 2009, Nature Reviews Neuroscience)
 Pf – первая щель; pfs – вторичная щель; LS – простая доля; PML – парамедианная доля; COP – купол пирамиды; FL – клочок; PF – околочлочок

Площадь дендритного поля всех КП у крысы составляет 2 631 632 мкм². Общая длина дендритов одной КП покрытых шипиками у крысы составляет 10 мм. Аксоны КП образуют единственные эфферентные волокна коры мозжечка. Они проецируются в первую очередь на ядра мозжечка и оказывают ингибирующее влияние на их нейроны посредством ГАМК (гамма-аминомасляная кислота). Общее число КП у человека в 50 раз больше чем у крысы и составляет 15 млн [5]. Вертикальный размер КП человека 27–60 мкм, горизонтальный 21–47 мкм, средний диаметр 34 мкм [9]. У человека наибольший размер КП 177–210 мкм², но большинство имеет средние размеры от 30 до 70 мкм [5]. У крысы площадь КП составляет 190–212 мкм² [6]. Аfferентная информация поступает к КП по моховидным волокнам (МВ) и лазающим волокнам (ЛВ) [13]. МВ это аfferенты идущие от спинного мозга и ствола мозга. Источником ЛВ является нижняя олива [15]. ЛВ образует на дендритах КП моносинаптический контакт [27]. Имеется и третья группа аfferентных волокон, диффузно распределенная по слоям мозжечка. Они поступают от ретикулярных ядер, голубого пятна и ядер шва, оказывающих нейромодулирующее влияние на КП и ядра мозжечка. К ним относятся серотонинергические, норадренергические, холинергические, допаминергические и гистаминергические [5].

В зернистом слое мозжечка общее количество *зернистых нейронов* (ЗН) у крысы $9,9 \times 10^7$. Длина параллельных волокон ЗН 4,7–4,2 мм, они формируют синапсы на КП, и составляют 91% синапсов параллельных волокон. У крысы синапсы расположены с интервалом 2,5 мкм, представлены варикозными выпячиваниями волокон [12]. Некоторые их варикозные утолщения формируют одновременно двойные синапсы с двумя шипиками дендритов КП. Эти двойные синапсы чаще формируются в проксимальной области волокон (11%), чем на дистальных концах (2%). Параллельные волокна, оказывают самое мощное синаптическое влияние на КП расположенные вокруг проксимальной области волокон, где они раздвоенные и самое слабое – на клетки, расположенные на дистальном конце волокон [31]. Общее количество синапсов, образованными параллельными волокнами, проходящими через дендриты КП у человека примерно 180 000. Диаметр зрелых ЗН у крысы составляет 4–6 мкм. Аfferентную информацию они получают по моховидным волокнам (МВ), источником которых является нейроны моста и спинного мозга. Эти волокна, контактируя с дендритами зернистых нейронов, образуют клубочки мозжечка [16, 25, 28].

Клетки Гольджи (КГ) – звездчатые интернейроны, аксоны которых формируют сплетения в зернистом слое и устанавливают контакты на дендритах зернистых нейронов, образуя клубочки мозжечка. В флоккулонодулярной доле плотность их расположения наибольшая: у крысы плотность расположения КГ на 1 мм² составляет 1,46, у человека на 1 мм³ – 300. Функция КГ прямое или возвратное (от параллельных волокон) торможение ЗН.

Клетки Лугаро (КЛ) – биполярные веретеновидные нейроны, преимущественно располагающиеся под телами КП. Дендрит проходит преимущественно в по-

перечном длинной оси листка сагиттальном направлении вдоль границы зернистого слоя и слоя КП. Миелинизированный аксон КЛ начинается от тела клетки или одного из дендритов и направляется в МС, формирует в парасагиттальной плоскости сплетения и затем делится на ветви, идущие в нижней части МС параллельно ходу параллельных волокон [29]. КЛ через корзинчатые клетки и ЗН оказывают на КП дезингибирующее действие (т.е. облегчают их активность путем торможения тормозных интернейронов молекулярного слоя). Локализуются преимущественно в палеocerebellуме. Общее количество КЛ у крысы $2,3-4,1 \times 10^4$. Соотношение КЛ к КП у крысы составляет 1:15 [10]. *Клетки-канделябры (КК)* – мелкие грушевидной формы нейроны, лежащие на границе молекулярного и зернистого слоев, между тел КП. Дендрит КК ветвится преимущественно в парасагиттальной плоскости и образует синаптические контакты с параллельными волокнами. Дендриты от нижней части перикариона или от проксимальной части ствола главного дендрита радиально ветвятся на небольшом расстоянии в верхней части зернистого слоя. Тонкий аксон КК отходит или непосредственно от тела клетки или от проксимального отдела апикального дендрита. От него отходят горизонтальные ветви. От них начинаются вертикальные ветви, восходящие в молекулярный слой на 2/3 его высоты и придающие клетке вид канделябра. КК это тормозные по отношению к КП интернейроны коры мозжечка [10]. Altman и Bayer описали в зернистом слое особую популяцию клеток и назвали их «бледные клетки». Это униполярные кисточковые клетки (УКК), которые находятся преимущественно в вестибулоcerebellуме и имеют диаметр перикариона 7–8 мкм. УКК имеют дендрит заканчивающимся ветвлением в виде кисточки, образующий контакт с клубочками зернистого слоя, в которой все дендриоли одной УКК получают возбуждающие синаптические входы от единственного МВ в виде характерных гигантских синапсов. Немиелинизированный аксон УКК ветвится в зернистом слое, образуя 2–3 коллатерали, и заканчиваются в составе других гломерул [23]. В них аксон УКК образует асимметричные синапсы с дендритами ЗК и других УКК [35]. УКК – их аксоны формируют так называемую внутрикортикальную систему МВ [17, 22]. Периваскулярные нейроны – регулируют локальный кровоток в ближайшем участке микроциркуляции [10].

В толще белого вещества мозжечка по бокам от средней линии расположены парные скопления нейронов – ядра мозжечка. У крысы они представлены двумя группами: каудальная – включает медиальное ядро мозжечка (у человека – ядро шатра; архидереbellум), латеральное (заднее) вставочное ядро (соответствует пробковидному ядру – палеocerebellум). Ростральная группа – медиальное (переднее) вставочное ядро мозжечка (соответствует шаровидному ядру – палеocerebellум) и латеральное ядро мозжечка (зубчатое ядро – неocerebellум) [18, 19, 21]. У человека – самое крупное зубчатое ядро. Ядра мозжечка имеют однотипное гистологическое строение. В ядрах мозжечка располагаются крупные нейроны, диаметром 30–45 мкм, и мелкие, диаметр которых равен 20 – 25 мкм, количество крупных клеток в 0,01 мм³ в среднем – 23,6 в дорсальном

отделе ядра и в вентральном – 28,5. Ядра крупных нейронов зубчатого ядра, расположены эксцентрично [14].

У крысы белое вещество мозжечка состоит из центрального белого вещества с миелиновыми нервными волокнами – мозговое тело, которое заходит в каждый листок мозжечка – белые пластинки, ветви [2]. У человека патолого-анатомические исследования сагитальных срезов мозжечка установили индивидуальную изменчивость его строения, при которых встречаются отхождения ветвей от мозгового тела, когда две или три ветви начинаются общим участком белого вещества, а также добавлены анатомические термины используемые для описания строения белого вещества мозжечка. Так, ствол, общий для третьей и четвертой ветвей белого вещества – *truncus communis r. paleocerebellaris superioris III–IV*, или *truncus paleocerebellaris superior*. Так как отходящие от него ветви лежат внутри долек III и IV–V, его обозначают как *truncus communis II. III–V*. Ствол, от которого вместе начинаются пятая и шестая ветви – *truncus communis r. V–VI*, или *truncus communis II.VI–VIII*. Ствол общий для шестой и седьмой ветвей – *truncus communis paleocerebellaris inferior*, или *truncus communis r. VI–VII*, или *truncus communis lobules VIII–IX*. Ствол, от которого вместе начинаются три ветви, пятая, шестая и седьмая, – *truncus communis r. V–VII*, или *truncus communis lobules VI–IX* [11].

Мозжечок соединен с другими частями мозга тремя пучками волокон – ножками мозжечка. *Верхняя мозжечковая ножка* – состоит из афферентных и эфферентных волокон. Афферентные – вентральный спинно-мозжечковый тракт (путь Говерса) несущий проприоцептивные от спинного мозга контралатерально в палеоцереbellум. Эфферентные – зубчато – краснаяядерный (*tr. dentatorubralis*) – заканчивается на нейронах красного ядра, зубчато – таламический (*tr. dentatotalamicus*) – заканчивается в таламусе обеспечивая эфферентную связь мозжечка с корой больших полушарий [33]. *Средние ножки мозжечка* – мосто – мозжечковый путь (*tr. pontocerebellaris*) – нервные волокна идут от ядер моста к коре мозжечка. Этот путь находится на продолжении корково-мостовых путей, оканчивающихся в ядрах моста после перекреста, и эти пути связывают кору больших полушарий с мозжечком. Аксоны первого нейрона берут начало от различных отделов коры больших полушарий, формируя, главным образом, три пути: лобно-мостовой (*tr. frontopontinus*), височно- и затылочно-мостовой (*tr. occipitotemporo-pontinus*). Вторые нейроны пути располагаются в собственных ядрах моста своей стороны и далее их аксоны переходят на противоположную сторону, покидая ствол и вступая в мозжечок через его средние ножки (*tr. pontocerebellaris*) [30]. *Нижние ножки мозжечка* – задний спино-мозжечковый путь (путь Флексига) – несет проприоцептивную информацию в палеоцереbellум и заканчивается в ипсилатеральной части передней доли мозжечка, *pyramis, uvula* моховидными волокнами. Оливо-мозжечковый путь он составляет основную часть волокон нижней ножки (начинается от оливы продолговатого мозга и заканчивается в коре ЛВ) – поступают контралатерально во все части коры мозжечка, волокна от медиальной части нижней оливы проходят ко всем частям червя. Эта

система очень хорошо развита у человека. Предверно – мозжечковый (*tr. vestibulo-cerebellaris*) – начинается преимущественно от ядра Дейтерса. Ядерно-мозжечковый (*tr. nucleocerebellaris*) – образован частью аксонов ядер X, IX, VII, V черепных нервов, по которым в мозжечок поступает информация от мышц глаз, мышц обеспечивающих акт глотания, жевания, дыхания. Бульбарно – мозжечковый (*tr. bulbo-cerebellaris*) – образован аксонами нейронов ядер Голля и Бурдаха. Эфферентные волокна – нижней мозжечковой ножки в основном начинается от медиального ядра и образуют мозжечково-оливный путь, мозжечково-предверный и мозжечково-ретикулярный путь [4, 36].

Таким образом, мозжечок крысы имеет на макроскопическом уровне существенные отличия от мозжечка человека, но при этом имеет сходные филогенетические отделы, а также схожее строение на микроскопическом уровне. Это позволяет использовать крыс для изучения воздействия неблагоприятных факторов на микроскопическом уровне и соотносить полученные данные с человеком.

Литература

1. Ипастова, И. Д. Особенности морфологических изменений мозжечка белой крысы под влиянием димефосфана: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: И. Д. Ипастова, УГПУ им И. Н. Ульянова – Ульяновск, 2015. – 23 с.
2. Ноздрачев, А. Д. Анатомия крысы / А. Д. Ноздрачев, Е. Л. Поляков. – СПб.: Лань, 2001. – 464 с.
3. Олейник, Т. Л. Морфометрическое изучение клеток Пуркинье мозжечка в постнатальном онтогенезе крыс / Т. Л. Олейник, Р. А. Григорьян // Журн. эволюц. биохим. и физиол. – 1998. – Т. 34, № 4. – С. 480–484.
4. Оленев, С. Н. Развивающийся мозг / С. Н. Оленев // Л.: Наука. – 1978. – 221 с.
5. Руководство по гистологии / под ред. Р. К. Данилова. – 2-е изд., испр. и доп. – СПб.: «СпецЛит», 2011. – Т. 1. – 831 с.
6. Рыжавский, Б. Я. Морфологические особенности мозжечка потомства крыс-самок, подвергавшихся перед беременностью длительному эмоциональному стрессу / Б. Я. Рыжавский, Е. В. Васильева, Т. В. Соколова // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2003. – Т. 135, № 2. – С. 235–238.
7. Соловьёв, С. В. Среднестатистические показатели мозжечка мужчин и женщин / С. В. Соловьёв // Успехи современного естествознания. – 2005. – № 4. – С. 68.
8. Соловьёв, С. В. Характеристика мозжечка человека в возрастном аспекте / С. В. Соловьёв, В. П. Рунков // Фундаментальные исследования. – 2005. – № 5. – С. 92–93.
9. Степаненко, А. Ю. Клетки Пуркинье в коре мозжечка у людей юношеского возраста и их взаимоотношение с капиллярами / А. Ю. Степаненко // Мир медицины и биологии. – 2010. – № 1. – С. 54–58.
10. Степаненко, А. Ю. Крупные интернейроны зернистого слоя мозжечка / А. Ю. Степаненко // Морфология. – 2009. – Т. 3, № 4. – С. 5–13.
11. Степаненко, А. Ю. Строение некоторых глубоких участков белого вещества червя мозжечка человека / А. Ю. Степаненко // Світ медицини та біології. – 2014. – Т. 46, № 4. – С. 149–153.
12. Фанарджян, В. В. Тормозные механизмы мозжечка. Структурные основы / В. В. Фанарджян // Усп. физиол. Наук. – 1992. – Т. 23, № 4. – С. 30–39.
13. Функциональная роль клеток Пуркинье в онтогенезе познотворных реакций у зрело- и незрело рождающихся

млекопитающих / Р. А. Григорьян [и др.] // Журн. эволюц. биохим. и физиол. – 2003. – Т. 39, № 6. – С. 559–567.

14. Шиян, Д. Н. Морфологические особенности структурной организации ядер мозжечка человека / Д. Н. Шиян // Вісник ЛНУ імені Тараса Шевченка. – 2013. – Т. 278, № 19. – С. 41–46.

15. A change in the pattern of activity affects the developmental regression of the Purkinje cell polyinnervation by climbing fibers in the rat cerebellum / P. R Andjus [et al.] // Neurosci. – 2003. – Vol. 121, № 3. – P. 563–572.

16. Altman, J. Postnatal development of the cerebellar cortex in the rat. III. Maturation of the components of the granular layer / J. Altman // J. Comp. Neurol. – 1972. – Vol. 145, № 4. – P. 465–513.

17. Anelli, R. Enrichment of unipolar brush cell-like neurons in primary rat cerebellar cultures / R. Anelli, E. Mugnani // Anat. Embryol (Berl). – 2001. – Vol. 203, № 4. – P. 283–292.

18. Berthie, B. Granular layer collaterals of the unipolar brush cell axon display rosette-like excrescences. A Golgi study in the rat cerebellar cortex / B. Berthie, H. Axelrad // Neurosci. Lett. – 1994. – Vol. 167, № 1–2, P. 161–165.

19. Callu, D. Cerebellar deep nuclei involvement in cognitive adaptation and automaticity / D. Callu, J. Lopez, E. I. Massiou // Learn. Mem. – 2013. – Vol. 20, № 7. – P. 344–347.

20. Castejón, O. J. Correlative microscopy of cerebellar stellate neurons / O. J. Castejón // Acta Microscopica. – 2011. – Vol. 20, № 2. – P. 120–130.

21. Cerebellar nuclei and the nucleocortical projections in the rat: retrograde tracing coupled to GABA and glutamate immunohistochemistry / C. Batini [et al.] // J. Comp. Neurol. – 1992. – Vol. 315, № 1. – P. 74–84.

22. Consalez, G. The compartmental restriction of cerebellar interneurons / G. Consalez, R. Hawkes // Front. Neural Circuits. – 2013. – Vol. 123. – № 6. – P. 1–14.

23. Dino, M. R. Unipolar brush cell: a potential feed forward excitatory interneuron of the cerebellum / M. R. Dino // Neuroscience. – 2000. – Vol. 98, № 4. – P. 625–636.

24. Habas, C. The cerebellum: from motor coordination to cognitive function / C. Habas // Rev. Neurol. (Paris). – 2001. – Vol. 157, № 12. P. 1471–1497.

25. Hamori, J. Differentiation of cerebellar mossy fiber synapses in the rat: a quantitative electron microscope study / J. Hamori, J. Somogyi // J. Comp. Neurol. – 1983. – Vol. 220, № 4. – P. 365–77.

26. Henrique, R. M. Age-related changes in rat cerebellar basket cells: a quantitative study using unbiased stereological methods / R. M. Henrique, E. Rocha, A. F. Reis // J. Anat. – 2001. – Vol. 198, № 6. – P. 727–736.

27. Homosynaptic long-term synaptic potentiation of the “winner” climbing fiber synapse in developing Purkinje cells / L. W. Bosman [et al.] // J. Neurosci. – 2008. – Vol. 28, № 4. – P. 798–807.

28. Jakab, R. L. Quantitative morphology and synaptology of cerebellar glomeruli in the rat / R. L. Jakab, J. Hamori // Anat. Embryol. – 1988. – Vol. 179, № 1. – P. 81–88.

29. Laine, J. Intermediate cells of Lugaro are present in the immature rat cerebellar cortex at an earlier stage than previously thought / J. Laine, H. Axelrad, N. Rahbi // Neurosci. Lett. – 1992. – Vol. 145, № 2. – P. 225–228.

30. Mihailoff, G. A. Cerebellar nuclear projections from the basilar pontine nuclei and nucleus reticularis tegmenti pontis as demonstrated with PHA-L tracing in the rat / G. A. Mihailoff // J. Comp Neurol. – 1993. – Vol. 330, № 1. – P. 130–146.

31. Pichitpornchai, C. Morphology of parallel fibers in the cerebellar cortex of the rat: an experimental light and electron microscopic study with biocytin / C. Pichitpornchai, J. A. Rawson, S. J. Rees // Comp. Neurol. – 1994. – Vol. 342, № 2. – P. 206–220.

32. Pouzat, C. Developmental regulation of basket/stellate cells – Purkinje cell synapses in the cerebellum / C. Pouzat, S. Hestrin // J. Neurosci. – 1997. – Vol. 17, № 23. – P. 9104–9112.

33. Schwarz, C. Projection from the cerebellar lateral nucleus to precerebellar nuclei in the mossy fiber pathway is glutamatergic: a study combining anterograde tracing with immunogold labeling in the rat / C. Schwarz, Y. Schmitz // J. Comp. Neurol. – 1997. – Vol. 381, № 3. – P. 320–334.

34. The distribution of stellate cell descending axons in the rat cerebellum: a Golgi and a combined Golgi-electron microscopic study / M. M. Paula – Barbosa [et al.] // J. Anat. – 1983. – Vol. 137, № 4. – P. 757–764.

35. The unipolar brush cells of the rat cerebellar cortex and cochlear nucleus are calretinin-positive: a study by light and electron microscopic immunocytochemistry / A. Floris [et al.] // Anat. Embryol (Berl). – 1994. – Vol. 189, № 6. – P. 495–520.

36. Topography of cerebellar nuclear projections to the brain stem in the rat / T. M. Teune [et al.] // Prog. Brain Res. – 2000. – № 124. – P. 141–172.