

МОЗЖЕЧКОВЫЕ ПРОЕКЦИИ ЛАГЕНЫ (ТРЕТЬЕГО ОТОЛИТНОГО ЭНДОРГАНА ВНУТРЕННЕГО УХА) У ГОЛУБЯ

Поступила 18.09.09

Мозжечковые проекции первичных афферентов, исходящих из лагены – третьего отолитного эндоргана внутреннего уха, – были изучены у голубя с применением метода антероградного аксонного транспорта биотинилированного декстранамина (БДА), который апплицировали на область лагенарного эпителия. Меченые волокна были обнаружены ипсилатерально в разных долях мозжечка, но в основном в его каудовентральных участках (дольки IX и X) и доле I. В ядрах мозжечка окрашенные волокна выявлялись только в латеральном ядре, и они проходили вдоль его латерального края. Наличие основной массы первичных лагенарных афферентов в каудовентральных участках мозжечка, которые рассматриваются как вестибулоцеребеллум и являются главной зоной окончания первичных и вторичных вестибулярных волокон, может указывать на причастность лагены к выполнению вестибулярной функции у птиц.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: мозжечок, отолитные эндорганы, лагена, вестибулярная функция, птицы.

ВВЕДЕНИЕ

Мозжечок является одним из наиболее древних в филогенетическом отношении надсегментарных образований мозга; он включает в себя церебеллярную кору и подкорковые ядра. Кора мозжечка состоит из трех слоев: наиболее поверхностно расположенного молекулярного слоя, среднего слоя клеток Пуркинью и гранулярного слоя [1, 2]. Ядра мозжечка представляют собой скопления нервных клеток и волокон, расположенных в стенке IV желудочка. У представителей разных классов позвоночных мозжечок варьирует как по размерам, так и по форме – от простой комиссуроподобной структуры у круглоротых до сложного многодолькового образования у млекопитающих [3]. За исключением особенностей макроскопического строения коры, цитоархитектура мозжечка в ряду позвоночных довольно однотипна [4].

Афферентные входы к мозжечку образованы волокнами двух типов – моховидными и лазящими,

мишени которых различны. Импульсация от вестибулярных эндорганов, а также от других источников поступает в мозжечок прямо по моховидным волокнам, образующим многочисленные синапсы на клетках гранулярного слоя. Аксоны этих клеток, проходя через слой клеток Пуркинью, после бифуркации в молекулярном слое формируют параллельные волокна, контактирующие с 100–300 клетками Пуркинью. В свою очередь, одна клетка Пуркинью получает входы примерно от 500 параллельных волокон. У человека не обнаружено принципиальной специфики плотности локализации гранулярных клеток в местах окончания моховидных волокон. Однако площадь синаптических контактов моховидных волокон и средняя длина таких контактов на единицу объема нейропиля мозжечка у человека больше, чем у голубя и крысы [5].

На основании филогенетических различий и особенностей окончаний моховидных волокон в мозжечке выделяют три его отдела – древний, старый и новый. Древний, или вестибулоцеребеллум, является основной зоной окончания первичных вестибулярных афферентов, идущих от эндорганов перепончатого лабиринта, и вторичных вестибулярных афферентов, поступающих от вестибулярных ядер [6–8]. У рыб этот отдел мозжечка

¹ Институт физиологии им. А. А. Богомольца НАН Украины, Киев (Украина).

² Университет Вашингтона, Сент-Луис (США).
Эл. почта: vkhor@biph.kiev.ua (В. И. Хоревин).

составляет бóльшую его часть, а у более высокоорганизованных позвоночных его относительный размер уменьшается [1]. У птиц и млекопитающих вестибулоцереbellум представлен небольшой долей, расположенной наиболее каудально и вентрально и состоящей, в свою очередь, из двух долек – узелка (долька X, *nodulus*) и язычка (долька IX, *uvula*). Старый мозжечок, или спинальный цереbellум, представлен филогенетически более новыми центрально расположенными частями мозжечка – червем и промежуточными полями коры; он является зоной окончания афферентных трактов, передающих информацию от структур спинного мозга и ряда ядер черепномозговых нервов, а также от глаз и органа слуха. Новый мозжечок, или цереброцереbellум, наиболее сильно развит у человека и человекообразных обезьян и занимает латеральные поля коры мозжечка. К этому отделу мозжечка поступает импульсация от неокортекса после переключения соответствующих волокон в ядрах моста [2, 3, 5]. У птиц мозжечок представлен преимущественно червем, за исключением латеральных полей долек VII и VIII, которые получают входы в основном из ядер моста [1, 2, 8].

Лазящие волокна образуют вторую группу афферентных входов к мозжечку. Эти волокна начинаются от ядра и дорсомедиального клеточного столба нижней оливы и в составе нижней ножки мозжечка направляются к клеткам Пуркинье контралатеральных *nodulus* и *uvula* [4, 6, 7]. На каждой клетке Пуркинье лазящее волокно образует синаптические контакты, и в то же время то же лазящее волокно формирует синапсы на тормозных клетках Гольджи [4]. Как предполагается, у птиц функционирование оливо-цереbellарной системы основывается на тех же принципах, что и у млекопитающих, поскольку соотношение клеток нижней оливы и клеток Пуркинье у птиц (1:16) сравнимо с подобным соотношением у разных млекопитающих ряда подклассов (1: 4–1:17) [8].

Выход из коры мозжечка представлен только аксонами клеток Пуркинье, которые направляются к мозжечковым ядрам. У рыб и амфибий имеется одно ядро мозжечка, у рептилий и птиц – два (медиальное и латеральное), у низших млекопитающих – три ядра, а у приматов и человека – четыре [1, 2]. Размер латерально расположенных ядер мозжечка увеличивается одновременно с увеличением размеров его коры, и у человека 90 % нейронов всех цереbellарных ядер приходится на латерально расположенное зубчатое ядро [1].

Особенностью организации вестибулярных входов к мозжечку у птиц является перекрытие зон окончания первичных афферентов, идущих от отолитных макул и крист полукружных каналов. У голубя в условиях приложения радиоактивного маркера (^3H -лейцина) картина распределения меченых волокон в мозжечке сходна как при аппликации этого маркера на вестибулярный нерв, так и при локальном приложении меченого лейцина к гребешку каждого из полукружных каналов и утрикулярной макуле. Меченые волоконные розетки концентрируются в слое гранулярных клеток в дольках X и IX (вентральная часть); немногочисленные волокна выявляются также в дорсальной части дольки IX и передней доле [9].

Известно, что кора мозжечка представляет собой в определенном смысле координатную систему для регуляции позы и инициации движений [6]. В то же время лагена как третий отолитный орган, расположенный у птиц в кохлеарном канале дистальнее органа слуха [10], может обеспечивать детекцию перемещения тела в вертикальном направлении. Кроме того, согласно недавно выдвинутым гипотезам, лагена благодаря магнитным свойствам лагенарных отоконий может быть причастна к обеспечению навигации птиц соответственно магнитному полю Земли [11–13]. Вопрос о цереbellарных проекциях лагены у птиц осложнен тем, что она находится в непосредственной близости от более многочисленного по числу клеток органа слуха [14]. Такая топографическая близость может привести к воздействию метчиков на кохлеарный нерв в ходе проведения опыта [15–17].

В настоящей работе мы изучали мозжечковые проекции лагены у птиц с помощью антероградного аксонного транспорта биотинилированного декстранамина (БДА), стараясь обеспечить возможно более точное локальное приложение маркера к области лагены.

МЕТОДИКА

Экспериментальные данные были получены на голубях (*Columbia livia*), которые были использованы нами ранее [18] для изучения центральных проекций лагены. В упомянутой работе было приведено детальное описание методики исследования, поэтому здесь мы лишь кратко рассматриваем технику оперативной подготовки животного, аппликации и идентификации мест накопления маркера, а также

составления картины распределения маркированных волокон в мозжечке.

Под эндотрахеальном наркозом смесью изофлурана и кислорода обнажали лабиринт, вскрывая височную кость под горизонтальным полукружным каналом. Лагену визуально идентифицировали, создавая два отверстия; вначале первое из них проделывали в латеральной стенке костного лабиринта кпереди от утрикуллуса, а после вскрытия преддверия создавали второе отверстие в дне преддверия. Лагену вскрывали острой иглой после истончения лагенарной костной капсулы с помощью тонкого бора. В качестве маркера использовали быстродиффундирующий БДА.

Аппликацию маркера в область лагенарного эпителия производили под визуальным контролем, применяя тонкие вольфрамовые иглы, на кончики которых были нанесены частички пастообразного БДА. Транскардиальную перфузию осуществляли через шесть дней после аппликации маркера – вначале смесью, состоящей из физиологического раствора и фосфатного буфера в равных количествах, а затем фиксирующим раствором, содержащим в себе 2 % глутаральдегида и 1 % параформальдегида на фосфатном буфере.

Коронарные срезы мозга толщиной 50 мкм изготавливали на замораживающем микротоме. Для идентификации волокон, содержащих в себе БДА, был использован модифицированный диаминобензидиновый метод [19, 20]. Окрашивание таких волокон основывается на очень высоком сродстве белка биотина, являющегося частью молекулы маркера (БДА), и авидина, входящего в набор реактивов для выявления данного маркера. Авидин соединен с несколькими молекулами пероксидазы хрена (ПХ). Как известно, одна молекула ПХ обеспечивает энзиматическое расщепление 10^5 молекул перекиси водорода. Выделяющийся при этом кислород окисляет диаминобензидин, переводя его в нерастворимое состояние. Скопления окисленного диаминобензидина выпадают в виде осадка в локусах активации ПХ, что соответствует расположению меченых волокон. В результате этого обеспечивается высокая чувствительность метода выявления аксонного транспорта с использованием БДА: данный показатель приближается к чувствительности иммуногистохимических методик [21].

Окрашенные нейтральным красным срезы мозга заключали под покровные стекла в эпоксидную смолу. Расположение меченых волокон, имеющих черный цвет и хорошо различающихся в коронар-

ных срезах мозга на окружающем красном фоне, наносили на контуры долек и ядер мозжечка, установленные согласно схемам стереотаксического атласа головного мозга голубя [22]. В работе была использована классификация долек мозжечка в соответствии с описанием Ларселла [2, 23]. Согласно этой классификации, долька I, или листок I (*folium I*), расположена наиболее рострально и вентрально, тогда как самая каудальная долька обозначена как *folium X*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

После локального приложения БДА исключительно к области лагенарного эпителия накопившиеся маркер волокна обнаруживались в мозжечке голубя только на стороне введения. Основная масса окрашенных волокон выявлялась в вестибулоцереbellуме, т. е. в долях IX и X. Этот факт иллюстрируется изображениями срезов одного из типичных препаратов с локальной аппликацией БДА на область лагенарного эпителия (рис. 1). Кроме того, отдельные окрашенные волокна наблюдались также в вентральных частях долек I, III и VII.

На последовательных (соответственно rostro-caudальному направлению) срезах меченые волокна проходили в ипсилатеральном вестибулоцереbellуме (дольки IX и X) спереди назад и медиолатерально. Диаметр заполненных маркером волокон составлял 2–3 мкм. В части случаев меченые волокна можно было выявить на протяжении нескольких десятков – нескольких сот микрометров в плоскости одного среза (рис. 2, А, Б). В таких случаях меченые волокна обнаруживались также в соседних срезах.

Если же маркер апплицировали на область лагенарного эпителия каждого внутреннего уха, окрашенные волокна могли проследиваться на протяжении нескольких десятков микрометров в одном и том же срезе с двух сторон. Следует отметить, что количество окрашенных волокон в церебеллярных полях у одних и тех же животных было примерно в 20–50 раз меньше числа волокон, содержащих в себе БДА в двух основных мишенях первичных лагенарных волокон в вестибулярном ядерном комплексе – верхнем вестибулярном и нисходящем вестибулярном ядрах. Распределение меченых волокон в этих структурах было детально описано в нашей предыдущей работе [18].

Единичные окрашенные волокна выявлялись в

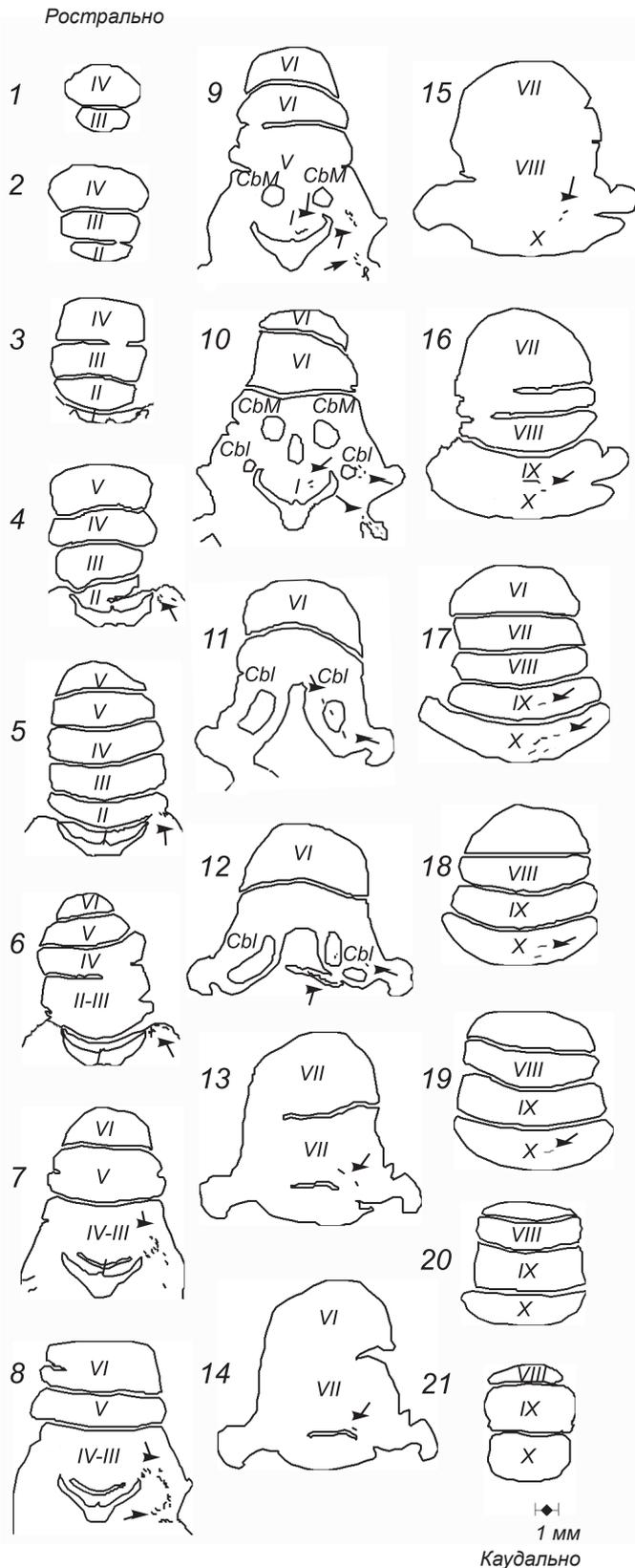
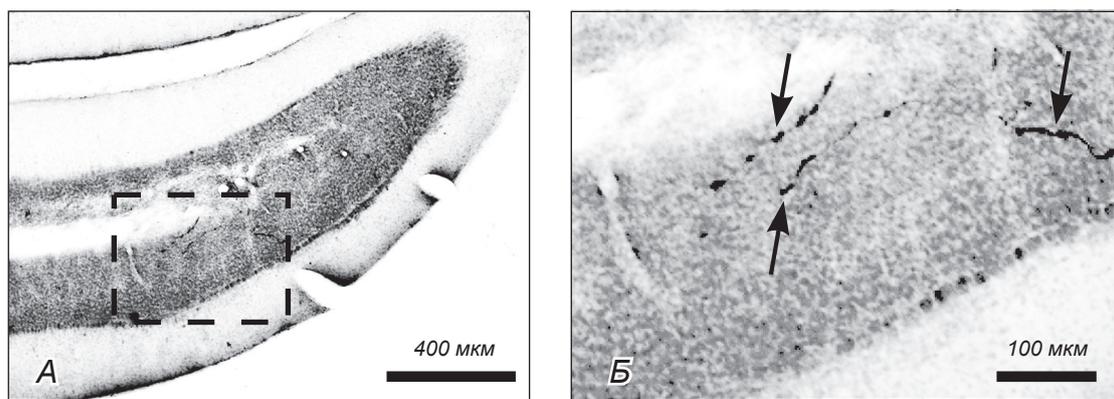


Рис. 1. Схемы распределения окрашенных волокон в мозжечке голубя после аппликации кристаллов биотинилированного декстранамина на область лагенарного эпителия в кохлеарном канале лабиринта правого внутреннего уха. Показаны фронтальные срезы толщиной 50 мкм, сделанные на различных уровнях (1–21) в rostro-каудальном направлении. Расстояние между соседними срезами, представленными на схеме, равно 200 мкм. Стрелками указаны скопления меченых волокон (имеют вид точек и линий). I–X – номера долек мозжечка, по Ларселлу [2, 22], *CbL* и *CbM* – латеральное и медиальное ядра мозжечка соответственно. Контуры ядер и долек мозжечка приведены в соответствии со стереотаксическим атласом мозга голубя [21].

Рис. 1. Схемы розподілу забарвлених волокон у мозочку голуба після аплікації кристалів біотинільованого декстранаміну на ділянку лагенарного епітелію в кохлеарному каналі лабіринту правого внутрішнього вуха.

большинстве препаратов и в дольке I, где они могли проследиваться в плоскости одного и того же среза на протяжении от нескольких десятков до 400 мкм. В одних и тех же препаратах количество окрашенных волокон в дольке I было в несколько раз меньше, чем в вестибулоцереbellуме. Если заполненные маркером лагенарные волокна всегда обнаруживались в наиболее каудовентральных (вестибулоцереbellум) и в большинстве случаев в наиболее ростральных (долька I) участках мозжечка, то наличие окрашенных волокон в других участках передней и задней долей мозжечка проявляло определенные индивидуальные различия. На диаграмме, построенной на основании данных для одной из экспериментальных особей, меченые волокна наблюдались в вентральных отделах долек III и VII (рис. 1). Однако в других препаратах в указанных местах окрашенные волокна не обнаруживались, но в то же время они визуализировались в соседних дольках. Вероятно, это является следствием следующего обстоятельства: БДА в различных препаратах воздействовал на разные участки лагены, имеющей вид полумесяца [24]. В свою очередь, данный факт может указывать на то, что разные участки лагены, имеющей длину около 1 мм [24] и иннервируемой примерно тысячей волокон лагенарного нерва [14, 25], обладают своими относительно специфическими центральными мишенями, в том числе в мозжечке.

Меченые волокна проходили либо латеральнее по отношению к латеральному ядру мозжечка (*CbL*), либо через его латеральные поля и не выявлялись в медиальном ядре мозжечка (*GbM*). Следует признать, что имеющиеся данные не являются



Р и с. 2. Микрофотографии заполненных маркером (биотинилированным декстранамином) волокон во фронтальном срезе мозжечка голубя после аппликации маркера на область лагенарного эпителия в кохлеарном канале лабиринта ипсилатерального правого внутреннего уха. Фрагмент на *А*, ограниченный пунктирной линией, приведен на *Б* в увеличенном виде. Стрелками указаны окрашенные волокна.

Р и с. 2. Мікрофотографії заповнених маркером (біотинільованим декстранаміном) волокон у фронтальному зрізі мозочка голуба після аплікації маркера на ділянку лагенарного епітелію в кохлеарному каналі лабіринту іпсилатерального правого внутрішнього вуха.

безоговорочным свидетельством наличия окончаний первичных лагенарных афферентов в латеральных ядрах мозжечка. Не исключено, что такие волокна проходят эти ядра транзитом.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе на основании результатов изучения антероградного аксонного транспорта после локального приложения метчика (БДА) к области лагенарного эпителия с последующим гистологическим контролем распространения этого маркера по перепончатому лабиринту подтверждено наличие первичных ипсилатеральных лагенарных проекций в кору мозжечка у птиц. Существование прямого входа из лагены в мозжечок установлено у представителей всех тех классов позвоночных, у которых лагена дифференцируется во внутреннем ухе как самостоятельный эндорган, – хрящевых [26] и костистых [27, 28] рыб, амфибий [29] и птиц [9, 17]. До настоящего времени в литературе отсутствуют сведения о первичных проекциях лагены у рептилий.

Основная масса волокон, имеющих вестибулярное происхождение, заканчиваются в вестибулоцереbellуме. Некоторые церебеллярные дольки получают проекции от первичных вестибулярных афферентов, но 90 % терминалей выявляются в ипсилатеральном комплексе *uvula–nodulus* [30].

Предполагается, что первичные вестибулярные проекции в вестибулоцереbellуме (*uvula* и *nodulus*) являются коллатералими первичных вестибулярных волокон, иннервирующих вестибулярные ядра. Это допущение было сделано на основании данных, полученных на кроликах с использованием метода двойной метки, когда один маркер (флюороголд) был инъецирован в *uvula–nodulus*, а второй (комплекс пероксидазы хрена с родаминола изоцианатом) – в вестибулярный комплекс [30]. Более чем в 50 % нейронов ганглия Скарпа обнаруживалось двойное окрашивание. Ранее упоминалось, что в коре мозжечка птиц места окончаний первичных афферентов от канальных крист и отолитных макул не дифференцированы [9]. В последние годы у птиц были установлены ряд особенностей организации вторичных вестибулярных афферентов, идущих от вестибулярных ядер к вестибулоцереbellуму. Моховидные волокна во флоккуле и *uvula–nodulus* происходят из тех областей вестибулярных ядер, которые получают преимущественные входы от полукружных каналов и отолитных эндорганов соответственно [31]. У приматов (макак) мозжечковые окончания первичных афферентов от отдельных отолитных эндорганов – саккулюсы и утрикулюсы – демонстрируют определенную пространственную специфику. При локальном приложении маркера к области саккулярной макулы наибольшая плотность меченых волокон выявлялась в *uvula* и в меньшей степени – в *nodulus*,

тогда как волокна, имеющие утрикулярное происхождение, наблюдались в основном в *nodulus* и в меньшей степени – во флюкюле, парафлюкюле, билатерально в фастигиальных ядрах и в *uvicula* [32].

Мы обнаружили, что лагена, кроме проекций к вестибулоцеребеллуму, посылает отдельные волокна и к другим долькам мозжечка, в том числе к дольке I. Вероятно, это связано с определенной спецификой организации церебеллярных проекций лагены у птиц, у которых данный уникальный отолитный эндорган тесно примыкает к органу слуха. Наличие розеткообразных волоконных проекций в гранулярном слое коры мозжечка может свидетельствовать о том, что лагенарные структуры способны модулировать активность многих клеток Пуркинью через систему параллельных волокон. Локализация первичных лагенарных афферентов в основном в вестибулоцеребеллуме указывает на то, что лагена у птиц существенно причастна к выполнению вестибулярной функции.

В то же время следует упомянуть, что возможность участия лагены в процессе навигации у птиц стала вызывать определенные сомнения. Согласно недавно полученным данным, лагена птиц по содержанию ферромагнитных материалов (Fe, Co, Ni) достоверно не отличается от саккулюса и утрикулюса [33]. По своей форме (регулярной и цилиндрической) подавляющее большинство лагенарных отоконий сходны с лагенарными и утрикулярными [34], что не согласуется с предположением о специфичности функций аппарата лагенарных отоконий.

В. І. Хоревін^{1,2}

МОЗОЧКОВІ ПРОЕКЦІЇ ЛАГЕНИ (ТРЕТЬОГО ОТОЛІТНОГО ЕНДОРГАНА ВНУТРІШНЬОГО ВУХА) У ГОЛУБА

¹ Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця НАН України, Київ (Україна).

² Університет Вашингтона, Сент-Луїс (США).

Резюме

Мозочкові проекції первинних афферентів, які іннервують лагену – третій отолітний ендорган внутрішнього вуха, – були вивчені у голуба із застосуванням методу антероградного аксонного транспорту біотинильованого декстранаміну (БДА), котрий аплікували на ділянку лагенарного епітелію. Мічені волокна були виявлені іпсилатерально в різних часточках мозочка, але переважно в його каудовен-

тральних ділянках (часточки IX і X) і часточці I. В ядрах мозочка забарвлені волокна спостерігалися тільки в латеральному ядрі, і вони проходили вздовж його латерального краю. Присутність основної маси первинних лагенарних афферентів у каудовентральних ділянках мозочка, які розглядаються як вестибулоцеребеллум та являють собою головну зону закінчення первинних і вторинних вестибулярних волокон, може вказувати на причетність лагени до виконання вестибулярної функції у птахів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. F. Colin, L. Ris, and E. Godaux, "Neuroanatomy of the cerebellum," in: *The Cerebellum and Its Disorders*, M. Manto and M. Pandolfo (eds.), Cambridge Univ. Press, Cambridge (2002), pp. 6-29.
2. O. Larsell, *The Comparative Anatomy and Histology of the Cerebellum from Myxinoidea Through Birds*, Univ. Minnesota Press, Minneapolis (1967).
3. A. N. Iwaniuk, P. L. Hurd, and D. R. W. Wylie, "The comparative morphology of the cerebellum in caprimulgiform birds: evolutionary and functional implications," *Brain, Behav., Evolut.*, **67**, No. 1, 53-68 (2006).
4. C. Ghez and W. T. Thach, "The cerebellum," in: *Principles of Neural Sciences*, E. R. Kandel, J. H. Schwarz, and T. M. Jessel (eds.), McGraw-Hill Health Prof. Divis., New York (2000), pp. 832-852.
5. M. M. Paula-Barbosa and M. A. Sobrinho-Simões, "An ultrastructural morphometric study of mossy fiber endings in pigeon, rat and man," *J. Comp. Neurol.*, **170**, No. 3, 365-379 (1976).
6. N. H. Barmack, "Central vestibular system: vestibular nuclei and posterior cerebellum," *Brain Res. Bull.*, **60**, Nos. 5/6, 511-541 (2003).
7. J. A. Büttner-Ennever, "A review of otolith pathways to brainstem and cerebellum," *Ann. New York Acad. Sci.*, **871**, 51-64 (1999).
8. R. Rashed, T. Imagawa, and M. Uehara, "A quantitative study of the purkinje cells in the cerebellum and the inferior olivary neurons in the chickens," *J. Vet. Med. Sci.*, **67**, No. 12, 1261-1263 (2005).
9. E. Schwarz and D. W. Schwarz, "The primary vestibular projection to the cerebellar cortex in the pigeon (*Columba livia*)," *J. Comp. Neurol.*, **216**, No. 4, 438-444 (1983).
10. L. Baird, "Anatomical features of the inner ear in submammalian vertebrates," in: *Handbook of Sensory Physiology*, Vol. 5/1, W. D. Keidel and W. D. Neff (eds.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1974), pp. 159-212.
11. Y. Harada, M. Taniguchi, H. Namatame, and A. Iida, "Magnetic materials in otoliths of bird and fish lagena and their function," *Acta Otolaryngol.*, **121**, No. 5, 590-595 (2001).
12. Y. Harada, "Experimental analysis of behavior of homing pigeons as a result of functional disorders of their lagena," *Acta Otolaryngol.*, **122**, No. 2, 132-137 (2002).
13. Y. Harada, "The relation between the migration function of birds and fishes and their lagena function," *Acta Otolaryngol.*, **128**, No. 4, 432-439 (2008).
14. J. Schwarzkopf, "Structure and function of the ear of auditory brain area in birds," in: *Hearing Mechanisms in Vertebrates*, CIBA Foundat. Symp., Little Brown and Co., Boston (1967),

- pp. 41-58.
15. R. L. Boord and H. J. Karten, "The distribution of primary lagenar fibers within the vestibular nuclear complex of the pigeon," *Brain, Behav., Evolut.*, **10**, Nos. 1/3, 228-235 (1974).
 16. A. Kaiser and G. A. Manley, "Brainstem connections of the macula lagenae in the chicken," *J. Comp. Neurol.*, **374**, No. 1, 108-117 (1996).
 17. J. D. Dickman and Q. Fang, "Differential central projections of vestibular afferents in pigeons," *J. Comp. Neurol.*, **367**, No. 1, 110-131 (1996).
 18. В. И. Хоревин "Центральные проекции лагены (третьего отолитного эндоргана внутреннего уха) у голубя", *Нейрофизиология/Neurophysiology*, **40**, № 3, 199-210 (2008).
 19. X. Si, M. M. Zakir, and J. D. Dickman, "Afferent innervation of the utricular macula in pigeons," *J. Neurophysiol.*, **89**, No. 3, 1660-1677 (2003).
 20. M. Zakir, D. Huss, and J. D. Dickman, "Afferent innervation patterns of the saccule in pigeons," *J. Neurophysiol.*, **89**, No. 1, 534-550 (2003).
 21. S.-M. Hsu, L. Raine, and H. Fanger, "Use of avidin-biotin-peroxidase complex (ABC) in immunoperoxidase techniques: a comparison between ABC and unlabeled antibody (PAP) procedures," *J. Histochem. Cytochem.*, **29**, No. 4, 577-580 (1981).
 22. H. J. Karten and W. Hodos, *A Stereotaxic Atlas of the Brain of Pigeon (Columbia livia)*, Walter Reed Army Inst. Res., The Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland (1967).
 23. O. Larsell, "The development and subdivisions of the cerebellum of birds," *J. Comp. Neurol.*, **89**, No. 2, 123-189 (1948).
 24. U. Rosenhall, "Some morphological principles of the vestibular maculae in birds," *Arch. Klin. exp. Ohr. - u. Kehlk. Heilk.*, **197**, 154-182 (1970).
 25. C. Köppl, A. Wegscheider, O. Gleich, and G. A. Manley, "A quantitative study of cochlear afferent axons in birds," *Hear. Res.*, **139**, No. 2, 123-143 (2000).
 26. M. A. Barry, "Afferent and efferent connections of the primary octaval nuclei in the clearnose skate, *Raja eglanteria*," *J. Comp. Neurol.*, **266**, No. 4, 457-477 (1987).
 27. C. A. McCormick and M. R. Jr. Braford, "Organization of inner ear endorgan projections in the goldfish, *Carassius auratus*," *Brain, Behav., Evolut.*, **43**, Nos. 4/5, 189-205 (1994).
 28. S. M. Tomchik and Z. Lu, "Octavolateral projections and organization in the medulla of a teleost fish, the sleeper goby (*Dormitator latifrons*)," *J. Comp. Neurol.*, **481**, No. 1, 96-117 (2005).
 29. E. Rácz, T. Bácskai, G. Halasi, et al., "Organization of dye-coupled cerebellar granule cells labeled from afferent vestibular and dorsal root fibers in the frog *Rana esculenta*," *J. Comp. Neurol.*, **496**, No. 3, 382-394 (2006).
 30. N. M. Barmack, R. W. Baughman, P. Errico, and H. Shojaku, "Vestibular primary afferent projection to the cerebellum of the rabbit," *J. Comp. Neurol.*, **327**, No. 4, 521-534 (1993).
 31. J. M. Pakan, D. J. Graham, A. N. Iwaniuk, and D. R. Wylie, "Differential projections from the vestibular nuclei to the flocculus and uvula-nodulus in pigeons (*Columba livia*)," *J. Comp. Neurol.*, **508**, No. 3, 402-417 (2008).
 32. S. D. Newlands, J. T. Vrabec, I. M. Purcell, et al., "Central projections of the saccular and utricular nerves in macaques," *J. Comp. Neurol.*, **466**, No. 1, 31-47 (2003).
 33. Y. Zhao, Y. N. Huang, L. Shi et al., "Analysis of magnetic elements in otoliths of the macula lagena in homing pigeons with inductively coupled plasma mass spectrometry," *Neurosci. Bull.*, **25**, No. 3, 101-108 (2009).
 34. C.X. Li, M. Gong, Y. N. Huang, et al., "Morphometry of otoliths in chicken macula lagena," *Neurosci. Lett.*, **404**, No. 1, 83-86 (2006).