

幼龄红嘴相思鸟小脑皮质组织学结构

梁娜^① 彭西^{①*} 袁施彬^{②*} 陈科杰^①

① 四川农业大学动物医学院 温江 611130; ② 西华师范大学生命科学学院 南充 637000

摘要: 为了探讨不同日龄幼龄红嘴相思鸟 (*Leiothrix lutea*) 小脑皮质的组织学结构变化, 分别以 1、5、9 日龄红嘴相思鸟为研究对象, 通过 H.E 和甲苯胺蓝法进行染色, 光镜下观察红嘴相思鸟小脑冠状切面的显微结构。结果显示, 1 日龄时, 小脑皮层由外颗粒层 (EGL)、浦肯野细胞层 (PCL) 和内颗粒层 (IGL) 3 层构成, 外颗粒层较厚且清晰, 而浦肯野细胞层和内颗粒层界限不清楚; 5 日龄和 9 日龄时, 小脑皮质均可见外颗粒层、分子层 (ML)、浦肯野细胞层和内颗粒层 4 层结构。对 3 个日龄红嘴相思鸟小脑皮质各层厚度进行单因素方差分析, 随日龄增长, 小脑皮质、分子层和内颗粒层厚度极显著增厚 ($P < 0.01$), 浦肯野细胞体积也极显著增加 ($P < 0.01$); 外颗粒层厚度变化不明显 ($P > 0.05$), 呈现先增厚后变薄的趋势, 与皮质厚度的比例逐渐减小。研究表明, 幼龄红嘴相思鸟在出生后, 随日龄增长, 小脑皮质层逐渐发育成熟。内颗粒层与外颗粒层的相对变化规律表明, 内颗粒层细胞是由外颗粒层迁移而来的。

关键词: 红嘴相思鸟; 小脑皮层; 发育; 组织学

中图分类号: Q954.6 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2015) 05-744-08

Histological Observation on the Development of Cerebellar Cortex in Red-billed Leiothrix (*Leiothrix lutea*) after Early Hatching

LIANG Na^① PENG Xi^{①*} YUAN Shi-Bin^{②*} CHEN Ke-Jie^①

① College of Veterinary Medicine, Sichuan Agriculture University, Wenjiang 611130; ② College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637000, China

Abstract: To study the histological changes of cerebellar cortex of immature red-billed leiothrix (*Leiothrix lutea*) at different days of age, brains were sampled from red-billed leiothrix at 1, 5 and 9 days of age. By using H.E and toluidine blue staining as well as microscopy, the coronal section of the cerebellum was observed to analyze the changes of cellular and postnatal structural patterns, and all the data were analyzed with one-way ANCOVA. The H.E staining showed that the cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 1 day of age consisted of three layers, namely external granular layer (EGL), unclear Purkinje cell layer (PCL) and internal granular layer (IGL); the external granular layer was obvious, but the margin of Purkinje cell layer

基金项目 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室开放基金项目 (No. XNYB11-4, 2011-20);

* 通讯作者, E-mail: pengxi197313@163.com, yshibin@sina.com;

第一作者介绍 梁娜, 女, 硕士研究生; 研究方向: 动物病理及组织胚胎学; E-mail: liangna19911314@163.com。

收稿日期: 2014-12-14, 修回日期: 2015-07-06 DOI: 10.13859/j.cjz.201505010

and internal granular layer was not distinct (Fig. 1a, d). At 5 and 9 days of age, a clear four-layer structure was observed, including external granular layer, molecular layer (ML), Purkinje cell layer and internal granular layer (IGL) (Fig. 1b - c, e - f). With the increase of the age, the thicknesses of cortex, molecular layer and internal granular layer were significantly increased ($P < 0.01$). Toluidine blue staining showed clearly that the size of Purkinje cells was significantly increased with the increase of age. At 1 day of age, the Purkinje cell was small with pyriform and the Nissl body was dark-colored (Fig. 2a, b); at 5 days of age, the Purkinje cells were enlarged (Fig. 2c, d). At 9 days of age, the size of the Purkinje cells was increased and the boundary between Purkinje cell layer and internal granular layer was apparent (Fig. 2e, f). Although the thickness of external granular layer became thinner after a slight increase, there was no significant change ($P > 0.05$) (Table 1). There was a reduced proportion of the external granular layer to the cortex (Table 2). Also the index of internal granular layer to the cortex was increased (Table 2). The results showed that the histological structure of cerebellar cortex was gradually matured in red-billed leiothrix after early hatching. The changes of external granular layer and internal granular layer suggested that the granular cells in internal granular layer might migrate from external granular layer.

Key words: Red-billed leiothrix *Leiothrix lutea*; Cerebellar cortex; Development; Histology

红嘴相思鸟(*Leiothrix lutea*), 别名红嘴玉、相思鸟、红嘴绿观音, 属雀形目鹎科画眉亚科, 是以昆虫为主食的杂食性动物(沈大平 2009)。红嘴相思鸟幼鸟为晚成性, 研究表明, 红嘴相思鸟雏鸟的恒温机制是在离巢后随着身体各部的进一步发育而逐渐完善起来的(马强等 2010)。迄今为止, 国内外对红嘴相思鸟的研究内容, 主要对其分布特点、生活习性、鸣声(廖文波等 2006)、色觉影响因素(Maier et al. 1993, Wiltschko et al. 1999)和行为活动及能量代谢(陈自勉等 1996)进行了研究, 也有对骨骼系统(王夕龙等 2011)和消化系统(齐赛飞等 2010)解剖结构的研究, 对红嘴相思鸟的疾病感染情况也有少量研究(王素华等 2004, 陈正民等 2011)。

大量的研究结果显示, 小脑不仅参与运动功能, 是维持身体平衡、调节肌肉张力和协调运动的控制中枢(Marr 1969, Black 1990), 还参与认知功能加工, 包括感知觉、学习、情绪控制、工作记忆等(Strata 2009)。鸟的眼大, 视觉敏锐, 飞翔时必须有精确的协调运动, 由此导致中脑视叶和小脑发达(程红 2000)。对鱼类(李仲辉等 1997)、爬行类(尚建科等

2007)和哺乳类(程相树等 2007)动物小脑皮质的研究表明, 各种动物的小脑在成长过程中皮质结构都会发生一定的变化, 均趋于向分子层(molecular layer, ML)、浦肯野细胞层(Purkinje cell layer, PCL)和颗粒层(granular layer, GL)三层结构的发展与完善。笔者对幼龄红嘴相思鸟的小脑皮质结构进行了显微观察, 旨在完善红嘴相思鸟小脑皮质的形态学研究, 以为雀形目动物的进化与适应、神经系统的发育提供基础研究资料, 同时为红嘴相思鸟的种群保护等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1、5、9 日龄红嘴相思鸟雄鸟各 3 羽, 由西华师范大学红嘴相思鸟人工驯养繁殖实验室提供。

1.2 仪器设备

石蜡切片机(Leica, Germany)、显微照相系统(Nikon 3 CCD)、光学显微镜(Olympus, Japan)、恒温水浴锅等。

1.3 研究方法

1.3.1 H.E 染色 分别采取 1、5、9 日龄红嘴

相思鸟各 3 羽的全脑于 4% 多聚甲醛磷酸缓冲液中固定 24 h 以上，石蜡包埋，连续冠状切片（厚度 5 μm），改良 H.E 染色（李爱红 2009），光学显微镜下观察照相。

1.3.2 甲苯胺蓝染色 切片常规脱蜡至水，甲苯胺蓝滴染后于 50 ~ 60℃ 恒温箱中染色 40 min，蒸馏水洗并用 0.15% 盐酸酒精分化 2 ~ 3 s；水洗后梯度酒精脱水，二甲苯透明，中性塑胶封片（周君等 2010）。光镜下观察小脑皮质中浦肯野细胞的形态、大小和在小脑皮质的分布情况并照相。

1.3.3 统计学方法 采用光学显微镜和显微照相系统观察小脑皮质各层的形态，所有切片均在物镜为 10 倍、40 倍、100 倍视野下观察，每

组切片均选择 40 倍光镜下 10 个视野进行数据测量。各皮层厚度、浦肯野细胞的宽度和高度以及颗粒细胞的直径采用艾浦图像处理分析 4.0 软件进行测量，精确至 0.000 01 μm，所有数据均采用 SPSS Statistics 17.0 进行单因素方差分析处理，结果以平均值 ± 标准差 (Mean ± SD) 表示。

2 结果

2.1 红嘴相思鸟小脑皮质的分层和形态结构变化

H.E 染色结果（图 1），1 日龄时小脑皮质由外颗粒层（external granular layer, EGL）、浦肯野细胞层和内颗粒层（internal granular layer,

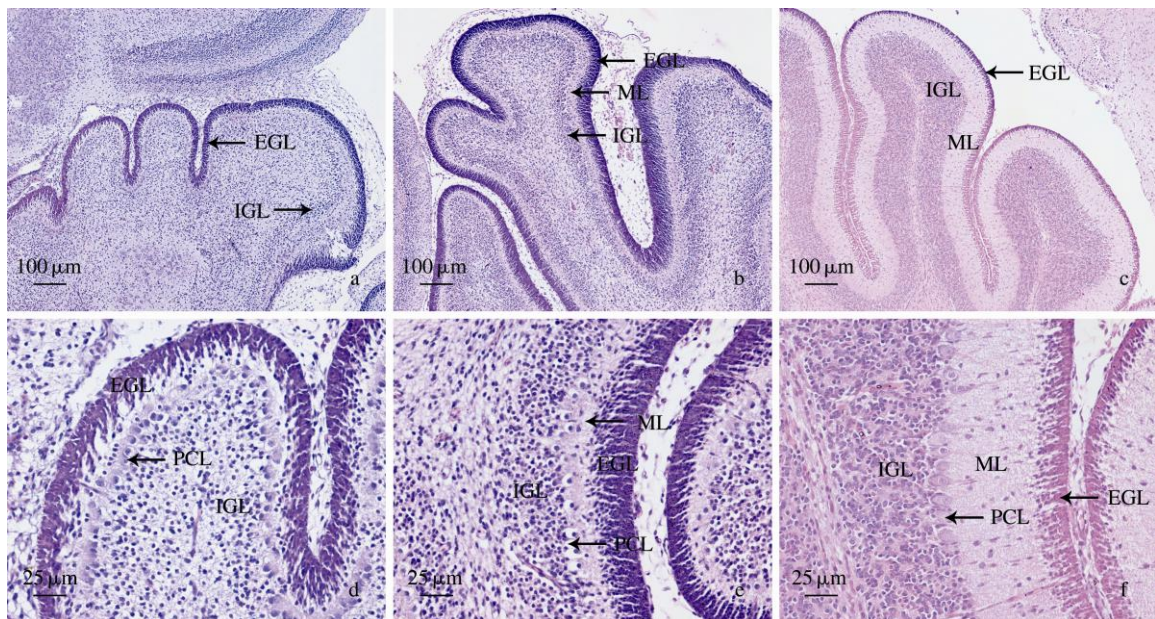


图 1 红嘴相思鸟小脑皮质发育显微结构（H.E 染色）

Fig. 1 Developmental changes in the cerebellar cortex of red-billed leiothrix as revealed by H.E staining and microscopy

a. 1 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（100 ×）；b. 5 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（100 ×）；c. 9 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（100 ×）；d. 1 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（400 ×）；e. 5 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（400 ×）；f. 9 日龄红嘴相思鸟小脑皮质（400 ×）。

a. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 1 day of age (100 ×); b. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 5 days of age (100 ×); c. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 9 days of age (100 ×); d. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 1 day of age (400 ×); e. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 5 days of age (400 ×); f. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 9 days of age (400 ×).
EGL. 外颗粒层; IGL. 内颗粒层; ML. 分子层; PCL. 浦肯野细胞层。

EGL. External granular layer; IGL. Internal granular layer; ML. Molecular layer; PCL. Purkinje cell layer.

IGL) 构成, 外颗粒层较厚且清晰, 而浦肯野细胞层和内颗粒层界限不清楚; 5 日龄和 9 日龄时小脑皮质均可见外颗粒层、分子层、浦肯野细胞层和内颗粒层 4 层结构 (图 1a ~ c)。图 1d ~ f 显示高倍镜下不同日龄的小脑皮质结构及细胞形态。1 日龄时, 内颗粒层细胞排列稀疏, 细胞小而圆, 细胞核深染蓝色, 细胞浆极少、不易辨识; 外颗粒层细胞呈卵圆形或长椭圆形, 排列较紧密, 与内颗粒层细胞比较, 胞体较大, 胞浆较丰富, 细胞核着蓝色相对较浅致细胞呈蓝紫色, 符合处于分裂及增殖状态细胞所特有的形态。5 日龄和 9 日龄时, 小脑皮质逐渐增厚; 浦肯野细胞增大; 外颗粒层和浦肯野细胞层间的分子层逐渐明显, 在低倍镜下

呈淡粉色; 内、外颗粒层内细胞的形态特点与 1 日龄时相似。5 日龄时, 外颗粒层较 1 日龄时增厚, 内颗粒层增厚且细胞排列较 1 日龄时紧密。9 日龄时外颗粒层相对变薄; 而内颗粒层明显增厚, 细胞排列较 5 日龄时更紧密。随日龄增加, 内颗粒层内细胞密度逐渐增加 (图 1d ~ f)。

甲苯胺蓝染色结果显示了小脑皮质浦肯野细胞的变化情况 (图 2)。1 日龄时, 小脑皮质浦肯野细胞常错落排列, 且在大部分区域难以观察到连续排列的层次; 在排列整齐且较紧密的局部, 可观察到浦肯野细胞体积较小, 胞体呈梨形, 核膜和细胞膜均清晰 (图 2a, b)。5 日龄和 9 日龄时见有清晰的浦肯野细胞层,

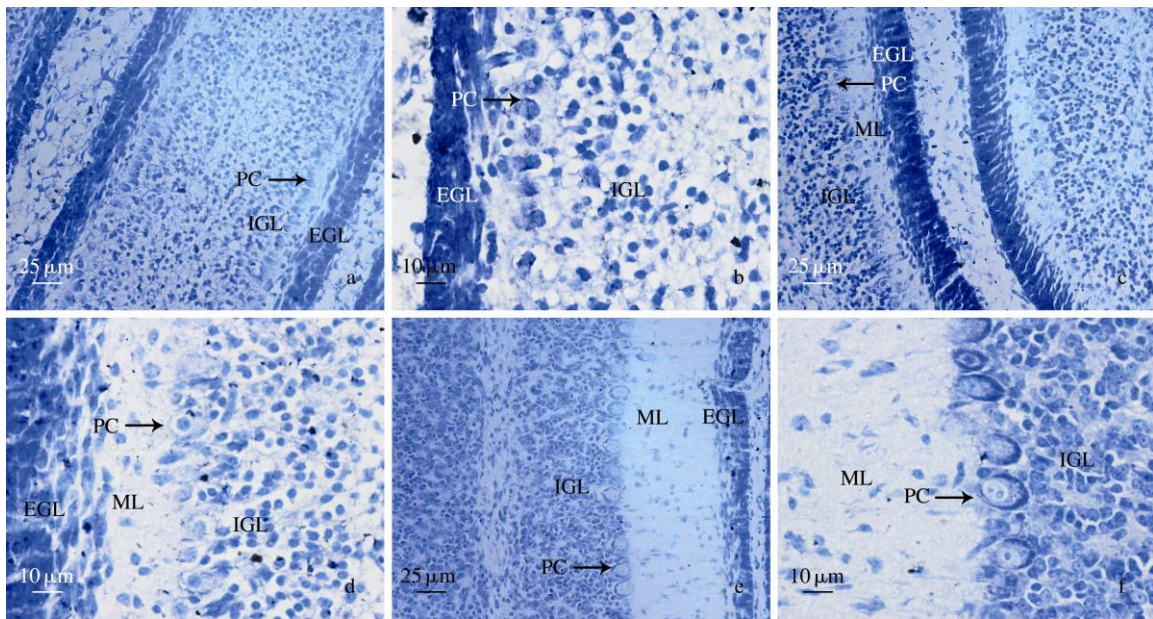


图 2 红嘴相思鸟小脑皮质显微结构 (甲苯胺蓝染色)

Fig. 2 Developmental changes in the cerebellar cortex of red-billed leiothrix as revealed toluidine blue staining and microscopy

a. 1 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (400 ×); b. 1 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (1 000 ×); c. 5 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (400 ×); d. 5 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (1 000 ×) e. 9 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (400 ×); f. 9 日龄红嘴相思鸟小脑皮质 (1 000 ×)。

a. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 1 day of age (400 ×); b. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 1 day of age (1 000 ×); c. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 5 days of age (400 ×); d. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 5 days of age (1 000 ×); e. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 9 days of age (400 ×); f. The cerebellar cortex of red-billed leiothrix at 9 days of age (1 000 ×).

EGL. 外颗粒层; IGL. 内颗粒层; ML. 分子层; PC. 浦肯野细胞。

EGL. External granular layer; IGL. Internal granular layer; ML. Molecular layer; PCL. Purkinje cell.

细胞多单层排列。与 1 日龄时比较, 浦肯野细胞体积增大, 胞核着色变浅呈空泡状, 核仁较小, 尼氏体深染, 其所占细胞体积比例增大(图 2c ~ f)。

2.2 小脑皮质各层厚度变化

皮质各层厚度测量结果见表 1。整个小脑皮质从 1 日龄到 9 日龄呈现持续增厚的状态, 5 日龄厚度较 1 日龄时极显著增加 ($P < 0.01$), 9 日龄厚度较 5 日龄时极显著增加 ($P < 0.01$); 外颗粒层厚度从 1 日龄到 5 日龄有增加, 但差异不明显 ($P > 0.05$), 从 5 日龄到 9 日龄期间厚度减少, 但差异不明显 ($P > 0.05$); 1 日龄到 9 日龄期间, 浦肯野细胞的宽度和高度均极显著增加 ($P < 0.01$); 分子层在出生后的增幅最明显, 1 日龄时尚不明显, 随着日龄的增长, 分子层逐渐增殖分化成为浦肯野细胞、颗粒细胞等神经网络的交汇区, 随着日龄的增长, 分

子层和内颗粒层在 5 日龄和 9 日龄时均明显增厚 ($P < 0.01$)。

小脑皮质各层厚度与小脑皮质厚度的比例见表 2。随着日龄的增加, 外颗粒层占整个皮质的厚度比例逐渐减小, 5 日龄较 1 日龄所占比例减小幅度不明显, 9 日龄较 5 日龄厚度所占比例减小幅度较大。9 日龄较 5 日龄分子层厚度所占比例明显增加, 而内颗粒层厚度所占比例保持稳定。

3 讨论

3.1 幼龄红嘴相思鸟小脑皮层发育

幼龄红嘴相思鸟在出生 1 日龄时小脑皮层仅外颗粒层较清晰, 未见明显分子层, 且内颗粒层和浦肯野细胞层分界不清; 5 日龄和 9 日龄时, 均可见明显的外颗粒层、分子层、内颗粒层和浦肯野细胞层 4 层结构。随日龄增加,

表 1 小脑皮质各层厚度 (μm)

Table 1 The thickness of each layer in cerebellar cortex

| | 日龄 The day of age | | |
|---------------------------------|------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | 1 | 5 | 9 |
| 外颗粒层 External granular layer | 21.941 6 \pm 3.297 7 | 25.254 6 \pm 2.128 0 | 23.623 1 \pm 4.212 5 |
| 内颗粒层 Internal granular layer | — | 43.447 7 \pm 2.949 6 ^A | 79.186 3 \pm 9.674 8 ^B |
| 分子层 Molecular layer | — | 22.349 3 \pm 3.593 0 ^A | 57.050 9 \pm 5.261 5 ^B |
| 浦肯野细胞宽度 Width of Purkinje cell | — | 4.404 7 \pm 0.703 8 ^A | 7.704 7 \pm 1.152 6 ^B |
| 浦肯野细胞高度 Height of Purkinje cell | — | 5.594 3 \pm 1.042 6 ^A | 11.786 3 \pm 1.337 0 ^B |

表中数据以平均值 \pm 标准差表示; 同行上标有不同大写字母表示差异极显著, $P < 0.01$; “—”表示数据缺失。

Data are expressed as Mean \pm SD; The difference between data with different capital letters within a horizontal is extremely significant ($P < 0.01$); “—” indicates the data is absent.

表 2 小脑皮质各层与皮质厚度的比例

Table 2 The ratio of each layer and cerebellar cortex

| 日龄 The day of age | 外颗粒层/皮质 External granular layer / cerebellar cortex | 分子层/皮质 Molecular layer / cerebellar cortex | 内颗粒层/皮质 Internal granular layer / cerebellar cortex |
|----------------------|--|---|--|
| 1 | 0.33 | — | — |
| 5 | 0.29 | 0.26 | 0.51 |
| 9 | 0.15 | 0.37 | 0.51 |

“—”表示数据缺失。“—” indicates the data is absent.

外颗粒层的绝对厚度呈现先增加后下降的趋势, 但各日龄间差异不显著; 除外颗粒层外, 皮质各层厚度均逐渐增加, 分子层和内颗粒层的厚度增加最明显, 且内颗粒层内细胞密度也逐渐增加。钱雪松等(2000)报道, 人(*Homo sapiens*) 胚胎小脑皮质在 8 月龄时的神经元发育基本成熟, 分为外颗粒层、分子层、浦肯野细胞层和内颗粒层; 且随月龄增加, 外颗粒层的相对厚度下降, 绝对厚度增加。与人小脑皮质的发育规律不同, 红嘴相思鸟小脑皮质外颗粒层的绝对厚度随日龄增加不明显, 而其相对厚度下降。该结果表明, 不同种属动物的小脑皮质发育存在较大的差异。研究表明, 成年鸵鸟(*Struthio camelus*) (罗厚强等 1997) 和成年红腹锦鸡(*Chrysolophus pictus*) (尚建科等 2007) 小脑皮质均只有分子层、浦肯野细胞层和颗粒层 3 层结构。关于早成鸟小脑皮质发育的研究也较少, 阿依木古丽等(2011)研究了静宁鸡(*Gallus gallus domesticus*) 在胚胎期小脑皮质的变化, 该研究显示静宁鸡小脑皮质在胚胎早期分为厚的外颗粒层、浦肯野细胞层和薄的内颗粒层; 胚胎后期, 小脑皮质的外颗粒层变薄, 且见有明显的分子层、浦肯野细胞层和颗粒层。与静宁鸡比较, 红嘴相思鸟出壳后其小脑皮质的组织学结构与静宁鸡胚胎早期相似, 至 9 日龄时, 其组织学结构才与静宁鸡胚胎后期的相似。静宁鸡是早成鸟, 出壳时即具有自主采食和一定的体温调节能力, 红嘴相思鸟是晚成鸟, 至 10 日龄左右才具有与早成鸟出壳时相似的能力。本实验结果表明, 红嘴相思鸟的小脑皮质发育与其功能是相适应的, 孵化出壳时, 其小脑皮质发育还很不完善, 至 9 日龄左右, 其小脑皮质逐渐发育成熟, 因而其体温调节、自主采食、飞翔等功能也逐渐完善。

本实验采用显微测量细胞层厚度的方法, 对各细胞层厚度的动态变化进行分析。出生后 1 日龄至 9 日龄时, 外颗粒层厚度呈现先增厚后变薄的趋势, 而内颗粒层细胞则持续增厚。Rakic 等(1970)报道外颗粒层是小脑皮质中

的第二生发带。小鼠(*Mus musculus*) 在出生后 0 日龄时即可见到颗粒细胞的迁移, 苔藓纤维与外颗粒层的颗粒细胞连接, 外颗粒层细胞最终通过一定的迁移途径到达内颗粒层特定的位置(Liesi et al. 2003)。对小鼠胚胎期和胚后发育时期小脑皮质颗粒细胞迁移情况进行分析显示, 内颗粒层细胞的迁移还会受到内环境的影响(Williams et al. 2008)。Chátot(2010)报道, 外颗粒层是皮质发育过程中的又一细胞增殖区且内颗粒层细胞是由外颗粒层细胞迁移而来。本实验结果支持“细胞迁移学说”, 红嘴相思鸟出生后 1 日龄时外颗粒层细胞排列紧密, 5 日龄时, 由于细胞的不断分裂增殖, 外颗粒层有一定的增厚, 并且分裂增殖期细胞增多; 9 日龄时, 外颗粒层和内颗粒层呈现互为消长的变化规律, 随日龄增加, 外颗粒层相对厚度变薄, 内颗粒层相对厚度增加且细胞密度逐龄增加。该结果表明, 不断分裂增殖的外颗粒层细胞可能是迁移细胞的主要来源; 随着日龄的增长, 外颗粒层细胞持续向内迁移形成层次清晰的内颗粒层。

3.2 浦肯野细胞发育状况

本实验结果显示, 红嘴相思鸟在 1 日龄时, 浦肯野细胞层排列尚不连续, 5 日龄和 9 日龄时才见有清晰的单层细胞, 表明浦肯野细胞层在其刚出壳时尚未分化成熟, 之后随日龄增长才渐趋成熟。徐永平等(2004)报道, 山羊(*Capra ibex*) 胚胎的浦肯野细胞可能在第 8 周以前就已聚集定位, 在胚龄 14 周以后, 浦肯野细胞内细胞器才逐渐丰富并趋于完善, 这表明山羊胚胎的浦肯野细胞虽发生较早, 但发育较晚。对小鼠小脑皮质生物波的研究显示, 幼龄小鼠小脑的浦肯野细胞可以观测到生物波, 而这种波的传递方式在成年小鼠小脑皮质内消失, 表明小脑皮质微电路的形成也是一个不断完善的过程(Watt et al. 2009)。这些研究结果均表明, 浦肯野细胞的发育完善贯穿动物胚前及胚后幼龄时期, 浦肯野细胞逐渐完善的组织细胞结构和微电路都与机体功能的逐渐完善相关。浦肯

野细胞是小脑皮质唯一的传出性神经元（朱长庚 2002, 寿天德 2006）。浦肯野细胞可调节小脑皮质发育（Sotelo 2004）、参与运动神经冲动传导（Mathiesen et al. 1998, 陈蓉等 1999），且浦肯野细胞突触后膜上 AMPA（ α -amino-3-hydroxy-5-methyl-isoxazole-4-propionate receptor）受体的磷酸化作用参与小脑的学习记忆功能（刘勇等 2003）。因此，红嘴相思鸟出壳后，随着浦肯野细胞的组织结构和细胞结构逐渐完善，其运动功能和小脑记忆功能也渐趋完善，为其 10 日龄左右开始学习觅食和飞翔奠定了基础。尼氏体是由粗面内质网和游离核糖体构成，主要功能是合成神经递质、神经分泌物和神经元的结构蛋白。本实验显示，随日龄增长，幼龄红嘴相思鸟小脑浦肯野细胞尼氏体占细胞的比例有所增加，尼氏体逐渐丰富，表明浦肯野细胞合成蛋白质的功能增强，这与其生理功能的逐渐完善是相适应的。

致谢 在标本采集过程中得到了西华师范大学红嘴相思鸟人工驯养繁殖实验室的帮助，硕士研究生何杨、于正强参与样本采取，特此致谢！

参 考 文 献

- Black J E, Isaacs K R, Anderson B J, et al. 1990. Learning causes synaptogenesis, whereas motor activity causes angiogenesis, in cerebellar cortex of adult rats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(14): 5568–5572.
- Chátot A. 2010. Should I stay or should I go? Becoming a granule cell. *Trends in Neurosciences*, 33(4): 163–172.
- Liesi P, Akinshola E, Matsuba K, et al. 2003. Cellular migration in the postnatal rat cerebellar cortex: Confocal-infrared microscopy and the rapid Golgi method. *Journal of Neuroscience Research*, 72(3): 290–302.
- Maier E J, Bowmaker J K. 1993. Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, 172(3): 295–301.
- Marr D. 1969. A theory of cerebellar cortex. *The Journal of Physiology*, 202(2): 437–470.
- Mathiesen C, Caesar K, Akgören N, et al. 1998. Modification of activity-dependent increases of cerebral blood flow by excitatory synaptic activity and spikes in rat cerebellar cortex. *The Journal of Physiology*, 512(2): 555–566.
- Rakic P, Sidman R L. 1970. Histogenesis of cortical layers in human cerebellum, particularly the lamina dissecans. *Journal of Comparative Neurology*, 139(4): 473–500.
- Sotelo C. 2004. Cellular and genetic regulation of the development of the cerebellar system. *Progress in Neurobiology*, 72(5): 295–339.
- Strata P, Thach W T, Ottersen O P. 2009. New insights in cerebellar function. *Neuroscience*, 162(3): 545–548.
- Watt A J, Cuntz H, Mori M, et al. 2009. Traveling waves in developing cerebellar cortex mediated by asymmetrical Purkinje cell connectivity. *Nature Neuroscience*, 12(4): 463–473.
- Williams I M, Carletti B, Leto K, et al. 2008. Cerebellar granule cells transplanted *in vivo* can follow physiological and unusual migratory routes to integrate into the recipient cortex. *Neurobiology of Disease*, 30(1): 139–149.
- Wiltshcko W, Wiltshcko R. 1999. The effect of yellow and blue light on magnetic compass orientation in European robins, *Erithacus rubecula*. *Journal of Comparative Physiology A*, 184(3): 295–299.
- 阿依木古丽, 蔡勇, 魏锁成, 等. 2011. 静宁鸡胚脑发育的形态学观察. *西北民族大学学报: 自然科学版*, 32(1): 50–54.
- 陈蓉, 王彬. 1999. 家鸽小脑皮层浦肯野细胞电活动的研究. *动物学研究*, 20(3): 239–240, 177.
- 陈正民, 雷永良. 2011. 青田县红嘴相思鸟 H_5N_1 禽流感病毒核酸检测结果. *浙江预防医学*, 23(2): 32–33.
- 陈自勉, 宗浩. 1996. 红嘴相思鸟 *Leiothrix lutea* 行为观察和能量代谢的研究. *四川师范大学学报: 自然科学版*, 19(6): 107–110.
- 程红. 2000. 脊椎动物神经系统的比较. *生物学通报*, 35(11): 12–14.
- 程相树, 蒋祀英, 胡艳秋, 等. 2007. 小鼠小脑皮质的组织发生. *解剖学杂志*, 30(5): 576–581.
- 李爱红. 2009. 组织染色中 HE 染色法的改良. *中国当代医药*, 16(10): 54, 73.

- 李仲辉, 路纪琪, 王玉, 等. 1997. 河南鲤科鱼脑的形态学研究 (II). 四川动物, 16(3): 109-112.
- 廖文波, 李操, 陈守云, 等. 2006. 红嘴相思鸟鸣声的初步探讨. 四川动物, 25(4): 710-712.
- 刘勇, 王登高, 余争平. 2003. AMPA 受体与小脑的运动性学习记忆功能. 国外医学: 卫生学分册, 30(6): 351-356.
- 罗厚强. 2009. 鸵鸟小脑的形态学及 GABA 在其小脑内分布研究. 武汉: 华中农业大学硕士学位论文, 20-24.
- 马强, 肖文发, 苏化龙. 2010. 湖北兴山红嘴相思鸟繁殖生态初报. 动物学杂志, 45(2): 46-51.
- 齐赛飞, 袁施彬, 袁红, 等. 2010. 红嘴相思鸟的消化系统形态学研究. 四川动物, 29(4): 601-604.
- 钱雪松, 李陈莉, 仝字红, 等. 2000. 人胚胎小脑皮质神经细胞的发育. 解剖科学进展, 6(3): 283-285.
- 尚建科, 俞诗源, 陈玉琴, 等. 2007. 红腹锦鸡小脑皮层的显微和亚显微结构观察. 西北师范大学学报: 自然科学版, 43(6): 75-78.
- 沈太平. 2009. 红嘴相思鸟. 花卉, (8): 38-38.
- 寿天德. 2006. 神经生物学. 北京: 高等教育出版社, 3-9.
- 王素华, 杜爱芳, 顾建宏, 等. 2004. 首次在红嘴相思鸟体内发现多变环肠吸虫. 中国兽医杂志, 40(8): 9-10.
- 王夕龙, 袁施彬, 周材权, 等. 2011. 红嘴相思鸟的骨骼系统解剖. 西华师范大学学报: 自然科学版, 32(1): 55-62.
- 徐永平, 郑月茂, 赵慧英, 等. 2004. 出生前山羊小脑皮质神经元超微结构的观察. 西北农林科技大学报: 自然科学版, 32(11): 1-5.
- 周君, 陈勤. 2010. 神经细胞尼氏体染色方法改良. 生物学杂志, 27(5): 94-95.
- 朱长庚. 2002. 神经解剖学. 北京: 人民卫生出版社, 584-586.