

Influence de stimulations thermiques de la moëlle épinière sur le comportement thermorégulateur du chien*

Michèle Cormarèche-Leydier et Michel Cabanac

Laboratoire de Physiologie, Université Claude Bernard, U.E.R. Médicale Lyon-Sud-Ouest, Oullins/France

Reçu le 5 février, 1973

Influence of Thermal Stimulations of the Spinal Cord on the Thermoregulatory Behavior of the Dog

Summary. Thermodes were chronically implanted in the epidural space of 3 dogs. The dogs had learned to turn on a fan or infra-red lamps by making a voluntary head movement, in a climatic chamber. Their thermoregulatory behavior was therefore quantitatively measured.

Thermal stimulation of the spinal cord was achieved by perfusing water through the spinal thermode.

In a warm environment, spinal cord heating produced an increased behavioral fresh air request. On the other hand, spinal cord cooling had no effect upon behavioral fresh air request.

In a cold environment, results obtained with one dog showed a decreased behavioral infra-red request during spinal cord heating. Again, thermoregulatory behavior was not changed by spinal cord cooling.

These experiments demonstrate the existence of a warm sensitivity in the spinal cord capable of triggering thermoregulatory behavioral response. No evidence was found for a corresponding cold sensitivity.

Key words: Behavior — Temperature Regulation — Spinal Cord.

La sensibilité de la moëlle épinière aux variations de sa température a été décrite pour la première fois chez le chien légèrement anesthésié (Simon *et al.*, 1963). Depuis, ce résultat a été confirmé chez le chien non anesthésié (Simon *et al.*, 1965; Jessen, 1967 a, b; Jessen *et al.*, 1967), chez le lapin (Kosaka *et al.*, 1967, 1969; Iriki, 1968; Guieu et Hardy, 1970), chez le chat (Klussmann, 1967), chez le pigeon (Rautenberg, 1967), chez le cobaye (Brück et Wünnenberg, 1965, 1966), chez le boeuf (Hales et Jessen, 1969). La moëlle épinière est donc capable de mettre en oeuvre tous les moyens autonomes de thermorégulation. Rautenberg (1967) a noté, en outre, une adaptation posturale du pigeon soumis à un refroidissement spinal.

* Travail effectué grâce à l'aide financière du Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.) et de l'institut National de la Santé et de la Recherche Médicale (I.N.S.E.R.M.).

D'autre part, le comportement thermorégulateur instrumental est considéré comme une bonne mesure de la motivation thermorégulatrice depuis l'expérience princeps de Weiss (1957). Des stimulations thermiques placées à la surface de l'organisme (Weiss et Laties, 1960) ou en divers points du noyau thermique: hypothalamus chez le rat (Satinoff, 1964; Carlisle, 1966; Murgatroyd, 1966; Hardy et Murgatroyd, 1968), chez le porc (Baldwin et Ingram, 1967), chez le chien (Robinson et Hammel, 1967), chez le singe (Adair, 1969, Adair *et al.*, 1970; Pister *et al.*, 1967, Gale *et al.*, 1970), dans l'abdomen du chien (Cabanac *et al.*, 1965, 1966) ou le rectum du singe (Adair, 1971) sont accompagnées de réponses comportementales adaptées.

Il est logique de se demander si le comportement thermorégulateur instrumental peut être affecté par des modifications expérimentales de la température de la moëlle épinière. Le travail présenté ici se propose de répondre à cette question.

Méthodes

a Animaux. Les expériences ont été réalisées sur 3 chiens non anesthésiés: 2 mâles BUF. et AMI. et 1 femelle PEP., de taille moyenne (poids voisin de 12 kg). Les animaux sont nourris chaque jour à la même heure avec une nourriture synthétique contrôlée.

b Chambre climatique. Pour chaque expérience, l'animal est placé dans une boîte de laiton (de $1,05 \times 0,65 \times 0,58$ m) à température contrôlée par circulation d'eau dans sa double paroi. La température des parois peut être maintenue constante avec une précision de $\pm 2^\circ\text{C}$ dans une marge de 0 à 60°C . L'animal repose sur un plancher grillagé ménageant un coussin d'air de 20 mm entre le chien et le plancher de la chambre climatique. La chambre climatique est placée dans un laboratoire à température constante égale à 20°C .

c Dispositif de conditionnement. L'avant de la boîte est traversé par deux faisceaux lumineux. L'interruption de l'un déclenche la mise en circuit de lampes infra-rouges (de puissance 3×250 W) placées à 25 cm du plancher de la boîte. La coupure de l'autre faisceau provoque la mise en route d'un ventilateur (de puissance égale à 85 W) incorporé dans la paroi arrière de la cage. Chaque faisceau lumineux est émis par une lampe et focalisé par une lentille sur une cellule photoélectrique. Le signal provoqué par l'interruption d'un faisceau est reçu par un relais qui l'amplifie et le transmet à une minuterie (réglée sur 2 secondes) commandant la mise en circuit des lampes infra-rouges ou du ventilateur. Le relais de la cellule photoélectrique transmet aussi les impulsions à une totalisatrice imprimante. Les impressions sont recueillies toutes les 5 minutes.

Le chien est maintenu par un harnais souple, en position confortable, couché dans sa cage. L'apprentissage consiste à enseigner à l'animal, soumis à une agression thermique, à couper l'un des faisceaux lumineux par un mouvement volontaire du museau et à obtenir ainsi, pour 2 secondes, une bouffée d'air frais ou un rayonnement infra-rouge en récompense. L'ensemble de ce dispositif a été décrit précédemment (Cabanac *et al.*, 1970).

d Dispositif de stimulation thermique spinale. Les modifications de la température de la moëlle épinière sont réalisées par circulation d'eau à température contrôlée dans une thermode implantée de façon chronique dans le canal rachidien épidual du chien (*canalis vertebralis*). La thermode (tube de polyéthylène en U de 1,5 mm de

diamètre extérieur et 1,0 mm de diamètre intérieur), introduite dans le canal vertébral après laminectomie en C₂, est poussée jusqu' à l'extrémité caudale. L'implantation est effectuée dans des conditions aseptiques et sous anesthésie générale au Penthiobarbital sodique. Au cours des expériences, la circulation de l'eau dans la thermode médullaire est assurée par une pompe à circulation pour liquide. Le débit de l'eau circulant dans la thermode est de l'ordre de 50 ml · mn⁻¹ pour les chiens BUF et PEP. et de 80 ml · mn⁻¹ pour le chien AMI.

e Mesure des températures. La température de l'eau circulant dans les parois de la boîte de conditionnement (T_R), les températures hypothalamiques (Thy), rectale (Tre), une température cutanée interdigitale du membre antérieur droit (Ts) et la température de l'eau perfusant la thermode (Tth) sont enregistrées en continu. Toutes les températures sont mesurées à l'aide de thermocouples cuivre-constantan, Thy et Tre avec une précision de 0,1°C, T_R , Ts , Tth avec une précision de 0,5°C. Tth est prise égale à la moyenne arithmétique des températures de l'eau de perfusion mesurées à l'entrée et à la sortie de la thermode spinale.

f Chronologie expérimentale. L'intervention chirurgicale est pratiquée avant l'apprentissage. La récupération est rapide et se fait en quelques jours. On utilise la technique de façonnage (shaping) pour conditionner les chiens. La récompense (bouffée de chaleur infra-rouge en ambiance froide, bouffée d'air frais en ambiance chaude) est d'abord délivrée manuellement par l'expérimentateur pour tout mouvement de l'animal. Elle n'est ensuite dispensée que pour chaque mouvement volontaire du museau.

Placé en ambiance chaude, il a fallu 27 jours au chien BUF. pour apprendre à se servir de façon régulière du dispositif de refroidissement à raison de 90 minutes d'entraînement par jour. Dans les mêmes conditions, 2 mois et demie ont été nécessaires au chien PEP. et 15 jours au chien AMI. pour apprendre à se ventiler. Seul le chien BUF. a acquis le comportement de réchauffement en ambiance froide, l'endormissement intervenant généralement chez les autres chiens, même tondus, peu après leur mise en ambiance froide.

Résultats

L'activité comportementale de réchauffement ou de refroidissement est exprimée en nombre de mouvements volontaires du museau du chien pendant 5 minutes. Elle correspond à l'activité comportementale moyenne pour des périodes de mesure de durée égale à 30 minutes.

1. Activité comportementale en l'absence de stimulation thermique spinale

Elle a été mesurée chez le chien BUF. pour une gamme de températures radiantes comprises entre 0 et 59°C. La mesure est effectuée après une période préliminaire de 60 minutes nécessaire pour atteindre un régime constant du comportement et des températures. On observe une relation linéaire entre le nombre de demandes d'air frais en ambiance chaude et le nombre de demandes de chaleur infra-rouge en ambiance froide en fonction de l'intensité de l'agression (température radiante T_R). L'activité comportementale contrôle de demande d'air frais en ambiance chaude apparaît sur la figure 2. Elle correspond à 21 mesures et a pour équation :

$$\text{Réponse en 5 mn} = 1,83 T_R - 44,62$$

Le coefficient de corrélation est égal à 0,96.

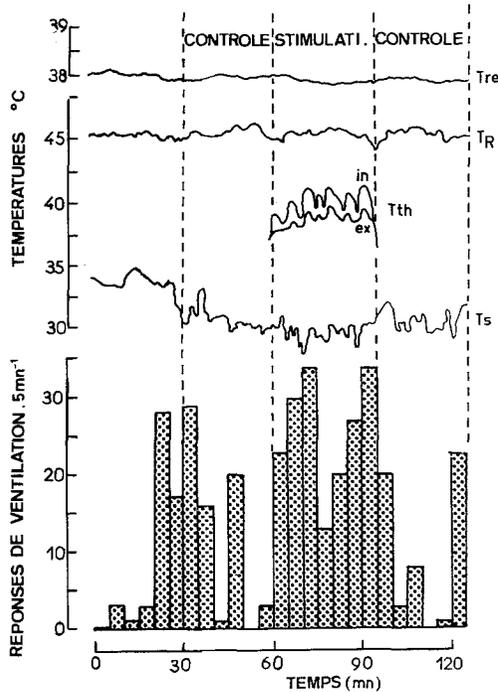


Fig. 1. Réponses comportementales de demande d'air frais au cours d'un réchauffement spinal chez le chien AML, placé en ambiance chaude. T_R température radiante ambiante; T_{re} température rectale; T_s température cutanée interdigitale de la patte antérieure droite; T_{th} température de l'eau perfusant la thermode spinale; *in* entrée; *ex* sortie. On voit que le nombre de récompenses demandées par le chien en 30 mn passe de 70 à 185 pendant le réchauffement spinal pour retourner ensuite à 61

Tableau 1. Réponses comportementales de demande d'air frais en ambiance chaude pour 5 réchauffements spinaux chez les chiens PEP. et AML. T_{th} : température moyenne de l'eau circulant dans la thermode spinale. Lors de l'expérience N° 3 le chien PEP. était exposé à 500 W infra-rouge outre la température ambiante de 58°C

Chien	T_R °C	Réponses de ventilation par 5 minutes			T_{th} °C
		30 mn avant	réchauffement 30 mn	30 mn après	
PEP.	58	16,0	27,5	7,3	43
	58	11,5	21,0	7,2	43,5
	58 + 500 W	25,2	40,3	40,0	43,5
AML.	45	29,2	57,7	32,0	42
	46	11,7	30,8	10,2	40

L'activité comportementale contrôle de demande de chaleur infra-rouge en ambiance froide apparait sur la figure 4. Elle correspond à 6 mesures et a pour équation:

$$\text{Réponse en } 5 \text{ mn} = -0,79 T_R + 25,30$$

Le coefficient de corrélation est égal à 0,97.

2. Activité comportementale au cours de réchauffements spinaux

La stimulation thermique de la moëlle épinière est effectuée pendant une période de 30 minutes suivant immédiatement la période témoin.

a Ambiance chaude. Les trois chiens ayant appris à se ventiler en ambiance chaude, 15 réchauffements ($41^\circ\text{C} < T_{th} < 44.5^\circ\text{C}$) ont été réalisées chez le chien BUF., trois réchauffements ($43^\circ\text{C} < T_{th} < 43.5^\circ\text{C}$) chez le chien PEP. et 2 réchauffements ($40^\circ\text{C} < T_{th} < 42^\circ\text{C}$) chez le chien (BUF., trois ...) AMI. La figure 1 présente un exemple d'expérience du chien AMI., placé à 45°C , le tableau 1 l'ensemble des résultats obtenus avec les chiens AMI. et PEP. et la figure 2 la totalité des perfusions chaudes effectuées sur le chien BUF. pour des ambiances chaudes variées.

b Ambiance froide. Seul le chien BUF. a acquis le comportement de demande de lampes infra-rouges en ambiance froide. La figure 3 présente

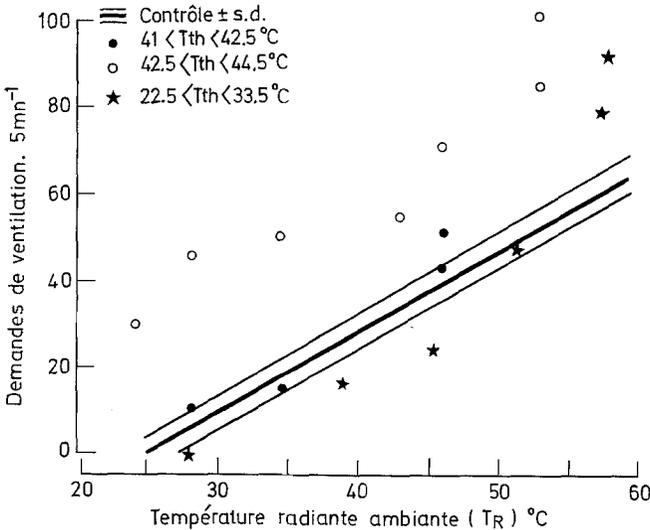


Fig. 2. Réponses comportementales de demande d'air frais au cours de stimulations thermiques chaudes et froides de l'espace épidual du chien BUF. en fonction de la température radiante ambiante (T_{th} température moyenne de l'eau circulant dans la thermode spinale). On voit que le réchauffement augmente le nombre de réponses du chien alors que le refroidissement est sans effet

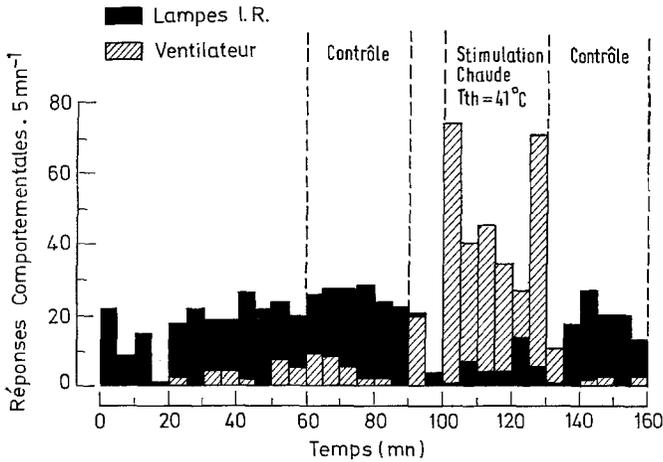


Fig. 3. Réponses comportementales de demande de chaleur et d'air frais au cours d'un réchauffement spinal chez le chien BUF, placé en ambiance froide ($T_R = 0^\circ\text{C}$). On voit que le réchauffement spinal diminue la demande de chaleur infra-rouge et lui substitue une forte demande d'air frais

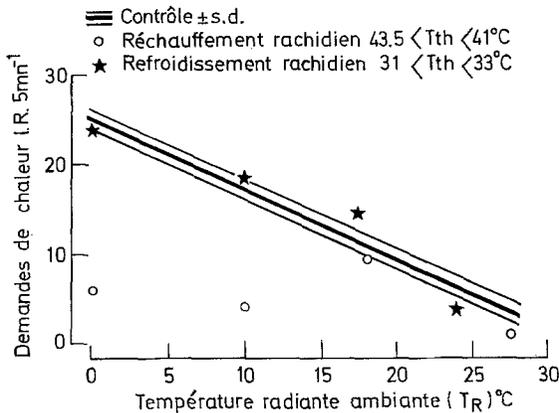


Fig. 4. Réponses comportementales de demande de chaleur infra-rouge au cours de stimulations thermiques chaudes et froides de l'espace spinal épidermique du chien BUF, en fonction de la température ambiante. On voit que le comportement est inhibé par le réchauffement spinal

un exemple d'expérience pour laquelle le chien utilise à la fois le dispositif de réchauffement et de refroidissement. La figure 4 montre les résultats obtenus au cours de 4 réchauffements spinaux chez ce chien.

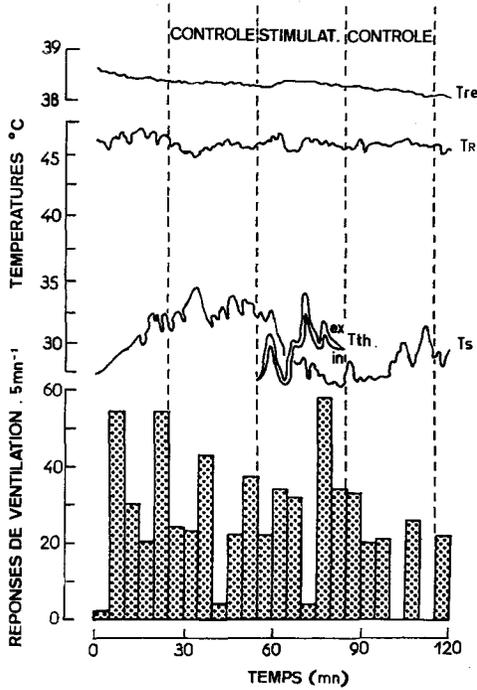


Fig. 5. Réponses comportementales de demande d'air frais au cours d'un refroidissement spinal chez le chien AMI. placé en ambiance chaude. Le refroidissement spinal est sans effet sur le comportement. Il entraîne seulement une vasoconstriction périphérique

Tableau 2. Réponses comportementales de demande d'air frais en ambiance chaude pour 7 refroidissements spinaux chez les chiens PEP. et AMI. T_{th} = température moyenne de l'eau circulant dans la thermode spinale

Chien	T_R °C	Réponses de ventilation par 5 minutes			T_{th} °C
		30 mn avant	refroidissement 30 mn	30 mn après	
PEP.	58	7,7	8,3	4,0	36,5
	58 + 500 W	40,7	42,7	40,3	34
	58 + 500 W	30,5	26,7	25,2	33,5
	58 + 500 W	31,3	27,3	15,5	23,5
	58 + 500 W	31,7	18,3	13,5	16,5
AMI.	46	26,2	31,3	12,0	30
	50	28,5	29,7	30,5	30

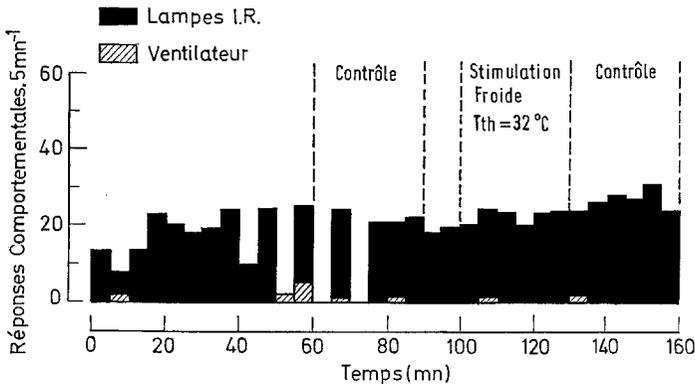


Fig. 6. Réponses comportementales de demande de chaleur et d'air frais au cours d'un refroidissement spinal chez le chien BUF, placé en ambiance froide ($T_R = 0^\circ\text{C}$). La stimulation est sans effet sur le comportement

3. *Activité comportementale au cours de refroidissements spinaux*

De façon identique aux stimulations chaudes, le refroidissement spinal est pratiqué pendant une période de 30 minutes suivant immédiatement la période contrôle.

a Ambiance chaude. L'intervalle de températures utilisées pour refroidir la moëlle épinière est compris entre 16.5°C et 36.5°C . Six refroidissements ont été effectués chez le chien BUF., 5 chez le chien PEP. et 2 chez le chien AMI. La figure 5 donne un exemple d'expérience réalisée chez le chien AMI. L'ensemble des résultats est rapporté au tableau 2 pour les chiens AMI. et PEP. et sur la figure 2 pour le chien BUF.

b Ambiance froide. Seul le chien BUF a appris à utiliser la récompense infra-rouge. Un exemple de résultats type est donné figure 6 et la totalité des résultats obtenus sur lui est représentée figure 4.

Discussion

1. *Sensibilité spinale aux stimulations chaudes*

Chez les trois chiens, le réchauffement modéré (de 40 à $44,5^\circ\text{C}$) de la moëlle épinière provoque toujours une augmentation du comportement de ventilation en ambiance chaude. Chez l'un des chiens, le réchauffement spinal détermine une diminution de demande de chaleur infra-rouge en ambiance froide et même une augmentation de la demande de ventilation, c'est à dire une inversion du comportement spontané. En outre, les réactions physiologiques de lutte contre le chaud (polypnée, vasodilatation) précédemment décrites chez le chien soumis à un réchauffement spinal (Jessen, 1967 a,b, et c; Kullman *et al.*, 1970) sont observées.

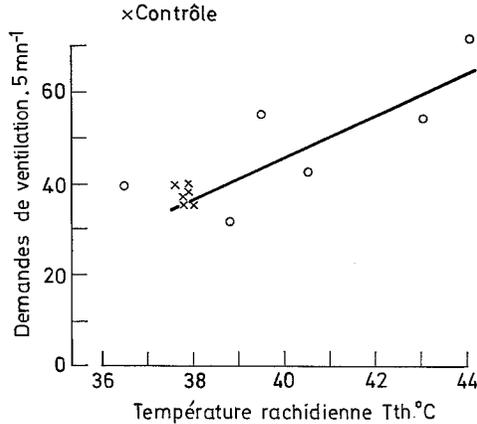


Fig. 7. Réponses comportementales de demande d'air frais en fonction de la température de la thermode spinale chez le chien BUF, placé en ambiance chaude ($T_R = 43^\circ\text{C}$). La droite de régression a pour équation: Réponse en 5 mn = $4,28 T_R + 124,36$

La sensibilité responsable de ce comportement est certainement localisée à proximité de la thermode. En effet, i) la stimulation modérée de la moëlle épinière entraîne toujours une évolution des températures rectale et hypothalamique en sens inverse de la stimulation (Cormarèche, M. et Spector, N. H., 1972), ce qui met hors de cause les autres thermodétecteurs profonds; ii) l'ordre de grandeur de la stimulation est limitée à quelques degrés de différence avec la température corporelle normale du chien, ce qui exclut une large diffusion du stimulus; iii) Klussmann (1964) Simon et Iriki (1970) ont décrit, au sein même de la moëlle épinière, des réponses unitaires à la stimulation thermique locale.

L'aptitude de la moëlle épinière réchauffée à déclencher un comportement thermorégulateur adapté a récemment été observé chez une autre espèce: *Rana esculenta* (Duclaux *et al.*, 1973). On peut se demander si la sensibilité spinale au chaud a un rôle fonctionnel ou si elle n'est qu'un simple vestige phylogénétique. L'importance fonctionnelle de cette sensibilité au chaud est encore inconnue. Jessen et Simon (1971) proposent, sur des arguments expérimentaux, une équivalence entre les sensibilités hypothalamique et spinale. La figure 7 montre, sur le chien BUF, une proportionnalité entre réponse comportementale et température spinale. L'adaptation quantitative du comportement au stimulus rend probable le rôle fonctionnel de cette sensibilité spinale. Cependant si l'on évalue le gain de ce système avec le rapport = $\frac{\Delta \text{ Réponse comportementale}}{\Delta T_{th}}$ $\simeq 1/2$, il est faible comparativement au gain du système hypothalamique obtenu de façon analogue d'après les résultats de Hammel (1966) en

prenant le rapport $\frac{\Delta \text{Réponse autonome}}{\Delta T_{hy}} \simeq 2$. Dans nos expériences, le gain du système spinal est voisin de celui calculé lors de stimulations viscérales chez le singe (Adair 1971). Il reste possible, cependant que le faible gain, obtenu chez nos chiens, tienne à la façon dont la température spinale est appréciée. La mesure de la température de l'eau perfusant la thermode minore le gain puisque la température de la moëlle elle-même est toujours moins déplacée que celle de la thermode. Enfin, il est probable que, du fait de la thermode utilisée, de notables gradients de température subsistent au sein de la moëlle épinière et que tous les neurones thermosensibles ne soient pas stimulés de façon identique.

2. Sensibilité spinale aux stimulations froides

Pour ces mêmes animaux, le refroidissement spinal modéré ne provoque pas de modification significative de leur comportement thermorégulateur instrumental.

Il faut atteindre des températures de perfusion inférieures à 20°C pour observer une diminution de l'activité comportementale de refroidissement. Dans ces conditions, la diminution du comportement de demande d'air frais n'apparaît que lorsque la température profonde générale de l'animal a été abaissée. L'efficacité de la thermode est telle, en effet, que même pour les faibles débits, elle est capable d'extraire de l'animal une quantité non négligeable de chaleur.

Il semble logique de conclure que la région spinale présente une sensibilité différente au froid et à la chaleur en ce qui concerne l'activité comportementale thermorégulatrice volontaire. Cette différence est certainement propre au comportement lui-même. En effet, au cours de nos expériences, le refroidissement spinal modéré (de l'ordre de 33°C) s'accompagne de légers frissons intermittents, qui deviennent palpables, observables et pratiquement continus quand la température de perfusion est plus basse. Les réactions physiologiques autonomes de vasoconstriction périphérique sont également mises en oeuvre par l'abaissement expérimental de T_{th} . Ces observations confirment les résultats antérieurs obtenus chez le chien (Rautenberg et Simon, 1964; Simon *et al.*, 1965). L'absence d'effet du refroidissement spinal sur le comportement thermorégulateur ne peut donc pas être expliquée par la situation particulière de la thermode dans le canal rachidien (plus proche de thermorécepteurs sensibles à la chaleur).

Il faut donc admettre que la réponse thermorégulatrice comportementale reste indifférente au refroidissement spinal. Il est pour l'instant impossible d'expliquer l'origine de cette différence qui cependant a deux implications si ce résultat se confirme i) le mécanisme nerveux responsable des réponses thermorégulatrices comportementales de lutte contre

le froid serait différent de celui déclenchant les réponses autonomes ii) la perception du frisson ne serait pas suffisante pour déterminer la perception d'un «inconfort» de froid, pour parler en termes anthropomorphiques.

L'ensemble de ces résultats est superposable aux observations d'un autre comportement étudié chez le chien: le comportement de prise alimentaire. Celle-ci est diminuée par le réchauffement spinal et reste indifférente au refroidissement spinal (Spector et Cormarèche, 1971).

Bibliographie

- Adair, E. R.: Hypothalamic control of behavioral temperature regulation in the squirrel monkey. *Physiologist* **12**, 155 (1969).
- Adair, E. R.: Displacements of rectal temperature modify behavioral thermoregulation. *Physiol. Behav.* **7**, 21—26 (1971).
- Adair, E. R., Casby, J. U., Stolwijk, J. A. J.: Behavioral temperature regulation in the squirrel monkey: changes induced by shifts in hypothalamic temperature. *J. comp. Physiol. Psychol.* **72**, 17—27 (1970).
- Baldwin, B. A., Ingram, D. L.: The effect of heating and cooling the hypothalamus on behavioral thermoregulation in pigs. *J. Physiol. (Lond.)* **191**, 375—392 (1967).
- Bruck, K., Wunnenberg, W.: Untersuchungen über die Mode der Thermogenese beim neugeborenen Meerschweinchen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **282**, 362—375 (1965).
- Bruck, K., Wunnenberg, W.: Beziehung zwischen Thermogenese im „braunen“ Fettgewebe, Temperatur im cervicalen Anteil des Vertebralkanals und Kältezittern. *Arch. ges. Physiol.* **290**, 167—183 (1966).
- Cabanac, M., Chatonnet, J., Duclaux, R.: Influence de la température sur le choix de l'ambiance thermique chez le chien. *J. Physiol. (Paris)* **57**, 574—575 (1965).
- Cabanac, M., Duclaux, R., Chatonnet, J.: Influence d'une élévation passive de la température interne sur le comportement thermorégulateur du chien. *J. Physiol. (Paris)* **58**, 214 (1966).
- Cabanac, M., Duclaux, R., Gillet, A.: Thermorégulation comportementale chez le chien: effets de la fièvre et de la thyroxine. *Physiol. Behav.* **5**, 697—704 (1970).
- Carlisle, H. J.: Behavioral significance of hypothalamic temperature sensitive cells. *Nature (Lond.)* **209**, 1324—1325 (1966).
- Cormarèche, M., Spector, N. H.: Temperature and feeding in dogs: II Changes in core temperature before and during food intake, with and without thermal stimuli to the spinal cord. *J. Physiol. (Paris)* **64**, 631—645 (1972).
- Duclaux, R., Fantino, M., Cabanac, M.: Thermoregulatory behavior in *Rana esculenta*. Influence of spinal cord heating. *Pflügers Arch.* (in press) (1973).
- Gale, C. C., Matthews, M., Young, J.: Behavioral thermoregulatory responses to hypothalamic cooling and warming. *Physiol. Behav.* **5**, 1—6 (1970).
- Guieu, J. D., Hardy, J. D.: Effects of preoptic and spinal cord temperature in control of thermal polyptnea. *J. appl. Physiol.* **28**, (4) 540—543 (1970).
- Hales, J. R. S., Jessen, C.: Increase of cutaneous moisture loss caused by local heating of the spinal cord in the ox. *J. Physiol. (Lond.)* **204**, 40—42 P (1969).
- Hammel, H. T.: The regulator of body temperature. Body Memorial Lecture VI. University of Missouri (1966).
- Hardy, J. D., Murgatroyd, D.: Behavioral temperature regulation in depilated rats. *Fed. Proc.* **27**, 634 (1968).
- Iriki, M.: Changes in cutaneous blood flow by selective heating of the spinal cord. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **299**, 295—310 (1968).
- Jessen, C.: Auslösung von Hecheln durch isolierte Wärmung des Rückenmarcks am wachen Hund. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **297**, 53—70 (1967a).

- Jessen, C.: Panting in waking dogs by isolated heating of the spinal cord. *Naturwissenschaften* **54**, 290—291 (1967b).
- Jessen, C., Meurer, K. A., Simon, E.: Steigerung der Hautdurchblutung durch isolierte Wärmung des Rückenmarks am wachen Hund. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **297**, 35—52 (1967).
- Jessen, C., Simon, E.: Spinal cord and hypothalamus as core sensors of temperature in the conscious dog. III Identity of functions. *Pflügers Arch.* **324**, 217—226 (1971).
- Klussmann, F. W.: The influence of temperature on the activity of spinal α - and γ -motoneurons. *Experientia* (Basel) **20**, 450—452 (1964).
- Klussmann, F. W.: Der Einfluß der Temperatur auf die afferente und efferente motorische Innervation des Rückenmarks. *Habilitationschrift, Gießen* 1967.
- Kosaka, M., Simon, E., Thauer, R.: Shivering in intact and spinal rabbits during spinal cord cooling. *Experientia* (Basel) **23**, 385—387 (1967).
- Kosaka, M., Simon, E., Thauer, R., Walther, D. E.: Effect of thermal stimulation on respiratory and cortical activity. *Amer. J. Physiol.* **217**, 858—863 (1969).
- Kullman, R., Schönung, W., Simon, E.: Antagonist changes in blood flow and sympathetic activity in different vascular beds following central thermal stimulation. I Blood flow in skin, muscle and intestine during spinal cord heating and cooling in anesthetized dogs. *Pflügers Arch.* **319**, 146—161 (1970).
- Murgatroyd, D.: Central and peripheral factors in behavioral thermoregulation in the rat. *Physiologist* **9**, 251 (1966).
- Pister, J. D., Jobin, M., Gale, C. C.: Behavioral responses to anterior hypothalamic cooling in unanesthetized baboon. *Physiologist* **10**, 279 (1967).
- Rautenberg, W.: Die Bedeutung der peripheren und zentralen Thermosensitivität für die Temperaturregulation der Taube. *Habilitationschrift, Bochum* 1967.
- Rautenberg, W., Simon, E.: Die Beeinflussung des Kältezitterns durch lokale Temperaturänderung im Wirbelkanal. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **281**, 332—345 (1964).
- Robinson, J., Hammel, H. T.: Behavioral thermoregulation in response to heating and cooling of the hypothalamic preoptic area of the dog. *Rept. A.M.R.L. — TR — 67—144 — Wright Patterson AFB Ohio* (1967).
- Satinoff, E.: Behavioral thermoregulation in response to local cooling of the brain. *Amer. J. Physiol.* **206**, 1389—1394 (1964).
- Simon, E., Iriki, M.: Ascending neurones of the spinal cord activated by cold. *Experientia* (Basel) **26**, 620—623 (1970).
- Simon, E., Rautenberg, W., Jessen, C.: Initiation of shivering in unanesthetized dogs by local cooling within the vertebral canal. *Experientia* (Basel) **21**, 477 (1965).
- Simon, E., Rautenberg, W., Thauer, R., Iriki, M.: Auslösung thermoregulatorischer Reaktionen durch lokale Kühlung im Vertebralkanal. *Naturwissenschaften* **50**, 337 (1963).
- Spector, N. H., Cormarèche, M.: Temperature and feeding in dogs: I Effects of heating and cooling of the vertebral canal upon meal size. *J. Physiol. (Paris)* **63**, 421—424 (1971).
- Weiss, B.: Thermal behavior in the subnourished and panthotenic acid rat. *J. comp. physiol. psychol.* **50**, 481—485 (1957).
- Weiss, E., Laties, V. G.: Magnitude of reinforcement as a variable in thermoregulatory behavior. *J. comp. physiol. psychol.* **53**, 603—608 (1960).

Michèle Cormarèche-Leydier
 Michel Cabanac
 Université Claude Bernard
 U.E.R. Médicale Lyon-Sud-Ouest
 Laboratoire de Physiologie B.P. 12
 69600 Oullins/France