

УДК 612.83

О. О. Шугуров

*Днепропетровский национальный университет*

## **ПОТЕНЦИАЛЫ ДОРСАЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ПРИ СТИМУЛЯЦИИ КОЖНЫХ ПОКРОВОВ НОГИ КОШКИ**

На кішках вивчали зміни потенціалів дорсальної поверхні (ПДП) спинного мозку (СМ) при окремому або сумісному подразненні шкіри (Ш) та периферичних нервів (Н). Механічна активація підшерстя веде до появи Ш-ПДП, параметри якого відповідають другому негативному ( $N_2$ ) компоненту Н-ПДП, подразнення окремих товстих волосків шерсті викликає потенціал, що відповідає першому ( $N_1$ ) компоненту Н-ПДП. Амплітуда усіх компонентів Ш-ПДП була у 3–5 разів меншою, ніж для Н-ПДП. Зміщення точки активації вгору вздовж ноги вело до зменшення латентності та тривалості Ш-ПДП та збільшення його амплітуди. Попередня активація Н приводила до тривалого (до 3 с) пригнічення Ш-ПДП. Це свідчить про антидромний вплив деполаризації первинних аферентів на шкірні рецептори та синаптичну депресію на рівні механорецепторів. Дані підтримують принципи соматотопічного представництва шкірних зон у СМ.

Under experimental conditions the changes of cord dorsum potentials (CDP) of a spinal cord (SC) of cats were explored. Mechanical activation of the skin (S) and peripheral nerves (N) was made separately or simultaneously. The activation leads to a skin generated potential (S-CDP), which parameters correspond to second negative ( $N_2$ ) component of N-CDP. The activation of a major hair in the skin produces potential confirming an  $N_1$ -component of N-CDP. The amplitude of all components of S-CDP is less than of all components of N-CDP. Shift of an activation point of the skin upwards reduces a stage of latency and duration of S-CDP, however voltage of this potential is enlarged. The initial activation of a nerve carries out a long-time (up to 3 sec) decrease of S-CDP. It is testified to antidromic influence of depolarization of primary afferents on dermal receptors. Our data sustain a principle of somatotopic representation of dermal zones in SC.

### **Введение**

Механическая стимуляция кожи анестезированных кошек вызывает активацию не только клеток дорсального рога спинного мозга (СМ) [7], но и нейронов IV–V слоев, дающих спино-цервикальный тракт [11], а также порождает разряды мотонейронов в вентральных корешках [10]. Недавние опыты с управляемой механической стимуляцией кожи показали, что спиноталамические нейроны слоя I люмбосакрального СМ отвечают на повреждающую механическую стимуляцию изменением значения функции типа «стимул – реакция» [5]. Сказанное свидетельствует о том, что при механическом раздражении кожи могут активироваться практически все группы нейронов СМ.

С другой стороны, известно, что дозированная стимуляция периферических нервов вызывает многокомпонентный потенциал дорсальной поверхности [9]. В то же время сегментарное распределение нейронов внутри дорсального рога синхронизировано со спонтанными ПДП [13], что свидетельствует о связи расположения клеточных тел и потенциалов на поверхности мозга и соответствует соматотопическому представительству кожи в дорсальном роге СМ [6]. Однако остается невыясненным вопрос, как взаимодействуют группы нейронов на входе СМ при одновременной или сочетанной активации непосредственно кожных аферентов и кожных механорецепторов, а также точно не установлена связь между кожными рецепторными зонами и распределением ПДП на поверхности мозга.

### **Материал и методы исследований**

Исследования проведены на 8 кошках. Под наркозом (тиопентал-натрий, 50 мг/кг, внутривенно) проводили ламинэктомию спинного мозга в области сегментов  $L_4$ – $S_2$ , на дорсальной поверхности которого устанавливали активный (ша-

---

© О. О. Шугуров, 2006

210

риковый хлорсеребряный) электрод, референтный укрепляли в кости таза. С помощью металлического рычага, прикрепленного к электромагнитному реле, осуществляли механическую стимуляцию кожных покровов задней конечности. Точку активации перемещали вдоль лапы или по ее периметру.

По стандартной методике регистрировали потенциалы дорсальной поверхности (ПДП) спинного мозга (СМ) в области генерации максимального ответа. Для повышения информативности потенциалов использовали метод синхронизированного накопления сигналов на ЭВМ.

Во время исследований температуру тела животных поддерживали на уровне  $+38^{\circ}\text{C}$  с помощью электрогрелки. После окончания опытов проводили эвтаназию путем передозировки барбитурата.

### Результаты и их обсуждение

Обычно в качестве ответов на естественную стимуляцию принимают те, которые возникают при внешнем воздействии непосредственно на рецепторный аппарат. При регистрации вызванных потенциалов СМ с естественной активации кожного покрова (без использования электрических импульсов) большую роль играет то, что и каким образом стимулируется.

Интересно, что при активации кожных покровов практически не удается зарегистрировать поздний негативный компонент  $N_3$ . Похожий эффект обнаружен ранее, когда активировали чисто кожные нервы [1] и регистрировали ПДП. Можно утверждать, что в случае естественной стимуляции могут возбуждаться все предназначенные для адекватной активации рецепторы. Однако в реальном эксперименте без сильного воздействия, вероятно, трудно возбудить глубоко залегающие рецепторы, передающие в мозг сигналы по тонким миелинизированным или немиелинизированным волокнам. Интересно, что медленное прикосновение к кожному покрову практически не вызывает синхронного нейронального ответа в СМ.

Таким образом, можно ожидать, что амплитуда и форма потенциалов СМ при стимуляции различных точек кожи являются величинами малостабильными. Типичным примером (рис. 1) является изменение формы ответа (в данном случае – ПДП) при смещении точки стимуляции на поверхности лапы животного в условиях стационарно установленного регистрирующего электрода на поверхности мозга. Схема точек стимуляции кожи в данных исследованиях показана на рисунке 1, Б.

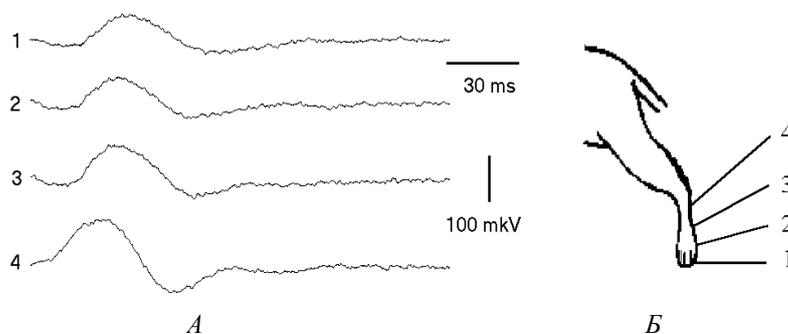


Рис. 1. ПДП (А) при естественной стимуляции кожных покровов в различных точках задней лапы (Б): ПДП регистрировали в сегменте  $L_6$ , точки на Б соответствуют осциллограммам на А. Величина последовательного сдвига стимулирующего устройства – 3 см.

Механическая стимуляция подшерстка приводит к возникновению длиннolatентного негативно-позитивного ПДП (рис. 1, А). В таком потенциале полностью отсутствует артефакт раздражения, а также выраженный быстрый афферентный пик. Первая негативная волна такого ответа соответствует по форме и своим временным

параметрам  $N_2$ -компоненту ПДП, вызванного стимуляцией нерва, и, следовательно, связана с волокнами группы  $A_{\chi\delta}$  или только  $A_\delta$ . Сразу вслед за негативной частью ответа следует позитивная длительная волна, соответствующая по временным параметрам  $P_2$ -волне стандартно вызванного ПДП.

Перемещение точки раздражения вверх по ноге (с шагом 3 см) приводит к уменьшению латентного периода негативного компонента, с одной стороны, и незначительного увеличения его амплитуды – с другой.

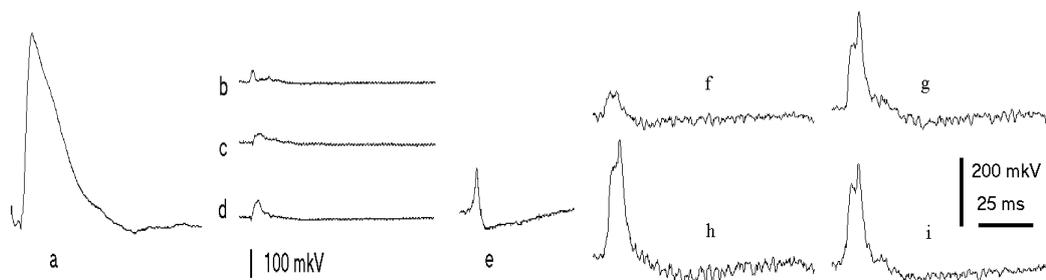
Поскольку при механическом ударе по волоскам подшерстка кожи осуществляется активация целого ряда рецепторов, залп разрядов в афферентах связан с изначальным определенным разбросом в скорости проведения относительно медленных волокон, участвующих в генерации данного  $N_2$ -компонента. Поэтому факт небольшого увеличения амплитуды может быть связан с тем, что при смещении точки стимуляции несколько уменьшается длина пробега от рецепторов, задействованных в возбуждении, до центральных структур, при этом увеличивается эффект синхронизации возбуждения интернейронов СМ.

Подтверждением этого может быть пропорциональное небольшое уменьшение длительности негативной части ПДП при росте амплитуды ответа (см. рис. 1, А). Следовательно, в данном случае можно сказать, что суммарная интегральная мощность ответа (произведение длительности компонента на его среднюю амплитуду) является при постоянной силе естественного стимула постоянной величиной.

Обращает не себя внимание уменьшение латентности потенциала при сдвиге раздражающего электрода вверх вдоль ноги. С одной стороны, это может быть связано с тем, что чисто геометрически уменьшается расстояние от активируемого рецептора до центральных структур. Однако необходимо учитывать и тот факт, что в соответствии с теорией соматотопической организации СМ форма распределения нейрональных полей внутри мозга отражает форму кожных рецепторных зон [6]. Поэтому смещение точки стимуляции может сочетаться с переходом в другие расположенные рядом сенсорные зоны; как следствие – сдвиг латентности может отражать переход к другой (расположенной ближе к точке регистрации) нейрональной группе.

В других опытах перемещали раздражающий электрод по периметру лапы (на уровне точки 3 на рис. 1, Б) начиная с ее задней поверхности. Можно было ожидать, что на поверхности СМ произойдет сдвиг точки максимума регистрации ПДП по периметру мозга. Однако на самом деле происходит сдвиг точки максимума ПДП на 0,5–0,8 мм медиальнее или латеральнее, в зависимости от направления сдвига электрода, с возвращением на исходный уровень при восстановлении начальных условий стимуляции. Следовательно, «периметр» ноги проецируется в «объемном» образе нейронной активности, а на поверхности мозга отражается только проекция суммарного вектора напряженности электрического диполя. Абсолютный максимум отмечен для наружно-боковой части голени ( $131 \pm 19$  мкВ), а минимум – для внутренне-медиальной ( $95 \pm 12$  мкВ).

Несколько отличаются по форме потенциалы, вызванные естественным образом при шевелении отдельных длинных толстых волосков шерсти животного (рис. 2, е). В этом случае потенциал имеет форму, сходную с  $N_1$ -компонентом стандартного ПДП, несколько большую амплитуду, четко выраженную глубокую  $P$ -фазу, чуть меньший латентный период, указывающий на то, что сигнал в мозг идет по более быстрым волокнам. Можно сказать, что рецепторы, работающие по принципу дальнего действия, передают в мозг сенсорную информацию по более быстропроводящим путям, близкого действия – по более медленным миелинизированным волокнам. Самые медленнопроводящие волокна группы С, находящиеся уже в глубоких слоях кожи, сигнализируют уже не о контакте, а о повреждении тканей.



**Рис. 2.** ПДП в различных условиях стимуляции кожи и нерва:

***a*** – стимуляция нерва *n. tibialis*; ***b*** – подшерстка в районе первого пальца задней лапы; ***c*** – третьего пальца; ***d*** – подушечки лапы; ***e*** – одиночного толстого волоса в том же районе; ***f, g*** – ПДП при механической стимуляции двух кожных точек, расположенных на расстоянии 1,5 см друг от друга в районе пальцев задней лапы; ***h*** – результат математического суммирования значений ПДП ***f*** и ***g***; ***i*** – ПДП при одновременном раздражении указанных точек.

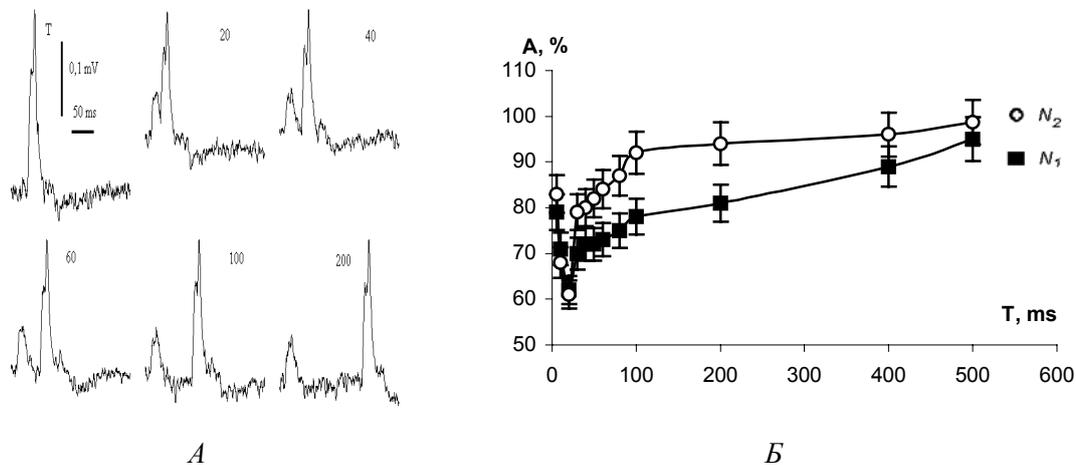
Несмотря на четкие формы, особенно при использовании методов накопления полезного сигнала, такие потенциалы (см. рис. 2, *b, c, d*) все же значительно меньше, чем те, что регистрируются в этой же точке поверхности мозга при стимуляции периферического нерва (см. рис. 2, *a*). Это вызвано, в первую очередь, меньшим количеством возбуждаемых в результате естественной стимуляции волокон. Однако для того количества волокон, которое проводит в этом случае возбуждение в СМ, ответ довольно значителен. Это происходит по причине обильного разветвления пресинаптических терминалей кожных волокон, при этом порог появления потенциала действия достигается сравнительно легко. Соответственно и суммирование процессов активации таких интернейронов идет по принципу окклюзии (см. рис. 2, *f-i*), причем такие процессы характерны как для нейронов  $N_1$ , так и  $N_2$ -компонента ПДП при «естественной» стимуляции кожи.

При раздельной стимуляции двух (даже расположенных сравнительно близко) точек кожи, чаще всего можно зарегистрировать ПДП, отличающиеся по форме и амплитуде (рис. 2, *f, g*). Это связано, прежде всего, с тем, что рядом расположенные точки на коже могут входить в зоны нервных окончаний разных кожных нервов или разных веточек одного нерва. Кроме того, легкий внешний удар по коже (шерсти, подшерстку) практически в каждом случае активирует разное количество рецепторов. Причиной последнего могут быть непредсказуемые небольшие сдвиги волосяного покрова после соприкосновения с механическим рычагом электрода. Вследствие этого будет меняться в определенных пределах и величина проникновения энергии удара вглубь тканей кожи, как следствие – некоторые рецепторы (особенно находящиеся после стимуляции на «уровне порога срабатывания») могут ответить или не ответить на данную механическую активацию. Однако в любом случае на поверхности спинного мозга зарегистрированный ПДП при одновременном ударе в двух точках будет меньше «суммы» таких двух раздельных потенциалов. Последний факт связан с внутренними спинальными механизмами интеграции сенсорных потоков.

При диагностике состояния СМ с помощью методов естественной активации рецепторного аппарата в случае исследования патологий работы механизмов пресинаптического контроля можно также использовать метод парных стимулов. Фактически динамика подавления тестирующего (второго по счету) ПДП при изменении межимпульсного периода в паре стимулов проявляет временное течение деполяризации первичных афферентов (рис. 3). Проводя последовательные регистрации ПДП при двух ударах по коже, можно заметить, что тестирующий ответ на определенных интервалах сильно уменьшается, на других – такое угнетение незначительно. В данном случае характер торможения компонентов «кожного» ПДП соответствует дина-

мике торможения этих компонентов для ПДП, вызванного стимуляцией двух чисто кожных нервов (например *n. cutaneus surae plantaris* и *n. cutaneus femoris caudalis*), каждый из которых обслуживает часть поверхности задней лапы животного.

Можно заметить, что при парной стимуляции нерва, как правило, сильнее и длительнее угнетается  $N_2$ -компонент. Однако в случае активации кожного покрова ситуация несколько иная – значительнее (в процентном отношении) тормозится  $N_1$ -компонент, чем  $N_2$ .



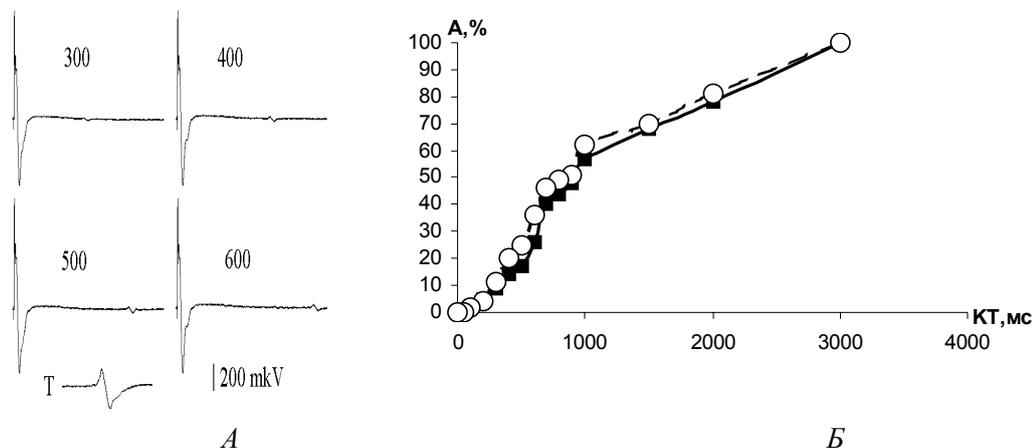
**Рис. 3.** Торможение ПДП, вызванного парной стимуляцией двух точек кожного покрова задней лапы кошки: *А* – осциллограммы ПДП на разных межимпульсных интервалах (указаны возле потенциалов), мс; *Б* – график изменения амплитуды негативных компонентов ПДП (в % от собственного максимального значения) от межстимульного периода, мс.

Главной причиной является то, что при активации кожных рецепторов возбуждается количественно мало афферентных волокон, в результате чего возникает маленький (в абсолютных значениях) ответ (см. рис. 2, *b-e*), который, в свою очередь, приводит к развитию сравнительно слабой и короткой по времени деполяризации первичных афферентов. Это подтверждается мнением Уолла о том, что ДПА препятствует прежде всего избыточным потокам сигналов в центральную нервную систему [12]. В связи с тем, что залп, идущий по волокнам  $A_\beta$ , весьма мал, он уже неспособен затормозить распределенные во времени более поздние разряды, идущие по волокнам группы  $A_{\gamma\delta}$  ответственным за возникновение  $N_2$ -компонента ПДП. Здесь надо учитывать и тот факт, что и самих активированных волокон  $A_{\gamma\delta}$  в случае стимуляции кожных покровов с густым подшерстком значительно больше, чем  $A_\beta$ , связанных с толстыми волосками шерсти.

Ситуация значительно меняется в случае, когда кондиционирующий стимул осуществляют электрическим импульсом, нанесенным непосредственно на периферический нерв, а тестирующий – естественной активацией кожных рецепторов (рис. 4). В этом случае отмечается значительно более глубокое и длительное угнетение второго ответа, чем в случае, когда оба стимула – «естественные» и осуществляются на кожный рецепторный аппарат.

Обращает на себя внимание очень значительная длительность такого торможения, которое длится 3 секунды и более. На тех интервалах времени, когда в стандартных случаях наблюдаются максимумы торможения, связанные с волнами ДПА (25–40 и 90–100 мс), искомый сигнал настолько мал, что его трудно даже обнаружить. С одной стороны, это происходит и потому, что «естественный» ПДП на таких интервалах все еще существенно (на порядок) меньше вызванного стимуляцией толстого смешанного нерва и порой сравним с величиной естественного шума в нервной

системе. С другой стороны, такая длительность угнетения повторного ответа может быть связана только с гомосинаптической депрессией [3]. Поскольку в качестве кондиционирующего стимулировали перерезанный нерв, то второй стимул, поданный на рецепторный аппарат, активировал уже другие афферентные волокна и соответственно синапсы. Соответственно гомосинаптическая депрессия на уровне промежуточных нейронов СМ при таком методе исследований отсутствует.



**Рис. 4.** ПДП при парной последовательной стимуляции перерезанного нерва *n. peroneus communis* («К») и естественной механической стимуляции кожи задней лапы («Т»):  
**А** – осциллограммы потенциалов, зарегистрированных в  $L_6$  сегментах СМ при парной стимуляции (межимпульсный период указан возле ответов, мс; Т – ПДП при однократной естественной стимуляции (кожи)); **Б** – график торможения величины тестирующего ответа (% от межстимульного интервала (мс).

Однако афферентные волокна, входящие в наиболее толстые нервы задней конечности, распределяются и входят в СМ в составе нескольких смежных корешков пояснично-крестцового утолщения, вызывая активацию большого количества нейронов во всей этой области спинного мозга. В то же время «естественные» сенсорные потоки по целым афферентам также входят в СМ на уровне нескольких смежных люмбо-сакральных сегментов.

Чем принципиально отличается естественная стимуляция кожи от стимуляции кожных афферентов? В первую очередь синхронностью разрядов в нерве, идущих по волокнам каждой группы. При использовании любого электрода вне зависимости от точки стимуляции нерва первыми в мозг поступают импульсы, идущие по толстым быстропроводящим волокнам. Практически синхронная активация соответствующих групп интернейронов СМ вызывают четкие и стабильные по форме и временным параметрам компоненты ПДП. Фактически каждый компонент ВССП можно логически связать с потенциалами действия определенной группы возбужденных афферентов. Ясно, что мельчайшие изменения активности нейронов при стимуляции большого числа волокон проявляются более выразительно, чем при активации малого их количества. Возбуждение незначительного числа волокон в нерве с их большим количеством путем маленькой (порой пороговой или чуть больше) силы, как правило, приводит к еще менее выраженным изменениям потенциалов СМ. Особенно это можно заметить при временном взаимодействии групп нейронов, когда в процесс обработки сенсорной информации вмешиваются специализированные регуляторные механизмы, которые достаточно хорошо изучены.

Сильная или очень сильная стимуляция дорсальных корешков или крупных периферических нервов способна вызывать в терминалях афферентов пресинаптические

скую деполяризацию такой интенсивности, что последняя, в свою очередь, генерирует в терминалях антидромные потенциалы действия, которые уже в этом случае бегут в сторону рецепторного аппарата [2]. Такие разряды влияют на эффективность работы рецепторов и на их способность повторно производить потенциалы действия при внешней естественной стимуляции.

Частично этот эффект связан с небольшим запаздыванием развития пресинаптического торможения относительно вызвавших их разрядов, поскольку именно ими оно и было активировано. Нерв способен проводить пачки импульсов сравнительно высокой частоты (до 200 Гц, а в некоторых случаях – 500–700 Гц), поэтому уже через несколько миллисекунд развития ДПА в первичных афферентах развиваются потенциалы действия, бегущие в прямом и обратном (антидромном) направлениях.

Естественно, что новые сгенерированные прямые разряды практически мгновенно добегают к синаптическим бляшкам, которые по времени еще не способны сформировать полноценные везикулы с медиатором. В то же время антидромные разряды свободно бегут по волокнам вплоть до кожных рецепторов, задействованных в тестовой стимуляции. Важно, что практически все волокна ипсилатеральной относительно стимулируемого нерва стороны могут быть задействованы в генерации и проведении таких антидромных разрядов. Вот почему очень велика вероятность их распространения и в чисто кожных афферентах.

Можно предположить, что нестандартное изменение мембранного потенциала рецепторов за счет антидромной активации надолго угнетает их нормальную работу. Такое угнетение сродни гомосинаптической депрессии, идущей, однако, на уровне рецептора. Однако при такой стимуляции задействованы синаптические контакты только нейронов желатинозной субстанции, дающие выброс медиатора к пресинаптическим терминалям. На первый взгляд представляется, что относительно систем рецепторного аппарата гомосинаптическая депрессия не могла развиваться (поскольку стимулированный нерв был перерезан). Однако при сильной стимуляции наряду с антидромными разрядами ДПА вызывает и ортодромные разряды практически во всем количестве афферентных волокон, входящих в состав задействованного дорсального корешка. С другой стороны, антидромные разряды могут гомонимно влиять на механизмы стандартной генерации рецепторных потенциалов действия. По крайней мере, значительное время эффективного торможения рецепторов (до 3 с) позволяет предположить именно с суммой таких механизмов угнетения тестового кожного ответа.

Следовательно, сильная ДПА способна оказывать существенное длительное нестандартное угнетение притока активности на доцентральных звеньях регуляторной цепи. Таким образом, совместная стимуляция непосредственно нервов (даже при нажном расположении электродов) в сочетании с естественной стимуляцией может существенно и надолго изменить уровень «естественной» активности исследуемой рецепторной зоны. Поэтому анализ состояния СМ по его вызванным потенциалам необходимо производить раздельным образом по тем или иным сенсорным входам. Если в диагностике в качестве кондиционирования применяется естественная стимуляция кожных покровов, то и тест-ответ надо вызывать аналогичным путем, при чрескожной стимуляции нервов необходимо тестирование и кондиционирование производить на один и тот же или два разных нерва. Одним словом, величины сгенерированных сигналов на парную стимуляцию в каждом случае эксперимента должны быть одного порядка.

## Выводы

Естественная активация кожных покровов приводит к возникновению на задней поверхности спинного мозга ПДП, величина которого на порядок меньше (100–150 мкВ) ответа, вызванного прямой стимуляцией смешанного, и в 5–8 раз меньше ответа на стимуляцию кожного нерва. Для регистрации моносинаптических компонентов надо применять активацию отдельных толстых волосков, полисинаптических – общий

быстрый механический контакт с кожей. Медленные прикосновения к коже не вызывают синхронизированных центральных ответов. При смещении точки активации кожи вверх ноги наблюдается уменьшение латентного периода вызванного потенциала и увеличение амплитуды при уменьшении его длительности. Сдвиг точки по периметру ведет к смещению максимума ПДП на поверхности мозга (на 0,5–0,8 мм).

Естественная активация двух точек кожного покрова лапы при последовательной стимуляции позволяет оценить работу механизма пресинаптического торможения по степени угнетения второго потенциала. Величина такого торможения в 1,5–2,0 раза меньше, чем торможение, выявленное при парной стимуляции двух разных ипсилатеральных нервов. Предварительная активация нерва ведет к длительному (до 3 с) угнетению ПДП, вызванного естественной активацией кожного рецептора. Усиление торможения свидетельствует либо о проблемах развития ДПА на входе СМ, либо о синаптической депрессии в системе генерации потенциалов действия на уровне механорецепторов кожи.

### Библиографические ссылки

1. **Ефанова С. Г.** Исследование происхождения поздних негативных компонентов потенциала дорсальной поверхности спинного мозга кошки / С. Г. Ефанова, О. А. Шугуров, О. О. Шугуров // Социально-медицинские аспекты охраны здоровья. – Д.: Дніпро, 1995. – С. 74–75.
2. **Крохина О. С.** О возможности различного влияния деполяризации первичных афферентов на спинальные рефлексы / О. С. Крохина, О. А. Шугуров // Нейрофизиология. – 1975. – Т. 7, № 5. – С. 519–526.
3. **Шугуров О. А.** Роль гомосинаптической депрессии в стабилизации потенциалов спинного мозга / О. А. Шугуров, О. О. Шугуров, А. Н. Смойловская // Нейрофизиология. – 1988. – Т. 20, № 2. – С. 180–185.
4. **Andersen P.** Presynaptic and post-synaptic inhibition elicited in the cat's dorsal colung nuclei by mechanical stimulation of skin / P. Andersen, B. Etholm, G. Gordon // J. Physiol. (Gr. Brit.). – 1970. – Vol. 210, N 2. – P. 433–455.
5. **Andrew D.** Responses of spinothalamic lamina I neurons to maintained noxious mechanical stimulation in the cat / D. Andrew, A. D. Craig // J. Neurophysiol. – 2002. – Vol. 87, № 5. – P. 1889–1901.
6. **Brown P. B.** Somatotopic representation of hindlimb skin in the cat dorsal horn / P. B. Brown, J. L. Fuchs // J. Neurophysiol. – 1975. – Vol. 38, N 1. – P. 1–9.
7. **Cermero F.** Responses of dorsal horn neurones in the sacral spinal cord of the rat to noxious mechanical stimulation of the tail / F. Cermero, H. D. Handwerker, J. M. A. Laird // J. Physiol. (Gr. Brit.). – 1988. – Vol. 396. – P. 57.
8. **Cervero F.** Afferent activity evoked by natural stimulation of the biliary system in the ferret // Pain. – 1982. – Vol. 13. – P. 137–151.
9. **Cuddon P. A.** Assessment of dorsal nerve root and spinal cord dorsal horn function in clinically normal dogs by determination of cord dorsum potentials / P. A. Cuddon, A. J. Delauche, J. M. Hutchison // Am. J. Vet. Res. – 1999. – Vol. 60, N 2. – P. 222–226.
10. **Effects** on peroneal motoneurons of cutaneous afferents activated by mechanical or electrical stimulations / J-F. Perrier, B. L. D'Incamps, N. Kouchtir-Devanne et al. // J. Neurophysiol. – 2000. – Vol. 83, N 6. – P. 3209–3216.
11. **Hirata H.** Spinocervical tract neurons responsive to light mechanical stimulation of the raccoon forepaw / H. Hirata, B. H. Pubols // J. Neurophysiol. – 1989. – Vol. 61, N 1. – P. 138–148.
12. **Melzàk R.** Pain mechanisms: a new theory / R. Melzàk, P. D. Wall // Science. – 1965. – Vol. 150, N 3699. – P. 971–978.
13. **Segmental distribution** of dorsal horn neurons whose activity is synchronized with spontaneous cord dorsum potentials / S. Pina, E. Manjarrez, E. Jimenez, P. Rudomin // Soc. Neurosci. (Abstr.). – 2001. – Vol. 402. – P. 2.

Надійшла до редколегії 15.02.06.