



## 论文

# 主动脉弓各压力感受器分工编码不同范围的血压变化

陈梦娇, 杨明浩, 韩文娟, 安书成, 刘一辉, 刘志强, 任维\*

陕西师范大学生命科学学院, 现代教学技术教育部重点实验室, 西安 710062

\* 联系人, E-mail: renwei@snnu.edu.cn

收稿日期: 2013-10-15; 接受日期: 2013-12-30; 网络版发表日期: 2014-06-04

国家自然科学基金(批准号: 30770701)和中央高校基本科研业务费专项基金(批准号: GK201302052, GK261001007)资助项目

**摘要** 包括温度感受器、机械感受器在内的许多感受器中, 各单个感受器的感受域显著不同, 分工编码刺激的不同强度范围, 因而保证感觉中枢明确区分刺激的水平 and 感知刺激的变化. 主动脉弓压力感受器是血压变化的感受装置. 以往研究认为, 血压升高募集更多的压力感受器产生传入放电, 表明各个压力感受器起始传入放电时对应的血压水平不同. 然而, 压力感受器是否随血压升高终止放电, 各个感受器终止放电的血压水平是否不同, 尚未见报道. 本研究系统观察了家兔主动脉弓压力感受器随血压升高起始和终止放电的血压水平, 发现不同的压力感受器产生传入放电的血压范围具有显著差异. 压力感受器可能通过去极化阻滞的机制随血压升而高终止放电. 研究确认, 主动脉弓压力感受器具有明确有限的感受域, 不同感受器分工感受不同范围的血压变化. 观察的 85 个感受器中, 近 1/2 的感受域的上限压力阈值存在于动脉血压的生理范围内, 在血压的生理范围, 募集的压力感受器数目已经达到最大, 编码血压进一步升高需要通过放电频率增加或者其他途径实现. 本文以新颖结果确认主动脉弓压力感受器群体, 利用各个感受器不同的感受域进行群体分工编码, 更新了关于动脉血压压力感受器的经典观点, 提示动脉血压的神经调节可能具有更为细致的新机制, 因而具有基础性的科学意义.

**关键词**血压压力感受器  
去极化阻滞  
感受域  
家兔减压神经  
单纤维记录

压力感受性反射是人和高等动物机体快速调节血压的主要生理机制. 当动脉血压升高时, 大动脉壁受到牵张的程度增加, 位于颈动脉窦和主动脉弓的血压压力感受器发放的冲动也增多, 传入中枢, 经过反射机制使心率减慢、外周血管阻力降低, 血压回降, 这一反射称为减压反射<sup>[1,2]</sup>. 血压压力感受器(baroreceptor)是减压反射的感受装置, 它们是位于颈动脉

窦和主动脉弓血管外膜下的感觉神经末梢, 在血压变化引起血管壁扩张程度改变时, 血压压力感受器感受的刺激随之变化, 其传入神经冲动相应变化从而编码血压波动的信息<sup>[3]</sup>.

目前认为, 在血压变化的生理范围, 各个血压压力感受器传入冲动的频率与动脉管壁的牵张程度正相关, 传入神经兴奋频率随血压压力水平的增加而

引用格式: 陈梦娇, 杨明浩, 韩文娟, 等. 主动脉弓各压力感受器分工编码不同范围的血压变化. 中国科学: 生命科学, 2014, 44: 694–701

英文版见: Chen M J, Yang M H, Han W J, et al. Individual aortic baroreceptors are sensitive to different ranges of blood pressures. Sci China Life Sci, 2014, 57: 502–509, doi: 10.1007/s11427-014-4649-7

增高. 血压和传入神经兴奋频率两者间的关系是一种简单(尽管是 S 形增长)的正相关关系<sup>[4-7]</sup>. 同时, 血压升高, 募集放电的血压压力感受器数目也增加, 减压反射传入神经中放电的神经纤维的数量、各个纤维的放电频率共同反映血压的变化. 减压神经中放电纤维数量随血压升高增多, 表明各个血压压力感受器的感受域(receptive range)有所不同, 表现为不同纤维启动放电时对应的血压水平不同<sup>[8,9]</sup>.

感受域指温度、张力等刺激变量引起相应感受器产生传入放电的强度范围. 以温度感受器为例, 温度较低时, 部分感受器放电, 称为冷感受器; 温度较高时, 这些冷感受器静息, 另一部分感受器放电, 称为热感受器. 这样, 温觉传入神经中放电的神经纤维的差异, 确保了感觉中枢明确区分温度水平和感知温度变化. 单个温度感受器有着启动产生传入放电的下限温度和终止放电的上限温度, 具有由 2 个刺激阈限定义的、明确而有限的感受域; 而不同温度感受器的感受域显著不同. 这是温度感受器群体分工编码外界温度刺激的基础<sup>[10-12]</sup>.

动脉血压压力感受器, 除了在不同的血压水平启动放电以外, 是否随血压升高表现终止放电? 终止放电对应的血压水平是否不同? 各个感受器是否由此具有由启动放电和终止放电的压力阈限共同决定的有限的感受域? 这些问题, 尚缺乏细致、系统的研究. 以往的工作确认了部分血压压力感受器启动放电对应的压力阈限的存在, 但对于其终止放电对应的压力阈限, 则没有明确的结论. 有研究者认为, 压力升高到一定程度后, 血压压力感受器放电频率增大到饱和, 但对压力进一步增大感受器是否终止放电, 却没有明确说明<sup>[13]</sup>.

有报道发现, 即使在血压的生理变化范围内, 部分主动脉弓压力感受器在收缩压时段不放电、在舒张压时段放电; 产生的放电序列中, 放电串对应着血压的舒张压时段, 放电串之间的间期反而对应着血压的收缩压时段<sup>[14,15]</sup>. 这一结果提示, 至少部分主动脉弓压力感受器可以随血压升高表现出放电在收缩期终止的行为. 这又提示, 在血压的生理范围, 有些感受器可能具备有限的感受域. 为明确回答这些悬而未决的问题, 本研究系统观察了家兔(*Oryctolagus cuniculus domestica*)主动脉弓压力感受器随血压升高启动和终止放电的血压水平.

## 1 材料与方法

### 1.1 实验动物与实验方案

实验操作和动物饲养严格遵守陕西师范大学实验动物管理条例执行. 自由饮水、禁食 12 h 的健康家兔, 雌雄不拘(2~2.5 kg), 25%氨基甲酸乙酯(分析纯, 国药集团, 上海)耳缘静脉注射麻醉(1 g/kg). 实验进行中经股静脉补充生理盐水防止动物脱水<sup>[16]</sup>.

为了研究主动脉弓血压压力感受器编码血压信号的放电特征, 本研究采用了 2 种互为补充的实验方案展开研究. 方案(i): 主动脉弓血压压力感受器在体脉动血压响应的放电特征研究. 此方案的优点是展示生理状态下, 主动脉弓血压压力感受器在动脉血压波动时的放电特征以及具体放电模式. 在方案(i)条件下, 血压变化的速度和范围不易人为控制. 为了克服这一困难, 依据文献<sup>[17]</sup>在部分实验选用方案(ii): 原位隔离减压神经感受血压变化的血管区段, 进行主动脉弓血压压力感受器对隔离血管段内人为调节的压力响应的放电特征研究. 因血管是原位隔离, 最大限度保证了标本生理状态下的结构和存在方式; 血管内液体压力水平、变化范围和变化速度均可人为控制, 血管内液体成分可人为改变; 同时, 隔离区不影响整体系统血压, 通过左侧颈总动脉动物血液循环仍可维持, 整个实验过程中动物状态、标本存活仍然得到保障.

### 1.2 在体脉动血压引起的感受器传入放电的实验观察

背位固定, 颈部中位打开, 气管插管, 动物自主呼吸; 暴露右侧颈总动脉, 插管, 插管后接液压换能器(MLT844, 埃德, 澳大利亚), 转换后的血压信号经放大器(ML221, 埃德, 澳大利亚)放大后接入信息采集系统(Powerlab, 埃德, 澳大利亚). 石蜡油浸没减压神经干, 体视显微镜(Leica S6D, 德国)下, 石蜡油中游离右侧减压神经干再分离至仅 1 根放电纤维的神经细束(减压神经单纤维束), 置于铂金丝电极上引导电信号, 经生物放大器放大后接入信息采集系统(Powerlab, 埃德, 澳大利亚). 暴露右侧股静脉, 插管. 股静脉注射调节血压的药物(去甲肾上腺素(noradrenaline, NE; 1:5000, 分析纯, sigma, 美国)或者乙酰胆碱(acetylcholine, ACh; 1:10000, 分析纯, sigma, 美国)), 利用 Chart 软件记录和分析系统血压

变化过程以及减压神经单纤维束放电历程, 采样率为 10 kHz.

### 1.3 原位隔离人为控制的压力变化引起感受器传入放电的实验观察

背位固定, 颈部至上半胸腔中位打开, 气管插管; 暴露右侧颈总动脉、无名动脉和右侧锁骨下动脉及其侧枝. 右侧颈总动脉插管, 插管后依次连接三通和液压换能器, 同样, 转换后的液体压力信号经放大器放大后接入 Powerlab. 结扎无名动脉, 夹闭右侧锁骨下动脉, 原位隔离出由右侧颈总动脉、无名动脉、锁骨下动脉以及上述三动脉的交叉处组成的血管区, 血管区内液体压力不再脉动. 石蜡油槽内, 游离右侧减压神经束, 近头端离断减压神经干, 切断减压神经干向中枢传入. 此时, 体循环经左侧颈总动脉维持, 保证实验过程中动物处于存活状态.

(1) 双根血压压力感受器血压响应放电记录. 这组实验放电记录电极有 2 根. 体式显微镜下, 细分近心端神经细束获得 2 根减压神经单纤维束, 分别置于 2 根铂金丝电极上引导放电信号. 在进行液体压力刺激响应实验之前, 隔离区的灌流液压力保持在 80 mmHg (1 kPa=7.5 mmHg) 约 5 min. 然后打开三通, 注射泵 (LSP02-1BI, 保定兰格) 缓慢灌流, 隔离区血管内压力从 30 mmHg 缓慢升高 (<2 mmHg/s<sup>[18]</sup>) 至 300 mmHg, 完成后恢复压力至 80 mmHg, 整个周期重复 3 次.

(2) 单根血压压力感受器血压响应放电记录. 这组实验放电记录电极只有 1 根. 同样在体式显微镜下, 细分神经细束获得减压神经单纤维束, 置于铂金丝上. 其余实验流程同上.

### 1.4 数据统计

在体条件下, 血压一过性升高过程中, 由于血压上升很快, 所以最后一簇放电对应血压的平均值作为上限压力阈值. 同样血压一过性降低过程中, 最后一簇放电对应血压的平均值作为下限压力阈值.

原位隔离条件下, 低压力区, 静息转为放电最初 5 个动作电位对应压力的平均值作为下限压力阈值. 高压区, 放电转为静息的最后 5 个动作电位对应压力水平的平均值作为上限压力阈值.

表示连续放电的动态特征是计算相邻动作电位之间的时间间隔, 作为峰峰间期 (interspikes interval, ISI).

以 ISI 序列的动态特征分析放电产生的动力学机制.

实验数据采用  $\bar{x} \pm SD$  表示, 分析血压压力感受器放电电压阈值的分布特征.

## 2 结果

### 2.1 在体条件下减压神经单纤维放电随血压改变呈现的基本变化过程

在体记录条件下, 同步记录家兔血压波动和减压神经单纤维放电, 通常可见减压神经单纤维的簇放电活动, 簇放电对应血压的收缩压时段, 簇放电的间期对应血压的舒张压时段. 经静脉注射去甲肾上腺素 (1:5000) 一过性升高血压的过程中 (图 1A), 随血压升高, 给药前的对应着收缩压的簇放电 (图 1B) 首先转变为连续放电 (图 1C), 然后转变为对应着舒张压的簇放电 (图 1D), 簇放电中峰电位数目逐渐减少, 最后达到静息 (图 1E); 随血压回降, 静息的这根单纤维又开始在舒张压时段恢复放电 (图 1F), 放电时峰电位数目逐渐增加形成对应于舒张压的簇放电, 然后经连续的放电 (图 1G) 又恢复为对应于收缩压的簇放电 (图 1H).

待血压和放电完全恢复到给药前水平 20 min 后, 再静脉给予乙酰胆碱 (1:10000) 使血压一过性降低, 随血压降低, 给药前的对应着收缩压的簇放电的峰电位数目逐渐减少, 最后达到静息 (图 1A); 血压回升放电又恢复为对应收缩压的簇放电.

上述 2 次给药, 分别使血压升高、恢复、再降低然后恢复过程中, 这一减压神经单纤维在血压升高时表现出放电终止的行为, 对应于这个血压压力感受器感受域的上限压力阈值; 在血压降低时也表现出放电终止的行为, 对应于这一血压压力感受器感受域的下限压力阈值. 这样, 在体条件下, 给药驱动血压升高、降低, 就完整观察到了这一减压神经连接的血压压力感受器的感受域, 该感受域是一个由起始放电的下限压力阈值和终止放电的上限压力阈值共同定义的一个明确、有限的压力区间.

上述在体实验条件下, 平均血压变化为 65~160 mmHg, 在 15 只家兔共观察了 17 例单纤维放电随血压变化的改变, 其中 8 例观察到单纤维放电随血压升高再降低分别达到静息, 从而完整呈现其感受域. 由于家兔的血压在每个心动周期中也是波动的, 血压压力感受器产生的放电进一步规律性地表现出

了一系列丰富的节律模式, 随血压升高分别为静息到收缩期簇放电、连续放电(在心动周期中疏密变化)、舒张期簇放电、静息。其中, 收缩期簇放电来自血压在每个心动周期中往复跨越感受域的下限压力阈值, 舒张期簇放电则产生于血压在每个心动周期中往复跨越感受域的上限压力阈值。

另外 9 例单纤维放电记录中, 随血压升高或者降低, 放电节律的变化均遵从上述规律性, 虽然表现上述节律的一部分, 但没有完整呈现对应下限压力和上限压力的 2 次静息。说明这 9 例感受器的感受域超出了给药调节所能达到的压力变化范围。因此, 实验接着利用隔离灌流的条件, 人工控制所研究的主动脉内的压力, 以更加完整地观察血压压力感受器的感受域。

## 2.2 一次压力改变过程中 2 根减压神经单纤维放电的同步记录

为了解各个血压压力感受器的感受域是否不同,

首先在隔离灌流条件下缓慢升高隔离的主动脉腔内的压力, 同时记录 2 个减压神经单纤维的放电。如图 2 可见, 同一次压力升高过程中, 2 个纤维的放电均表现起始、连续放电、放电 ISI 逐渐减小, 即频率逐渐增大(图 2B)、随后终止的行为。2 个单纤维放电起始、终止分别对应的下限压力阈值、上限压力阈值完全不同, 说明 2 个单纤维连接的血压压力感受器的感受域显著不同。这一结果有力说明, 家兔主动脉弓的血压压力感受器不仅具有有限的感受域, 并且各个不同的血压压力感受器的感受域可以显著不同。

## 2.3 85 例减压神经单纤维起始放电和终止放电的压力阈值

为系统观察家兔主动脉弓血压压力感受器的感受域的整体状况, 利用隔离灌流, 分离减压神经细束记录单纤维放电; 将隔离的主动脉腔内的压力从接近 30 mmHg 缓慢升高至 300 mmHg(图 2A), 观察单纤维起始放电和终止放电分别对应的起始、终止压力

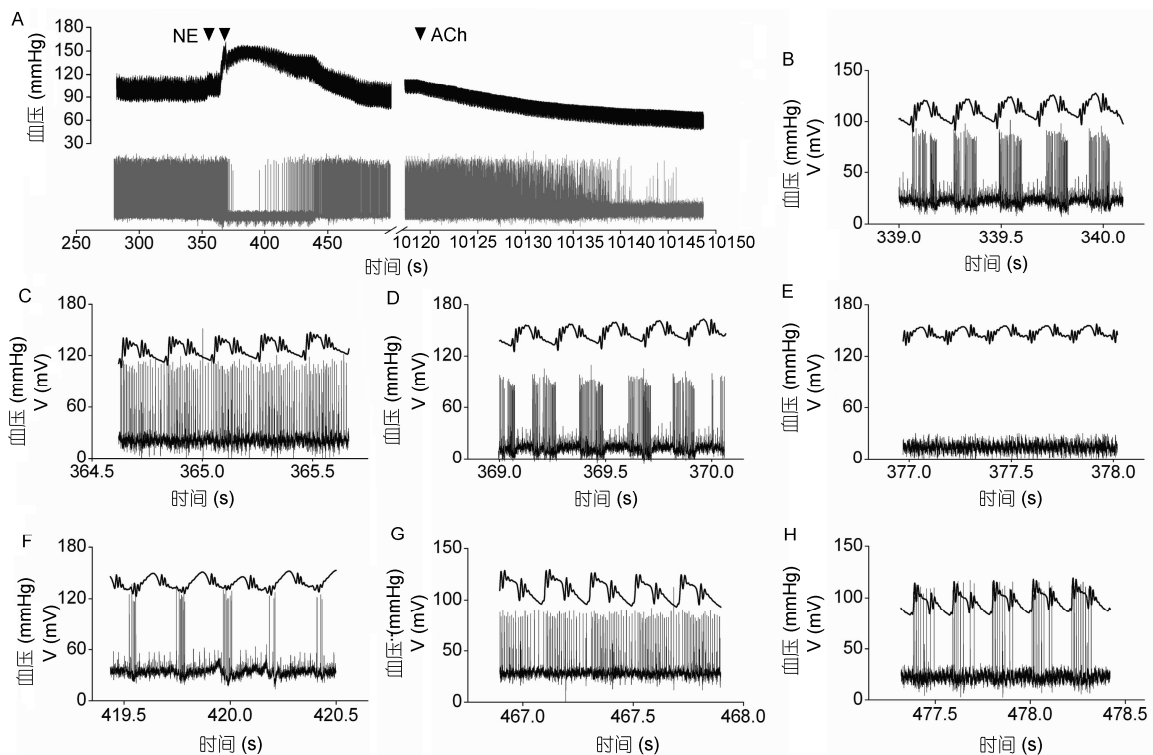


图 1 在体脉动血压、主动脉弓血压压力感受器对血压变化的放电响应

A: NE(1:5000, ▼▼)和 ACh(1:10000, ▼)作用后, 血压变化以及主动脉弓血压压力感受器的放电结果图。正常生理状态, 主动脉弓血压压力感受器收缩期放电(B)。NE 作用后, 血压升高, 主动脉弓血压压力感受器开始整个心动期放电(C), 再舒张期放电(D), 随后静息(E)。药物逐渐经代谢排除, 血压逐渐恢复, 主动脉弓血压压力感受器依序出现舒张期放电(F), 整个心动周期放电(G), 收缩期放电(H)

阈值. 实验利用 24 只家兔, 在每只动物尽量全面地分离单纤维直至使用完整根减压神经, 成功进行了 85 例单纤维放电的实验, 在实验的压力变化范围内, 39 例单纤维成功观察到起始放电和终止放电的压力阈值. 40 例单纤维 30 mmHg 时放电已经开始, 推断它们起始放电的压力阈值小于 30 mmHg, 以下统计中暂记为 30 mmHg. 16 例单纤维, 直至实验所及的 300 mmHg 时仍未终止放电, 推断它们终止放电的压力阈值大于 300 mmHg, 以下统计中暂记为 300 mmHg.

85 例减压神经起始放电和终止放电的压力阈值分别是相应的 85 例血压压力感受器感受域的上限阈值压力和下限阈值压力. 如图 3 所示, 这些血压压力感受器的感受域呈现多方面的差异. 各个感受域覆盖的压力为 26.7~270 mmHg( $162.88 \pm 70.32$  mmHg); 各感受域下限阈值压力最小的为 30 mmHg, 最大的为 170.74 mmHg( $56.38 \pm 34.63$  mmHg)(图 3B); 各感受域上限阈值压力最小的为 58.18 mmHg, 最大的为 300 mmHg( $219.26 \pm 67.81$  mmHg)(图 3C).

在每个压力数值下募集的感受器的数量, 可以直观地从图 3A 所示的结果中计算出来. 如图 3D 所示, 全部 85 例血压压力感受器中, 只有部分在特定

压力下参与放电. 在各个压力数值上被募集参与放电的感受器的数量, 125 mmHg 时达到最大, 随后, 随压力升高逐渐减少. 这一结果提示, 在 125 mmHg 以下, 家兔可以通过募集感受器数目的增加和各个感受器传入放电频率的增加 2 种途径编码血压的升高, 在 125 mmHg 以上, 虽血压进一步升高放电的感受器的数目减少, 不再能够通过募集感受器数目的增加而只能通过放电频率增加或者其他途径编码血压的升高.

## 2.4 减压神经单纤维起始放电和终止放电压力阈值附近的复杂节律

以往神经动力学研究证明, 神经元处在兴奋阈值附近时必然表现一些特定的复杂节律, 从这些复杂节律的动态特征, 不仅可以推断产生该节律的神经元处于兴奋阈值附近, 而且可以推断该神经元此时的动力学性质<sup>[19,20]</sup>. 借助隔离灌流条件, 分别调节隔离的主动脉腔内压力缓慢跨越血压压力感受器感受域的下限压力阈值和上限压力阈值, 可以观察到该感受器在阈值附近的复杂的兴奋节律. 以图 4 所示的 20090824NO2 数据为例, 随着压力升高, 静息的

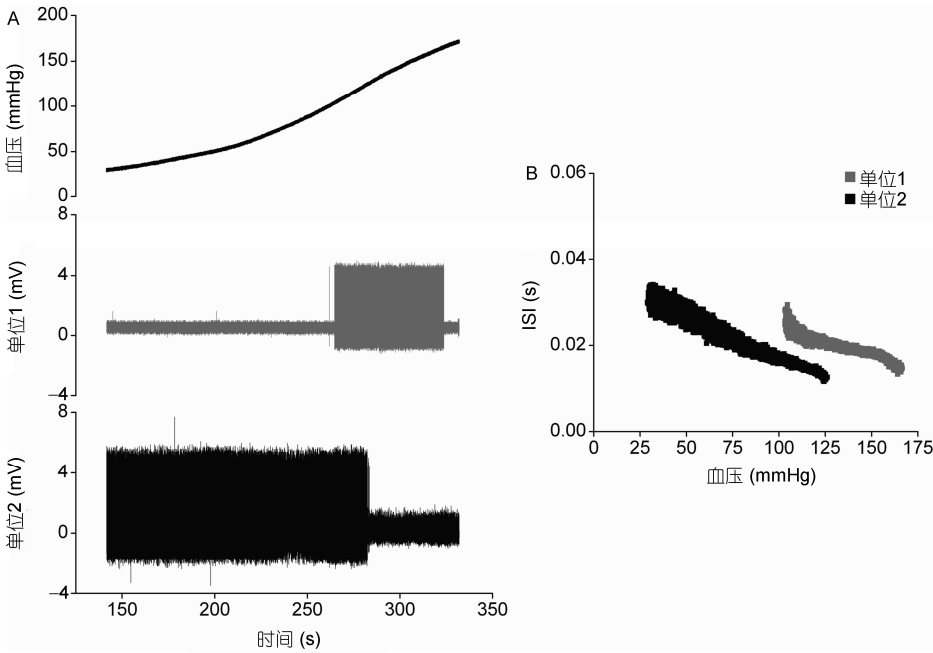


图 2 原位隔离, 同步记录 2 根主动脉弓血压压力感受器对液体压力变化的放电响应

A: 血管内液体压力变化以及 2 根主动脉弓血压压力感受器同步放电结果图. 单位 1: 压力升高至 102 mmHg, 放电开始, 167 mmHg 时放电终止; 单位 2: 压力 30 mmHg 时, 放电早已开始, 127 mmHg 时放电终止; B: ISI-血压曲线, 不仅展示出 2 根血压压力感受器的感受域及其差异, 同时还表明随着压力升高, 放电 ISI 逐渐变小, 即放电频率逐渐增加

血压压力感受器开始放电, 最初放电并不连续, 持续放电和持续静息随机交替(图 4B1), 这种放电模式称为阵发周期一, ISI 相对杂乱, 其回归映射如图(图 4C1), 提示感受器此时处在兴奋阈值附近且此时感受器兴奋的动力学机制为亚临界 Hopf 分岔; 随后放电连续(图 4B2), 相同压力水平 ISI 大小一致, 压力越大 ISI 越小, 回归映射如图(图 4C2); 当感受器被升高的压力驱赶到去极化阻滞的阈值附近时, 放电节律(图 4B3)呈现特征性的 ISI 分层现象(图 4A), ISI 回归映射为晶格状(图 4C3), 这种特征的放电节律称为整数倍放电节律, 表明这个感受器进入去极化阻滞的动力学途径为超临界 Hopf 分岔。

实验观察到在下限压力阈值附近, 12 例血压压力感受器以整数倍放电模式从静息进入放电, 29 例血压压力感受器以阵发放电模式从静息进入放电。在上限压力阈值附近, 49 例血压压力感受器以整数倍放电模式从放电进入静息, 9 例血压压力感受器以阵发放电模式从放电进入静息。

借助神经放电节律动力学性质的分析, 可以推

断, 血压压力感受器具有下限的内在机制为兴奋性, 压力增大跨越此下限时感受器电位驱使传入神经始段跨越兴奋阈值; 感受器具有上限的内在机制为去极化阻滞, 压力增大跨越此上限时感受器电位驱使传入神经始段跨越去极化阻滞阈值, 传入神经始段过度去极化不再能产生放电, 进入静息状态。

### 3 讨论

感受物理、化学刺激的强度特征的感受器, 可以利用各个感受器感受域的不同, 通过募集不同的感受器产生传入放电, 进而编码刺激强度的变化。在这种情形, 单个感受器有着起始产生传入放电的下限刺激强度阈限和终止放电的上限刺激强度阈限, 具有由这 2 个刺激强度边界定义的、明确而有限的感受域。各个感受器的感受域显著不同, 是感受器群体分工编码刺激强度特征的基础。本研究首先在接近血压生理范围条件下, 在体地观察到家兔主动脉弓血压压力感受器随血压变化呈现起始放电和终止放电

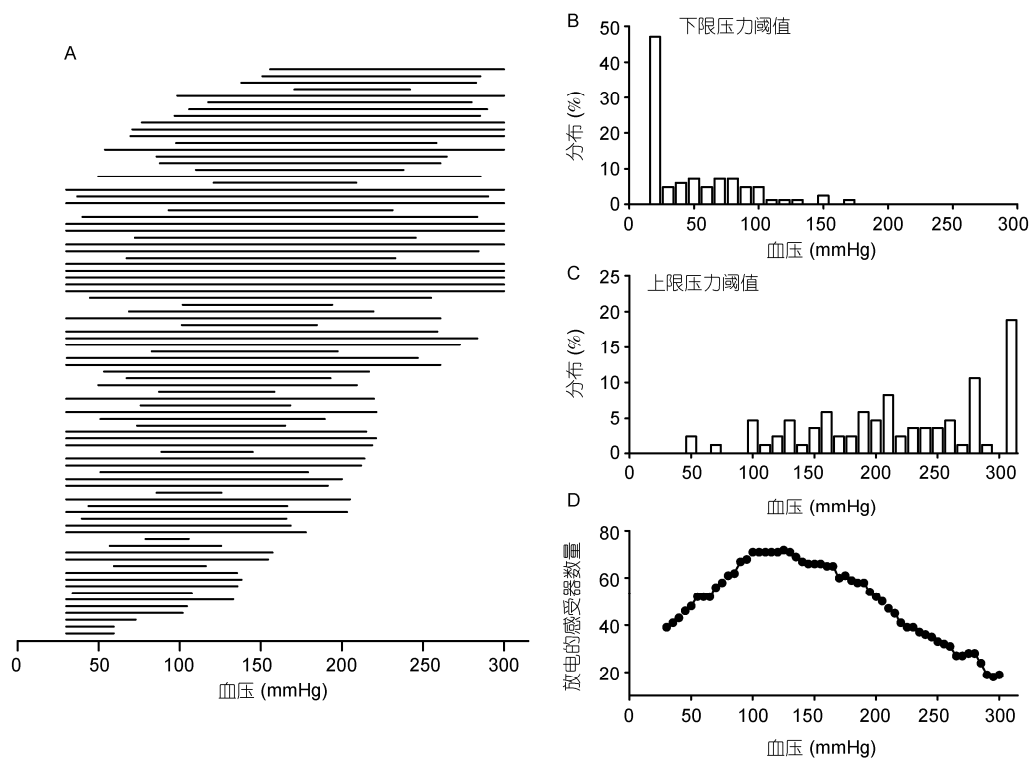


图 3 主动脉弓血压压力感受器感受域

A: 85 例血压压力感受器感受域的压力范围; B: 下限压力阈值分布图; C: 上限压力阈值分布图; D: 根据这 85 例感受器计算的不同压力条件下募集放电的感受器数量

的现象,记录到了动态的血压波动作用于感受器后规律性地产生的一系列放电模式;利用隔离灌流一段主动脉的条件人工控制动脉腔内压力,精确观察到一次压力变化过程中,2个血压压力感受器呈现不同的感受域;进一步通过大量感受器的系统观察,发现家兔主动脉弓的各个血压压力感受器确实具有明确、有限的感受域,其感受域覆盖的压力梯度的大小、所处的压力水平均表现显著的差异.研究发现,相当部分的感受器感受域的上限压力阈值处在血压的生理范围附近,使得血压高于生理范围时,募集的感受器数量不再增加,甚至减少.这表明,血压高于生理范围时,减压神经不再能够通过募集更多的感受器放电,而必须通过增加放电频率或者其他途径编码血压的变化.

主动脉弓血压压力感受器是一类牵张感受器.血压升高时,牵拉动脉壁使感受器电位逐渐增大,驱使传入神经始段去极化,到达兴奋阈值便产生传入的峰电位.这一感受器产生传入兴奋的机制,使得感受器具备了其感受域的下限压力阈值,此时的压力数值就是感受器的下限.本研究观察到,家兔主动脉

弓血压压力感受器随血压升高终止放电,推测这一终止放电的机制为去极化阻滞.直接验证这一推测,需要在感受器附近进行胞内记录,观察感受器的传入神经始段发生过度去极化,终止兴奋,表现去极化阻滞.由于血压压力感受器及其传入神经始段细小且埋藏于动脉壁中,上述胞内记录难以实现.本研究转而观察感受器在终止放电的阈值附近的放电节律,观察到了从兴奋进入去极化静息的、阈值附近的特征性节律,间接证明了本研究的推测.本研究观察到,在终止放电的阈值附近,血压压力感受器产生阵发周期放电、整数倍放电节律,表明家兔血压压力感受器去极化阻滞的动力学机制为 Hopf 分岔,这一机制与神经元兴奋的一般动力学机制没有显著区别.

本研究的结果可能具有重要的生理学意义.有研究表明,减压神经中不同的传入神经纤维特异性地支配不同的中枢部位.本研究观察到减压神经单纤维的感受域不同.减压神经和其投射的中枢部位在结构上的特异关系是否与其感受域的不同有关,值得进一步研究.减压神经主要分为 A 类和 C 类纤维, A 类纤维的传导速度快、起始放电压力阈值低, C

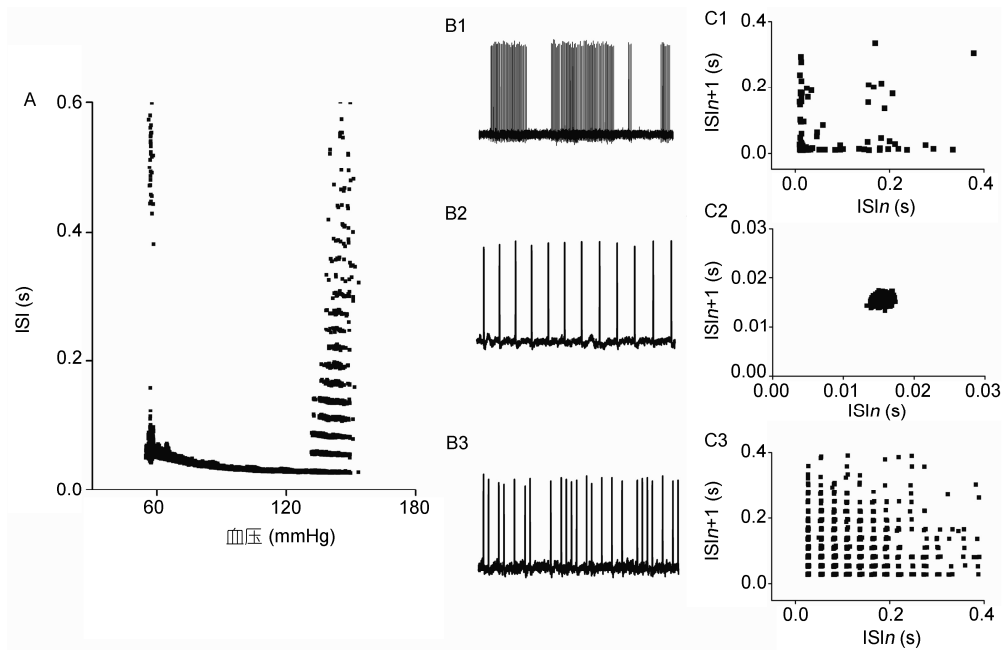


图4 原位隔离,压力升高过程,主动脉弓血压压力感受器放电节律

隔离区液体压力升高过程中,压力在 57 mmHg 附近时,持续放电与持续静息随机交替出现(B1),放电持续的时间(或者静息持续的时间)随机,回归映射如(C1)所示,ISI 杂乱(A);随后放电呈现稳定周期一(B2),回归映射为相对集中的一点(C2),ISI 随着压力升高逐渐变小(A);135 mmHg 开始,放电逐渐杂乱(B3),回归映射呈现晶格状(C3),ISI 呈现特征性分层(A)

类纤维传导速度慢、起始放电压力阈值高<sup>[8]</sup>。两类纤维支配不同孤束核亚区, 较少共同支配相同孤束核神经元<sup>[21]</sup>。有意思的是, 孤束核神经元根据放电特征也分为 2 类, 起始放电压力阈值低亚类和起始放电压力阈值高亚类<sup>[22]</sup>。起始放电压力阈值低的神经元多接受来自起始放电阈值压力低的 A 类减压神经传入, 起始放电压力阈值高的神经元多接受来自起始放电阈值压力高的 C 类减压神经传入<sup>[23]</sup>。这些结果提示, 不同类型的血压压力感受器在中枢的投射路径可能有所不同, 而这些不同可能正是血压压力感受器分

工编码的意义所在。本研究结果说明, 血压压力感受器与温度、牵张等感受器一样, 不仅有限压力阈值, 也有上限压力阈值, 具有明确的感受域。感受域不同的传入神经, 也可能投射到不同的孤束核神经元, 进而引起不同的反射效应, 赋予减压反射更为细致的调节功能。本文的结果将修正关于血压压力感受器对动脉血压的感受和编码的经典理论, 并为重新探讨血压压力感受器对血压的编码机制、血压动态变化的不同模式如何引起心血管反射效应的细致变化等基本问题开辟新的研究途径。

## 参考文献

- Kirchheim H R. Systemic arterial baroreceptor reflexes. *Physiol Rev*, 1976, 56: 100–177
- Sunagawa K, Sato T, Kawada T. Integrative sympathetic baroreflex regulation of arterial pressure. *Ann NY Acad Sci*, 2001, 940: 314–323
- Grigg P. Biophysical studies of mechanoreceptors. *J Appl Physiol*, 1986, 60: 1107–1115
- Heymans C. Reflexogenic areas of the cardiovascular system. *Perspect Biol Med*, 1960, 3: 409–417
- McCubbin J W, Green J H, Page I H. Baroreceptor function in chronic renal hypertension. *Circ Res*, 1956, 4: 205–210
- Krieger E M, Marseillan R F. Aortic depressor fibers in the rat: an electrophysiological study. *Am J Physiol*, 1963, 205: 771–774
- Pelletier C L, Clement D L, Shepherd J T. Comparison of afferent activity of canine aortic and sinus nerves. *Circ Res*, 1972, 31: 557–568
- Seagard J L, van Brederode J F, Dean C, et al. Firing characteristics of single-fiber carotid sinus baroreceptors. *Circ Res*, 1990, 66: 1499–1509
- van Brederode J F, Seagard J L, Dean C, et al. Experimental and modeling study of the excitability of carotid sinus baroreceptors. *Circ Res*, 1990, 66: 1510–1525
- McKemy D D. Temperature sensing across species. *Pflugers Arch*, 2007, 454: 777–791
- Chatzigeorgiou M, Yoo S, Watson J D, et al. Specific roles for DEG/ENaC and TRP channels in touch and thermosensation in *C. elegans* nociceptors. *Nat Neurosci*, 2010, 13: 861–868
- Patapoutian A, Peier A M, Story G M, et al. ThermoTRP channels and beyond: mechanisms of temperature sensation. *Nat Rev Neurosci*, 2003, 4: 529–539
- Saum W R, Ayachi S, Brown A M. Actions of sodium and potassium ions on baroreceptors of normotensive and spontaneously hypertensive rats. *Circ Res*, 1977, 41: 768–774
- Yang M H, An S C, Gu H G, et al. Understanding of physiological neural firing patterns through dynamical bifurcation machineries. *Neuroreport*, 2006, 17: 995–999
- Yang M H, An S C, Gu H G, et al. How blood pressure is encoded in firing pattern in aortic arch baroreceptor? In: *Proceeding of the second international conference on dynamics vibration and control*. 2006 August 23–26, Beijing. Beijing: Chinese Society of Theoretical and Applied Mechanics, 2006. 116–117
- DiBona G F, Sawin L L. Reflex regulation of renal nerve activity in cardiac failure. *Am J Physiol*, 1994, 266: R27–R39
- Sato T, Kawada T, Miyano H, et al. New simple methods for isolating baroreceptor regions of carotid sinus and aortic depressor nerves in rats. *Am J Physiol*, 1999, 276: H326–H332
- Andresen M C, Yang M. Gadolinium and mechanotransduction of rat aortic baroreceptors. *Am J Physiol*, 1992, 262: H1415–H1421
- 古华光, 任维, 杨明浩, 等. 神经性起步点产生的一种新型簇放电节律——阵发周期 1 节律. *生物物理学报*, 2002, 18: 440–447
- 古华光, 任维, 陆启韶, 等. 实验性神经起步点自发放电的分叉和整数倍节律. *生物物理学报*, 2001, 17: 637–644
- Donoghue S, Fox R E, Kidd C, et al. The terminations and secondary projections of myelinated and non-myelinated fibres of the aortic nerve in the cat. *Exp Physiol*, 1981, 66: 405–422
- Seagard J L, Dean C, Hopp F A. Discharge patterns of baroreceptor-modulated neurons in the nucleus tractus solitarius. *Neurosci Lett*, 1995, 191: 13–18
- Bailey T W, Jin Y H, Doyle M W, et al. Vanilloid-sensitive afferents activate neurons with prominent A-type potassium currents in nucleus tractus solitarius. *J Neurosci*, 2002, 22: 8230–8237