

触觉信息处理及其脑机制

周丽丽^{1,2}, 姚欣茹^{1,2}, 汤征宇^{1,2}, 任巧悦^{1,2}, 吕雪靖^{1,2}, 胡理^{1,2}

1. 中国科学院心理研究所; 中国科学院心理健康重点实验室, 北京 100101
2. 中国科学院大学心理学系, 北京 100049

摘要 触觉不仅包含对物理特征的感知, 还包括对情感性信息的识别, 其信息的整合是人类认识环境的基础。本文阐述了编码不同特征触觉信息的皮肤感受器是触觉信息感知的结构基础; 讨论了触觉信息在外周和中枢神经系统的加工机制。其中脊髓背角是触觉信息在皮层下水平加工的初级枢纽, 躯体感觉皮层是加工触觉信息的主要脑区, 且针对不同特征的触觉信息加工, 存在相对独立的脑网络连接。本文还探讨了触觉与跨模态感觉的交互作用, 揭示了多模态感觉信息整合的神经机制及其广泛的应用价值。

关键词 感知觉; 触觉信息; 跨模态; 神经机制; 实际应用

作为人体的五大感觉之一, 触觉(tactile perception)是人类感知外界环境信息的重要渠道。这些信息不仅包含对一系列物体特征的感知, 如物体形状、大小、表面结构^[1], 也包含了在人际互动中对社交行为中蕴藏的情感性信息的解读, 例如轻柔的抚摸、愉悦的接触^[2]。基于各类触觉信息, 人类得以顺利开展与环境的互动, 可见触觉信息的整合是人们认识世界和赖以生存的基础。

与视觉、听觉等其他感觉模态一样, 触觉也拥有一套复杂而精细的信息加工机制。目前, 有关触觉信息外周传入的神经生理学研究表明, 存在于皮肤浅层的传导非伤害性刺激的低阈限机械性感受器(low-threshold mechanoreceptors, LTMRs)是触觉信息传入的基础。其中广泛分布于A β 神经纤维上的LTMRs与触觉的感觉辨识功能(discriminative touch)有关, 而分布于C神经纤维上的LTMRs则介导了触觉的情感性功能(affective touch)^[3-4]。由于LTMRs可划分为不同的亚型, 每种亚型具有独特的解剖生理特征, 这可能决定了不同的LTMRs编码不同特征的触觉信息^[5], 因此有关LTMRs信息传入机制的研究是理解触觉信息加工的基础。

LTMRs接收到的各类触觉信息传导至中枢神经系统后获得进一步表征及加工。传统观点认为, LTMRs通过不同的高级神经元传导特异性的刺激属性, 最后经由丘脑投射至对应的大脑皮层区, 使触觉信息在大脑皮层, 尤其是躯体感觉皮层获得表征及加工。然而, 随着分子遗传学、神经影像学等相关技术的发展, 越来越多的研究显示, 触觉信息整合开

始于皮层下水平^[5-6]。此外, 针对不同特征的触觉信息加工, 神经影像学的研究显示, 人脑中存在着相对独立的脑网络连接^[7-10]。因此, 触觉信息整合的中枢神经机制仍然是一个具有挑战性的问题。

1842年, Johannes Müller率先提出“感觉模态”(sensory modality)的概念, 这一概念强调每种模态的体表感觉信息由特异的信息通路传导, 从外周直达大脑的躯体感觉皮层, 即每种感觉信息有其各自单一感觉处理机制^[11]。不同感觉模态信息也会整合, 以极大地提升我们觉察和分辨感觉信息的能力^[12]。有研究显示, 跨模态的感觉输入可以影响初级感觉皮层的神经活动^[13], 进而影响人体的整体感觉能力。近年来, 有关跨模态感觉研究, 尤其是触觉与其他模态的交互影响成为研究热点, 相关研究成果已被应用于临床康复治疗。

本文分析皮肤中LTMRs的解剖生理特征, 阐述触觉的中枢神经系统加工机制, 在此基础上, 进一步探讨触觉与跨模态感觉的交互作用。

1 皮肤中触觉信息的感知

人体中存在3种导体体表感觉信息的神经纤维: A β 、A δ 和C纤维。其中髓鞘化的A β 纤维直径较大(6~12 μm), 传导神经冲动速度快(约为35~70 m/s), 因此大量分布其上的A β -LTMRs大多具有适应快的特点, 并发挥着触觉的辨识功能^[14]。近年来, 越来越多的研究发现, 触觉除了具备辨识功能外, 还具有情感相关的功能(如对愉悦的或轻柔的、抚摸的感

收稿日期: 2017-05-31; 修回日期: 2017-08-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471082, 31671141); 中国科学院心理研究所青年人才科研启动项目(Y6CX021008)

作者简介: 周丽丽, 博士研究生, 研究方向为触觉和疼痛敏感性的神经机制, 电子邮箱: zhoul@psych.ac.cn; 胡理(通信作者), 研究员, 研究方向为触觉和疼痛心理生理学、脑神经信号数据挖掘, 电子邮箱: huli@psych.ac.cn

引用格式: 周丽丽, 姚欣茹, 汤征宇, 等. 触觉信息处理及其脑机制[J]. 科技导报, 2017, 35(19): 37-43; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2017.19.004

知),这主要由分布于C纤维上的LTMRs介导^[15-16]。由于C纤维直径较细(1 μm),传导速度较慢(<2 m/s),因此C-LTMRs具有适应慢的特点(表1)。

表1 各类皮肤感受器的特征比较
Table 1 Comparison of cutaneous mechanoreceptor subtypes

感受器	传导纤维 (传导速度)	末梢器官	刺激方式
SAI-LTMR	Aβ(35~70 m/s)	默克尔细胞	按压
SAII-LTMR		鲁菲尼末梢	抓挠
RAI-LTMR		环层小体	皮肤位移、 毛囊弯曲
RAII-LTMR		环层小体	高频振动
C-LTMR	C(0.2~2 m/s)	—	毛囊

1.1 Aβ-LTMRs与触觉的辨识功能

根据刺激适应速度的不同,触觉的辨识功能依赖于两类Aβ-LTMRs:慢速适应受体(slowly adapting receptors, SA)和快速适应受体(rapidly adapting receptors, RA)。其中,SA-LTMRs又可被细分为两种亚型:慢适应I型(SAI)和慢适应II型(SAII),其末梢器官分别为位于光滑皮肤的默克尔细胞(merkel's discs)和鲁菲尼末梢(ruffini ending)。I型和II型的主要区别在与神经元的放电模式有所不同,慢适应I型神经元的峰值电位的间隔比II型神经元更为不规律。SAI-LTMRs在人体的SAI传入纤维中分布间距可达0.5 mm,可以编码高空间分辨率的触觉信息,如分辨出在人体上小于15 μm的皮肤位移,且其对刺激物体的弯角、边缘和弯曲率有最大程度的响应,因此SAI-LTMRs对触觉刺激的位置和速度高度敏感。如果对其感受野外围区域进行刺激,则不会引起其放电反应^[17]。大量研究证明,SAI-LTMRs的空间分辨功能与默克尔细胞关联。然而,默克尔细胞对SAI-LTMRs的作用一直存在争议。早期的研究者采用光毒性物质破坏默克尔细胞,结果发现破坏默克尔细胞会导致SAI-LTMRs的响应消失,但这一结果并不能被重复^[18]。最近,研究者通过敲除小鼠的Atoh 1基因发现,默克尔细胞的缺失会导致小鼠无法分辨其爪部接触到的物体表面的纹理细节信息,同时也无法引起SAI-LTMRs的正常放电活动^[19]。由此可见,默克尔细胞可调节SAI-LTMRs的兴奋性,参与物体表面结构信息的辨别过程。相对于SAI型而言,SAII-LTMRs在皮肤中分布的密度要低于SAI-LTMRs,对皮肤按压的敏感程度只有其1/6,但SAII-LTMRs感受野面积是SAI型的5倍,且对皮肤上的抓挠刺激和形状感知能力是SAI型的2~4倍。尽管如此,目前学术界对SAII-LTMRs的认识仍不完善。首先,SAII-LTMRs的形态学基础依然不清楚。目前学界较为统一的观点认为,SAII-LTMRs的神经冲动可能是由鲁菲尼末梢传导^[20],但是这

一结论缺乏直接的实验性证据。其次,SAII-LTMRs的感知功能尚不明确。研究者在人类手指的掌侧发现了SAII-LTMRs的存在,同时在小鼠体表皮肤上也发现了类似SAII-LTMRs属性的神经元的存在,并证明SAII-LTMRs与物体弯曲度的识别功能有关,但在猕猴的手部没有发现一致的结果^[21,22]。

与SA-LTMRs一样,RA-LTMRs可以被细分为两型,即快适应I型(RAI)和快适应II型(RAII),其末梢器官为位于光滑皮肤的环层小体。在灵长类和啮齿类动物的光滑皮肤中,RAI-LTMRs的首要功能是对低频振动刺激的探测和判断,尤其对1~10 Hz的低频振动刺激敏感,如敲、拍、打等响应。由于RAI-LTMRs的感受野较小,对刺激的空间位置的辨别准确度较低,对皮肤刺激的响应潜伏期极短^[23],这一系列特性导致RAI-LTMRs对精细且快速的皮肤刺激非常敏感。相对RAI-LTMRs而言,有关光滑皮肤中的RAII-LTMRs的研究较少。目前,已有研究证明RAII-LTMRs对高频震动刺激(80~300 Hz)极为敏感,感觉阈限远低于RAI-LTMRs,感受野较大,能够帮助机体分辨精准的空间位置刺激^[24-25]。有关RAII-LTMRs在触觉感知中的作用还有待深入研究。

1.2 C-LTMRs与触觉的情感功能

一般认为,人体内的C纤维主要传导温觉信息和伤害性信息,但是近期研究表明,并非所有与C纤维相连的感受器都负责传导温觉信息和伤害性信息,部分C-LTMRs会在皮肤受到压力时激活,尤其在皮肤受到持续轻揉的触觉刺激时得到最大程度的激活,因此这部分C-LTMRs也被称为“爱抚感受器”,它们所介导的有关轻柔、愉悦的触觉信息的感知通常被界定为C纤维相关的触觉信息传入(C tactile afferents, CTs)^[2,3]。CTs对接近皮肤温度的慢运动刺激敏感,而对低于或高于皮肤温度的刺激不敏感^[26]。目前,有关CTs末端的形态学尚不清楚。虽然在人体的手臂、腿部等部位探测到了CTs的信息传入^[3],但是仍然没有在手掌的神经分布中发现CTs的神经电活动。

综上所述,皮肤中不同亚型的LTMRs具备独特的解剖生理特征,与其特异性传导不同特征的触觉信息相关,是触觉信息传递的结构基础。有毛皮肤是哺乳动物的独特特征,对机体保持体温有重要意义,有毛皮肤同时也是我们感知外界触觉刺激的重要中介。然而,目前对人类及非人灵长类动物有毛皮肤的研究远少于对无毛皮肤的研究。仅有的少数针对有毛皮肤的研究主要来自对猫、啮齿类动物的活体记录。关于有毛皮肤中LTMRs与触觉功能的联系仍然是一个具有挑战性的问题。

2 触觉信息加工的中枢机制

2.1 触觉信息加工的脊髓机制

LTMRs接收到触觉刺激后,信息是如何传递到达中枢神经系统进行加工的?目前研究显示,LTMRs信息传导的早期阶段包含一条直接传导的上行通路和两条间接传导的上行

通路^[5](图1)。其中,在直接传导的脊髓背索通路(dorsal column pathway, DC)中,大量的A β -LTMRs将触觉信息经同侧脊髓背索向上传导至脑干(脊髓和延髓交界处)的背索核(dorsal column nucleus, DCN),再通过内侧丘系通路传导至丘脑,最后由第三级丘脑神经元将信息投射至大脑躯体感觉皮层。该通路在精细触觉信息的加工中扮演着重要角色^[28]。间接传导的脊髓背索突触后通路(postsynaptic dorsal column pathway, PSDC)则接受来自几乎所有的LTMRs间接或直接的信息投射,传递有关触觉的属性信息,其投射纤维经过脊髓背索时与DCN上的某些位点形成突触,来自靠下的脊髓胸段,以及腰和骶脊髓节段的PSDC神经元与薄束核(gracile nucleus)神经元形成突触,而来自脊髓颈段的神经元与楔束核(cuneate nucleus)神经元形成突触;从背索核开始,第二级神经元交叉至对侧,并通过内侧丘系传导束上行,与丘脑的腹后侧核(ventral posterior nucleus, VPN)形成突触^[29]。另一间接传导的脊髓颈段通路(spinocervical tract pathway, SCT),不接受来自SAI-LTMRs的信息,其传导束通过脊髓背外侧索上行,与位于颈椎1~3节处的颈外侧核(lateral cervical nucleus, LCN)形成突触。SCT通路中的脊髓外侧索受损并不会导致触觉辨识功能的显著下降,但是会影响个体的动作觉察能力,提示SCT通路中的神经元在觉察动作类刺激中扮演着重要作用^[20]。之后,LCN处的第二级神经元通过背侧联合(dorsal commissure)交叉至对侧,加入内侧丘系的DC/PSDC传导通路中^[30]。由于SAI-LTMRs对于物体表面结构的辨别起到关键作用,从两条间接通路接收信息的差异可以推测,PSDC是主要的并可能是唯一的传递SAI-LTMRs信息的上行通路,负责加工表面结构相关的触觉信息。

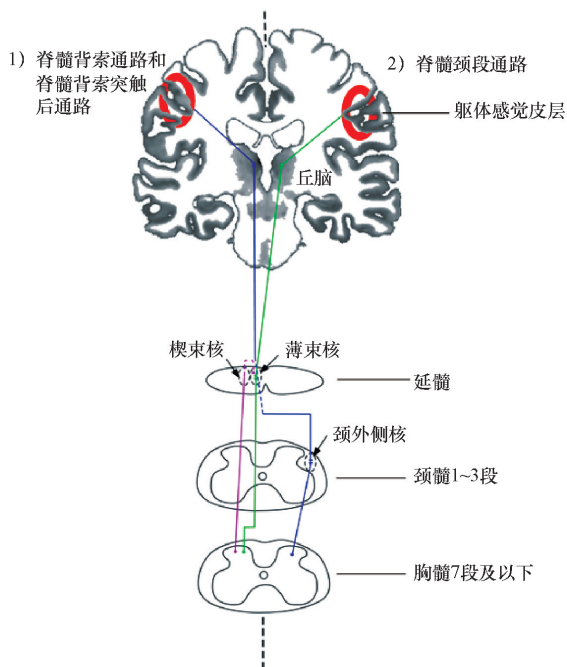


图1 触觉的中枢神经系统回路

Fig. 1 Touch circuits in central nervous system

有关脊髓损伤的研究表明,脊髓背索的损伤会影响个体对物体结构、大小、形状等方面的辨识能力^[5],提示脊髓背角在触觉信息早期的传导通路中发挥着关键作用。此外,从上述对3条脊髓传导通路的剖析中可以看出,脊髓背角能够对来自LTMRs的信息进行初步的表征、整合和加工。研究指出,汇聚于脊髓背角的神经纤维具有不同的电生理特性(如激活阈限、传输速度、激活模式和对刺激的适应性等),而且它们还以一种躯体定位的、柱状的形式汇集于此,这种躯体定位的柱状区域很可能就是LTMRs传递的触觉信息整合和加工的位点^[31],具体机制有待深入研究。

2.2 触觉信息加工的脑机制

当信息经由丘脑传达至大脑皮层后,躯体感觉皮层(somatosensory cortices)是加工触觉信息的首要高级中枢。这一区域通常划分为初级躯体感觉皮层(primary somatosensory cortex, SI)和次级躯体感觉皮层(secondary somatosensory cortex, SII)。目前,关于丘脑——躯体感觉皮层网络对触觉信息的加工方式仍存在争议。从解剖结构的关联看,来自丘脑投射的触觉信息在SI和SII之间可能是串行加工的,该假设通过对躯体感觉诱发电位的时变有效连通性分析得以验证^[32];但另一部分研究显示,来自丘脑核团的触觉信息大多数投射至SI,也有一部分直接投射至SII^[33]。此外,SII还接受来自同侧SI的触觉信息,并将信息进一步投射回双侧SI,双侧SI、SII间均存在双向联系^[33-34]。这提示二者对触觉信息可能存在并行加工的模式。

经过躯体感觉皮层的初步加工后,不同特征的触觉信息的深入加工在人脑中可能存在着相对独立的脑网络连接。早期的正电子发射计算机断层扫描(positron emission computed tomography, PET)以及功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)研究发现,物体表面结构及轮廓能够同时激活人脑的躯体感觉皮层区和顶叶岛盖区(parietal operculum, PO)^[35-37]。而近期的PET和fMRI研究显示,PO具有结构选择性,即在受到物体表面结构相关的刺激(如粗糙度)后能被特异性激活^[38-39]。此外,对粗糙度的触觉判断也涉及早期视觉皮层的激活^[38, 40],提示触觉相关的表面结构信息会与视觉相关的结构信息融合,但是具体的机制尚不清楚,比如是否受到视觉想象的影响等。

针对空间相关的触觉信息,研究显示双侧躯体感觉皮层、运动前区和前脑岛参与了该类信息的加工,其中双侧右顶内沟(intraparietal sulcus, IPS)、缘上回(supramarginal gyrus, SMG)和PO相对于其他脑区的激活更强,且右脑在触觉空间信息的处理中比左脑更有优势^[41]。

此外,对物体轮廓信息的感知也是触觉辨识功能中重要的一部分。物体轮廓的信息包含形状、大小、朝向等方面。其中,触觉朝向信息加工涉及SI、PO、前侧IPS以及视觉皮层(如V6区)的激活;而有关形状信息的加工,则主要由IPS和侧枕叶(lateral occipital complex, LOC)负责^[42],而后顶叶皮层(posterior parietal cortex, PPC)则在躯体感觉系统和视觉系统

间形状信息的双向交换起到重要作用^[43]。以上脑区涉及对二维形状的触觉加工,而对三维形状的触觉加工则有赖于皮肤感觉信息和本体感觉信息的结合。传统观点认为,本体感觉信息和皮肤感觉信息分别传入SI的不同区域,经过相对独立的信息处理,再投射至更高级的皮层进行整合。近期研究表明,SI的所有子区域存在同时编码本体感觉和皮肤感觉的跨模态神经元,两者能被同时加工或者通过脑网络间相互作用逐渐达到整合,最终实现对三维形状的感知^[44]。

除对不同维度的物理刺激属性的辨别,触觉还涉及情感相关脑区的激活。近年来的认知神经科学研究表明,大脑能够区分情感性触觉和中性触觉。例如,一项fMRI研究表明,相比中性情感刺激,被试接受愉快的或厌恶的触觉刺激(如伤害性刺激),眶额皮层激活更强,并分别激活眶额皮质不同的子区域^[45]。研究表明,轻柔抚摸(soft brush stroking)有毛皮肤能够激活SI、SII以及对侧后脑岛皮层;若这种令人愉快的触觉刺激施加给A β 传入神经受阻滞的被试,则仅激活CTs,使躯体感觉皮层激活,继而对后脑岛皮层产生兴奋性投射^[46]。进一步研究表明,除了后脑岛皮层外,后颞上沟、内侧前额叶皮层和背侧前扣带回皮层等与社会认知、社会知觉相关的脑区也参与加工由CTs传导的触觉信息^[47]。

3 触觉与跨模态感觉的交互作用

3.1 触觉与痛觉

触觉和痛觉都属于躯体感觉,SI和SII都参与加工这两种感觉信息^[48],但这两种感觉有着不同的皮肤感受器和神经传导通路。英国有研究用脑电波(electroencephalogram, EEG)记录28~45周早产儿触觉和痛觉的脑神经活动,结果发现,在孕期35~37周出现触觉和痛觉的特异性神经环路^[49],这可能与同一时间丘脑皮层连接的结构发展以及胼胝体的形成有关。人们在日常生活中都有这样的经验,即当身体某个部分感觉疼痛时,人们经常无意识地用手揉擦该位置以减轻疼痛。因此,许多研究者利用高频低强度的常规经皮神经电刺激(transcutaneous electrical nerve stimulation, TENS),用电流脉冲激活外周非伤害性传入神经纤维(A β 纤维),从而达到镇痛效果^[50]。关于TENS的作用机制,可以用Melzack和Wall提出的疼痛闸门控制理论解释^[51]。脊髓背角存在一个门控机制,它调节着神经冲动由外周向脊髓投射神经元的传入。A β 纤维的激活能够关闭闸门,抑制疼痛信息的上传。有关触觉镇痛的皮层机制研究显示,发生在后脑岛的多模态感觉整合在触觉镇痛中发挥重要作用^[52]。触觉不仅能起到镇痛作用,还有可能引发疼痛,例如触诱发痛(allodynia)现象,这是慢性疼痛的一种常见症状,即非伤害性的机械刺激被感知为疼痛。关于触诱发痛病理机制的研究主要集中在外周神经系统的敏化及中枢神经系统的非适应性改变上,但尚无定论^[53]。采用fMRI对大鼠的触诱发痛发展过程进行追踪研究发现,当施加触觉刺激时,触诱发痛大鼠的伏隔核信号异常,并且在初级躯体感觉皮层上观察不到触诱发痛相关的伤害

性疼痛信息输入的BOLD信号^[54]。这提示触诱发痛的发生可能涉及参与调节疼痛情感动机成分的神经环路。

3.2 触觉与视觉

人体主要通过视觉和触觉来感知身体周围的空间表征,视觉和触觉信号在大脑的许多区域汇聚,例如顶叶和运动前区(parietal and premotor cortices)等,在这些脑区中,多感觉模态信息可以在特异性空间约束的基础上进行相互作用^[55],跨模态信息的相互作用也可以通过来自额顶叶的反馈投射再调节单一的视觉或触觉信息。另一种有关镜像触觉共感(mirror-touch synaesthesia, MTS)现象,也提示了触觉与视觉的跨模态信息整合。MTS指观察者通过观察施加给另一个人的触觉也会引起观察者自身的触觉体验。关于这一现象有两种不同但也并不互相排斥的理论,两种理论解释各有利弊。一种是阈限理论(the threshold theory),认为是触觉镜像神经元极度活跃造成的;另一种是自我-他人理论(the self-other theory)认为可能是因为个体区分自我与他人的能力失调造成的^[56]。最新研究发现,在给癫痫病人橡胶手假肢上手背部位呈现触觉刺激的同时,给SI上主导手部感觉的区域施加一个电刺激,能够引起病人对假肢相应部位的本体感觉^[57]。这些结果证明了大脑还能够直接把自然的视觉输入和躯体感觉皮层电刺激进行整合产生多感觉知觉,如让病人对假肢产生本体感觉。尽管大脑某些脑区会优先处理特定感觉模态的信息,但是这些脑区也会对其他模态的信息有响应。比如视觉皮层会优先处理视觉信息,听觉皮层会优先处理听觉信息,但是有脑成像结果显示,3 Hz频率的触觉刺激会抑制人的视觉皮层的激活,20 Hz和100 Hz触觉刺激会使听觉皮层激活程度变高^[58]。另外,fMRI研究发现,让视力正常的人蒙眼5天进行视觉感觉剥夺后执行触觉感知任务,视觉皮层的激活程度显著增强,且这种跨模态的激活在摘掉眼罩24 h后得到可逆的恢复^[59]。

3.3 触觉与听觉

人体对生活环境中的机械振动非常敏感。利用触摸,可以探测并觉察到高达1000 Hz的振动,特异的皮肤感受器可以把振动信号转化成神经信号从外周系统上传到可以精细加工这一信号的躯体感觉皮层^[60]。听觉系统也可以编码很多时间频率信息。在许多情况下,听觉信息会极大地影响触觉,声音可以改变人们对振动触觉的探测。有研究者用跨模态适应范式(crossmodal adaptation paradigm)把听觉刺激和触觉刺激在时间上分开,结果发现听觉适应可以提高触觉频率的鉴别阈值,但不影响触觉强度的判断,这意味着触觉频率感知的神经回路可能也参与了加工声音信号^[61]。触觉信息也可以对听觉信息产生影响。有研究发现,先天失明成人的声音空间分辨任务的阈值有明显缺陷,触觉反馈可以提高人们对声音空间定位的准确性,并且触觉系统有可能被用来重新校准盲人对声音空间分布的感知^[62]。不管是对听力损伤的人还是健康人,振动触觉刺激都可以提高听力^[63]。有研究发现,丘脑腹外侧核(ventrolateral nucleus of the thalamus, VL)中风

病人损伤侧的丘脑与大脑皮层的联结改变之后会使病人产生牵连感觉现象,即听觉刺激可引发触觉^[64]。

4 结论

从 LTMRs 的生理特点出发,综述了触觉信息如何在不同水平上被加工及其对应的神经机制。首先,不同类型 LTMRs 具有独特的解剖生理特点,是触觉信息得以进行神经编码的结构基础。然而,目前关于有毛皮肤中 LTMRs 的结构和功能的研究仍然不足,尤其是对 CTs 与触觉情感相关的功能联系需要进一步研究。其次,在触觉信息的脊髓加工中,脊髓背角是触觉信息在皮层下水平加工的初级枢纽。其中涉及的 PSDC 和 SCT 两条间接传导通路中 LTMRs 信息传入及脊髓背角神经元信息输出的具体机制有待进一步研究,尤其是区分不同神经元亚群及其在传导过程中的功能。这些研究将依赖于新型的分子遗传学手段,如光遗传及化学遗传的方法,通过特异性激活或沉默某些神经元,深入探讨其相应的功能和内在机制。再次,躯体感觉皮层是加工触觉信息的首要高级脑区,针对不同特征的触觉信息加工,存在着相对独立的网络连接。未来有待分类探讨不同脑区在这些信息加工过程中的具体机制及相关脑网络连接模式。最后,触觉与多模态感觉具有交互作用,提示多模态感觉的皮层在功能上是相互影响并具有可塑性的,这一点在临床实践中具有重要的意义。目前在脑机接口领域,通过在视觉损伤或听力有限的患者头部引入触觉振动刺激可以帮助患者克服生理缺陷^[65]。另外,感觉统合训练强调综合跨模态感觉信息输入增强人体适应性,这一方法在特殊儿童教育领域引起了广泛关注,并在针对自闭症儿童的康复治疗中取得了显著的临床疗效^[66]。

参考文献 (References)

- [1] Stilla R, Sathian K. Selective visuo-haptic processing of shape and texture[J]. *Human Brain Mapping*, 2008, 29(10): 1123-1138.
- [2] Hertenstein M J, Keltner D, App B, Buleit B A, Jaskolka A R. Touch communicates distinct emotions[J]. *Emotion*, 2006, 6(3): 528-533.
- [3] McGlone F, Wessberg J, Olausson H. Discriminative and affective touch: sensing and feeling[J]. *Neuron*, 2014, 82(4): 737-755.
- [4] Griffin J W, McArthur J C, Polydefkis M. Assessment of cutaneous innervation by skin biopsies[J]. *Current Opinion in Neurology*, 2001, 14(5): 655-659.
- [5] Abaira V E, Ginty D D. The sensory neurons of touch[J]. *Neuron*, 2013, 79(4): 618-639.
- [6] Sathian K. Analysis of haptic information in the cerebral cortex[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2016, 116(4): 1795-1806.
- [7] Kim S S, Gomez-Ramirez M, Thakur P H, et al. Multimodal interactions between proprioceptive and cutaneous signals in primary somatosensory cortex[J]. *Neuron*, 2015, 86: 555-566.
- [8] Yau J M, Pasupathy A, Fitzgerald P J, Hsiao S S, Connor C E. Analogous intermediate shape coding in vision and touch[J]. *PNAS*, 2009, 106(38): 16457-16462.
- [9] Stoesz M R, Zhang M, Weisser V D, et al. Sathian K. Neural networks active during tactile form perception: common and differential activity during macrospatial and microspatial tasks[J]. *International Journal of Psychophysiology*, 2003, 50(1): 41-49.
- [10] Stilla R, Deshpande G, LaConte S, et al. Posteromedial parietal cortical activity and inputs predict tactile spatial acuity[J]. *Journal of Neuroscience*, 2007, 27: 11091-11102.
- [11] Freides D. Human information processing and sensory modality: Cross-modal functions, information complexity, memory, and deficit[J]. *Psychological Bulletin*, 1974, 81(5): 284-310.
- [12] Ernst M O, Bühlhoff H H. Merging the senses into a robust percept[J]. *Trends in Cognitive Sciences*, 2004, 8(4): 162-169.
- [13] Foxe J J, Schroeder C E. The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing[J]. *Neuroreport*, 2005, 16(5): 419-423.
- [14] Bryan R N, Trevino D L, Coulter J D, et al. Location and somatotopic organization of the cells of origin of the spino-cervical tract[J]. *Experimental Brain Research*, 1973, 17(2): 177-189.
- [15] Björnsdotter M, Löken L, Olausson H, et al. Somatotopic organization of gentle touch processing in the posterior insular cortex[J]. *Journal of Neuroscience*, 2009, 29(29): 9314-9320.
- [16] Löken L S, Wessberg J, Morrison I, et al. Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans[J]. *Nature Neuroscience*, 2009, 12(5): 547-548.
- [17] Williams A L. Skin relaxation predicts neural firing rate adaptation in sai touch receptors[C]//2010 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Buenos Aires, Argentina: Conference Proceedings IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, 2010: 6678-6681.
- [18] Ikeda I, Yamashita Y, Ono T, et al. Selective phototoxic destruction of rat Merkel cells abolishes responses of slowly adapting type I mechanoreceptor units[J]. *Journal of Physiology*, 1994, 479(Pt 2): 247-256.
- [19] Maricich S M, et al. Merkel cells are essential for light-touch responses[J]. *Science*, 2009, 324(5934): 1580-1582.
- [20] Rahman F, et al. Detection of acid-sensing ion channel 3 (ASIC3) in periodontal Ruffini endings of mouse incisors[J]. *Neuroscience Letters*, 2011, 488(2): 173-177.
- [21] Goodwin A W, Macefield V G, Bisley J W. Encoding of object curvature by tactile afferents from human fingers[J]. *Journal of Neurophysiology*, 1997, 78(6): 2881-2888.
- [22] Blake D T, Hsiao S S, Johnson K O. Neural coding mechanisms in tactile pattern recognition: The relative contributions of slowly and rapidly adapting mechanoreceptors to perceived roughness[J]. *Journal of Neuroscience*, 1997, 17(19): 7480-7489.
- [23] Paré M, Elde R, Mazurkiewicz J E, et al. The Meissner corpuscle revisited: a multiafferented mechanoreceptor with nociceptor immunohistochemical properties[J]. *Journal of Neuroscience*, 2001, 21(18): 7236-7246.
- [24] Lynn B. The form and distribution of the receptive fields of Pacinian corpuscles found in and around the cat's large foot pad[J]. *Journal of Physiology*, 1971, 217(3): 755-771.
- [25] Bell J, Bolanowski S, Holmes M H. The structure and function of Pacinian corpuscles: A review[J]. *Progress in Neurobiology*, 1994, 42(1): 79-128.
- [26] Ackerley R, Wasling H B, Liljencrantz J, et al. Human C-tactile afferents are tuned to the temperature of a skin-stroking caress[J]. *Journal of Neuroscience*, 2014, 34(8): 2879-2883.
- [27] Kumazawa T, Perl E R. Primate cutaneous sensory units with unmy-

- elinated (C) afferent fibers[J]. *Journal of Neurophysiology*, 1977, 40(6): 1325-1338.
- [28] JörmteH, Bengtsson F, Geborek P, et al. Segregation of tactile input features in neurons of the cuneate nucleus[J]. *Neuron*, 2014, 83(6): 1444-1452.
- [29] Giesler G J, Nahin R L, Madsen A M. Postsynaptic dorsal column pathway of the rat. I. Anatomical studies[J]. *Journal of Neurophysiology*, 1984, 51(2): 260-275.
- [30] Taub A, Bishop P O. The spinocervical tract: Dorsal column linkage, conduction velocity, primary afferent spectrum[J]. *Experimental Neurology*, 1965, 13(1): 1-21.
- [31] Li L, Rutlin M, Abraira V E, Cassidy C, et al. The functional organization of cutaneous low-threshold mechanosensory neurons[J]. *Cell*, 2011, 147(7): 1615-1627.
- [32] Hu L, Zhang Z G, Hu Y. A time-varying source connectivity approach to reveal human somatosensory information processing[J]. *Neuroimage*, 2012, 62(1): 217-228.
- [33] Gallace A, Spence C. Touch and the body: The role of the somatosensory cortex in tactile awareness[J]. *Psyche: An Interdisciplinary Journal of Research on Consciousness*, 2010, 16(1): 31-67.
- [34] 武广起, 夏晓磊, 胡理. 串行处理还是并行处理? 触觉信息在丘脑-体感皮层网络上的加工方式[J]. *心理学进展*, 2016, 6(8): 890-899. Wu Guangqi, Xia Xiaolei, Hu Li. Serial or parallel processing? The processing of tactile information in the network between thalamus and somatosensory cortices[J]. *Advances in Psychology*, 2016, 6(8): 890-899.
- [35] O'Sullivan B T, Roland P E, Kawashima R. A PET study of somatosensory discrimination in man. Microgeometry versus microgeometry [J]. *European Journal of Neuroscience*, 1994, 6(1): 137-148.
- [36] Ledberg A, O'Sullivan B T, Kinomura S, et al. Somatosensory activations of the parietal operculum of man. A PET study[J]. *European Journal of Neuroscience*. 1995, 7(9): 1934-1941.
- [37] Lederman S, Gati J, Servos P, et al. fMRI-derived cortical maps for haptic shape, texture, and hardness[J]. *Cognitive Brain Research*, 2001, 12(2): 307-313.
- [38] Sathian K, Lacey S, Stilla R, et al. Dual pathways for haptic and visual perception of spatial and texture information[J]. *Neuroimage*, 2011, 57(2): 462-475.
- [39] Stilla R, Sathian K. Selective visuo-haptic processing of shape and texture[J]. *Human Brain Mapping*, 2008, 29(10): 1123-1138.
- [40] Eck J, Kaas A L, Goebel R. Crossmodal interactions of haptic and visual texture information in early sensory cortex[J]. *Neuroimage*, 2013, 75: 123-135.
- [41] Hegner Y L, Lee Y, Grodd W, Braun C. Comparing tactile pattern and vibrotactile frequency discrimination: a human fMRI study[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2010, 103(6): 3115-3122.
- [42] Sathian K. Analysis of haptic information in the cerebral cortex[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2016, 116(4): 1795-1806.
- [43] Deshpande G, Hu X, Stilla R, et al. Effective connectivity during haptic perception: a study using granger causality analysis of functional magnetic resonance imaging data[J]. *Neuroimage*, 2008, 40(4): 1807-1814.
- [44] Kim S S, Gomez-Ramirez M, Thakur P, et al. Multimodal interactions between proprioceptive and cutaneous signals in primary somatosensory cortex[J]. *Neuron*, 2015, 86(2): 555-566.
- [45] Olausson H, Lamarre Y, Backlund H, et al. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex[J]. *Nature Neuroscience*, 2002, 5(9): 900-904.
- [46] Kostovic I, Judas M. The development of the subplate and thalamocortical connections in the human foetal brain[J]. *Acta Paediatrica*, 2010, 99(8): 1119-1127.
- [47] Gordon I, Voos A C, Bennett R H, et al. Brain mechanisms for processing affective touch[J]. *Human Brain Mapping*, 2013, 34(4): 914-922.
- [48] Chen J I, Ha B, Bushnell M C, et al. Differentiating noxious-and innocuous-related activation of human somatosensory cortices using temporal analysis of fMRI[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2002, 88(1): 464-474.
- [49] Fabrizi L, Slater R, Worley A, et al. A shift in sensory processing that enables the developing human brain to discriminate touch from pain [J]. *Current Biology*, 2011, 21(18): 1552-1558.
- [50] Vance C, Dailey D, Rakel B, et al. A novel method to obtain higher intensity TENS stimulation in clinical application[J]. *Journal of Pain*, 2015, 16(4): S93-S93.
- [51] Melzack R, Wall P D. Pain mechanisms: New theory[J]. *Science*, 1965, 150(3699): 971-979.
- [52] Hayamizu M, Hagiwara K, Hironaga N, et al. A spatiotemporal signature of cortical pain relief by tactile stimulation: An MEG study[J]. *Neuroimage*, 2016, 130: 175-83.
- [53] Jensen T S, Finnerup N B. Allodynia and hyperalgesia in neuropathic pain: clinical manifestations and mechanisms[J]. *The Lancet Neurology*, 2014, 13(9): 924-935.
- [54] Chang P C, Centeno M V, Prociassi D, et al. Brain activity for tactile allodynia: a longitudinal awake rat functional magnetic resonance imaging study tracking emergence of neuropathic pain[J]. *Pain*, 2017, 158(3): 488-497.
- [55] Macaluso E, Maravita A. The representation of space near the body through touch and vision[J]. *Neuropsychologia*, 2010, 48(3): 782-795.
- [56] Ward J, Banissy M J. Explaining mirror-touch synesthesia[J]. *Cognitive Neuroscience*, 2015, 6(2-3): 118-133.
- [57] Collins K L, Guterstam A, Cronin J, et al. Ownership of an artificial limb induced by electrical brain stimulation[J]. *PNAS*, 2016, 114(1): 166-171.
- [58] Nordmark P F, Pruszynski J A, Johansson R S. BOLD responses to tactile stimuli in visual and auditory cortex depend on the frequency content of stimulation[J]. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2012, 24(10): 2120-2134.
- [59] Van W D, Lätt J, Englund E, et al. Tumor extension in high-grade gliomas assessed with diffusion magnetic resonance imaging: values and lesion-to-brain ratios of apparent diffusion coefficient and fractional anisotropy[J]. *Acta Radiologica*, 2006, 47(3): 311-319.
- [60] Manfredi L R, Saal H P, Brown K J, et al. Natural scenes in tactile texture[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2014, 111(9): 1792-1802.
- [61] Crommett L E, Pérezbellido A, Yau J M. Auditory adaptation improves tactile frequency perception[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2017, 117(3): 1352-1362.
- [62] Tonelli A, Gori M, Brayda L. The influence of tactile cognitive maps on auditory space perception in sighted persons[J]. *Frontiers in Psychology*, 2016, 7: 1683.
- [63] Schürmann M, Caetano G, Hlushchuk Y, et al. Touch activates human auditory cortex[J]. *Neuroimage*, 2006, 30(4): 1325-1331.
- [64] Ro T, Farnè A, Johnson R M, et al. Feeling sounds after a thalamic lesion[J]. *Annals of Neurology*, 2007, 62(5): 433-441.
- [65] Rutkowski T M, Mori H. Tactile and bone-conduction auditory brain

computer interface for vision and hearing impaired users[J]. *Journal of Neuroscience Methods*, 2015, 244: 45-51.
[66] Dawson G, Watling R. Interventions to facilitate auditory, visual, and

motor integration in autism: A review of the evidence[J]. *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 2000, 30(5): 415-421.

Neural mechanisms of tactile information processing

ZHOU Lili^{1,2}, YAO Xinru^{1,2}, TANG Zhengyu^{1,2}, REN Qiaoyue^{1,2}, LÜ Xuejing^{1,2}, HU Li^{1,2}

1. Key Laboratory of Mental Health; Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China
2. Department of Psychology, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract To perceive external environment more efficiently, the sensory information derived from the modality of touch, or tactile information, is processed in terms of its physical features and affective responses to these features. This review summarizes the current understanding about how haptic information is processed in skin, spinal cord, and cerebral cortex of animals and humans. Typically, different non-noxious somatosensory information is coded by various cutaneous sensory neurons called low-threshold mechanoreceptors (LTMRs). Next, haptic processing starts at the dorsal horn of the spinal cord, and then it partially segregates into different pathways, transmitting information to the somatosensory cortex, the first crucial brain area for haptic information processing. Moreover, several relatively independent brain networks are responsible for the processing of different properties of haptic information. Finally, by discussing the interactions between touch and other sensory modalities, we argue that such interactions are plastic, which is warranted in the future work to generate extensive value in applications.

Keywords sensory perception; haptic information; cross-modality; neural mechanisms; applications

(责任编辑 田恬)