

Serial or Parallel Processing? The Processing of Tactile Information in the Network between Thalamus and Somatosensory Cortices

Guangqi Wu¹, Xiaolei Xia¹, Li Hu^{1,2*}

¹Key Laboratory of Cognition and Personality of Ministry of Education, School of Psychology, Southwest University, Chongqing

²Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing

Email: wuguangqi1@gmail.com, *huli@psych.ac.cn

Received: Jul. 28th, 2016; accepted: Aug. 14th, 2016; published: Aug. 17th, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

There are two conflicting theories regarding the processing of tactile information in the network between thalamus and somatosensory cortices: the serial and the parallel processing theories. The serial processing theory assumes that tactile information is transmitted from the thalamus to the primary somatosensory cortex (S1) and from the S1 to the secondary somatosensory cortex (S2). The parallel processing theory suggests that tactile information is directly transmitted from the thalamus to both the S1 and S2. In both non-primate and lower primate mammals, tactile somatosensory information is processed in parallel in the network between thalamus and somatosensory cortices. However, the processing of tactile somatosensory information in higher primates and humans remains, at present, a matter of debate. Indeed, the results of previous studies are somehow contradicting, which could be due to some inherent limitations: including stimulus patterns, data collection techniques, and data analysis methods. Under the current technical conditions, future research should rely more on experimental design to explore the top-down influence and brain plasticity on the processing of tactile information to further investigate the underlying neural mechanisms.

Keywords

Tactile, The Network between Thalamus and Somatosensory Cortices, Serial Processing, Parallel Processing

*通讯作者。

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

武广起¹, 夏晓磊¹, 胡理^{1,2*}

¹西南大学心理学部, 认知与人格教育部重点实验室, 重庆

²中国科学院心理研究所, 北京

Email: wuguangqi1@gmail.com, huli@psych.ac.cn

收稿日期: 2016年7月28日; 录用日期: 2016年8月14日; 发布日期: 2016年8月17日

摘要

触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络上的加工方式目前主要存在两种相对立的理论: 串行加工理论与并行加工理论。串行加工理论认为触觉信息是从丘脑传输到初级躯体感觉皮层(primary somatosensory cortex, S1), 然后再从S1传输到次级躯体感觉皮层(secondary somatosensory cortex, S2); 并行加工理论认为触觉信息是从丘脑同时并行传输到S1与S2。在加工触觉信息时, 非灵长类与低等灵长类动物丘脑 - 体感皮层网络的加工方式通常被认为是并行的, 而高等灵长类动物与人类丘脑 - 体感皮层网络的加工方式目前还存有争议。现有研究结果的争议主要源于刺激方式、采集技术和数据分析方法等多方面的局限性。在现有技术条件下, 应强化实验设计, 从自上而下的调节因素、脑可塑性等方面进一步研究触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络上的加工方式。

关键词

触觉, 丘脑 - 体感皮层网络, 串行加工, 并行加工

1. 引言

在对触觉等躯体感觉信息进行加工的脑网络中, 初级躯体感觉皮层(primary somatosensory cortex, S1)与次级躯体感觉皮层(secondary somatosensory cortex, S2)是两个主要的皮层区域(Blatow, Nennig, Durst, Sartor, & Stippich, 2007; Koch et al., 2010; Onishi et al., 2010; Worthen, Hobson, Hall, Aziz, & Furlong, 2011)。S1 位于顶叶的中央后回, 被认为主要参与对躯体感觉刺激的类型、位置、持续时间以及强度进行编码(Schnitzler & Ploner, 2000; Treede, Kenshalo, Gracely, & Jones, 1999; Zhang, Gore, Chen, & Avison, 2007)。S2 位于顶叶岛盖, 被认为除了参与对刺激强度编码外(Frot, Magnin, Mauguière, & Garcia-Larrea, 2007; Lockwood, Iannetti, & Haggard, 2013), 还在一些相对高阶的功能中发挥着重要的作用, 比如对感觉运动和对身体两侧躯体感觉信息的整合, 对触觉刺激相关的学习、记忆等(Chen et al., 2008; Lin & Forss, 2002; Schnitzler & Ploner, 2000; Wasaka et al., 2005)。大量研究表明, 外界刺激激活的是一个多层次的复杂的脑网络, 需要很多脑区的相互交流、相互作用大脑才能有效加工情感与认知等方面的信息。一方面, 解剖学上存在 S1 与 S2 间的相互连接(Burton, Fabri, & Alloway, 1995; Pons & Kaas, 1986), 暗示着在 S1 与 S2 间可能存在着串行加工方式, 即触觉信息的加工是从丘脑到 S1, 然后再从 S1 到 S2。对猴子 S2 区神经

元感受野的研究表明,S2区的神经元要比S1区的具有更为复杂的感受野(Fitzgerald, Lane, Thakur, & Hsiao, 2006; Thakur, Fitzgerald, Lane, & Hsiao, 2006),因此,与S1相比,S2通常被认为是一个功能等级更高的皮层区域(Hagiwara et al., 2010),这也暗示了S1与S2对触觉信息的串行加工方式。另一方面,S1与S2接受来自多个丘脑核的直接投射,例如腹后外侧核(ventral posterior lateral nucleus, VPL),腹后内侧核(ventral posterior medial nucleus, VPM),腹后下核(ventral posterior inferior nucleus, VPI),中外侧核(centrolateralnucleus, CL) (Friedman & Murray, 1986; Krubitzer & Kaas, 1992),这表明在S1与S2间存在并行加工方式,即触觉信息是通过不同的丘脑-体感皮层通路并行传输到S1与S2。

触觉作为我们的基本感觉,在我们的日常生活中发挥着重要的作用。触觉帮助我们感知周围世界,是视觉与听觉的重要补充。目前,触摸类电子产品(如智能手机、平板电脑)蓬勃发展,极大的丰富了大众的生活。作为触觉信息处理的重要一环,弄清楚丘脑-体感皮层网络的信息加工方式有助于我们深入理解这种基本感觉背后的神经机制,为以后更高层次的研究提供理论支持,同时可以指导研制更高水平的、更符合人机工程学的触摸类电子产品。基于此,探究触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的加工方式具有重要的理论意义和实践意义。为了阐明丘脑-体感皮层网络加工触觉信息的方式,许多研究者对此开展了大量研究。本文对这一网络信息加工机制的现有研究结果进行了整合,同时探讨了现有研究的局限,力图为今后的研究提供新的视角。

2. 触觉信息加工方式

2.1. 非灵长类与低等灵长类动物丘脑-体感皮层网络的触觉信息加工方式：并行处理

大量哺乳类动物的实验结果支持了触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的并行加工方式,例如对猫(Turman, Ferrington, Ghosh, Morley, & Rowe, 1992)、兔子(Murray et al., 1992)、树鼩、原猴亚目猴(Garraghty, Florence, Tenhula, & Kaas, 1991)等动物的研究,这些研究通过不同方式(例如手术毁损、皮层冷却等)使S1失活后,观察到S2对触觉刺激的反应几乎没有受到影响。例如Garraghty等在S1前肢表征区毁损前后,采用微电极记录了树鼩(非灵长类)与灵长类动物中的原猴亚目猴(低等灵长类)S2区域的神经元对轻微皮肤刺激的反应。结果显示,在S1的整个前肢表征区毁损后,S2前肢区域神经元的响应相对于毁损前没有明显的变化(Garraghty et al., 1991)。综上所述,非灵长类与低等灵长类动物中的研究表明S1与S2是通过并行的丘脑-体感皮层通路独立激活的。这种并行的加工方式使得非灵长类与低等灵长类动物的大脑对外界信息进行较快的加工,进而可以快速识别对象,并引发迅速的反应,这有助于积极地探索外界环境。

2.2. 高等灵长类动物与人类丘脑-体感皮层网络的触觉信息加工方式

正如前文所述,在低等灵长类动物研究中,丘脑-体感皮层网络的触觉信息加工方式是并行的,但是在高等灵长类动物与人类研究中,触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的加工方式存在着争议,既有研究结果支持串行加工方式,又有研究结果支持并行加工方式。

2.2.1. 高等灵长类动物与人类丘脑-体感皮层网络的触觉信息加工方式：串行处理

触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的串行加工方式得到了大量研究结果的支持。例如一些灵长类动物(比如猕猴与狨猴)的实验研究(Garraghty, Pons, & Kaas, 1990; Pons, Garraghty, & Mishkin, 1992)显示手术毁损相关的S1区域后,S2前肢区域的神经元就无法对这一身体区域的刺激进行响应。这一结果支持了触觉的串行加工方式,即触觉信息从丘脑输入到S2需要先经过S1的加工。除动物研究外,众多使用脑磁图(magnetoencephalography, MEG)、脑电图(Electroencephalography, EEG)与功能磁共振成像

(functional magnetic resonance imaging, fMRI)等技术的研究对人类丘脑 - 体感皮层网络的触觉信息加工方式也进行了探索。

MEG 具有极高的时间分辨率, 理想的空间分辨率, 能够透过颅骨直接记录到神经元的活动(Hall, Robson, Morris, & Brookes, 2014), 因此经常被用来在人类被试中研究躯体感觉信息的加工方式。一些 MEG 的研究结果支持了触觉的串行加工方式。首先, 一些研究基于时间上的激活顺序来推断可能的加工方式。Inui 等人使用 MEG 研究了多个皮层区域响应的的时间关系。该研究使用经皮电刺激作用于人的手背, 诱发触觉。研究发现 S2 的早期成分的起始潜伏期显著晚于布鲁德曼(Brodmann)3b 区成分的起始潜伏期, 因此 S1 与 S2 可能是串行加工触觉信息的(Inui, Wang, Tamura, Kaneoke, & Kakigi, 2004)。Ploner 等在一项简单反应时任务中, 采用非疼痛的电刺激作用于人的右手食指, 研究了触觉刺激的中枢加工时间。结果显示对触觉刺激的早期皮层响应主要位于 S1 与 S2, 并且触觉刺激连续激活这两个区域, 这表明触觉信息是串行传输的, 即从丘脑向 S1 传输, 然后再从 S1 向 S2 传输(Ploner, Gross, Timmermann, & Schnitzler, 2006)。时间顺序不能直接表示不同脑区间的因果关系。最近方法学上的提高使得能够依据有效连接分析直接探究脑区间的因果关系(Ploner, Schoffelen, Schnitzler, & Gross, 2009; Valdes-Sosa, Roebroek, Daunizeau, & Friston, 2011)。Ploner 等随后又对该任务中触觉相关脑区激活的因果关系进行了研究。部分定向相干(partial directed coherence, PDC)分析的结果表明存在从刺激对侧 S1 向对侧 S2 以及同侧 S2 向同侧初级运动皮层的串行的信息流动通路(Ploner et al., 2009)。最近, Gao 等人应用时变的格兰杰因果连通性方法对 MEG 数据进行分析, 来探索对右手食指施加短暂的, 相对高频的触压刺激时, 人的躯体感觉系统的有效连通性。研究结果同样显示 S1 与 S2 对触觉信息的加工是串行的(Gao et al., 2015)。

其它一些神经成像技术, 例如 EEG 与 fMRI 也被用于研究触觉信息的加工方式, 并且一些研究的结果支持了触觉信息的串行加工方式。由于 EEG 具有极高的时间分辨率, 因而能够检测到外界刺激诱发的快速变化的脑活动。例如为了对非疼痛躯体感觉信息加工时神经源间瞬时有效连通性进行探索, Hu 等人开发了时变源连通性方法, 对电刺激右手诱发的体感诱发电位(somatosensory evoked potentials, SEPs)进行了有效连通性分析。研究结果显示 SEPs 主要产生于对侧的 S1, 双侧的 S2, 与扣带回皮层(cingulate cortex, CC), 而且在早期(<150 ms), 躯体感觉信息在人类躯体感觉皮层的加工是串行的, 即从丘脑向刺激对侧 S1 传输, 然后从对侧 S1 向双侧的 S2 传输, 最后从对侧 S2 向同侧 S2 传输(Hu, Zhang, & Hu, 2012)。在一项 fMRI 研究中, Khoshnejad 等根据人类被试对非疼痛电刺激的脑响应, 使用动态因果模型(Dynamic causal modeling, DCM)分析了对侧 S1 与对侧 S2, 对侧 S2 与同侧 S2 的功能交互作用。研究结果支持了从对侧 S1 到对侧 S2 的触觉串行加工方式(Khoshnejad, Piché, Saleh, Duncan, & Rainville, 2014)。另外一项 fMRI 实验同样使用 DCM 分析了触觉振动刺激在躯体感觉皮层上的加工方式, 研究结果也支持了触觉刺激的串行加工方式(Kalberlah, Villringer, & Pleger, 2013)。

触觉信息的加工方式在高等灵长类动物、人类与非灵长类、低等灵长类动物间的不同, 使得一些研究者推测从丘脑向 S1 然后到 S2 的串行连接是随着类人猿灵长类动物的出现而逐渐进化形成, 这种串行的连接可能只存在于类人猿或者其它更高等的灵长类动物中(Garraghty et al., 1991; Pons et al., 1992)。在串行的加工方式中伴随着皮层加工水平的升高, 对物体特征的加工也变的逐渐复杂, 因此, S1 与 S2 间串行的连接有助于个体对物体进行精细的加工。同时串行加工以一些加工速度与灵活性的损失来换取更多的认知能力(Garraghty et al., 1991; Rajj et al., 2008)。

2.2.2. 高等灵长类动物与人类丘脑 - 体感皮层网络的触觉信息加工方式: 并行处理

虽然大量的研究支持了在高等灵长类动物与人类中, 触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络上加工方式是串行的, 但仍然有一些研究发现, 即便在高等灵长类动物与人类中, 触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络上

的并行加工方式同样存在着。Zhang 与 Rowe 等人在高等灵长类动物中对丘脑 - 体感皮层网络的触觉信息加工方式进行了深入的研究, 研究结果支持了丘脑 - 体感皮层网络对触觉信息的并行加工; 对病人的研究及一些正常人类被试的 MEG、fMRI 的研究, 其结果也支持了丘脑 - 体感皮层网络对触觉信息的并行加工。

Zhang 等人分别使用两种不同的方法试图阐明猕猴的丘脑 - 体感皮层网络的组织方式。第一种方法是对向 S1 与 S2 提供输入的丘脑神经元进行鉴定, 来确定从丘脑向 S1 与 S2 区域的并行投射通路的存在。Zhang 等人通过向猕猴的丘脑植入微电极的方式, 记录了猕猴丘脑腹后侧核(ventral posteriornucleus, VP)前肢区域的 55 个触觉敏感的神经元, 并对这 55 个神经元进行了逆向鉴定, 结果显示这些神经元的功能特性没有明显差异, 均向 S1 与 S2 的手部表征区进行直接的投射。这表明了低阈限, 高敏度的触觉信息直接从丘脑 VP 核向 S1 与 S2 进行并行传输(Zhang et al., 2001)。第二种方法是采用局部皮层冷却的方式来研究触觉信息在 S1 与 S2 中的加工方式。Zhang 等人在研究中使用局部皮层冷却技术对猕猴的 S2 实施去激活操作并分析了 S1 的响应。通过记录 S1 表面的诱发电位与 S1 单个神经元的响应, 研究发现在大部分情况下, S1 诱发电位的振幅没有受到影响; 在记录的单个神经元中, 大部分 S1 神经元发放的动作电位没有受到影响, 因此结果表明了 S1 对触觉刺激的响应不受 S2 的影响(Zhang, Zachariah, Coleman, & Rowe, 2001)。Zhang 等人在此前的实验中观察到在对 S1 实施冷却失活后, S2 诱发电位的振幅在大多数情况下没有受到影响, 并且绝大多数 S2 神经元的动作电位响应不受影响。这表明 S2 对触觉刺激的响应不受 S1 的影响(Zhang et al., 1996)。这两项实验的结果综合表明, 在猕猴中 S1 与 S2 对触觉的加工是并行的, S1 与 S2 在丘脑 - 体感皮层加工网络中占有相等的层级位置。

Zhang 等人认为这种采用局部皮层冷却失活方式的研究结果与那些采用手术毁损方式的研究结果的不同, 可能是方法学上的差异造成的(Zhang et al., 2001)。例如之前对猕猴与猕猴的研究中, S1 的失活是基于手术毁损的, 是不可逆的, 然而 Zhang 等人对猕猴的研究中, S1 或 S2 的失活是基于局部的皮层冷却, 这种失活程序是可逆的(Garraghty et al., 1990; Pons et al., 1992; Zhang et al., 1996; Zhang et al., 2001)。这使得研究者们推测二者结果的不同可能是由于手术毁损 S1 后, 诱发了对 S2 响应的抑制效应。例如毁损 S1 的前肢表征区后, 可能会引起从 S1 向 S2 手部表征区域投射的皮层间神经元的受损放电。这可能会导致细胞外离子浓度的改变, 尤其是钾离子的增多, 这就阻滞了 S2 中神经元的响应(Zhang et al., 2001)。通过使用可逆的、局部皮层冷却的方式避免了这一可能的干扰, 并且能够定量的检测在 S1 失活前、中、后阶段的 S2 区的诱发电位或单个神经元的响应(Zhang et al., 1996)。与早期的损毁研究结果不同, 使用局部皮层冷却方式的研究结果显示在触觉加工中, S1 与 S2 是并行组织的。Rowe 等人认为尽管 S1 失活后, 观察到一部分 S2 神经元响应是降低的, 但基于 S1 失活前后对 S2 响应潜伏期、放电锁相性、自发性活动的观察与测定推断, S1 失活后, 一部分 S2 神经元响应的降低可能归因于 S1 通过两个皮层区域的内部连接对 S2 调节性作用的消失, 而不能证明有 S1 到 S2 方向的串行传输通路的存在(Rowe, Turman, Murray, & Zhang, 1996; Zhang et al., 1996)。

此外, 基于顶叶损伤的人类研究表明, 触觉振动知觉在那些仅有 S1 区域损伤的病人中是不受影响的, 这使得研究者推测触觉振动信息的加工可能依赖于并行的皮层网络, 而不仅仅依赖于 S1 区域的加工(Knecht, Kunesch, & Schnitzler, 1996)。另外, 一项使用 MEG 的研究也证实了在人类中存在对触觉信息的并行加工方式。Karhu 等使用 MEG 记录了对单侧手腕处的正中神经施加电刺激时所诱发的神经磁响应。实验观察到刺激后 20~30 ms, 对侧的 S2 脑区出现同步的神经元群体的活动, 这与对侧的 S1 最初响应的的时间相同步。这说明, S1 与 S2 在对非疼痛的躯体感觉刺激的早期加工中是同时被激活的(Karhu & Tesche, 1999)。

由于 MEG 缺乏对深部脑区活动检测的敏感性(Ahlfors, Han, Belliveau, & Hämäläinen, 2010), 而且, 很多探究丘脑 - 体感皮层网络加工方式的研究没有采集丘脑的活动, 因此上述的一些研究不太可能准确的探究丘脑响应与 S1、S2 响应的关系。据此 Liang 等人在 fMRI 的研究中探测了丘脑、S1、S2 区域的活动, 并使用 DCM 与贝叶斯模型选择(Bayesian model selection, BMS)对丘脑 - 体感皮层网络在加工非疼痛电刺激时的功能整合进行了研究。结果表明, 触觉信息在人类的丘脑-S1-S2 网络中的加工方式是并行的, 即触觉信息按照从丘脑到 S1 与从丘脑到 S2 的并行的方式进行加工(Liang, Mouraux, & Iannetti, 2011)。综上所述, 在高等灵长类动物与人类中发现的触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络中的并行加工方式, 就否定了之前的在高等灵长类动物与人类的丘脑 - 体感皮层网络上对触觉信息的加工是基于严格的串行方式的假设, 而且, Garraghty 等人认为的丘脑 - 体感皮层网络对触觉信息的加工方式, 随着类人猿灵长类动物的出现而发生从并行方式向串行方式进化转变的观点也可能是不成立的(Rowe et al., 1996)。这种并行的加工方式具有重要的功能意义。例如 Friston 提出的预测编码理论将诱发的皮层响应理解为瞬时表达的预测误差, 对刺激的识别过程就相当于各皮层水平上的加工降低了预测误差的过程(Friston, 2005)。基于此, 从丘脑向 S2 直接输入信息就能够在较早的时间上更精确的估计预测误差, 最终产生对刺激的快速识别, 并促使人采取适当的反应, 例如回避危险性刺激。并行的加工方式意味着对不同脑区神经元群体活动的较大依赖, 不同脑区神经元群体的协同活动, 能够使知觉系统较快的加工物体的一些新的属性, 使得触觉信号快速有效地整合到边缘系统, 促进触觉信息的学习与记忆, 进而促进对物体的识别和再认。

2.2.3. 高等灵长类动物与人类丘脑 - 体感皮层网络的触觉信息加工方式: 串行处理与并行处理同时存在

上述研究发现, 触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络中的加工方式存在着两种对立的观点, 即串行加工方式与并行加工方式, 然而最新的研究却发现在触觉信息的丘脑 - 体感皮层加工网络中既存在串行加工方式又存在并行加工方式。

Chung 等在一项 fMRI 研究中探究了人类被试的 S1 与 S2 对触觉刺激的反应, 与前人研究不同, 该实验的触觉刺激为低频率的触觉压力刺激, 并且对右手食指指尖施加的单个刺激长达 3 秒钟。Chung 等人采用 DCM 对 S1 与 S2 在加工触觉压力刺激时的有效连通性进行了分析, 结果发现, 既存在从对侧 S1 向对侧 S2 传输信息的通路, 又存在向对侧 S1 与对侧 S2 并行传输信息的通路, 所以, 对侧 S1 与对侧 S2 对触觉信息既存在串行加工又存在并行加工(Chung et al., 2014)。串行加工方式与并行加工方式的共同存在既可以确保大脑对外界信息进行较快的反应, 又可以确保大脑对外界信息进行精细的加工。

3. 现有研究的局限

根据对前面大量研究的汇总分析, 目前, 对于触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络上的加工方式仍然未有定论。笔者认为, 目前的争议主要源于以下三方面的问题:

(1) 刺激方式。现有的研究多是采用单一类型、单一频率的刺激来探究丘脑 - 体感皮层网络的加工方式。人类皮肤中的触觉感受器可以分为 SA-I、SA-II、FA-I、FA-II 这 4 种功能不同的类型, 它们对不同频率、不同类型等不同特征的皮肤刺激敏感度不同(Delmas, Hao, & Rodat-Despoix, 2011; Johansson & Flanagan, 2009; McGlone & Reilly, 2010)。已有研究证据表明不同频率、不同类型的皮肤刺激会诱发躯体感觉皮层产生不同的响应(Chung et al., 2013; Friedman, Chen, & Roe, 2004)。通过回顾以上研究可以发现, Liang 等人采用电刺激得出并行加工的结论, Kalberlah 等人采用触觉振动刺激得出串行加工的结论, Chung 等人采用触觉压力刺激得出并行与串行加工的结论, 所以, 刺激方式可能是影响触觉信息在丘脑 - 体感皮层网络中加工方式的重要因素。

(2) 采集技术。许多探究丘脑-S1-S2 网络加工触觉信息的方式的研究所使用的采集技术, 是非侵入式

的,例如 MEG, fMRI, EEG。fMRI 是基于血液动力学的改变来间接反映神经元电活动的变化(Logothetis, 2008),而且血液动力学的响应与快速变化的神经元活动相比相对较慢,因而不能像侵入式的电生理研究那样直接快速地检测丘脑-体感皮层网络动态变化的信息。EEG 由于受到头皮、颅骨的影响,其空间分辨率不高,又容易受到眼电、心电等干扰,降低了采集到的数据的信噪比,因而准确性不高。由于 MEG 缺乏对那些位于深部的脑区活动探测的敏感性(Ahlfors et al., 2010),因此不太可能准确的研究丘脑响应与 S1、S2 响应的关系。侵入式的电生理研究,由于电极直接插在信号源上,所以采集到的数据噪声小,精确度高,并且能对深部脑区电活动进行较精确的探测,因此能够提供丘脑-S1-S2 网络对触觉信息加工的精确信息,然而,现在采用这种技术探讨触觉信息在丘脑-体感皮层网络中加工方式的研究还较少,因此今后应该加大使用侵入式的微电极记录的方法来探究触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的加工方式。

(3) 数据分析方法。很多研究没有使用时变的连通性方法来探究触觉信息的加工方式,所以无法发现脑区间连接方式的转变。在最近的一项 MEG 研究中, Klingner 等人对右手腕处的正中神经施加电刺激,并使用 DCM 对记录的 MEG 数据进行了分析。在分析数据时,对刺激呈现后 1~100 ms 使用不同范围的时间窗口,来探讨触觉刺激的加工方式。研究结果虽然支持了对触觉信息的并行加工方式,但是发现在 1~100 ms 内 S1 与 S2 的连接方式发生着动态的改变,即随着时间窗口范围的增加,从 S1 向 S2 的信息流动也在不断增加(Klingner et al., 2015),因此,可以推论随着时间窗口范围的不断增加,触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的加工方式可能由最初的并行加工向串行加工转变。

4. 总结与展望

本文详述了在加工触觉刺激时,丘脑-体感皮层网络的组织方式。现有研究表明,在加工触觉信息时,非灵长类与低等灵长类动物丘脑-体感皮层网络的加工方式是并行的,但在高等灵长类动物与人类的研究中,触觉信息在丘脑-体感皮层网络中的加工方式存在着争议。在现有技术条件下,今后应强化实验设计,并在以下方面深入研究触觉信息在丘脑-体感皮层网络上的加工方式:

首先,触觉信息在丘脑-体感皮层网络上的加工方式的争论目前还没有明确的结论。本文对这一争论的产生原因在刺激方式,采集技术和数据分析方法三个方面做了比较和分析。在刺激方式方面,今后的研究者可以通过在实验中对动物与人类被试采用多种类型、多种频率的触觉刺激来强化实验设计;在采集技术方面,可在动物中采用侵入式的微电极记录的方法;在数据分析方法上,使用时变的连通性方法来探究脑区间连接方式的转变。这样,通过不同物种间,不同类型、不同频率刺激间结果的比较,可能会解决这一争论。

其次,现有研究在探讨人与动物对触觉刺激的感觉加工方式时,描述的都是丘脑-体感皮层网络对刺激自下而上的加工。事实上大脑并不是一个被动的、仅依靠刺激驱动的设备,大脑对刺激的加工是一个主动的、高度选择的过程(Engel, Fries, & Singer, 2001)。丘脑-体感皮层网络的神经元在功能上可以被视为自适应处理器,能够根据自上而下的因素而改变自身的功能状态,从而调节对刺激的加工(Gilbert & Li, 2013; Gilbert & Sigman, 2007)。大量研究表明,丘脑-体感皮层网络的感觉加工受到注意、预期、感知任务等诸多自上而下因素的影响(Grabenhorst & Rolls, 2010; Pais-Vieira, Lebedev, Wiest, & Nicolelis, 2013; Ramalingam, McManus, Li, & Gilbert, 2013),因此,丘脑-体感皮层网络对触觉刺激的加工可能是极其复杂的。今后应该在自上而下的影响因素上开展进一步的研究。

最后,可塑性是大脑的一种内在属性,指的是大脑改变自身结构与功能的能力,它能够帮助神经系统适应环境的压力、生理以及经验的变化。在应对传入与传出需求的变化时,神经网络中先前存在的连接、任务相关的皮层间的连接、行为与神经活动之间的映射均可发生变化(Kolb & Whishaw, 1998; Pascual-Leone, Amedi, Fregni, & Merabet, 2005; Sale, Berardi, & Maffei, 2014),所以,触觉信息在丘脑-体感

皮层网络中的加工方式并不是绝对的, 可能在不断发生着变化。今后的研究应该加强脑可塑性对丘脑-体感皮层网络信息加工方式影响的探究。例如许多幻肢痛患者的大脑皮层会出现明显的功能重组现象, 皮层的功能重组对触觉信息的加工方式有何影响, 加工方式又是如何影响幻肢痛等问题值得探究, 所以今后可以在大脑可塑性这一维度上开展进一步的相关研究。

参考文献 (References)

- Ahlfors, S. P., Han, J., Belliveau, J. W., & Hämäläinen, M. S. (2010). Sensitivity of MEG and EEG to Source Orientation. *Brain Topography*, 23, 227-232. <http://dx.doi.org/10.1007/s10548-010-0154-x>
- Blatow, M., Nennig, E., Durst, A., Sartor, K., & Stippich, C. (2007). fMRI Reflects Functional Connectivity of Human Somatosensory Cortex. *Neuroimage*, 37, 927-936. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.05.038>
- Burton, H., Fabri, M., & Alloway, K. (1995). Cortical Areas within the Lateral Sulcus Connected to Cutaneous Representations in Areas 3b and 1: A Revised Interpretation of the Second Somatosensory Area in Macaque Monkeys. *Journal of Comparative Neurology*, 355, 539-562. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.903550405>
- Chen, T. L., Babiloni, C., Ferretti, A., Perrucci, M. G., Romani, G. L., Rossini, P. M., Tartaro, A., & Del Gratta, C. (2008). Human Secondary Somatosensory Cortex Is Involved in the Processing of Somatosensory Rare Stimuli: An fMRI Study. *Neuroimage*, 40, 1765-1771. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.01.020>
- Chung, Y. G., Han, S. W., Kim, H.-S., Chung, S.-C., Park, J.-Y., Wallraven, C., & Kim, S.-P. (2014). Intra- and Inter-Hemispheric Effective Connectivity in the Human Somatosensory Cortex during Pressure Stimulation. *BMC Neuroscience*, 15, 43. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2202-15-43>
- Chung, Y. G., Kim, J., Han, S. W., Kim, H.-S., Choi, M. H., Chung, S.-C., Park, J. Y., & Kim, S.-P. (2013). Frequency-Dependent Patterns of Somatosensory Cortical Responses to Vibrotactile Stimulation in Humans: A fMRI Study. *Brain Research*, 1504, 47-57. <http://dx.doi.org/10.1016/j.brainres.2013.02.003>
- Delmas, P., Hao, J., & Rodat-Despoix, L. (2011). Molecular Mechanisms of Mechanotransduction in Mammalian Sensory Neurons. *Nature Reviews Neuroscience*, 12, 139-153. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn2993>
- Engel, A. K., Fries, P., & Singer, W. (2001). Dynamic Predictions: Oscillations and Synchrony in Top-Down Processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 704-716. <http://dx.doi.org/10.1038/35094565>
- Fitzgerald, P. J., Lane, J. W., Thakur, P. H., & Hsiao, S. S. (2006). Receptive Field (RF) Properties of the Macaque Second Somatosensory Cortex: RF Size, Shape, and Somatotopic Organization. *The Journal of Neuroscience*, 26, 6485-6495. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5061-05.2006>
- Friedman, D. P., & Murray, E. A. (1986). Thalamic Connectivity of the Second Somatosensory Area and Neighboring Somatosensory Fields of the Lateral Sulcus of the Macaque. *Journal of Comparative Neurology*, 252, 348-373. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.902520305>
- Friedman, R. M., Chen, L. M., & Roe, A. W. (2004). Modality Maps within Primate Somatosensory Cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12724-12729. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0404884101>
- Friston, K. (2005). A Theory of Cortical Responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360, 815-836. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2005.1622>
- Frot, M., Magnin, M., Mauguière, F., & Garcia-Larrea, L. (2007). Human SII and Posterior Insula Differently Encode Thermal Laser Stimuli. *Cerebral Cortex*, 17, 610-620. <http://dx.doi.org/10.1093/cercor/bhk007>
- Gao, L., Sommerlade, L., Coffman, B., Zhang, T. S., Stephen, J. M., Li, D. C., Wang, J., Grebogi, C., & Schelter, B. (2015). Granger Causal Time-Dependent Source Connectivity in the Somatosensory Network. *Scientific Reports*, 5. <http://dx.doi.org/10.1038/srep10399>
- Garraghty, P. E., Florence, S. L., Tenhula, W. N., & Kaas, J. H. (1991). Parallel Thalamic Activation of the First and Second Somatosensory Areas in Prosimian Primates and Tree Shrews. *Journal of Comparative Neurology*, 311, 289-299. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.903110209>
- Garraghty, P. E., Pons, T. P., & Kaas, J. H. (1990). Ablations of Areas 3b (SI Proper) and 3a of Somatosensory Cortex in Marmosets Deactivate the Second and Parietal Ventral Somatosensory Areas. *Somatosensory & Motor Research*, 7, 125-135. <http://dx.doi.org/10.3109/08990229009144703>
- Gilbert, C. D., & Li, W. (2013). Top-Down Influences on Visual Processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 14, 350-363. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn3476>
- Gilbert, C. D., & Sigman, M. (2007). Brain States: Top-Down Influences in Sensory Processing. *Neuron*, 54, 677-696. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2007.05.019>

- Grabenhorst, F., & Rolls, E. T. (2010). Attentional Modulation of Affective versus Sensory Processing: Functional Connectivity and a Top-Down Biased Activation Theory of Selective Attention. *Journal of Neurophysiology*, *104*, 1649-1660. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00352.2010>
- Hagiwara, K., Okamoto, T., Shigeto, H., Ogata, K., Somehara, Y., Matsushita, T., Tobimatsu, S. et al. (2010). Oscillatory Gamma Synchronization Binds the Primary and Secondary Somatosensory Areas in Humans. *Neuroimage*, *51*, 412-420. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.02.001>
- Hall, E. L., Robson, S. E., Morris, P. G., & Brookes, M. J. (2014). The relationship between MEG and fMRI. *Neuroimage*, *102*, 80-91. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.005>
- Hu, L., Zhang, Z. G., & Hu, Y. (2012). A Time-Varying Source Connectivity Approach to Reveal Human Somatosensory Information Processing. *Neuroimage*, *62*, 217-228. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.03.094>
- Inui, K., Wang, X., Tamura, Y., Kaneoke, Y., & Kakigi, R. (2004). Serial Processing in the Human Somatosensory System. *Cerebral Cortex*, *14*, 851-857. <http://dx.doi.org/10.1093/cercor/bhh043>
- Johansson, R. S., & Flanagan, J. R. (2009). Coding and Use of Tactile Signals from the Fingertips in Object Manipulation Tasks. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*, 345-359. <http://dx.doi.org/10.1038/nrn2621>
- Kalberlah, C., Villringer, A., & Pleger, B. (2013). Dynamic Causal Modeling Suggests Serial Processing of Tactile Vibratory Stimuli in the Human Somatosensory Cortex—An fMRI Study. *Neuroimage*, *74*, 164-171. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.02.018>
- Karhu, J., & Tesche, C. D. (1999). Simultaneous Early Processing of Sensory Input in Human Primary (SI) and Secondary (SII) Somatosensory Cortices. *Journal of Neurophysiology*, *81*, 2017-2025.
- Khoshnejad, M., Piché, M., Saleh, S., Duncan, G., & Rainville, P. (2014). Serial Processing in Primary and Secondary Somatosensory Cortex: A DCM Analysis of Human fMRI Data in Response to Innocuous and Noxious Electrical Stimulation. *Neuroscience Letters*, *577*, 83-88. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neulet.2014.06.013>
- Klingner, C. M., Brodoehl, S., Huonker, R., Götz, T., Baumann, L., & Witte, O. W. (2015). Parallel Processing of Somatosensory Information: Evidence from Dynamic Causal Modeling of MEG Data. *Neuroimage*, *118*, 193-198. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.06.028>
- Knecht, S., Kunesch, E., & Schnitzler, A. (1996). Parallel and Serial Processing of Haptic Information in Man: Effects of Parietal Lesions on Sensorimotor Hand Function. *Neuropsychologia*, *34*, 669-687. [http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932\(95\)00148-4](http://dx.doi.org/10.1016/0028-3932(95)00148-4)
- Koch, S. P., Habermehl, C., Mehnert, J., Schmitz, C. H., Holtze, S., Villringer, A., Obrig, H. et al. (2010). High-Resolution Optical Functional Mapping of the Human Somatosensory Cortex. *Frontiers in Neuroenergetics*, *2*, 12. <http://dx.doi.org/10.3389/fnene.2010.00012>
- Kolb, B., & Wishaw, I. Q. (1998). Brain Plasticity and Behavior. *Annual Review of Psychology*, *49*, 43-64. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.psych.49.1.43>
- Krubitzer, L. A., & Kaas, J. H. (1992). The Somatosensory Thalamus of Monkeys: Cortical Connections and a Redefinition of Nuclei in Marmosets. *Journal of Comparative Neurology*, *319*, 123-140. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.903190111>
- Liang, M., Mouraux, A., & Iannetti, G. D. (2011). Parallel Processing of Nociceptive and Non-Nociceptive Somatosensory Information in the Human Primary and Secondary Somatosensory Cortices: Evidence from Dynamic Causal Modeling of Functional Magnetic Resonance Imaging Data. *The Journal of Neuroscience*, *31*, 8976-8985. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6207-10.2011>
- Lin, Y. Y., & Forss, N. (2002). Functional Characterization of Human Second Somatosensory Cortex by Magnetoencephalography. *Behavioural Brain Research*, *135*, 141-145. [http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00143-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00143-2)
- Lockwood, P. L., Iannetti, G. D., & Haggard, P. (2013). Transcranial Magnetic Stimulation over Human Secondary Somatosensory Cortex Disrupts Perception of Pain Intensity. *Cortex*, *49*, 2201-2209. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2012.10.006>
- Logothetis, N. K. (2008). What We Can Do and What We Cannot Do with fMRI. *Nature*, *453*, 869-878. <http://dx.doi.org/10.1038/nature06976>
- McGlone, F., & Reilly, D. (2010). The Cutaneous Sensory System. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *34*, 148-159. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.08.004>
- Murray, G. M., Zhang, H. Q., Kaye, A. N., Sinnadurai, T., Campbell, D. H., & Rowe, M. J. (1992). Parallel Processing in Rabbit First (SI) and Second (SII) Somatosensory Cortical Areas: Effects of Reversible Inactivation by Cooling of SI on Responses in SII. *Journal of Neurophysiology*, *68*, 703-710.
- Onishi, H., Oyama, M., Soma, T., Kubo, M., Kirimoto, H., Murakami, H., & Kameyama, S. (2010). Neuromagnetic Activation of Primary and Secondary Somatosensory Cortex Following Tactile-On and Tactile-Off Stimulation. *Clinical Neurophysiology*, *121*, 588-593. <http://dx.doi.org/10.1016/j.clinph.2009.12.022>

- Pais-Vieira, M., Lebedev, M. A., Wiest, M. C., & Nicolelis, M. A. L. (2013). Simultaneous Top-Down Modulation of the Primary Somatosensory Cortex and Thalamic Nuclei during Active Tactile Discrimination. *Journal of Neuroscience*, 33, 4076-4093. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1659-12.2013>
- Pascual-Leone, A., Amedi, A., Fregni, F., & Merabet, L. B. (2005). The Plastic Human Brain Cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 28, 377-401. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144216>
- Ploner, M., Gross, J., Timmermann, L., & Schnitzler, A. (2006). Pain Processing Is Faster than Tactile Processing in the Human Brain. *The Journal of Neuroscience*, 26, 10879-10882. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2386-06.2006>
- Ploner, M., Schoffelen, J.-M., Schnitzler, A., & Gross, J. (2009). Functional Integration within the Human Pain System as Revealed by Granger Causality. *Human Brain Mapping*, 30, 4025-4032. <http://dx.doi.org/10.1002/hbm.20826>
- Pons, T. P., & Kaas, J. H. (1986). Corticocortical Connections of Area 2 of Somatosensory Cortex in Macaque Monkeys: A Correlative Anatomical and Electrophysiological Study. *Journal of Comparative Neurology*, 248, 313-335. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.902480303>
- Pons, T. P., Garraghty, P. E., & Mishkin, M. (1992). Serial and Parallel Processing of Tactual Information in Somatosensory Cortex of Rhesus Monkeys. *Journal of Neurophysiology*, 68, 518-527.
- Raij, T., Karhu, J., Kičić, D., Lioumis, P., Julkunen, P., Lin, F.-H., Hämäläinen, M. et al. (2008). Parallel Input Makes the Brain Run Faster. *Neuroimage*, 40, 1792-1797. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.01.055>
- Ramalingam, N., McManus, J. N. J., Li, W., & Gilbert, C. D. (2013). Top-Down Modulation of Lateral Interactions in Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 33, 1773-1789. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3825-12.2013>
- Rowe, M. J., Turman, A. B., Murray, G. M., & Zhang, H. Q. (1996). Parallel Organization of Somatosensory Cortical Areas I and II for Tactile Processing. *Clinical and Experimental Pharmacology and Physiology*, 23, 931-938. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1440-1681.1996.tb01145.x>
- Sale, A., Berardi, N., & Maffei, L. (2014). Environment and Brain Plasticity: Towards an Endogenous Pharmacotherapy. *Physiological Reviews*, 94, 189-234. <http://dx.doi.org/10.1152/physrev.00036.2012>
- Schnitzler, A., & Ploner, M. (2000). Neurophysiology and Functional Neuroanatomy of Pain Perception. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 17, 592-603. <http://dx.doi.org/10.1097/00004691-200011000-00005>
- Thakur, P. H., Fitzgerald, P. J., Lane, J. W., & Hsiao, S. S. (2006). Receptive Field Properties of the Macaque Second Somatosensory Cortex: Nonlinear Mechanisms Underlying the Representation of Orientation within a Finger Pad. *The Journal of Neuroscience*, 26, 13567-13575. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3990-06.2006>
- Treede, R.-D., Kenshalo, D. R., Gracely, R. H., & Jones, A. K. P. (1999). The Cortical Representation of Pain. *Pain*, 79, 105-111. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3959\(98\)00184-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3959(98)00184-5)
- Turman, A. B., Ferrington, D. G., Ghosh, S., Morley, J. W., & Rowe, M. J. (1992). Parallel Processing of Tactile Information in the Cerebral Cortex of the Cat: Effect of Reversible Inactivation of SI on Responsiveness of SII Neurons. *Journal of Neurophysiology*, 67, 411-429.
- Valdes-Sosa, P. A., Roebroek, A., Daunizeau, J., & Friston, K. (2011). Effective Connectivity: Influence, Causality and Biophysical Modeling. *Neuroimage*, 58, 339-361. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.03.058>
- Wasaka, T., Nakata, H., Akatsuka, K., Kida, T., Inui, K., & Kakigi, R. (2005). Differential Modulation in Human Primary and Secondary Somatosensory Cortices during the Preparatory Period of Self-Initiated Finger Movement. *European Journal of Neuroscience*, 22, 1239-1247. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.04289.x>
- Worthen, S. F., Hobson, A. R., Hall, S. D., Aziz, Q., & Furlong, P. L. (2011). Primary and Secondary Somatosensory Cortex Responses to Anticipation and Pain: A Magnetoencephalography Study. *European Journal of Neuroscience*, 33, 946-959. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07575.x>
- Zhang, H. Q., Murray, G. M., Coleman, G. T., Turman, A. B., Zhang, S. P., & Rowe, M. J. (2001). Functional Characteristics of the Parallel SI-and SII-Projecting Neurons of the Thalamic Ventral Posterior Nucleus in the Marmoset. *Journal of Neurophysiology*, 85, 1805-1822.
- Zhang, H. Q., Murray, G. M., Turman, A. B., Mackie, P. D., Coleman, G. T., & Rowe, M. J. (1996). Parallel Processing in Cerebral Cortex of the Marmoset Monkey: Effect of Reversible SI Inactivation on Tactile Responses in SII. *Journal of Neurophysiology*, 76, 3633-3655.
- Zhang, H. Q., Zachariah, M. K., Coleman, G. T., & Rowe, M. J. (2001). Hierarchical Equivalence of Somatosensory Areas I and II for Tactile Processing in the Cerebral Cortex of the Marmoset Monkey. *Journal of Neurophysiology*, 85, 1823-1835.
- Zhang, N., Gore, J. C., Chen, L. M., & Avison, M. J. (2007). Dependence of BOLD Signal Change on Tactile Stimulus Intensity in SI of Primates. *Magnetic Resonance Imaging*, 25, 784-794. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mri.2007.05.002>

期刊投稿者将享受如下服务：

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>