



多模态躯体感觉整合的易化和抑制作用*

张 钰^{1,2)} 张 明^{1,2)**} 孔亚卓^{1,2)}

(¹⁾ 中国科学院心理研究所, 认知科学与心理健康全国重点实验室, 北京 100101; ²⁾ 中国科学院大学心理学系, 北京 100049)

摘要 躯体感觉系统包含触觉、温度觉和痛觉等子模态, 这些感知通道间的互动可引发相应的感知变化。多模态躯体感觉间的相互作用受到刺激模态、强度、刺激间距等因素的影响而产生抑制或易化的行为效应。多模态躯体感觉之间的整合作用能够增强个体的自我意识和身体意识, 促使其精确地感知周围环境, 并增强其运动协调能力, 最后提高个体的适应能力, 对个体生存具有重要意义。然而, 目前对多模态躯体感觉整合的行为规律和神经机制的研究仍然比较有限。本文综述了单模态躯体感觉的加工, 并总结了多模态躯体感觉整合的行为规律和外周到皮层的神经机制。其中, 易化作用主要涉及外周感受器的协同作用、皮层的多峰神经元整合, 而抑制作用则主要通过脊髓门控机制和皮层的侧抑制实现。这些研究对理解感知机制、诊断感知障碍具有潜在临床意义, 并为未来研究提供了新的方向。

关键词 躯体感觉, 多模态, 躯体感觉整合, 易化, 抑制

中图分类号 B842

DOI: 10.16476/j.pibb.2024.0356

CSTR: 32369.14.pibb.20240356

当人舒服地躺在床上, 既能感受到被子沉甸甸的重量, 同时还能感受到被子里面暖烘烘的温度。躯体感觉在上述场景中发挥着关键作用, 它是一种复杂的感受类型, 包含来自皮肤、黏膜、四肢以及关节的所有感觉^[1]。这些感觉帮助个体识别伤害, 协调其他感觉通道, 并进一步产生感觉反馈, 是个体与环境交互的重要组成部分。在日常生活中, 很少有单一刺激存在, 我们能够成功地与环境互动通常依赖于对同时发生的多个不同类型的事件的综合判断^[2], 这些复杂的感知过程涉及到躯体感觉整合这个重要但容易被忽视的问题。

Sherrington 是最早研究躯体感觉的学者之一, 他将躯体感觉系统分为外感觉、内感觉和本体感觉^[3]。外感觉通过皮肤表面的感受器感知外部环境, 主要包括触觉、温度觉和疼痛感觉, 对于理解和探索外部世界至关重要; 内感觉负责接收身体内部器官的状态信息; 本体感觉则介导了身体运动和位置的感知^[4]。在这 3 种感觉中, 外感觉尤其关键, 它主要通过皮肤和黏膜中的感受器来检测, 使我们能够直接与外部环境互动, 并作出适应性反应。不同类型的刺激可以诱发多种模态的躯体感觉, 包括疼痛、触觉、压力觉、温度觉等^[5-6]。躯

体感觉输入后的感知很复杂, 就像前述躺在床上的场景一样, 个体可以同时感知触觉和温度觉。尽管触觉和温度觉输入是通过独立的感受器及通路进行处理的, 但个体在某个时刻同时获得的多个体感信息常常会被整合成一个统一且独特的表征, 表明同时发生的多个体感刺激可以自动进行整合^[2]。在实验室中, 研究者通常通过同时呈现多种躯体感觉刺激 (如触觉、温度觉、痛觉), 观察并测量这些刺激如何影响感知和行为表现, 来界定整合效果^[2]。

研究显示, 当个体同时经历多个躯体感觉刺激时, 无论是在单模态内部还是在多模态之间, 都会产生显著的非线性效应, 这是单刺激输入的线性求和所无法解释的^[2]。这表明当个体同时感受多个刺激时, 产生的影响不仅是简单的刺激叠加, 还包括彼此之间的相互作用, 这种相互作用可能会产生

* 国家自然科学基金 (32100861, 82030121, 81871436), 科技部国家重点研发计划 (2022YFC3601700) 和北京市自然科学基金 (IS23108) 资助项目。

** 通讯联系人。

Tel: 010-64836687, E-mail: zhangming@psych.ac.cn

收稿日期: 2024-08-05, 接受日期: 2024-11-18

复杂的感知结果。研究躯体感觉整合对于理解躯体感觉障碍（例如脊髓损伤和自闭症谱系障碍），调节躯体感觉感知并改善生活质量具有重要的临床意义^[7-8]。然而，关于多模态躯体感觉整合的研究之间差异较大，研究目的和实验范式各不相同。为了全面地概括和阐释多模态躯体感觉整合的特点和机制，本文首先介绍了不同躯体感觉子模态（触觉、温度觉和痛觉）的加工过程，以及它们之间相互作用的主要行为规律。其次，梳理了相关躯体感觉整合神经机制的研究进展，最后，展望了该领域未来的研究方向和重要的研究问题。

1 单模态躯体感觉的加工

1.1 触觉的加工

触觉是指皮肤与其他物体直接接触时所产生的感觉^[9]。皮肤接受外部刺激时，其表面发生凹陷或拉伸，从而诱发触觉信号^[9]。触觉主要由低阈值机械感受器（low-threshold mechanoreceptors, LTMR）介导，这些感受器可以分为快速适应型（在刺激出现和消失时反应）和缓慢适应型（刺激存在时持续反应）^[10]。LTMR传入神经通常可分为快传导A β 纤维和慢传导C-Tactile纤维^[1]。其中，触摸、压力、颤振和振动刺激输入主要由大直径、厚髓鞘轴突（A β 纤维）传递^[11]（表1）。触觉信息通过机械感受器沿着初级传入神经纤维进入脊髓，并在脊髓背角的III到V层形成突触，穿过髓质的中线，抵达薄束核和楔束核，形成对侧内侧丘系，随后二级纤维终止于背侧丘脑腹后外侧核（ventral posterolateral nucleus, VPL）和内侧核（ventral posteromedial nucleus, VPM）^[2]。丘脑信息传递到位于顶叶中央后回的初级体感皮层（primary somatosensory cortex, SI）以及次级体感皮层（secondary somatosensory cortex, SII）并行加工^[12]。初级体感皮层横跨4个细胞结构区域，包括布罗德曼3a、3b、1、2区，它们沿顶叶头尾轴呈平行条状排列^[13-14]。这4个区域相互连接，支持对触觉信息的串行和并行加工，并传递到皮层的高级中枢，包括后顶叶皮层（posterior parietal cortex, PPC）和初级运动皮层（primary motor cortex, MI）^[9, 15-16]。通过上述加工过程，个体能够对触觉刺激进行精确定位和分辨。两点辨别任务是触觉加工研究中的经典实验范式之一，该实验通过在皮肤上施加两点刺激，要求被试者判断两点是否能被区分为两个独立的触觉点，用于测量不同皮

肤区域的触觉敏感性和分辨率^[17]。

1.2 温度觉的加工

温度觉是指对温度变化的感知，通过温度感受器进行传导^[18]。温度感受器具体可以分为热感受器和冷感受器。冷感受器位于真皮层深处，主要通过A δ 纤维和C纤维传导；热感受器位于皮肤表面，主要由C纤维介导，它是体感系统中最小的和传导最慢的纤维之一^[1]。当温度低于15°C或高于45°C时，个体则会感觉到疼痛，从而激活热伤害感受器或冷伤害感受器^[19]。温度刺激信息通过温度感受器传递，然后通过A δ 纤维和C纤维传导，这两种纤维进入脊髓背角后在I、II、V层形成突触，然后连接脊髓中线并形成脊髓丘脑束，脊髓丘脑束终止于VPL和层间核（interlaminar nuclei, ITN），其中背侧丘脑腹侧后外侧核将感觉信息最终传递到中央后回的SI，而层间核则投射到脑岛（insula）和吻侧前扣带回（rostral anterior cingulate cortex, rACC），这一通路被认为主要负责感知和辨别皮肤温度信息^[2, 20]。此外，还有研究发现，在视前区（preoptic area, POA）中，外侧臂旁核（lateral parabrachial nucleus, LPB）神经元在将皮肤热感觉信息传递到体温调节回路中起到主要作用，并认为脊髓-LPB-POA通路是独立于脊髓丘脑皮层通路的“体温调节传入”通路^[21]。经典的温度觉加工研究通常通过极限法来测量冷觉和热觉的感知阈值，研究者在被试皮肤表面施加按照一定速率上升或者下降的温度刺激，当被试觉察到温度刺激时则停止，该温度即为其个体的温度感知阈限^[22]。

1.3 痛觉的加工

随着体感刺激（如热、冷和压力）强度的增加，个体的痛觉会被进一步唤起^[5]。痛觉通过伤害感受器进行传递，这些感受器专门感知组织潜在的危险刺激信号，包括机械、冷、热和化学伤害刺激^[23]。机械伤害感受器负责感知强烈的机械刺激并作出反应，冷、热伤害感受器对有害的温度刺激作出反应，而化学伤害感受器则对受损组织释放的炎症介质作出反应^[24]。多模态伤害感受器对有害的机械、热和化学刺激均有反应^[25]。大多数疼痛体验都包括两种感觉：第一种是快速、短暂的刺痛；第二种是持久、普遍的灼烧痛，前者主要通过A δ 纤维传导，而后者通过C纤维传导^[23]（表1）。伤害刺激通过伤害感受器传递信息，然后通过A δ 纤维和C纤维传导^[26]。脊髓背角I、II以及V层中的许多神经元对由A δ 和C纤维传递的伤害刺激作

出反应,两种纤维在背角形成突触并交叉形成脊髓丘脑束^[2]。脊髓丘脑束的上行纤维主要终止于腹后核(ventral posterior nucleus, VP)和ITN等结构,来自VP的纤维投射到SI,来自ITN的纤维投射到皮层其他部位和基底神经节(basal ganglia)^[18]。并且,大脑的其他区域如脑岛和前扣带回

(anterior cingulate cortex, ACC)对疼痛的感知同样重要,尤其在疼痛的情感、动机方面^[18]。针对痛觉加工的研究,痛觉阈值实验是常用的研究范式之一,即通过逐步升高刺激强度,研究者可以确定受试者的痛觉阈值,即感知到疼痛的最低刺激强度^[5]。

Table 1 The classification of multimodal somatosensation
表1 多模态躯体感觉分类

躯体感觉子模态	具体类型	感受器	主要传入神经	实例
触觉	触摸、压力、颤振和振动 ^[11]	机械感受器 ^[10]	Aβ纤维和C-Tactile纤维 ^[1]	抚摸、挤压
温度觉	温觉和冷觉 ^[18]	温度感受器 ^[18]	Aδ和C纤维 ^[1]	暖和、凉爽
痛觉	热痛、压痛、机械痛、化学痛等 ^[24]	伤害感受器 ^[23]	Aδ和C纤维 ^[23]	烫伤、针刺

2 多模态躯体感觉之间的相互作用

跨通道多感觉整合是指不同感觉通道(如视、听、触)之间的相互作用,以及它们传递的信息内容的融合^[27]。多感觉整合通常会产生两种行为结果,包括多感觉易化和多感觉竞争/抑制^[28-29]。以冗余信号效应(redundant-signals effect, RSE)为例,个体对视听两种模态目标的反应比对单模态听觉或视觉目标的反应更快、更准确^[30]。与跨通道多感觉整合类似,不同模态的躯体感觉整合也会产生相应的行为效应,包括躯体感觉的易化和抑制作用。

2.1 多模态躯体感觉间的整合作用——易化

当多感觉整合过程能够促进个体的感知和行动时,即一种刺激的存在促进了人们对另一种刺激的感知时,我们称之为多感觉易化(multisensory facilitation)^[28]。这种促进作用可以体现在多个方面,比如任务中准确性提高和反应时间降低,或者增强个体对刺激的感知强度等^[31-33]。

已经有多项研究表明,当个体同时感受两个相同模态的躯体感觉刺激时,会产生感知易化的现象。例如,当被试接受两个触觉刺激时,可能出现漏斗错觉(funneling illusion),即两个间隔很远的触觉刺激在它们之间的中心位置被感知为一个单一的、更强烈的刺激^[34]。类似地,前人发现随机共振(stochastic resonance)的现象中,同时呈现特定水平的触觉噪声可以对被试的任务表现产生积极影响,增强对阈下触觉刺激的觉察,提高被试的触觉敏感性^[35-36]。由于热刺激具有时间积累和空间求和的特性,延长目标热刺激的感受时间、扩大其

范围或者增加热刺激的数量,都能提高对目标热刺激的感知强度^[37-39]。以热转移错觉(thermal referral illusions)为例,将热刺激或者冷刺激应用于一只手的无名指和食指,并在中指施加中性的温度刺激时,被试会感知到3个手指都热或冷^[40-41]。当个体同时感受两个无害温度刺激时,感知易化可能会将无害刺激转化为有害刺激^[42],比如在热格栅错觉(thermal grill illusion)中,交替施加无害的热刺激和冷刺激,被试会产生灼烧痛的感觉^[41]。Cataldo^[2]通过让被试接受经皮电刺激、接触热刺激或接触冷刺激的差异刺激对,研究相同模态内两个刺激的强度差异对总体刺激强度判断的影响,结果发现,尽管这3种刺激依赖不同的外周受体类型和传入纤维^[43-45],但是被试都表现出了相同的高估偏差^[2, 46]。当两个刺激强度达到疼痛水平时,个体的疼痛感知也显著增强^[47-48]。综上所述,当个体接受两个相同的刺激或者基于相同刺激(温度刺激)不同类型(冷热)躯体感觉时,都会出现躯体感觉的感知易化。

不同类型刺激诱发的多种模态躯体感觉之间的易化作用是复杂的,当前研究比较多的是温度觉和其他躯体感觉之间的易化作用。早期研究观察到相邻化学刺激增强了温度感知的能力可能暗示着躯体感觉整合中易化作用的存在^[49]。新近研究也发现了降温对不同模态躯体感觉的易化效果。具体来说,Zheng等^[50]发现,在施加机械刺激过程中,降温会增强机械感受器的兴奋电流,从而提高个体的触觉感知^[50-51]。因此,个体在寒冷条件下和中性温度下感知同一个物体时,往往会认为该物体在寒冷条件下比较重,并且在身体不同部位的两点辨

别测试中也会表现出更高的空间敏锐度^[41, 51]。适当地降低温度也会使个体对电刺激引起的疼痛评分升高, 增强个体的疼痛感受^[52-53]。综上所述, 当个体同时感受两个不同模态躯体感觉时, 尽管它们的传导方式存在差异, 但仍可能产生易化作用。

2.2 多模态躯体感觉间的整合作用——抑制

在多感觉整合过程中, 当一种刺激的存在抑制了人们对另一种刺激的感知时, 称之为多感觉竞争/抑制 (multisensory competition/inhibition)^[28-29]。这种抑制作用也可以体现在多个方面, 比如任务中错误和反应时间增加, 或者降低个体对刺激的强度感知^[28-29, 54]。

在躯体感觉的抑制作用中, 被广泛研究和深入探讨的是通过不同模态的躯体感觉来抑制疼痛, 其中最常见的是触觉镇痛和以痛镇痛 (conditioning pain modulation, CPM)。过往触觉镇痛的研究已经证明, 机械刺激、电刺激、无害的热刺激、化学刺激和振动刺激都能够显著降低个体的疼痛感知^[55-57]。同样, 许多以痛镇痛的研究已经证明, 冷水浸泡引起的疼痛、接触性热痛、高频率电刺激以及化学刺激引起的疼痛也能有效减轻个体的疼痛感受^[58-61]。

同时, 非痛觉的躯体感觉之间也存在类似的抑制作用。早期研究发现, 一种由搽剂产生的无痛感觉能够抑制个体对另一种较弱的化学刺激的感知强度^[49]。而机械和疼痛、热通道之间的抑制作用也已经得到了广泛的验证^[62-63]。振动觉通常也会降低个体对其他躯体感觉的感知。举例来说, 振动触觉掩蔽 (vibrotactile masking) 的研究表明, 当目标刺激与触觉干扰物在空间和时间上接近时, 目标刺激的检测能力会急剧下降^[64-65]。研究进一步发现, 当两个或两个以上的振动刺激同时传递时, 被试在枚举任务中的错误和反应时间都显著增加 (即任务表现变差)^[66]。温度也会影响皮肤振动触觉的敏感性, 有研究发现, 升温或者降温会降低皮肤对不同频率振动刺激的敏感性, 降温的抑制效果要好于升温^[36, 41]。

综上所述, 多模态躯体感觉间的相互作用并非固定不变, 而是受刺激模态、强度、刺激间距等因素的影响而产生抑制或易化。上述研究成果表明, 两个相同模态躯体感觉的整合效应, 无论刺激之间是否有强度差异, 都会产生易化作用^[34, 67]。而不同模态躯体感觉之间的整合效应则更为复杂。例如, 振动刺激通常能够降低个体对其他模态躯体感

觉的感知^[55, 64], 但在一定条件下振动刺激却能够提高个体的触觉敏感性^[35-36]。此外, 有研究证明, 降温能够提高个体的触觉敏感性, 促进疼痛的感知^[50-51], 但另一些研究却提出降温会降低个体的触觉敏感性^[36, 41]。这些研究结果彰显了躯体感觉处理的复杂性, 表明即使经历相同模态刺激, 但是在不同情况下, 躯体感觉信息的整合作用的结果也会产生差异。

3 躯体感觉整合的神经机制

躯体感觉始于皮肤或内部器官感受器对刺激的反应, 信息经脊髓传至丘脑, 然后传递到与之相关的更高皮层, 如SI、背侧前扣带回 (dorsal anterior cingulate cortex, dACC)、背外侧前额叶皮层 (dorsolateral prefrontal cortex, dlPFC) 等大脑区域。躯体感觉的加工享有共同的神经传导通路, 并且不同类型躯体感觉处理的衰减会导致个体整体疼痛敏感性的降低^[68-69], 这说明了不同类型的躯体感觉之间可能存在潜在的相互影响^[70]。此外还有研究发现, 沿中央沟的各个皮层区域的血氧水平依赖 (blood oxygen level dependent, BOLD) 反应曲线存在差异, 这些区域在外周刺激输入的编码中发挥不同的作用, 说明由外周刺激诱发的不同类型躯体感觉在更高水平可能是由不同区域的不同神经元集群处理的^[12, 71], 也就是说虽然从外周传入中枢的路径相同, 但不同类型的躯体感觉在皮层加工不同或者可能存在刺激类型的特异性, 这为不同的躯体感觉感知之间可能存在的潜在相互影响提供了生理基础。而已有研究表明, 躯体感觉整合作用可能发生在多个水平, 包括外周受体水平、脊髓水平、以及皮层水平, 并产生相应的易化或抑制的行为结果 (图1)。

3.1 躯体感觉易化的神经机制

许多证据已经表明, 躯体感觉的整合可能发生在躯体感觉通路的早期阶段^[72], 即在最初的受体水平上, 信号的整合就已经发生了^[1] (表2)。例如, 有证据表明, 温度和机械信号在外周机械感受器水平上相互作用^[50], 当个体感到寒冷时, 会激活机械感受器, 导致毛发竖起, 并引发相应传入纤维的激活^[1]。同时, 在疼痛感觉中, 多模态伤害感受器能够被多种伤害性刺激激活, 这为不同模态刺激引起的疼痛感觉整合奠定了基础。举例来说, 辣椒素受体1 (transient receptor potential vanilloid 1, TRPV1) 在疼痛感知中充当多模态感觉转换器的

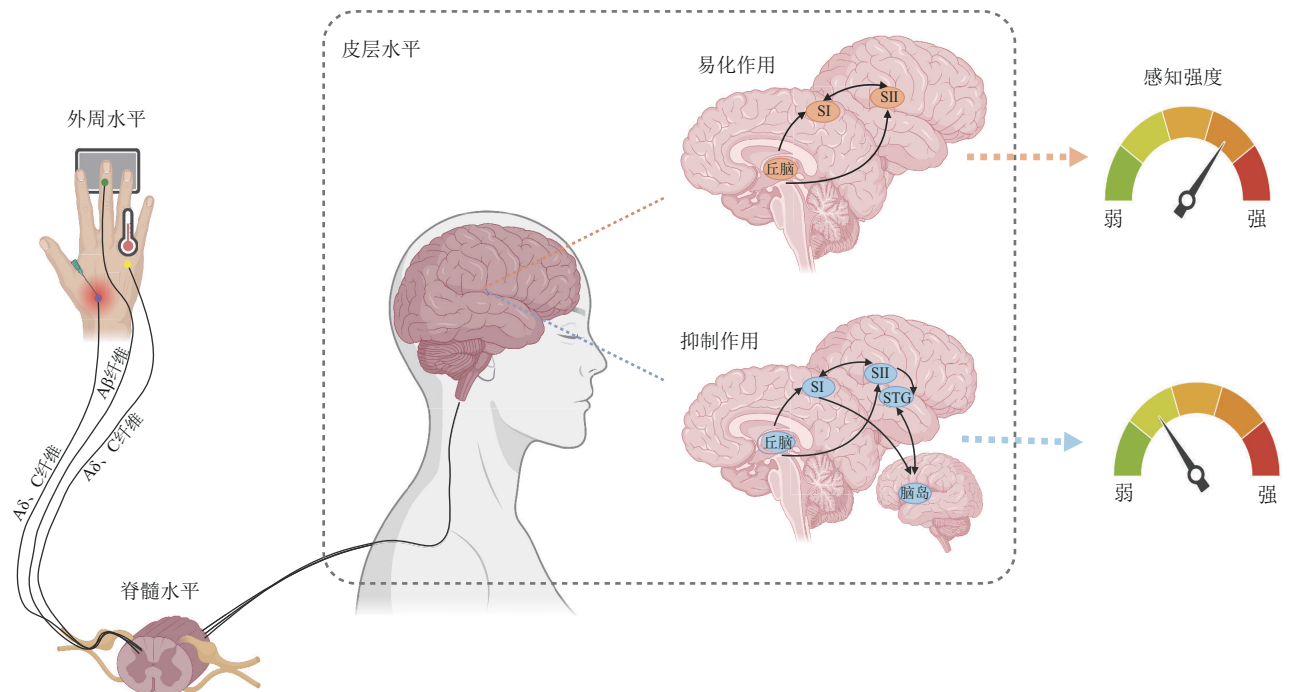


Fig. 1 Neural mechanisms related to somatosensory integration (created with BioRender.com)

图1 躯体感觉整合相关的神经通路（通过BioRender.com创建）
SI: 初级体感皮层; SII: 次级体感皮层; STG: 颞上回。

角色，能够整合热痛、化学痛等不同类型的疼痛 [73-74]。

不同模态躯体感觉的知觉区分主要在皮层水平上实现 [75-76]，而多模态躯体感觉的知觉整合可能在皮层之前就已经发生 [77]。丘脑是大脑皮层的主要中继站，能够对不同模态的感觉进行反应 [78-79]。动物研究发现，在丘脑中存在特定模式的感觉通路，比如在上丘（superior colliculus）中存在对听觉、视觉和体感信号做出反应的多感觉神经元，这些多感觉神经元将不同感觉信号整合到一个共同表征中 [80]。此外，这些神经元对多感觉刺激的反应具有超加性，即表现出比对单一感觉刺激反应总和更强的反应 [80]。这些研究为不同模态躯体感觉整合的易化作用可能发生在丘脑水平提供了神经证据。

从皮层水平上来看，前人的宏观脑成像和电生理记录实验已经揭示了SI对不同类型刺激的反应，发现不同类型的躯体感觉刺激在SI中引起了相似的激活 [81-84]。SI中既存在单峰神经元，选择性地响应特定类型的刺激，也存在多峰神经元，能够对

多模态刺激做出反应 [85]。因此可以推测，SI通过不同反应特性的神经元组合，增强其复杂的编码能力，并通过这些神经元群更好地进行感觉整合 [85]。在此基础上，研究者通过对小鼠施加触觉和冷觉刺激，证明了SI神经元对单独冷觉和触摸都能够反应，并且许多神经元对这两种模式都进行编码，对冷触觉刺激的反应强度高于单峰刺激 [86]。这些研究都证明，SI在多模态躯体感觉整合的易化作用中发挥着强大的作用。SII是躯体感觉处理的高级皮层区域，能够支持对不同躯体感觉信息特征的加工 [87]。研究表明，抑制SII会增强触觉、温度觉等多种模态躯体感觉的敏感性 [87]。另外，SII通过其谷氨酸能神经元对丘脑的投射参与疼痛调节过程，是痛觉感知和放大的关键机制 [88]。这些证据表明，SII在躯体感觉整合的易化作用上可能也有重要作用。除了上述提到的几个区域，顶叶（parietal cortex）的其他体感关联区域，如Brodmann（BA）5和7区，也在不同躯体感觉相互作用中被激活，并在躯体感觉与其他感觉过程的整合中做出反应 [89]。

Table 2 The mechanism of somatosensory facilitation and related neural pathways

表2 躯体感觉易化作用的机制及相关神经通路

水平	机制	相关神经通路
外周	多模态信息在外周感受器的协同作用 ^[1]	温度感受器和机械感受器的相互作用 ^[50]
丘脑	丘脑神经元对多模态刺激的超加性反应 ^[80]	丘脑中多感觉神经元将不同模态的输入整合为统一的表征 ^[80]
皮层	皮层中多峰神经元对多模态刺激响应增强 ^[85]	初级、次级体感皮层的多峰神经元增强复杂的感受编码，支持触觉、温度觉等整合 ^[85-87]

3.2 躯体感觉抑制的神经机制

类似地，多模态躯体感觉之间的抑制作用也可能发生在皮层之前。动物研究表明，在皮质活动缺失的情况下，交叉须抑制（大鼠的一个触须被拨动会抑制相邻触须后续拨动的神经反应）依然可以出现，这表明感觉输入之间存在抑制性相互作用，并且这种抑制作用不依赖于大脑皮层的活动^[90]。早期特异性理论和门控理论提出，特定的体感输入会在脊髓背角相互作用，不同模态的躯体感觉（如触觉和疼痛）之间的相互作用将通过胶状质的门控机制发生，伤害性信息的传递受到大纤维的抑制和小纤维的促进，并且已经得到了研究证实^[63, 91-92]。在脊髓背角中存在兴奋性和抑制性的中间神经元，它们之间的相互作用能够调节体感信息的输出，并参与了触觉镇痛和以痛镇痛的过程^[93]。多种体感刺激，包括热刺激、机械刺激、瘙痒刺激和伤害性刺激，会激活相同的脊髓神经元群^[94-96]。进一步的研究显示，脊髓内部神经元释放的大量神经递质，能够在伤害性刺激的调节中发挥作用^[97]。许多来自不同脑干部位的背角输入也被证明可以调节外周输入和内在脊髓神经元的输出^[97]。以上研究都表明，躯体感觉的抑制作用在脊髓水平上可能已经发生了（表3）。

从皮层角度来说，早期有研究者用侧抑制（lateral inhibition）来解释这种感知抑制，侧抑制是躯体感觉系统中包括SI在内的多个层次刺激之间相互作用的重要形式，当受体表面附近的另一个区域受到强烈刺激时，这种机制往往会抑制对另一个区域刺激的反应，从而增加对受体表面刺激的对比度和敏感性^[2]。新近研究表明，SI参与了躯体感觉的抑制过程，当多个刺激同时施加时，SI对非疼痛性体感刺激的反应会受到调节^[98]。与单侧刺激相比，在双侧上肢施加触觉、电刺激或振动触觉刺激时，SI的活动会被抑制^[98]。在镇痛的脑机制的研究发现，在“以痛镇痛”的过程中，丘脑、岛叶和SII的激活显著减少，SI和颞上回（superior

temporal gyrus, STG）的激活显著增加^[61]（图1）。丘脑是躯体感觉和痛觉信息的中转站，也是突显网络（salience network）的一部分，参与识别刺激并引导对刺激作出反应的行为；同时，SII从丘脑和岛叶接收信息，并参与躯体感觉处理^[61]。但是，对于疼痛以外其他模态的躯体感觉之间的相互抑制，有哪些具体的皮层区域参与了这一过程仍不太清楚，需要进一步的研究来深入探索。

躯体感觉整合在易化和抑制过程中涉及不同的脑区，这表明感知过程中的易化与抑制机制存在差异。概括来说，外周受体、丘脑、SI、SII在躯体感觉整合的易化作用中扮演关键角色，而脊髓、丘脑、岛叶、SI、SII和颞上回等脑区则在抑制过程中至关重要。多模态躯体感觉整合的易化主要涉及的机制包括：多模态信息在外周感受器的协同作用^[50]；神经元协同激活，即多个感觉输入同时激活同一神经元或神经元群，从而增强响应^[86]；以及神经元的超加性反应，来自不同模态的输入在神经元层面叠加，导致更强的感知^[80]。而躯体感觉整合的抑制作用的神经机制则不同，它涉及的机制包括：侧抑制，即一个感觉输入通过抑制邻近神经元降低其他输入的响应^[2]；还有门控机制，特定神经回路调节和限制某些输入的传递，减少竞争^[63]；以及神经递质调节，某些神经递质的释放可以抑制其他感觉通路的活动^[97]。总而言之，易化作用依赖不同水平的神经元协同激活以及多感觉神经元活动的增加产生感知增强的作用，而抑制过程则通过神经元的抑制或者神经递质调节产生感知抑制的效果。

从外周机制到中枢机制，它们之间相互耦合共同形成对躯体感觉整合的表征。首先，外周的感觉神经末梢对刺激（如机械、热或化学刺激）做出反应，将信息转化为电信号，并通过初级传入神经纤维传递至脊髓^[99]。在脊髓中，信息经过初步整合和处理，并通过脊髓丘脑束等向丘脑传递^[100]。丘脑作为感觉信息的中继站，对不同类型的感觉输入

进行整合, 分配到相应的皮层区域, 促进多模态信息的整合^[20, 79, 101]。在大脑皮层, SI 和 SII 对丘脑的信号进行高级处理, 形成更复杂的躯体感觉表征^[86-87]。在此过程中, 不同躯体感觉输入会相互作用, 增强或抑制特定躯体感觉的感知。此外, 目前还没有直接证据表明躯体感觉整合存在相对独立

的机制, 但有研究发现上行和下行通路的反馈机制对躯体感觉整合起到的调节作用, 通过调节脊髓的感觉信息传递来影响感知体验^[6, 102]。这种复杂的耦合机制确保了个体能够有效感知和响应外部环境的变化。

Table 3 The mechanism of somatosensory inhibition and related neural pathways
表3 躯体感觉抑制作用的机制及相关神经通路

水平	机制	相关神经通路
脊髓	脊髓背角的门控机制 ^[63]	胶状质通过门控机制调节大纤维和小纤维的输入, 减少伤害性信息传递 ^[63]
皮层	皮层的侧抑制 ^[2]	初级体感觉皮层等在内的多个层次刺激之间相互作用, 降低非目标感觉的响应 ^[2]

4 总结与展望

毫无疑问, 个体所处的环境中充满着各种各样的躯体感觉信息, 对这些信息的快速加工和整合对人类的生存和生活具有重要的意义。过往研究往往集中在单个躯体感觉的觉察^[103-104]、定位^[105-106]、识别^[10, 107], 以及两个相同模态刺激的整合^[46, 67], 多模态躯体感觉整合是一个重要但一直被忽视的问题。尽管近年来在不同领域对多模态躯体感觉整合的研究有所增加, 这些研究成果初步揭示了相关现象, 但在行为模式和神经机制上的理解仍然有限。因此, 未来研究可以从以下4个方面展开:

首先, 未来的研究可以进一步将多模态躯体感觉整合规律与跨通道感觉整合规律进行对比。多模态躯体感觉整合与跨通道感觉整合在某些方面存在共性, 例如都是多感知通道协同作用, 行为结果都存在感知易化和感知抑制效应。但由于感觉模态特异性和神经机制的差异, 两者在整合过程中的行为规律也可能有所不同。多模态躯体感觉整合规律与跨通道感觉整合规律的对比研究, 可以揭示出不同感知系统在处理多源信息时的共性和差异性。这种对比有助于更全面地理解感觉整合的基本机制, 并为开发更有效的感知增强技术提供理论支持。

其次, 未来可以考察多模态躯体感觉整合的特异性脑区或神经标志物。躯体感觉整合带来的感知易化或者抑制作用很可能存在一定的神经生理基础。虽然有研究发现丘脑^[80]、SI^[85]、SII^[87]等区域能够对不同模态躯体感觉反应, 可以推测其参与了多模态躯体感觉整合, 但是并没有直接证据表明哪些区域在躯体感觉整合过程中被激活, 即缺乏躯体感觉整合的特异性证据。未来可以通过功能性成

像研究(如功能磁共振成像(fMRI))显示特定区域在整合任务中被激活但在其他任务中不被激活, 或者神经元活动记录显示特定响应等方法来获取相关特异性证据。考察躯体感觉整合的特异性脑区和神经标志物, 能够加深对多模态躯体感觉整合神经机制的理解, 还能为临床诊断和治疗提供新的思路和方法。未来的研究应综合采用神经影像学、神经电生理和临床评估等多种方法, 系统地探索这一领域。

再次, 未来研究可以考察躯体感觉整合功能与衰老的关系。过往研究证明, 跨通道多感觉整合的能力会随着年龄增长而衰减, 体现在老年人的跨通道多感觉整合过程中的反应时间延长和准确性下降等现象^[108-109]。最近, Zhi等^[5]发现, 不同类型躯体感觉随着年龄增长其退化程度存在差异, 即老年人的热痛敏感性会降低, 但压痛敏感性却无明显变化。目前尚不清楚多模态躯体感觉整合的退化机制如何, 是否与跨通道多感觉整合退化机制类似, 以及是否会受到躯体感觉模态的影响。研究衰老与多模态躯体感觉整合的关系, 不仅有助于理解老年人的感知变化机制, 还为感知障碍的早期干预和改善老年人生活质量提供了理论依据和潜在的干预方向。

最后, 研究还可以进一步探究躯体感觉整合作为临床鉴别躯体感觉功能指标的可能性。中枢和周围神经系统发生病变会产生以异常疼痛和躯体感觉缺失为主要症状的周围神经病, 而不同类型疾病导致的躯体感觉障碍可能相互影响^[110-111], 这种症状上相互影响的机制目前还不明确, 而基于躯体感觉整合的基础机制研究, 能够为更好地理解病变、共病的机制提供理论基础甚至是客观测量指标, 对缓

解躯体异常感知、提高躯体疼痛治疗效果等具有重要的临床参考意义。进一步而言,探究躯体感觉整合作为临床鉴别和评估躯体感觉功能的指标,对涉及相关躯体感觉缺失的周围神经病,在疾病鉴别和预后等方面,也具有重要的启示意义。

参 考 文 献

- [1] Ackerley R. Somatosensation and body perception: the integration of afferent signals in multisensory cognitive processes//Bruner E. Cognitive Archaeology, Body Cognition, and the Evolution of Visuospatial Perception. Amsterdam: Elsevier, 2023: 3-23
- [2] Cataldo A. Integration of Multiple Simultaneous Stimuli within and between Somatosensory sub-Modalities[D]. Bologna: Cognitive neuroscience of University of Bologna, 2017
- [3] Brandt T, Dieterich M, Huppert D. Human senses and sensors from Aristotle to the present. Front Neurol, 2024, **15**: 1404720
- [4] ten Donkelaar H J, Broman J, van Domburg P. The somatosensory system//ten Donkelaar H J. Clinical Neuroanatomy. Cham: Springer International Publishing, 2020: 171-255
- [5] Zhi Y, Zhang Y, Zhang Y, *et al.* Age-associated changes in multimodal pain perception. Age Ageing, 2024, **53**(5): afae107
- [6] Wang L H, Ding W Q, Sun Y G. Spinal ascending pathways for somatosensory information processing. Trends Neurosci, 2022, **45**(8): 594-607
- [7] Orefice L L. Peripheral somatosensory neuron dysfunction: emerging roles in autism spectrum disorders. Neuroscience, 2020, **445**: 120-129
- [8] Casterman N, Rossignol M, Colomar A, *et al.* Thermoception in autism spectrum disorder: a concise systematic review. Rev J Autism Dev Disord, 2024. DOI: 10.1007/s40489-024-00445-2
- [9] Gardner E P. Touch//Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: Wiley, 2010: 6-10
- [10] Holmes N P. Somatosensory Research Methods. New York: NY Springer, 2023: 5-6
- [11] Ge Y, Ye S, Zhu K, *et al.* Mediating different-diameter A β nerve fibers using a biomimetic 3D TENS computational model. J Neurosci Methods, 2020, **346**: 108891
- [12] Song Y, Su Q, Yang Q, *et al.* Feedforward and feedback pathways of nociceptive and tactile processing in human somatosensory system: a study of dynamic causal modeling of fMRI data. Neuroimage, 2021, **234**: 117957
- [13] Rosenthal I A. The Representation of Multimodal Tactile Sensations in The Human Somatosensory System[D]. California: Biology and Biological Engineering of California Institute of Technology, 2023
- [14] Sun F, Zhang G, Ren L, *et al.* Functional organization of the human primary somatosensory cortex: a stereo-electroencephalography study. Clin Neurophysiol, 2021, **132**(2): 487-497
- [15] Majewska A K. Cerebral Cortex//Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: Wiley, 2015: 99-376
- [16] Ryun S, Kim M, Kim J S, *et al.* Cortical maps of somatosensory perception in human. Neuroimage, 2023, **276**: 120197
- [17] Saulicz E, Saulicz O, Koterba J, *et al.* Inter- and intra-examiner reliability study of two-point discrimination test (TPD) and two-point estimation task (TPE) in the sacral area of pain-free individuals. Diagnostics (Basel), 2023, **13**(22): 3438
- [18] Prescott S A, Ratté S. Somatosensation and Pain//Conn P M. Conn's Translational Neuroscience. New York: Academic Press, 2017: 517-539
- [19] Martín-Alguacil N, De Gaspar I, Schober J M, *et al.* Somatosensation//Pfaff D W, Volkow N D, Rubenstein J L. Neuroscience in the 21st Century. Cham: Springer International Publishing, 2022: 1143-1182
- [20] Leva T M, Whitmire C J. Thermosensory thalamus: parallel processing across model organisms. Front Neurosci, 2023, **17**: 1210949
- [21] Nakamura K, Morrison S F. A thermosensory pathway that controls body temperature. Nat Neurosci, 2008, **11**(1): 62-71
- [22] Schmidt D, Schlee G, Milani T L, *et al.* Thermal sensitivity mapping-warmth and cold detection thresholds of the human torso. J Therm Biol, 2020, **93**: 102718
- [23] Nikolenko V N, Shelomentseva E M, Tsvetkova M M, *et al.* Nociceptors: their role in body's defenses, tissue specific variations and anatomical update. J Pain Res, 2022, **15**: 867-877
- [24] He J, Li B, Han S, *et al.* *Drosophila* as a model to study the mechanism of nociception. Front Physiol, 2022, **13**: 854124
- [25] Middleton S J, Barry A M, Comini M, *et al.* Studying human nociceptors: from fundamentals to clinic. Brain, 2021, **144**(5): 1312-1335
- [26] Lefaucheur J P. Clinical neurophysiology of pain. Handb Clin Neurol, 2019, **161**: 121-148
- [27] Gröhn C, Norgren E, Eriksson L. A systematic review of the neural correlates of multisensory integration in schizophrenia. Schizophr Res Cogn, 2022, **27**: 100219
- [28] Sinnott S, Soto-Faraco S, Spence C. The co-occurrence of multisensory competition and facilitation. Acta Psychol, 2008, **128**(1): 153-161
- [29] Wang W Y, Hu L, Valentini E, *et al.* Dynamic characteristics of multisensory facilitation and inhibition. Cogn Neurodyn, 2012, **6**(5): 409-419
- [30] Wang X, Wu Y, Xing Z, *et al.* Modal-based attention modulates the redundant-signals effect: role of unimodal target probability. Perception, 2023, **52**(2): 97-115
- [31] Shaw L H, Freedman E G, Crosse M J, *et al.* Operating in a multisensory context: assessing the interplay between multisensory reaction time facilitation and inter-sensory task-switching effects. Neuroscience, 2020, **436**: 122-135
- [32] Strelnikov K, Hervault M, Laurent L, *et al.* When two is worse than one: the deleterious impact of multisensory stimulation on response inhibition. PLoS One, 2021, **16**(5): e0251739
- [33] Rossi Sebastiano A, Ronga I, Fossataro C, *et al.* Multisensory-driven facilitation within the peripersonal space is modulated by the expectations about stimulus location on the body. Sci Rep,

- 2022, **12**(1): 20061
- [34] Luo H, Wang Z, Wang Z, *et al.* Perceptual localization performance of the whole hand vibrotactile funneling illusion. *IEEE Trans Haptics*, 2023, **16**(2): 240-250
- [35] Ikemura S, Endo T, Matsuno F. Multiple remote vibrotactile noises improve tactile sensitivity of the fingertip *via* stochastic resonance. *IEEE Access*, 2021, **9**: 17011-17019
- [36] Endo T, Kim D H, Chamnongthai K. Enhancing fingertip tactile sensitivity by vibrotactile noise and cooling skin temperature effect. *IEEE Trans Haptics*, 2023, **16**(3): 391-399
- [37] Kell P A, Vore C N, Hahn B J, *et al.* Optimizing temporal summation of heat pain using a constant contact heat stimulator. *J Pain Res*, 2024, **17**: 583-598
- [38] Roh S H, Moon J H, Lee J Y. Spatial summation of thermal sensitivity is limited to small areas: comparisons of the forehead, forearm, abdomen, and foot. *J Therm Biol*, 2023, **115**: 103627
- [39] Courtin A S, Delvaux A, Dufour A, *et al.* Spatial summation of cold and warm detection: evidence for increased precision when brisk stimuli are delivered over larger area. *Neurosci Lett*, 2023, **797**: 137050
- [40] Ho H N, Watanabe J, Ando H, *et al.* Mechanisms underlying referral of thermal sensations to sites of tactile stimulation. *J Neurosci*, 2011, **31**(1): 208-213
- [41] Karmakar S, Kesh A, Muniyandi M. Thermal illusions for thermal displays: a review. *Front Hum Neurosci*, 2023, **17**: 1278894
- [42] Shin D A, Chang M C. A review on various topics on the thermal grill illusion. *J Clin Med*, 2021, **10**(16): 3597
- [43] Bi Y, Wei Z, Kong Y, *et al.* Supraspinal neural mechanisms of the analgesic effect produced by transcutaneous electrical nerve stimulation. *Brain Struct Funct*, 2021, **226**(1): 151-162
- [44] Paricio-Montesinos R, Schwaller F, Udhayachandran A, *et al.* The sensory coding of warm perception. *Neuron*, 2020, **106**(5): 830-841.e3
- [45] Lithfous S, Trocmet L, Pebayle T, *et al.* Investigating cold A δ fibers in the 0-40°C temperature range: a quantitative sensory testing and evoked potentials study. *Clin Neurophysiol*, 2022, **134**: 81-87
- [46] Walsh L, Critchlow J, Beck B, *et al.* Salience-driven overestimation of total somatosensory stimulation. *Cognition*, 2016, **154**: 118-129
- [47] Henrich M. Spinal Temporal and Spatial Integration of Multiple Nociceptive Input Assessed by The Nociceptive Withdrawal Reflex in Humans[D]. Denmark: Department of Health Science and Technology of Aalborg University, 2022
- [48] Northon S, Deldar Z, Piché M. Effects of spatial attention and limb position on the cortical interaction of bilateral noxious inputs. *Psychophysiology*, 2022, **59**(2): e13966
- [49] Green B G. Interactions between chemical and thermal cutaneous stimuli: inhibition (counterirritation) and integration. *Somatosens Mot Res*, 1991, **8**(4): 301-312
- [50] Zheng W, Nikolaev Y A, Gracheva E O, *et al.* Piezo2 integrates mechanical and thermal cues in vertebrate mechanoreceptors. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, **116**(35): 17547-17555
- [51] Tan Z Y, Choo C M, Lin Y, *et al.* The effect of temperature on tactile softness perception. *IEEE Trans Haptics*, 2022, **15**(3): 638-645
- [52] Pakalniskis J, Soares S, Rajan S, *et al.* Human pain ratings to electrical sinusoids increase with cooling through a cold-induced increase in C-fibre excitability. *Pain*, 2023, **164**(7): 1524-1536
- [53] Pakalniskis J, Soares S, Rajan S, *et al.* Cooling paradoxically increased pain to electrical sinusoids in people and reveals a generalized cold-induced enhancement of responsiveness in mouse sural nerve C-fibers. *Biophys J*, 2024, **123**(3): 414a
- [54] Friedrich J, Beste C. The impact of stimulus modality on the processing of conflicting sensory information during response inhibition. *Neuroscience*, 2019, **410**: 191-201
- [55] Casale R, Hansson P. The analgesic effect of localized vibration: a systematic review. Part 1: the neurophysiological basis. *Eur J Phys Rehabil Med*, 2022, **58**(2): 306-315
- [56] Aiyer R, Johnson E, Poli J. Transcutaneous Electrical Nerve Stimulation//Banik R K. *Anesthesiology In-Training Exam Review*. Cham: Springer International Publishing, 2022: 347-350
- [57] Johnson M I. Resolving long-standing uncertainty about the clinical efficacy of transcutaneous electrical nerve stimulation (TENS) to relieve pain: a comprehensive review of factors influencing outcome. *Medicina (Kaunas)*, 2021, **57**(4): 378
- [58] Ramaswamy S, Wodehouse T. Conditioned pain modulation-a comprehensive review. *Clin Neurophysiol*, 2021, **51**(3): 197-208
- [59] Vincenot M, Beaulieu L D, Gendron L, *et al.* Reliability and minimal detectable change of dynamic temporal summation and conditioned pain modulation using a single experimental paradigm. *PLoS One*, 2024, **19**(7): e0307556
- [60] Nuwailati R, Bobos P, Drangsholt M, *et al.* Reliability of conditioned pain modulation in healthy individuals and chronic pain patients: a systematic review and meta-analysis. *Scand J Pain*, 2022, **22**(2): 262-278
- [61] Nahman-Averbuch H, Timmers I. Neural mechanisms underlying the conditioned pain modulation response: a narrative review of neuroimaging studies. *Pain*, 2023, **164**(1): e25-e46
- [62] Baxter A L, Thrasher A, Etnoyer-Slaski J L, *et al.* Multimodal mechanical stimulation reduces acute and chronic low back pain: pilot data from a HEAL phase 1 study. *Front Pain Res (Lausanne)*, 2023, **4**: 1114633
- [63] Marchand S. Theories of Pain//Marchand S. In *The Pain Phenomenon*. Cham: Springer International Publishing, 2024: 105-122
- [64] Jamalzadeh M, Basdogan C, Guclu B. Effect of remote masking on tactile perception of electrovibration. *IEEE Trans Haptics*, 2021, **14**(1): 132-142
- [65] Ryan C P, Ciotti S, Cosentino L, *et al.* Masking vibrations and contact force affect the discrimination of slip motion speed in touch. *IEEE Trans Haptics*, 2022, **15**(4): 693-704
- [66] Kawabe T, Ujitoko Y, Yokosaka T, *et al.* Underestimation in temporal numerosity judgments computationally explained by population coding model. *Sci Rep*, 2022, **12**(1): 15632

- [67] Cataldo A, Ferrè E R, di Pellegrino G, *et al.* Why the whole is more than the sum of its parts: salience-driven overestimation in aggregated tactile sensations. *Q J Exp Psychol (Hove)*, 2019, **72**(10): 2509-2526
- [68] Wang D, Merkle S L, Lee J E, *et al.* Multisensory sensitivity is related to deep-tissue but not cutaneous pain sensitivity in healthy individuals. *J Pain Res*, 2020, **13**: 2493-2508
- [69] Swinkels L M J, van Schie H T, Veling H, *et al.* The self-generated full body illusion is accompanied by impaired detection of somatosensory stimuli. *Acta Psychol*, 2020, **203**: 102987
- [70] Palluel E, Falconer C J, Lopez C, *et al.* Imagined paralysis alters somatosensory evoked-potentials. *Cogn Neurosci*, 2020, **11**(4): 205-215
- [71] Tang J, Su Q, Zhang X, *et al.* Brain gene expression pattern correlated with the differential brain activation by pain and touch in humans. *Cereb Cortex*, 2021, **31**(7): 3506-3521
- [72] Carter A W, Chen S C, Lovell N H, *et al.* Convergence across tactile afferent types in primary and secondary somatosensory cortices. *PLoS One*, 2014, **9**(9): e107617
- [73] St Pierre M, Reeh P W, Zimmermann K. Differential effects of TRPV channel block on polymodal activation of rat cutaneous nociceptors *in vitro*. *Exp Brain Res*, 2009, **196**(1): 31-44
- [74] Juárez-Contreras R, Méndez-Reséndiz K A, Rosenbaum T, *et al.* TRPV1 channel: a noxious signal transducer that affects mitochondrial function. *Int J Mol Sci*, 2020, **21**(23): 8882
- [75] Dong X, Dong X. Peripheral and central mechanisms of itch. *Neuron*, 2018, **98**(3): 482-494
- [76] Ikoma A, Steinhoff M, Ständer S, *et al.* The neurobiology of itch. *Nat Rev Neurosci*, 2006, **7**(7): 535-547
- [77] Bieler M, Xu X, Marquardt A, *et al.* Multisensory integration in rodent tactile but not visual thalamus. *Sci Rep*, 2018, **8**(1): 15684
- [78] Sanganahalli B G, Thompson G J, Parent M, *et al.* Thalamic activations in rat brain by fMRI during tactile (forepaw, whisker) and non-tactile (visual, olfactory) sensory stimulations. *PLoS One*, 2022, **17**(5): e0267916
- [79] Scheliga S, Kellermann T, Lampert A, *et al.* Neural correlates of multisensory integration in the human brain: an ALE meta-analysis. *Rev Neurosci*, 2023, **34**(2): 223-245
- [80] Li S C, Muschter E, Limanowski J, *et al.* Human perception and neurocognitive development across the lifespan//Fitzek F H P, Speidel S, Simsek M, *et al.* Tactile Internet. Amsterdam: Elsevier, 2021: 199-221
- [81] Khasabov S G, Truong H, Rogness V M, *et al.* Responses of neurons in the primary somatosensory cortex to itch- and pain-producing stimuli in rats. *J Neurophysiol*, 2020, **123**(5): 1944-1954
- [82] Mancini F, Haggard P, Iannetti G D, *et al.* Fine-grained nociceptive maps in primary somatosensory cortex. *J Neurosci*, 2012, **32**(48): 17155-17162
- [83] Papoiu A D, Coghill R C, Kraft R A, *et al.* A tale of two itches. Common features and notable differences in brain activation evoked by cowhage and histamine induced itch. *Neuroimage*, 2012, **59**(4): 3611-3623
- [84] Milenkovic N, Zhao W J, Walcher J, *et al.* A somatosensory circuit for cooling perception in mice. *Nat Neurosci*, 2014, **17**(11): 1560-1566
- [85] Chen X J, Liu Y H, Xu N L, *et al.* Multiplexed representation of itch and mechanical and thermal sensation in the primary somatosensory cortex. *J Neurosci*, 2021, **41**(50): 10330-10340
- [86] Schnepel P, Paricio-Montesinos R, Ezquerro-Romano I, *et al.* Cortical cellular encoding of thermotactile integration. *Curr Biol*, 2024, **34**(8): 1718-1730.e3
- [87] Taub D G, Jiang Q, Pietrafesa F, *et al.* The secondary somatosensory cortex gates mechanical and heat sensitivity. *Nat Commun*, 2024, **15**(1): 1289
- [88] Guo F, Lin S D, Du Y, *et al.* Secondary somatosensory cortex glutamatergic innervation of the thalamus facilitates pain. *Pain*, 2024, **165**(5): 1142-1153
- [89] Ackerley R, Hassan E, Curran A, *et al.* An fMRI study on cortical responses during active self-touch and passive touch from others. *Front Behav Neurosci*, 2012, **6**: 51
- [90] Higley M J, Contreras D. Cellular mechanisms of suppressive interactions between somatosensory responses *in vivo*. *J Neurophysiol*, 2007, **97**(1): 647-658
- [91] Meijer L L, Ruis C, van der Smagt M J, *et al.* Neural basis of affective touch and pain: a novel model suggests possible targets for pain amelioration. *J Neuropsychol*, 2022, **16**(1): 38-53
- [92] Peng W W, Tang Z Y, Zhang F R, *et al.* Neurobiological mechanisms of TENS-induced analgesia. *Neuroimage*, 2019, **195**: 396-408
- [93] Sullivan S J, Sdrulla A D. Excitatory and inhibitory neurons of the spinal cord superficial dorsal horn diverge in their somatosensory responses and plasticity *in vivo*. *J Neurosci*, 2022, **42**(10): 1958-1973
- [94] Ran C, Hoon M A, Chen X. The coding of cutaneous temperature in the spinal cord. *Nat Neurosci*, 2016, **19**(9): 1201-1209
- [95] Davidson S, Zhang X, Yoon C H, *et al.* The itch-producing agents histamine and cowhage activate separate populations of primate spinothalamic tract neurons. *J Neurosci*, 2007, **27**(37): 10007-10014
- [96] Hachisuka J, Baumbauer K M, Omori Y, *et al.* Semi-intact *ex vivo* approach to investigate spinal somatosensory circuits. *Elife*, 2016, **5**: e22866
- [97] Raja S N, Hoot M R, Dougherty P M. Anatomy and physiology of somatosensory and pain processing//Benzon H T, Liu S S, Cohen, S P, *et al.* Essentials of Pain Medicine. Amsterdam: Elsevier, 2011: 1-7
- [98] Northon S, Rustamov N, Piché M. Cortical integration of bilateral nociceptive signals: when more is less. *Pain*, 2019, **160**(3): 724-733
- [99] Park K S. Humans and Electricity: Understanding Body Electricity and Applications. Cham: Springer International Publishing, 2023: 123-127
- [100] Galdino G, Veras F P, Dos Anjos-Garcia T. The role of the thalamus in nociception: important but forgotten. *Brain Sci*, 2024, **14**(8): 741

- [101] Sebastianelli G, Abagnale C, Casillo F, *et al.* Bimodal sensory integration in migraine: a study of the effect of visual stimulation on somatosensory evoked cortical responses. *Cephalalgia*, 2022, **42**(7): 654-662
- [102] Bodnar R, Heinricher M M. Central mechanisms of pain suppression: central mechanisms of pain modulation//Pfaff D W, Volkow N D, Rubenstein J L. *Neuroscience in the 21st Century*. Cham: Springer International Publishing, 2022: 3861-3886
- [103] Greenfield A M, Alba B K, Giersch G E W, *et al.* Sex differences in thermal sensitivity and perception: implications for behavioral and autonomic thermoregulation. *Physiol Behav*, 2023, **263**: 114126
- [104] Mikkelsen M, He J, Tommerdahl M, *et al.* Reproducibility of flutter-range vibrotactile detection and discrimination thresholds. *Sci Rep*, 2020, **10**(1): 6528
- [105] Ambron E, Liu Y, Grzenda M, *et al.* Examining central biases in somatosensory localization: evidence from brain-damaged individuals. *Neuropsychologia*, 2022, **166**: 108137
- [106] Otsuka S, Gao H, Hiraoka K. Contribution of external reference frame to tactile localization. *Exp Brain Res*, 2024, **242**(8): 1957-1970
- [107] Rabe F, Kikkert S, Wenderoth N. Performing a vibrotactile discrimination task modulates finger representations in primary somatosensory cortex. *J Neurophysiol*, 2023, **130**(4): 1015-1027
- [108] Jones S A, Noppeney U. Ageing and multisensory integration: a review of the evidence, and a computational perspective. *Cortex*, 2021, **138**: 1-23
- [109] Azizi Z, Hirst R J, O' Dowd A, *et al.* Evidence for an association between allostatic load and multisensory integration in middle-aged and older adults. *Arch Gerontol Geriatr*, 2024, **116**: 105155
- [110] Rasmussen V F, Jensen T S, Tankisi H, *et al.* Large fibre, small fibre and autonomic neuropathy in adolescents with type 1 diabetes: a systematic review. *J Diabetes Complications*, 2021, **35**(11): 108027
- [111] Strand N, Wie C, Peck J, *et al.* Small fiber neuropathy. *Curr Pain Headache Rep*, 2022, **26**(6): 429-438

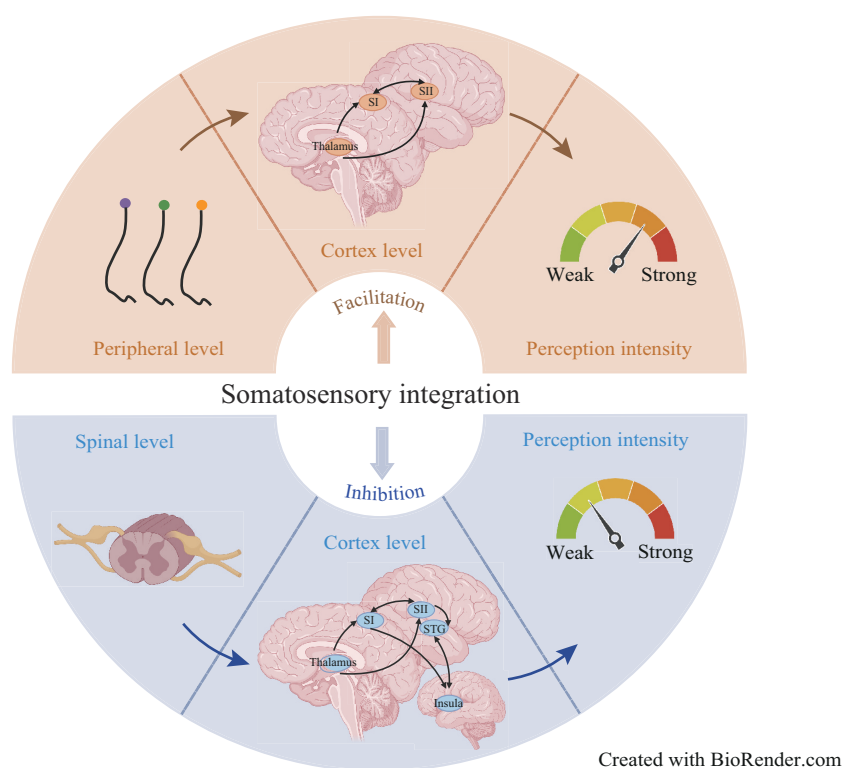
The Effects of Facilitation and Inhibition During Multimodal Somatosensory Integration*

ZHANG Yu^{1,2)}, ZHANG Ming^{1,2)**}, KONG Ya-Zhuo^{1,2)}

⁽¹⁾State Key Laboratory of Cognitive Science and 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)

Graphical abstract



Abstract The somatosensory system, including modalities such as touch, temperature, and pain, is essential for perceiving and interacting with the environment. When individuals encounter different somatosensory modalities, they interact through a process called multimodal somatosensory integration. This integration is essential for accurate perception, motor coordination, pain management, and adaptive behavior. Disruptions in this process can lead to a variety of sensory disorders and complicate rehabilitation efforts. However, research on the behavioral patterns and neural mechanisms underlying multimodal somatosensory integration remains limited. According to

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (32100861, 82030121, 81871436), the National Key R&D Program of China (2022YFC3601700) and Beijing Natural Science Foundation (IS23108).

** Corresponding author.

Tel: 86-10-64836687, E-mail: zhangming@psych.ac.cn

Received: August 5, 2024 Accepted: November 18, 2024

previous studies, multimodal somatosensory integration can result in facilitative or inhibitory effects depending on factors like stimulus type, intensity, and spatial proximity. Facilitative effects are observed primarily when stimuli from the same sensory modality (*e.g.*, two touch or temperature stimuli) are presented simultaneously, leading to amplified perceptual strength and quicker reaction times. Additionally, certain external factors, such as cooling, can increase sensitivity to other sensory inputs, further promoting facilitative integration. In contrast, inhibitory effects may also emerge when stimuli from different sensory modalities interact, particularly between touch and pain. Under such conditions, one sensory input (*e.g.*, vibration or non-noxious temperature stimulation) can effectively reduce the perceived intensity of the other, often resulting in reduced pain perception. These facilitative and inhibitory interactions are critical for efficient processing in a multi-stimulus environment and play a role in modulating the experience of somatosensory inputs in both normal and clinical contexts. The neural mechanisms underlying multimodal somatosensory integration are multi-tiered, encompassing peripheral receptors, the spinal cord, and various cortical structures. Facilitative integration relies on the synchronous activation of peripheral receptors, which transmit enhanced signals to higher processing centers. At the cortical level, areas such as the primary and secondary somatosensory cortex, through multimodal neuron responses, facilitate combined representation and amplification of sensory signals. In particular, the thalamus is a significant relay station where multisensory neurons exhibit superadditive responses, contributing to facilitation by enhancing signal strength when multiple inputs are present. Inhibitory integration, on the other hand, is mediated by mechanisms within the spinal cord, such as gating processes that limit transmission of competing sensory signals, thus diminishing the perceived intensity of certain inputs. At the cortical level, lateral inhibition within the somatosensory cortex plays a key role in reducing competing signals from non-target stimuli, enabling prioritized processing of the most relevant sensory input. This layered neural architecture supports the dynamic modulation of sensory inputs, balancing facilitation and inhibition to optimize perception. Understanding the neural pathways involved in somatosensory integration has potential clinical implications for diagnosing sensory disorders and developing therapeutic strategies. Future research should focus on elucidating the specific neural circuitry and mechanisms that contribute to these complex interactions, providing insights into the broader implications of somatosensory integration on behavior and cognition. In summary, this review highlights the importance of multimodal somatosensory integration in enhancing sensory perception. It also underscores the need for further exploration into the neural underpinnings of these processes to advance our understanding of sensory integration and its applications in clinical settings.

Key words somatosensory, multimodal, somatosensory integration, facilitation, inhibition

DOI: 10.16476/j.pibb.2024.0356

CSTR: 32369.14.pibb.20240356