

嗅觉与感觉信息整合

陈炜, 陈科璞, 周斌, 周雯

中国科学院心理研究所, 北京 100101

摘要 嗅觉作为重要的化学感官, 对生命的生存和繁衍起着重要作用。本文阐述了嗅觉感觉的发生, 说明了嗅觉在社会信息交流和媒介情绪中发挥独特作用, 分析了嗅觉与其他感觉通道进行信息整合, 构建了人脑对环境的生动表征。未来仍需进一步研究揭示嗅觉与感觉信息整合更为完整深入的图景。

关键词 嗅觉; 化学交流; 情绪; 感觉信息整合; 风味

当你拿起刚出炉的面包片, 趁热把花生酱抹匀, 扑鼻而来微甘的麦香伴着醇厚花生味道, 想必会让人胃口大开。但如果充斥鼻端的是排泄物的污秽气味, 你会作何反应? 一定被恶心坏了吧?

通过这样的画面可以体会到, 嗅觉与日常生活息息相关, 对气味的体验与解释还会与其他感觉(如视觉)相互影响。作为以视觉为主导感官的物种, 人们经常忽视嗅觉的作用。然而, 生命维系的根本是摄取环境中的营养物质并避免环境中的有害物质。在生命演化的漫长历程中, 对环境化学物质的探测始终对生存和繁衍起着至关重要的作用^[1-3], 因此嗅觉也是进化历程中最古老的基本感官之一。它影响着进食, 左右着情绪, 还参与客体识别、空间定位等基本认知过程^[4-5]。

嗅觉系统对化学分子编码加工的结果就是个体所感知到的气味。显然, 并非所有的化学分子都能带来嗅觉体验, 能引起气味感知的大都是易于挥发的小分子化合物, 它们被称作嗅质(odorant)。吸气时, 嗅质随着吸入的空气进入鼻腔(鼻前通路, orthonasal pathway); 进食时, 食物所释放的嗅质则随着呼出的空气从口腔进入鼻腔(鼻后通路, retronasal pathway), 这两种方式都能有效地诱发嗅觉反应^[6]。日常所说菜肴的味道很大程度上来自于鼻后通路的嗅觉体验, 这也是为什么感冒时对平时喜欢的食物也食之无味了。

1 嗅觉感觉的发生

嗅觉系统感知气味的原理如图1所示^[7], 嗅觉编码开始于嗅上皮(olfactory epithelium), 它位于鼻腔后部离开口约7cm处, 左右各一。嗅上皮上随机分布着不同种类的嗅觉感觉神

经元(olfactory sensory neuron)。每类嗅觉感觉神经元表达同一种嗅觉受体(olfactory receptor)。这些嗅觉受体可以与气味分子进行特异性结合, 产生换能作用, 从而有针对性地将外界化学刺激转化为动作电位, 传导至下游神经网络, 以一种复杂的时空方式进行编码, 形成嗅觉体验。人类的嗅觉受体约有300多种, 而老鼠的嗅觉受体则约有1000种。

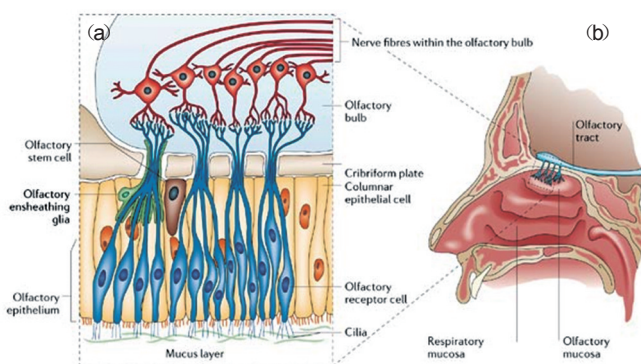


图1 嗅上皮和嗅球部分的细节展示(a)与嗅觉神经系统的人脑矢状切面(b)

Fig. 1 A section of the olfactory epithelium and the olfactory bulb depicted in detail (a) and a sagittal section of the human head, showing the olfactory nervous system (b)

一般认为, 每种嗅觉受体识别特定的化学结构特征。换言之, 一种嗅觉受体可以对不同气味分子中相同的特定部分化学特征产生反应。而一种气味分子则可以激活编码其多种化学特征的不同的嗅觉受体。图2中, 不同的气味分子包

收稿日期: 2017-08-15; 修回日期: 2017-09-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(31422023); 中国科学院前沿科学重点研究计划项目(QYZDB-SSW-SMC055)

作者简介: 陈炜, 博士, 研究方向为嗅觉与情绪系统和其他感知系统的交互整合, 电子信箱: weichenew@yahoo.com; 周雯(通信作者), 研究员, 研究方向为人类嗅觉, 电子信箱: zhouw@psych.ac.cn

引用格式: 陈炜, 陈科璞, 周斌, 等. 嗅觉与感觉信息整合[J]. 科技导报, 2017, 35(19): 29-36; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2017.19.003

含不同的化学特征,对应图2(a)的彩色几何图形。每种受体识别特定的特征,如图2(b)所示。气味分子随着空气进入鼻腔与相应嗅觉受体结合时,诱发嗅觉感受神经元对其特征作出反应。因此,一个气味由一组编码不同化学特征的嗅觉感受神经元共同识别;气味的表征通过一系列嗅觉受体及其对应的嗅觉感受神经元的组合编码来实现^[8]。有些嗅觉感受神经元对功能基团敏感,如苯环、羧基、醛基等;有些嗅觉感受神经元则编码碳链长度等其他结构特征敏感^[9]。嗅觉感受神经元的轴突汇聚到一起,构成了12对脑神经中的第一对嗅神经,并经过筛板(cribiform plate)进入颅腔内的嗅球(olfactory bulb),左右各一。嗅觉的初级传导是同侧的,也就是左侧嗅球接收的信息来自左侧鼻腔,而右侧嗅球接收的信息来自右侧鼻腔。

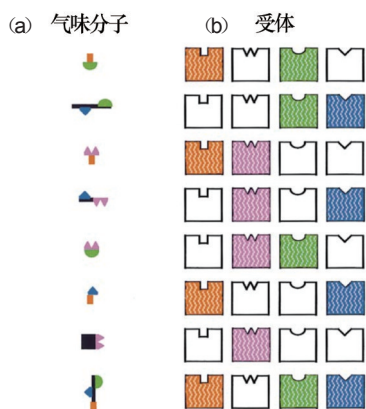


图2 组合编码模型示意

Fig. 2 Schematic illustration of odorant-receptor binding

嗅球内存在许多称作嗅小球(olfactory glomerulus)的球状聚合体,嗅觉感受神经元的轴突通过突触与僧帽细胞(mitral cell)和丛毛细胞(tufted cell)的树突相连。基于小鼠的分子遗传学研究显示,所有表达同一种嗅觉受体的嗅觉感受神经元,不论分布在嗅上皮中的什么位置,其轴突都汇聚到嗅球中的同一对嗅小球(一个位于嗅球内侧,另一个位于嗅球外侧)。由于不同的气味分子与不同组合的受体结合并激活其下游神经元,相应的神经活动在嗅球层面往往对应不同位置的嗅小球,表现出气味特异性的空间分布模式^[10]。这些灵活多变的神经空间信息构成了气味性质及其他嗅觉信息编码的基础。

同时,嗅觉系统还可以通过神经活动的时间特性编码气味信息。最基本的嗅觉时间参数对应于个体对环境信息的采样,即呼吸。呼吸周期可以被看成嗅觉加工的基本单元,调节整个嗅觉系统的活动,并形成对气味环境的离散表征^[11]。在啮齿动物的嗅球输出神经元中,丛毛细胞的活动主要发生在呼吸的早期相位,而僧帽细胞则在晚期相位反应^[12]。给定的神经元集群与呼吸节律之间的相位关系比较稳定,很少受呼吸速率的影响^[13]。这种相位锁定可能增强了相

关神经元之间的同步性,优化了嗅觉编码的时间结构,从而提升信息在不同神经结构间传递的有效性和可靠性^[14]。

嗅觉时间编码还表现在毫秒级的神经元集群活动的同步性和相对时间差^[15]。不同的气味通常激活不同但部分重叠的神经元集群,它们活动的时间进程是气味特异的^[16]。通过对这些相对时间信息的解读,嗅觉中枢可以区分空间分布上重叠的神经活动^[17-18]。这种追踪神经元活动动态特质的能力促进了嗅觉系统对信息的加工,不仅有利于对气味性质的快速反应,而且有利于对混合气味中不同成分的检测。

僧帽细胞和丛毛细胞是嗅球的输出细胞,它们的轴突聚合成了嗅束(olfactory tract)。经嗅球加工过的嗅觉信息顺着同侧的嗅束投射至位于腹侧前额叶后部以及颞叶内侧的一系列脑区,这些结构包括前嗅核(anterior olfactory nucleus)、嗅结节(olfactory tubercle)、梨状皮质(piriform cortex)、杏仁核(amygdala)及内嗅皮质(entorhinal cortex)等,它们紧密相连,并且大部分都与嗅球间存在反馈的神经连接^[19]。从嗅球接收输入的脑区,譬如梨状皮质,由此可以获得关于气味结构的信息^[20]。

上述每一个初级嗅觉区域都将进一步投射到眶额皮质(orbitofrontal cortex)、脑岛(insular)、下丘脑(hypothalamus)、背内侧丘脑(dorsal medial thalamus)以及海马(hippocampus)等次级嗅觉区域^[19]。这一复杂的联接网络与负责情绪加工的边缘系统高度重叠,是嗅觉对人类行为、摄食、情绪、自主神经状态和记忆进行调节的基础。

值得注意的是,上述对气味分子的空间和时间编码机制并不能解释所有的嗅觉现象,例如,嗅觉的恒常性。气味通常是许多分子的混合物,它们的组成成分及各成分比例在不同的条件下会有差异;例如,不同种类的咖啡成分不尽相同,但是,我们却能很容易的辨识出它们都是咖啡,而且气味的浓淡变化在一定范围内也不会影响我们对它的辨识。另一方面,个体对同一个气味的反应又往往随着经验发生变化^[21];当第二次接触一个气味时,所获得的嗅觉体验通常会不同于第一次接触该气味时的体验^[22]。基于这些现象,有观点认为经验是嗅觉感知形成的关键。在行为层面上,Stevenson等^[23-26]用一系列实验证明基于经验的自上而下的加工可以改变人们对气味的感知和辨识。从解剖层面上看,嗅觉系统存在大量的反馈性投射,自上而下的信息可以通过嗅球中的颗粒细胞(granule cell)影响到早期嗅觉加工;此外,梨状皮质中的连接性神经纤维(association fiber)在对不同输入敏感的锥形细胞(pyramidal cell)间架起了桥梁,使得锥形细胞的激活不仅仅依靠外周信息的输入,也受横向信息和反馈信息的调控^[27]。这便意味着,嗅觉本身存在着接受跨通道信息整合调控的神经基础。

综上所述,嗅觉系统的神经活动具有丰富的时空特性。这些编码方式灵活可靠,同时也受到经验与更广泛的认知活动的调控。人们借以辨识数以万亿计的气味,每个个体有着丰富、独特的嗅觉体验。

2 社会信息的载体

在广大的动物世界中,嗅觉是社会信息交流的重要途径,以信息素(pheromone)作为物质载体。信息素于1959年由Karlson和Luscher定义为“由个体分泌到外部世界中,能够为种群内其他个体接收并引起个体特定反应的物质”^[28]。它协调着动物个体间的交配、哺乳、攻击、示警等行为^[29]。信息素介导的行为通常比较特定和单一。例如,公猪唾液中所含的雄烯酮(androstenone)可以引起发情期的母猪做出交配姿势^[30],母兔乳汁中的2-甲基-2-丁烯醛(2-methylbut-2-enal)能够启动并引导初生兔子寻找乳头的行为反应^[31]。

对人类而言,信息素媒介的社会交流是一个尚存争议的话题^[32],但确有实验结果支持其存在。重要证据之一即“月经同步”(menstrual synchrony)现象:生活在一起的女性,月经周期趋于同步^[33]。研究揭示其原因在于,处于月经周期不同阶段的女性,腋下会分泌不同的物质,这种物质能够以不同的方式引起闻到它的女性的月经周期长短发生变化。此外,有证据显示个体具备分辨自我和他人体味的能力^[34],即便是婴儿也可以区分母亲与陌生妇女的体味^[35]。而在不同的情绪状态下分泌的汗液,会携带相应的情绪信息,调节接收者的情绪体验^[36-37]。体味所传递的信息并不能简单的解释成它的气味特征。影像学研究显示,相较于一般气味,体味可以激活杏仁核、下丘脑、后扣带回、眶额皮质等与情绪和唤起相关的脑区^[38],这些有可能是解析体味的神经基础。目前尚不清楚体味中具体哪些成分介导了上述效应,但有两个类固醇化合物被认为有可能是人类的性信息素,即,主要存在于男性精液、腋下皮肤和毛发上的雄甾二烯酮(androstadienone)以及最初发现于女性的尿液中的雌甾四烯(estratetraenol)。两者分别携带男性和女性的性别信息,并可基于接收者的性别和性取向,特异性地影响其自主神经反应、情绪状态^[39-42]乃至下丘脑的激活模式^[43-44]。

3 嗅觉感觉的情绪特性

嗅觉天然的情绪性的。作为进化历程中最早形成的感官,外界环境中的化学信息通过嗅觉通道刺激了原始鱼类的神经演化,使得一部分鱼类嗅神经束进化为大脑;嗅觉也藉此成为了社会情绪信息交流的原始手段,并进一步促进了大脑情绪系统的演化。

在神经通路上,嗅觉系统与情绪系统紧密相连。作为初级嗅觉投射的重要节点,杏仁核负责加工气味的效价和强度^[45-46]。它同时也是情绪加工的枢纽,能够迅速探测不同感觉通道携带的情绪性信号,特别是对生存具有重要意义的威胁和恐惧信号^[47]。海马是次级嗅皮质的一部分,与杏仁核协同编码情绪性的气味,形成情绪记忆^[48],在个体回忆对自身有重要意义的气味时,海马表现出明显的激活,它也高度参与了与嗅觉无关的自传体回忆的形成和提取^[49]。然而,正如丹麦哲学家Søren Aabye Kierkegaard在《生命的阶段》中写道:“回忆的瓶子在封存之前就已保留了经验的芬芳。”比起视觉

和听觉线索,嗅觉线索更能有效地诱发个人自传性回忆。在嗅觉线索的引导下,所提取的记忆往往时间上更久远,内容上也更情绪化。次级嗅皮质的另一个重要结构是眶额皮质,与杏仁核间存在大量的双向神经联结,在气味的效价表征、辨识与记忆中扮演关键角色^[45,47];眶额皮质对于加工在特定情境中行为产生的奖惩尤为重要,它与情绪背景下的自主神经系统反应以及决策过程中的情绪因素紧密相关^[50]。上述结构还与抑郁、焦虑等情绪障碍的病理有关^[51],从另一个侧面说明了它们在情绪表征与反应中的重要角色。此外,脑岛也是次级嗅皮质的组成部分,它对正性和负性的嗅觉刺激都反应,尤其对厌恶性气味产生明显激活^[52];而脑岛也参与了厌恶情绪的加工,并在评估情绪状态中负责整合身体感觉^[53]。总体来看,负责加工情绪信息的脑区与负责加工嗅觉信息的脑区有很大重叠,这些脑区同时处理其他感官传递的情绪性信号,为情绪知觉中嗅觉与其他感官的交互提供了基础。

在外显反应上,气味能够影响人的自主神经系统活动、认知和行为。新生儿即使对很低浓度的嗅觉刺激也会表现出显著的面部和呼吸的变化,并且能区分好闻和难闻的气味,对难闻的气味表现出厌恶(皱鼻子、撅嘴)^[54]。成人实验表明不同的气味能诱发不同的生理反应模式。具体来说,心率和气味的愉悦度相关,而皮肤电则与气味的唤醒程度有关,所谓唤醒程度又与受试者主观的强度评价紧密联系^[55]。与之相应,有研究发现好闻的气味可以诱发正性情绪状态,而难闻的气味则导致负性情绪状态^[56]。这些外显表现,成为实验研究中观察判断情绪变化的敏感指标。

4 嗅觉与其他感觉通道的信息整合

将包括嗅觉在内的多个感觉通道所提供的信息进行整合,有助于更准确、快捷、充分的认识外部世界。跨感觉通道的信息整合通常遵循反比效应^[57]。反比效应是指,某一感觉通道所获得的信号越模糊,那么其他感觉通道的信息对于该通道的调制效应就越强。换言之,某一感觉通道所获得的信号越可靠,在信息整合过程中其所占的权重就会越高。当了解了嗅觉系统的加工机制和特性后,研究人员就可以根据反比效应找出线索,探索嗅觉参与的多感觉信息整合的特点。

4.1 客体知觉中嗅觉与视觉的交互

客体知觉是知觉中最为基本的层面,是一系列高级认知活动的起点。嗅觉与视觉分别作为主要的化学与物理感觉通道,都参与客体的辨识。早先许多有趣的研究致力于发掘客体的视觉特征——例如颜色、形状——如何影响乃至改变我们对气味的探测、分辨、再认、记忆等能力^[58-61]。这些研究结果普遍显示,视觉与嗅觉信息的一致性可以有效的提高对于相应气味的感知能力。甚至经过长期训练的品酒师,品鉴经过颜料染红的白葡萄酒时,也会使用更多描述红葡萄酒的词汇^[62],反映出在嗅觉与视觉信息整合中,视觉成分的强势。

然而,当视觉信息模棱两可时,气味就可以主导视觉感知。一个有趣的视觉现象,称作“双眼竞争”,就是一种视觉

信息不确定的情境,指的是当两只眼睛看到截然不同的客体时,受试者知觉到的并非两个客体的重叠,而是这两个客体的交替。例如,向左眼呈现白板笔的图片,向右眼呈现玫瑰的图片,受试者就会一会儿知觉到左眼看到的白板笔,一会儿知觉到右眼看到的玫瑰。此时,如果闻到玫瑰的气味,他就会有更长的时间看到玫瑰的图片,反之亦然。这说明,图片在视觉加工系统中的权重受到了嗅觉输入的调控^[63]。

客体的时间知觉同样会受到信息整合的影响。当同一个客体,比如香蕉,以红色和绿色的形式交替呈现时(图3),随着交替的频率增加,受试者会逐渐感觉闪烁的香蕉的边界和颜色越来越模糊,直至混为一个稳定的橘色的色块而看不到轮廓。这样的现象称为闪光融合。闪光融合发生时交替闪烁的频率,即是视觉信息时间采样率的阈限。若同时呈现香蕉气味,则可提升视觉系统对香蕉图片的时间采样率,降低阈限,使受试者在原本刚好只能看到橘色色块的频率上又可以隐约分辨出香蕉的轮廓。对于客体的时间知觉还表现在对其呈现时长的感知方面。通过前后呈现两张图片,比较哪一张呈现时间较长,研究者发现与图片一致的气味可以使人们对图片的时间感知发生“膨胀”^[64]。

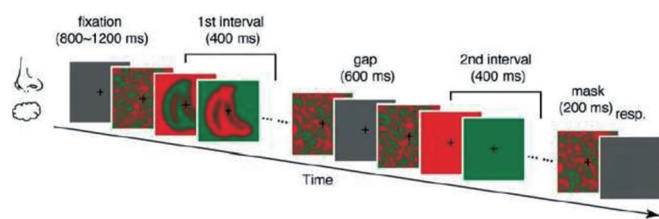


图3 视觉信息时间采样率实验流程示意

Fig. 3 Visual stimuli and 2AFC testing procedure used to probe visual temporal sampling

从更加广义的角度来看,对客体的知觉受到注意的调控。注意的作用是从纷繁复杂的外界刺激中挑选出有限的一部分进行深入的处理。这种选择可能是源自刺激本身的特性,也可能是依据主观上的意愿或者需要。对于前者,有理论认为,人所感受的世界,首先以基本的刺激特征进入感觉系统,随后整合成有意义的客体。在整合过程中,不同的客体被赋予不同的显著性。注意就像一架探照灯,从显著性最高的客体开始扫视,被扫视到的客体得以进一步加工。因此人们会首先注意到显著性高的客体。那么,嗅觉与视觉信息的整合是否会提升相应客体的显著性,从而吸引注意呢?答案是肯定的。研究显示,在受试者闻着气味的同时向他视野的左侧和右侧同时呈现不同图片,即便受试者的眼睛不移动,其注意也会被与气味一致的图片所吸引。在更加复杂的场景中,比如数十张各式各样、颜色相同的图片,气味依然可以帮助受试者更快的找到与之一致的那一幅^[65]。

值得注意的是,上述的感觉信息整合的现象,主要存在于自下而上的感知觉表征层面,并不受到语义或者主观意愿

等意识层面的影响。它发生的如此自然,受试者甚至难以感受到它的存在,更无法刻意去控制。其背后的神经机制目前还不够清楚,粗略的结果指向颞叶这一与物体表征紧密相关的脑区。

4.2 社会知觉中嗅觉与其他感官的交互

亚里士多德曾说:“人类是天生社会性动物。”而情绪是人类社会知觉中的重要成分,它调节着人际间的交流与协作,是人类社会发展的润滑剂。嗅觉系统与情绪系统在解剖结构上的高度相关,使我们有理由重点关注嗅觉参与的、社会情绪加工中的信息整合过程。研究显示,在观看面孔图片期间闻到的具有不同好恶效价(愉悦度)的气味会“诱导”个体对面孔图片的偏好性以及微表情的识别^[66-67]。反过来,观看消极图片也会使得个体倾向于把中性气味知觉为更难闻、强度更高;而观看积极图片时,则会把同样的气味评价为更好闻^[68]。这些发现展示了一种基于情绪效价的跨感觉通道信息的整合形式,它在很大程度上依赖于杏仁核——情绪反应的枢纽:杏仁核接受来自包括视觉、听觉、躯体感觉、嗅觉以及味觉在内的所有感觉通道的输入,并将经过处理的信息投射到一系列皮层上和皮层下结构——例如,前额叶、脑干和纹状体,从而形成我们对外界刺激的情绪反应^[69-71]。

有趣的是,气味对情绪的调控并不依赖于人们主观意识上对气味的觉知,最典型的例子是气味的效价可以影响梦境的情绪。通过在快速眼动睡眠阶段给受试者呈现不同气味,研究者发现好闻的气味使得梦境中经历的情绪更积极,难闻的气味则使得梦境情绪更消极,且效果显著^[72]。前文提到,嗅球不直接投射至丘脑,这就意味着嗅觉不需要经由丘脑中转就可直接投射至大脑皮层(事实上,嗅觉是唯一这样的感官)。同时,嗅觉刺激与情绪信息的加工都直接涉及边缘系统。伴随着睡眠中的呼吸,嗅觉刺激可以进入鼻腔并获得一定程度的加工,其效价表征于边缘系统中,也就影响到了梦境的情绪。嗅觉传导的这一特性还被研究者用在睡眠中通过跨通道的信息整合建立新的记忆^[73]。具体来说,人们闻好闻的气味时,会不自觉的增加呼吸量;闻不好闻的气味则会降低呼吸量。向处于深度睡眠的受试者同时呈现一个声音与一个好闻的气味,经过反复的声音与气味的联结,单纯声音的出现,就足以诱发受试者呼吸量的提升。而且,这样的效应在醒来后依然得以保持。

气味可以如上所说通过自身的效价来调节情绪状态,而另一种特殊的气味——体味——则是天然的携带情绪信息,例如人体在恐惧时分泌的汗液,就携带着恐惧情绪的信息。在面孔的表情知觉过程中,闻到恐惧性汗液,会诱发恐惧偏向,将中性的面孔知觉为带有恐怖表情^[74],并使得认知反应更慢更准确^[75]。而焦虑性汗液被发现能够抵消阈下积极面部表情所携带的正性情绪特性,消除阈下积极面部表情本应产生的情绪启动效应^[76],并增强惊跳反射^[77]。

除情绪外,体味中含有的信息素物质也是其他社会信息的载体。这一类化学线索也可以和视觉社会信息产生整

合。雄甾二烯酮和雌甾四烯就分别携带了男性和女性的性别信息,并能以一种性别和性取向特异的方式影响接收者的视觉性别知觉:女性异性恋者和男性同性恋者闻到雄甾二烯酮后,倾向于将性别中性的视觉刺激知觉为更加男性化;而闻到雌甾四烯后并没有产生性别知觉的偏移。相反的,男性异性恋者则不受雄甾二烯酮的影响,而是在闻到雌甾四烯后,倾向于将性别中性的视觉刺激知觉为更加女性化。对于性取向相对更为模糊的双性/同性恋女性而言,雄甾二烯酮和雌甾四烯则均没有表现出显著的调制性别知觉的效应。通过解码潜在伴侣所散发出来的气味线索,强化对其性别特征的知觉,或许可以帮助提高觅得佳偶的概率^[78]。

4.3 味道知觉

食物的味道是判断它是否可食的线索,影响着进食量,进而决定了营养的摄入,并可能成为诸如糖尿病、高血压、心血管疾病甚至癌症的诱因。因此,近年来越来越多的神经科学工作者将由摄食活动所带来的味道知觉(flavor perception)作为研究对象,试图走进那些无穷滋味背后的神秘世界。

虽然人们很自然地认为味觉(gustation)是主导味道知觉的感官,但是众多研究事实显示,食物中高达80%~90%的味道来自于鼻后通路的嗅觉体验。而味道知觉可以说是日常生活中最为综合性的多感觉整合过程,它主要基于嗅觉与味觉^[79],同时还会受到口腔内的触觉、运动觉、以至视觉、听觉等多种感觉通道的影响^[80]。

人们经常会觉得苹果的气味有点甜,而柠檬的气味是酸的,就是嗅觉与味觉长期协同出现,发生信息整合所导致的。咀嚼薄荷口香糖时,人们对薄荷气味的浓度评价随着咀嚼过程中糖在舌区的释放而变化,也反映出信息整合的效应^[81]。当然,气味刺激也可以调节味觉感知过程。在饮用蔗糖和柠檬酸溶液的同时通入焦糖气味(嗅质,不会激活味觉受体),将使得人们对蔗糖溶液的甜度评价明显上升,而柠檬酸的酸度随之下降;反之,如果通入当归油的气味,则会显著地抑制对蔗糖溶液的甜味体验^[82]。究其背后的生理机制(图4(a)),味觉刺激首先激活舌区的初级味觉中心,再经由脑干的孤束核(nucleus of the solitary tract)、下丘脑,将信息传递至体感丘脑(somatosensory thalamus)的味觉区和脑岛;与此同时,随着咀嚼过程所释放的食物分子通过鼻后通路,逐步诱发初级嗅觉皮质、海马以及眶额皮层等区域的活动。值得注意的是,食物刺激还能够激活这两条并行通路中的相邻区域,表明味道体验是一种更为广泛的信息交互的结果,而非嗅觉-味觉系统的简单叠加活动^[6]。

如图4(b)所示,除了与嗅觉、味觉通道密切相关,味道知觉还是更复杂的多感觉信息整合的结果。人们对食物的享受不仅来自于嗅觉与味觉的交互,也来自于它的卖相、咀嚼它发出的声音;食物的纹理、温度,甚至舌尖的痛苦感受(在吃辣椒的情况下),都有助于其整体风味的形成。当人们口中含着牛奶状的液体,同时闻奶油的气味时,液体的黏稠度越高,所知觉到的气味的浓度就越低。反过来,闻到的气味

越浓,口中体验到的醇厚度和奶状感就越强烈。但是,只有鼻后通路提供的气味可以产生这样的效果,而且,在吞咽过程中效果更加明显,反映出运动知觉对于整合的参与^[83]。

作为“多感官信息的汇聚地”,眶额皮质担负起了调节和规划摄食活动的重责,与语言区、杏仁核一起构成了味道感知的意识中心,进而使得个体对食物产生种种动机、渴求以及情绪反应;而下丘脑、海马与边缘系统的其他区域则共同影响着个体摄食活动的无意识加工过程。

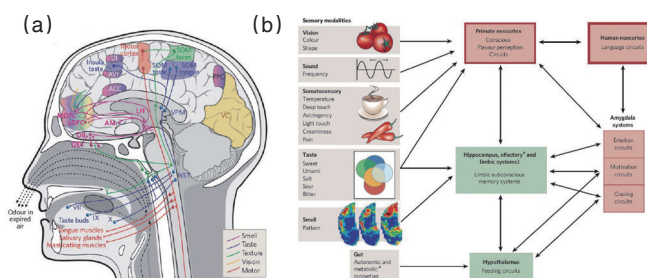


图4 由鼻后通路主要介导的味道知觉的神经通路示意(a)与多感觉信息整合影响味道知觉和行为选择的路径(b)
Fig. 4 Brain systems involved in smell perception during retronasal olfaction (a) and the areas involved in the perceptual, emotional, memory-related, motivational and linguistic aspects of food evaluation, mediated by flavor inputs (b)

5 结论

嗅觉是人类重要的化学感官,与视觉、听觉有着同样重要的功能,指引人们对客体的识别和定位;同时,嗅觉在社会信息的交流和媒介情绪等方面发挥着独特的作用。基于这些特点,嗅觉与其他的感官协同,构建了人脑对环境的生动表征。当前,对嗅觉系统自身的加工处理机制的研究并不充分,与其他感官的多感觉信息整合过程的描述也仅仅处于开端。未来,仍需要大量的科研投入以揭示嗅觉与感觉信息整合更为完整深入的图景。对此的理解,将有助于深刻认识大脑的运作方式;基于此的应用,也将更有效地有助于进行人机交互、更真实的实现虚拟现实、甚至是更为广泛的提高日常生活中的认知效率。

参考文献 (References)

- [1] Chalasani S H, Chronis N, Tsunozaki M, et al. Dissecting a circuit for olfactory behaviour in *Caenorhabditis elegans*[J]. *Nature*, 2007, 450 (7166): 63-70.
- [2] Keller M, Baum M J, Brock O, et al. The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate, recognition and sexual behavior[J]. *Behavioural Brain Research*, 2009, 200(2): 268-276.
- [3] Freund R L, Olmstead K L. The roles of vision and antennal olfaction in enemy avoidance by three predatory heteropterans[J]. *Environmental Entomology*, 2000, 29(4): 733-742.

- [4] Stevenson R J. An initial evaluation of the functions of human olfaction[J]. *Chemical Senses*, 2010, 35(1): 3–20.
- [5] Porter J, Craven B, Khan R M, et al. Mechanisms of scent-tracking in humans[J]. *Nature Neuroscience*, 2007, 10(1): 27–29.
- [6] Shepherd G M. Smell images and the flavour system in the human brain[J]. *Nature*, 2006, 444(7117): 316–321.
- [7] Thuret S, Moon L D, Gage F H. Therapeutic interventions after spinal cord injury[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2006, 7(8): 628–643.
- [8] Malnic B, Hirono J, Sato T, et al. Combinatorial receptor codes for odors[J]. *Cell*, 1999, 96(5): 713–723.
- [9] Araneda R C, Kini A D, Firestein S. The molecular receptive range of an odorant receptor[J]. *Nature Neuroscience*, 2000, 3(12): 1248–1255.
- [10] Mombaerts P, Wang F, Dulac C, et al. Visualizing an olfactory sensory map[J]. *Cell*, 1996, 87(4): 675–686.
- [11] Fontanini A, Bower J M. Slow-waves in the olfactory system: An olfactory perspective on cortical rhythms[J]. *Trends in Neurosciences*, 2006, 29(8): 429–437.
- [12] Fukunaga I, Berning M, Kollo M, et al. Two distinct channels of olfactory bulb output[J]. *Neuron*, 2012, 75(2): 320–329.
- [13] Cury K M, Uchida N. Robust odor coding via inhalation-coupled transient activity in the mammalian olfactory bulb[J]. *Neuron*, 2010, 68(3): 570–585.
- [14] Shusterman R, Smear M C, Koulakov A A, et al. Precise olfactory responses tile the sniff cycle[J]. *Nature Neuroscience*, 2011, 14(8): 1039–1044.
- [15] Smear M, Shusterman R, O'Connor R, et al. Perception of sniff phase in mouse olfaction[J]. *Nature*, 2011, 479(7373): 397–400.
- [16] Gire D H, Restrepo D, Sejnowski T J, et al. Temporal processing in the olfactory system: Can we see a smell[J]. *Neuron*, 2013, 78(3): 416–432.
- [17] Friedrich R W, Laurent G. Dynamic optimization of odor representations by slow temporal patterning of mitral cell activity[J]. *Science*, 2001, 291(5505): 889–894.
- [18] Haddad R, Lanjuin A, Madisen L, et al. Olfactory cortical neurons read out a relative time code in the olfactory bulb[J]. *Nature Neuroscience*, 2013, 16(7): 949–957.
- [19] Gottfried J A, Zald D H. On the scent of human olfactory orbitofrontal cortex: Meta-analysis and comparison to non-human primates[J]. *Brain Research Reviews*, 2005, 50(2): 287–304.
- [20] Gottfried J A, Winston J S, Dolan R J. Dissociable codes of odor quality and odorant structure in human piriform cortex[J]. *Neuron*, 2006, 49(3): 467–479.
- [21] Li W, Howard J D, Parrish T B, et al. Aversive learning enhances perceptual and cortical discrimination of indiscriminable odor cues[J]. *Science*, 2008, 319(5871): 1842–1845.
- [22] Fletcher M L, Wilson D A. Olfactory bulb mitral-tufted cell plasticity: Odorant-specific tuning reflects previous odorant exposure[J]. *Journal of Neuroscience*, 2003, 23(17): 6946–6955.
- [23] Stevenson R J, Boakes R A, Prescott J. Changes in odor sweetness resulting from implicit learning of a simultaneous odor-sweetness association: An example of learned synesthesia[J]. *Learning and Motivation*, 1998, 29(2): 113–132.
- [24] Richard J. Stevenson. The acquisition of odour qualities[J]. *Quarterly Journal of Experimental Psychology A: Human Experimental Psychology*, 2001, 54(2): 561–577.
- [25] Stevenson R J. Associative learning and odor quality perception: How sniffing an odor mixture can alter the smell of its parts[J]. *Learning & Motivation*, 2001, 32(2): 154–177.
- [26] Stevenson R J. Perceptual learning with odors: Implications for psychological accounts of odor quality perception[J]. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2001, 8(4): 708–712.
- [27] Otazu G H, Chae H, Davis M B, et al. Cortical feedback decorrelates olfactory bulb output in awake mice[J]. *Neuron*, 2015, 86(6): 1461–1477.
- [28] Karlson P, Lüscher M. "Pheromones": A new term for a class of biologically active substances[J]. *Nature*, 1959, 183(4653): 55–56.
- [29] Brennan P A, Zufall F. Pheromonal communication in vertebrates[J]. *Nature*, 2006, 444(7117): 308–315.
- [30] Dorries K M, Adkins-Regan E, Halpern B P. Sensitivity and behavioral responses to the pheromone androstenone are not mediated by the vomeronasal organ in domestic pigs[J]. *Brain Behavior & Evolution*, 1997, 49(1): 53–62.
- [31] Schaal B, Coureaud G, Langlois D, et al. Chemical and behavioural characterization of the rabbit mammary pheromone[J]. *Nature*, 2003, 424(6944): 68–72.
- [32] Wyatt T D. Fifty years of pheromones[J]. *Nature*, 2009, 457(7227): 262–263.
- [33] Stern K, McClintock M K. Regulation of ovulation by human pheromones[J]. *Nature*, 1998, 392(6672): 177–179.
- [34] Wallace P. Individual discrimination of humans by odor[J]. *Physiology & Behavior*, 1977, 19(4): 577–579.
- [35] Russell M J. Human olfactory communication[J]. *Nature*, 1976, 260(5551): 520–522.
- [36] de Groot J H, Smeets M A, Kaldewaij A, et al. Chemosignals communicate human emotions[J]. *Psychological Science*, 2012, 23(11): 1417–1424.
- [37] de Groot J H, Smeets M A, Rowson M J, et al. A sniff of happiness[J]. *Psychological Science*, 2015, 26(6): 684–700.
- [38] Lundström J N, Boyle J A, Zatorre R J, et al. Functional neuronal processing of body odors differs from that of similar common odors[J]. *Cerebral Cortex*, 2008, 18(6): 1466–1474.
- [39] Bensafi M, Brown W M, Tsutsui T, et al. Sex-steroid derived compounds induce sex-specific effects on autonomic nervous system function in humans[J]. *Behavioral Neuroscience*, 2003, 117(6): 1125–1134.
- [40] Grosser B I, Monti B L, Jennings W C, et al. Behavioral and electrophysiological effects of androstadienone, a human pheromone[J]. *Psychoneuroendocrinology*, 2000, 25(3): 289–299.
- [41] Lundström J N, Olsson M J. Subthreshold amounts of social odorant affect mood, but not behavior, in heterosexual women when tested by a male, but not a female, experimenter[J]. *Biological Psychology*, 2005, 70(3): 197–204.
- [42] Wyart C, Webster W W, Chen J H, et al. Smelling a single component of male sweat alters levels of cortisol in women[J]. *Journal of Neuroscience*, 2007, 27(6): 1261–1265.
- [43] Savic I, Berglund H, Gulyas B, et al. Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans[J]. *Neuron*, 2001, 31(4): 661–668.
- [44] Savic I, Berglund H, Lindström P. Brain response to putative pheromones in homosexual men[J]. *PNAS*, 2005, 102(20): 7356–7361.
- [45] Anderson A K, Christoff K, Stappen I, et al. Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction[J]. *Nature Neuroscience*, 2003, 6(2): 196–202.
- [46] Gottfried J A, Deichmann R, Winston J S, et al. Functional heterogeneity in human olfactory cortex: An event-related functional magnetic

- resonance imaging study[J]. *Journal of Neuroscience*, 2002, 22(24): 10819–10828.
- [47] Zald D H, Pardo J V. Emotion, olfaction, and the human amygdala: Amygdala activation during aversive olfactory stimulation[J]. *PNAS*, 1997, 94(8): 4119–4124.
- [48] Pouliot S, Jones G M. Medial temporal-lobe damage and memory for emotionally arousing odors[J]. *Neuropsychologia*, 2008, 46(4): 1124–1134.
- [49] Chu S, Downes J J. Proust nose best: Odors are better cues of autobiographical memory[J]. *Memory & Cognition*, 2002, 30(4): 511–518.
- [50] Bechara A, Damasio H. Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex[J]. *Cerebral Cortex*, 2000, 10(3): 295–307.
- [51] Atanasova B, Graux J, El H W, et al. Olfaction: A potential cognitive marker of psychiatric disorders[J]. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2008, 32(7): 1315–1325.
- [52] Rolls E T, Grabenhorst F, Parris B A. Neural systems underlying decisions about affective odors[J]. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2010, 22(5): 1069–1082.
- [53] Paulus M P, Stein M B. An insular view of anxiety[J]. *Biological Psychiatry*, 2006, 60(4): 383–387.
- [54] Soussignan R, Schaal B, Marlier L, et al. Facial and autonomic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: Re-examining early hedonic discrimination of odors[J]. *Physiology & Behavior*, 1997, 62(4): 745–758.
- [55] Bensafi M, Rouby C, Farget V, et al. Autonomic nervous system responses to odours: The role of pleasantness and arousal[J]. *Chemical Senses*, 2002, 27(8): 703–709.
- [56] Vernet M E, Alaoui O, Dittmar A, et al. Basic emotions induced by odorants: A new approach based on autonomic pattern results[J]. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 1999, 75(2/3): 176–183.
- [57] Stein B E, Stanford T R. Multisensory integration: Current issues from the perspective of the single neuron[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2008, 9(4): 255–266.
- [58] de Araujo I E, Rolls E T, Velasco M I, et al. Cognitive modulation of olfactory processing[J]. *Neuron*, 2005, 46(4): 671–679.
- [59] Demattè M L, Sanabria D, Spence C. Olfactory discrimination: When vision matters[J]. *Chemical Senses*, 2009, 34(2): 103–109.
- [60] Gottfried J A, Dolan R J. The nose smells what the eye sees: Crossmodal visual facilitation of human olfactory perception[J]. *Neuron*, 2003, 39(2): 375–386.
- [61] Frank R A, Rybalsky K, Brearton M, et al. Odor recognition memory as a function of odor-naming performance[J]. *Chemical Senses*, 2011, 36(1): 29–41.
- [62] Morrot G, Brochet F, Dubourdieu D. The color of odors[J]. *Brain and Language*, 2001, 79(2): 309–320.
- [63] Zhou W, Jiang Y, He S, et al. Olfaction modulates visual perception in binocular rivalry[J]. *Current Biology*, 2010, 20(15): 1356–1358.
- [64] Zhou B, Feng G, Chen W, et al. Olfaction Warps Visual Time Perception[J]. *Cerebral Cortex*, 2017: 1–11.
- [65] Chen K, Zhou B, Chen S, et al. Olfaction spontaneously highlights visual saliency map[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, 280(1768): 20131729.
- [66] Demattè M L, Osterbauer R, Spence C. Olfactory cues modulate facial attractiveness[J]. *Chemical Senses*, 2007, 32(6): 603–610.
- [67] Forscher E C, Li W. Hemispheric asymmetry and visuo-olfactory integration in perceiving subthreshold (micro) fearful expressions[J]. *Journal of Neuroscience*, 2012, 32(6): 2159–2165.
- [68] Pollatos O, Kopietz R, Linn J, et al. Emotional stimulation alters olfactory sensitivity and odor judgment[J]. *Chemical Senses*, 2007, 32(6): 583–589.
- [69] Duvarci S, Pare D. Amygdala microcircuits controlling learned fear[J]. *Neuron*, 2014, 82(5): 966–980.
- [70] Ledoux J. The amygdala[J]. *Current Biology*, 2007, 17(20): R868–R874.
- [71] Pessoa L. On the relationship between emotion and cognition[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2008, 9(2): 148–158.
- [72] Schredl M, Atanasova D, Hörmann K, et al. Information processing during sleep: The effect of olfactory stimuli on dream content and dream emotions[J]. *Journal of Sleep Research*, 2009, 18(3): 285–290.
- [73] Arzi A, Shedlesky L, Ben-Shaul M, et al. Humans can learn new information during sleep[J]. *Nature Neuroscience*, 2012, 15(10): 1460–1465.
- [74] Zhou W, Chen D. Fear-related chemosignals modulate recognition of fear in ambiguous facial expressions[J]. *Psychological Science*, 2010, 20(2): 177–183.
- [75] Chen D, Katdare A, Lucas N. Chemosignals of fear enhance cognitive performance in humans[J]. *Chemical Senses*, 2006, 31(5): 415–423.
- [76] Pause B M, Ohrt A, Prehn A, et al. Positive emotional priming of facial affect perception in females is diminished by chemosensory anxiety signals[J]. *Chemical Senses*, 2004, 29(9): 797–805.
- [77] Prehn A, Ohrt A, Sojka B, et al. Chemosensory anxiety signals augment the startle reflex in humans[J]. *Neuroscience Letters*, 2006, 394(2): 127–130.
- [78] Zhou W, Yang X, Chen K, et al. Chemosensory communication of gender through two human steroids in a sexually dimorphic manner[J]. *Current Biology*, 2014, 24(10): 1091–1095.
- [79] Dalton P, Doolittle N, Nagata H, et al. The merging of the senses: Integration of subthreshold taste and smell[J]. *Nature Neuroscience*, 2000, 3(5): 431–432.
- [80] Spence C. Multisensory flavor perception[J]. *Cell*, 2015, 161(1): 24–35.
- [81] Davidson J M, Linforth R S, Hollowood T A, et al. Effect of sucrose on the perceived flavor intensity of chewing gum[J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 1999, 47(10): 4336–4340.
- [82] Stevenson R J, Prescott J, Boakes R A. Confusing tastes and smells: How odours can influence the perception of sweet and sour tastes[J]. *Chemical Senses*, 1999, 24(6): 627–635.
- [83] Bult J H F, De Wijk R A, Hummel T. Investigations on multimodal sensory integration: Texture, taste, and orthonasal and retronasal olfactory stimuli in concert[J]. *Neuroscience Letters*, 2007, 411(1): 6–10.

Olfaction and its interplay with other sensory modalities

CHEN Wei, CHEN Kepu, ZHOU Bin, ZHOU Wen

Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract Olfaction is a chemoreception that occurs when odorants bind to olfactory receptors located in the nasal cavity. Recent research on human olfaction shows that it not only enables odor identification but also automatically evokes emotional response and subtly mediates interpersonal communication. By integrating with vision, the sense of smell facilitates object perception and influences socioemotional processing. Moreover, the combination of olfaction, taste and other senses forms flavor perception, which gives rise to the enjoyable experiences of eating and drinking.

Keywords olfaction; chemosensory communication; emotion; multisensory integration; flavor

(责任编辑 傅雪)