

С-ТАКТИЛЬНАЯ СИСТЕМА И НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ “ЭМОЦИОНАЛЬНОГО” ТАКТИЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ: ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2019 г. А. А. Варламов^{1,2,*}, Г. В. Портнова^{1,2}, Ф. Ф. Макглоун³

¹ Центр нейрокоммуникативных исследований, Гос. ИРЯ им. А.С. Пушкина, Москва, Россия

² Лаборатория высшей нервной деятельности человека, ИВНД и НФ РАН, Москва, Россия

³ Школа естественных наук и психологии, Ливерпульский университет Джона Мурса, Ливерпуль, Великобритания

* e-mail: antonvarlamov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.01.2018 г.

После доработки 12.03.2018 г.

Принята к публикации 14.05.2018 г.

Трудно переоценить важность телесных контактов с другими людьми для эмоционального благополучия человека, но лишь недавно были установлены нейробиологические механизмы, лежащие в основе эмоциональных аспектов тактильного восприятия. За последние 30 лет была открыта и описана специализированная система, объединяющая высокочувствительные механорецепторы, связанные с немиелинизированными волокнами типа С и наиболее сильно активирующиеся в ответ на легкие медленные прикосновения. Эта система обеспечивает возникновение положительных эмоциональных ощущений в ответ на социальные тактильные контакты (прикосновения, объятия, поглаживания). В обзоре рассмотрена история открытия С-тактильной системы, современное состояние исследований и потенциальная значимость этой области нейробиологии в понимании значения телесных контактов и особенностей тактильного восприятия для психоэмоционального и социального развития в норме и при различных психических расстройствах.

Ключевые слова: тактильное восприятие, механорецепторы, СТ-афференты, микронейрография, психофизиология, психофизика, социальные тактильные контакты, развитие ребенка, нарушения развития, аутизм

DOI: 10.1134/S0044467719030158

Тема социального тактильного взаимодействия, тактильных контактов между матерью и ребенком и телесно ориентированных психотерапевтических практик является актуальной и перспективной в современной психологии, психиатрии и педагогике. Эмпирически доказана эффективность телесно ориентированной терапии для коррекции широкого спектра психоэмоциональных расстройств, и наоборот: недостаток телесного взаимодействия или нарушения тактильного восприятия могут приводить к выраженным проблемам развития ребенка. Однако такая точка зрения не всегда была общепринятой: еще в первой половине XX века многие психологи и педагоги считали, что ребенка не следует баловать физической лаской. Джон Уотсон, один из основателей бихевиоризма, считал, что родителям “не следует обнимать

и целовать детей, нельзя позволять им залезать на колени. Если это необходимо, вы можете поцеловать ребенка в лоб перед сном” [Watson, 1928]. Ребенок, воспитанный таким образом, “войдет во взрослый возраст столь закаленным и с такой устойчивой психикой, что никакие трудности не смогут его сломить”. Такой подход был распространен и в европейских странах: книга Иоганны Хаарер, в которой разделялась эта точка зрения [Haarer, 1934], была самым популярным немецким пособием по воспитанию детей на протяжении нескольких десятилетий, и успешно переиздавалась до 1987 г. Многие советские педагоги также считали, что детей не стоит баловать, да и сегодня в России нередко можно услышать совет “не приучать ребенка к рукам” [Авдеева, 2017].

Первые масштабные исследования, показавшие необоснованность этой теории, были выполнены Рене Шпицем в 40-х годах XX века в детских больницах и домах ребенка [Spitz, 1945]. Они убедительно показали, что эмоциональный и физический контакт с близкими людьми или с персоналом, обеспечивающими уход за ребенком, является абсолютно необходимым для полноценного развития младенцев, а его отсутствие приводит к значительному увеличению младенческой смертности. Значимость непосредственного физического контакта была настолько велика, что несмотря на значительно более низкий уровень гигиены и худшее питание в более бедных учреждениях, в которых ребенок находился на попечении матерей или кормилиц, смертность была значительно ниже, чем в приемных домах, в которых медицинский персонал обеспечивал высокий уровень гигиены при недостаточном уровне физического взаимодействия. Эрик Берн, находясь под впечатлением от работ Шпица, использовал термин “поглаживание” (*‘stroke’*) для обозначения любого акта, предполагающего присутствие другого человека [Berne, 1968]. Эта метафора до сих пор является одним из основных терминов в транзактном анализе и широко распространена в социальной психологии и психотерапии. В соответствии с теорией привязанности Джона Боулби [Bowlby, 1969], материнская ласка необходима для формирования благоприятного типа привязанности: для ребенка, который активно ищет физического контакта с матерью в стрессовой ситуации, характерен более высокий уровень психоэмоциональной устойчивости [Ainsworth et al., 1978]. Подробный анализ связи между телесными контактами с матерью и эмоциональной устойчивостью ребенка приводится в обзоре Л. Дан [Duhn, 2010]. Взаимосвязь между тактильным восприятием, телесными контактами и психоэмоциональным развитием подтверждается и исследованиями, выполненными на животных. В классических работах Г. Харлоу и его коллег [Harlow, Zimmermann, 1958] показано, что детеныши обезьян, разлученные со своей матерью, предпочитают мягкую куклу матери, сделанную из тряпок, а не проволочную, несмотря на то, что именно проволочная “мать” кормила обезьянку молоком. В исследованиях М. Мини и др. [Meaney, Szyf, 2005] установлено, что крысята, воспитанные матерью, обеспечивающей высокий уровень

вылизывания и груминга в раннем постнатальном периоде, отличаются более высокой эмоциональной устойчивостью и снижением реакции на стресс на физиологическом уровне, причем высокая стресс-резистентность сохраняется у них и во взрослом возрасте [Hellstrom et al., 2012]. Недавно было показано, что этот защитный эффект материнского прикосновения наблюдается и у человека: обильные физические контакты с матерью приводили к снижению выраженности у ребенка негативных эпигенетических последствий пренатальной и постнатальной депрессии матери [Murgatroyd et al., 2015].

Высокая значимость социальных тактильных контактов сохраняется на протяжении всей жизни человека. Н. Кохрейн [Cochrane, 1990] показал, что недостаточный объем тактильного взаимодействия как в детстве, так и во взрослом возрасте, сопряжен с более высоким риском депрессии. Исследование М. Итона и соавт. [Eaton, 1986] выявило, что простое прикосновение к плечу перед приемом пищи повышало аппетит, количество потребляемых калорий и белка у пациентов в домах престарелых. Массаж и различные телесные практики, в том числе паранаучные, популярны во многих культурах, однако нейробиологические механизмы, опосредующие благотворное влияние телесных контактов, до недавнего времени оставались неизвестными, а исследования эмоциональных аспектов тактильного восприятия осуществлялись, как правило, этологами, психологами и специалистами в области социальных исследований.

За последние десятилетия представления современной нейробиологии о тактильном восприятии претерпели существенные изменения. Ранее предполагалось, что все высокочувствительные механорецепторы человека иннервированы миелинизированными нервными окончаниями типов А (альфа) и В (бета). Эта точка зрения до сих пор представлена в ряде учебников по нейробиологии и сенсорной физиологии [Николлс и др., 2003]. Но за последние 30 лет рядом работ, опубликованных в ведущих научных журналах, было доказано существование второй, структурно и функционально обособленной системы кожной механорецепции. Эта система состоит из кожных немиелинизированных нервных волокон типа С (С-тактильных или СТ-афферентов), оптимальным образом активирующихся в ответ на легкие медленные при-

косновения и поглаживания, связанные с положительными эмоциональными ощущениями [Vallbo, Johansson, 1984; Löken et al., 2009; McGlone et al., 2014], при этом стимулы, приводящие к наиболее интенсивному ответу афферента, описываются как наиболее приятные и на субъективном уровне. Нейровизуализационные исследования показали, что активация СТ-афферентов сопровождается активацией коры соматосенсорных областей S1 и S2, задней части островковой доли, супратемпоральных областей, передней части поясной извилины и орбитофронтальной коры. Подробное описание С-тактильной системы, ее восходящих проекций в ЦНС, а также ее роли в восприятии эмоциональных аспектов прикосновений можно найти в обзоре Ф. Макглоуна [McGlone et al., 2014] и в коллективной монографии, посвященной С-тактильной системе и современному состоянию исследований в этой области [Olausson et al., 2016]. Предполагается, что основная функция С-тактильной системы – обеспечивать положительное подкрепление социальным тактильным контактам и способствовать становлению более прочных социальных и эмоциональных связей с другими людьми на протяжении всей жизни человека: формировать устойчивую привязанность ребенка к матери и обеспечивать ему эмоциональный комфорт и ощущения безопасности в младенческом и детском возрасте, подкреплять дружеские, родственные и семейные связи и поддерживать ощущение социальной востребованности, как это формулировал Эрик Берн еще до открытия СТ-афферентов у человека. В таком виде эта гипотеза была представлена в ряде обзорных статей в ведущих нейробиологических журналах [Lumpkin, Caterina, 2007; Abraira, Ginty, 2013], а также в авторитетных монографиях и учебниках [Craig 2008; Nolte 2009; Kandel et al., 2013].

Эта статья – первый научный обзор на русском языке, посвященный С-тактильной системе и ее роли в эмоциональном восприятии и психоэмоциональном развитии человека. Он не претендует на полноту и всеохватность, а скорее направлен на формирование общих представлений о нейробиологических механизмах, обеспечивающих нам положительные эмоции в ответ на нежные прикосновения другого человека. Основная задача нашего обзора – привлечение внимания русскоязычного научного сообщества к данной теме, и в связи с этим нам показалось важным

уделить особое внимание описанию методов исследования эмоциональных аспектов тактильного восприятия, в том числе “мягких”, экспериментально-психологических, психофизических и психометрических методах, разработанных в последние годы. Мы надеемся, что этот обзор будет полезен не только биологам и медикам, но и психологам, социологам, педагогам, а также просто родителям, которым интересно узнать точку зрения науки на то, зачем надо обнимать своих детей.

СТ-АФФЕРЕНТЫ И ИХ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Впервые кожные тактильные афференты типа С были открыты Ингве Зоттерманом в 1939 г. на препарате кожи и нервов кошки [Zotterman, 1939]. В последующие годы низкопороговые механочувствительные афференты типа С (*low-threshold mechanosensitive C fibers, CLTM*) были обнаружены у различных млекопитающих [Bessou et al., 1971; Douglas, Ritchie, 1957; Iggo and Kornhuber, 1977; Kumazawa, Perl, 1977; Leem et al., 1993]. Длительное время считалось, что человек утратил такие афференты в ходе эволюции [Kumazawa, Perl, 1977]; даже после обнаружения CLTM в инфраорбитальном [Johansson et al., 1988] и супраорбитальном [Nordin, 1990] нервах у человека эти проявления механорецепции пытались интерпретировать как атавистические и связанные с невралгией тройничного нерва [Nordin, 1990]. Первой работой, в которой был сделан вывод о наличии у человека системы высокочувствительных механорецепторов, иннервированных немиелинизированными волокнами, была статья группы Оке Валльбо [Vallbo et al., 1993], показавшая наличие таких афферентов в латеральном кожном нерве предплечья. Основные характеристики афферентов и их рецептивных полей на этом этапе исследований удалось описать с использованием технологии микронеурологии, при которой в кожный нерв вводится вольфрамовый микроэлектрод, позволяющий регистрировать активность отдельных афферентов [Vallbo et al., 2004]. На сегодняшний день не существует методов, позволяющих дать точную количественную оценку распространенности СТ-афферентов, но было показано, что в ходе сессий микронеурологии вероятность их обнаружения сопоставима с вероятностью обнаружения меха-

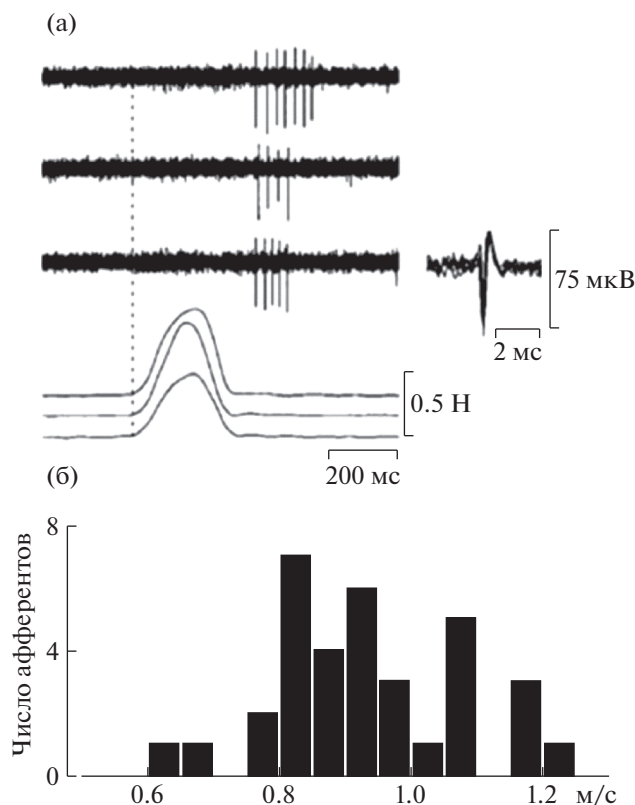


Рис. 1. Скорость проведения импульса для механочувствительных афферентов типа С. 1А: Ответ СТ-афферента на три прикосновения к его рецептивному полю. Рисунок дает представление о методике оценки скорости проведения (в нижней части рисунка — кривая, отражающая динамику изменения силы воздействия). В данном случае расстояние между рецептивным полем и точкой регистрации ответа нейрона составляло 274 мм, что соответствовало скорости проведения 0.64 м/с. 1Б: Распределение, отражающее относительную частоту встречаемости различной скорости проведения импульса для 34 записей отдельных афферентов. Скорость проведения рассчитывалась по методике, показанной на рис. 1А. Адаптировано по материалам [McGlone et al., 2014].

Fig. 1. Conduction velocity of mechanoreceptive unmyelinated type C afferents

ночувствительных Аβ-афферентов [Vallbo et al., 1999]. Морфология рецепторов СТ-афферентов изучена хуже, но гистологические данные и анализ рецептивных зон дают основания предполагать, что они представляют собой ветвящиеся свободные нервные окончания. Во всех случаях рецептивные зоны СТ-афферентов были обнаружены в волосистой коже; по всей видимости, СТ-механорецепторы отсутствуют в гладкой коже ладоней, для которой характерна исключительно

высокая плотность механочувствительных Аβ-афферентов.

СТ-афференты представляют собой несколько гетерогенных популяций с различными особенностями ответа на тактильные стимулы, для которых характерны следующие общие особенности [Nordin, 1990; Vallbo et al., 1999]:

1) Скорость проведения импульса для СТ-афферентов, как правило, лежит в диапазоне от 0.5 до 2 м/с (рис. 1); для сравнения, у Аβ-афферентов скорость проведения составляет 20–80 м/с.

2) СТ-афференты интенсивно реагируют на механические стимулы низкой интенсивности, например, на легкие поглаживания рукой или мягкой кистью. Как правило, стимуляция осуществляется в диапазоне от 0.2 до 1–2 Н. Увеличение силы воздействия не приводит к увеличению интенсивности ответа в отличие от С-ноцицепторов, для которых в ответ на стимулы низкой интенсивности наблюдаются лишь единичные спайки.

3) В отличие от Аβ-афферентов, частота потенциалов действия которых увеличивается с увеличением скорости почти с линейной зависимостью, СТ-волокна реагируют вспышками высокой частоты (50–100 Гц) на медленные поглаживания со скоростью 1–10 см/с, но не на более быстрые или медленные прикосновения; при этом наиболее интенсивный ответ наблюдается для скорости 3–5 см/с (рис. 2). Таким образом, зависимость интенсивности ответа СТ-волокон от скорости движения стимула представляет собой инвертированную U-образную кривую с пиком в диапазоне 3–5 см/с.

4) Наиболее интенсивный ответ СТ-афферентов наблюдается для стимулов с температурой, соответствующих температуре кожи [Ackerley et al., 2014]; для стимулов более высоких и низких температур частота импульсации ниже. Такая зависимость от температуры характерна только для СТ-афферентов, но не для Аβ-афферентов, которые реагируют с одинаковой интенсивностью на стимулы различной температуры.

5) Психофизические исследования, выполненные с использованием метода роботизированной тактильной стимуляции, в которых участники оценивали, насколько приятными им казались поглаживания, предъявляемые с различной скоростью [Essick et al., 1999, 2010], показали, что для зависимости оценки

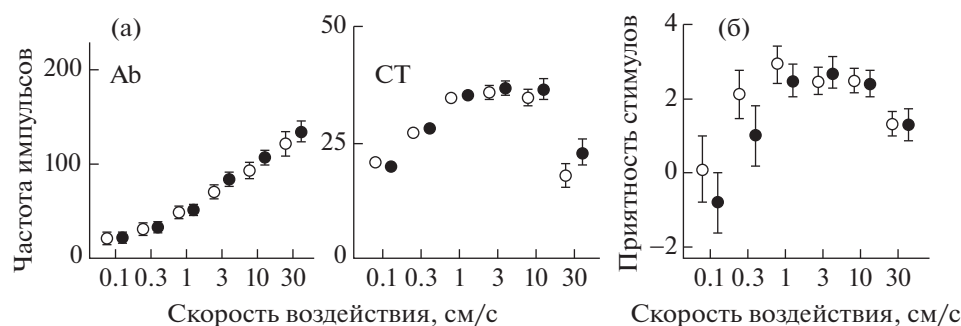


Рис. 2. Частота импульсации механочувствительных афферентов и данные психофизических исследований. 2А: Средние значения и стандартные ошибки частоты импульсации для миелинизированных медленно адаптирующихся афферентов (Аβ, $n = 8$) и немиелинизированных афферентов типа С (СТ, $n = 16$) при поглаживании кистью с различной скоростью. Масштаб вертикальной шкалы для данных графиков различен. 2Б: Средние значения и стандартные ошибки субъективных рейтингов приятности поглаживания с различной скоростью ($n = 10$). Адаптировано по материалам [McGlone et al., 2014].

Fig. 2. Discharge rates of mechanoreceptive afferents and psychophysic data.

стимулов от скорости поглаживаний при стимуляции предплечья наблюдалась та же инвертированная U -образная кривая, что и для электрофизиологического ответа СТ-афферентов: стимулы, предъявляемые со скоростью 1–10 см/с оценивались как значительно более приятные по сравнению с более быстрыми или более медленными стимулами (рис. 2). Более того, показано наличие непосредственной высокодостоверной корреляции между субъективной оценкой стимулов и частотой потенциала действия СТ-афферентов [Löken et al., 2009], при этом взаимосвязь между “приятностью” стимулов и интенсивностью ответа Аβ-афферентов отсутствовала.

Дополнительное подтверждение функциональной обособленности СТ-системы от системы Аβ-афферентов было получено в результате серии исследований, проведенных на двух пациентах с сенсорной нейропатией, которая привела к полному разрушению тел крупных первичных сенсорных нейронов, расположенных в ганглиях дорсальных корешков [Cole et al., 2006; Olausson et al., 2002, 2008a]. Было обнаружено, что эти пациенты воспринимают медленные прикосновения к коже предплечья, которая иннервирована значительным количеством СТ-афферентов, но не способны распознать такие же прикосновения к коже ладони, в которой, как уже отмечалось, отсутствует иннервация СТ-афферентами. Следует особо отметить характер ощущений этих пациентов: они с большим трудом могли локализовать ощущения, ощущения могли значительно отличаться по выраженности и четкости локализации для фак-

тически идентичных стимулов, но эти ощущения устойчиво характеризовались ими как приятные.

Описанные физиологические характеристики ответа СТ-афферентов позволили выдвинуть предположение о функциональной роли С-тактильной системы. Изначально считалось, что тактильное восприятие служит прежде всего для обеспечения дифференцирующих экстероцептивных ощущений, необходимых для различения характеристик объектов внешней среды. Высокая скорость проведения импульса, характерная для Аβ-афферентов, в сочетании с высокой степенью интегрированности тактильного восприятия и системы моторного контроля позволяют организму своевременно реагировать на внешние стимулы при задействовании простой рефлекторной дуги. Очевидно, что низкая скорость проведения (в среднем в 50 раз ниже, чем у Аβ-волокон) и исключительно низкая способность к локализации ощущений делают СТ-афференты фактически бесполезными для экстероцептивного восприятия. Немиелинизированные или тонкие миелинизированные волокна других соматосенсорных систем, как правило, предоставляют информацию об interoцептивных ощущениях, то есть не о самих стимулах внешней среды, а о реакции организма на них: ощущениях боли, зуда, низкой или высокой температуры. По всей видимости, роль С-тактильной системы заключается в предоставлении подобной interoцептивной информации, однако в отличие от системы ноцицепции, передающей болевые ощущения и обеспечивающей

безусловное отрицательное эмоциональное подкрепление, С-тактильная система передает ощущение удовольствия от нежных медленных прикосновений и обеспечивает безусловное положительное подкрепление физических контактов с другими людьми, формируя привязанность, укрепляя социальные связи и обеспечивая основу для устойчивого психоэмоционального развития.

ВОСХОДЯЩИЕ СВЯЗИ С-ТАКТИЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И ОБРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Исследования, выполненные на мышах, показали, что центральные терминалы С-тактильных волокон проецируются во вторую пластину дорсальных рогов спинного мозга и выявили существование популяции нейронов спинного мозга, тела которых расположены во второй пластине, и которые отвечают исключительно на легкие медленные тактильные стимулы, сопровождающиеся активацией немиелинизированных афферентов [Light, Perl, 1979]. Эти нейроны (по крайней мере, значительная часть их популяции) относятся к подтипу тирозингидроксилаза-негативных глутаматэргических нейронов с устойчивой экспрессией транспортера глутамата vGluT3 [Lou et al., 2013]. Дальнейшие исследования показали, что информация от этих нейронов передается в головной мозг через вставочные нейроны, тела которых расположены в первой пластине спинного мозга [Andrew, 2010]; серия исследований, в которых контролировалась скорость движения стимулов, помогла подтвердить, что тела нейронов, связанных с СТ-афферентами, находятся в первой и второй пластине, тогда как тела нейронов, связанных с Аβ-афферентами, находятся в пятой пластине [Sewards and Sowards, 2002]. Данные нейроанатомических исследований указывают на то, что супраспинальные пути С-тактильной системы далее проходят по спиноталамическому тракту через вентральное заднее и/или заднее треугольное ядра таламуса в инсулярную кору [Andrew, 2010]. Это косвенно подтверждается исследованиями пациентов с антеролатеральной кордотомией, для которых характерно отсутствие приятных ощущений от прикосновений [Foerster et al., 1932; Lahuerta et al., 1994].

Нейровизуализационные исследования показали, что у клинически здоровых испытуемых легкие медленные поглаживания со-

провожаются активацией соматосенсорных зон коры S1 и S2, а также задней части контрлатеральной островковой доли. Однако у вышеописанных пациентов с отсутствием афферентации от Аβ-системы наблюдалась активация лишь островковой коры [Olausson et al., 2002b]. Более того, данные фМРТ свидетельствовали о выраженной инактивации первичной соматосенсорной коры; это может свидетельствовать об ингибирующем влиянии С-тактильной системы на работу быстрой, распознающей системы тактильного восприятия. Таким образом, С-тактильная система действительно, по всей видимости, имеет первичные восходящие проекции лишь в инсулярную кору — отдел паралимбической системы, связанный с эмоциональным аспектом восприятия сенсорных стимулов. Помимо островка в обработке информации, получаемой от С-тактильной системы, принимают участие кора задней части супратемпоральной борозды, передней части поясной извилины и медиальная префронтальная кора [Gordon et al., 2013]. В такого рода исследованиях бывает достаточно сложно разграничить процессы, связанные с работой быстрой, распознающей и медленной, эмоциональной систем тактильного восприятия. Очевидно, что у людей без нарушений афферентации невозможно осуществить избирательную активацию С-тактильной системы без сопутствующей стимуляции Аβ-системы. С другой стороны, существует достаточное количество подтверждений тому, что Аβ-система вносит определенный вклад в формирование эмоциональных ощущений, поскольку стимуляция кожи ладони также может восприниматься как приятная и приводить к активации островка и орбитофронтальной коры [Francis et al., 1999; Rolls et al., 2003]. Однако сопоставление паттернов активации при стимуляции ладони и предплечья показало, что С-тактильная система в первую очередь связана с паралимбическими отделами и эмоциональной префронтальной корой, а Аβ-система — с первичной соматосенсорной корой. Наличие жестко детерминированной взаимосвязи между активацией первичных рецепторов СТ-системы и интенсивностью положительных эмоций указывает на безусловный характер положительных эмоций, тогда как отсутствие такой взаимосвязи для Аβ-системы говорит о том, что положительная эмоциональная реакция может являться условной, выученной, и представ-

лять собой результат интегративной обработки и распознавания паттернов активации А β -афферентов [McGlone et al., 2012].

На предшествующих этапах исследования активности головного мозга, связанной с активацией СТ-афферентов, основной фокус был направлен на выявление структур, принимающих непосредственное участие в обработке информации. С этим связано значительное преобладание нейровизуализационных методов, а в исследованиях на экспериментальных животных — и нейроанатомических исследований. Одно из немногих исследований С-тактильной системы с использованием вызванных потенциалов ЭЭГ [Ackerley et al., 2013] показало, что медленные поглаживания в отличие от быстрых прикосновений приводят к формированию позднелатентного положительного компонента ВП с латентностью около 1.5 с, которая соответствует задержке, связанной со временем проведения сигнала от периферических отделов системы к центральным. К сожалению, использовавшаяся схема анализа данных не дает возможность точно оценить топографию компонентов ВП, локализовать их источники и провести полноценный анализ вызванных изменений ритмической активности, который также мог бы дать ценную информацию о топографии и динамике ответа коры при восприятии медленных приятных прикосновений; эта задача пока остается нерешенной.

Таким образом, можно утверждать, что С-тактильная система является не только функционально, но и структурно обособленной: информация, поступающая от СТ-афферентов, передается по выделенному пути через спиноталамический тракт в контрлатеральную инсультарную кору и далее обрабатывается при участии различных отделов паралимбической системы и префронтальной коры — зон, ответственных за обработку эмоциональной информации в целом. На рис. 3 показана общая схема, отображающая восходящие проекции СТ-системы и зоны коры, принимающие участие в дальнейшей обработке информации от СТ-системы по данным нейровизуализационных исследований.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЗНАЧИМОСТЬ С-ТАКТИЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И СОЦИАЛЬНЫЕ ТАКТИЛЬНЫЕ КОНТАКТЫ

Структурные характеристики и особенности электрофизиологического ответа систе-

мы механочувствительных афферентов типа С дают основания предположить, что она, по-видимому, выполняет единственную функцию: обеспечивает безусловное положительное эмоциональное подкрепление в ответ на легкие, медленные прикосновения к коже человека. Именно такой тип прикосновений обычно характерен для естественных социальных телесных контактов людей, сопровождающихся положительными эмоциями: уход матери за ребенком, выражения дружеской привязанности, проявления эмоционального сопереживания или интимной близости. С точки зрения эволюционной целесообразности любой стимул, связанный с положительным или отрицательным подкреплением, должен обладать высокой значимостью для выживания или оптимального функционирования организма. Система ноцицепторов обеспечивает нам болевые ощущения в ответ на слишком интенсивное воздействие, способное повредить ткани человека для того, чтобы выработать устойчивое избегание таких воздействий; точно так же С-тактильная система передает нам безусловные положительные эмоции в ответ на нежные прикосновения других людей, способствуя развитию привязанности, укреплению социальных связей, формированию заинтересованности в других членах социальной группы и развитию эмпатии и альтруизма. Теория игр убедительно показывает эволюционные выгоды альтруизма и высокого уровня связности социальных групп [Alexander, 1987], и “медленная” эмоциональная система тактильного восприятия обеспечивает механизм, закрепляющий поведение, которое повышает уровень социальной связности.

Этологические исследования предоставляют нам множество свидетельств высокой социальной значимости телесных контактов у приматов. Обезьяны проводят за взаимным грумингом значительно больше времени, чем этого требуют соображения гигиены [Dunbar, 1997]; показано, что взаимный груминг необходим для формирования и укрепления социальных связей, особенно в родственных группах [Silk, 2002]. Интенсивность груминга оказывает существенное влияние на функционирование эндорфинергической системы [Keverne et al., 1989]; показано также, что нокаут гена μ -опиоидных рецепторов приводит к нарушению формирования привязанности к матери у мышат [Moles et al., 2004], указывая на потенциальную роль, которую эндор-

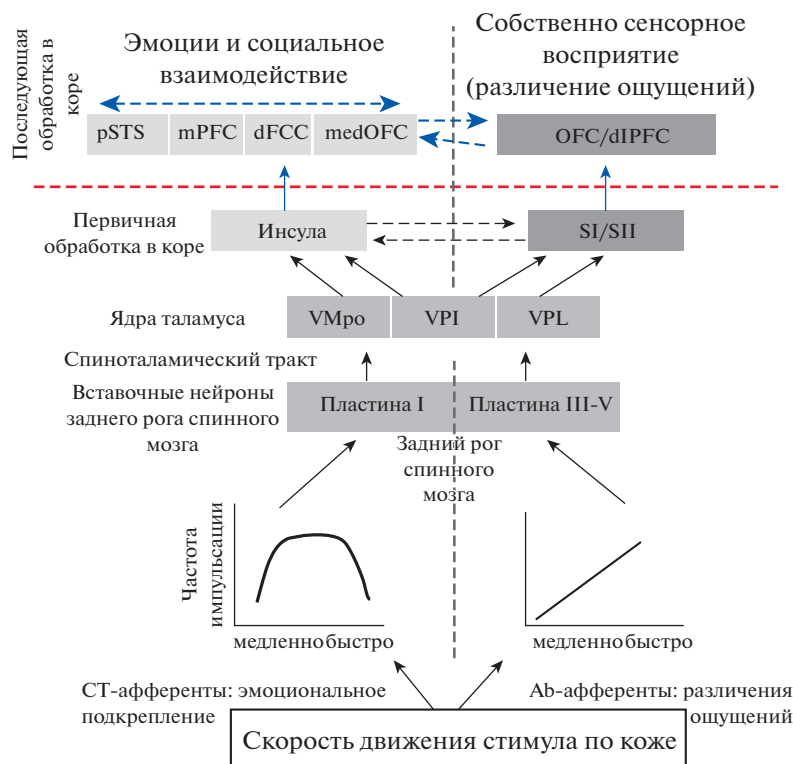


Рис. 3. Строение, первичный ответ и восходящие проекции Аβ- и С-тактильной систем. Сокращения: VMro – вентромедиальное постериальное ядро, VPI – вентропостериальное нижнее ядро, VPL – вентральное постлатеральное ядро, medOFC – медиальная орбитофронтальная кора, dIPFC – дорсолатеральная префронтальная кора, SI/SII – первичная и вторичная соматосенсорная кора. Адаптировано по материалам [McGlone et al., 2014].

Fig. 3. CT and Aβ systems: Affective and discriminative processing.

финергические механизмы могут играть в нарушениях социализации и расстройствах привязанности, например, при различных нарушениях развития у детей [Panksepp, 1989]. Подробное описание влияния тактильных контактов на нейрохимию ЦНС не входит в задачи настоящей статьи, однако стоит отметить, что получены подтверждения взаимосвязи С-тактильной системы и нейромедиаторных систем, играющих ключевую роль в регуляции социального поведения: окситоциновой системы [Carter, 1998; Panksepp, 2006; Uvanas-Moberg et al., 2005] и серотонинергической системы [Liu et al., 1997; Weaver et al., 2004; Meaney, Szyf, 2005; Pine et al., 1997]. Более глубокий обзор взаимосвязи нейромедиаторных систем и социальных тактильных контактов можно найти в обзорных статьях, посвященных этой проблеме [Dolen et al., 2013; Walker, McGlone, 2013], и в соответствующих разделах коллективной монографии, посвященной С-тактильной системе [Olausson et al., 2016].

Несмотря на то что основная функция С-тактильной системы – обеспечивать безусловное положительное эмоциональное подкрепление в ответ на нежные медленные прикосновения, наша эмоциональная реакция на такие прикосновения других людей, как и любая другая эмоциональная реакция, опосредуется личным опытом, индивидуальными характеристиками человека, а также культурным и социальным контекстом взаимодействия. У типично развивающихся новорожденных, восприятие которых в наименьшей степени обусловлено опытом и, тем более, культурным и социальным контекстом, реакция на прикосновения будет наиболее непосредственной, а потребность в физическом контакте наиболее высокой. Однако в случае психоэмоциональных проблем, повлекших за собой отрицательное отношение к прикосновениям других людей, а также тактильной гиперчувствительности, у человека может быть затруднен доступ к этому важному ресурсу – позитивным эмоциям,

связанным с прикосновениями близких людей, что в свою очередь может усугублять эмоциональные проблемы.

С-ТАКТИЛЬНАЯ СИСТЕМА И НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ

Способность к тактильному восприятию — первое чувство, формирующееся у плода в процессе внутриутробного развития. Исследованиями *in vitro* [Hooker, 1952] и *in vivo* [Arabin et al., 1996] показано, что человеческий эмбрион реагирует на прикосновения гибкого волоска к коже лица уже на девятой неделе развития. Такая чувствительность обнаруживается еще до формирования специализированных низкороговых механорецепторов [Humphrey, 1966], в связи с чем можно предположить, что в передаче ощущений участвуют свободные нервные окончания и, соответственно, система немиелинизированных тактильных афферентов. К. Быстрова [Bystrova, 2009] сформулировала гипотезу, в соответствии с которой колебания волосков лануго при движениях плода во внутриутробной жидкости активирует С-тактильную систему и обеспечивает постоянную стимуляцию гипоталамуса и инсулярной коры, что обеспечивает механизм активации и стимуляции развития этих зон мозга, формирование ощущения себя и противопоставления себя окружающему миру, включает механизмы защиты от стресса, опосредуемые релизом окситоцина, а также способствует развитию отделов мозга, играющих ключевую роль в социальном развитии. Это подтверждается данными многочисленных психологических исследований, указывающих на особую роль тактильного восприятия в формировании ощущения себя и осознании противопоставления себя окружающему миру, а также в формировании безусловного принятия своего тела и себя в целом [McGlone et al., 2014]. Кроме того, как уже было показано в данном обзоре, положительные эмоции, связанные с нежными прикосновениями матери и других близких людей в раннем детском возрасте, представляют собой важный психоэмоциональный ресурс, играющий ключевую роль в формировании здоровой привязанности к матери и включают защитные механизмы, минимизирующие негативные эпигенетические последствия стресса [Murgatroyd et al., 2015].

Можно задать себе вопрос: к каким последствиям для социализации ребенка может

привести ограничение доступа к этому положительному эмоциональному ресурсу? Такое нарушение доступа может иметь разные причины и обуславливаться либо полным или частичным лишением материнской ласки (как при госпитализме или при недостатке телесных контактов с матерью), либо нарушением способности получать удовольствие от нежных материнских прикосновений (как это часто бывает у аутистов, многие из которых с раннего возраста пытаются минимизировать любое тактильное взаимодействие, чтобы избежать сенсорной перегрузки [Grandin, 1992]), либо частичной тактильной деафферентацией (например, когда при рождении недоношенный ребенок с экстремально низкой массой помещается в кувез, в котором он не получает такого объема тактильной стимуляции, который получал бы естественным образом). В каждом из этих случаев можно ожидать негативные последствия, связанные с нарушениями социализации и привязанности, а также со снижением психоэмоциональной устойчивости и большей подверженностью стрессу. Действительно, одной из причин нарушения социализации при аутизме называется стремление к избеганию социальных взаимодействий, которое представляет собой произвольную адаптацию к сенсорной гиперчувствительности [Jones et al., 2003], наблюдаемой при аутизме приблизительно в 70% случаев [DiCicco-Bloom et al., 2006]. В рамках соматосенсорной модальности эта сенсорная гиперчувствительность может усугубляться нарушениями сенсорной интеграции [Thye et al., 2017], поскольку легкое прикосновение к волосистой коже активирует одновременно и СТ-, и Аβ-афференты. Экспериментальные исследования тактильной сенсорной депривации свидетельствуют о том, что при увеличении длительности депривации даже у психически здоровых людей появляется эмоциональная лабильность, депрессия и апатия. Сенсорная депривация у детей-сирот способствует развитию так называемого парааутистического синдрома, который в большей степени сопровождается изменениями в личностной структуре ребенка и эмоциональной незрелостью и в меньшей степени проявлениями задержки умственного развития [Башина, 1999]. Исследования недоношенных детей с экстремально низкой массой при рождении также подтверждают наши предположения, свидетельствуя о том, что у детей с массой меньше 1500 г при рождении

чрезвычайно высок риск развития аутистических черт, до 15–20% [Limperopoulos et al., 2008]. Это может быть связано с недостатком телесных контактов, в связи с которым СТ-система не обеспечивает “пусковых механизмов” процессов, необходимых для полноценного формирования отделов мозга, регулирующих социальное взаимодействие. Более того, исследования показали, что различные способы ухода за недоношенными, обеспечивающие больший объем телесного взаимодействия с родителями или специалистами в области массажа и телесных практик, являются достаточно эффективными с точки зрения предотвращения неблагоприятных социальных и психоэмоциональных последствий недоношенности. Мало что является столь же приятным и естественным, как материнская забота и ласка, и контролируемое обеспечение обильных нежных телесных контактов может сыграть ключевую роль в терапии недоношенных, которые при стандартных (и существенно более дорогостоящих) терапевтических подходах оказываются лишенными этой заботы и вообще фактически лишенными телесных контактов на протяжении недель. Подобный способ реабилитации недоношенных, при котором ребенок постоянно находится на груди у матери, – *Kangaroo Care* – был изначально разработан в Колумбии в 90-е годы XX века в связи с недостатком инкубаторов для недоношенных, но уже сегодня существует масса результатов качественно выполненных научных исследований, опубликованных в высокорейтинговых научных журналах, свидетельствующих о более высокой эффективности этого метода по сравнению с традиционными схемами интервенции [Sloan N. L. et al., 1994; Feldman et al., 2014]. Так дети, в терапии которых использовался “метод кенгуру”, отличались более высоким уровнем устойчивости и более высокими показателями эмоциональной привязанности по сравнению со своими сверстниками, рожденными с той же степенью недоношенности и с той же средней массой при рождении, в терапии которых использовались стандартные терапевтические подходы.

ОЦЕНКА ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РАЗЛИЧИЙ В ОБЛАСТИ ТАКТИЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ И ДАЛЬНЕЙШИЕ ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ С-ТАКТИЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

На сегодняшний день можно констатировать, что цикл фундаментальных физиологи-

ческих и клинических исследований, выполненных десятками исследовательских коллективов на протяжении последних 25 лет, позволил определить основные структурные и функциональные характеристики системы СТ-афферентов у человека. Существование этой системы признается всеми ведущими специалистами в области нейробиологии тактильного восприятия, и основная задача последующего этапа исследований – оценка роли, которую играет С-тактильная система в обеспечении устойчивого психоэмоционального и социального развития человека. Если на завершающемся этапе исследований использовались в основном психофизические экспериментальные методы, обеспечивающие максимальный уровень контроля в предъявлении стимулов, то на предстоящем этапе эта задача не будет являться первостепенной, поскольку уже показано существование “плато” в реакции СТ-афферентов на раздражители: легкие медленные прикосновения со скоростью движения стимула в диапазоне 3–7 см/с и с силой воздействия 0.3–0.7 Н будут вызывать фактически идентичный ответ СТ-афферентов и характеризоваться близким уровнем интенсивности положительных эмоций. На сегодняшний день можно выделить группу методов, уже доказавших высокую эффективность в исследованиях эмоционального тактильного восприятия. Это прежде всего уже описанный метод микронейрографии и метод роботизированной тактильной стимуляции [Essick et al., 1999, 2010], позволяющий обеспечить высокую степень стандартизации предъявляемых стимулов, а также контроль над силой и скоростью воздействия (рис. 4). Кроме того, этот метод позволяет осуществить точную временную синхронизацию между установкой для предъявления стимулов и устройством, регистрирующим физиологические показатели, что в дальнейшем поможет осуществить расширенный анализ динамики ответа мозга на стимуляцию С-тактильной системы. Однако полноценное развитие исследований в данной области невозможно без разработки стандартизованных инструментов – опросников, протоколов и батарей стимулов, позволяющих быстро и надежно оценить индивидуальные, социально обусловленные и кросс-культурные различия в области тактильного восприятия. На сегодняшний день уже созданы первые психометрические инструменты, принимающие во внимание современные представле-

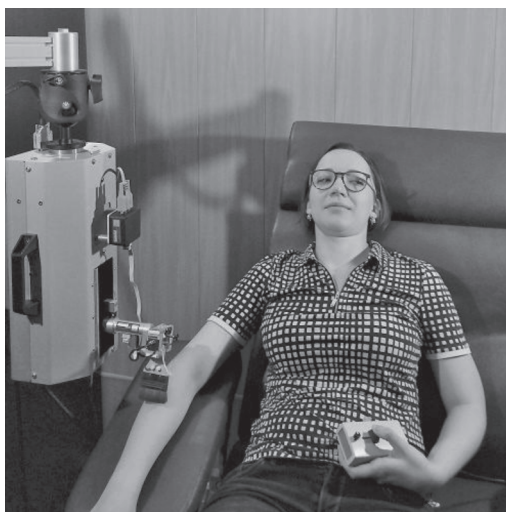


Рис. 4. Роботизированная тактильная стимуляция. Проведение исследований на первой в России установке для обеспечения роботизированной тактильной стимуляции в Гос. ИРЯ им. А.С. Пушкина.

Fig. 4. RTS session in Pushkin Institute, Moscow.

ния о С-тактильной системе. Разработаны английская [Trotter et al., 2018a] и русская [Trotter et al., 2018b] версии опросника TEAQ для оценки отношения к социальным тактильным контактам, а также интенсивности телесных контактов в настоящее время и в детском возрасте, созданы подборки стандартизованных коротких (5 с) видеороликов, демонстрирующих прикосновения к различным частям тела с различной скоростью (рис. 5) [Walker et al., 2017; Trotter et al., 2018b]. На предстоящем этапе особую роль будут играть исследования, оценивающие специфику эмоциональных аспектов тактильного восприятия у испытуемых с различными акцентуациями, психическими расстройствами и особенностями развития. Наиболее надежным способом оценки индивидуальных сенсорных особенностей являются стандартизованные протоколы наблюдения, например, методика TDDT-R (*Tactile defensiveness and discrimination test—revised*), разработанная для оценки выраженности и специфики особенностей тактильного восприятия у детей с аутизмом [Baranek, 2010]. Однако все существующие на сегодняшний день методики, предназначенные для работы с особыми клиническими группами, как оценочно-диагностические, так и коррекционно-терапевтические, были разработаны без учета современных представлений о строении и функциях



Рис. 5. Система эмоциональных тактильных видеотрейнеров. Кадр из видеоролика, входящего в систему эмоциональных тактильных видеотрейнеров, демонстрирующий прикосновения с различной скоростью к различным участкам поверхности тела человека (Гос. ИРЯ им. А.С. Пушкина, 2017).

Fig. 5. A still from Affective Touch Videosystem (Pushkin Institute, 2017).

С-тактильной системы. Нам представляется, что понимание роли С-тактильной системы в психоэмоциональном развитии человека поможет раскрыть потенциал коррекционных и терапевтических методик, основанных на терапевтическом телесном контакте и осуществлять прицельную разработку таких методик для различных видов психоэмоциональных и социальных нарушений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственного задания, Проект 25.9502.2017/БЧ, “Кросс-культурное исследование тактильной коммуникации: лингвистические, социальные и психоэмоциональные аспекты”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеева Н.Н.* Теория привязанности: современные исследования и перспективы. Современная зарубежная психология. 2017. 6 (2): 7–14.
- Башина В.М., Симашкова Н.В.* Аутизм в детстве. М.: Медицина. 1999. Т. 1.
- Дж Николлс.* От нейрона к мозгу М., УРСС. 2003.
- Abraira V.E., Ginty D.D.* The sensory neurons of touch. *Neuron*. 2013. 79 (4): 618–639.
- Ackerley R., Backlund Wasling H., Liljencrantz J., Olausson H., Johnson R.D., Wessberg J.* Human C-tactile afferents are tuned to the temperature of a skin-stroking caress. *J. Neurosci*. 2014. 34: 2879–2883.
- Ackerley R., Eriksson E., Wessberg J.* Ultra-late EEG potential evoked by preferential activation of unmyelinated tactile afferents in human hairy skin. *Neuroscience letters*. 2013. 535: 62–66.
- Ainsworth M.D.S., Blehar M.C., Waters E., Wall S.* Patterns of Attachment: A Psychological Study of

- the Strange Situation. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates. 1978.
- Alexander R. The Biology of Moral Systems. Aldine Transaction. 1987.
- Andrew D. Quantitative characterization of low-threshold mechanoreceptor inputs to lamina I spinoparabrachial neurons in the rat. *J. Physiol.* 2010. 588: 117–124.
- Arabin B., Bos R., Rijlaarsdam R., Mohnhaupt A., van Eyck J. The onset of inter-human contacts: longitudinal ultrasound observations in early twin pregnancies. *Ultrasound Obs. Gynecol.* 1996. 8: 166–173.
- Baranek G.T. Tactile defensiveness and discrimination test—revised (TDDT-R). Unpublished manuscript. 2010.
- Berne Eric. Games people play: The psychology of human relationships. Penguin UK, 1968. V. 2768.
- Bessou P., Burgess P.R., Perl E.R., Taylor C.B. Dynamic properties of mechanoreceptors with unmyelinated (C) fibers. *J. Neurophysiol.* 1971. 34: 116–131.
- Bowlby J. Attachment and Loss: Vol. 1 Attachment. New York: Basic Books. 1969.
- Bystrova K. Novel mechanism of human fetal growth regulation: a potential role of lanugo, vernix caseosa and a second tactile system of unmyelinated low-threshold C-afferents. *Med. Hypotheses.* 2009. 72: 143–146.
- Carter C.S. Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology.* 1998. 23: 779–818.
- Cochrane N. Physical contact experience and depression. *Acta Psychiatrica Scandinavica Supplementum,* 1990. 357: 1–91.
- Cole J., Bushnell M.C., McGlone F., Elam, M., Lamarre Y., Vallbo A., Olausson H. Unmyelinated tactile afferents underpin detection of low-force monofilaments. *Muscle Nerve.* 2006. 34: 105–107.
- Craig A.D. Interoception and emotion. In *Handbook of Emotions*, Third Edition Ed. M. Lewis, J.M. Haviland-Jones, and L.F. Barrett. New York: Guilford Publications. 2008. 272–288.
- DiCicco-Bloom E., Lord C., Zwaigenbaum L., Courchesne E., Dager S.R., Schmitz C., Schultz R.T., Crawley J., Young L.J. The developmental neurobiology of autism spectrum disorder. *Journal of Neuroscience.* 2006. 26 (26): 6897–6906.
- Duhn L. The importance of touch in the development of attachment. *Adv Neonatal Care.* 2010. 10 (6): 294–300.
- Dunbar R.I. Grooming, Gossip and the Evolution of Language. London: Faber & Faber. 1997.
- Eaton M., Mitchell-Bonair I., Friedmann E. The Effect of Touch on Nutritional Intake of Chronic Organic Brain Syndrome Patients. *Journal of Gerontology.* 1986. 41 (5): 611–616.
- Essick G.K., McGlone F., Dancer C., Fabricant D., Ragin, Y., Phillips N., et al. Quantitative assessment of pleasant touch. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews,* 2010. 34 (2): 192–203.
- Essick G.K., James A., McGlone F.P. Psychophysical assessment of the affective components of non-painful touch. *Neuroreport* 1999. 10: 2083–2087.
- Feldman R., Rosenthal Z., Eidelman A.I. Maternal-preterm skin-to-skin contact enhances child physiologic organization and cognitive control across the first 10 years of life. *Biological psychiatry.* 2014. 75 (1): 56–64.
- Foerster O.E. Die afferenten Bahnen. In *Handbuch der Neurologie*, Volume 5. Ed. O. Bumke and O. Foerster. Berlin: Verlag von Julius Springer. 1936. 239–379.
- Francis S., Rolls E.T., Bowtell R., McGlone F., O'Doherty J., Browning A. et al. The representation of pleasant touch in the brain and its relationship with taste and olfactory areas. *Neuroreport.* 1999. 10: 453–459.
- Gordon I., Voos A.C., Bennett R.H., Bolling D.Z., Pelly K.A. and Kaiser M.D. Brain mechanisms for processing affective touch. *Hum. Brain Mapp.* 2013. 34: 914–922.
- Grandin T. Calming effects of deep touch pressure in patients with autistic disorder, college students, and animals. *Journal of child and adolescent psychopharmacology.* 1992. 2 (1): 63–72.
- Haarer J. Die deutsche Mutter und ihr erstes Kind. München: Lehmanns. 1934.
- Harlow H.F., Zimmermann R.R. The development of affective responsiveness in infant monkeys. *Proceedings of the American Philosophical Society.* 1958. 102: 501–509.
- Hellstrom I.C., Dhir S.K., Diorio, J.C., Meaney M.J. Maternal licking regulates hippocampal glucocorticoid receptor transcription through a thyroid hormone-serotonin-NGFI-A signalling cascade. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2012. 367: 2495–2510.
- Hooker D. The Prenatal Origin of Behaviour. Lawrence: University of Kansas Press. 1952.
- Humphrey T. The development of the human hippocampal formation correlated with some aspects of its phylogenetic history. *Evolution of the Forebrain.* Springer, Boston, MA, 1966. 104–116 pp.
- Iggo A., Kornhuber H.H. A quantitative study of C-mechanoreceptors in hairy skin of the cat. *J. Physiol.* 1977. 271: 549–565.
- Johansson R.S., Trulsson M., Olsson K.A., Westberg K.G. Mechanoreceptor activity from the human face and oral mucosa. *Exp. Brain Res.* 1988. 72: 204–208.
- Jones S.E., Brown B.C. Touch attitudes and behaviors, recollections of early childhood touch, and social self-confidence. *Journal of Nonverbal Behavior.* 1996. 20 (3): 147–163.

- Kandel E.R., Schwartz J.H., Jessell T.M., Siegelbaum S.A., Hudspeth A.J.* Principles of Neural Science. New York: McGraw-Hill. 2013.
- Keverne E.B., Martensz N.D., Tuite B.* Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*. 1989. 14 (1–2): 155–161.
- Kumazawa T., Perl E.R.* Primate cutaneous sensory units with unmyelinated (C) afferent fibers. *J. Neurophysiol.* 1977. 40: 1325–1338.
- Leem J.W., Willis W.D., Chung J.M.* Cutaneous sensory receptors in the rat foot. *J. Neurophysiol.* 1993. 69: 1684–1699.
- Light A.R., Perl E.R.* Spinal termination of functionally identified primary afferent neurons with slowly conducting myelinated fibers. *J. Comp. Neurol.* 1979. 186: 133–150.
- Limperopoulos C., Bassan H., Sullivan N.R., Soul J.S., Robertson R.L., Moore M., Ringer S.A., Volpe J.J., & du Plessis A.J.* Positive screening for autism in ex-preterm infants: prevalence and risk factors. *Pediatrics*. 2008. 121 (4): 758–765.
- Liu D., Diorio J., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Sharma S., Pearson D., Plotsky P.M., Meaney M.J.* Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress. *Science*. 1997. 277: 1659–1662.
- Löken L.S., Wessberg J., Morrison I., McGlone F., Olausson H.* Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nature Neuroscience* 2009. 12 (5): 547.
- Lou S., Duan B., Vong L., Lowell B.B., Ma Q.* Runx1 controls terminal morphology and mechanosensitivity of VGLUT3-expressing C-mechanoreceptors. *J. Neurosci.* 2013. 33: 870–882.
- Lumpkin E.A., Caterina M.J.* Mechanisms of sensory transduction in the skin. *Nature*. 2007. 445 (7130): 858–865.
- McGlone F., Olausson H., Boyle J.A., Jones-Gotman M., Dancer C., Guest S., et al.* Touching and feeling: differences in pleasant touch processing between glabrous and hairy skin in humans. *Eur. J. Neurosci.* 2012. 35: 1782–1788.
- McGlone F., Wessberg J., Olausson H.* Discriminative and Affective Touch: Sensing and Feeling. *Neuron*. 2014. 82 (4): 737–755.
- Meaney M.J., Szyf M.* Environmental programming of stress responses through DNA methylation: life at the interface between a dynamic environment and a fixed genome. *Dialogues Clin. Neurosci.* 2005. 7: 103–123.
- Moles A., Kieffer B.L., D'Amato F.R.* Deficit in attachment behavior in mice lacking the mu-opioid receptor gene. *Science*. 2004. 304: 1983–1986.
- Murgatroyd C., Quinn J.P., Sharp H.M., Pickles A., Hill J.* Effects of prenatal and postnatal depression, and maternal stroking, at the glucocorticoid receptor gene. *Translational psychiatry*. 2015. 5 (5): e560.
- Nolte J.* Essentials of the Human Brain. E-Book: With STUDENT CONSULT Online Access. Elsevier Health Sciences. 2009.
- Nordin M.* Low-threshold mechanoreceptive and nociceptive units with unmyelinated (C) fibres in the human supraorbital nerve. *J. Physiol.* 1990. 426: 229–240.
- Olausson H., Cole J., Rylander K., McGlone F., Lamarre Y., Wallin B.G., Kramer H., Wessberg J., Elam M., Bushnell M.C., Vallbo A.* Functional role of unmyelinated tactile afferents in human hairy skin: sympathetic response and perceptual localization. *Exp. Brain Res.* 2008. 184: 135–140.
- Olausson H.W., Cole J., Vallbo A., McGlone F., Elam M., Kramer H.H. et al.* Unmyelinated tactile afferents have opposite effects on insular and somatosensory cortical processing. *Neurosci. Lett.* 2008. 436: 128–132.
- Olausson H., Lamarre Y., Backlund H., Morin C., Wallin B.G., Starck G., et al.* Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nat. Neurosci.* 2002. 5: 900–904.
- Olausson H., Wessberg J., McGlone F., editors.* Affective Touch and the Neurophysiology of CT Afferents. New York: Springer; 2016.
- Panksepp J.* A neurochemical theory of autism. *Trends Neurosci.* 1989. 2: 174–177.
- Panksepp J.* Emotional endophenotypes in evolutionary psychiatry. *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry*. 2006. 30: 774–784.
- Pine D.S., Coplan J.D., Wasserman G.A., Miller L.S., Fried J.E., Davies M., Cooper T.B., Greenhill L., Shaffer D., Parsons B.* Neuroendocrine response to fenfluramine challenge in boys. Associations with aggressive behavior and adverse rearing. *Arch. Gen. Psychiatry*. 1997. 54: 839–846.
- Rolls E.T., O'Doherty J., Kringelbach M.L., Francis S., Bowtell R., McGlone F.* Representations of pleasant and painful touch in the human orbitofrontal and cingulate cortices. *Cereb. Cortex* 2003. 13: 308–317.
- Sewards T.V., Sewards M.* Separate, parallel sensory and hedonic pathways in the mammalian somatosensory system. *Brain Res. Bull.* 2002. 58: 243–260.
- Silk J.B.* Using the 'F'-word in primatology. *Behaviour*. 2002. 139: 421–446.
- Sloan N.L. et al.* Kangaroo mother method: randomised controlled trial of an alternative method of care for stabilised low-birthweight infants. *The Lancet*. 1994. 344 (8925): 782–785.
- Spitz R.A.* Hospitalism; an Inquiry Into the Genesis of Psychiatric Conditions in Early Childhood. *Psychoanalytic Study of the Child*. 1945. 1: 53–74.
- Thye M.D., Bednarz H.M., Herringshaw A.J., Sartin E.B., Kana R.K.* The impact of atypical sensory processing on social impairments in autism spectrum dis-

- order. *Developmental cognitive neuroscience*. 2018. 29: 151–167.
- Trotter P.D., McGlone F., Reniers R.L.E.P., Deakin J.F.W. Construction and Validation of the Touch Experiences and Attitudes Questionnaire (TEAQ): A Self-report Measure to Determine Attitudes Toward and Experiences of Positive Touch. *Journal of nonverbal behavior*. 2018. 42 (4): 379–416.
- Trotter P., Belovol E., McGlone F., Varlamov A. Validation and psychometric properties of the Russian version of the Touch Experiences and Attitudes Questionnaire (TEAQ-37 Rus). *PloS one*. 2018. 13 (12): e0206905.
- Uvanas-Moberg K., Arn I., Magnusson D. The psychology of emotion: the role of the oxytocinergic system. *Int. J. Behav. Med.* 2005. 12: 59–65.
- Vallbo Å.B., Hagbarth K.E., Wallin B.G. Microneurography: how the technique developed and its role in the investigation of the sympathetic nervous system. *Journal of Applied Physiology*. 2004. 96 (4): 1262–1269.
- Vallbo A.B., Johansson R.S. Properties of cutaneous mechanoreceptors in the human hand related to touch sensation. *Hum. Neurobiol.* 1984. 3: 3–14.
- Vallbo A.B., Olausson H., Wessberg J., Norrsell U. A system of unmyelinated afferents for innocuous mechanoreception in the human skin. *Brain Res.* 1993. 628: 301–304.
- Vallbo A.B., Olausson H., Wessberg J. Unmyelinated afferents constitute a second system coding tactile stimuli of the human hairy skin. *J. Neurophysiol.* 1999. 81: 2753–2763.
- Walker S.C., Trotter P.D., Woods A., McGlone F. Vicarious ratings of social touch reflect the anatomical distribution & velocity tuning of C-tactile afferents: A hedonic homunculus? *Behavioural brain research*. 2017. 320: 91–96.
- Watson J.B. *Psychological Care of the Infant and Child*. New York: Norton. 1928.
- Weaver I.C., Cervoni N., Champagne F.A., D'Alessio A.C., Sharma S., Seckl J.R., Dymov S., Szyf M., Meaney M.J. Epigenetic programming by maternal behavior. *Nat. Neurosci.* 2004. 7: 847–854.
- Zotterman Y. Touch, pain and tickling: an electrophysiological investigation on cutaneous sensory nerves. *J. Physiol.* 1939. 95: 1–28.

C-TACTILE SYSTEM AND AFFECTIVE TOUCH: HISTORY OF DISCOVERY AND CURRENT STATE OF THE CONCEPT

A. A. Varlamov^{a,b,#}, G. V. Portnova^{a,b}, and F. McGlone^c

^a Center for Cognition and Communication, Pushkin State Russian Language Institute, Moscow, Russia

^b Laboratory of Human Higher Nervous Activity, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology of RAS, Moscow, Russia

^c Natural Sciences and Psychology, Liverpool John Moores University, Liverpool, UK

[#] e-mail: antonvarlamov@gmail.com

It is hard to overestimate the importance of affiliative touch for our emotional comfort, but only recently specific neural mechanisms underlying emotional processing have been suggested. A system of low-threshold mechanosensitive C-fibers innervating the hairy skin of the body (C-tactile or CT-afferents) has been identified and characterized; this system is hypothesized to represent the neurobiological substrate for the affective and rewarding properties of touch. This article provides the first scientific review of the history of this discovery and of the current state of CT-research.

Keywords: C-tactile afferents, tactile perception, biomedical research, psychophysics, psychophysiology, microneurography, social touch, autism, developmental disorders