

УДК 612.825.1

ИНТЕГРАЦИЯ ВЕСТИБУЛЯРНОГО, ЗРИТЕЛЬНОГО И ПРОПРИОЦЕПТИВНОГО ВХОДОВ В КОРЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ УПРАВЛЕНИИ ДВИЖЕНИЯМИ

© 2023 г. А. М. Бадаквa¹, Н. В. Миллер¹ *, Л. Н. Зобова¹

¹ФГБУН ГНЦ РФ – Институт медико-биологических проблем РАН, Москва, Россия

*E-mail: nvmiller@mail.ru

Поступила в редакцию 23.05.2022 г.

После доработки 06.08.2022 г.

Принята к публикации 09.09.2022 г.

Проведенный обзор литературных данных посвящен интеграции вестибулярного, зрительного и проприоцептивного входов в различных областях коры мозга у человека и обезьян во время управления движениями. Несмотря на обилие исследований многочисленных областей коры, имеющих вестибулярные и сенсомоторные входы, их функции и связи недостаточно изучены и понятны. В обзоре приведен относительно подробный анализ данных недавних исследований трех областей коры, участвующих в управлении движениями: области 7а задней парietальной коры, в которой ответы на комбинированный зрительно-вестибулярный стимул имели тенденцию к доминированию вестибулярного входа над зрительным; зрительной области поясной борозды, которая предположительно интегрирует не только зрительные и вестибулярные афферентные сигналы, но и проприоцептивные сигналы от нижних конечностей, благодаря чему обеспечивает взаимодействие между сенсорной и моторной системами во время локомоции; и области верхней теменной долики, в которой взаимодействуют зрительный и соматический входы, позволяя управлять поведением во время движения рукой для достижения и захвата цели. Сделан вывод о необходимости сочетания в будущих исследованиях сложных естественных задач с нормативными моделями поведения для понимания того, как мозг преобразует сенсорные входные данные в поведенческий формат.

Ключевые слова: кора головного мозга, интеграция вестибулярного, зрительного и проприоцептивного входов, область 7а задней парietальной коры, зрительная область поясной борозды, верхняя теменная доляка, самодвижение.

DOI: 10.31857/S0131164622600422, EDN: GCASTZ

Общие представления

Восприятие самодвижения (т.е. произвольного движения без внешнего воздействия) имеет решающее значение для навигации, пространственной ориентации и управления моторикой. Движение человека или животного во внешнем мире может быть эффективным лишь при постоянном отслеживании их местоположения и траектории в нем. Основными сенсорными сигналами, позволяющими воспринимать самодвижение, являются зрительные, вестибулярные и проприоцептивные сигналы.

Зрительный вход активно использует двумерный паттерн движения изображения, отбрасываемый на сетчатку внешним окружением во время движения и определяющий самодвижение только в координатах глаз, в то время как глаза движутся относительно головы, а голова движется относительно тела. Еще одним ограничением зрительных сигналов о самодвижении является то, что

изображение на сетчатке глаза содержит информацию не только о самодвижении, но и о движении окружающих объектов.

Вестибулярная система предоставляет дополнительную информацию. Во-первых, вестибулярные органы, расположенные во внутреннем ухе, посылают сигналы о движениях головы, устраняя необходимость преобразования координат, центрированных по глазам, в координаты по центру головы, и избегая ошибок, которые возникают при этом. Во-вторых, вестибулярный сигнал не зависит от движения внешних объектов. С другой стороны, вестибулярные органы генерируют сигналы, несущие в себе информацию об ускорениях головы, а не о скоростях. Вестибулярная система также напрямую помогает зрению на уровне сенсорного обнаружения. Когда голова движется, зрение потенциально нарушается. Когда движения головы обнаруживаются вестибулярными органами, инициируются рефлекторные компенсаторные движения, кото-

рые, как правило, сохраняют устойчивость глаз и головы по отношению к внешнему миру. Примером является вестибулоокулярный рефлекс [1], при котором поворот головы вызывает рефлекторное встречное вращение глаз, помогая поддерживать зрительную стабильность. Таким образом, вестибулярные сигналы генерируют рефлексы для уменьшения нежелательных зрительных стимулов.

Так как для обеспечения наилучшей оценки самодвижения зрительные и вестибулярные сигналы должны работать вместе, они должны объединяться в одних и тех же областях мозга. Хотя обширная зрительная и вестибулярная обработка происходит в подкорковых структурах головного мозга, в последние годы появилось множество новых данных о зрительно-вестибулярных взаимодействиях в различных областях коры мозга как у обезьян, так и у человека [2]. Природа взаимодействия между разными видами афферентных сигналов стала предметом детального изучения в последние годы. Можно было ожидать, что одной области коры, специализированной для зрительно-вестибулярной интеграции, будет достаточно для объяснения восприятия самодвижения, но многочисленные исследования показали, что существует, по крайней мере, четыре таких области как в мозге макака, так и в человеческом мозге. У макака настройка (контроль, управление, регулировка) направления движения аналогична для дорсальной части медиальной верхней височной зрительной области (*MSTd*), вентральной интрапариетальной области (*VIP*), париетоинсулярной вестибулярной коры (*PIVC*) и теменно-височной ассоциативной области, и это верно для зрительной, вестибулярной и комбинированной стимуляции [3]. Возможная интерпретация состоит в том, что эти области предназначены для разных целей, и в этом случае можно ожидать, что это отразится на разных свойствах ответа. Однако, по крайней мере, у макака, ряд исследованных свойств реакции оказался довольно схожим в разных областях. Это может быть результатом, частично, неполного понимания того, как нейронные представления о самодвижении кодируют движение объекта, а также движения глаз и головы. Вероятно, что при анализе самодвижения сенсорные и моторные сигналы должны комбинироваться различными способами, чтобы генерировать представления о самодвижении, устойчивые в естественной среде [2].

Существующая литература по исследованиям областей зрительно-вестибулярной интеграции у макака и человека предполагает некоторые функциональные различия между ними. Кроме того, нет полного понимания соответствующих ролей этих областей коры в восприятии самодвижения. Поэтому в настоящем обзоре приведен относительно подробный анализ данных исследований

лишь трех областей, участвующих в оценке самодвижения. Области 7а задней париетальной коры (*PPC*), в которой, как было недавно показано [4], при комбинированной зрительно-вестибулярной стимуляции вестибулярный вход доминировал над зрительным, вплоть до его подавления. Зрительная область поясной борозды (*CSv*), которая благодаря интеграции не только зрительных и вестибулярных афферентных сигналов, но и проприоцептивных сигналов от нижних конечностей, предположительно обеспечивает взаимодействие между сенсорной и моторной системами во время локомоции [5]. И области верхней теменной доли (*SPL*), в которой по данным последних исследований [6] взаимодействуют зрительный и соматический входы, позволяя управлять поведением при достижении и захвате цели рукой.

Область 7а задней париетальной коры

Для эффективной навигации в пространстве необходимы не только статические внешние сенсорные сигналы, но также динамические сигналы, генерируемые самодвижением. Возможной областью коры головного мозга, которая может обрабатывать информацию о самодвижении и передавать ее в другие структуры, участвующие в управлении навигацией, является *PPC* [7]. Как показали анатомические исследования на макаках [8], основным участком *PPC*, имеющем прямую и опосредованную связь с гиппокампом (одна из функций которого – запоминание и кодирование окружающего пространства), является область 7а – задняя часть нижней теменной доли, между интрапариетальной и верхней височной бороздами. На яванских макаках было продемонстрировано нарушение навигации обезьян по лабиринту при поражении в области 7а [9]. Также на обезьянах было показано [10], что при зрительной стимуляции, вызывающей иллюзию движения наблюдателя вперед или назад, рецептивные поля нейронов в области 7а максимально активируются, а также модулируются положением головы, что указывает на возможную роль этой области в преобразовании сенсорных входов для самодвижения [11]. Источником вестибулярных входов в область 7а может быть связь либо с таламическими ядрами, которые передают вестибулярный сигнал в кору, либо с мультимодальными областями, которые проецируются на 7а, такими как *MSTd* и *VIP* [12].

Таким образом, как анатомические, так и физиологические данные свидетельствуют о том, что область 7а играет роль в конвергенции сигналов самодвижения. Однако, хотя реакции нейронов области 7а на зрительный стимул хорошо описаны [10], чувствительность нейронов области 7а к вестибулярным входам до 2019 г. никогда

явно не тестировалась, хотя ранее [13] были получены косвенные доказательства вестибулярного влияния на нейронные ответы в 7а. В частности, было обнаружено, что ориентация головы модулирует зрительные реакции только тогда, когда скорость поворота головы выше вестибулярного порога. В 2019 г. в работе *E. Avilla et al.* [4] было продемонстрировано прямое влияние движения обезьяны (как линейного перемещения, так и вращения) на ответы отдельных нейронов в области 7а, причем чувствительность к вестибулярным сигналам в этой области была выше, чем к зрительным. Поэтому мы подробнее остановимся на описании этого исследования.

Авторы использовали платформу для движения с поступательными и вращательными степенями свободы, чтобы исследовать восприятие скорости самодвижения, полученное из вестибулярных сигналов. Для визуального моделирования движения они использовали поступательные (радиальное движение наружу) и вращательные модели зрительных стимулов, чтобы исследовать восприятие как линейных, так и угловых компонентов скорости самодвижения. Также, впервые они одновременно использовали визуальное моделирование и реальное движение для изучения мультисенсорной конвергенции сигналов самодвижения в области 7а во время прямолинейного перемещения.

Примерно 40% нейронов достоверно значимо реагировали на вестибулярную стимуляцию при линейном перемещении, в то время как на визуальном моделированном перемещении — порядка 27%. Хотя доля нейронов, отвечающих на комбинированный стимул, была относительно большой (~38%), только небольшая часть этих нейронов отвечала на оба стимула при раздельном их предъявлении (~17%). Фактически, учитывая соотношение вестибулярных и зрительных нейронов в исследуемой популяции, количество бисенсорных нейронов было лишь незначительно больше, чем ожидалось случайно. Следовательно, хотя и зрительные, и вестибулярные сигналы присутствуют в 7а, мультисенсорная конвергенция информации о движении редко встречается в этой области на уровне отдельных нейронов.

Эксперименты с использованием реального или визуально моделированного вращательного движения показали, что нейрональные ответы были во многом аналогичны наблюдавшимся при прямолинейном движении. Около 31% нейронов реагировали на реальное вращение, и около 20% на зрительно моделированное. Исследование *E. Avilla et al.* [4] также выявило важную качественную особенность восприятия угловой скорости в 7а — скорость спайковой активности увеличивается с увеличением скорости вращения независимо от направления вращения. Можно сделать вывод,

что хотя величина угловой скорости может быть декодирована из этой области, информация о направлении вращения, вероятно, должна быть получена из других областей мозга.

Таким образом, эти эксперименты показали, что нейроны в области 7а чувствительны как к поступательным, так и к вращательным вестибулярным сигналам.

В ответах на комбинированный зрительно-вестибулярный стимул в исследовании *E. Avilla et al.* [4], как правило, преобладали вестибулярные, а не зрительные сигналы. В некоторых случаях нейроны, избирательно реагирующие на визуальное движение, даже подавлялись, когда оно сочеталось с движением платформы. Это преобладание вестибулярных влияний на ответы было неожиданным, потому что область 7а считается в основном зрительной и является частью дорсальной зрительной иерархии [14]. Более того, вестибулярное преобладание не было зарегистрировано в других мультимодальных теменных областях, таких как *MSTd* и *VIP* [15]. Тот факт, что вестибулярные входы вызывают более сильные нейронные ответы в области 7а, предполагает, что местные механизмы могут подавлять входные зрительные сигналы, когда доступны вестибулярные сигналы.

И при зрительном, и при вестибулярном воздействии ответы нейронов в области 7а часто менялись в зависимости от амплитуды стимула, которую авторы [4] выражали как функцию максимальной скорости движения, демонстрируя зависимость от скорости увеличение скорости спайковой активности. Было обнаружено увеличение скорости возбуждения нейронов при увеличении скорости как прямолинейного перемещения, так и вращения, однако популяции этих нейронов практически не перекрывались. Такое пространственное разделение представительства дает возможность независимого декодирования поступательного и вращательного компонентов движения путем независимого считывания сигналов соответствующих совокупностей и их интегрирования для генерации оценок линейного и углового положения соответственно. Такое раздельное представительство может быть важным также для обеспечения адаптивности поведения, при котором животные могут выбирать действия в зависимости от их пространственной ориентации или расстояния до цели в зависимости от контекста.

Авторы работы [4] обнаружили, что нейроны в области 7а пространственно сгруппированы в соответствии с сенсорным восприятием самодвижения, однако неоднородность ответов на разных участках предполагает, что может отсутствовать четкая топографическая организация для конкретной модальности или скорости.

Надо отметить, что кроме кодирования информации о самодвижении область 7а, как и некоторые другие области PPC, может отражать несколько уровней иерархического пространственного представления — начиная от передачи сенсомоторных сигналов, до изменения сигналов по силе и времени (например, внимание, рабочая память или обработка решений), и даже кодирования абстрактной пространственной информации (пространственные отношения, категории) [16].

Зрительная область поясной борозды — CSv

В течение многих лет анализ зрительной информации у макак связывали с областью MSTd, хотя подобные ответы были зарегистрированы во многих других областях мозга этих животных, например, в VIP [2]. На основе данных функциональной магнитно-резонансной томографии (фМРТ) был предложен человеческий гомолог MSTd [17], обычно называемый hMST. В 2008 г. в исследовании на людях M.B. Wall и A.T. Smith пришли к выводу [18], что любая область коры головного мозга, которая специализируется на извлечении информации о самодвижении из изображения на сетчатке, должна быть активной в присутствии естественного зрительного стимула, но не должна реагировать на какие-либо стимулы зрительного движения, которые не содержат информации о самодвижении. С использованием фМРТ были исследованы 5 областей коры головного мозга: hMST, hVIP (VIP человека), hV6 (V6 — область в SPL), PIVC и небольшая область поясной борозды. Регистрация нейронной активности в этих областях в условиях зрительной стимуляции, не отражающей самодвижение, показала уменьшение нейронных ответов по сравнению с условиями, в которых зрительный стимул соответствовал самодвижению — от 10% в hMST до 80% в PIVC. Наибольшее снижение нейронной активности, около 90%, произошло с обеих сторон в исследуемой области поясной борозды, которую M.B. Wall и A.T. Smith назвали зрительной зоной поясной борозды (CSv). Поэтому было высказано предположение о том, что CSv обладает наиболее развитой способностью реагировать на зрительные стимулы самодвижения и игнорировать стимулы, которые самодвижение не отражают [18].

Параллельно и независимо вторая группа [19] выделила область, соответствующую CSv, назвав ее дорсальная задняя поясная кора. В этом исследовании с помощью фМРТ было обнаружено, что эта область реагирует на зрительные стимулы, но не на случайное движение. С тех пор было показано, что активность нейронов этой области фактически подавляется случайным движением [20], и что нейроны CSv реагируют во время естественного моделирования самодвижения, а не во время

эквивалентного движения, которое имитирует объекты, движущиеся вокруг статического наблюдателя [21]. Был проведен эксперимент с использованием движения, имитирующего поворот влево или вправо при движении вперед, и обнаружено, что направление изменения курса можно легко декодировать в CSv. Это предполагает наличие нейронов в CSv, которые не только реагируют на факт изменения курса движения, но и избирательно реагируют в соответствии с направлением этого изменения.

Применение искусственных вестибулярных стимулов в сочетании с фМРТ [22] показало выраженную активность нейронов CSv в ответ на вестибулярную стимуляцию, что дало дополнительное подтверждение предположения участия CSv в мониторинге собственного движения. Таким образом, CSv потенциально является местом зрительно-вестибулярного взаимодействия.

Несмотря на отсутствие четких нейрофизиологических доказательств наличия CSv у макак, связанного с техническими трудностями записи нейрональной активности глубоко в медиальных областях коры мозга, предполагаемый аналог CSv (mCSv) у макак был идентифицирован с помощью фМРТ [23]. В поясной борозде макаки находятся 3 моторные области [24], известные как поясные моторные зоны — ростральная, дорсальная и вентральная (CMAv). Одни из них, CMAv и mCSv расположены на вентральном склоне поясной борозды. Сравнение с помощью фМРТ [25] расположения и протяженности этих областей показывает [24], что mCSv находится вблизи каудальной границы CMAv. Более того, тщательный анализ анатомических данных позволяет предположить, что mCSv формирует каудальную часть CMAv, и получает проприоцептивные сигналы от нижних конечностей, представленных в CMAv.

В человеческом мозге также описаны три моторные области поясной извилины: передняя и задняя зоны ростральной поясной извилины и зона каудальной поясной извилины [24]. Однако их расположение по отношению друг к другу и к области CSv отличается от расположения у макак. Самая задняя из трех и, следовательно, самая близкая к CSv — это зона каудальной поясной извилины. В эксперименте с фМРТ [26] автор подтвердил расположение CSv на дне поясной борозды и пришли к выводу, что активность в CSv отличается от двигательной активности поясной извилины. В другом эксперименте с фМРТ [27] было обнаружено, что CSv является одной из трех зрительных областей, которые были активны во время движений ног.

Существенно, что была отмечена связь CSv с дополнительной моторной областью (SMA). Исходя из этого, CSv, возможно, лучше рассматривать как часть сенсомоторной системы, чем как

часть системы восприятия. В частности, было сделано предположение [22], что функция *CSv* может заключаться в передаче сенсорной информации о самодвижении в двигательную систему для облегчения эффективного онлайн-контроля локомоции. В поддержку этого предположения соматосенсорная связь была обнаружена преимущественно с медиальной частью первичной соматосенсорной коры, в парацентральной доле, где представлены ноги и ступни. Эта избирательная связь с медиальной соматосенсорной корой была подтверждена экспериментально [22].

Таким образом, *CSv* может получать проприоцептивные, а также зрительные и вестибулярные сигналы, которые имеют отношение к движению. *CSv* человека и макаки, несмотря на некоторые различия, имеют гомологичное расположение и сходные свойства. *CSv* имеет связь с медиальными моторными областями у обоих видов, особенно с поясными моторными областями и *SMA*, что указывает на ее участие в моторном контроле. Лучше всего рассматривать *CSv* как часть двигательного комплекса поясной извилины. Свойства *CSv* предполагают, что она обеспечивает ключевое взаимодействие между сенсорной и моторной системами при управлении движением. Вполне вероятно, что ее роль заключается в онлайн-контроле движения, включая избегание препятствий и поддержание намеченной траектории. Однако, по-прежнему сохраняется значительная неопределенность роли *CSv*, и для ее устранения потребуются исследования по нескольким направлениям. Уточнение знаний о связях *CSv* в сочетании с уточнением знаний о функциях областей, с которыми она связана, а также нейрофизиологические записи, полученные в *mCSv*, особенно во время локомоций или, по крайней мере, движений ног, помогут более полно понять роль *CSv*. В исследовании на человеке может быть полезна функциональная визуализация во время движения, хотя доступные в настоящее время методы визуализации во время активного движения тела, такие как ЭЭГ, имеют значительные ограничения по разрешающей способности и точности локализации.

Верхняя теменная доля — *SPL*

Долгое время верхняя теменная доля макаки считалась соматической структурой, в которой представлено тело и особенно верхние конечности [28]. Однако недавние исследования показали, что *SPL* имеет связь также и со зрительными структурами мозга, и на сегодняшний день ясно, что зрительный и соматический входы взаимодействуют в *SPL*, позволяя управлять поведением при выполнении действий достижения и захвата цели [29]. По сути, *SPL* представляет собой интерфейс между зрительными и соматосенсорны-

ми областями. Соответственно, в *SPL* выделяется область коры (*V6*), в которой доминирует зрительный вход сзади, на границе с затылочным полюсом, и область (*PE*), в которой доминирует соматосенсорный вход спереди, на границе с первичной соматосенсорной корой. Промежуточные области (*V6A*, *PEc*) проявляют промежуточные функциональные свойства, при этом снижение зрительной чувствительности перемещается роstralно при параллельном увеличении соматосенсорной чувствительности [6].

Функциональные свойства нейронов *SPL* были изучены у бодрствующих нечеловекообразных приматов благодаря сотням внеклеточных записей с помощью микроэлектродов [29]. Далее рассматриваются подробнее области *SPL* (*V6*, *V6A*, *PEc* и *PE*), которые получают зрительную и соматосенсорную информацию, распределенную в каудоростральном направлении, и некоторые из них непосредственно связаны с дорсальной премоторной корой.

V6 содержит полное и ретинотопически организованное представление контралатерального поля зрения, особенно его периферии и, в частности, нижнего поля зрения [30]. В области *V6A*, напротив, наблюдается чрезмерная представленность верхней части контралатерального поля зрения с большим представлением относительно *V6* ипсилатерального поля зрения и плохой ретинотопической организацией, при этом центральная часть поля зрения представлена в основном дорсально, а периферия вентрально, на границе с *V6*, и со смешанными представлениями верхнего и нижнего полей зрения [31]. В области *PEc* зрительные клетки составляют меньшинство популяции нейронов, они не организованы ретинотопически, и большинство из них представляют центральные 30° контралатерального поля зрения, особенно нижнее полуполе [31]. Большинство зрительных клеток в областях *V6*, *V6A* и *PEc* чувствительны к направлению движения зрительных стимулов, но, поскольку, частота встречаемости зрительных клеток уменьшается от *V6* до *PEc*, общее количество клеток, чувствительных к направлению движения, соответственно уменьшается от *V6* к *PEc*. В области *PE* зрительные клетки практически отсутствуют [32].

Различное представление поля зрения в областях *SPL* вероятно связано с функциональной ролью, которую играют эти области. Во время движения для достижения и схватывания рукой объекта ретинотопическое представление всего поля зрения в *V6*, включая дальнюю периферию, высокая чувствительность его нейронов к ориентации, размеру и направлению движения и способность многих из них распознавать реальное движение объектов (“клетки реального движения” [33]) — свойства, необходимые для определения кон-

клеточных признаков объектов, которые необходимо схватить. Особенно, когда эти объекты движутся в поле зрения как в результате самодвижения, так и в результате реального движения объектов. Можно предположить, что *V6*, также как области *V6A* и *PEc*, обеспечивает этот тип зрительной информации для зрительно-моторных центров, участвующих в контроле целенаправленных движений [34]. В этой связи, стоит отметить, что в *V6*, *V6A* и *PEc* особенно представлен нижний квадрант поля зрения, являющийся частью околоперсонального пространства, через которую обычно проходят конечности во время целенаправленных движений для захвата объекта [35], или на которую мы смотрим во время передвижения, чтобы избежать препятствий. *V6* также может предоставлять полезную зрительную информацию другим областям коры головного мозга, участвующим в управлении передвижением и навигацией, поскольку обладает полезными для этого зрительными функциями: представляет все поле зрения, включая дальнюю периферию [30], содержит множество селективных по направлению нейронов и активируется зрительным стимулом, имитирующим самодвижение [36]. Некоторые исследования с использованием нейровизуализации у людей подтверждают эту точку зрения [37].

В области *V6A* ретинотопическая организация зрительных клеток, в отличие от области *V6*, сильно “размыта”. Было высказано предположение, что эта, по-видимому, хаотичная ретинотопическая организация необходима для создания так называемых клеток “реального положения”, т.е. клеток, рецептивное поле которых остается постоянным в пространстве независимо от положения и движения глаз [30]. Активность нейронов *V6A* также модулируется смещением пространственного внимания. Возможно, что пространственные координаты, закодированные клетками “реального положения”, могут быть использованы для направления внимания на объект. Наличие в *V6A* клеток, активность которых модулируется направлением взгляда [30], направлением и амплитудой целенаправленных движений рук [38], а также нейронов с активностью, модулируемой формой руки в соответствии с захваченным объектом [35], хорошо согласуется с мнением о том, что *V6A* непосредственно участвует в управлении движениями, направленными на захват. Недавно было показано, что активность отдельных клеток в *V6A* модулируется большинством из вышеперечисленных факторов, проявляя смешанную селективность [39]. Настройка активности клеток на каждый фактор не является статичной, а изменяется со временем, указывая на последовательное возникновение зрительно-пространственных и зрительно-моторных преобразований, происходящих в *V6A* — поведение, полезное для управления целенаправленным движением руки [39].

В области *PEc* функциональные свойства зрительных нейронов очень похожи на таковые в области *V6A*, единственное различие заключается в их распространенности в общей популяции клеток. В то время как в *V6A* зрительные клетки составляют около 60% от общего числа, в *PEc* они составляют 40% от общей популяции клеток [31]. Остальные 60% нейронов *PEc* являются соматосенсорными или соматомоторными по своей природе, как и около 40% клеток *V6A*. Однако соматосенсорные и соматомоторные нейроны демонстрируют значительные различия в этих двух областях. В то время как в *V6A* представлены только верхние конечности, в *PEc* представлены как верхние, так и нижние конечности [31]. Поэтому было сделано предположение, что *V6A* участвует в управлении захватом объекта, выполняемом верхними конечностями, а *PEc* — в управлении взаимодействием руки/ног с объектами окружающей среды и при передвижении [31]. Исследование с использованием нейровизуализации у людей подтверждает это предположение для гомологичных областей человеческого мозга, показывая, в частности, что предполагаемый человеческий гомолог *PEc* реагирует как на движения рук и ног, так и на зрительную стимуляцию области, аналогичной области *PEc* макаки [40].

Как упоминалось выше, в области *PE* зрительные клетки практически отсутствуют, и большинство нейронов реагируют на проприоцептивную стимуляцию [41]. Было обнаружено, что в *PE* существует грубое топографическое изображение тела, в котором преобладают верхние конечности, в то время как ноги представлены в меньшей степени [32].

Исследования, проведенные с использованием инъекций ретроградных нейрональных индикаторов, позволили определить кортикальные входы для *SPL* [6, 34]. Аfferенты к *SPL* находятся в строгом соответствии с функциональным градиентом, наблюдаемым в этой структуре, при этом в каудальной части преобладают зрительные свойства и зрительные аfferенты, которые исходят из первичной зрительной коры, а также из многих экстрастриатных зрительных областей теменной коры, а в самой передней части *SPL* преобладают соматосенсорные свойства и аfferенты от первичной соматосенсорной коры, от некоторых областей теменной коры как верхних, так и нижних теменных долек, а также моторные аfferенты от первичной моторной и премоторной областей [32]. Кроме того, как уже давно известно, *SPL* макаки получает таламический вход от пульвинарного комплекса и латерального заднего ядра, а также от нескольких других таламических ядер [42].

В целом, области *SPL* получают и зрительные, и сенсомоторные аfferенты, полезные по своим

функциональным свойствам, при этом явно прослеживается функциональная тенденция от зрительного входа сзади, в *V6*, к соматосенсорному/соматомоторному входу спереди, в *PE*. Стоит отметить, что “чистая” зрительная область *V6* получает не только зрительные входы, но и входы от бимодальных областей коры и ядер таламуса. Точно так же соматосенсорная область *PE* получает афференты как от соматосенсорной, так и от бимодальной кортикальных областей и ядер таламуса [6]. Возможно, однако, что только зрительные нейроны из бимодальных областей посылают проекцию в *V6* и точно так же только соматосенсорные входы достигают области *PE* из бимодальных областей.

Таким образом, как анатомические, так и физиологические данные свидетельствуют в пользу того, что *SPL* представляет собой интерфейс между зрительными и соматосенсорными кортикальными областями и участвует в контроле движений во время схватывания объекта, начиная с направления движения руки и заканчивая формированием кисти руки в соответствии с формой объекта, а также может участвовать в управлении взаимодействия рук и ног с окружающими объектами и при передвижении в пространстве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор литературных данных об интеграции вестибулярного, зрительного и проприоцептивного входов в различных областях коры мозга и характера их взаимодействия показал, что, несмотря на обилие исследований многочисленных областей коры, имеющих вестибулярные, зрительные и соматосенсорные входы, их функции и связи недостаточно изучены и понятны [43]. Одна и та же информация о самодвижении представлена в нескольких, анатомически разнообразных корковых областях, что позволяет предположить, что эта информация в разных областях мозга используется для разных целей, а множественность представления сигналов в различных областях коры является, по-видимому, ведущим принципом двигательной организации у человека и животных [2]. Можно предположить, что обмен и распределение информации между областями мозга, вероятно, модулируется требованиями задачи. Чтобы понять это, а также то, как мозг преобразует сенсорные входные данные в поведенческий формат, в будущих исследованиях необходимо сочетать сложные естественные задачи с нормативными моделями поведения [44].

Финансирование работы. Работа выполнена в рамках базовой темы РАН № 63.1.

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Feldman A.G., Zhang L.* Eye and head movements and vestibulo-ocular reflex in the context of indirect, referent control of motor actions // *J. Neurophysiol.* 2020. V. 124. № 1. P. 115.
2. *Smith A.T., Greenlee M.W., DeAngelis G.C., Angelaki D.E.* Distributed visual–vestibular processing in the cerebral cortex of man and macaque // *Multisens. Res.* 2017. V. 30. № 2. P. 91.
3. *Chen A., DeAngelis G.C., Angelaki D.E.* A comparison of vestibular spatiotemporal tuning in macaque parieto-insular vestibular cortex, ventral intraparietal area, and medial superior temporal area // *J. Neurosci.* 2011. V. 31. № 8. P. 3082.
4. *Avila E., Lakshminarasimhan K.J., DeAngelis G.C., Angelaki D.E.* Visual and vestibular selectivity for self-motion in macaque posterior parietal area 7a // *Cerebr. Cortex.* 2019. V. 29. № 9. P. 3932.
5. *Smith A.T.* Cortical visual area CSv as a cingulate motor area: a sensorimotor interface for the control of locomotion // *Brain Struct. Funct.* 2021. V. 226. № 9. P. 2931.
6. *Gamberini M., Passarelli L., Filippini M. et al.* Vision for action: thalamic and cortical inputs to the macaque superior parietal lobule // *Brain Struct. Funct.* 2021. V. 226. № 9. P. 2951.
7. *Wilber A.A., Skelin I., Wu W., McNaughton B.L.* Laminar organization of encoding and memory reactivation in the parietal cortex // *Neuron.* 2017. V. 95. № 6. P. 1406.e5.
8. *Kondo H., Saleem K.S., Price J.L.* Differential connections of the perirhinal and parahippocampal cortex with the orbital and medial prefrontal networks in macaque monkeys // *J. Comp. Neurol.* 2005. V. 493. № 4. P. 479.
9. *Barrow C.J., Latto R.* The role of inferior parietal cortex and fornix in route following and topographic orientation in cynomolgus monkeys // *Behav. Brain Res.* 1996. V. 75. № 1–2. P. 99.
10. *Raffi M., Siegel R.M.* A functional architecture of optic flow in the inferior parietal lobule of the behaving monkey // *PLoS One.* 2007. V. 2. № 2. P. e200.
11. *Pouget A., Sejnowski T.J.* Spatial transformations in the parietal cortex using basis functions // *J. Cogn. Neurosci.* 1997. V. 9. № 2. P. 222.
12. *Rozzi S., Calzavara R., Belmalih A. et al.* Cortical connections of the inferior parietal cortical convexity of the macaque monkey // *Cerebr. Cortex.* 2006. V. 16. № 10. P. 1389.
13. *Snyder L.H., Grieve K.L., Brotchie P., Andersen R.A.* Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex // *Nature.* 1998. V. 394. № 6696. P. 887.
14. *Britten K.H.* Mechanisms of self-motion perception // *Annu. Rev. Neurosci.* 2008. V. 31. P. 389.
15. *Chen A., DeAngelis G.C., Angelaki D.E.* Functional specializations of the ventral intraparietal area for multisensory heading discrimination // *J. Neurosci.* 2013. V. 33. № 8. P. 3567.
16. *Medendorp W.P., Heed T.* State estimation in posterior parietal cortex: Distinct poles of environmental and

- bodily states // *Prog. Neurobiol.* 2019. V. 183. P. 101691.
17. *Dukelow S.P., DeSouza J.F.X., Culham J.C. et al.* Distinguishing subregions of the human MT+ complex using visual fields and pursuit eye movements // *J. Neurophysiol.* 2001. V. 86. № 4. P. 1991.
 18. *Wall M.B., Smith A.T.* The representation of egomotion in the human brain // *Cur. Biol.* 2008. V. 18. № 3. P. 191.
 19. *Antal A., Baudewig J., Paulus W., Dechent P.* The posterior cingulate cortex and planum temporale/parietal operculum are activated by coherent visual motion // *Vis. Neurosci.* 2008. V. 25. № 1. P. 17.
 20. *Wada A., Sakano Y., Ando H.* Differential responses to a visual self-motion signal in human medial cortical regions revealed by wide-view stimulation // *Front. Psychol.* 2016. V. 7. P. 309.
 21. *Pitzalis S., Serra C., Sulpizio V.C. et al.* Neural bases of self- and object-motion in a naturalistic vision // *Hum. Brain Map.* 2020. V. 41. № 4. P. 1084.
 22. *Smith A.T., Beer A.L., Furlan M., Mars R.B.* Connectivity of the cingulate sulcus visual area (CSv) in the human cerebral cortex // *Cereb. Cortex.* 2018. V. 28. № 2. P. 713.
 23. *Cottureau B.R., Smith A.T., Rima S. et al.* Processing of egomotion-consistent optic flow in the rhesus macaque cortex // *Cereb. Cortex.* 2017. V. 27. № 1. P. 330.
 24. *Picard N., Strick P.L.* Imaging the premotor areas // *Cur. Opin. Neurobiol.* 2001. V. 11. № 6. P. 663.
 25. *Fetsch C.R., DeAngelis G.C., Angelaki D.E.* Bridging the gap between theories of sensory cue integration and the physiology of multisensory neurons // *Nat. Rev. Neurosci.* 2013. V. 14. № 6. P. 429.
 26. *Habas C.* Functional connectivity of the human rostral and caudal cingulate motor areas in the brain resting state at 3T // *Neuroradiol.* 2010. V. 52. № 1. P. 47.
 27. *Serra C., Galletti C., Di Marco S. et al.* Egomotion-related visual areas respond to active leg movements // *Hum. Brain Map.* 2019. V. 40. № 11. P. 3174.
 28. *Graziano M.S.A., Cooke D.F., Taylor C.S.R.* Coding the location of the arm by sight // *Science.* 2000. V. 290. № 5497. P. 1782.
 29. *Galletti C., Fattori P.* The dorsal visual stream revisited: stable circuits or dynamic pathways? // *Cortex.* 2018. V. 98. P. 203.
 30. *Galletti C., Fattori P., Gamberini M., Kutz D.F.* The cortical visual area V6: brain location and visual topography // *Eur. J. Neurosci.* 1999. V. 11. № 11. P. 3922.
 31. *Gamberini M., Dal B.G., Breveglieri R. et al.* Sensory properties of the caudal aspect of the macaque's superior parietal lobule // *Brain Struct. Funct.* 2018. V. 223. № 4. P. 1863.
 32. *De Vitis M., Breveglieri R., Hadjidimitrakis K. et al.* The neglected medial part of macaque area PE: segregated processing of reach depth and direction // *Brain Struct. Funct.* 2019. V. 224. № 7. P. 2537.
 33. *Galletti C., Fattori P.* Neuronal mechanisms for detection of motion in the field of view // *Neuropsychologia.* 2003. V. 41. № 13. P. 1717.
 34. *Gamberini M., Passarelli L., Fattori P., Galletti C.* Structural connectivity and functional properties of the macaque superior parietal lobule // *Brain Struct. Funct.* 2020. V. 225. № 4. P. 1349.
 35. *Fattori P., Breveglieri R., Bosco A. et al.* Vision for prehension in the medial parietal cortex // *Cereb. Cortex.* 2017. V. 27. № 2. P. 1149.
 36. *Pitzalis S., Hadj-Bouziane F., Dal Bò G. et al.* Optic flow selectivity in the macaque parieto-occipital sulcus // *Brain Struct. Funct.* 2021. V. 226. № 9. P. 2911.
 37. *Di Marco S., Fattori P., Galati G. et al.* Preference for locomotion-compatible curved paths and forward direction of self-motion in somatomotor and visual areas // *Cortex.* 2021. V. 137. P. 74.
 38. *Hadjidimitrakis K., Bertozzi F., Breveglieri R. et al.* Temporal stability of reference frames in monkey area V6A during a reaching task in 3D space // *Brain Struct. Funct.* 2017. V. 222. № 4. P. 1959.
 39. *Diomedì S., Vaccari F.E., Filippini M. et al.* Mixed selectivity in macaque medial parietal cortex during eye-hand reaching // *iScience.* 2020. V. 23. № 10. P. 101616.
 40. *Pitzalis S., Serra C., Sulpizio V. et al.* A putative human homologue of the macaque area PEc // *Neuroimage.* 2019. V. 202. P. 116092.
 41. *Rathelot J.A., Dum R.P., Strick P.L.* Posterior parietal cortex contains a command apparatus for hand movements // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2017. V. 114. № 16. P. 4255.
 42. *Passarelli L., Gamberini M., Fattori P.* The superior parietal lobule of primates: A sensory-motor hub for interaction with the environment // *J. Integr. Neurosci.* 2021. V. 20. № 1. P. 157.
 43. *Cullen K.E.* Vestibular processing during natural self-motion: implications for perception and action // *Nat. Rev. Neurosci.* 2019. V. 20. № 6. P. 346.
 44. *Lakshminarasimhan K.J., Pouget A., DeAngelis G.C. et al.* Inferring decoding strategies for multiple correlated neural populations // *PLoS Comput. Biol.* 2018. V. 14. № 9. P. e1006371.

Integration of Vestibular, Visual and Proprioceptive Inputs in the Cerebral Cortex during Movement Control

A. M. Badakva^a, N. V. Miller^a, *, L. N. Zobova^a

^a*Institute of Biomedical Problems of the RAS, Moscow, Russia*

*E-mail: nvmiller@mail.ru

The review of the literature data is devoted to the integration of vestibular, visual and proprioceptive inputs in various areas of the cerebral cortex in humans and monkeys during movement control. Despite the abun-

dance of studies of numerous areas of the cortex with vestibular and sensorimotor inputs, their functions and connections are insufficiently studied and understood. The review provides a relatively detailed analysis of data from recent studies of three areas of the cortex involved in motion control: region 7a of the posterior parietal cortex, in which responses to a combined visual-vestibular stimulus tended to dominate the vestibular input over the visual one; the visual region of the cingulate sulcus, which presumably integrates not only visual and vestibular afferent signals, but also proprioceptive signals from the lower limbs, thereby providing interaction between the sensory and motor systems during locomotion; and the area of the superior parietal lobule, in which the visual and somatic inputs interact, allowing you to control behavior when reaching and grasping an object. It is concluded that it is necessary to combine complex natural tasks with normative behavioral models in future research in order to understand how the brain converts sensory input data into a behavioral format.

Keywords: cerebral cortex, integration of vestibular, visual and proprioceptive inputs, region 7a of the posterior parietal cortex, visual region of the cingulate sulcus, superior parietal lobule, self-movement.