

Нейроморфологические основы сенсомоторных реакций

В.В. Криштоп, В.Г. Никонорова

*Государственный научно-исследовательский испытательный институт военной медицины
Минобороны России
19504, г. Санкт-Петербург, ул. Лесопарковая, 4*

Резюме

Сенсомоторная деятельность – типичная форма целенаправленного функционирования человека, играющая значимую роль в работе силовых структур. Исследования ее особенностей широко распространены во всех сферах военной медицины. Цель работы – на основании литературных данных систематизировать компоненты и принципы организации структурно-функциональных элементов центральной нервной системы, обеспечивающих сенсомоторные реакции. Получены результаты о сочетании соматотопического устройства и иерархического принципа организации сенсомоторных цепей, согласно которому выделяют три уровня – медуллярный, подкорковый и корковый. Сенсорные сигналы как можно раньше преобразуются в явные моторные сигналы и в последующем на каждом из вышеуказанных уровней подвергаются модулирующим влияниям со стороны памяти, внимания и других нейрофизиологических процессов. Таким образом, сенсорную и моторную обработку информации следует рассматривать как результат работы не изолированных нейронных цепей, а обширных и тесно взаимосвязанных сетей, охватывающих кору головного мозга и подкорковые структуры, в единстве с другими нейрофизиологическими феноменами, такими как память и внимание. Нейроморфологические основы организации сенсомоторных реакций необходимо учитывать при разработке комплекса мероприятий профессионального отбора, подготовки, фармакологической коррекции боевых состояний и при лечении посттравматического синдрома у работников силовых структур.

Ключевые слова: сенсомоторная реакция, нейронные сети, кора головного мозга, подкорковые структуры головного мозга.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Автор для переписки: Никонорова В.Г., e-mail: bgnikon@gmail.com

Для цитирования: Криштоп В.В., Никонорова В.Г. Нейроморфологические основы сенсомоторных реакций. *Сибирский научный медицинский журнал*. 2023;43(5):62–73. doi: 10.18699/SSMJ20230506

Neuromorphological bases of sensorimotor reactions

V.V. Chrishtop, V.G. Nikonorova

*State Research Test Institute of Military Medicine of Minoborony of Russia
195043, Saint Petersburg, Lesoparkovaya st., 4*

Abstract

Sensory motor activity is a typical form of purposeful human functioning that plays a significant role in the work of power structures. Its research is widespread in all spheres of military medicine. The aim of the study is to systematize the components and principles of organization of structural and functional elements of the central nervous system providing sensorimotor reactions based on the literature data. We obtained results on the combination of the somatotopic arrangement and the hierarchical principle of organization of sensorimotor circuits, according to which three levels are distinguished - medullary, subcortical and cortical. Sensory signals are converted into explicit motor signals as early as possible, and are subsequently subjected to modulating influences from memory, attention, and other neurophysiological processes at each of the above levels. Thus, sensory and motor information processing should not be regarded as the result of isolated neural circuits, but as extensive and closely interconnected networks covering the cerebral cortex and subcortical structures, in unity with other neurophysiological phenomena, such as memory and attention. The neuromorphological basis for the organization of sensorimotor reactions should be considered when developing a set of measures for professional selection, training, pharmacological correction of combat conditions and treatment of posttraumatic syndrome in employees of power structures.

Key words: sensorimotor response, neural networks, cortex, subcortical structures of the brain.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Correspondence author: Nikonorova V.G., e-mail: bgnikon@gmail.com

Citation: Chrishtop V.V., Nikonorova V.G. Neuromorphological bases of sensorimotor reactions. *Sibirskiy nauchnyy medicinskij zhurnal* = *Siberian Scientific Medical Journal*. 2023;43(5):62–73 [In Russian]. doi: 10.18699/SSMJ20230506

Введение

Сенсомоторная деятельность (от лат. *sensus* – чувство, ощущение и *motor* – двигатель) – типичная и многообразная форма целенаправленной активности человека, предполагающая взаимодействие сенсорных и двигательных компонентов психического функционирования [1]. Сенсомоторная интеграция представляет собой мозговой процесс, который позволяет посредством сложных нейронных операций осознанно выполнить определенные двигательные действия в ответ на конкретные стимулы – изменения окружающей среды [2]. Другими словами, это динамическая трансформация сенсорной информации в намеренную двигательную реакцию [3].

Для повышения качества подготовки военных кадров, контроля и анализа освоения обучающимися образовательных программ, а также автоматизации процессов повседневной деятельности образовательных организаций Министерства обороны Российской Федерации активно внедряются аппаратно-программные комплексы, представляющие собой комбинированные тренажеры с технологией виртуальной реальности и имитационного моделирования для отработки сенсомоторных и интеллектуальных навыков [4].

Цель настоящего исследования – систематизировать компоненты и принципы организации структурно-функциональных элементов центральной нервной системы, обеспечивающих сенсомоторные реакции.

Структурные основы обеспечения сенсомоторных реакций

В классических исследованиях сформулированы два основных принципа нейронального обеспечения сенсомоторных реакций: первый предполагает, что каждая область мозга, участвующая в производстве движений, организована согласно принципу соматотопического представления тела, формируя его карту [5], второй постулирует существование иерархии с тремя организационными уровнями: медуллярным, подкорковым и корковым [6].

Медуллярный уровень – самый низкий, эволюционно древний и просто организованный. На нем происходит начальная ассоциация афферентной информации, поступающей от кожи, мышц и

суставов. Двигательные паттерны, полученные в результате операций на этом уровне, включают стереотипные моторные реакции, например, рефлекс Бабинского [7]. Однако такие стереотипные действия даже у низкоорганизованных млекопитающих обычно заменяются другими, более сложными, формирующимися через нисходящие проекции, которые поступают в продолговатый мозг с самых верхних уровней мозга, с подкоркового и коркового [8].

Второй уровень сенсомоторной интеграции, подкорковый, отвечает за выбор и организацию моторных репертуаров спинного мозга, которые используются для управления мускулатурой осевого отдела, необходимой для постуральной стабилизации. Он включает в себя такие анатомические образования, как черепные ядра вестибулярного нерва, ретикулярную формацию и верхнее двуххолмие четверохолмия, и обеспечивает регуляцию колебательных паттернов во время двигательного акта. Здесь происходит фильтрация, обработка и интеграция сенсорных сигналов движения тела с целью формирования сигнала ошибки между прогнозируемыми и фактически-сенсорными последствиями движений, связанных с балансом [8]. Другие паттерны, присутствующие на этом уровне, включают в себя предвосхищающую постуральную адаптацию к волевому движению, которая оценивает нарушения осевого отдела, вызванные собственными двигательными действиями [9]. В этом контексте осевая мускулатура активируется до и во время акта поднятия предмета. Кроме того, такие анатомические образования, как базальные ганглии и мозжечок, играют важную роль в планировании и контроле произвольных двигательных действий [10].

Третий уровень сенсомоторной интеграции происходит в коре головного мозга, а точнее в ее ассоциативных областях. Эти области не являются ни чисто моторными, ни чисто сенсорными, они работают, интегрируя различную сенсорную информацию в обработку нейронных сетей, в пределах модулей коры больших полушарий, ответственных за выполнение моторного акта. Этот процесс интеграции также опосредован когнитивными аспектами, такими как внимание, эмоции, планирование, память и др. [11, 12].

Информация из окружающей среды для каждой сенсорной модальности поступает по специфическим путям, а корковыми входами для нее являются различные первичные сенсорные области (слуховые, зрительные, соматические и т.д.). Они передают информацию в унимодальные ассоциативные области, которые интегрируют отдельные аспекты одной и той же сенсорной модальности (например, давление, температуру и боль в соматической области или форму, цвет и движение в зрительной области). После этого унимодальные ассоциативные области конвергируют в мультимодальные ассоциативные, число которых меньше: задняя ассоциативная (в теменной коре), лимбическая ассоциативная (в височной коре) и передняя ассоциативная область (в префронтальной коре) [5]. В дальнейшем информация передается двигательному компоненту коры, в котором можно выделить пирамидно-стриальный уровень, включающий пирамидную систему и полосатое тело (функционально обеспечивает движения, имеющие выраженный целевой характер), и высшие кортикальные уровни – теменно-премоторный и смысловой [13].

Функциональные проявления иерархического принципа организации анатомических структур в сенсомоторных реакциях

Сенсомоторные реакции классифицируют по нескольким основаниям. По перцептивному акту – на простые, в которых он элементарен (восприятие появления, изменения или прекращения действия раздражителя), и сложные (реакции выбора), где перцептивный акт более дифференцирован и предполагает необходимость избирательного реагирования на различные стимулы, отличные по форме, цвету, размеру и другим признакам [14, 15].

Сложные сенсомоторные реакции в свою очередь классифицируются на дифференцировочные реакции (испытуемый реагирует определенным двигательным паттерном лишь на один вид раздражителя, игнорируя все другие) и реакции выбора (испытуемый реагирует одним двигательным паттерном на один раздражитель и другим – на другие [14], т.е. происходит классификация перцептивных стимулов в категориальные решения). В рамках этого процесса выделяют два этапа: первый – восприятие перцептивных свидетельств, второй – оценка вида стимула в комплексе с памятью, вниманием и другими феноменами высшей нервной деятельности, которая является критерием ответа. Время дифференцировочных реакций и реакций выбора – один из важнейших факторов профессионального отбора. В настоящий момент учебные занятия по скоростной

стрельбе в зависимости от условий выполнения по временному параметру составляют от 4 до 15 с. Для сравнения: у людей, увлеченных оборонной стрельбой, этот норматив составляет 1,2–1,3 секунды [15]. Также исследование сенсомоторных реакций активно используется для формирования специфических навыков, например, сложная сенсомоторная реакция используется при тренировке пространственной дезориентации военного летчика [16]. Чувствительность восприятия на первом этапе, а также второй этап могут модулироваться различными нейрофизиологическими феноменами.

По характеру раздражителя сенсомоторные реакции подразделяют на зрительно-моторные, слухо-моторные, тактильные и обонятельные. Каждая из этих видов реакций может быть простой или сложной [14]. Сенсомоторный процесс состоит из сенсорного (акт восприятия), центрального (процесс переработки воспринятого) и моторного момента реакции (процесс, определяющий начало движения) [17]. Для простых сенсомоторных реакций характерен пирамидно-стриальный уровень интеграции, для сложных – высшие кортикальные уровни [18, 19]. Латентный период простых сенсомоторных реакций меньше латентного периода сложных, так как скрытое время реакции выбора затрачивается не только на преобразование сигналов в рецепторах, эффекторах и на их перемещение по нервным проводникам, но и на анализ приходящих извне сигналов, на принятие решения о необходимости и характере моторных паттернов [20, 21]. Установлено, что сокращение целостного времени простой двигательной реакции в результате тренировки происходит главным образом за счет ее моторного компонента (75–80 %) [22].

Сенсомоторные реакции находятся под влиянием сложных психоэмоциональных функциональных систем, складывающихся на основе прошлого опыта, специальных инструкций и воздействия окружающей среды [19], объема и переключения внимания, оперативной памяти, мышления, личностных особенностей испытуемых [1, 20]. Кроме того, они связаны с определенными волевыми усилиями, а также отражают уровень неспецифической и специфической активации ЦНС [21–23]. При стрельбе существуют оптимальные и критические показатели ее скорости и точности. Под термином «критическое время» понимается время реакции, ниже оптимального, не обеспечивающее точной стрельбы. К примеру, критическое время реакции стрелков траншейного стенда составляет 0,30–0,35 с [22]. Показана взаимосвязь между простыми сенсомоторными реакциями и особенностями внимания [24–27]

как произвольного, так и произвольного [28]. Это играет значимую роль в современных автоматизированных системах контроля для выявления субъектов, не соответствующих уровню доступа в ракетных войсках стратегического назначения (укорочение времени простой сенсомоторной реакции может свидетельствовать как об оптимальном состоянии оператора, так и о неоптимальном состоянии монотонии – сниженной работоспособности) [29], а также используется при отборе и подготовке лиц при освоении военной специальности – например, операторы-манипуляторы транспортно-заряжающей машины реактивной системы залпового огня должны обладать высокими показателями точности сложных и простых сенсомоторных реакций, при этом быть осторожными, исполнительными и консервативными [30].

Продemonстрировано влияние сенсомоторной межполушарной асимметрии: так, операторы дежурных смен, имеющие выраженную праволатеральность, менее подвержены утомлению при круглосуточном дежурстве [31]. Это подразумевает необходимость исследования взаимоотношений структур трех «классических» иерархических уровней организации сенсомоторных реакций с другими структурами головного мозга. Использование лабораторных животных в течение последних десятилетий позволило выявить структурный базис этих взаимодействий [32] и существенно дополнить иерархический принцип, продемонстрировав возможность существенной регуляции сложных сенсомоторных реакций на всех уровнях организации.

Накопление «доказательств» для выбора двигательного паттерна в сенсомоторной реакции как основа влияния опыта индивида

Для поиска механизмов связи слухомоторных реакций выбора с поведенческими реакциями животных проводились эксперименты, организованные так, чтобы слуховые стимулы разного характера мысленно накапливались и с течением времени животное приходило к одному категориальному решению в виде одной моторной реакции. Количество сенсорных данных варьировалось в разных испытаниях. Как и ожидалось, животные быстро принимают решение на «легких» испытаниях (т.е. с большим количеством доказательств в пользу альтернативы) и медленно реагируют на «трудные» испытания с менее однозначными сенсорными доказательствами. В таких исследованиях на человекообразных приматах выявлены нейронные корреляты накопления доказательств в латеральной интрапариетальной области задней теменной коры и лобном глазном поле пре-

фронтальной коры. Также разработаны методологические подходы для исследований подобного рода у крыс и мышей [33–37]: использовали тест-систему накопления слуховых доказательств, в которой свободно перемещающиеся крысы помещались в клетку, расположенную в центре поля, в то время как с двух сторон звучали аудиостимулы в виде случайной комбинации щелчков [34]. В конце периода предъявления стимулов крысы должны были совершить ориентирующее движение в сторону, с которой раздавалось большее количество щелчков. Временно-специфическая оптогенетическая инактивация лобных ориентировочных полей, отдела префронтальной коры грызунов в конце, но не в начале периода накопления доказательств влияла на поведение выбора [38]. Этот результат позволил авторам предположить, что данные области не являются необходимыми для накопления слуховых доказательств как таковых, а скорее играют роль в выборе действия, связанного с накопленными доказательствами. Но тогда встает вопрос, где же накапливаются слуховые данные? На эту роль претендует передний дорзальный стриатум – крупная подкорковая область, участвующая в перцептивном, управляемом ценностями выборе действия [39, 40], которая шкалирует накопленные слуховые доказательства. Эксперименты по оптогенетической инактивации показали, что ее активность необходима для поведения выбора в течение всего периода накопления доказательств [41].

Проекционные шипиковые нейроны, основные отводящие нейроны стриатума, дают начало прямому и не прямому пути стриатума [42]. Считается, что баланс активности этих путей обеспечивает динамическое равновесие тормозных и активационных сигналов, что дает возможность осуществлять тонкий контроль движений в сенсомоторных реакциях [43, 44]. В полной мере это свойство проявляется в условиях боевого стресса, когда комплекс «гиппокамп – стриатум» включается в формирование активной поведенческой стратегии антистрессорного характера [45]. При моделировании посттравматического стрессорного расстройства, эквивалента боевого стресса комбатантов у животных с высокой степенью устойчивости, выявлены существенные изменения в стриатуме, заключающиеся в резком снижении содержания кортикостерона по сравнению с контролем при повышенном уровне N-ацетиласпартата [46]. Это представляет возможности для проведения целевой коррекции состояния стриатума как антистрессорной структуры, обеспечивающей адекватное реагирование комбатанта на внешние стимулы, перцептивные свидетельства (доказательств критерия ответа) и

страдающей при развитии боевой психологической травмы.

Другой нерешенный вопрос заключается в следующем: стриатум является унимодальной ассоциативной областью, обеспечивающей интеграцию с памятью, или мультимодальной? Исследование, посвященное роли стриатума в выборе действий при помощи зрительных ориентиров у мышей, показало, что активация выходных нейронов прямого/непрямого пути не влияла на перцептивную чувствительность [47]. Вместо этого происходило изменение критерия ответа (т.е. границы принятия решения, используемой для выбора действия на основе накопленных доказательств). Таким образом, вопрос о том, в какой степени стриатум играет общую роль в накоплении доказательств или определении критерия ответа (или в обоих), еще предстоит решить.

Области мозга, связанные с интеграцией феномена внимания и соответствующих аттенциональных механизмов с сенсомоторными реакциями индивида

Когда сенсомоторные реакции направляются вниманием, они более точны и быстры [48]. Многие нейрофизиологические исследования указывают на то, что внимание сильно модулирует активность нейронов, представляющих соответствующий стимул, по всему мозгу, включая зрительные, теменные и префронтальные области коры, а также подкорковые области, такие как *superior colliculus* [49–54]. Преимущества внимания для принятия перцептивных решений могут быть опосредованы двумя механизмами: внимание может повышать перцептивную чувствительность стимулов или снижать критерий, используемый для классификации перцептивных свидетельств в категориальные решения [45, 52–54]. Исследования показывают, что вклад в эти механизмы структурно-функциональных элементов головного мозга различается [55, 56]. В задаче отдельной оценки чувствительности восприятия или критерия ответа путем манипулирования вознаграждением в определенных пространственных точках активность нейронов зрительной коры модулировалась только тогда, когда внимание реализовывалось через усиление чувствительности восприятия [56–59]. Напротив, активность нейронов верхнего двухолмия, зарегистрированная в аналогичной задаче, была тесно связана с критерием ответа [60]; при их инактивации [61–64] также показана способность *superior colliculus* облегчать пространственное внимание преимущественно за счет снижения критерия ответа [61]. Следовательно, чувствительность и критериальные компоненты зрительного избира-

тельного внимания различаются поведенчески и обеспечиваются специфическими цепями отдельно в зрительной коре и верхнем колленчатом теле соответственно [62–64].

Префронтальная кора больших полушарий головного мозга классически рассматривается в качестве ключевого звена, связывающего восприятие и выбор действия через внимание [65–72]. У пациентов с посттравматическим стрессовым расстройством наблюдается сниженная активация дорсолатеральной префронтальной коры наряду с ослаблением связей между ней и передней поясной извилиной [73]. В соответствии с ведущей ролью префронтальной коры в управлении вниманием ее активность дифференцированно модулируется в зависимости от того, действует пространственное зрительное внимание через изменения в перцептивной чувствительности или через критерии ответа [62]. На субстратном уровне «сверхактивную реакцию на угрозу» связывают с гиперактивностью миндалины и правой префронтальной коры, а «замедление угасания страха» – со снижением активности гиппокампа и вентромедиальной префронтальной коры [74]. Важным вопросом является выбор оптимальной стратегии для целевого развертывания пространственного зрительного внимания. Префронтальная кора больших полушарий широко вовлечена в динамическую координацию поведения, направляя поток активности в нижележащие корковые и подкорковые структуры [75], что очень важно для операторской деятельности беспилотных авиационных комплексов, в которой эталонным сенсомоторным процессом является цепь отдельных сенсомоторных реакций с гибкой коррекцией выполняемого движения – сенсомоторная координация [17]. Интересно, что различные популяции нейронов в префронтальной коре формируют прямые проекции либо в зрительную кору, либо в верхний бугорок среднего мозга [69]. Эти анатомически специфические пути могут быть связаны с такими функциями префронтальной коры больших полушарий, как арбитраж, перераспределение между стратегиями для целевого развертывания пространственного зрительного внимания в зависимости от контекста. Например, в условиях задачи, в которой снижение критерия ответа является дизадаптивным, а повышение перцептивной чувствительности – выгодным [56, 67], связи префронтальной коры больших полушарий со зрительной корой могут усиливать перцептивную чувствительность последней, в то время как связи с верхними холмиками четверохолмия предотвращают сдвиг критерия ответа. Эта гипотеза подтверждается многочисленными доказательствами того, что префронтальная кора

больших полушарий формирует нисходящие сигналы, необходимые для наблюдаемой аттенциональной модуляции нейронов зрительной коры у обезьян [62, 68–76].

Нейрональные структуры, связанные с интеграцией феномена внимания и памяти со зрительно-моторными сенсомоторными реакциями

Генетически кодируемые молекулы-актуаторы, которые при их возбуждении светом способны изменить работу клетки, могут быть направлены на желаемые области мозга с помощью вирусов и экспрессироваться в телах клеток, а также в аксонах, что позволяет локально активировать или инактивировать специфические выходы на целевые нейрональные структуры и таким образом изучать роль специфических префронтальных нейрональных сетей, участвующих в принятии перцептивных решений [73]. Так, в медиальной лобной коре мыши была выявлена область с анатомическими и функциональными характеристиками, позволяющими предположить, что она осуществляет нисходящий контроль над перцептивным поведением, аналогично префронтальной коре у обезьян. Данная область получила название передней поясной коры, M2 и A24b [74–76], которое вошло в номенклатуру атласов мозга мыши [77]. Передняя поясная кора получает входные сигналы как от первичной, так и от высшей зрительной коры [78–80], демонстрирует зрительные реакции на уровне сети и отдельных нейронов [78, 81, 82] и посылает нисходящие проекции в зрительную кору и верхнее двуххолмие четверохолмия [76, 79, 80, 83]. Исследования с использованием методов хемотропности и оптогенетики показали, что активность передней поясной коры обеспечивает оптимальное выполнение задач на визуальное обнаружение, требующих устойчивого внимания, у свободно передвигающихся мышей [74, 84]. Опосредованная каналородопсином-2 (ChR2) активация ее прямых выходов в зрительную кору (под воздействием синего света ChR2 открывает доступ притоку Na^+ в клетку, а связанный с опсином на внутренней стороне цитоплазматической мембраны красный белок-флуорофор флуоресцирует под воздействием зеленого света в красно-оранжевом диапазоне, позволяя визуализировать ChR2-экспрессирующие клетки) способствует усилению сенсорных ответов передней поясной коры пространственно-специфическим образом и повышает производительность в задаче зрительной дискриминации, тем самым обозначая ее роль в зрительном пространственном внимании [85]. В совокупности эти исследования позволяют пред-

положить, что передняя поясная кора принимает решающее участие в зрительном перцептивном поведении мышей.

Также различные субпопуляции проекционных нейронов передней поясной коры направлены либо на зрительную кору, либо на верхнее двуххолмие [86]. Нейроморфологические исследования с использованием дисинаптического трассирования, опосредованного вирусом, показали, что данные субпопуляции получают входы от перекрывающихся, но разных пресинаптических областей, что позволяет предположить их анатомическую и функциональную специализацию [87]. В соответствии с этим показано, что они способствуют контекстно-зависимой модуляции выбора зрительно управляемых действий [79], а именно, что нисходящие выходы из передней поясной коры в зрительную кору необходимы для выбора правильных действий, в то время как связи с верхним двуххолмием принимают решающее участие в предотвращении ошибочных ответов [79]. Это позволяет предполагать, что данные выходы координируют разные аспекты влияния зрительного внимания на сенсомоторные реакции.

Также исследован вклад нейрональной цепи, состоящей из зрительной, задней теменной и лобной моторной коры, в принятие зрительных решений, управляемых памятью [88]. Мышей обучали задаче дискриминации зрительной ориентации «иди / не иди», в которой паттерны сенсорного стимула были временно отделены от периода двигательного ответа, что требовало от животных удержания правильного двигательного ответа в кратковременной памяти. Двухфотонная кальциевая визуализация ответов на задание показала, что большинство нейронов в зрительной коре отвечали во время паттернов стимулов. Как и ожидалось, эксперименты по оптогенетической инактивации показали, что зрительная кора необходима для выполнения задания только в эпоху стимула. Большинство нейронов в лобной моторной коре было активно во время задержки и ответа; удивительно, но некоторое небольшое количество нейронов было активно и в сенсорный период. Таким образом, деятельность лобной моторной коры была необходима во время всех периодов сенсомоторной реакции. Эти результаты вместе с данными других исследований [89–91] позволяют предположить, что лобные моторные области коры, такие как M2, FOF и ALM, которые анатомически пересекаются [92], являются важнейшим узлом в схеме мозга, ответственным за выбор действия, включая сохранение моторного плана в кратковременной памяти для последующего выполнения.

Более ранние работы, посвященные изучению причинной роли задней теменной коры в принятии перцептивных решений, показали, что она играет минимальную роль в управлении выбором, обусловленным слуховыми стимулами у грызунов [92, 93]. Однако другие исследователи обнаружили, что ее активность необходима для зрительно-моторных реакций [35, 91, 94–105]. Важно отметить, что активность нейронов задней теменной коры отражает как параметры стимула, так и выбор животного, что позволяет предположить, что она играет ключевую роль в зрительно-моторных реакциях [104]. В совокупности эти результаты можно представить в виде следующей нейрональной сети: идентификация стимула трансформируется в выбор (вероятно, в задней теменной коре), а затем поведенческий выбор сохраняется в более высоких моторных областях (очевидно, во фронтальной моторной коре) до выполнения соответствующего моторного действия.

Заключение

Таким образом, сенсорную и моторную обработку информации следует рассматривать как результат работы не изолированных нейронных цепей, а обширных и тесно взаимосвязанных сетей, охватывающих кору головного мозга и подкорковые структуры, в единстве с другими нейрофизиологическими феноменами, такими как память и внимание. В сенсомоторных цепях иерархический принцип организации сочетается с соматотопическим. Сенсорная (входная) информация модулируется на подкорковых и корковых участках почти на каждом этапе обработки моторными (выходными) сигналами. Более того, сенсорные сигналы как можно раньше преобразуются в явные моторные сигналы. В совокупности эти результаты свидетельствуют о том, что восприятие и действие определяются совместно, а сенсорные сигналы, которые приводят к восприятию, приобретают смысл в свете целей, зависящих от задачи, и действий, которые выбираются для их достижения.

Список литературы / References

- Ильин Е.П. Психомоторная организация человека. СПб.: Питер, 2003. 384 с.
Ilyin E.P. Psychomotor organization of the person. Saint-Petersburg: Piter, 2003. 384 p. [In Russian].
- Machado S., Cunha M., Portella C.E., Silva J.G., Velasques B., Bastos V.H., Basile L., Cagy M., Piedade R.A., Ribeiro P. Participación de la corteza parietooccipital en el proceso de integración sensoriomotora: estudio electroencefalográfico. *Rev. Neurol.* 2008;47(3):146–149.
- Machado D., Bastos V.H., Cunha M., Velasques B., Machado S., Basile L., Cagy M., Piedade R., Ribeiro P. Efectos del bromacepam en el desarrollo de una actividad sensoriomotora: un estudio electroencefalográfico. *Rev. Neurol.* 2009;49(6):295–299.
- Федер А.Л., Султанов А.Э., Новиков Е.А., Мещеряков С.Е. Повышая объективность оценки инновационные подходы при подготовке высококвалифицированных военных кадров ВКС. *Вестник военного образования.* 2022;(4):91–95.
Feder A.L., Sultanov A.E., Novikov E.A., Mescheryakov S.E. Increasing objectivity of the evaluation of innovative approaches to the training highly qualified military personnel of the VKS. *Vestnik voyennogo obrazovaniya = Bulletin of Military Education.* 2022;(4):91–95. [In Russian].
- Monfils M.H., Plautz E.J., Kleim J.A. In search of the motor engram: motor map plasticity as a mechanism for encoding motor experience. *Neuroscientist.* 2005;11(5):471–483. doi: 10.1177/1073858405278015
- Bizzi E., Tresch M.C., Saltiel P., d'Avella A. New perspectives on spinal motor systems. *Nat. Rev. Neurosci.* 2000;1(2):101–108. doi: 10.1038/35039000
- Субботина С.Н., Юдин М.А., Парфенова А.А., Кряжевских А.А., Орлова А.Б. Влияние нейропептидов – дельта-сон-индуцирующего пептида, кисспептина-10 и РТ-141 – на половое поведение самцов крыс. *Биомедицина.* 2021;17(1):43–56. doi: 10.33647/2074-5982-17-1-43-56
Subbotina S.N., Yudin M.A., Parfenova A.A., Kryazhevskikh A.A., Orlova A.B. Effects of delta-sleep-inducing, kisspeptin-10 and PT-141 neuropeptides on sexual behaviour in male rats. *Biomeditsina = Biomedicine.* 2021;17(1):43–56. [In Russian]. doi: 10.33647/2074-5982-17-1-43-56
- Forbes P.A., Chen A., Blouin J.S. Sensorimotor control of standing balance. *Handb. Clin. Neurol.* 2018;159:61–83. doi: 10.1016/B978-0-444-63916-5.00004-5
- Wolpert D.M., Flanagan J.R. Motor prediction. *Curr. Biol.* 2001;11(18):R729–732. doi: 10.1016/S0960-9822(01)00432-8
- Imamizu H., Miyauchi S., Tamada T., Sasaki Y., Takino R., Pütz B., Yoshioka T., Kawato M. Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature.* 2000;403(6766):192–195. doi: 10.1038/35003194
- Chrishtop V.V., Nikonorova V.G., Gutsalova A.A., Rumyantseva T., Dukhinova M., Salmina A. Systematic comparison of basic animal models of cerebral hypoperfusion. *Tissue Cell.* 2022;75:101715. doi: 10.1016/j.tice.2021.101715
- Machado S., Cunha M., Velasques B., Minc D., Teixeira S., Domingues C.A., Silva J.G., Bastos V.H., Budde H., Cagy M., Basile L., Piedade R., Ribeiro P. Sensorimotor integration: basic concepts, abnormal-

ities related to movement disorders and sensorimotor training. induced cortical reorganization. *Rev. Neurol.* 2010;51(7):427–436.

13. Криштон В.В., Никонорова В.Г., Румянцева Т.А. Изменения клеточного состава коры головного мозга у крыс с разным уровнем когнитивных функций при церебральной гипоперфузии. *Ж. анатомии и гистопатол.* 2019;8(4):22–29. doi: 10.18499/2225-7357-2019-8-4-22-29

Chrishtop V.V., Nikonorova V.G., Rummyantseva T.A. Changes in cellular composition of cerebral cortex in rats with different levels of cognitive functions during cerebral hypoperfusion. *Zhurnal anatomii i gistopatologii = Journal of Anatomy and Histopathology.* 2019;8(4):22–29. [In Russian]. doi: 10.18499/2225-7357-2019-8-4-22-29

14. Нехорошкова А.Н., Грибанов А.В., Депутат И.С. Сенсомоторные реакции в психологических исследованиях (обзор). *Вестн. Сев. (Аркт.) федер. ун-та. Сер. Мед-биол. н.* 2015;18(5):38–48.

Nekhoroshkova A.N., Griбанov A.V., Deputat I.S. Sensomotor reactions in psychological research (review). *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'no-go universiteta. Seriya: Mediko-biologicheskiye nauki = Bulletin of the Northern (Arctic) Federal University. Series: Biomedical Sciences.* 2015;18(5):38–48. [In Russian].

15. Федотов А.Ю., Копылов В.В., Семенов Ю.Н. Психологическая готовность сотрудников полиции РФ к ведению ближнего стрелкового боя. *Вестник Московского университета МВД России.* 2022;(2):324–330. doi: 10.24412/2073-0454-2022-2-324-330

Fedotov A.Yu., Kopylov V.V., Semenov Yu.N. Psychological readiness of russian police employees for close fire combat. *Vestnik Moskovskogo universiteta MVD Rossii = Bulletin of the Moscow University of the Ministry of Internal Affairs of Russia.* 2022;(2):324–330. [In Russian]. doi: 10.24412/2073-0454-2022-2-324-330

16. Благинин А.А., Синельников С.Н., Трофименко С.В. На страже профессионального здоровья. *Вестник военного образования.* 2022;(1):96–99.

Blaginin A.A., Sinelnikov S.N., Trofimenko S.V. On guard of professional health flight safety issues in the training of an aviation doctor. *Vestnik voyenno-go obrazovaniya = Bulletin of Military Education.* 2022;(1):96–99. [In Russian].

17. Михалев А.В. Развитие психических качеств и сенсомоторных навыков в профессиональной подготовке операторов беспилотных авиационных комплексов. *Научные труды Республиканского института высшей школы. Исторические и психолого-педагогические науки.* 2021;(21-4):267–276.

Mikhalev A.V. Development of mental quality and sensorimotor skills in professional training of operators of unmanned aircraft complexes. *Nauchnyye trudy*

Respublikanskogo instituta vysshey shkoly. Istoricheskiye i psikhologo-pedagogicheskiye nauki = Scientific works of the Republican Institute of Higher Education. historical and psychological-pedagogical sciences. 2021;(21-4):267–276. [In Russian].

18. Ананьев Б.Г. Психологическая структура человека как субъекта. *Человек и общество.* 1967;(2):241–242.

Ananyev B.G. Psychological structure of the person as a subject. *Chelovek i obshchestvo = Man and Society.* 1967;(2):241–242. [In Russian].

19. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активации. М.: Медицина, 1966. 349 с.

Bernshtein N.A. Essays on physiology of movements and physiology of activation. Moscow: Medicine, 1966. 349 p. [In Russian].

20. Коробейникова И.И. Параметры сенсомоторной реакции, психофизиологические характеристики, успеваемость и показатели ЭЭГ человека. *Психол. ж.* 2000;(3):132–136.

Korobeinikova I.I. The correlation of reaction timers properties with psychophysiological characteristics, academic achievement and EEG indices in humans. *Psikhologicheskii zhurnal = Psychological Journal.* 2000;(3):132–136. [In Russian].

21. Юдин М.А., Быков В.Н., Никифоров А.С., Курпякова А.Ф., Субботина С.Н., Иванов И.М., Тюнин М.А., Фатеев И.В., Венгерович Н.Г. Исследование переносимости блокаторов центральных мускариновых рецепторов. *Эксперим. и клин. фармакол.* 2013;76(11):19–22.

Yudin M.A., Bykov V.N., Nikiforov A.S., Kurpyakova A.F., Subbotina S.N., Ivanov I.M., Tyunin M.A., Fateev I.V., Vengerovich N.G. Study of tolerance of central muscarinic receptor blockers. *Ekspierimental'naya i klinicheskaya farmakologiya = Experimental and Clinical Pharmacology.* 2013;76(11):19–22. [In Russian].

22. Хасанов А. Быстрота двигательной реакции и ее влияние на точность при стрельбе из боевого оружия. *Здоровье человека, теория и методика физической культуры и спорта.* 2022;(4):102–112.

Khasanov A. Motor reaction speed and its influence on accuracy in shooting from combat weapons. *Zdorov'e cheloveka, teoriya i metodika fizicheskoy kul'tury i sporta = Human Health, Theory and Methodology of Physical Culture and Sports.* 2022;(4):102–112.. [In Russian].

23. Судаков К.В. Рефлексы и функциональная система. Новгород: НовГУ, 1997. 399 с.

Sudakov K.V. Reflexes and functional systems. Novgorod: NovGU, 1997. 399 p. [In Russian].

24. Грибанов А.В., Канжин А.В., Подоплекин Д.Н. Очерки сенсомоторной деятельности ребенка с СДВГ. Архангельск: Помор. ун-т, 2006. 115 п.

Griбанov A.V., Kanzhin A.V., Podoplyokin D.N. Sketches of sensorimotor activity of a child with ADHD. Arkhangelsk, 2006. 115 p. [In Russian].

25. Голубева Э.А. Индивидуальные особенности памяти человека: психофизиологические исследования. М.: Педагогика, 1980. 152 с.
- Golubeva E.A. Individual peculiarities of human memory: psychophysiological research. Moscow: Pedagogy, 1980. 152 p. [In Russian].
26. Макаренко Н.В., Вороновская В.И., Ковтун Т.В., Панченко В.М. Электроэнцефалографические корреляты временных характеристик простых сенсомоторных реакций у людей с различными уровнями функциональной подвижности нервных процессов. *Физиол. человека*. 1992;18(3):33–41.
- Makarenko N.V., Voronovskaya V.I., Kovtun T.V., Panchenko V.M. Electroencephalographic correlates of temporal characteristics of simple sensorimotor reactions in people with different levels of functional mobility of nervous processes. *Fiziologiya cheloveka = Human Physiology*. 1992;18(3):33–41. [In Russian].
27. Горожанин В.С. Свойства нервной системы, вызванные потенциалы и гормоны плазмы крови. *Психол. ж.* 1987;8(6): 57–68.
- Gorozhanin V.S. Properties of the nervous system, evoked potentials and blood plasma hormones. *Psikhologicheskii zhurnal = Psychological Journal*. 1987;8(6): 57–68. [In Russian].
28. Канжин А.В., Грибанов А.В. Особенности зрительно-моторных реакций у детей-северян при синдроме дефицита внимания с гиперактивностью. *Экол. человека*. 2005;(5):14–16.
- Kanzhin A.V., Griбанov A.V. Features of visual-motor reactions in northern children by the syndrome of attention deficiency with hyperactivity. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2005;(5):14–16. [In Russian].
29. Ловцов Д.А., Карпов Д.С., Раковенко А.А. Достоверная биометрическая идентификация в автоматизированных системах контроля доступа. *Правовая информатика*. 2021;(2):48–58. doi: 10.21681/1994-1404-2021-2-48-58
- Lovtsov D.A., Karpov D.S., Rakovenko A.A. Reliable biometric identification in automated access control systems. *Pravovaya informatika = Legal Informatics*. 2021;(2):48–58. [In Russian]. doi: 10.21681/1994-1404-2021-2-48-58
30. Зайцев А.В., Лупандин В.И., Сурнина О.Е. Возрастная динамика времени реакции на зрительные стимулы. *Физиол. человека*. 1999;25(6):34–37.
- Zaitsev A.V., Lupandin V.I., Surnina O.E. Age dynamics of reaction time on visual stimuli. *Fiziologiya cheloveka = Human Physiology*. 1999;25(6):34–37. [In Russian].
31. Коновалов Е.А., Козырева Е.С., Калтыгин М.В., Фатеев И.В. Психологические особенности операторов-манипуляторов, проходящих профессиональную подготовку на тренажере-имитаторе транспортно заряжающей машины реактивной системы залпового огня. *Прикладные вопросы военной медицины*: сб. тр. конф. Санкт-Петербург, 22–23 сентября 2021 г. СПб., 2021. С. 120–124.
- Kononov E.A., Kozyreva E.S., Kaltygin M.V., Fateev I.V. Psychological make-up of operators-manipulators doing apprenticeship in a simulator of a multiple rocket system transporter loader. *Applied Problems of Military Medicine*: proc. conf., St. Petersburg, September 22–23, 2021. Saint-Petersburg, 2021. P. 120–124. [In Russian].
32. Ржепецкая М.К., Гринчук С.С., Щукина Н.А. Выполнение операторской деятельности в зависимости от индивидуального индекса сенсомоторной асимметрии. *Изв. Рос. воен.-мед. акад.* 2019;38(3): 202–206.
- Rzhepetskaya M.K., Grinchuk S.S., Shchukina N.A. Performance of operating activity depending on the individual sensomotor asymmetry index. *Izvestiya Rossiyskoy voyenno-meditsinskoy akademii = Russian Military Medical Academy Reports*. 2019;38(3): 202–206. [In Russian].
33. Грибанов А.В., Канжин А.В., Иорданова Ю.А., Депутат И.С. Особенности поведенческого реагирования и сенсомоторной организации у детей с синдромом дефицита внимания с гиперактивностью. *Экол. человека*. 2008;(4):28–32.
- Griбанov A.V., Kanzhin A.V., Jordanova Yu.A., Deputat I.S. Features of behavioral reaction and sensorimotor organization in children with attention deficit hyperactivity disorder. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2008;(4):28–32. [In Russian].
34. Нехорошкова А.Н., Грибанов А.В. Особенности зрительно-моторных реакций детей 8–11 лет с высоким уровнем тревожности. *Экол. человека*. 2011;(5):43–48.
- Nekhoroshkova A.N., Griбанov A.V. Features of visual-motor reactions of children 8–11 years old with a high level of anxiety. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology*. 2011;(5):43–48. [In Russian].
35. Айдаркин Е.К. Исследование особенностей взаимодействия зрительной и слуховой систем в условиях сенсомоторной интеграции. *Проблемы нейрокибернетики*: сб. тр. конф. Ростов-на-Дону, 27–30 сентября 2005 г. Ростов-на-Дону: ЦВВР, 2005. С. 125–128.
- Aydarkin E.K. Research of features of interaction of visual and auditory systems in conditions of sensorimotor integration. *Problems of Neurocybernetics*: proc. conf., Rostov-on-Don, September 27–30, 2005. Rostov-on-Don, 2005. P. 125–128. [In Russian].
36. Gold J.I., Shadlen M.N. The neural basis of decision-making. *Annu. Rev. Neurosci.* 2007;30:535–574. doi: 10.1146/annurev.neuro.29.051605.113038
37. Brunton B.W., Botvinick M.M., Brody C.D. Rats and humans can optimally accumulate evidence for decision-making. *Science*. 2013;340(6128):95–98. doi: 10.1126/science.1233912

38. Raposo D., Kaufman M.T., Churchland A.K. A category-free neural population supports evolving demands during decision-making. *Nat. Neurosci.* 2014;17(12):1784–1792. doi: 10.1038/nn.3865
39. Marques T., Summers M.T., Fioreze G., Friedman M., Dias R.F., Feller M.B., Petreanu L. A role for mouse primary visual cortex in motion perception. *Curr. Biol.* 2018;28(11):1703–1713. doi: 10.1016/j.cub.2018.04.012
40. Pinto L., Koay S.A., Engelhard B., Yoon A.M., Devereett B., Thiberge S.Y., Witten I.B., Tank D.W., Tank D.W., Brody C.D. An accumulation-of-evidence task using visual pulses for mice navigating in virtual reality. *Front. Behav. Neurosci.* 2018;12:36. doi: 10.3389/fnbeh.2018.00036
41. Hanks T.D., Kopec C.D., Brunton B.W., Duan C.A., Erlich J.C., Brody C.D. Distinct relationships of parietal and prefrontal cortices to evidence accumulation. *Nature.* 2015;520(7546):220–223. doi: 10.1038/nature14066
42. Redgrave P., Prescott T.J., Gurney K. The basal ganglia: a vertebrate solution to the selection problem? *Neuroscience.* 1999;89(4):1009–1023. doi: 10.1016/s0306-4522(98)00319-4
43. Ding L., Gold J.I. The basal ganglia's contributions to perceptual decision making. *Neuron.* 2013;79(4):640–649. doi: 10.1016/j.neuron.2013.07.042
44. Yartsev M.M., Hanks T.D., Yoon A.M., Brody C.D. Causal contribution and dynamical encoding in the striatum during evidence accumulation. *bioRxiv.* 2018;7:e34929. doi: 10.7554/eLife.34929
45. de Kloet E.R. From receptor balance to rational glucocorticoid therapy. *Endocrinology.* 2014;155(8):2754–2769. doi: 10.1210/en.2014-1048
46. Цейликман В.Э., Шевелев О.Б., Хоцкин Н.В., Доценко А.С., Концевая Г.В., Лапшин М.С., Мошкин М.П., Комелькова М.В., Фекличева И.В., Цейликман О.Б., Дременков И.В., Завьялов Е.Л. Магнитно-резонансная спектроскопия нейрометаболитов гиппокампа и стриатума при синдроме посттравматических стрессорных расстройств. *Вавил. ж. генет. и селекции.* 2017;21(7):783–787. doi: 10.18699/VJ17.293
- Tseylikman V.E., Shevelev O.B., Khotskin N.V., Dotsenko A.S., Kontsevaya G.V., Lapshin M.S., Moshkin M.P., Komelkova M.V., Feklicheva I.V., Tseylikman O.B., Dremenkov I.V., Zavyalov E.L. Magnetic resonance spectroscopy of hippocampal and striatal neurometabolites in experimental PTSD rat modeling. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2017;21(7):783–787. [In Russian]. doi: 10.18699/VJ17.293
47. Graybiel A.M. Neurotransmitters and neuromodulators in the basal ganglia. *Trends Neurosci.* 1990;13(7):244–254. doi: 10.1016/0166-2236(90)90104-i
48. Friedman A., Homma D., Gibb L.G., Amemori K., Rubin S.J., Hood A.S., Riad M.H., Graybiel A.M. A corticostriatal path targeting striosomes controls decision-making under conflict. *Cell.* 2015;161(6):1320–1333. doi: 10.1016/j.cell.2015.04.049
49. Bloem B., Huda R., Sur M., Graybiel A.M. Two-photon imaging in mice shows striosomes and matrix have overlapping but differential reinforcement-related responses. *Elife.* 2017;6:e32353. doi: 10.7554/eLife.32353
50. Wang L., Krauzlis R.J. Visual selective attention in mice. *Curr. Biol.* 2018;28(5):676–685. doi: 10.1016/j.cub.2018.01.038
51. Carrasco M. Visual attention: the past 25 years. *Vision. Res.* 2011;51(13):1484–1525. doi: 10.1016/j.visres.2011.04.012
52. Desimone R., Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 1995;18:193–222. doi: 10.1146/annurev.ne.18.030195.001205
53. Treue S. Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends Neurosci.* 2001;24(5):295–300. doi: 10.1016/s0166-2236(00)01814-2
54. Maunsell J.H., Cook E.P. The role of attention in visual processing. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2002;357(1424):1063–1072. doi: 10.1098/rstb.2002.1107
55. Reynolds J.H., Chelazzi L. Attentional modulation of visual processing. *Annu. Rev. Neurosci.* 2004;27:611–647. doi: 10.1146/annurev.neuro.26.041002.131039
56. Moore T., Zirnsak M. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Psychol.* 2017;68:47–72. doi: 10.1146/annurev-psych-122414-033400
57. Paneri S., Gregoriou G.G. Top-down control of visual attention by the prefrontal cortex. Functional specialization and long-range interactions. *Front. Neurosci.* 2017;11:545. doi: 10.3389/fnins.2017.00545
58. White C.N., Mumford J.A., Poldrack R.A. Perceptual criteria in the human brain. *J. Neurosci.* 2012;32(47):16716–16724. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1744-12.2012
59. Luo T.Z., Maunsell J.H. Neuronal modulations in visual cortex are associated with only one of multiple components of attention. *Neuron.* 2015;86(5):1182–1188. doi: 10.1016/j.neuron.2015.05.007
60. Banerjee S., Grover S., Ganesh S., Sridharan D. Sensory and decisional components of endogenous attention are dissociable. *J. Neurophysiol.* 2019;122(4):1538–1554. doi: 10.1152/jn.00257.2019
61. Sridharan D., Steinmetz N.A., Moore T., Knudsen E.I. Does the superior colliculus control perceptual sensitivity or choice bias during attention? Evidence from a multialternative decision framework. *J. Neurosci.* 2017;37(3):480–511. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4505-14.2017
62. Luo T.Z., Maunsell J.H.R. Attentional changes in either criterion or sensitivity are associated with

- robust modulations in lateral prefrontal cortex. *Neuron*. 2018;97(6):1382–1393.e7. doi: 10.1016/j.neuron.2018.02.007
63. Crapse T.B., Lau H., Basso M.A. A role for the superior colliculus in decision criteria. *Neuron*. 2018;97(1):181–194.e6. doi: 10.1016/j.neuron.2017.12.006
64. Cavanaugh J., Wurtz R.H. Subcortical modulation of attention counters change blindness. *J. Neurosci.* 2004;24(50):11236–11243. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3724-04.2004
65. Muller J.R., Philiastides M.G., Newsome W.T. Microstimulation of the superior colliculus focuses attention without moving the eyes. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2005;102(3):524–529. doi: 10.1073/pnas.0408311101
66. Lovejoy L.P., Krauzlis R.J. Inactivation of primate superior colliculus impairs covert selection of signals for perceptual judgments. *Nat. Neurosci.* 2009;13(2):261–266. doi: 10.1038/nn.2470
67. Zenon A., Krauzlis R.J. Attention deficits without cortical neuronal deficits. *Nature*. 2012;489(7416):489–494. doi: 10.1038/nature11497
68. Moore T., Fallah M. Control of eye movements and spatial attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2001;98(3):1273–1276. doi: 10.1073/pnas.98.3.1273
69. Wardak C., Ibos G., Duhamel J.R., Olivier E. Contribution of the monkey frontal eye field to covert visual attention. *J. Neurosci.* 2006;26(16):4228–4235. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3336-05.2006
70. Zikopoulos B., Barbas H. Prefrontal projections to the thalamic reticular nucleus form a unique circuit for attentional mechanisms. *J. Neurosci.* 2006;26(28):7348–7361. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5511-05.2006
71. Barbas H., Zikopoulos B. The prefrontal cortex and flexible behavior. *Neuroscientist*. 2007;13(2):532–545. doi: 10.1177/1073858407301369
72. Monosov I.E., Thompson K.G. Frontal eye field activity enhances object identification during covert visual search. *J. Neurophysiol.* 2009;102(6):3656–3672. doi: 10.1152/jn.00750.2009
73. Исполотова Е.Н., Цукарзи Э.Э. Посттравматическое стрессовое расстройство: морфологические субстраты, нейронные сети и перспективы применения транскраниальной магнитной стимуляции. *Современная терапия психических расстройств*. 2022;(3):45–49. doi: 10.21265/PSYPH.2022.78.73.005
- Исполотова Е.Н., Tsukarzi E.E. Post-traumatic stress disorder: morphological substrates, neural networks transcranial magnetic stimulation potential benefits. *Sovremennaya terapiya psikhicheskikh rasstroystv = Modern Therapy of Mental Disorders*. 2022;(3):45–49. [In Russian]. doi: 10.21265/PSYPH.2022.78.73.005
74. Leanne W., Coman J.T., Stetz P.C., Walker N.C., Kozel F.A., George M.S., Yoon J., Hack L.M., Madore M.R., Lim K.O., Philip N.S., Holtzheimer P.E. Identifying response and predictive biomarkers for Transcranial magnetic stimulation outcomes: protocol and rationale for a mechanistic study of functional neuroimaging and behavioral biomarkers in veterans with pharmacoresistant depression. *BMC Psychiatry*. 2021;21(1):35. doi: 10.1186/s12888-020-03030-z
75. Squire R.F., Noudoost B., Schafer R.J., Moore T. Prefrontal contributions to visual selective attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 2013;36:451–466. doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150439
76. Gregoriou G.G., Rossi A.F., Ungerleider L.G., Desimone R. Lesions of prefrontal cortex reduce attentional modulation of neuronal responses and synchrony in V4. *Nat. Neurosci.* 2014;17(7):1003–1011. doi: 10.1038/nn.3742
77. Baruni J.K., Lau B., Salzman C.D. Reward expectation differentially modulates attentional behavior and activity in visual area V4. *Nat. Neurosci.* 2015;18(11):1656–1663. doi: 10.1038/nn.4141
78. Miller E.K., Cohen J.D. An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu. Rev. Neurosci.* 2001;24:167–202. doi: 10.1146/annurev.neuro.24.1.167
79. Pouget P., Stepniewska I., Crowder E.A., Leslie M.W., Emeric E.E., Nelson M.J., Schall J.D. Visual and motor connectivity and the distribution of calcium-binding proteins in macaque frontal eye field: implications for saccade target selection. *Front. Neuroanat.* 2009;3:2. doi: 10.3389/neuro.05.002.2009
80. Gregoriou G.G., Gotts S.J., Zhou H., Desimone R. High-frequency, long-range coupling between prefrontal and visual cortex during attention. *Science*. 2009;324(5931):1207–1210. doi: 10.1126/science.1171402
81. Squire R.F., Noudoost B., Schafer R.J., Moore T. Prefrontal contributions to visual selective attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 2013;36:451–466. doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150439
82. Chrishtop V.V., Mironov V.A., Prilepskii A.Y., Nikonorova V.G., Vinogradov V.V. Organ-specific toxicity of magnetic iron oxide-based nanoparticles. *Nanotoxicology*. 2021;15(2):167–204. doi: 10.1080/17435390.2020.1842934
83. Paneri S., Gregoriou G.G. Top-down control of visual attention by the prefrontal cortex. Functional specialization and long-range interactions. *Front. Neurosci.* 2017;11:545. doi: 10.3389/fnins.2017.00545
84. Tye K.M., Deisseroth K. Optogenetic investigation of neural circuits underlying brain disease in animal models. *Nat. Rev. Neurosci.* 2012;13(4):251–266. doi: 10.1038/nrn3171
85. Koike H., Demars M.P., Short J.A., Nabel E.M., Akbarian S., Baxter M.G., Morishita H. Chemogenetic inactivation of dorsal anterior cingulate cortex neurons disrupts attentional behavior in mouse. *Neuropsychopharmacology*. 2016;41(4):1014–1023. doi: 10.1038/npp.2015.229
86. Zhang S., Xu M., Chang W.C., Ma C., Hoang Do J.P., Jeong D., Lei T., Fan J.L., Dan Y. Organization

- of long-range inputs and outputs of frontal cortex for top-down control. *Nat. Neurosci.* 2016;19(12):1733–1742. doi: 10.1038/nn.4417
87. Leinweber M., Ward D.R., Sobczak J.M., Attinger A., Keller G.B. A sensorimotor circuit in mouse cortex for visual flow predictions. *Neuron.* 2017;96(5):1204. doi: 10.1016/j.neuron.2017.11.009
88. Paxinos G., Franklin K.B. The mouse brain in stereotaxic coordinates. Houston: Gulf Professional Publishing, 2004. 242 p.
89. Huda R., Pho G.N., Wickersham I.R., Sur M. Circuit mechanisms underlying visual responses of the anterior cingulate cortex. In: *Society for Neuroscience*. Washington, 2015. P. 1423–1431.
90. Huda D.C., Sipe R., Adam G.O., Bretton-Provencher E., Pho V., Gunter G., Wickersham L., Sur I.R. Bidirectional control of orienting behavior by distinct prefrontal circuits. *bioRxiv* 2018;9:1423–1431.
91. Fillinger C., Yalcin I., Barrot M., Veinante P. Afferents to anterior cingulate areas 24a and 24b and midcingulate areas 24a' and 24b' in the mouse. *Brain Struct. Funct.* 2017;222(3):1509–1532. doi: 10.1007/s00429-016-1290-1
92. Murakami T., Yoshida T., Matsui T., Ohki K. Wide-field Ca(2⁺) imaging reveals visually evoked activity in the retrosplenial area. *Front. Mol. Neurosci.* 2015;8:20. doi: 10.3389/fnmol.2015.00020
93. Zhang S., Xu M., Kamigaki T., Hoang Do J.P., Chang W.C., Jenvay S., Miyamichi K., Luo L., Dan Y. Selective attention. Long-range and local circuits for top-down modulation of visual cortex processing. *Science.* 2014;345(6197):660–665. doi: 10.1126/science.1254126
94. White M.G., Panicker M., Mu C., Carter A.M., Roberts B.M., Dharmasri P.A., Mathur B.N. Anterior cingulate cortex input to the claustrum is required for top-down action control. *Cell Rep.* 2018;22(1):84–95. doi: 10.1016/j.celrep.2017.12.023
95. Goard M.J., Pho G.N., Woodson J., Sur M. Distinct roles of visual, parietal, and frontal motor cortices in memory-guided sensorimotor decisions. *Elife.* 2016;5:13764. doi: 10.7554/eLife.13764
96. Erlich J.C., Bialek M., Brody C.D. A cortical substrate for memory-guided orienting in the rat. *Neuron.* 2011;72(2):330–343. doi: 10.1016/j.neuron.2011.07.010
97. Li N., Chen T.W., Guo Z.V., Gerfen C.R., Svoboda K. A motor cortex circuit for motor planning and movement. *Nature.* 2015;519(7541):51–56. doi: 10.1038/nature14178
98. Kamigaki T., Dan Y. Delay activity of specific prefrontal interneuron subtypes modulates memory-guided behavior. *Nat. Neurosci.* 2017;20(6):854–863. doi: 10.1038/nn.4554
99. Svoboda K., Li N. Neural mechanisms of movement planning: motor cortex and beyond. *Curr. Opin. Neurobiol.* 2018;49:33–41. doi: 10.1016/j.conb.2017.10.023
100. Raposo D., Kaufman M.T., Churchland A.K. A category-free neural population supports evolving demands during decision-making. *Nat. Neurosci.* 2014;17(12):1784–1792. doi: 10.1038/nn.3865
101. Harvey C.D., Coe P., Tank D.W. Choice-specific sequences in parietal cortex during a virtual-navigation decision task. *Nature.* 2012; 484(7392):62–68. doi: 10.1038/nature10918
102. Driscoll L.N., Pettit N.L., Minderer M., Chettih S.N., Harvey C.D. Dynamic reorganization of neuronal activity patterns in parietal cortex. *Cell.* 2017;170(5):986–999.e16. doi: 10.1016/j.cell.2017.07.021
103. Licata A.M., Kaufman M.T., Raposo D., Ryan M.B., Sheppard J.P., Churchland A.K. Posterior parietal cortex guides visual decisions in rats. *J. Neurosci.* 2017;37(19):4954–4966. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0105-17.2017
104. Pho G.N., Goard M.J., Woodson J., Crawford B., Sur M. Taskdependent representations of stimulus and choice in mouse parietal cortex. *Nat. Commun.* 2018;9(1):2596. doi: 10.1038/s41467-018-05012-y
105. Nikonorova V.G., Chrishtop V.V., Mironov V.A., Prilepskii A.Y. Advantages and potential benefits of using organoids in nanotoxicology. *Cells.* 2023;12(4):610. doi: 10.3390/cells12040610

Информация об авторах:

Криштон Владимир Владимирович, к.м.н., ORCID: 0000-0002-9267-5800

Никонорова Варвара Геннадьевна, ORCID: 0000-0001-9453-4262, e-mail: bgnikon@gmail.com

Information about the authors:

Vladimir V. Chrishtop, candidate of medical sciences, ORCID: 0000-0002-9267-5800

Varvara G. Nikonorova, ORCID: 0000-0001-9453-4262, e-mail: bgnikon@gmail.com

Поступила в редакцию 20.04.2023

После доработки 07.07.2023

Принята к публикации 17.08.2023

Received 20.04.2023

Revision received 07.07.2023

Accepted 17.08.2023