



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 612.85

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-328-334>

Количественная оценка латентных периодов ответов в рецептивных полях нейронов слухового центра среднего мозга и слуховой коры мыши

Г. Д. Хорунжий^{✉1}, М. А. Егорова¹

¹ Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,
194223, Россия, г. Санкт-Петербург, пр. Тореца, д. 44

Сведения об авторах

Глеб Дмитриевич Хорунжий,
SPIN-код: 4627-3646,
Scopus AuthorID: 55376795700,
ResearcherID: AAM-4890-2020,
ORCID: 0000-0002-2650-5619,
e-mail: khorunzhi.gd@gmail.com

Марина Александровна Егорова,
SPIN-код: 3883-2885,
Scopus AuthorID: 57216641258,
ResearcherID: AAN-5197-2020,
ORCID: 0000-0002-4216-6469,
e-mail: ema6913@yandex.ru

Для цитирования:

Хорунжий, Г. Д., Егорова, М. А.
(2021) Количественная оценка
латентных периодов ответов
в рецептивных полях нейронов
слухового центра среднего мозга
и слуховой коры мыши.
Интегративная физиология, т. 2,
№ 3, с. 328–334.
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-328-334>

Получена 25 июня 2021; прошла
рецензирование 12 августа 2021;
принята 23 августа 2021.

Финансирование: Работа
выполнена при поддержке
средств федерального бюджета
по госзаданию на 2019–2021 годы
(№ регистрации темы
AAAA-A18-118013090245-6).

Права: © Г. Д. Хорунжий,
М. А. Егорова (2021).
Опубликовано Российским
государственным педагогическим
университетом им. А. И. Герцена.
Открытый доступ на условиях
лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. В работе оценивали вариабельность латентных периодов ответов одиночных нейронов слухового центра среднего мозга и слуховой коры мыши на сигналы, охватывающие все возбуждающее частотное рецептивное поле нейрона. Полученные результаты показали, что между корковым и стволовым уровнями слуховой системы существуют фундаментальные различия в особенностях латентных периодов ответов образующих их нейронов. Латентные периоды ответов нейронов задних холмов среднего мозга, вызванных сигналами нехарактеристических частот, варьировали у разных нейронов в диапазоне 2–42 мс. Отклонение величины латентности от измеренной при действии сигнала характеристической частоты у нейронов центрального ядра, как правило, означало ее увеличение. Латентные периоды ответов нейронов первичной слуховой коры на сигналы, попадающие в их возбуждающее рецептивное поле, в целом, были более вариабельны, чем у нейронов задних холмов, а максимальный диапазон их изменения достигал 85 мс. Полученные данные позволили предположить изменение вклада тормозных процессов в анализ звука при переходе от стволового уровня слуховой системы к корковому.

Ключевые слова: слуховая кора, задние холмы, одиночные нейроны, частотные рецептивные поля, латентные периоды ответов.

Quantification of response latencies in receptive fields of single neurons of the mouse auditory midbrain and cortex

G. D. Khorunzhii^{✉1}, M. A. Egorova¹

¹ Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, 44 Toreza Ave., Saint Petersburg 194223, Russia

Authors

Gleb D. Khorunzhii,
SPIN: 4627-3646,
Scopus AuthorID: 55376795700,
ResearcherID: AAM-4890-2020,
ORCID: 0000-0002-2650-5619,
e-mail: khorunzhii.gd@gmail.com

Marina A. Egorova,
SPIN: 3883-2885,
Scopus AuthorID: 57216641258,
ResearcherID: AAN-5197-2020,
ORCID: 0000-0002-4216-6469,
e-mail: ema6913@yandex.ru

For citation:

Khorunzhii, G. D., Egorova, M. A. (2021) Quantification of response latencies in receptive fields of single neurons of the mouse auditory midbrain and cortex. *Integrative Physiology*, vol. 2, no. 3, pp. 328–334. <https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-3-328-334>

Received 25 June 2021;
reviewed 12 August 2021;
accepted 23 August 2021.

Funding: This study was performed with the financial support of funds of the state budget for 2019-2021 years (the research theme registration No. AAAA-A18-118013090245-6).

Copyright: © G. D. Khorunzhii, M. A. Egorova (2021). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The variability of response latencies in the excitatory frequency receptive fields of single neurons of the mouse auditory midbrain and cortex was assessed in present study. Our results showed that there are fundamental differences in neuronal response latencies dynamics between the brainstem and cortical levels of the auditory system. The latencies of responses of the inferior colliculus neurons to the tones of non-characteristic frequencies varied in different units from 2 up to 42 ms. In the central nucleus of inferior colliculus neurons, the shift of the neuronal response latency from one assessed while the characteristic frequency tone was presented, as a rule, occurred as a latency increase. In the primary auditory cortex neurons, the response latencies in their excitatory frequency receptive fields were more variable than those of the inferior colliculi neurons, and their variation range reached 85 ms. The obtained data suggest the changes in contribution of inhibition to the sound analysis along the ascending auditory pathway from the auditory brainstem centers to the auditory cortex.

Keywords: auditory cortex, inferior colliculus, single neurons, frequency receptive fields, response latencies.

Введение

На сегодняшний день изучение процессов временного кодирования звуковой информации остается актуальным вопросом физиологии слуха. Имеющиеся сведения о динамике временных характеристик активности в возбуждающих рецептивных полях нейронов различных слуховых центров относительно скудны. Публикации, в которых затрагивается данный вопрос, как правило, посвящены его рассмотрению только на одном конкретном иерархическом уровне обработки слуховой информации (Egorova et al. 2020; Khorunzhii, Egorova 2015; Pollak et al. 2011). К настоящему моменту насчитываются

единичные работы, в которых выполнено сопоставление латентных периодов и паттернов ответов одиночных нейронов слуховых центров ствола мозга и слуховой коры (King, Bajo 2013; Ter-Mikaelian et al. 2007). Получение исчерпывающих сведений об особенностях временных характеристик активности нейронов разноразличных слуховых центров одного и того же экспериментального объекта представляется значимым, поскольку дает возможность детально описать процессы временного анализа звука целостной слуховой системой данного животного. Таким образом, целью настоящей работы стала количественная оценка вариабельности латентных периодов ответов в частотных

рецептивных полях нейронов центрального ядра задних холмов среднего мозга и первичной слуховой коры наркотизированных домовых мышей.

Методы исследования

В ходе работы внеклеточно регистрировали импульсную активность одиночных нейронов слухового центра среднего мозга (центрального ядра заднего холма), а также первичного (AI), переднего (AAF) и ультразвукового (UF) полей слуховой коры у наркотизированных мышей *Mus musculus*, самок — гибридов линии NMRI с дикими животными в возрасте 8–15 недель. Активность нейронов центрального ядра заднего холма зарегистрирована у 45 мышей; активность нейронов первичной слуховой коры зарегистрирована у 25 животных.

Методика подготовки животного к эксперименту и регистрации импульсной активности одиночных нейронов подробно описана ранее (Egorova et al. 2001). Анестезию поддерживали внутривенными инъекциями смеси кетамина (кетавет, 35 мг/кг) и ксилазина (ромпун, 0,1 мг/кг) каждые 20–45 мин.

Для регистрации активности нейронов слухового центра среднего мозга использовали стеклянные микропипетки с диаметром кончика 1–3 мкм и сопротивлением 5–7 МОм, заполненные 3М раствором KCl. Генерация сигналов, регистрация спайковой активности и первичная обработка полученных результатов обеспечивались возможностями специализированного программного обеспечения, разработанного д-ром Д. Й. Доершейдтом (Бохум, Германия) на базе двухканального комплекса Tacita и системной платы VOTIM3. Каждый канал имел тактовую частоту 250 кГц, разрядность 12 бит и встроенный аттенюатор для регуляции уровня звука. Регистрацию временных характеристик активности нейронов выполняли при тестировании их частотных рецептивных полей одиночными тонами. Тестирование производили автоматически с использованием контролируемой компьютером однотоновой парадигмы. Тональные сигналы длительностью 60 мс, включая время нарастания и спада по 5 мс, предъявляли с интервалом 300 мс. Каждый сигнал предъявляли трижды, в случайном порядке комбинаций 16 фиксированных частот и 16 интенсивностей (т. е. 256 различных тонов). Шаг по интенсивности составлял 5–7 дБ, по частоте — 1/16 от выбранного частотного диапазона по логарифмической шкале.

Для регистрации импульсной активности нейронов первичной слуховой коры использовали изолированные лаком вольфрамовые микроэлектроды с диаметром кончика 1–3 мкм и сопротивлением 5–6 МОм. Ввиду выраженности у мышей индивидуальных топографических различий в локализации полей AI и AAF для определения их границ у каждого животного производили картирование слуховой коры с шагом, в различных экспериментах составлявшим 200–500 мкм вдоль росто-каудальной оси и 100–300 мкм вдоль дорсо-вентральной оси. Основным критерием при локализации полей коры служило наличие тонотопической организации с градиентом частот по росто-каудальной оси (Stiebler et al. 1997). В поле AI характеристические частоты (ХЧ) нейронов убывали в росто-каудальном направлении, в поле AAF порядок частот инвертировался. Поле UF определяли по присутствию в нем нейронов с ХЧ, превышающими 40 кГц, не представленными в полях AI и AAF. Регистрацию производили на глубине 300–600 мкм, что соответствовало расположению III–V слоев коры. Генерация тональных сигналов, регистрация спайковой активности и построение частотных областей ответа нейронов выполняли автоматически на базе встроенной в РС системной платы TMS320C30 (тактовая частота 200 кГц, разрешение по амплитуде 16 бит) с использованием специализированных программ (TMS97), разработанных д-ром Шульце-Крюгером (Германия). Одиночные тональные сигналы длительностью 100 мс, временем нарастания и спада 5 мс предъявляли с интервалом 900 мс в случайном порядке комбинаций 45 фиксированных частот и 15 интенсивностей (т. е. 675 различных сигналов). Шаг по интенсивности составлял 5 дБ, по частоте — 1/45 от выбранного частотного диапазона по логарифмической шкале.

Во всех экспериментах для излучения звука в диапазоне частот 1–30 кГц использовали электродинамический излучатель (Thiel, C2 33/8), в диапазоне 12–75 кГц — изготовленный по специальному заказу электростатический излучатель. Излучатели были размещены на расстоянии 60 см от уха животного, контралатеральной стороне регистрации, под углом 45° к сагиттальной плоскости. Измерения производили во всем частотном диапазоне слуховой чувствительности мыши (3–80 кГц) и при интенсивностях сигнала от пороговых до 105 дБ над порогом ответа нейрона (что соответствует диапазону от –20 до 85 дБ над 20 мкПа).

По окончании процедуры картирования частотного рецептивного поля у каждого нейрона

анализировали латентные периоды ответов на все попадающие в него сигналы. Для количественной оценки вариабельности латентностей каждого нейрона величину латентного периода его ответа на сигнал ХЧ уровнем 30 дБ над порогом ответа принимали за «точку отсчета» и сравнивали с минимальным и максимальным значениями латентностей во всем возбуждающем рецептивном поле этого нейрона. При статистической обработке данных для проверки достоверности различий в величинах разброса латентностей в рецептивных полях у нейронов разных групп использовали непараметрический U-критерий Манна — Уитни.

Результаты и обсуждение

Зарегистрирована активность 135 нейронов слухового центра среднего мозга и 141 нейрона первичной слуховой коры мыши. Согласно ранее разработанной классификации нейронов центрального ядра заднего холма, основанной на особенностях пространственного распределения и силы тормозных и возбуждающих входов в их частотных рецептивных полях (Egorova et al. 2001; Vartanyan et al. 2000), все исследованные нейроны этого слухового центра отнесли к трем функциональным группам. Первично-подобные нейроны демонстрировали узкую частотную настройку, форма которой воспроизводила таковую у первичных слуховых афферентов (т. е. у волокон слухового нерва). Тормозно-зависимые нейроны отличались преобладанием тормозных влияний в своих частотных рецептивных полях, т. е. обширными тормозными зонами, ограничивавшими с низко- и высоко-частотной сторон область возбуждающего ответа. V-образные нейроны имели широкие симметричные возбуждающие частотные рецептивные поля и слабые боковые тормозные зоны. Из общего числа зарегистрированных нейронов 50 принадлежали к группе первично-подобных нейронов, 44 — к группе тормозно-зависимых, и у 41 нейрона обнаружили частотные рецептивные поля V-образного типа. Из 141 исследованного нейрона слуховой коры 77 располагались в поле AI, 50 — в поле AAF и 14 — в поле UF.

Абсолютный диапазон изменения латентностей во всем возбуждающем частотном рецептивном поле был различен у нейронов центрального ядра заднего холма (2–42 мс) и первичной слуховой коры (2–87 мс).

У большинства нейронов центрального ядра (58% первично-подобных, 64% тормозно-зависимых и 85% V-образных нейронов)

изменения латентных периодов ответов на сигналы нехарактеристических частот относительно используемой в качестве «точки отсчета» латентности при действии сигнала ХЧ уровнем 30 дБ над порогом ответа не превышали 12 мс (рис. 1, а–с). Оценка отклонения (т. е. уменьшения и увеличения) значений латентных периодов ответов каждого из исследованных нейронов центрального ядра от измеренных при действии стимулов ХЧ уровнем 30 дБ над порогом ответа показала, что в группе V-образных нейронов эти показатели были наименьшими (рис. 1с). При этом среднее увеличение латентного периода ответа ($9,0 \pm 1,8$ мс, $x \pm SD$) существенно превышало его аналогичное уменьшение ($2,0 \pm 1,3$ мс). Хотя максимальный диапазон вариабельности латентных периодов ответов в рецептивных полях V-образных нейронов достигал 36 мс (рис. 1с), в целом, нейроны этой группы демонстрировали относительное постоянство латентных периодов ответов на сигналы нехарактеристических частот. Например, лишь у 5-ти из 41-го V-образного нейрона увеличение латентностей относительно измеренных при действии тона ХЧ превышало 14 мс. Оценка вариабельности латентностей первично-подобных и тормозно-зависимых нейронов при изменении частоты и интенсивности стимула выявила больший разброс их значений в рецептивных полях нейронов этих двух групп. Так, величины отклонения латентностей тормозно-зависимых нейронов от латентного периода ответа на сигнал ХЧ с высокой степенью достоверности превышали данные показатели, полученные для V-образных нейронов (U-критерий Манна — Уитни, $p < 0,01$). Сравнение вариабельности латентностей первично-подобных и V-образных нейронов также показало достоверно большую стабильность латентных периодов ответов V-образных нейронов (U-критерий Манна — Уитни, $p < 0,05$). Первично-подобные нейроны демонстрировали абсолютное изменение латентных периодов ответов в рецептивном поле в диапазоне 2–37 мс, тормозно-зависимые — в диапазоне 2–42 мс. У нейронов двух этих групп увеличение латентностей также превышало их уменьшение. Среднее уменьшение латентных периодов ответов составляло $4,0 \pm 3,1$ мс у первично-подобных и $3,0 \pm 4,6$ мс у тормозно-зависимых нейронов, увеличение — $11,0 \pm 8,4$ мс у первично-подобных и $14,0 \pm 11,3$ мс у тормозно-зависимых нейронов. Кроме того, почти 96% нейронов задних холмов при предъявлении тонов нехарактеристических частот уровнем выше 30 дБ над порогом ответа на тон ХЧ отвечали хотя бы на часть из них

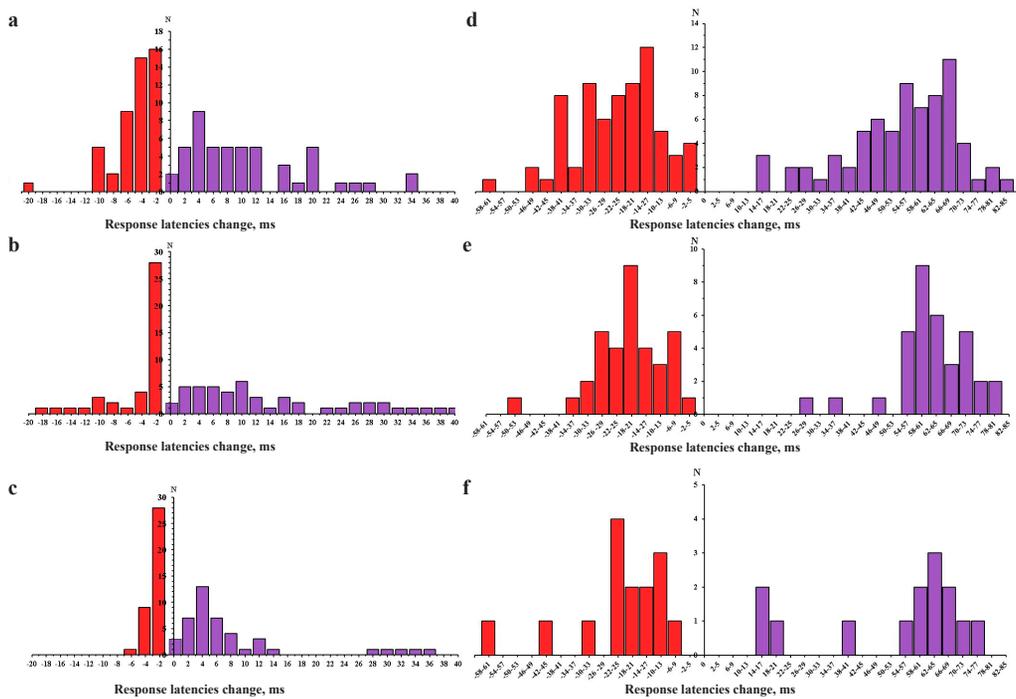


Рис. 1. Распределение числа нейронов трех основных групп центрального ядра задних холмов (а–с) и трех первичных полей слуховой коры (d–f) мыши в зависимости от значений разности латентного периода ответа нейрона на тон ХЧ уровнем 30 дБ над порогом ответа и минимальной латентности в его возбуждающем рецептивном поле (слева, красные столбики) и значений разности между максимальным латентным периодом ответа во всем рецептивном поле нейрона и латентностью его ответа на тон ХЧ (справа, фиолетовые столбики). На фрагментах а–с число нейронов в каждом столбце суммировано по двум значениям латентных периодов ответов. На фрагментах d–f число нейронов в каждом столбце суммировано по трем значениям латентных периодов их ответов. N — число нейронов. а — первично-подобные нейроны; б — тормозно-зависимые нейроны; с — V-образные нейроны; d — нейроны первичного слухового поля AI, е — нейроны переднего слухового поля AAF; f — нейроны ультразвукового поля UF

Fig. 1. Distribution of neurons of the three central nucleus of inferior colliculus classes (a–c) and of the three primary auditory cortex fields (d–f) depending on the values of the difference between the latency of the neuronal response to the CF tone and the minimal latency in the whole excitatory frequency receptive field of the neuron (on the left, red columns) as well as the values of difference between the maximal response latency in the whole receptive field of neuron and the latency of its response to CF tone (on the right, purple columns). On a–c: the number of neurons in each column is summarized on the basis of two response latencies values. On d–f: the number of neurons in each column is summarized on the basis of three response latencies values. N—number of neurons. a—primary-like neurons; b—inhibition-dominated neurons; c—V-shaped neurons; d—AI neurons; e—AAF neurons; f—UF neurons

с таким же латентным периодом ответа, как и на тон ХЧ.

Нейроны первичной слуховой коры отличались значительно большей вариабельностью латентных периодов ответов на сигналы, попадающие в возбуждающее частотное рецептивное поле нейрона. Так, в поле AI (рис. 1d) разница между минимальным латентным периодом ответа и латентностью, измеренной при действии тона ХЧ уровнем 30 дБ над порогом ответа, составляла 3–61 мс (в среднем — $24,2 \pm 12,2$ мс); в поле AAF — 2–53 мс (в среднем — $18,8 \pm 11,1$ мс) (рис. 1e). В поле UF она составляла 6–61 мс (в среднем — $15,8 \pm 14,4$ мс) (рис. 1f). Значения разности максимального

латентного периода во всей области возбуждающего ответа нейрона и его латентности при действии тона ХЧ также изменялись в широких пределах в каждом из полей. В поле AI эта величина составляла у разных нейронов 14–82 мс (в среднем — $54,1 \pm 15,4$ мс), в поле AAF — от 26 до 79 мс (в среднем — $58,0 \pm 16,0$ мс), в поле UF — от 14 до 77 мс (в среднем $52,7 \pm 21,2$ мс) (рис. 1, d–f). Попарное сравнение величин разброса латентностей у нейронов трех первичных полей слуховой коры не выявило достоверных различий между ними (U-критерий Манна — Уитни, $p > 0,05$).

Как видно на рисунке 1, увеличение максимального разброса латентного периода ответа

нейронов всех первичных слуховых полей происходило скачкообразно (рис. 1, d–f), начиная с 14–17 мс. Иными словами, в рецептивном поле большинства корковых нейронов были представлены позднелатентные ответы, отстоящие от ответа на ХЧ тон не менее, чем на 14–17 мс, а, как правило, на 50–60 мс.

Таким образом, оценка изменения латентных периодов ответов в рецептивных полях нейронов слуховой коры выявила как большой разброс этих параметров, так и большие средние значения изменения латентностей.

Анализ полученных результатов показал принципиальные различия в вариабельности временных характеристик активности нейронов слухового центра среднего мозга и слуховой коры мыши, проявляющиеся в характере изменения латентностей по рецептивному полю нейрона. У большинства нейронов центрального ядра отклонение латентных периодов ответов от их значений, полученных при действии тона ХЧ, как правило, не превышало 10–12 мс. Такие изменения латентного периода ответа могут быть обусловлены, в первую очередь, различным числом синаптических переключений при обработке сигналов разных частот и интенсивностей по ходу восходящего слухового пути. Вклад тормозных процессов в формирование латентного периода ответа этих нейронов очевидно минимален. Таким образом, латентный период ответа нейрона слухового центра среднего мозга является относительно стабильной временной характеристикой его активности.

Нейроны слуховой коры отвечают на тоны нехарактеристических частот с латентностями, которые могут значительно отличаться от измеренной при действии тона ХЧ. По-видимому, такая высокая вариабельность латентных периодов ответов нейронов слуховой коры может отражать повышение вклада торможения в обработку звуковой информации при переходе от стволового уровня слуховой системы к корковому, а также усложнение самой временной обработки звуков. С учетом результатов ранее выполненных исследований, свидетельствующих, что в системе «стволовые центры слуха — слуховая кора» претерпевают изменения все основные частотно-временные характеристики активности нейронов (Egorova 2005; Egorova et al. 2020; Gaucher et al. 2020; Khorunzhii, Egorova 2015; Li et al. 2021), представляется очевидным, что на уровне нейронов слуховой коры изменяется взаимодействие процессов возбуждения и торможения, изменяется вклад

нейронов в различные аспекты кодирования звука, а также усиливается их вовлеченность в интегративные процессы более высокого порядка. Установление механизмов этих процессов остается актуальным вопросом будущих исследований.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии потенциального или явного конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare that there is no conflict of interest, either existing or potential.

Соответствие принципам этики

Все процедуры, выполненные в настоящем исследовании с участием экспериментальных животных (мышей), соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике ИЭФБ РАН.

Ethics approval

All procedures performed in this study with the participation of experimental animals (mice) complied with the ethical standards approved by the legal acts of the Russian Federation, the principles of the Basel Declaration and the recommendations of the IEPHB RAS Commission on Bioethics.

Вклад авторов

а. Г. Д. Хорунжий — проведение экспериментов, первичная обработка и анализ данных, написание текста статьи, подготовка рисунка;

б. М. А. Егорова — планирование исследования, проведение экспериментов, анализ и обсуждение результатов, редактирование текста статьи и рисунка.

Author contributions

a. G. D. Khorunzhii—conducting experiments, analyzing data, writing the text of an article, preparing a the figure;

b. M. A. Egorova — planning the research, conducting experiments, discussing the results, editing the text of the article and the figure.

References

- Egorova, M. A. (2005) Frequency selectivity of neurons of the primary auditory field (A1) and anterior auditory field (AAF) in the auditory cortex of the house mouse (*Mus musculus*). *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 41, no. 4, pp. 476–480. <https://doi.org/10.1007/s10893-005-0085-4> (In English)
- Egorova, M., Ehret, G., Vartanian, I., Esser, K.-H. (2001) Frequency response areas of neurons in the mouse inferior colliculus. I. Threshold and tuning characteristics. *Experimental Brain Research*, vol. 140, no. 2, pp. 145–161. <https://doi.org/10.1007/s002210100786> (In English)
- Egorova, M. A., Akimov, A. G., Khorunzhii, G. D., Ehret, G. (2020) Frequency response areas of neurons in the mouse inferior colliculus. III. Time-domain responses: Constancy, dynamics, and precision in relation to spectral resolution, and perception in the time domain. *PLoS One*, vol. 15, no. 10, article e0240853. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240853> (In English)
- Gaucher, Q., Yger, P., Edeline, J.-M. (2020) Increasing excitation versus decreasing inhibition in auditory cortex: Consequences on the discrimination performance between communication sounds. *The Journal of Physiology*, vol. 598, no. 17, pp. 3765–3785. <https://doi.org/10.1113/JP279902> (In English)
- Khorunzhii, G. D., Egorova, M. A. (2015) Multi-peaked neurons in primary fields of the house mouse (*Mus musculus*) auditory cortex. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 51, no. 2, pp. 163–167. <https://doi.org/10.1134/S002209301502012X> (In English)
- King, A. J., Bajo, V. M. (2013) Cortical modulation of auditory processing in the midbrain. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 6, article 114. <https://doi.org/10.3389/fncir.2012.00114> (In English)
- Li, H., Wang, J., Liu, G. et al. (2021) Phasic off responses of auditory cortex underlie perception of sound duration. *Cell Reports*, vol. 35, no. 3, article e109003. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2021.109003> (In English)
- Pollak, G. D., Xie, R., Gittelman, J. X. et al. (2011) The dominance of inhibition in the inferior colliculus. *Hearing Research*, vol. 274, no. 1-2, pp. 27–39. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.05.010> (In English)
- Stiebler, I., Neulist, R., Fichtel, I., Ehret, G. (1997) The auditory cortex of the house mouse: Left-right differences, tonotopic organization and quantitative analysis of frequency representation. *Journal of Comparative Physiology A*, vol. 181, no. 6, pp. 559–571. <https://doi.org/10.1007/s003590050140> (In English)
- Ter-Mikaelian, M., Sanes, D. H., Semple, M. N. (2007) Transformation of temporal properties between auditory midbrain and cortex in the awake Mongolian gerbil. *Journal of Neuroscience*, vol. 27, no. 23, pp. 6091–6102. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4848-06.2007> (In English)
- Vartanyan, I. A., Egorova, M. A., Ehret, G. (2000) Critical bandwidths of different types of neurons in the mouse auditory midbrain. *Doklady Biological Sciences*, vol. 373, no. 1-6, pp. 364–366. PMID: [11013832](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11013832/). (In English)