



Check for updates

Экспериментальные статьи

УДК 612.85

EDN JGWHUM

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-3-318-324>

## Проявления стимул-специфической адаптации в реакциях нейронов первичной слуховой коры бодрствующих мышей на модели последовательностей крика дискомфорта мышат

М. А. Егорова<sup>1</sup>, А. Г. Акимов<sup>1</sup>, Г. Д. Хорунжий<sup>✉1</sup>

<sup>1</sup> Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова, 194223, Россия, г. Санкт-Петербург, пр. Тореза, д. 44

### Сведения об авторах

Марина Александровна Егорова, SPIN-код: 3883-2885, Scopus AuthorID: 57216641258, ResearcherID: AAN-5197-2020, ORCID: 0000-0002-2650-5619, e-mail: [ema6913@yandex.ru](mailto:ema6913@yandex.ru)

Александр Григорьевич Акимов, SPIN-код: 7859-4191, Scopus AuthorID: 36442429100, ResearcherID: C-2820-2008, ORCID: 0000-0003-1659-6227, e-mail: [agakimov@yandex.ru](mailto:agakimov@yandex.ru)

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

**Для цитирования:** Егорова, М. А., Акимов, А. Г., Хорунжий, Г. Д. (2024) Проявления стимул-специфической адаптации в реакциях нейронов первичной слуховой коры бодрствующих мышей на модели последовательностей крика дискомфорта мышат. *Интегративная физиология*, т. 5, № 3, с. 318–324. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-3-318-324> EDN JGWHUM

**Получена** 23 октября 2024; прошла рецензирование 18 ноября 2024; принята 19 ноября 2024.

**Финансирование:** Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-25-00074.

**Права:** © М. А. Егорова, А. Г. Акимов, Г. Д. Хорунжий (2024). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY-NC 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).

**Аннотация.** Впервые исследованы нейрофизиологические проявления стимул-специфической адаптации в активности одиночных нейронов первичных полей слуховой коры у домашних мышей, находящихся в бодрствующем состоянии. В условиях адаптации реакций нейронов к звуковым последовательностям, состоящим из четырех идентичных тонов, временные интервалы между которыми были подобраны так, чтобы воспроизвести временную структуру серий криков дискомфорта мышат, взрослым самкам предъявляли пятый, девиантный тональный сигнал, частота которого отличалась от частоты первых четырех тональных импульсов серии. Это приводило к полному или частичному освобождению реакций нейронов от адаптации в ответах на пятый компонент последовательности, т. е. ответ на пятый тон существенно превышал ответы на второй — четвертый сигналы. Восстановление реакций на пятый сигнал серии наблюдали у разных нейронов при его различных частотах. Данный эффект был наиболее выражен при частотах пятого тона, отстоявших на 0,4–0,6 октавы в сторону низких или на 0,2–0,4 октавы — в сторону высоких частот от характеристической частоты нейрона. Обсуждается фундаментальная роль стимул-специфической адаптации в формировании реакций нейронов на новизну, включая ориентировочные реакции на звук.

**Ключевые слова:** слух, первичная слуховая кора, бодрствующие мыши, стимул-специфическая слуховая адаптация, одиночные нейроны

# Stimulus-specific adaptation in neuronal responses in the primary auditory cortex of awake mice: A model of mouse pups wriggling call sequences

M. A. Egorova<sup>1</sup>, A. G. Akimov<sup>1</sup>, G. D. Khorunzhii ✉<sup>1</sup>

<sup>1</sup>I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, 44 Toreza Ave., Saint Petersburg 194223, Russia

## Authors

Marina A. Egorova, SPIN: 3883-2885, Scopus AuthorID: 57216641258, ResearcherID: AAN-5197-2020, ORCID: 0000-0002-2650-5619, e-mail: ema6913@yandex.ru

Alexander G. Akimov, SPIN: 7859-4191, Scopus AuthorID: 36442429100, ResearcherID: C-2820-2008, ORCID: 0000-0003-1659-6227, e-mail: agakimov@yandex.ru

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

**For citation:** Egorova, M. A., Akimov, A. G., Khorunzhii, G. D. (2024) Stimulus-specific adaptation in neuronal responses in the primary auditory cortex of awake mice: A model of mouse pups wriggling call sequences. *Integrative Physiology*, vol. 5, no. 3, pp. 318–324. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2024-5-3-318-324> EDN JGWHUM

**Received** 23 October 2024; reviewed 18 November 2024; accepted 19 November 2024.

**Funding:** This study was financially supported by the funds of RSCF grant (project No 23-25-00074).

**Copyright:** © M. A. Egorova, A. G. Akimov, G. D. Khorunzhii (2024). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

**Abstract.** This study is the first to investigate the neurophysiological effects of stimulus-specific adaptation (SSA) on the activity of single neurons in the primary auditory cortex of awake house mice. We examined how neuronal responses adapt to sound sequences composed of four identical tones, with time intervals between the tones chosen to replicate the temporal structure of mouse pup wriggling calls. A fifth tone, differing in frequency from the first four, was presented to stimulate adult female mice. Following the presentation of the deviant tone, a recovery in neuronal responses was observed, either complete or partial, indicating a stronger response to the fifth tone compared to the second through fourth tones. The recovery was frequency-dependent, with the most pronounced effects occurring when the fifth tone frequency was 0.4–0.6 octaves lower or 0.2–0.4 octaves higher than the characteristic frequency of the neuron. These findings highlight the crucial role of SSA in shaping neuronal responses to novel stimuli, including the orienting responses to sound.

**Keywords:** hearing, primary auditory cortex, awake mice, stimulus-specific auditory adaptation, single neurons

## Введение

Хорошо известно, что общим свойством большинства биоакустических сигналов, включая коммуникационные сигналы животных и речевые стимулы, является наличие у них определенной временной структуры, позволяющей рассматривать их как последовательности звуковых событий. Очевидно, что временная структура этих последовательностей, особенно, продолжительность пауз между отдельными звуками, критически важна для их распознавания, что позволяет предположить функционирование в слуховой системе позвоночных нейрофизиологического механизма, ответственного за временной анализ звуковых последовательностей (т. е. их связывание и разделение во времени), а также за определение

биологической значимости данных акустических стимулов. Этот механизм, учитывая общие принципы структурно-функциональной организации слуховой системы в разных классах позвоночных животных, должен быть в высокой степени универсальным.

В качестве основного кандидата на эту роль на данный момент рассматривается слуховая адаптация — одна из форм пластичности мозга, имеющая непосредственную связь с обработкой входящего информационного потока (Bibikov 2010; Bregman 1990). В активности одиночных нейронов слуховых центров мозга она, как правило, проявляется как прекращение или существенное ослабление реакции данного нейрона на повторяющиеся звуковые сигналы, идентичные по своим характеристикам (Pérez-González et al. 2014; Ulanovsky et al. 2003; 2004). Одна

из форм слуховой адаптации — стимул-специфическая адаптация (Duque, Malmierca 2015; Duque et al. 2016; Malmierca et al. 2009; 2014; Pérez-González et al. 2024; Valerio et al. 2024). Основная ее черта — освобождение от адаптации, т. е. восстановление ответа нейрона до его начальной величины (или близкой к таковой) при изменении характеристик звука. Впервые изменение импульсной активности нейронов, которое могло быть трактовано как освобождение от стимул-специфической адаптации, было обнаружено у нейронов высшего слухового центра озерной лягушки, известного как полукружный торус (Bibikov 1977). К настоящему моменту присутствие данного эффекта однозначно подтверждено также в слуховой коре и слуховом центре среднего мозга млекопитающих (Malmierca et al. 2009; Ulanovsky et al. 2003; 2004). Таким образом, стимул-специфическая адаптация реакций слуховых нейронов на повторяющиеся звуки является общим свойством слуховых центров у позвоночных животных разных классов. Вместе с тем, все указанные выше работы, выполненные на млекопитающих, проводились исключительно в условиях анестезии. Особенности эффектов стимул-специфической адаптации в активности нейронов слуховых центров, бодрствующих млекопитающих, а именно, изменение выраженности адаптации и освобождение от нее в зависимости от изменения параметров предъявляемого звукового сигнала, остаются не исследованными. Настоящая работа представляет собой первую попытку детально проанализировать особенности стимул-специфической адаптации, возникающей в реакциях одиночных нейронов первичных областей слуховой коры бодрствующей домашней мыши (*Mus musculus*) при обработке звуковых последовательностей, имитирующих серии естественного сигнала дискорфа мышат.

## Методы исследования

В экспериментах выполняли внеклеточную электрофизиологическую регистрацию вызванных разрядов нейронов первичной слуховой коры мышцей *Mus musculus*, находившихся в состоянии бодрствования, самок гибридов F1 линий CBA и C57BL/6 в возрасте 8–15 недель. Методика подготовки животного к эксперименту подробно описана ранее (Egorova et al. 2024).

В качестве стимулов использовали последовательности звуковых сигналов, состоящие из пяти тональных посылок длительностью 100 мс, время нарастания и спада которых составляло 5 мс. Частота первых четырех импуль-

сов совпадала с характеристической частотой (ХЧ) нейрона, частота пятого — варьировала в диапазоне +/- одна октава относительно ХЧ нейрона (-1, -0,8, -0,6, -0,4, -0,2, -0,05, +0,2, +0,4, +0,6, +0,8, +1 октава). Уровень тонов составлял 30–40 дБ над порогом ответа нейрона, что соответствовало области оптимального ответа большинства нейронов слуховой коры (Egorova et al. 2005). Интервал между тональными составляющими одной серии составлял 4 мс. Такая временная структура серий обеспечивала устойчивый режим адаптации ответов нейронов (Malinina et al. 2016). Каждую серию предъявляли 20 раз с интервалом в 2 секунды. Подбор параметров последовательностей стимулов произведен с учетом поведенческих данных о наличии взаимосвязи между изучением вокализаций мышатами и восприятием последовательностей коммуникационных сигналов мышью-матерью (Gaub, Ehret 2005; Ehret, Riecke 2002).

Тестовые последовательности тональных сигналов генерировали при помощи D/A преобразователя платы TMS320C30, вставленной в персональный компьютер (тактовая частота 200 кГц, разрешение по амплитуде 16 бит, программа TMS2, Германия). Для излучения звука использовали электродинамический излучатель Sonotrack (Metris, Голландия). Неравномерность частотной характеристики излучателя составляла  $\pm 5$  дБ в диапазоне частот 3–65 кГц. Излучатель располагали контралатерально стороне регистрации импульсной активности на уровне головы животного на расстоянии 60 см под углом 45° справа относительно средне-сагиттальной плоскости.

Биполярные вольфрамовые изолированные лаком микроэлектроды (сопротивление кончика 2–3 МОм) вводили ортогонально поверхности мозга в каудальную часть височной коры левого полушария, которая, согласно литературным данным, у домашней мыши соответствует положению поля 41 неокортекса, т. е. первичной слуховой коры (Sidman et al. 1971). Поскольку индифферентный электрод при регистрации активности нейронов следовало закрепить на поверхности мозга мыши по возможности жестко, его фиксацию производили при помощи рентгеноконтрастного композита (Tetric EvoFlow Рефил), который, будучи нанесенным на поверхность черепа, отвердевал под воздействием синего света полимеризующей лампы (Woodpecker LED B). Ответы нейронов, положение которых по глубине соответствовало III–V слоям коры (т. е. 300–600 мкм), регистрировали дифференциальным способом. Импульсную

активность нейронов при помощи интерфейса CED1401plus переводили из аналоговой формы в цифровую и записывали на персональный компьютер (программный пакет Spike2) в форме стандартных импульсов для дальнейшей обработки. При обработке полученных данных оценку величины ответа нейрона на каждый из тональных сигналов, составляющих серию, производили путем подсчета числа спайков в нем. Для оценки выраженности адаптационных эффектов, возникающих в нейрональной активности при воздействии тестовой последовательности звуков, были получены зависимости величины ответа нейрона на пятый сигнал в серии, нормированного по ответу на четвертый сигнал, от частоты пятого сигнала.

Частотные рецептивные поля нейронов тестировали одиночными тонами в автоматическом режиме, т. е. при помощи контролируемой компьютером однотоновой парадигмы стимуляции. Тональные сигналы, длительность которых составляла 100 мс, а время нарастания и спада — 5 мс, предъявляли один раз в секунду (пауза между сигналами 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. Результаты настоящей работы основываются на данных регистрации и анализа характеристик активности 68 нейронов первичного (AI) и переднего (AAF) полей слуховой коры с ХЧ от 3,5 до 24 кГц у 11 домашних мышей, находящихся в состоянии бодрствования.

## Результаты и обсуждение

В первичных полях слуховой коры экспериментальных животных импульсные реакции 57 нейронов на последовательности сигналов проявляли устойчивую адаптацию. Еще у 11-ти нейронов данный эффект отсутствовал или был слабо выражен, причиной чего, видимо, была их высокая спонтанная активность, которая маскировала проявления адаптации. Характеристики активности этих нейронов были исключены из анализа полученных данных. Для остальной части нейронов было характерно частичное или полное восстановление их разрядов, вызванных пятым сигналом, частота которого была девиантной по отношению к частотам предыдущих тонов серии. Количество импульсов в ответах данного нейрона на второй — четвертый одинаковые компоненты звуковой последовательности было существенно ниже (вплоть до пол-

ного отсутствия ответов), чем в его реакциях на первый и пятый сигналы серии (4 мс, рис. 1), что свидетельствовало о присутствии эффектов стимул-специфической адаптации в активности большинства нейронов слуховой коры бодрствующих мышей. Восстановление величины ответа на пятый сигнал серии наблюдалось у разных нейронов при его различных частотах. Данные частоты всегда находились в пределах  $\pm$  одной октавы относительно ХЧ нейрона (рис. 1). Значительная ширина частотного диапазона, в котором у бодрствующей мыши при сдвиге частоты пятого сигнала происходило освобождение ответов корковых слуховых нейронов от стимул-специфической адаптации, как мы предполагаем, является следствием их широкой настройки по частоте. Дополнительным свидетельством этого были широкие частотные рецептивные поля нейронов. Вместе с тем, у большинства нейронов низко- и высокочастотные границы рецептивных полей находились в пределах одной октавы относительно ХЧ данного нейрона (рис. 1). Частотная область возбуждительного ответа нейрона оказалась неоднородна по степени выраженности в ней эффектов освобождения от адаптации — наиболее ярко они проявлялись при сдвиге частоты последнего компонента последовательности относительно ХЧ данного нейрона на 0,4–0,6 октавы в сторону низких или на 0,2–0,4 октавы — в сторону высоких частот. Анализ variability разряда нейрона, вызванного девиантным стимулом, выполненный нами по всей нейрональной частотной области возбуждительного ответа, показал, что по мере смещения частоты пятого тона в направлении ее границ реакция нейрона становилась существенно слабее (т. е. имело место уменьшение количества импульсов в разряде данного нейрона). Как правило, максимальное ослабление реакции на девиантный компонент серии соответствовало его частоте, на октаву отстоящей от характеристической частоты нейрона. Кроме того, у части исследованных нейронов, отличавшихся высокой частотой и нерегулярным характером спонтанной активности, доминирующей особенно в адаптированном режиме, эффекты освобождения от адаптации не были столь явными, как у единиц, спонтанная активность которых была менее частой.

Обнаруженное в настоящей работе свойство ответов нейронов слуховой коры бодрствующей мыши выходить из режима постстимульной адаптации к звуковым последовательностям (т. е. освобождаться от нее) при изменении частоты последнего компонента серии подтверждает фундаментальную и ключевую роль стимул-

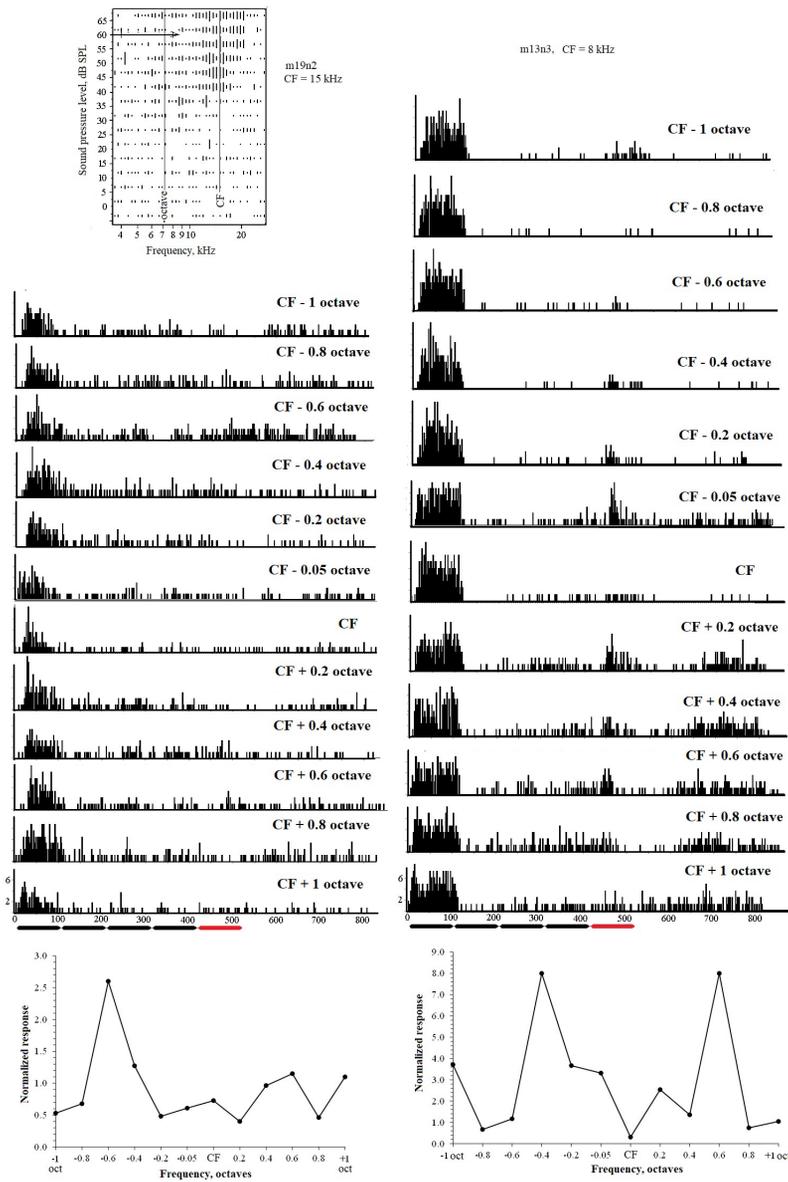


Рис. 1. Примеры освобождения от стимул-специфической адаптации ответов двух нейронов первичной слуховой коры бодрствующей мыши. В центре: перистимульные гистограммы ответов нейронов, вызванных сериями из четырех идентичных тонов и пятым девиантным тоном с изменяющейся частотой. Значение частоты пятого тона указано в октавных отношениях относительно ХЧ нейрона. Величина бина — 2 мс. Абсцисса — время, мс. Ордината — число спайков, N. Под гистограммами приведена отметка стимула, представляющего собой серию из 5-ти тонов длительностью 100 мс каждый. Вверху слева: частотное рецептивное поле нейрона. Высота каждого столбца диаграммы пропорциональна количеству спайков в ответе. Стрелки указывают на расположение тестируемых серий в рецептивном поле нейрона. Внизу: зависимость величины ответа тех же нейронов на 5-й тон в серии от его частоты. Величина ответа нейрона (число спайков) нормирована относительно его ответа на 4-й тон в серии, т. е. равна отношению числа спайков в ответе нейрона на 5-й тон к числу спайков в ответе на 4-й тон

Fig. 1. Examples of release from stimulus-specific adaptation in responses of two neurons in the primary auditory cortex of an awake mouse. The center shows peristimulus time histograms of neuronal responses evoked by a series of four identical tones followed by a fifth deviant tone with a varying frequency. The frequency of the fifth tone is indicated in octaves relative to the neuron's characteristic frequency (CF). The bin width is 2 ms. The abscissa represents time (ms), and the ordinate represents the number of spikes (N). Below each histogram, the stimulus marking a sequence of five 100-ms tones is depicted. Top left: The frequency receptive field. The height of each bar is proportional to the number of spikes in the response, with arrows indicating the location of the tested series within the receptive field of the neuron. Bottom: The response value of the same neurons to the fifth tone in the series, plotted as a function of its frequency. The magnitude of the neuron's response (number of spikes) is normalized relative to the response to the fourth tone, i. e., it represents the ratio of the number of spikes in the response to the fifth tone to the number of spikes in the response to the fourth tone

специфической адаптации в формировании реакций нейронов на новизну, включая ориентировочные реакции на звук. Эффект, показанный нами, таким образом, можно рассматривать как нейрофизиологическую основу избирательного выделения животным или человеком новой сенсорной информации из окружающего информационного континуума.

### 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 (Протокол № 1-2 от 26.01.2023).

### Ethics Approval

All experimental procedures involving mice in this study were conducted in accordance with

the ethical standards set forth by the legal regulations of the Russian Federation, the principles of the Basel Declaration, and the guidelines of the Commission on Bioethics of the I. M. Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry (Protocol No. 1-2, dated 26 January 2023).

### Вклад авторов

а. Егорова Марина Александровна — планирование исследования, проведение экспериментов, анализ и обсуждение результатов, написание текста статьи и подготовка рисунка;

б. Акимов Александр Григорьевич — проведение экспериментов, статистическая обработка полученных результатов;

в. Хорунжий Глеб Дмитриевич — первичная обработка и анализ данных, редактирование текста статьи, подготовка рисунка.

### Author Contributions

a. Marina A. Egorova — planned the study, conducted experiments, analyzed and discussed the results, wrote the manuscript, and prepared the figure;

b. Alexander G. Akimov — conducted experiments, performed statistical analysis of the obtained results;

c. Gleb D. Khorunzhii — conducted primary data processing and analysis, edited the manuscript, prepared the figure.

### References

- Bibikov, N. G. (1977) Nejrny novizny v slukhovoј sisteme lyagushki [“Novelty” neurons in the frog auditory system]. *Zhurnal vyšej nervnoj deyatelnosti im. I. P. Pavlova — Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 27, no. 5, pp. 1091–1098. (In Russian)
- Bibikov, N. G. (2010) Neurofiziologicheskie mehanizmy slukhovoј adaptatsii. 2. Effekty posledejstviya [Neurophysiological mechanisms of auditory adaptation. 2. Aftereffects]. *Uspekhi fiziologicheskikh nauk*, vol. 41, no. 4, pp. 77–92. (In Russian)
- Bregman, A. S. (1990) *Auditory scene analysis. The Perceptual Organization of Sound*. Cambridge: MIT Press, 790 p. <https://doi.org/10.7551/mitpress/1486.001.0001> (In English)
- Duque, D., Malmierca, M. S. (2015) Stimulus-specific adaptation in the inferior colliculus of the mouse: Anesthesia and spontaneous activity effects. *Brain Structure and Function*, vol. 220, no. 6, pp. 3385–3398. <https://doi.org/10.1007/s00429-014-0862-1> (In English)
- Duque, D., Wang, X., Nieto-Diego, J. et al. (2016) Neurons in the inferior colliculus of the rat show stimulus-specific adaptation for frequency, but not for intensity. *Scientific Reports*, vol. 6, article 24114. <https://doi.org/10.1038/srep24114> (In English)
- 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. A., Akimov, A. G., Khorunzhii, G. D. (2024) Time scale of adaptation at the tonal sequence processing in the awake mice auditory cortex neurons. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 60, no. 1, pp. 332–341. <https://doi.org/10.1134/S0022093024010241> (In English)

- Ehret, G., Riecke, S. (2002) Mice and humans perceive multiharmonic communication sounds in the same way. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, vol. 99, no. 1, pp. 479–482. <https://doi.org/10.1073/pnas.012361999> (In English)
- Gaub, S., Ehret, G. (2005) Grouping in auditory temporal perception and vocal production is mutually adapted: The case of wriggling calls of mice. *Journal of Comparative Physiology A*, vol. 191, no. 12, pp. 1131–1135. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0036-y> (In English)
- Malinina, E. S., Egorova, M. A., Khorunzhi, G. D., Akimov, A. G. (2016) Vremennaya shkala adaptatsii pri obrabotke zvukovykh posledovatelnoyev nejronami slukhovogo tsentra srednego mozga myshej [The time scale of adaptation in tonal sequence processing by the mouse auditory midbrain neurons]. *Doklady Akademii Nauk — Doklady Biological Sciences*, vol. 470, no. 1, pp. 209–213. <https://doi.org/10.1134/S001249661605001X> (In Russian)
- Malmierca, M. S., Cristaudo, S., Pérez-González, D., Covey, E. (2009) Stimulus-specific adaptation in the inferior colliculus of the anesthetized rat. *Journal of Neuroscience*, vol. 29, no. 17, pp. 5483–5493. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4153-08.2009> (In English)
- Malmierca, M. S., Sanchez-Vives, M. V., Escera, C., Bendixen, A. (2014) Neuronal adaptation, novelty detection and regularity encoding in audition. *Frontiers in Systems Neuroscience*, vol. 8, article 111. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2014.00111> (In English)
- Pérez-González, D., Lao-Rodríguez, A. B., Aedo-Sánchez, C., Malmierca, M. S. (2024) Acetylcholine modulates the precision of prediction error in the auditory cortex. *Elife*, vol. 12, article RP91475. <https://doi.org/10.7554/eLife.91475.3> (In English)
- Pérez-González, D., Malmierca, M. S. (2014) Adaptation in the auditory system: An overview. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, vol. 8, article 19. <https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00019> (In English)
- Sidman, R. L., Angevine, J. B., Pierce, E. T. (1971) *Atlas of the mouse brain and spinal cord*. Boston: Harvard University Press, 290 p. (In English)
- Ulanovsky, N., Las, L., Farkas, D., Nelken, I. (2004) Multiple time scales of adaptation in auditory cortex neurons. *Journal of Neuroscience*, vol. 24, no. 46, pp. 10440–10453. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1905-04.2004> (In English)
- Ulanovsky, N., Las, L., Nelken, I. (2003) Processing of low-probability sounds by cortical neurons. *Nature Neuroscience*, vol. 6, no. 4, pp. 391–398. <https://doi.org/10.1038/nn1032> (In English)
- Valerio, P., Rechenmann, J., Joshi, S. et al. (2024) Sequential maturation of stimulus-specific adaptation in the mouse lemniscal auditory system. *Science Advances*, vol. 10, no. 1, article eadi7624. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi7624> (In English)