



УДК 612.85.01

EDN DBPZKT

<https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-3-321-328>

Об упорядоченности временной структуры спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры мыши

Г. Д. Хорунжий ¹, М. А. Егорова ¹

¹Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН,
194223, Россия, Санкт-Петербург, пр. Тореза, 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: khorunzhii.gd@gmail.com

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

Для цитирования: Хорунжий, Г. Д., Егорова, М. А. (2025) Об упорядоченности временной структуры спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры мыши. *Интегративная физиология*, т. 6, № 3, с. 321–328. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-3-321-328> EDN DBPZKT

Получена 28 ноября 2025; прошла рецензирование 9 декабря 2025; принята 17 декабря 2025.

Финансирование: Работа выполнена за счёт средств федерального бюджета по государственному заданию № 075-00263-25-00.

Права: © Г. Д. Хорунжий, М. А. Егорова (2025). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях [лицензии CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Аннотация. В работе проанализированы временные параметры спонтанной (фоновой) активности одиночных нейронов первичной слуховой коры мышей, отражающие характер распределения фоновых импульсов во времени. У всех исследованных нейронов слуховой коры нами зарегистрирована высокая, упорядоченная во времени спонтанная активность. Данная временная упорядоченность проявлялась в том, что спонтанные импульсы каждого нейрона формировали пачки из 4–9 спайков. Частота генерации нейронами первичной слуховой коры мыши пачек спонтанных импульсов составляла от 6 до 16 Гц и соответствовала альфа-диапазону частот суммарной ритмической активности неокортекса. Отдельные пачки спонтанной активности у большинства нейронов формировали более крупные временные паттерны, условно обозначенные нами как «гиперпачки». Анализ вариабельности и периодичности временных паттернов спонтанной активности корковых слуховых нейронов в течение периода регистрации выявил признаки периодического процесса, что, очевидно, имеет большое значение в свете участия фоновой импульсации одиночных нейронов в установлении в слуховой коре баланса процессов возбуждения и торможения, оптимального для развития её реакции на звуковой сигнал. Обсуждается возможная роль временных паттернов спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры как основы для суммарной ритмической активности неокортекса.

Ключевые слова: домовая мышь, слуховая кора, одиночные нейроны, спонтанная активность, временные паттерны

On the ordered temporal structure of spontaneous activity in single neurons of the mouse auditory 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: 0000-0002-2650-5619, e-mail: ema6913@yandex.ru

For citation: Khorunzhii, G. D., Egorova, M. A. (2025) On the ordered temporal structure of spontaneous activity in single neurons of the mouse auditory cortex. *Integrative Physiology*, vol. 6, no. 3, pp. 321–328. <https://doi.org/10.33910/2687-1270-2025-6-3-321-328> EDN DBPZKT

Received 28 November 2025; reviewed 9 December 2025; accepted 17 December 2025.

Funding: This study was supported by the federal budget of the Russian Federation (state assignment No. 075-00263-25-00).

Copyright: © G. D. Khorunzhii, M. A. Egorova (2025). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY License 4.0.

Abstract. We analyzed the temporal structure of spontaneous spiking activity in single neurons of the mouse primary auditory cortex, focusing on the distribution of spikes over time. Recordings from all studied neurons revealed highly ordered spontaneous activity. This ordering manifested as spontaneous spikes organized into bursts of 4–9 spikes. The frequency of these spontaneous bursts ranged from 6 to 16 Hz, corresponding to the alpha frequency range of neocortical rhythmic activity. In most neurons, individual bursts further grouped into larger temporal patterns, which we term ‘hyperbursts’. Analysis of the variability and periodicity of these spontaneous discharge patterns revealed evidence of a periodic process. This periodicity may be significant given the role of spontaneous firing in establishing the excitatory-inhibitory balance within the auditory cortex, which is fundamental for shaping its response to sound. The article discusses the potential role of temporal structure in single-neuron spontaneous activity as a possible substrate for macroscopic neocortical rhythms.

Keywords: house mouse, auditory cortex, single neurons, spontaneous activity, temporal patterns

Введение

Хорошо известно, что высокая спонтанная (фоновая) активность является характерной особенностью нейронов слуховой области коры млекопитающих (Egorova 2005; Luczak et al. 2009; Sakata, Harris 2012), отличающей корковый уровень слуховой системы от стволового. В ранее выполненных работах показана временная упорядоченность спонтанных импульсов одиночных нейронов первичной слуховой коры (Egorova 2005), а также обоснована её роль в формировании функционального шаблона синхронизации процессов возбуждения и торможения в кортикоталамических нейронных сетях (Molnár et al. 2020). В экспериментах на трансгенных мышах — генетических моделях острой сенсо-невральной тугоухости — показано, что обширные функциональные изменения в слуховых центрах мозга таких животных сопряжены с нарушением нормальных временных

паттернов спонтанной активности нейронов этих центров (Kersbergen et al. 2022).

Тем не менее влияние фоновой импульсации одиночных слуховых нейронов на осуществляемую ими обработку звуковой информации остаётся не вполне понятным. Лишь в единичных работах исследуются её свойства (Bibikov 2013; Bibikov et al. 2019), в то время как основное внимание авторы уделяют изучению суммарной активности корковых слуховых нейронов (Luczak et al. 2009; Molnár et al. 2020; Sakata, Harris 2012). На сегодняшний день остаются мало исследованными как собственно свойства спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры, так и её роль в формировании особенностей ответов на звуковые сигналы и вклад в возникновение суммарных фоновых потенциалов слуховой коры.

Таким образом, настоящее исследование направлено на выявление особенностей временной структуры спонтанной активности одиночных

нейронов первичной слуховой коры мыши, потенциально значимых для анализа звуковых сигналов.

Методы исследования

Как показано в классическом морфофункциональном исследовании слуховой области коры домовой мыши (Stiebler et al. 1997), в её состав входят три первичных поля — первичное слуховое (AI), переднее слуховое (AAF) и ультразвуковое поле (UF). В настоящей работе выполняли внеклеточную электрофизиологическую регистрацию активности одиночных нейронов полей AI и AAF у 25 домовых мышей (*Mus musculus*, самок гибридов линии NMRI и диких мышей) в возрасте двух-трех месяцев. В экспериментах мыши находились в состоянии лёгкой анестезии, поддерживаемой внутривенными инъекциями смеси кетамина (кетавет, 35 мг/кг) и ксилазина (ромпун, 0,1 мг/кг) каждые 30–45 минут.

Покрытые изолирующим лаком вольфрамовые электроды (сопротивление кончика 3–8 Мом) погружали в участок височной коры левого полушария, у мыши соответствующий расположению первичной слуховой коры (Stiebler et al. 1997). Ввиду индивидуальных различий в расположении полей AI и AAF у домовых мышей для точного определения их границ у каждого животного слуховую кору картировали с шагом 200–500 мкм вдоль rostro-каудальной оси и 100–300 мкм вдоль dorso-вентральной оси. Основным критерием при локализации полей коры была тонотопическая организация с градиентом частот по rostro-каудальной оси, исследованная в работе (Stiebler et al. 1997). В поле AI характеристические частоты (ХЧ) нейронов убывали в rostro-каудальном направлении, в поле AAF порядок частот инвертировался, и они возрастали в rostro-каудальном направлении. Присутствие нейронов с ХЧ, превышающими 40 кГц, не представленными в полях AI и AAF, служило критерием локализации поля UF. Регистрацию производили на глубине 300–600 мкм, т. е. от III–V слоев коры.

Регистрации спонтанной активности каждого исследованного нейрона предшествовало получение его ответа на поисковый звуковой сигнал и определение его ХЧ. Для этого экспериментальному животному предъявляли одиночные звуковые тоны длительностью 100 мс, временем нарастания и спада 5 мс и межимпульсным интервалом 900 мс. Аналоговый генератор звука FG1617 производил непрерывный

тональный сигнал, после чего из него вырезали импульсы с указанной выше длительностью, крутизной склонов и частотой повторения при помощи специально изготовленного формирователя импульсов. Амплитуду тональных посылок регулировали, используя аттенюатор. Звуки в диапазоне частот 1–30 кГц излучали с помощью электродинамического излучателя, в диапазоне 12–75 кГц — с помощью электростатического излучателя (Egorova et al. 2001). Неравномерность частотной характеристики электродинамического излучателя составляла $\pm 6,5$ дБ на частотах 1–30 кГц, электростатического — ± 2 дБ в диапазоне частот 12–90 кГц. Излучатели располагали под углом 45° к сагитальной плоскости на расстоянии 60 см от уха животного, контралатеральной стороне регистрации. Уровни звукового давления сигналов (УЗД, дБ относительно 20 мкПа) измеряли в точке расположения ушной раковины мыши с помощью системы Брюль & Кьер: 6,5 мм микрофона 4135, предусилителя 2633 и измерительного усилителя 2606. При максимальных значениях используемых сигналов (90 дБ УЗД) уровень основной частоты на 35–50 дБ превышал уровень продуктов нелинейных искажений.

После обнаружения и определения ХЧ нейрона приступали непосредственно к регистрации его спонтанной активности в течение 15 мин в условиях отсутствия звукового сигнала. Регистрируемую активность нейрона усиливали в 10 000 раз при помощи усилителя биопотенциалов (DAM 80) и параллельно подавали на расположенный вне камеры громкоговоритель, осциллограф (Tektronix 5A14N) и оконный дискриминатор (WPI 120) для дальнейшей оцифровки при помощи специализированного интерфейса (CED 1401 Plus). Выведение регистрируемой активности на вход осциллографа обеспечивало постоянный визуальный контроль её характеристик (в т. ч. частоты сердечных сокращений) и позволяло оценивать глубину анестезии в ходе эксперимента.

Первичную обработку полученных данных проводили, пользуясь возможностями программного обеспечения CED — Spike2, позволявшими оценить у исследуемого нейрона количество пачек спонтанных импульсов, долю импульсов, организованных в пачки, среднее количество спайков в пачке, средние значения межимпульсного интервала в пачках и паузы между соседними пачками, а также среднюю частоту импульсации в пачках. После этого для каждого нейрона вычисляли фактическую и пуассоновскую вероятности возникновения наблюдаемых временных паттернов, а также

оценивали их вариабельность/постоянство путём расчёта фактора Фано. Статистическую обработку полученных данных производили с помощью программного пакета STATISTICA 10. В ходе работы были получены и проанализированы характеристики спонтанной активности 40 нейронов поля AI и 23 нейронов поля ААФ. Кроме того, в ходе экспериментов мы зарегистрировали спонтанную активность девяти нейронов поля UF, но, в силу малой выборки, результаты анализа её свойств не представлены в настоящем исследовании.

Результаты исследования

У всех нейронов обнаружена упорядоченная временная структура фоновой импульсации, которая проявлялась в группировке спонтанных спайков в пачки из четырёх — девяти импульсов у разных нейронов (рис. 1а, б). При идентификации пачек импульсов мы воспользовались способом оценки пачечной структуры спонтанной активности, согласно которому в качестве единичной пачки рассматривают серию из двух или более межимпульсных интервалов (длительность каждого из них — менее половины средней длительности интервала по всей реализации), ограниченную в начале и в конце единичными интервалами с длительностью, по меньшей мере, в полтора раза больше среднего значения (Vibikov 2013). Определённые в соответствии с этим

критерием пачки спонтанных спайков, зарегистрированные нами, были короткими (длительностью до нескольких десятков миллисекунд) разрядами с внутренними межимпульсными интервалами не более 40 мс, при интервалах между соседними пачками, превышающими длительность пачки (рис. 1а, б).

Число спайков в пачках отличалось не только у различных нейронов, но и в пределах двух-трёх импульсов между разными пачками одного и того же нейрона. Оценка вариабельности числа импульсов в пачках, выполненная для каждого нейрона, показала, что у 49% исследованных нейронов она не превышала одного спайка, а у 68% нейронов — двух. У 72% исследованных нейронов значения межимпульсного интервала в пачках составляли 2–20 мс. Пауза между соседними пачками у 80% исследованных нейронов составляла не более двух секунд. Нейроны генерировали пачки спонтанных разрядов с частотой 6–16 Гц. Пачки, как правило, группировались в более продолжительные временные паттерны длительностью до нескольких секунд, состоящие в среднем из 9–10 пачек, которые мы условно назвали «гиперпачками» (рис. 1а, б). «Гиперпачки» присутствовали в спонтанной активности 70% нейронов поля AI и 72% нейронов поля ААФ. У таких нейронов «гиперпачки» содержали почти 94% пачек импульсов. Пауза между соседними «гиперпачками» у разных нейронов составляла 4–20 с (рис. 1а, б).

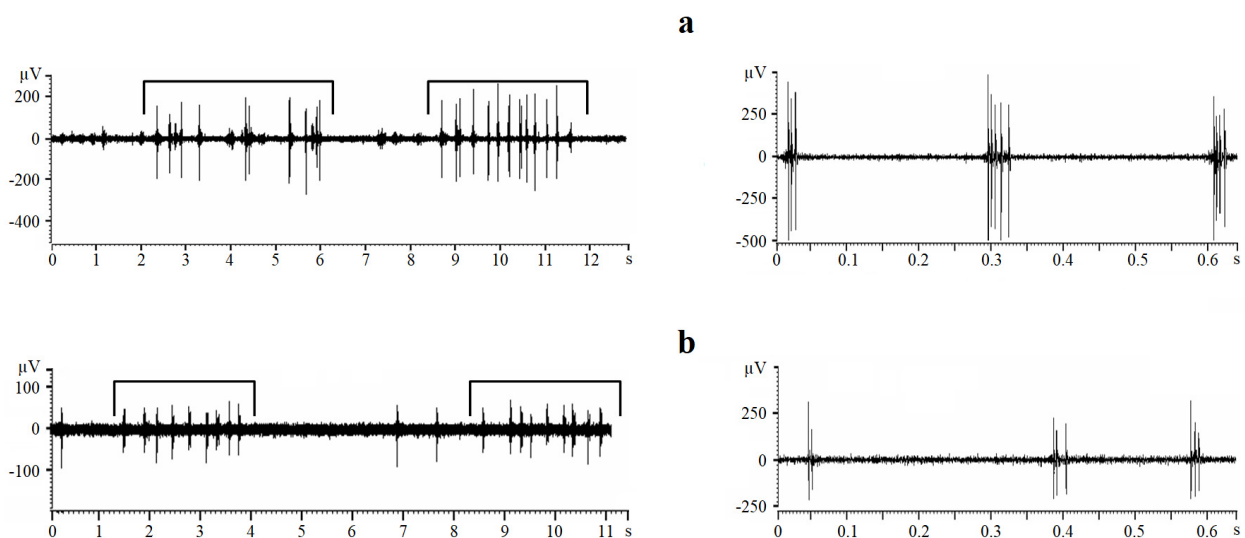


Рис. 1. Осциллограммы упорядоченной во времени спонтанной активности, типичной для одиночных нейронов первичного слухового поля AI (а) и переднего слухового поля ААФ (б), отражающие присутствие в ней «гиперпачек» (слева, выделены квадратными скобками) и внутреннюю структуру «гиперпачек» (справа)

Fig. 1. Oscillograms of temporally ordered spontaneous activity. Recordings are typical for neurons in the primary auditory field (AI, a) and the anterior auditory field (AAF, b), illustrating 'hyperbursts' (left, indicated by square brackets) and the internal structure of a 'hyperburst' (right)

При этом нейроны полей А1 и ААФ значительно не различались между собой по особенностям временных паттернов их спонтанной активности (тест Манна — Уитни, $p > 0,5$).

Фактическая вероятность упорядоченного временного распределения фоновых импульсов исследуемого нейрона, таким образом, оказалась близка к единице. В свою очередь, вероятность случайной генерации соответствующих временных паттернов спонтанной активности, описываемая распределением Пуассона, которую мы вычислили для исследованных нейронов, не превышала $1,06 \cdot 10^{-8}$ для пачек импульсов и $1,2 \cdot 10^{-7}$ — для «гиперпачек».

Для понимания возможного значения временной упорядоченности спонтанной активности исследованных нейронов для анализа звуковой информации необходимо знать, насколько эти временные паттерны стабильны и подчиняется ли их формирование каким-либо закономерностям.

В этой связи для 59 нейронов мы вычисляли так называемый фактор Фано, представляющий собой отношение дисперсии числа спонтанных спайков нейрона, наблюдаемых на данном временном интервале, к их среднему числу на этом же интервале (Bibikov 2013; Bibikov et al. 2019). Значения фактора Фано меньше 1,0, следовательно, соответствуют высокому постоянству временной структуры импульсной активности

нейрона и свидетельствуют о её стабильности. Полученные нами значения фактора Фано у исследованных нейронов полей А1 и ААФ занимали диапазон 0,05–21,2 (рис. 2, 3). У 68% исследованных нейронов они не превышали 1,0, указывая на высокую стабильность внутренней временной структуры пачек спонтанных импульсов у этих нейронов (рис. 2). Более 90% их фоновых импульсов были организованы в пачки (рис. 3).

У нейронов, для которых были получены значения фактора Фано, превышающие 1, в свою очередь, наблюдалось снижение доли импульсов в пачках и, соответственно, большая вариабельность временной структуры спонтанной активности (рис. 3). Регрессионный анализ по всей выборке подтвердил достоверную обратную взаимосвязь значений фактора Фано, полученных нами для нейронов слуховой коры мыши, и доли спонтанных импульсов, организованных у данного нейрона в пачки ($p < 0,01$) (рис. 3). Эта взаимосвязь была единственной обнаруженной нами статистически значимой корреляцией фактора Фано и свойств временных паттернов спонтанной активности нейронов. Взаимосвязь значений фактора Фано с такими показателями, как среднее количество импульсов в пачке, средний межимпульсный интервал в пачке и средняя величина паузы между соседними пачками, была недостоверна ($p > 0,5$).

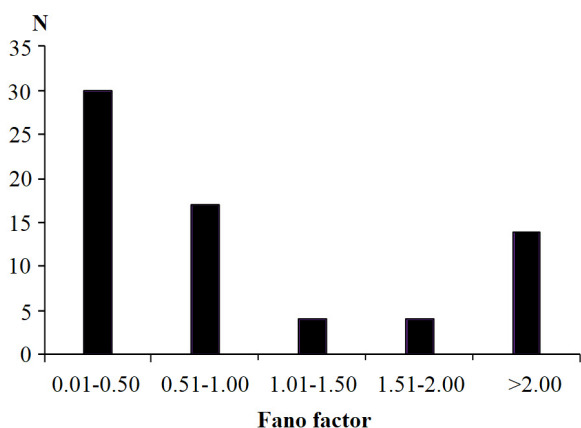


Рис. 2. Распределение числа нейронов первичной слуховой коры мыши в зависимости от значения фактора Фано. N — число нейронов

Fig. 2. Distribution of mouse primary auditory cortex neurons depending on the Fano factor value. N is the number of neurons

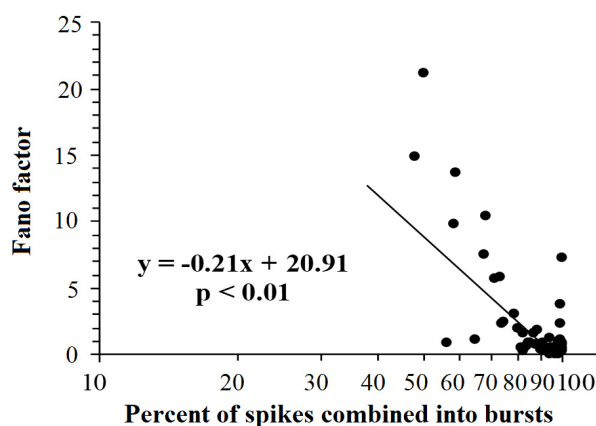


Рис. 3. Распределение значений фактора Фано, вычисленных для исследованных нейронов в зависимости от доли спонтанных импульсов, объединённых в пачки. Линия на графике соответствует приведённому рядом уравнению регрессии, $n = 59$

Fig. 3. Distribution of the Fano factor values calculated for the studied neurons depending on the percentage of spontaneous spikes incorporated into bursts. The line represents the regression equation shown, $n = 59$

Обсуждение результатов

Результаты представленной работы позволяют утверждать, что пачечная временная организация является общим свойством фоновой импульсации нейронов первичных полей слуховой коры мыши. Временная структура спонтанной активности корковых слуховых нейронов в наших условиях, по-видимому, стабильна, на что указывает выявленная отрицательная корреляция значений фактора Фано и доли импульсов в пачках. Эти данные согласуются с результатами систематического исследования характеристик фоновой импульсации одиночных нейронов полукруглого турса среднего мозга (*togus semicircularis*) травяной лягушки, авторы которого сообщают об отрицательной связи пачковости с фактором Фано (Bibikov 2013; Bibikov et al. 2019).

Можно предположить, что упорядоченная временная структура спонтанной активности нейронов слуховой коры является не случайным феноменом, а возникает в тесной взаимосвязи с процессами кортикальной обработки внешних звуковых сигналов. Сопоставление наших данных с результатами работ, выполненных ранее на уровне слуховых центров ствола мозга (в том числе у амфибий, для которых слуховой центр среднего мозга является высшим центром слуха) и выявивших отсутствие упорядоченности временной структуры спонтанной активности образующих их нейронов (Bibikov 2013; Bibikov et al. 2019; Pedemonte et al., 1997; Willott et al. 1988), также позволяет утверждать, что такие временные паттерны специфичны именно для коркового уровня слуховой системы.

В исследованиях суммарной фоновой активности нейронов слуховой коры крысы (Luczak et al. 2009) и мыши (Sakata, Harris 2012) выявлены две сменяющие друг друга фазы — активации (upstate) и понижения частоты спонтанной импульсации (downstate). Авторами этих работ отмечено сходство временной структуры обнаруженной ими фазы активации в спонтанной активности нейронов слуховой коры с временными паттернами их ответов на звук, что позволило предположить вклад фоновой импульсации в обеспечение оптимального соотношения процессов возбуждения и торможения в слуховой коре, облегчающего развитие ответа на предстоящий звуковой сигнал (Molnár et al. 2020). Возможно, «гиперпачки» в спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры, обнаруженные нами, соответствуют фазе активации, описанной в исследованиях их суммарной фоновой активности.

Ещё одним важным аспектом, привлекающим внимание исследователей, является взаимосвязь спонтанной активности одиночных сенсорных нейронов с процессами морфологического и функционального созревания сенсорных систем (Luhmann, Khazipov 2018; Molnár et al. 2020; Zucca et al. 2024). Известно, что в слуховой системе мыши синхронизованная спонтанная активность появляется у нейронов спирального ганглия улитки ещё в период созревания слуховой функции и в течение первых недель после рождения распространяется в восходящем слуховом пути от кортиева органа до слуховой коры (Babola et al. 2018; Zucca et al. 2024). При этом распространение спонтанной активности в нейронных сетях слуховых центров, включая первичную слуховую кору, совпадает с будущей тонотопической организацией этих центров, устанавливающейся после появления у локализованных в них нейронов вызванной звуком активности (Babola et al. 2018). По мере совершенствования в онтогенезе корковых нейронных сетей и в связи с активацией процессов обработки внешних сенсорных сигналов синхронизация спонтанной импульсации нейронов слуховой коры снижается (Leighton, Lohmann 2016). Тем не менее недавно получены данные о том, что в слуховой коре мыши группы нейронов, реагирующих на один и тот же звуковой сигнал, поддерживают более высокую коррелированную спонтанную активность на протяжении всего развития даже после того, как нейронные сети достигают анатомической и функциональной организации, подобной взрослой (Zucca et al. 2024). Это, по мнению авторов, указывает на то, что, хотя общая кортикальная сеть становится менее синхронизованной, нейроны, участвующие в обработке определённых характеристик звука, сохраняют более высокую синхронизацию активности, в том числе и фоновой (Zucca et al. 2024). Таким образом, очевидно, что в слуховой коре существуют внутренние механизмы, поддерживающие временную упорядоченность спонтанной импульсации нейронов в зависимости от специфики развития их реакций на звук, отражением чего, по-видимому, являются наблюдаемые нами временные паттерны.

Как мы наблюдали в представленном исследовании, у наркотизированных мышей нейроны первичной слуховой коры генерировали пачки спонтанных спайков с частотой, которая в целом соответствовала альфа-диапазону частот суммарной ритмической активности мозга (8–12 Гц) (McGill et al. 2025).

Немаловажным представляется факт, что все приведённые выше нейрофизиологические

исследования спонтанной активности у млекопитающих выполнялись в условиях анестезии. Вместе с тем хорошо известно, что при переходе в состояние активного бодрствования у человека и животных происходит десинхронизация альфа-активности и повышение мощности более высокочастотного бета-ритма (Laufs et al. 2006). Результаты представленного исследования позволяют поставить вопрос о роли пачечной временной структуры спонтанной активности одиночных нейронов слуховой коры как основы для височного «слухового» альфа-ритма. Таким образом, задачей будущих исследовательских работ, очевидно, является определение степени участия спонтанной активности нейронов слуховой коры в формировании суммарных биоэлектрических ритмов бодрствующего неокортекса.

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, утверждённым правовыми актами России, принципам Базельской декларации и рекомендациям Комиссии по биоэтике ИЭФБ РАН (Протокол № 1-2 от 26.01.2023 г.).

Ethics Approval

All the study procedures involving experimental animals (mice) complied with the ethical standards of the Russian Federation, the principles of the Basel Declaration, and the recommendations of the Commission on Bioethics (Protocol no. 1-2, 26 January 2023) of the Sechenov Institute of Evolutionary Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences.

Вклад авторов

а. Хорунжий Глеб Дмитриевич — проведение экспериментов, первичная обработка и анализ данных, написание текста статьи, подготовка рисунков;

б. Егорова Марина Александровна — планирование исследования, проведение экспериментов, анализ и обсуждение результатов, редактирование текста статьи и рисунков.

Author Contributions

a. Gleb D. Khorunzhii — experimental work, data analysis, manuscript writing, visualization;

b. Marina A. Egorova — conceptualization, experimental work, discussion, editing.

References

- Babola, T. A., Li, S., Gribizis, A. et al. (2018) Homeostatic control of spontaneous activity in the developing auditory system. *Neuron*, vol. 99, no. 3, pp. 511–524. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2018.07.004> (In English)
- Bibikov, N. G. (2013) On the existence of spontaneous neuronal bursting activity at the periphery of the amphibian auditory pathway. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, vol. 49, pp. 579–591. <https://doi.org/10.1134/S0022093013060054> (In English)
- Bibikov, N. G., Makushevich, I. V., Dymov, A. B. (2019) The fractal features of the background activity of neurons in the auditory center of the frog midbrain. *Biophysics*, vol. 64, pp. 400–409. <https://doi.org/10.1134/S0006350919030047> (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., 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)
- Kersbergen, C. J., Babola, T. A., Rock, J., Bergles, D. E. (2022) Developmental spontaneous activity promotes formation of sensory domains, frequency tuning and proper gain in central auditory circuits. *Cell Reports*, vol. 41, no. 7, article 111649. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7195670> (In English)
- Laufs, H., Holt, J. L., Elfont, R. et al. (2006) Where the BOLD signal goes when alpha EEG leaves. *Neuroimage*, vol. 31, no. 4, pp. 1408–1418. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.002> (In English)
- Leighton, A. H., Lohmann, C. (2016) The wiring of developing sensory circuits—from patterned spontaneous activity to synaptic plasticity mechanisms. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 10, article 71. <https://doi.org/10.3389/fncir.2016.00071> (In English)

- Luczak, A., Barthó, P., Harris, K. D. (2009) Spontaneous events outline the realm of possible sensory responses in neocortical populations. *Neuron*, vol. 62, no. 3, pp. 413–425. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.03.014> (In English)
- Luhmann, H. J., Khazipov, R. (2018) Neuronal activity patterns in the developing barrel cortex. *Neuroscience*, vol. 368, pp. 256–267. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.05.025> (In English)
- McGill, S. H., Xin, Q., Yadav, T. et al. (2025) Auditory sensory processing induces cortical and thalamic event-related desynchronization in the mouse. *PLoS One*, vol. 20, no. 10, article e0334293. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0334293> (In English)
- Molnár, Z., Luhmann, H. J., Kanold, P. O. (2020) Transient cortical circuits match spontaneous and sensory-driven activity during development. *Science*, vol. 370, no. 6514, article eabb2153. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.abb2153> (In English)
- Pedemonte, M., Torterolo, P., Velluti, R. A. (1997) In vivo intracellular characteristics of inferior colliculus neurons in guinea pigs. *Brain Research*, vol. 759, no. 1, pp. 24–31. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(97\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(97)00123-6) (In English)
- Sakata, S., Harris, K. D. (2012) Laminar-dependent effects of cortical state on auditory cortical spontaneous activity. *Frontiers in Neural Circuits*, vol. 6, article 109. <https://doi.org/10.3389/fncir.2012.00109> (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)
- Willott, J. F., Parham, K., Hunter, K. P. (1988) Response properties of inferior colliculus neurons in middle-aged C57BL/6J mice with presbycusis. *Hearing Research*, vol. 37, no. 1, pp. 15–27. [https://doi.org/10.1016/0378-5955\(88\)90074-3](https://doi.org/10.1016/0378-5955(88)90074-3) (In English)
- Zucca, S., La Rosa, C., Fellin, T. et al. (2024) Developmental encoding of natural sounds in the mouse auditory cortex. *Cerebral Cortex*, vol. 34, no. 11, article bhae438. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhae438> (In English)