European Journal of Neuroscience, Vol. 21, pp. 1943–1956, 2005

Opposite effects of tetanic stimulation of the auditory thalamus or auditory cortex on the acoustic startle reflex in awake rats

Juan Huang,[1] Xihong Wu,[1] John Yeomans[2] and Liang Li[1,2]

[1]Department of Psychology, Speech and Hearing Research Center, National Key Laboratory on Machine Perception, Peking University, Beijing, 100871, China

[2]Departments of Psychology and Zoology, Centre for Research on Biological Communication Systems, University of Toronto, Toronto, Ontario M5S 3G3, Canada

Keywords: auditory association cortex, fear potentiation of startle, $GABA_B$ receptor, lateral amygdala, medial geniculate nucleus

Abstract

The amygdala mediates both emotional learning and fear potentiation of startle. The lateral amygdala nucleus (LA) receives auditory inputs from both the auditory thalamus (medial geniculate nucleus; MGN) and auditory association cortex (AAC), and is critical for auditory fear conditioning. The central amygdala nucleus, which has intra-amygdaloid connections with LA, enhances startle magnitude via midbrain connections to the startle circuits. Tetanic stimulation of either MGN or AAC *in vitro* or *in vivo* can induce long-term potentiation in LA. In the present study, behavioural consequences of tetanization of these auditory afferents were investigated in awake rats. The acoustic startle reflex of rats was enhanced by tetanic stimulation of MGN, but suppressed by that of AAC. All the tetanization-induced changes of startle diminished within 24 h. Blockade of $GABA_B$ receptors in the LA area reversed the suppressive effect of tetanic stimulation of AAC on startle but did not change the enhancing effect of tetanic stimulation of MGN. Moreover, transient electrical stimulation of MGN enhanced the acoustic startle reflex when it lagged behind acoustic stimulation, but inhibited the acoustic startle reflex when it preceded acoustic stimulation. The results of the present study indicate that MGN and AAC afferents to LA play different roles in emotional modulation of startle, and AAC afferents are more influenced by inhibitory $GABA_B$ transmission in LA.

Introduction

e a e a e e s f e a a a (LA) e a es a f ea e (AFC) (H e e e & Da s, 1986; R a s & LeD ,

e a .

L -e e a (L P) LA, e ee s AFC (McKe a & S e -Ga a e , 1997; Q *et al.*, 1995, 1997; R a & LeD , 1995; R a *et al.*, 1997), ea e ee e a e e ee ea s a f MGN AAC ff e e s *in vitro* a *in vivo* (C a a *et al.*, 1990; Ba e *et al.*, 2002; C e & LeD , 1990; R a & LeD , 1995; a a a e *et al.*, 1995; H a & Ka e , 1998; e ss f *et al.*, 1999; a *et al.*, 2001;

D *et al.*, 2003; Ba e & LeD , 2004). H e a e s f e a za e L P s e a e e a e s e s e ff e e (*et al.*, 2001; D *et al.*, 2003). ff e e s a e ff e e as e LA a e e AFC. Be a a e s e e ees f e a za f e s e a ff e e s a e ee es a e f e e.

e a e s e s a e e e (ASR) es a e a e s f s e e a s e es a e e f a s e a e s e s . e a a a s esse a f ea e a f s a e f (e e s see Da s, 1992; Fe & Fa s e , 1999; Ge z & Da s, 2000). O f LA e a e s a e a f s e e a-a a e ee s a e ee a e e s (CE) f e a a a (P a e & A a a , 1998; Pa e *et al.*, 2004), e a s ee ee s e s a e e e s (R s e *et al.*, 1991; K e & E e , 1993; Fe *et al.*, 1997) a s a e e a s e a s e es ee e s a e e e s (R s e & Da s, 1988, 1990; e a s & P a , 1993; Fe *et al.*, 1994, 1996; F a a & e a s, 1995; Me & Da s, 1999, 2000). Da a e e a a a e ees e ASR (S e a a e e *et al.*, 1996) a a a- e ea s f e a a a e a ees e ASR (Fe *et al.*, 2000). s, ee a e a es e a a e LA a e e ee e e ASR.

LA e a (ee) e s e a e ea GABA e e e e s (La & Pa e, 1997, 1998; Ma a & S a , 1998). I e e s e a e s a a a es a e

Correspondence: D L a L , De a e f Ps e , Pe e s , Be , 100871, C a.

E- a : a @ .e .e ; a @ s e . .ea

Received 4 December 2004, revised 19 January 2005, accepted 6 February 2005

:10.1111/ .1460-9568.2005.04030.

$GABA_B$ eee s (H a & Gea , 1994; Sz e *et al*., 2000). I e eSe s , e eS a e ffE ee sf` e a e s a f` e e MGN AAC e ASR, a e sf` $GABA_B$ eee s e LA a ea e e a e s a ffE ee s.

Materials and methods

Experimental subjects

Ma e s a a s (*Rattus norvegicus*), 300 450 , a e f` C a es R e Ca a a (S C s a , Q e ee) e e Se a a 12- a e e e ( s a 07.00 ). e e s f` A a Ca e C ee f` e e es f` e Ca a a C e f` A a Ca e, a e e Se a ea e f` e a a s e e s s .

Surgery

De a e s ea a a a ee eS a e a s ee eSe e e Se e e (L & e a s, 2000). B e , e s e a a a aeS eS a (60 / , . .; M. .C. P a aee ea s, Ca e, ON, Ca a a) f` e ea e a e s a e (0.4 / . .), ee e ea ae (P as es O e, R a e, A, SA) a a a -s a e ee es (L & e a s, 2000) e e Se e s e e a ea (S e I s - e s, Da e, IL, SA) e a s f` 62 a s, a Se e a es f` Pa s & a s (1997). Re e e ee e a, a e a ea ae e e a e a LA (AP, −2.8 −3.8 ; ML, 5.4 , D , −7.5 ). B a e a ee e f` MGN s a e e a e a e a e a e f` e e a s f` MGN (AP, −5.4 ; ML, 3.2 ; D , −5.9 −6.2). e e a s f` MGN, e e s e e Sea , a a e ea a s s e a s e aS e f` f` e e e - ee e e s ea (Le a z & e e e , 1992), s e e a Se s a a ee s LA a e a es AFC (e. . D & LeD , 1999). B a e a ee e f` AAC s a e e a a e e a e e a ea E3 (AP, −5.8 ; ML, 6.5 ; D , −5.5). A ea E3 a s s e a AAC a ee s LA (Ma Sea *et al*., 1993; R a sB Js0.7(0) J61(&) J/8309.9(1999)-33.2(R a sB J S 93;)-38 &

LA, f e ea e s a f MGN. e See ($n = 5$) eee e sa e ee LA, f e ea e s a f e MGN. e e as E3 e ee es a LA ea ae e e as ass e s. e s ($n = 7$) eee e ae f e ee LA, f e ea e s a f E3. e See ($n = 5$) eee e sa e ee LA, f e ea e s a f E3. ee as MGN e ee es a ee as E3 e ee es ae f e - ee sf s e e e e a Se ee ef e as ese E e e 1. ese s as' sa e es ses a e e e e a za e e f è e e e se s e e e. Beea se a e a ae f e ee e eff ee e e a e f GABA$_B$ eee s e LA a ea a a e a ee , a e a ee a a e a s a e e se E e e 2 ee a e a a a ee e ee e a a ae ea ea e a e ee ea s a .

F ase e es f 20 , ese as e e e e f es a e a ee ae f e sa e a e a . I e a e fà e ee , as e e a ee ae es a e f a e a e a e s a a a ae s e s a e es . e es ee e as es a e a s a se E e e 1. ee a a s e e se f e a eff ee f ae f e ee e ASR. fA e ese as e e ee e a a ee ae es a e , e ee e a s a as e . A es f e ASRs e e e a s e a e e s ass e a e Se e a e fà e, 1 fà e, a 24 fà e e a e s a e a s.

Experiment 3: effects of tetanic stimulation on startle induced by pairing acoustic stimulation with electrical stimulation of MGN or TE3

I s e e e, e a e ( ) e e a se s a f MGN AAC a a a ff ee s a sa e; ( ) es, e e e a ff ee se e e a e e a e s a .

Ae s e s a as a e s es , a se (s e- se) e ee e a s a f MGN E3 ff e e es s e a s (ISIs), e −25, −20, −15, −10, −5, 0, 5, 10, 15, 20 a 25 s (L *et al*., 1998, 1999; L & e a s, 2000). P s e ISI a es e e e e as sd e e a e s e s s e e e ee e a s s. e e e f s e- se e ee e a s a as e a e 230 340 μA. E as MGN e ee es a e as E3 e ee es e e se .

Sa e es ses e e eas e a e a e f ese ISIs fè e, e a e fà e a 24 fà e a e a e a e s a f MGN E3 assessess e a es sa e es ses es f e a e s a . F e as e e ass e e a e ISI e ese e a a e a se - a a e .

Statistical analyses

A es f sa e es ses e e a z e f e a e a a es ee e e a a es f ase e s a e fè e e a e s a- . Sa s e a a a ses a e e a a e e ANOVA, e s ea ee e e se a $P < 0.05$.

Histology

A e e f es , e as e e e a e sef s e a a. Les s e e a e a a a DC e e (500 μA f 10 s) a e e e e es a e s a s es. e a s e e e e , s e 10% f a 30% s e se e sa , a e see e a 40 μ f a a e a e sa (−20 °C). See s e e e a e e e e ea s f ea a a e e e s.

Results

Histology

e s es f s a e e e es e e e e e s a e ese e F . 1. e e e s es se E e e 2 a e ese e F . 2. C e e a e e sf s a s es MGN E3 e e ase e a es f Pa s & as (1997). I E e e 1, e e e a e e sf e e e es sef s a MGN E3 e f 23 as (F . 1A). I E e e 2, e e e a e e sf ea a e sef e e a e e e es se f s a MGN E3 e f 19 as (F s 1B a 2). I E e e 3, e e e a e e sf e e e es sef s a MGN E3 e f 11 as (F . 1C). Be a a es s a e ese e f e a s e e e a e e sf e e e es se e e e e e s, a f e a s e e e a e e sf e e ea a e se E e e 2.

Experiment 1: effects of unilateral tetanic stimulation of MGN or TE3

e a es f ASR e e e f è e, e a e fà e, 1 fà e a 24 fà e e a e s a f MGN e e s ea ff e e ($F_{3,28} = 5.420$, $P < 0.05$) (F . 3A). *Post hoc* es s ea e a, e a e e ase e ASR f è e e a e s a , s a e es ses e a e fà e a 1 fà e a e a e a s a f MGN e e s ea e a ee ($P < 0.05$). H - e e, e sa e e a ee e as s ea 24 fà e e a e s a ($P > 0.05$).

e a es f ASR f è e, e a e fà e, 1 fà e a 24 fà e e a e s a f E3 e e a s s ea ff e e ($F_{3,20} = 3.800$, $P < 0.05$; F . 3B). H e e, e as e ff e e s f e a e s a f MGN, e ASR a e a s s esse fà e a e a e a e s a f E3. *Post hoc* es s ea e a e ASR a e a s s ea e e e e a e f a e a e a e s a f E3 ($P < 0.05$). s e e ASR a e a se 1 fà e e a e s a ($P < 0.05$) a sa ea e 24 a e ($P > 0.05$).

e e e ff e e sf f e e e s a f e e MGN ($F_{3,12} = 0.841$, $P > 0.05$) E3 ($F_{3,16} = 0.566$, $P > 0.05$) e ASR a e (F . 4), e e a s e e e ASR ee e e a e a 1 fà e s a f MGN, a e a e fà e s a f E3.

Experiment 2: effects of bilaterally blocking GABA$_B$ receptors in the LA area

F a s a e a e a e s a f MGN, - a ANOVA ea e a e e as s ea ff e e e e ASR a e e e e e as sa e e e a se ae f e e e ($F_{1,35} = 0.383$, $P = 0.542$). A s , e e as s ea e a e e e e es e a sa e ae f e ese a s ($F_{3,35} = 0.968$, $P = 0.424$).

F e 5A s s e ff e e sf a e a e a e s a f MGN a s e e e e sa e ae f e e e LA. S a a e a e a e s a f MGN, a e a e a e s a f MGN as sa e e e s ea e ea se e ASR

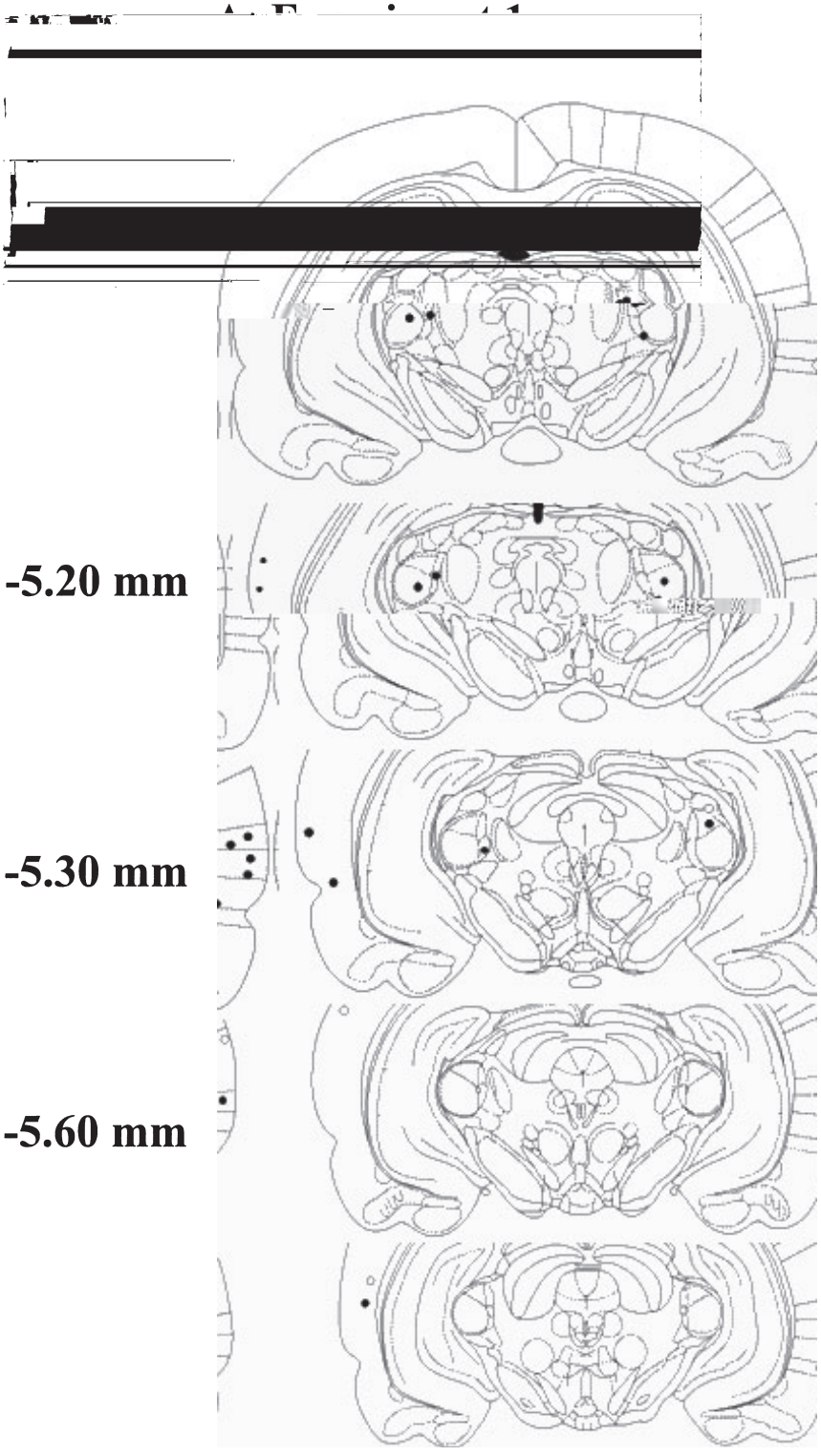

FIG. 1. L ea s f ee e f ea es a f ee sf e e a e ae ees (MGN) a af ea ass ea e e (AAC, a ea E3) f e eee e e s (Pa e A, E e e 1; Pa e B, E e e 2; Pa e C, E e e 3); ●, e ee e ea s e a e a eas; ○, e ee e ea s s e a e a eas. f ee a es sa e e ea a a see s ase Pa s & as (1997) sa ees e as e fe e .

($F_{3,16} = 4.832$, $P < 0.05$). *Post hoc* es s ea e a a e a e a e s a f MGN e as sa e ee LA e a e e a e e e ASR ($P < 0.05$). H e e, e ea za ffe ee as s ea e e 1 24 a e ($P > 0.05$). I e as ae f e ee LA, e ffe ee f a e a e a e s a f MGN as a s s ea ($F_{3,16} = 4.706$, $P < 0.05$). *Post hoc* es s ea e a, e a e f a e a e a e s a f MGN, e ASR ass ea e a ee ($P < 0.05$).

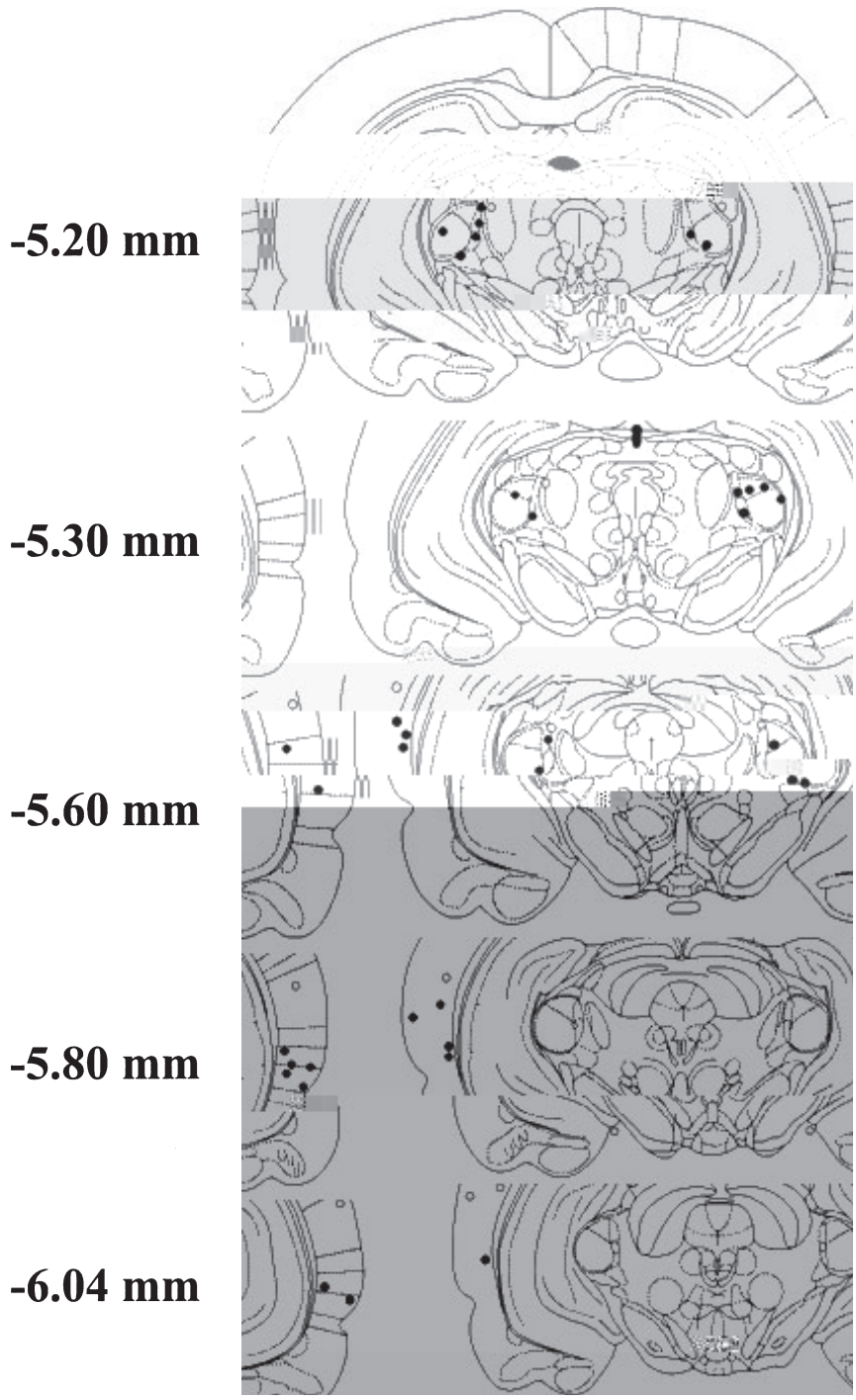

FIG. 1. C e

H e e, ee a e ff ee as s ea e e 1 24 a e ($P > 0.05$). e e ee sa s ea s ea ff e e ees e ee e a s a e e a s se E e e f a e a e a e s a f MGN a e a s a e e se s e e e ae f e ee ($F_{1,12} = 0.055$, $P > 0.05$).

F as a e a e a e s a f E3, - a ANOVA ea es a e e as a s ea ff e e ee e ee e a s sa e ee a se ae f e ee ($F_{1,31} = 14.128$, $P < 0.05$). A s , e e as a s ea e ae f es e a sa e ae f e ese a s ($F_{3,35} = 4.593$, $P < 0.05$).

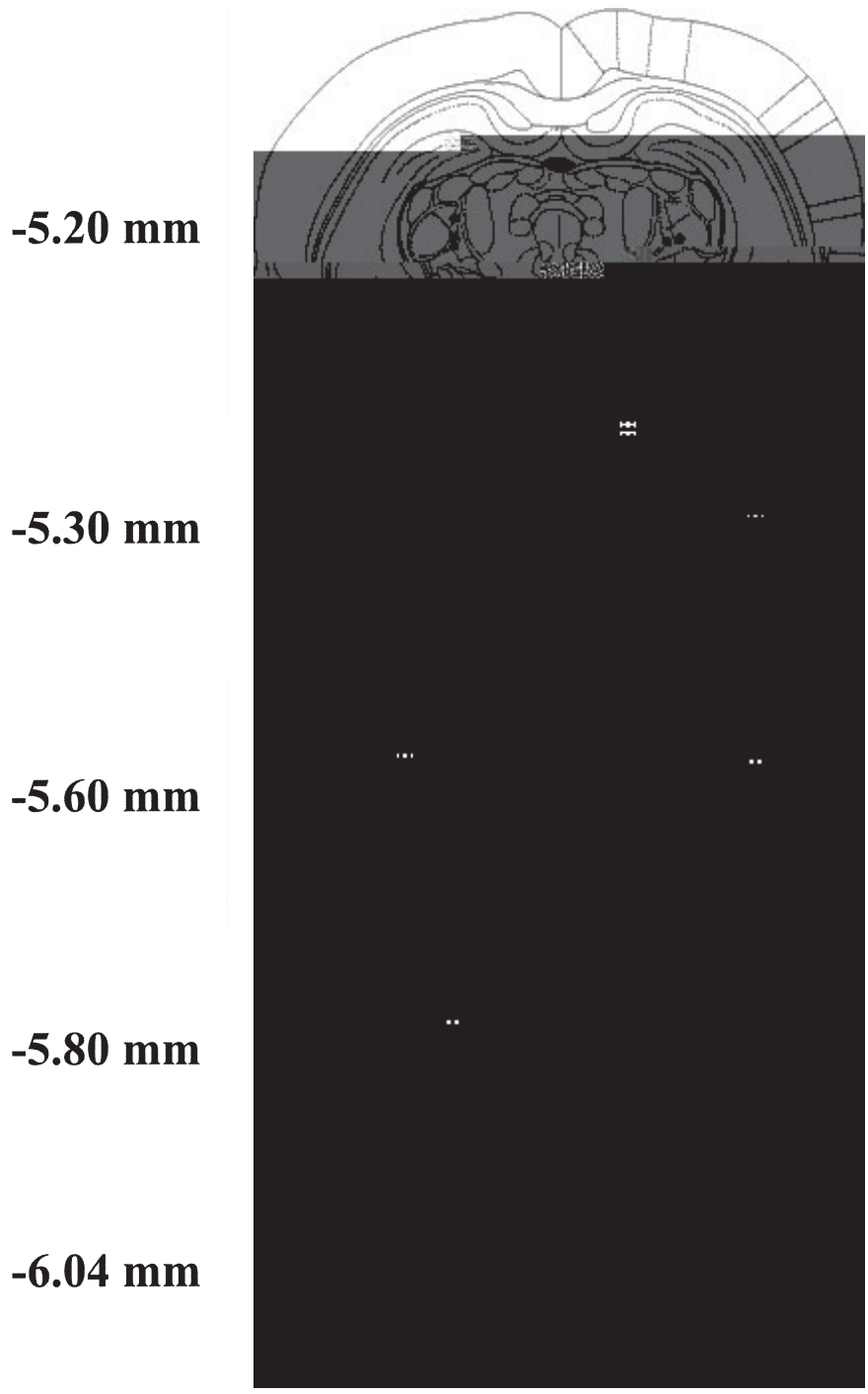

FIG. 1. C e

F e 5B s s eff ee s f a ea ea e s a f E3 a 1 ($P < 0.05$) fa e ea e s a f e E3. e as eee e e sa e ae f e ee LA. S a s ess ff ee as s ea 24 a e ($P > 0.05$). I e es- a ea ea e s a f E3, a ea ea e s a f , as ee f ae f e e LA, e ASR as E3 a s sa e ee s ea ee ease e ASR s ea e a ee ($F_{3,16} = 4.130$, $P < 0.05$). e e a ee e ($F_{3,12} = 4.570$, $P < 0.05$). *Post hoc* es s ea e a e ASR as s ea e a e ($P < 0.05$) a 1 ($P < 0.05$) fa e a es e e s ea s esse e a e ($P < 0.05$) a ea ea e s a f E3. e ASR e e e ase e

e e 24 ae. ee ee ee sa s ea s ea ff e e ees
e ee e as a ee as se E e e f a e a
ea e s a f E3 a e as a e e se s
e e e ae e ee ($F_{1,12} = 1.228$, $P > 0.05$).
F e 6 s s e a ze a es e AS e a s
eee ae e ee e a e s a . I ee f
ae e LA see e s e e.4(-1113(/518(80-/.4(3111s e)425.1,)-439113(/) F De a e)-337.7 aes)-312.5 s ea

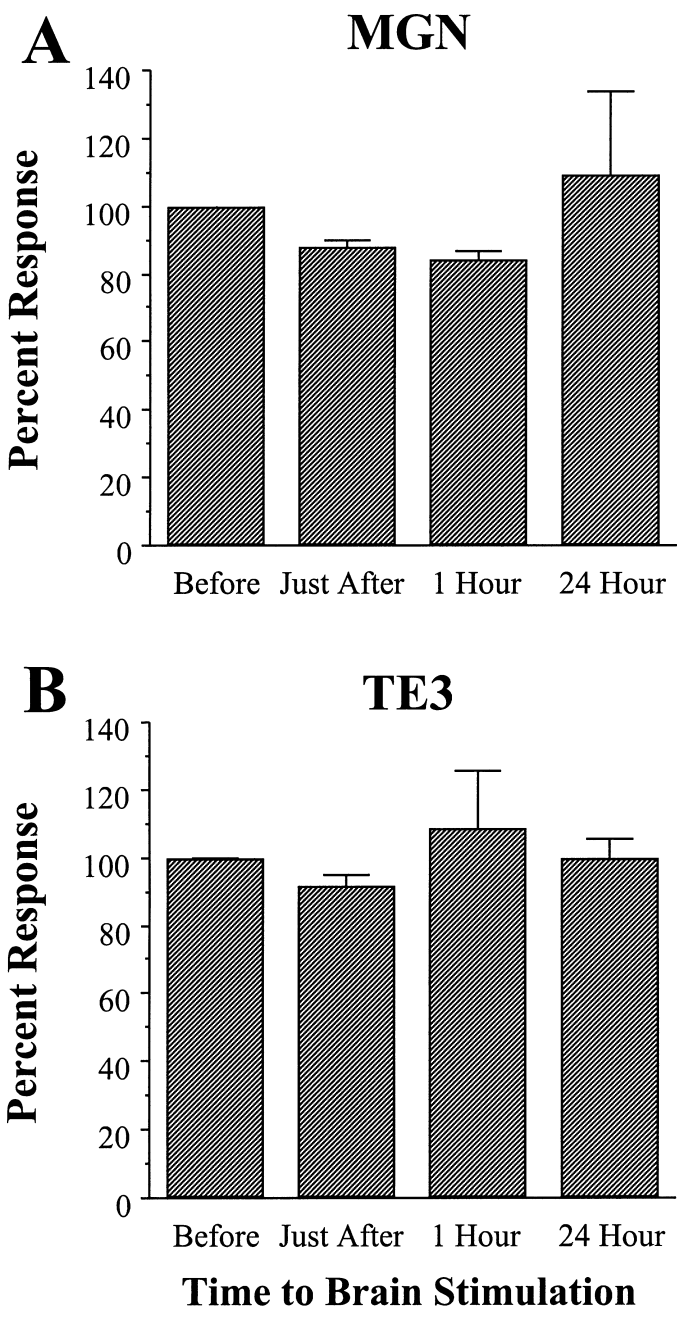

FIG. 4. N a ze a es f e ae s es a e e e (ASR) fe e, e ae fa e, 1 fa e a 24 fa e a ea f- e e e s s a e s a f MGN (Pa e A) E3 (Pa e B).

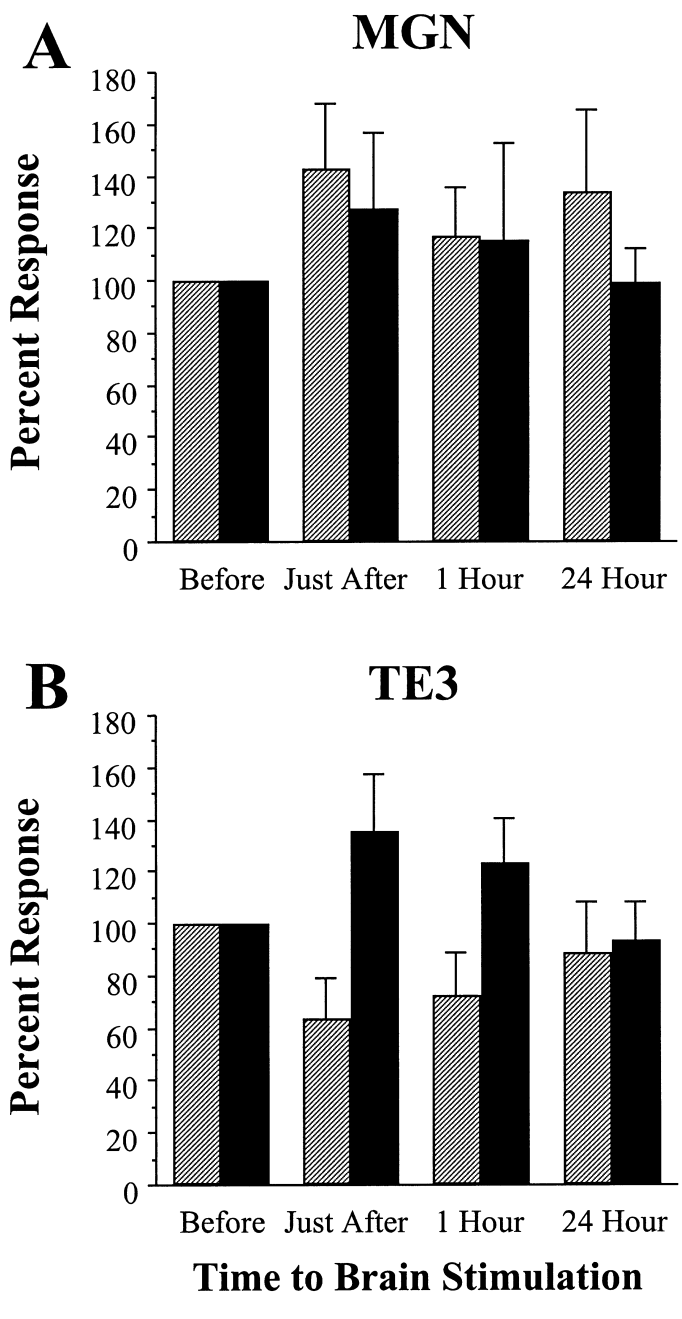

FIG. 5. N a ze a es f e ASR fe e, e ae fa e, 1 fa e a 24 fa e a ea ea e s a f MGN (Pa e A) E3 (Pa e B). L a s ea e e ASR f a s eee sa e ee ; a a s ea e e ASR f a s eee ae f e ee .

F a ea ea e s a f MGN, e sa e e s se a e s a a s a e a ee e ae ss a s ISIs. s e s a e f e e s se e e a s e a e e a e s a . e f- s a e, e e s se a e a e e e e a za e e.

e a f a e ae s e s a a a ea e ee ea s a f MGN, e a e f e s a e e s se a e ae s e s a a a ea e ee ea s a f E3 a s e ee e ISI ($F_{10,152} = 1.312$, $P > 0.05$; F . 7, e a e), a e e ae e ee ISI a ea za a s s ea ($F_{20,185} = 0.339$, $P > 0.05$). H e e, e e a s a s ea a ff ee f e a e s a ($F_{2,152} = 14.659$, $P < 0.05$). F

a ea ea e s a f E3, e sa e e s se a e s a a a ea e e e e ae ss a s ISIs. s e s a e f e e s se e e s a e a. e f- s a e e e s se a e a e e e e a za e e.

Discussion

Behavioural consequences of tetanic stimulation of the two auditory afferents

D e e *et al.* (2003) e e a a a e a s e a e f L P ee e a e e ee ea s a f MGN ff ee s a s

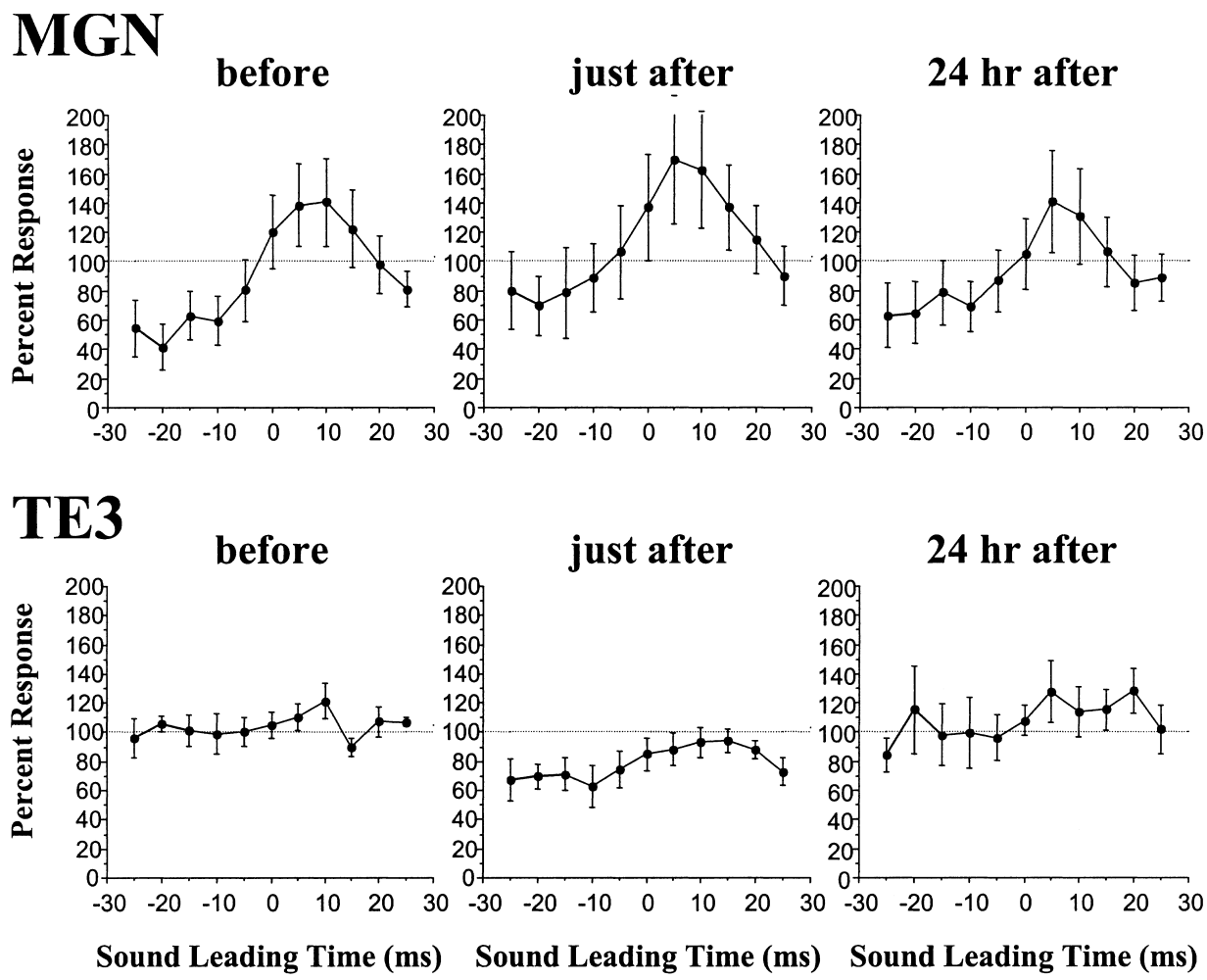

FIG. 7. N a ze a es f e s a e es ses a e ae s es a a a ea a se e ee ea s a f MGN (e a s) E3 (e a s) f è e, e a e fà e a 24 fà e a ea ea es a f MGN E3. S a e es ea e e ase e ASR f è e ea e s a .

e e e ee ea s s a e s (ea a 5 10 s) e e ae s e s a s s; a ( ) s ess e ASR e e e ee ea s s e (ea a −20 s F . 7) e ae s e s a s s. M e e, ea e s a f MGN e a ee e s a e es ses e a ae ss a s ISIs e a e s a e f e ISI f e . E as a e a e ff ee f a s e s a f MGN a e a a e a e a a (He *et al*., 2005) e e s a s ess ff ee f a s e s a f MGN s e e s a e ea s.

e a s e s a f MGN, a s e s a f AAC s a e e s a ff ee e ASR. A s e ea e s a f MGN, e a e s a f AAC e ee e s a e es ses e a ae ss a s ISIs. e ae f ff ee s f a s e s a f AAC f e s ess f e a ff e e ee e e e MGN a AAC a s a e.

MGN and AAC afferents to LA principal neurons and interneurons

e LA e a s e a e s a e e s ff e e ea, s e e ea a s ea e a ae e s es (MeD a , 1982; M se & e O s, 1983; Ra e *et al*., 1991; as & M ses, 1992; MeD a & A s e, 1993; S a f a a a e s LA e a e s f *et al*., 1993; La & Pa e, 1998; Ma a & Sa , 1998). B e a e s a e e s eee e e e a ff e e f MGN a AAC (L *et al*., 1996; La & Pa e, 1998; Ma a & Sa , 1999; Sz e *et al*., 2000; Ba e & LeD , 2004; s e *et al*., 2004).

A MGN ff e e s as e a e e e ee (Fa & LeD , 1997; s *et al*., 2000), e as a f e e a MGN LA s a ses, e e, ee e e s es, e e a e R1 s f *N*- e -D- as a a e e e s (NMDARs) a G R1 3 s sf α-a -3- -5- e -4- s az e a e (AMPA) e e s (LeD *et al*., 1991; Fa & LeD , 1997). Beea se e e s es ee a LA e a e s e e s (MeD a , 1982; M se & e O s, 1983; N ee a & Be -A , 1987) s eas a e se a e ee a e f MGN ff e e s s e e a e s a e e s.

S a MGN ff e e s, e as a f AAC a a e as e a e e e eesses e a e R1 a G R1 3 s (Fa & LeD , 1999). H e ef, s e eas , NMDARs e e a e e a a s ss s a MGN ff e e s, a esse e e se a AAC ff e e s (L *et al*., 1995, 1996; ess f & LeD , 1999; Z e *et al*., 2001). I e es , Sa a e ea es (Ma a & Sa , 1998; Sa & e A e a, 2003) a a a e s LA e a e s f

s a ses NMDA a AMPA eee s ef a aae e s LA e e s e e f NMDARs s e s a e e. e sass e a a a e ee ae f AACff e e s s e e s. As esze D e e *et al.* (2003), e ff e e ee e a f e e a AMPA s. NMDA eee s e ee MGN a AACff e e s LA a e e a ee a s e e ff e e f ea es f L P ee e ff e e s ees.

S e s ea s es s sass . *In vitro,* e a e s a f e e e a ea a e, e e a s a s ee f AAC LA, ees NMDAR- e e e L P LA e e - s a a e s s LA e a e s (Ma a & Sa , 1998). I a aes e ze ea s, e ee ea s a f e e a a e a e ea e s ees e a e ff ee s e a e s a e e s (La & Pa e, 1998). I a e a, e e a es se f e a e s -e e e ea s s a a e-a e e a za as e s f see s, e a a a e f e e s ea e e es es. O e e a , s -a e e e a es ses f e e s e ea s a e e e ea se s a e e s e a a e a e. M e e, e e a es se e f e e s e es s e es se e f e a e s. ese es ss ea ss a e a e s a f AAC a ees L P e e s. s es e s e a a f es ess ff ee f ea e s a f AAC e ASR(e e e a a see e se ss e f e e e se Pa e *et al.*, 2004).

Tetanic stimulation and fear conditioning

e a e s a s a a e a a f e e e a e a za a s e ff e e f f ea e e e a a s a e a e. e a e s a f MGN AAC f ee e e s s a ea ses e e e a f es a e e sa ss a e ees LA a e sa e e, s a a e a f sf e e s s (CS) a sf e e s s (S). H e e, ass e a d ea e e es e e e e a e a f ea es a e CS s LA a s e a za f e sa e e s e S. sa e a e s a f MGN AAC s e He a e, e L P a e s a ee e a e s a LA a e e sa e a s e a a L P a e s a ee f ea e .

A e e e a e e, e e, as ee e e e a e a s- ee L P a f ea -e - ee L P LA s a e s a e e a s s. I LA, L P ee e a e s a f e MGN AAC s a s e e a a s f NMDAR, AP (H a & Ka e, 1998; Ba e & LeD , 2004). M e e, e s e e e ef NMDARs s a e a s e LA f ea e as ese R es *et al.* (2001). I e s , f s f e s e e a a s f e NR2B s f NMDARs, f e , LA e a e s a se f AFC a e e e a s ee e se fa e a . f s f f e fa e e a e s a se a e e ess f e s ea e f ea e . s, NMDARs a e - a e e NR2B s a e a e a a f AFC.

Behavioural significance of the different effects of thalamic and cortical stimulation

NMDARs a e e a a e e e e a a s ss s f MGN ff e e s LA e a e s. I e s, a a e e f MGN, f AAC, a e a ass e a e NMDARs a e a e s LA. s e a e s a a e a a f ff e e a d e s f MGN a AACff e e s.

LA e a s a ea s a s f e a e s; e ass e a e ea a a s e f a e s a e e ass e a e - e e s a e (Re a *et al.*, 2001). As se Ba *et al.* (2001), e e ea e e NMDARs a a e- a e ea e e a e s (GCCs) s ee ess a e ee a s s e - e f ea e , e s ass e a e ea a a e ases f L P. H e e, e a za f es a e s LA a ees NMDAR- e e e GCC- e e e L P LA (H a & Ka e, 1998; Ba e *et al.*, 2002), a ea e e NMDARs GCCs s esse a s s - e e , e s ass e a e ea ase f L P. Beea se e a za f es a e s LA a ees NMDAR- e e e GCC- e e e L P LA (H a & Ka e, 1998; Ba e *et al.*, 2002), e s a e s se e ese s a D e e *et al.* (2003) a a e a s e e GCC- e e e a e ase f L P, a ees - e s ea s a e e a es. e e f è e e sze a f ea e , MGN a AAC a e ff e e e s s - e e , e a ea ass e a e s - e s a ee a es e e a se s es s f e e s.

Beea se AAC a MGN ee ff e e e e s f s a ee ss- e ee a a s s e , e AAC e LA e e s s ea e a e MGN e f s a e e . D AFC, MGN a a e a e e e ea ase f L P LA e a ee s a a f e ea ase f L P ea e a e e a e ase f L P. D e e f se s s a e e a e CS, MGN- e e e s - e e s e e. e AACff e e s a a a a ' e e e e s - e e a e LA e e s, a e ea s e ee e CS a s - e e e s ee e. I a , e as a ea e e s f e a aa, e e e e s a a ee s f AAC (S & Casse , 1997), a s se s a s e a e e (S a - e a *et al.*, 1984). e a e e, , se s ass e a a ee s s e ea a s e es, e MGN (e. . D a *et al.*, 1969). S a s f e a aa MGN a f e a e e a e e sse a f e e e e f se a e a - ee e a a e e a s f MGN (D e *et al.*, 2001). H e e, ee a a ee f e a aa MGN a e ee e e e. e a e f ee ea ee s e ee MGN a e a a d e s e ss a ee a es f s a e a e ee e a a a a e a e e s e e a e e ee e a aa a e a a a s. e f è e, f a f s - e e es, MGN ff e e s a a e - ' e e AACff e e s a a e - ' e e AFC. s e ss a ea s e e sse e ass a e s e a f ase a a e a a s e s ees s ea a e ea e e e a s e e ea a a (LeD , 1995).

A new model and the inhibitory effect of tetanic stimulation of AAC on startle

Ree e , Pa e *et al.* (2004) se a e e a e f AFC. O e e e e s e s s a GABAe e e ea a e (I C) ee e s e s, e a e e se e ee e as a e a e e a CE f e a a a, e e e ee a e ee LA a CE. O e I C ee e s e ees ee a f ee f- a

Summary

e a e se e ASR as a e a a e e ea effe ee s f e a e s a f MGN AAC. e es s ea e a e a za f MGN e a ees e ASR e a za f AAC s esses e ASR. e s ess effe ee f e a za f AAC s e a e a GABA$_B$ a s ss e LA a ea. s MGN a AAC a a ff e e es e a AFC. Base s a e s s es, a e f e a a as e a e ffe ee s f e a e s a f MGN AAC s a e s s F . 8.

e ee a e I C ee e s e e ee f e a e a e e a e (R e *et al*., 2000), a e s e a ea e I C ee e s e s e e a e s s a e f CE ee s. O f LA e e e a e a ea e I C ee e s e s e e a ea e I C ee e s e s a e se e s CE ee s. e a es s a a e ea se ae a LA ea ses a e ea se CE s.

I e es , e f a e e (IL) f e e a f e a e e (PFC), e e e e es ee f AAC (Ba as *et al*., 1999) a ee sses f a ass e a e AFC (Bae *et al*., 2001), s ee s I C ee e s e s (Se sae *et al*., 1989; MeD a *et al*., 1996; F ee a *et al*., 2000). Da a e IL a s e e s a ea (L & S a , 1998) a e e (M a *et al*., 1993; Q *et al*., 2000). E ee ea s a f IL e ees es s e ess f CE ee s (Q *et al*., 2003) a e e f ea (M a *et al*., 2004). s a a a ss e e a a f e s ess effe ee f e a e s a f AAC e ASR s a e a e s a f AAC e s d e a ea e s: e ea se e e a f IL ee s, e ea se e e a f a a I C ee s a CE ee s, e ea se f CE ee s a e e a s ess f e ASR. F e es- a s ee e es s ess a , a e a , es a e e e e f CE ee s I C ee s s e a e GABA$_B$ a s ss .

D e, A.D., S , D.M., a , A. & Ga e, M. (2001) Me a e e ae, a aaa e aee ea a - ee e a ae se a e a aee ea a s a e ea es s. *J. Neurosci.*, **21**, 3271 3281.

Fa , C.R. & LeD , J.E. (1997) NMDA a AMPA eee s e aea ee s f ea aaae ss a e a aa eff ee s. *Synapse*, **27**, 106 121.

Fa , C.R. & Le , J.E. (1999) ff ee f a e a e e s a se aea a aa e s a e ess NMDA a AMPA eee s. *Synapse*, **33**, 218 229.

Fe , M. (2001) I ee sf e NMDA eee a a s a s - e a eae e aea ee sf ea aa e ee ess f f ea - e a e sa ea f eez . *J. Neurosci.*, **21**, 4111 4115.

Fe , M. & Fa se , M.S. (1999) e e a a ea a e e e ea as sf e e f ea . *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **23**, 743 760.

Fe , M., K e , M. & Se z e, H. . (1994) Les sf eee a a e e se s za f e ae s e sa e es se a s. *Brain Res.*, **661**, 163 173.

Fe , M., K e , M. & Se z e, H. . (1996) Les sf eee a a e e e f ea as eas e e e a e sa e a a . *Behav. Brain Res.*, **74**, 127 134.

Fe , M., K e , M. & Se z e, H. . (1997) C e - e eas f ae e ea a e e e a e e s e a es e e ess f f ea - e a e sa e e a . *Eur. J. Neurosci.*, **9**, 299 305.

Fe , M., L , L. & e a s, J.S. (2001) B a se e e s e a e se f e sa e e e . *Psychopharmacology*, **156**, 216 224.

Fe , M., Se e a e e, I. & K e , M. (2000) A a N- e -D- as a a e a a a-a e a e A eee s e a e se s a a a a e- e e e a a s. *Neuroscience*, **98**, 55 60.

Fa a a , P. . & e a s, J.S. (1995) Fea - e a e sa e a e e e ea -e e sa e e a e s a ses s a e a a . *Behav. Neurosci.*, **109**, 669 680.

F ee a , L.J., I se , .R. & S , . (2000) S e ea ee sf a ea 25 (s e a e e) f e a e a e e . *J. Comp. Neurol.*, **421**, 172 188.

Ge z, J.C. & Da s, M. (2000) s Pa a e - e e a a s es a e e a s s a es f e a ea a e . *Learn. Mem.*, **7**, 257 266.

Ge e, M.A., S e , N.R., Ma s ae , R.S. & B ff , D.L. (1990) Sa e es se es f se s a a a a e e s se z e a. *Brain Res. Bull.*, **25**, 485 498.

G se s, K.A. & Ma e , S. (2001) C e a a a f ea e a e a e a e a ea, a sa, a ee a a a e e a s. *Learn. Mem.*, **8**, 148 155.

G a a , F.K. (1975) e e ess sa ff ee sf ea es a . *Psychophysiology*, **12**, 238 248.

He, S.-C., H a , J., , .-H. & L , L. (2005) G a a e a GABA$_B$ a s ss s a e a a a a e e sa e- e EMG e a ea se a e a f a a a s. *Neurosci. Lett.*, **374**, 113 118.

H e e e , J. & Da s, M. (1986) Les sf e a a a, f e e e e e e e s, e e e f ea as eas e e e a e sa e a a . *Behav. Neurosci.*, **100**, 11 12.

Hff a , H.S. & Is , J.R. (1980) Re e ea e a f sa e. 1. S e e ea s a e ea f e e s s s e ee ses se s . *Psychol. Rev.*, **87**, 175 189.

H a , C.C. & Gea , P. . (1994) Pa e - se e ess f e N-Me -D- As a a e e e - e a e s a e e as e a a a. *Br. J. Pharmacol.*, **113**, 1029 1035.

H a , . . & Ka e, E.R. (1998) P ss a e e a PKA- e e e e ess f L P e a e a a a a. *Neuron*, **21**, 169 178.

Is , J.R. & Hff a , H.S. (1983) Re e ea e a f sa e. 2. e a a s s f a s a s e e . *Psychol. Bull.*, **94**, 3 17.

K e , M. (1993) M e ee sf e e a e a a e- e e e a s, a s-(s- - s)-1-a -e e e a e-1,3- ea a e (a s-ACPD) e a a a e ease e a e s e s a e es se f a s. *Brain Res.*, **629**, 176 180.

K e , M. & E e , . (1993) E a e e e f e a e s e s s a f a e e a a a f e e e a a a a/ a s a e e sf Me e e e e e a f a . *Exp. Brain Res.*, **93**, 231 241.

La , E.J. & Pa e, D. (1997) S a eesses a e e es ses f ea a e a a a ee e s e a s ff e e s. *J. Neurophysiol.*, **77**, 341 352.

La , E.J. & Pa e, D. (1998) S a e es s e essf e e sf e ea a e a a a a e e s. *Neuroscience*, **83**, 877 889.

LeD , J.E. (1995) E e e f e a . *Annu. Rev. Psychol.*, **46**, 209 235.

LeD , J.E. (2000) E e e s e a . *Annu. Rev. Neurosci.*, **23**, 155 184.

LeD , J.E., Fa , C.R. & M e, .A. (1991) as e e a s a e ass e a sf a a a -a a ee s e a . *Exp. Brain Res.*, **85**, 577 586.

LeD , J.E., Fa , C. & R e , D.A. (1990) a e a za f e s e ae s e a a s a ee e a a a. *J. Neurosci.*, **10**, 1043 1054.

Le a z, R.C. & e e e, N.M. (1992) F e e e -Se ee s e a e a ee ess a a e a e a e a a a s. *Brain Res.*, **583**, 81 92.

L , L., F , J.D. & e a s, J.S. (1999) ff ee s f a e a ee ea s a f e e a a a ae s e s a e. *Brain Res.*, **836**, 164 172.

L , .F., P s, R. & LeD , J.E. (1995) NMDA a -NMDA eee s e e s a e a s ss e ee e e a e e a e a e a ee sf e a a a. *Exp. Brain Res.*, **105**, 87 100.

L , L., P e e, R.R.M. & e a s, J.S. (1998) P e se f a e s e e a sa ef as a e a ee ea s a f e f e e e s. *Behav. Neurosci.*, **112**, 1187 1198.

L , L. & S a , J. (1998) Res e e es s e a f è a s a ea s e e e sa ea s a se a ea a s. *Physiol. Behav.*, **65**, 371 379.

L , L., Se , S. & e a s, J.S. (2001) C sf e es a e e s a es s a a e e sa e e e . *Neuroscience*, **106**, 811 821.

L , .F., S z a , G.E. & LeD , J.E. (1996) C e e e a se a a e s a e a a a a e f s e a a a sa a e e se ff e e ss a e e e e s: I a e a a e a e e a e e s f e a e a a s. *Learn. Mem.*, **3**, 229 242.

L , L. & e a s, J.S. (1999) S a e e e a e s e a e a s e sa e. *Neuroscience*, **90**, 139 152.

L , L. & e a s, J.S. (2000) s a e a a a e e e a s a s e f e se f e sa e e e . *Brain Res. Prot.*, **5**, 67 74.

L , L. & e, Q. (2002) A a e e sses a a a e f e e e s. *Hear. Res.*, **168**, 98 109.

L , C.M., a , ., L a , ., Ma, C., Ma, C.F., Ga , ., L , ., e a s, J.S. & L , L. (2002) E a e e e f e e e a e e sa e- e es ses e a e s a f e s e e e e s. *NeuroReport*, **13**, 1769 1773.

Ma a , N.K. & Sa , P. (1998) Ca e - e a e AMPA eee s e a e - e e a e e s e a a a. *Nature*, **394**, 683 687.

Ma a , N.K. & Sa , P. (1999) E e a s a e s a a e sf e a e a a a a. *Eur. J. Neurosci.*, **11**, 1217 1222.

Ma e , S. (1996) S a e a s ss a a s e e a a A e e s f f ea e e e e s. *Mol. Neurobiol.*, **13**, 1 22.

Ma s , R., Hff a , H.S. & S , C.L. (1973) e a e a a e s sa e e e f a . *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **82**, 507 511.

Masea , F., MeD a , A.J. & C e a , J.R. (1993) C e a a a e e e ea ee sf e a e a e e : a *Phaseolus vulgaris* e a s . *Neuroscience*, **57**, 697 715.

MeD a , A.J. (1982) Ne sf e a e a a a as a e a a e e a G s e a . *J. Comp. Neurol.*, **212**, 293 312.

MeD a , A.J. & A s e, J.R. (1993) L ea za f GABA- e eae e e a a a. *Neuroscience*, **52**, 281 294.

MeD a , A.J., Masea , F. & G , L. (1996) P ee sf e e a a a e a f è a e ees e a a a: a P ase s a s e e a - s e a . *Neuroscience*, **71**, 55 75.

MeKe a , M.G. & S e -Ga a e, P. (1997) Fea e ees a as e a f s a e e s . *Nature*, **390**, 607 611.

Me , E.G. & Da s, M. (1999) M se e ee a e sf es e e e s/ ese ee a e e e a f a e s e ess a e s f f ea - e a e sa e a s. *Behav. Neurosci.*, **113**, 1152 1160.

Me , E.G. & Da s, M. (2000) GABA e ee a es f es e e e s/ ese ee a e e e a f a e a es e e a e e f sa e e a e D-1 eee a s SKF 82958 a s. *J. Neurosci.*, **20**, 5374 5381.

M a , M.R., a -G zaez, I. & Q , G.J. (2004) E ee ea s a f e a fè a e e eeS e ef ea a e a s ee e a e . *Behav. Neurosci.*, **118**, 389 394.
M se, O.E. & e O s, J. (1983) Ne a e a s e aea a as aea a aa. *Neuroscience*, **10**, 1269 1300.
M , A. & MeI e, D.C. (1972) A e e e s e ea f ee ea ee a / s a f a s. *Physiol. Behav.*, **9**, 273 275.
M a , M.A., R a s , L.M. & LeD , J.E. (1993) E e f e a ea e f e a fè a e e . *Neurosci. Lett.*, **163**, 109 113.
N ee a, L. & Be -A , . (1987) D s f GABA- e eae e a a a e e . *J. Comp. Neurol.*, **266**, 45 55.
Pa e, D., Q , G.J. & Le , J.E. (2004) Ne sas a aa e s e ef ea . *J. Neurophysiol.*, **92**, 1 9.
Pa s, G. & as , C. (1997) *The Rat Brain in Stereotaxic Coodinates.* Aea e e P ess, Sa D e , CA.
P a e , A. & A aa , D.G. (1998) O a za f e s ee ee s f e e a a e e : P ee s a e aea e e s. *J. Comp. Neurol.*, **398**, 431 458.
Q , G.J., A , J.L. & LeD , J.E. (1997) Fea e e a ees ff ee e a e es f e-e e s e a s a e e a aea a aa. *Neuron*, **19**, 613 624.
Q , G.J., L , E., Pe e e , J.G. & Pa e, D. (2003) S a f e a fè a e e ee easeS e es s e essf ee a a aa e s. *J. Neurosci.*, **23**, 8800 8807.
Q , G.J., Re a, J.C. & LeD , J.E. (1995) Fea e e a ees s -a e e a es ses f a e a a aa e s aa e ee s f ee e a a . *Neuron*, **15**, 1029 1039.
Q , G.J., R ss , G.K., Ba , J.L. & Le , K. (2000) e e f e e a fè a e e e ee e f e s e f ea. *J. Neurosci.*, **20**, 6225 6231.
Ra e, D.G., As , E.K. & S e -Ga a e , P. (1991) I as ss e as a e a a aa. *J. Neurophysiol.*, **66**, 999 1009.
Re a, J.C., M e , J., A e s, J., Des e e s, .M., L , . & LeD , J.E. (2001) ff ee a e a a aa ee a s e e a a s a e f e . *Nat. Neurosci.*, **4**, 724 731.
R es, S.M., Se fa e, G.E. & LeD , J.E. (2001) I a-a aa e a e f e NR2B s f e a eee s s e ae s e e ess f f ea e . *J. Neurosci.*, **21**, 6889 6896.
R a , M. . & LeD , J.E. (1995) L P s aee a e e s a e e a ee e f a -e e es ses f ea e e e . *Neuron*, **15**, 127 136.
R a , M. ., Sa , . . & LeD , J.E. (1997) Fea e ees ass ea e -e e a ea aa. *Nature*, **390**, 604 607.
R a s , L.M. & LeD , J.E. (1992) E e a f aa a aa a aa e ea aa e e s a f ea e . *J. Neurosci.*, **12**, 4501 4509.
R a s , L.M. & LeD , J.E. (1993) f a eaSea f a a -e e ea aa-e e e ea a e ea a ee sf e a e e ea. *Cereb. Cort.*, **3**, 515 532.
R se , J.B. & Da s, M. (1988) E a ee e f ae s e sa e e ee ea- s a f ea aa. *Behav. Neurosci.*, **102**, 195 202.
R se , J.B. & Da s, M. (1990) E a ee e f e ee ea e e e sa e a a s a . *Physiol. Behav.*, **48**, 343 349.
R se , J.B., H e e e , J.M., Sa a es, C.B., M se e , M.J.D. & Da s, M. (1991) A ee ee f e ee a e e sf ea aa e ae s e sa e a a a e a ea e a e ae s es. *Behav. Neurosci.*, **105**, 817 825.
R e , S., Ma a, M. & Pa e, D. (2000) P a ze s a e e ae s e ee e ea a e e sf ea aa. *J. Neurophysiol.*, **83**, 3509 3518.
Sa , P. & e A e a, M.L. (2003) E e a s a e a s ss e a e a a ee a a aa. *Ann. NY Acad. Sci.*, **985**, 67 77.
Se a ae e , A., K e , M., P z, P.K.D. & Se z e, H. . (1996) Les sf ea aa ff ee e e a e e f e ae s e sa e es se ae se. *Physiol. Behav.*, **60**, 1341 1346.
Sesae , S.R., De e , A. ., R , R.H. & B e , B.S. (1989) a ea a za f ef e ee ee sf e e a fè a e e e a a a e a e ae - ae s Pase s- a s e e a - . *J. Comp. Neurol.*, **290**, 213 242.
S , C.J. & Casse , M.D. (1997) C ea , aa e, a a a ee sf a e a e e . *J. Comp. Neurol.*, **382**, 153 175.
S a e a , K., S a e a, B. & ss, J.M. (1984) e e ea ee f e as a e a a a ee s e a: a e a e ese e s . *J. Comp. Neurol.*, **229**, 419 431.
S a, S., a a a, E. & N , R.A. (1993) Me a e e esa s a e e as f ee es f e a a e a a aa. *J. Physiol. (Lond.)*, **460**, 705 718.
Sz e , C., He e e , ., M a e, J. & Pa e, H.C. (2000) P a e e ea a aa e s e e e e e e ea a a f GABAe e e e sf e a e a a aa. *J. Neurosci.*, **20**, 8909 8915.
æ , . & O a e , H. (2002) ff ee f es s e a e a e e sf e a aa f ea e s a a s a e e s a s. *Neurosci. Res.*, **43**, 163 170.
s e , E., S , R.M. & B s a , . . (2004) G a a e a e e ee es a a s ee e f -e e a e e a e e f f ea e . *Neuron*, **41**, 139 151.
e , B.H. & He e a , M. (1991) aa a a ee s e a a es f ea aa's e se s ee ess . *J. Comp. Neurol.*, **313**, 295 325.
as , M.S. & M ses, H.C. (1992) I es sesf a as a e a a a e s ee e *in vitro*. *Neuroscience*, **50**, 811 830.
aa a e, ., I e a a, ., Sa , H. & A e, K. (1995) R esf GABA (A) NMDA a sea e eee s e f -e e a e e a a aea a aa . *Neurosci. Res.*, **21**, 317 322.
ess f , M.G., Ba e , E.P. & LeD , J.E. (1999) L- e a e- a e ea e e a es e a e NMDA- e e e ass ea e -e e a a aa e s a ses e a aa. *J. Neurosci.*, **19**, 10512 10519.
ess f , M.G. & LeD , J.E. (1999) D s e a s f NMDA eee s a s e ea a e ea s e a ee sf e a e a a aa. *J. Neurophysiol.*, **81**, 930 934.
s , ., Fa , C.R. & LeD , J.E. (2000) ff ee f e a aa ss a se e e s e a e a e e sf e a a aa. *Synapse*, **38**, 124 137.
a , D., Se fa e, G.E., LeD , J.E. & R e -Le , G. (2001) A a e f as e e a aa e ea e e ea a s e ea s a , . *Neuroscience*, **106**, 613 620.
e a s, J.S., L , L., Se , B. . & Fa a , P. . (2002) ae e, ae s e a es a ss e ss e e es a e e e . *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **26**, 1 11.
e a s, J.S. & P a , B.A. (1993) A aa ff e e s e a e ee ea -e e s a e- e es ses a f ea e a f ae s e s a e. *Behav. Neurosci.*, **107**, 596 610.
e a s, J.S., R se , J.B., Ba ea , J. & Da s, M. (1989) D e- se s a f sa e- e es ses as fè ae e s a e a s a . *Brain Res.*, **486**, 147 158.
L e , F., R sse , R. ., MeKe a , M. & S e -Ga a e , P. (2001) C as f a e - sf ae a f AMPA a NMDA s a e e e s e a e a a aa. *Synapse*, **42**, 115 127.