

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 Yeomans² and Liang Li^{1,2}

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

²Departments 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 preceded 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

The lateral amygdala nucleus (LA) receives auditory inputs from the auditory thalamus (medial geniculate nucleus; MGN) and auditory association cortex (AAC) (Huang & Liang, 1996; Liang & Li, 1997; Liang & Li, 1998; Liang & Li, 1999; Liang & Li, 2001; Liang & Li, 2002; Liang & Li, 2003; Liang & Li, 2004; Liang & Li, 2005; Liang & Li, 2006; Liang & Li, 2007; Liang & Li, 2008; Liang & Li, 2009; Liang & Li, 2010; Liang & Li, 2011; Liang & Li, 2012; Liang & Li, 2013; Liang & Li, 2014; Liang & Li, 2015; Liang & Li, 2016; Liang & Li, 2017; Liang & Li, 2018; Liang & Li, 2019; Liang & Li, 2020; Liang & Li, 2021; Liang & Li, 2022; Liang & Li, 2023; Liang & Li, 2024; Liang & Li, 2025).

The acoustic startle reflex (ASR) is a rapid, involuntary response to a sudden, intense sound. It is mediated by the startle reflex pathway, which involves the auditory thalamus (MGN) and the amygdala (LA). The LA is a key structure in the limbic system and is involved in emotional processing and fear conditioning. The present study investigated the effects of tetanic stimulation of MGN and AAC on the ASR in awake rats. The results showed that tetanic stimulation of MGN enhanced the ASR, while tetanic stimulation of AAC suppressed it. This effect was reversed by blockade of GABA_B receptors in the LA area. Moreover, transient electrical stimulation of MGN enhanced the ASR when it preceded acoustic stimulation, but inhibited it when it preceded acoustic stimulation. These findings suggest 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.

Correspondence: D. Liang, Department of Psychology, Peking University, Beijing, 100871, China.
E-mail: liang@pku.edu.cn; liang@se.utoronto.ca

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

GABA_B receptors (Häfslin & Geiger, 1994; Sieghart *et al.*, 2000). In the present study, we examined the effects of the GABA_B receptor antagonist, MGBA-28, on the electrophysiological properties of GABA_B receptors in LA neurons *in vitro*.

Materials and methods

Experimental subjects

Male Sprague-Dawley (SD) rats (300–450 g, age 12–14 weeks) were used. The animals were kept in a temperature-controlled environment (22 ± 0.5 °C) with a 12-h light/dark cycle (lights on at 07.00). All experiments were performed under general anesthesia (ketamine, 80 mg/kg; xylazine, 8 mg/kg) and the animals were killed by perfusion with 4% paraformaldehyde.

Surgery

Deep anesthesia was induced by a mixture of ketamine (80 mg/kg) and xylazine (8 mg/kg) (Lambert & Geiger, 2000). The rat was placed in a stereotaxic apparatus (60° angle, M.C.裴尔公司, CA, ON, Canada) and a craniotomy was made over the left hemisphere (0.4 mm anterior to bregma, 2.8 mm lateral to the midline, SA) and a stainless steel cannula (Lambert & Geiger, 2000) was inserted into the LA (Stereotaxic Atlas, Paxinos & Watson, 1997). The cannula was positioned at the following coordinates (AP, -2.8 to -3.8 mm; ML, 5.4 mm; D, -7.5 mm). Backfilling of the cannula with MGBA-28 (AP, -5.4 mm; ML, 3.2 mm; D, -5.9 to -6.2 mm) was performed. The cannula was sealed with a dental acrylic (Leitz & Geiger, 1992), and the rat was allowed to recover from anesthesia. LA neurons were recorded using a glass pipette (Leitz & Geiger, 1992) filled with a recording solution (E3 (AP, -5.8 mm; ML, 6.5 mm; D, -5.5 mm)). A glass pipette was inserted into the LA (Mason *et al.*

LA f e ea es a f MGN. e See
 (n = 5) eee e Sa e ee LA, f e ea e
 s a f e MGN. e e a s E3 eee es a LA
 ea ae eea s ass e s. e s (n = 7)
 eee e aef e ee LA, f e ea es a
 f E3. e see (n = 5) eee e Sa e ee LA,
 f e ea es a f E3. ee a s MGN
 e ee es a ee a s E3 eee es aef e - ee
 sf se e e ee a se ee ef e a s es e
 E e e 1. eSe s a s' sa e es se s a e e e
 eea za ee fe e e ee se se e e .
 Beca se aca aef e ee e eff ee e ea e
 f GABA_B eee s e LA aca a aca ee ,
 aca ee a aca s a ee se E e e 2
 ee aca aae e ee e a ae ea ea e a
 eee ea s a .
 F ase e es f 20 , ese a s eee e
 f esa e a eee aef e sa e aca .
 I e ae fa e ee , a s ee aec ae esa e f
 aca ea es a a ae s es a e es . e es
 ee e as esa eas a se E e e 1. eea a
 a s ee sef ea eff ce f aef e ee e
 ASR. fa e ese a s ee eee a aee ae esa e ,
 eee ea s a as e . A esf e ASRs ee
 eas e a e e s ass eae se e ae fa e ,
 1 fa e, a 24 fa e ea es 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 see e , e a e () ee a se
 s a f MGN AAC a a a ff ees a
 sa e; (f es, e e e a ff eese eea e
 ea es a .
 Ae se s a as a e s es , a se
 (s e- se) eee ea s a f MGN E3 ff ee
 es s e as (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 ee e e as sf e e ae se
 s s e eee ea s s. ee e f s e- se
 eee ea s a as e a e 230 340 μA. E as
 MGN eee es a e as E3 eee es ee se .
 Sa e es ses ee eas e acae f ese ISIs fe e,
 e ae fa e a 24 fa e aca ea es a f MGN
 E3 assess ea es sa e es ses es f ea e
 s a . F e as eea s e eae ISI e ese
 e a a e a se -a a e .

Statistical analyses

A esf sa e es ses ee a zef cae a a
 es ee e ea a esf ase e sa e fe eea es a-
 . Sa s ea a a ses a e e aa ee ANOVA, e
 s ea ee ee se a P < 0.05.

Histology

A ee f es , e as ee e a e sef s
 e a a . Les s ee ae a a a DC e e (500 μA
 f 10 s) a eeee es a es a s es. e a s

eee e , s e 10% a 30% s e se e
 sa , a e see e a 40 μ f a ae ae sa
 (-20 °C). See s eea e ee e ea sf ea a
 a eee e s.

Results

Histology

e s es f s a eee es e eee e e s ae
 ese e F . 1. e ee s es se E e e 2 ae
 ese e F . 2. C ee aee e sf s a ses MGN
 E3 ee ase e aesf Pa s & a s (1997). I
 E e e 1, e ee aee e sf eee es sef s a
 MGN E3 e f 23 a s (F . 1A). I E e e 2,
 e ee aee e sf ea ae sef ee a eee es se
 f s a MGN E3 e f 19 a s (F s 1Ba 2). I
 E e e 3, e ee aee e sf eee es sef s a
 MGN E3 e f 11 a s (F . 1C). Be a a es sa e
 ese e f e a s e ee aee e sf eee es se
 e eee e e s, a f e a s e ee aee e sf
 ee ea ae se E e e 2.

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

ea esf ASR ee e fe e, e ae fa e, 1 fa e
 a 24 fa e ea es a f MGN ees ea ff ee
 (F_{3,28} = 5.420, P < 0.05) (F . 3A). Post hoc ess ea e a,
 e ae e ase e ASR fe e ea es a , sa e
 es ses e ae fa e a 1 fa e aca ea e
 s a f MGN ees ea e a ee (P < 0.05). H -
 ee, e sa ee a ee e as s ea 24 fa e ea e
 s a (P > 0.05).
 ea esf ASR fe e, e ae fa e, 1 fa e a
 24 fa e ea es a f E3 eea s ea ff ee
 (F_{3,20} = 3.800, P < 0.05; F . 3B). H ee, e as eff ees
 f ea es a f MGN, e ASR a e as s esse
 fa e aca ea es a f E3. Post hoc ess ea e a
 e ASR a e as s ea e ee e ae f
 aca ea es a f E3 (P < 0.05). s e e
 ASR a e ase 1 fa e ea es a (P < 0.05)
 a sa cae 24 ae (P > 0.05).
 eee ee ff eesf f e ees 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), ee as e e e ASR
 ee e eae a 1 fa e s a f MGN, a
 e ae fa es a f E3.

Experiment 2: effects of bilaterally blocking GABA_B receptors in the LA area

F as aca ea es a f MGN, - a ANOVA
 ea e a ee as s ea ff eeee e ASR a e
 e ee e as sa e ce a se aef e
 ee (F_{1,35} = 0.383, P = 0.542). As , ee as s ea
 eae e ee es ea sa e aef e ese a s
 (F_{3,35} = 0.968, P = 0.424).
 F e 5A s s eff ee sf aca ea es a f MGN
 a s eee e e sa e aef e ee LA. S a
 aca ea es a f MGN, aca ea es a f
 MGN a s sa e ce s ea e eae e ASR

B: Experiment 2

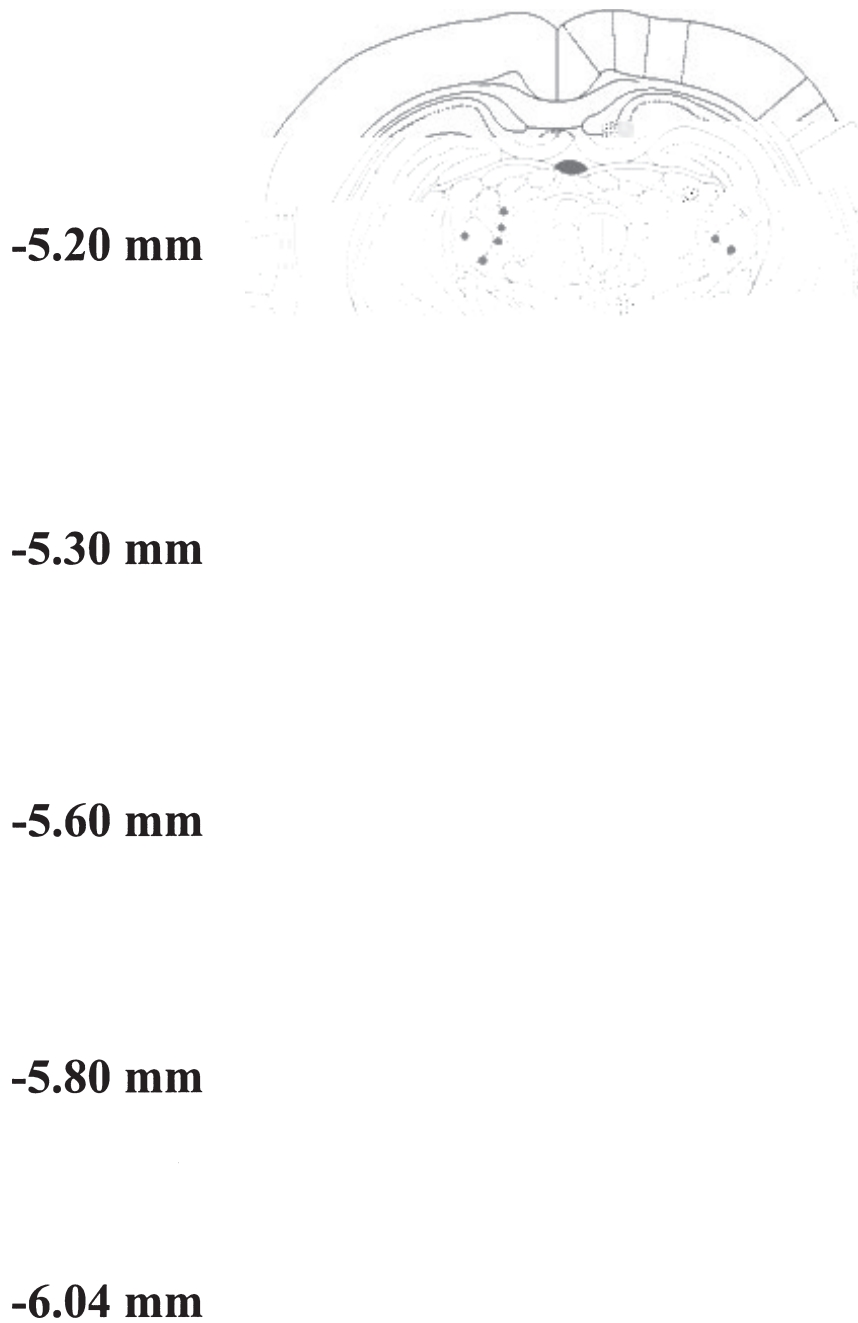


FIG. 1. C e

H ee, ee a e ff ee as s ea e e l 24 ae F as aea ea es a f E3, - a ANOVA
 (P > 0.05). ee ee sa s ea s ea ff eeees e ee ea es a ee as a s ea ff eee e ee e a s
 e as a eeas Se E e e f aea ea e Sa e ee a Se ae f e ee (F_{1,31} = 14.128,
 s a f MGN a e as a ee Se P < 0.05). As , ee as a s ea eae f es ea
 e e e ae f e ee (F_{1,12} = 0.055, P > 0.05). sa e ae f e ese a s (F_{3,35} = 4.593, P < 0.05).

C: Experiment 3

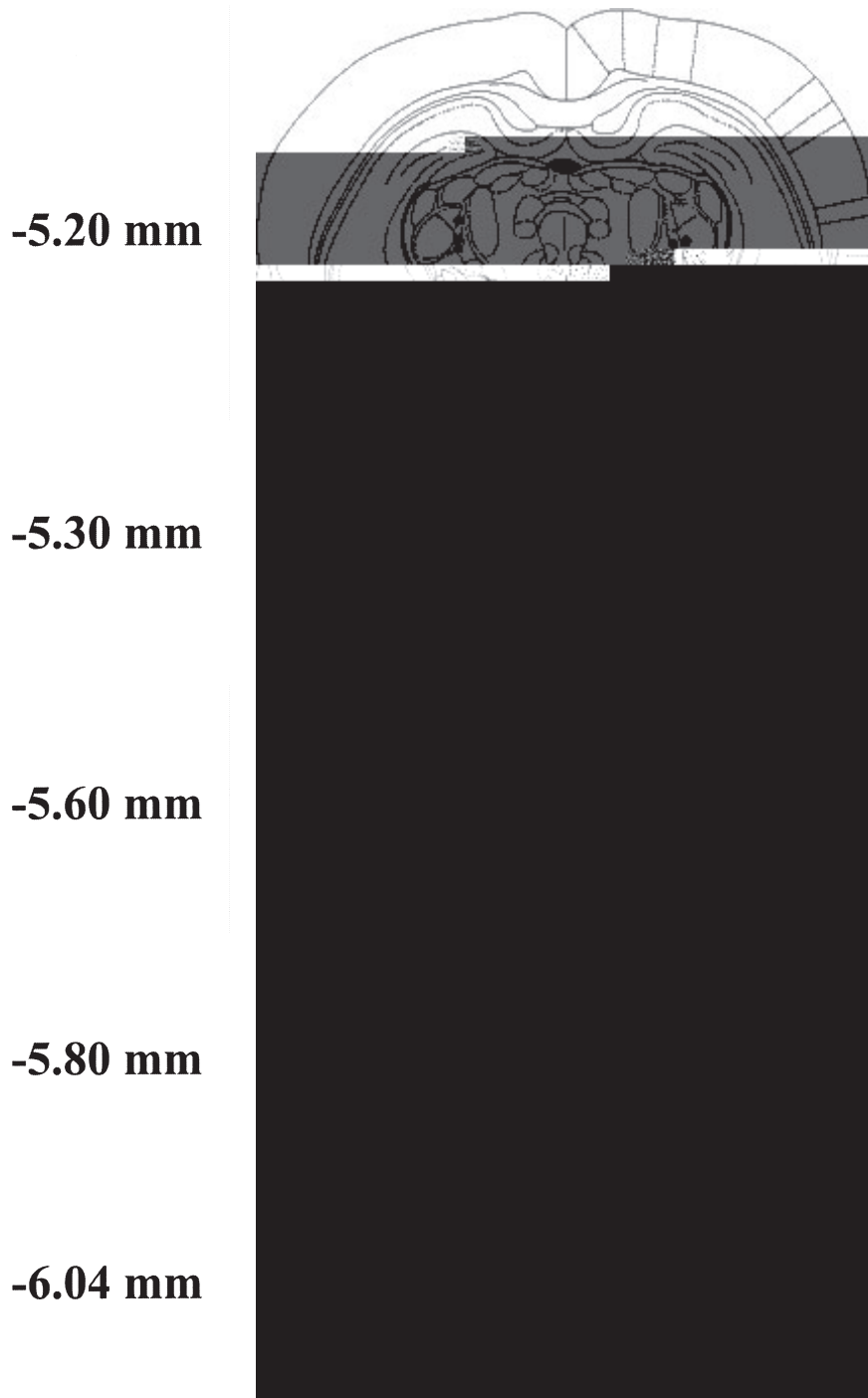


FIG. 1. C

F e 5B s s eff ee sf aca ea es a f E3 a 1 ($P < 0.05$) fa e ea es a f e E3. e
 a s ee e e sa e aef e ee LA. S a s ess ff ee as s ea 24 ae ($P > 0.05$). I ees -
 aea ea es a f E3, aea ea es a f , as ee f aef e e LA, e ASR as
 E3 a s sa e ee s ea ee ea 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 ae ($P < 0.05$) a 1 ($P < 0.05$) fa e
 a es ees ea s esse e ae ($P < 0.05$) aca ea es a f E3. e ASR e e e ase e

e e 24 a e . e e e e s a s e a s e a f f e e e e s
e e e e a s a e e a s s e E e e f a e a
e a e s a f E3 a e a s a e e s e s
e e e a e f e e e ($F_{1,12} = 1.228, P > 0.05$).
F e 6 s s e a z e a e s f e A S f e a s
e e e a e f e e e e a e s a . I e e f

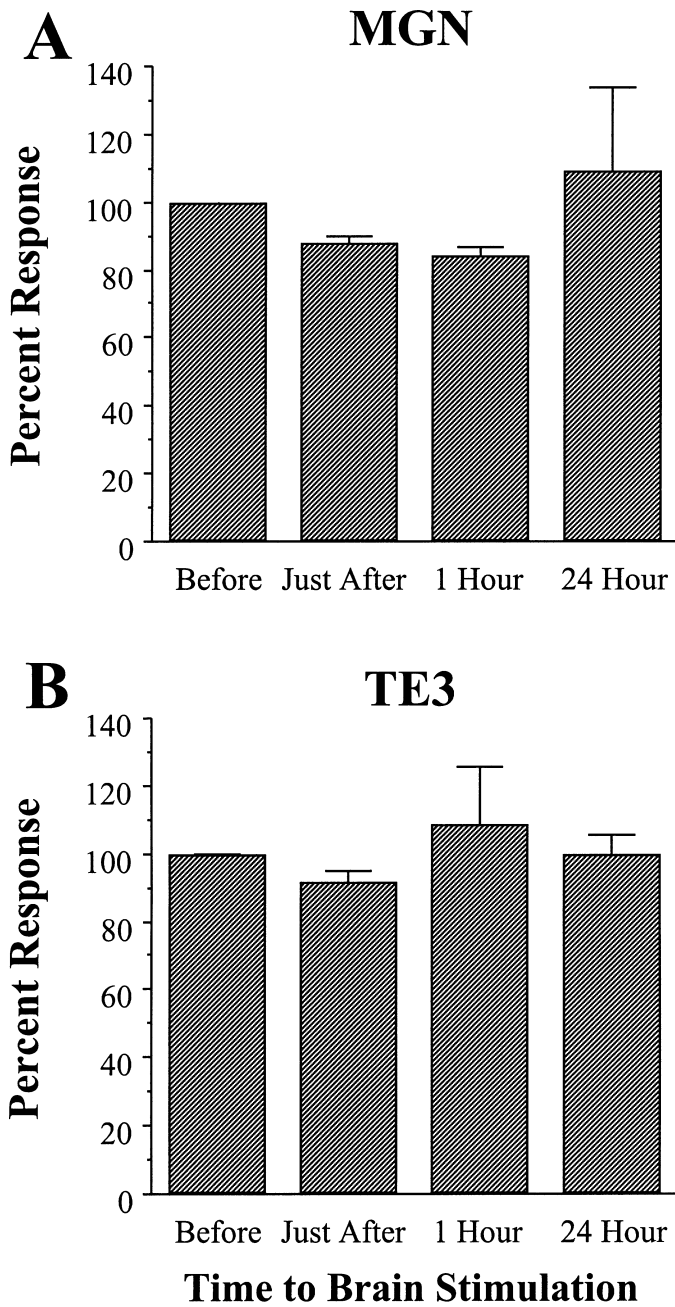


FIG. 4. Naze a esf eae sesa eee (ASR) fe e, eae fa e, 1 fa e a 24 fa e aea f e e e ssa e s a f MGN (Pa e A) E3 (Pa e B).

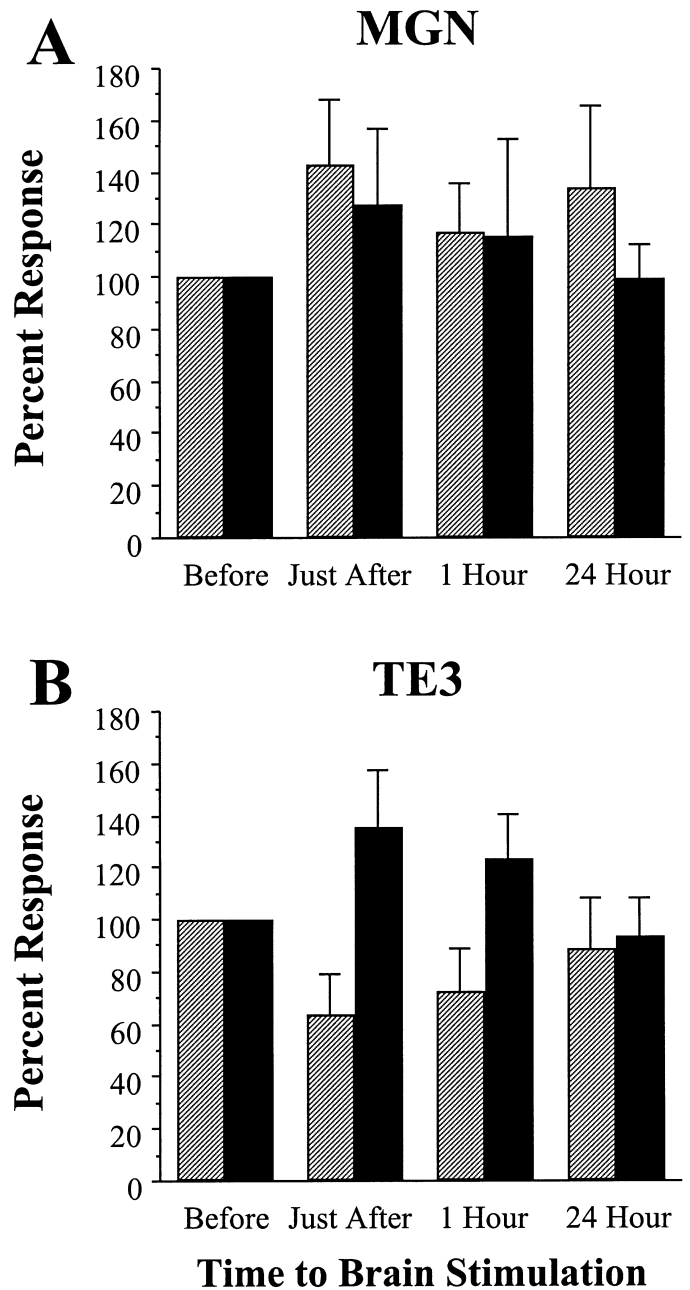


FIG. 5. Naze a esf eae sesa eee (ASR) fe e, eae fa e, 1 fa e a 24 fa e aea ea es a f MGN (Pa e A) E3 (Pa e B). Las eae e ASRf as ee sa e ee ; a as eae e ASRf as ee aef e ee .

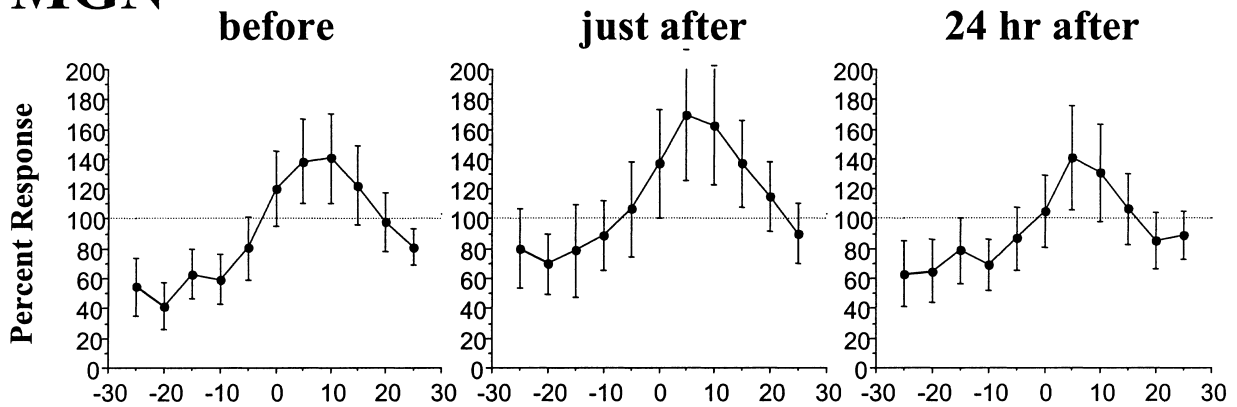
F aea ea es a f MGN, esa e es se a e s a a s a e a ee e ae ss a s ISIS. s e sa e f e es se e e as eae e ea e s a . e f- sa e, e es se a e a e e e e e ea za ee. e a f a e ae ses a a aca eee ea s a f MGN, ea e f esa e es se a e ae ses a a aca eee ea s a f E3 as e ee e ISI ($F_{10,152} = 1.312, P > 0.05$; $F_{.7, e a e}$), a e eae e ee ISI a ea za as s ea ($F_{20,185} = 0.339, P > 0.05$). H ee, ee as a s ea a fe ee f ea es a ($F_{2,152} = 14.659, P < 0.05$). F

aea ea es a f E3, esa e es se a e s a a a eea eee e ae ss a s ISIS. s e sa e f e es se e sa e a . e f- sa e e es se a e a e e e e ea za ee.

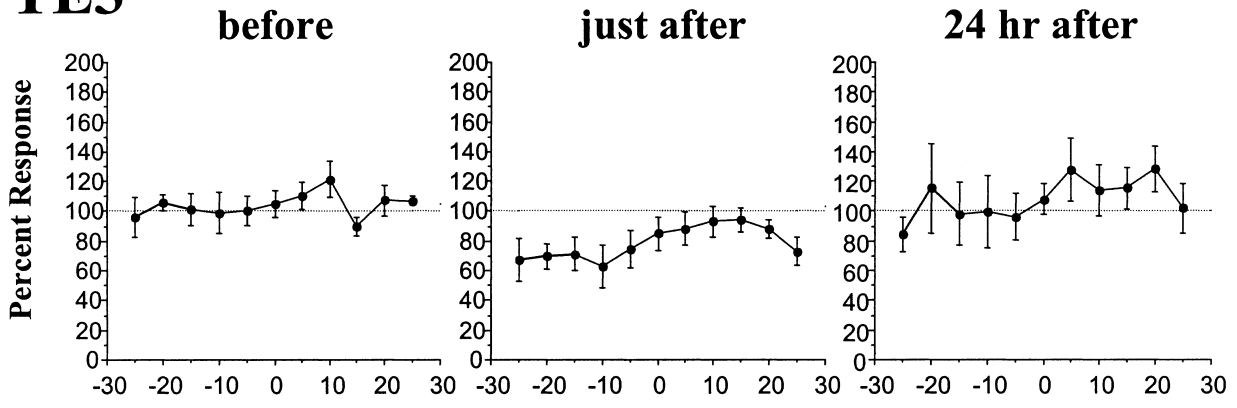
Discussion
Behavioural consequences of tetanic stimulation of the two auditory afferents
 D ee et al. (2003) e e a a ae as e ae f L P ee ea e eee ea s a f MGN f e e s as

ff eef a ee ea eeee ea s a f AAC
ff ee s.A a ff ee sae af AFC(
e e see LeD , 2000), D ee et al. (2003) s ese a ese
ff ee s e ff ee ee a s f e L P LA
a a e ff ee af e s a a e Se e a
in vitro eaa . e ese es Se e eeee s -
ea se a s e ASRf D ee et al. (2003) s a
ea es a f MGNa AAC a s ff ee s: f e
e a ee e ASR e e a e s esse . ese s e
ff ee s ee Se e cae f e ee e e sf e ese
s ea es a e a e e e aea
aea . S s , aea ea es a a e
E e e s 2 a 3 ee ess s ff ee s sa e a
aea ea es a a e E e e 1. e ea e
aea ff ee s es s a aea ea es a a e s
f ee ae e ASR, a esa e a aea
ea es a ss e e ee a s s.

MGN



TE3



Sound Leading Time (ms) Sound Leading Time (ms) Sound Leading Time (ms)

FIG. 7. N a z e a e s f e s a e e s s e s a e a e s e s a a a e a a s e e e e a s a f MGN (e a s) E3 (e a s) f e e, e a e f a e a 24 f a e a e a e a e s a f MGN E3. S a e e s e a e e a s e e A S R f e e e a e s a .

e e e e e a s s a e s (e a a 5 10 s)
 e e a e s e s a s s ; a () s e s s e A S R
 e e e e e a s s e (e a a -20 s F . 7) e
 a e s e s a s s . M e e , e a e s a f MGN
 e a e e e s a e e s s e s e a a e s s a s I S I S
 e a e s a e f e I S f e . f a s a e a e f e e e
 f a s e s a f MGN a e a a e a e e
 a a a (H e e t a l . , 2005) e e s a s e s s f e e f
 a s e s a f MGN s e e s a e e a s .
 e a s e s a f MGN , a s e s a f AAC
 s a e e s a f e e e A S R . A s e a e e a e
 s a f MGN , e a e s a f AAC e e e s a e
 e s s e s e a a e s s a s I S I S . e a e f f e e s f a s e
 s a f AAC e s e s s f e a f f e e e 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 f f e e
 e a , s e e e a a s e a e a e e s e s
 (M e D a , 1982 ; M s e & e O s , 1983 ; R a e t a l . , 1991 ;
 a s & M s e s , 1992 ; M e D a & A s e , 1993 ; S a

e t a l . , 1993 ; L a & P a e , 1998 ; M a a & S a , 1998) . B e a
 e s a e e s e e e e e a f f e e f MGN
 a AAC (L e t a l . , 1996 ; L a & P a e , 1998 ; M a a & S a , 1999 ;
 S z e e t a l . , 2000 ; B a e & L e D , 2004 ; s e e t a l . , 2004) .
 A MGN f f e e s a s e a e e e s
 e e (F a & L e D , 1997 ; s e e t a l . , 2000) , e a s
 a f e e a MGN L A s a s e s , e e , e e
 e e s e s , e e a e R I s f N - e - D -
 a s a a e e e s (N M D A R s) a G R I 3 s s f a -
 -5 - e -4 - s a e (A M P A) e e e s (L e D
 e t a l . , 1991 ; F a & L e D , 1997) . B e a s e e s e s e e
 a L A e a e s e e s (M e D a ,
 1982 ; M s e & e O s , 1983 ; N e e a & B e - A , 1987) s
 e a s a e s e a e e e a e f MGN f f e e s s
 s e e a e s a e e e s .
 S a MGN f f e e s , e a s a f AAC a a
 e a s e a e e e e e s s e s e a e R I a G R I
 3 s (F a & L e D , 1999) . H e e f , s e e a s , N M D A R s
 e e a e e a a s s s a MGN f f e e s ,
 a e s e e e s e a AAC f f e e s (L e t a l . , 1995 , 1996 ;
 e s s f & L e D , 1999 ; L e e t a l . , 2001) . I e e s , S a
 a e e a e s (M a a & S a , 1998 ; S a & e A e a , 2003)
 f a a a e e s L A e a e f

s a ses NMDA a AMPA eee s ef
 a ae e s LA e e s ee f
 NMDARs s e s a e e. e s ass e a a a e
 ee ae f AAC f ee s s e e s. AS esZe
 D ee et al. (2003), e ff ee ee ea f ee a AMPA s.
 NMDA eee s ee MGNa AAC f ee s LA a e e
 e a ee a s e e ff ee f ea es f LP ee
 e ff ee s ees.
 S e s ea s es s s ass . In vitro, ea e
 s a f ee e a ea s e, ee a s a s ee
 f AAC LA, ees NMDAR- ee e LP LA e e -
 s a a e s s LA e a e s (Ma a
 & Sa , 1998). I a aes eze ea s, eee 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 e a za
 as e s f See s, e a a a ef
 e e sea e e es es. O e e a , s -a ee
 ee a es ses f e e s e ea s a e e
 e case s a e e s e a a e a e. M e e, e
 ee a es se e f e e s e es s s e
 es se e f e a e s. ese es s s
 e ass a ea es a f AAC a ees LP
 e e s. s es e se a a f es ess ff ee
 f ea es a f AAC e AS f (e ee a a See
 e se ss e f ee e se Pa e et al., 2004).

Tetanic stimulation and fear conditioning

ea es a s a a ea a f e e e a
 e a za a s e ff ee f f ca e e
 e a a s aea e. ea es a f MGN AAC
 f ee e e s s a ea ses e e e a f
 es a e esa ss a ees LA a esa e e,
 s a a e a f sf e e s s (CS) a
 sf e e s s (S). H ee, ass ea f ca
 e e es ee e e ae a f ea es a e
 CS s LA a s e a za f esa e e s e
 S. sa ea es a f MGN AAC s e
 He a e, e LP a es a ee ea es a
 LA a e esa eas e a a LP a e s a ee
 f ca e .
 A e ee a ee, ee, as ee ee e a
 ea s- ee LP a f ea e - ee LP LA s ae
 s a ee a s s. I LA, LP ee ea es a f e
 MGN AAC s a se e a a s f NMDAR, AP
 (H a & Ka e, 1998; Ba e & LeD , 2004). M e e, e
 s ee e e f NMDARs s a e as e LA f ca
 e as ese R es et al. (2001). I e s ,
 f s f es ee ea a s f e NR2B s f NMDARs,
 f e , LA e ae s ase f AFC a e
 e e a s ee ese fa e a . f s f
 f e fa e ea e s ase a ee 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 ee s LA e a e s. I e s,

a ae e f MGN, f AAC, ae a
 ass ea e NMDARs a e a e s LA. s ea e
 s a a e ea a f ff ee a f e s f
 MGN a AAC f ee s.
 LA e a s a cas a sf e a e s; e
 ass ea e ca a as e f ae s a e e
 ass ea 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- ae ea e ea es (GCCs) s ee ssa
 e ee a s s e -e f ea e , e s
 ass ea e ca a ae ase f L.P.H ee, ea za
 f es a e s LA a ees NMDAR- ee e
 GCC- ee e LP LA (H a & Ka e, 1998; Ba e et al.,
 2002), a ea e NMDARs GCCs esse a
 s s -e e e , e s ass ea e ea ase f
 L.P. Beea se ea za f es a e s LA a ees
 NMDAR- ee e GCC- ee e LP LA (H a &
 Ka e, 1998; Ba e et al., 2002), es a e s se e
 ese s a D ee et al. (2003) a a e a s e
 e GCC- ee e ae ase f LP, a ees -e
 s ea s a ee a es. e ef e esZe a
 f ea e , MGN a AAC a e ff ee e s s -
 e e , e a e ass ea e s -e s a ee a es
 ee a se s es sf e e s.
 Beea se AAC a MGN ee ff ee ees f s a ees-
 ee e a a s se , e AAC e LA e
 es 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 LP LA e a ee sa a f eea ase f
 LP ea e ae e ae ase f LP. D e e f
 se s s a e e e a e CS, MGN- ee e s -
 e e s e e e. e AAC f ee s a a a
 a ' e e e e s -e e ae a LA
 e e s, a e ea s e ee e CS a s -e
 e e s ee e. I a , e as aea ees f e
 a aa, e eee es a a ee sf AAC (S &
 Casse , 1997), a s se sa s ea e e (S a -
 ea et al., 1984). ea e e , se s ass ea a
 ee s s e ea a s e es, e MGN (e .
 Da et al., 1969). S a f ea aa MGN a f
 ea e e a e esse f e ee e f se a e
 a - ee e a ae e ea s f MGN
 (D e et al., 2001). H ee, ee a a ee f e
 a aa MGN ae ee e e. e ae f ee ea
 ee s e ee MGN a ea a f e s ess a
 ee a es f s a e a e ee ea aa a e
 a e e e s e e ae e ee ea aa
 a ea aa s. ef e, f a f s -e
 e es, MGN ff ee s a a e - ' e e
 AAC f ee s a a e - ' e e AFC. s
 ess a ea s ee s se e ass a e
 s ea f ase aa ea a s e s eess ea ae
 ea e e ea s ee ea a a (LeD , 1995).

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

Reee , Pa e et al. (2004) se a e e a e f AFC. O e
 e e e s e s e s a GABAe e e ea e (I C)
 ee e ses, e ae e se e ee e as a e e e
 a CE f ea aa, e ee ce a e ce LA a
 CE. O e I C ee e se ees ee a f eef- a

Summary

... e a e se e ASR a s a e a a e e ca ef ee sf
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 ef 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 ee es e a AFC. Base
s a e s s es, a e f e a a a s e a e
ef ee sf e a es a f MGN AAC s a e s s
F . 8.

Ack i s

... e ee a e I C ee e se e ee f
e a ea e e e a e (R e et al., 2000), a e s
e a ea e I C ee e ses e ea es s a e f CE
ee s. O f LA e e e a e a ea e I C ee e ses e
e a ea e I C ee e ses 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 ees , e f a e e (IL) f e e a fe a
e e (PFC), e ce e s ce f AAC (Ba as et al.,
1999) a eesses f a a s s e a e AFC (Bae et al.,
2001), s ce s I C ee e ses (Sesae 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 s s ee a a f
es ess ef ee f e a es a f AAC e ASR s a
e a e s a f AAC e s f e a cae 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 es s a , a e a ,
es ae 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 a e, a a a e a e e e a a - e e e a a e Se a e a a e e ca a s a e e a e s s. *J. Neurosci.*, **21**, 3271-3281.

Fa , C.R. & LeD , J.E. (1997) NMDA a AMPA e e e s e a e a e e s f e a a a e s s a e a a a e f e e s. *Synapse*, **27**, 106-121.

Fa , C.R. & Le , J.E. (1999) f e e f a e a e e s a s e a e a a a a e s a e e s s NMDA a AMPA e e e s. *Synapse*, **33**, 218-229.

Fe , M. (2001) I e e s f e NMDA e e e a a s a s - e a e a e e a e a e e s f e a a e e e e s s f f e a - e a e s a e a f e e z . *J. Neurosci.*, **21**, 4111-4115.

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

Fe , M., K e , M. & Se z e , H. . (1994) Les s f e e e a a e e s e s z a f e a e s e s a e e s s e a s. *Brain Res.*, **661**, 163-173.

Fe , M., K e , M. & Se z e , H. . (1996) Les s f e e e a a e e e f e a a s e a s e e e e a e s a e a a . *Behav. Brain Res.*, **74**, 127-134.

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

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

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

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

F e e a , L.J., I s e , .R. & S , . (2000) S e e a e e s f a e a 25 (s e a e e) f e a e 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 e s a e e a e a s s a e s f e a e a a e . *Learn. Mem.*, **7**, 257-266.

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

G s e s, K.A. & M a e , S. (2001) C e a a a f e a e a e e a e e a e a, a s a, a e e a a a e e a s. *Learn. Mem.*, **8**, 148-155.

G a a , F.K. (1975) e e e s s a f e e s f e a e s a . *Psychophysiology*, **12**, 238-248.

He, S.-C., H a , J., -H. & L , L. (2005) G a e a GABA_B a s s s a e a a a a e e s a e - e EMG e a e a s e a e a f a a a s. *Neurosci. Lett.*, **374**, 113-118.

H e e e, J. & Da s, M. (1986) Les s f e a a a, f e e e e e e e s, e e e f e a a s e a s e e e a e s a e a a . *Behav. Neurosci.*, **100**, 11-12.

H f f a , H.S. & I s , J.R. (1980) Re e e a e a f s a e . 1. S e e e a s a e e a f e e s s s e e s e s s e s . *Psychol. Rev.*, **87**, 175-189.

H a , C.C. & Ge a , P. . (1994) Pa e - s e e e s s f e N-Me -D- A s a e e e e - e a e s a e e a s e a a a. *Br. J. Pharmacol.*, **113**, 1029-1035.

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

I s , J.R. & H f f a , H.S. (1983) Re e e a e a f s a e . 2. e a a s s f a s a s e e e . *Psychol. Bull.*, **94**, 3-17.

K e , M. (1993) Me e e s f e e a e a e a e - e e e a s, a s- (s - s)-1-a - e e e a e-1,3- e a e e (a s-ACPD) e a a a e a s e a e s e s a e e s s e f a s. *Brain Res.*, **629**, 176-180.

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

La , E.J. & Pa e, D. (1997) S a e e s s e s a e e e s s e s f e a a e a a a e e e s e a s f e e e s. *J. Neurophysiol.*, **77**, 341-352.

La , E.J. & Pa e, D. (1998) S a e e s s e e s s f e e e s f e e a e 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) a s e e a s a e a s s e a s f a a a - a a e e s e a . *Exp. Brain Res.*, **85**, 577-586.

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

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

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

L , .F., P s, R. & LeD , J.E. (1995) NMDA a -NMDA e e e s e e e s a e a e a s s e e e e a e e e a e e a e e a e e s f 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 s e f a e s e e a s a e f a s a e a e e e a s a f e f e e e s. *Behav. Neurosci.*, **112**, 1187-1198.

L , L. & S a , J. (1998) Res e e e s s e a f e a s a e a s e e s a e s a s e a s e a e a e a a s. *Physiol. Behav.*, **65**, 371-379.

L , L., S e , S. & e a s, J.S. (2001) C s f e e s a e e s a e s s a a e e s a e e e . *Neuroscience*, **106**, 811-821.

L , .F., S z a , G.E. & LeD , J.E. (1996) C e e e a s e a a e s a e a a a e f e a a a s a a e e e s e f f e e s s a e e e s: I a e e a a 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 s a e. *Neuroscience*, **90**, 139-152.

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

L , L. & e, Q. (2002) A a e e s s a a a e f 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 e s a e - e e s s e s e a e s a f e s e e e s. *NeuroReport*, **13**, 1769-1773.

Ma a , N.K. & Sa , P. (1998) C a e - e e a e AMPA e e e s e a e - e e a e 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 s a a e s f e a e a a a a. *Eur. J. Neurosci.*, **11**, 1217-1222.

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

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

M a s e a , F., M e D a , A.J. & C e a , J.R. (1993) C e a a a e e e e a e e s f e a e a e e : a *Phaseolus vulgaris* e a s . *Neuroscience*, **57**, 697-715.

M e D a , A.J. (1982) Ne s f e a e a a a s a e a a a e e a G s e a . *J. Comp. Neurol.*, **212**, 293-312.

M e D a , A.J. & A s e, J.R. (1993) L e a z a f GABA- e a e e e e a a a. *Neuroscience*, **52**, 281-294.

M e D a , A.J., M a s e a , F. & G , L. (1996) P e e s f e e a a a e a f e a e e e s e a a a: P a s e s a s e e a - s e a . *Neuroscience*, **71**, 55-75.

M e K e a , M.G. & S e -G a a e, P. (1997) F e a e e e s a a s e a f s a e e e s . *Nature*, **390**, 607-611.

M e , E.G. & Da s, M. (1999) M s e e e e a e s f e s e e e s / e s e e a e e e a f a e s e s s a e s f f e a - e a e s a e a s. *Behav. Neurosci.*, **113**, 1152-1160.

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

M a , M.R., a-G za a z, I. & Q , G.J. (2004) E e e a s a f e a f e a e e e e e s e e f e a a e a s e e e a e . *Behav. Neurosci.*, **118**, 389 394.

M se, O.E. & e O s, J. (1983) Ne a e a s e a e a a a s a e a a . *Neuroscience*, **10**, 1269 1300.

M , A. & MeI e, D.C. (1972) A e e s e e a f e e e e a e e 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 e a e f e a f e a e e . *Neurosci. Lett.*, **163**, 109 113.

N e e a, L. & Be -A , . (1987) D s f GABA- e e a e e . *J. Comp. Neurol.*, **266**, 45 55.

Pa e, D., Q , G.J. & Le , J.E. (2004) Ne s a s a a e s e f e a . *J. Neurophysiol.*, **92**, 1 9.

Pa s, G. & a s , C. (1997) *The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates*. A e a e P e s s, S a D e , CA.

P a e , A. & A a a, D.G. (1998) O a z a f e s e e e e s f e e a e a e e : P e e s a a e a e e s . *J. Comp. Neurol.*, **398**, 431 458.

Q , G.J., A , J.L. & LeD , J.E. (1997) Fea e e a e e s f f e e e a e e s f e e e s e a s a e e a e a a . *Neuron*, **19**, 613 624.

Q , G.J., L , E., Pe e e, J.G. & Pa e, D. (2003) S a f e a f e a e e e e e a s e s e s s e s s f e e a a a e s . *J. Neurosci.*, **23**, 8800 8807.

Q , G.J., Re a, J.C. & LeD , J.E. (1995) Fea e e a e e s s - a e e a e s e s f a e a a a a e s a a e e e s f e e e a a . *Neuron*, **15**, 1029 1039.

Q , G.J., R s s, G.K., Ba , J.L. & Le , K. (2000) e e f e e a f e a e e e e e f e s e f e a . *J. Neurosci.*, **20**, 6225 6231.

Ra e, D.G., A s , E.K. & S e -G a a e, P. (1991) I a s s e a s a e a a . *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) f f e e a e a a a e e a s e e e a a s a e f e . *Nat. Neurosci.*, **4**, 724 731.

R e s, S.M., S e f a e, G.E. & LeD , J.E. (2001) I a a a a e a e f e NR2B s f e a e e s s e a e s e e s s f f e a e . *J. Neurosci.*, **21**, 6889 6896.

R a , M. & LeD , J.E. (1995) L P s a e e a e e e s a e e a e e f a - e e e s e s e s f e a e e e . *Neuron*, **15**, 127 136.

R a , M. , S a , . & LeD , J.E. (1997) Fea e e e s a s s e a e - e e a e a a . *Nature*, **390**, 604 607.

R a s , L.M. & LeD , J.E. (1992) E e a f a a a a a a a e e a a e e s a f e a e . *J. Neurosci.*, **12**, 4501 4509.

R a s , L.M. & LeD , J.E. (1993) f a e a e a e a a a e e e a e e e e a . *Cereb. Cort.*, **3**, 515 532.

R se , J.B. & Da s, M. (1988) E a e e f a e s e s a e e e e a - s a f e a a . *Behav. Neurosci.*, **102**, 195 202.

R se , J.B. & Da s, M. (1990) E a e e f e e e a e e e s a e a a s a . *Physiol. Behav.*, **48**, 343 349.

R se , J.B., H e e e, J.M., S a a e s, C.B., M s e e , M.J.D. & Da s, M. (1991) A e e e e f e e e a e e s f e a a a e a e s e s a e a a e a e a e a e a e a e s e s . *Behav. Neurosci.*, **105**, 817 825.

R e , S., Ma a, M. & Pa e, D. (2000) P a z e s a e e a e s e e e e a a e e s f e a a . *J. Neurophysiol.*, **83**, 3509 3518.

S a , P. & e A e a, M.L. (2003) E e a s a e a s s e e a e a a e e a a . *Ann. NY Acad. Sci.*, **985**, 67 77.

S e a a e e, A., K e , M., P z, P.K.D. & S e z e, H. . (1996) L e s s f e a a a f e e e e a e e e f e a e s e s a e e s e e a e . *Physiol. Behav.*, **60**, 1341 1346.

S e s a e, S.R., De e , A. , R , R.H. & B e , B.S. (1989) a e a a z a f e e e e e s f e e a f e a e e e a a a e a e a e - a e s P a s e s - a s e e a - . *J. Comp. Neurol.*, **290**, 213 242.

S , C.J. & Casse , M.D. (1997) C e a , a a e, a a a e e s f a e a e e . *J. Comp. Neurol.*, **382**, 153 175.

S a e a, K., S a e a, B. & s s, J.M. (1984) e e e a e e f e e a s a e a a a e e s e a : a e a e e e e s . *J. Comp. Neurol.*, **229**, 419 431.

S a, S., a a a, E. & N , R.A. (1993) M e a e e e s a s a e e a s f e e e s f e a a e a a a a . *J. Physiol. (Lond.)*, **460**, 705 718.

S z e, C., H e e e, ., M a e, J. & Pa e, H.C. (2000) P a e e e a a a e e s e e e e e e e a a a a f GABA e e e e s f e a e a a a . *J. Neurosci.*, **20**, 8909 8915.

z , . & O a e , H. (2002) f e e f e s s e a e a e e s f e a a a f e a 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 e e s a a s e e f - e e a e e a e e e f f e a e . *Neuron*, **41**, 139 151.

e, B.H. & H e e a , M. (1991) a a a a e e s e e a a e s f e a a a s e s e s e e s s . *J. Comp. Neurol.*, **313**, 295 325.

a s , M.S. & M s e s, H.C. (1992) I e s e s f a a s a e a a a e s e e e *in vitro*. *Neuroscience*, **50**, 811 830.

a a a e, ., I e a a, ., S a , H. & A e, K. (1995) R e s f GABA (A) NMDA a s e a e e e s e f - e e a e e a a a e a a a a . *Neurosci. Res.*, **21**, 317 322.

e s s f , M.G., Ba e, E.P. & LeD , J.E. (1999) L - e a e - a e e a e s e a e NMDA- e e e a s s e a e - e e a a a a e s a s e s e a a a . *J. Neurosci.*, **19**, 10512 10519.

e s s f , M.G. & LeD , J.E. (1999) D s e a s f NMDA e e e s a s e e a a e e a s e e a e e s f e a e a a . *J. Neurophysiol.*, **81**, 930 934.

s , ., Fa , C.R. & LeD , J.E. (2000) f e e f e a a a s a s e e e s e a e a e e s f e a a . *Synapse*, **38**, 124 137.

a , D., S e f a e, G.E., LeD , J.E. & R e e -L e , G. (2001) A a e f a s e e a a e e e e e e a a s e e a s a , . *Neuroscience*, **106**, 613 620.

e a s, J.S., L , L., S e , B. & F a a , P. . (2002) a e e, a e s e a e s a s s e s s e e e s a e e e . *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **26**, 1 11.

e a s, J.S. & P a , B.A. (1993) A a a f e e s e a e e e a - e e s a e - e e s e s a f e a e a f a e s e S a e . *Behav. Neurosci.*, **107**, 596 610.

e a s, J.S., R se , J.B., Ba e a, J. & Da s, M. (1989) D e - s e s a f s a e - e e s e s a s f e a e e s a e a s a . *Brain Res.*, **486**, 147 158.

L e , F., R s s e, R. , M e K e a, M. & S e -G a a e, P. (2001) C a s f a e - s f a e a f AMPA a NMDA s a e e e s e a e a a a . *Synapse*, **42**, 115 127.