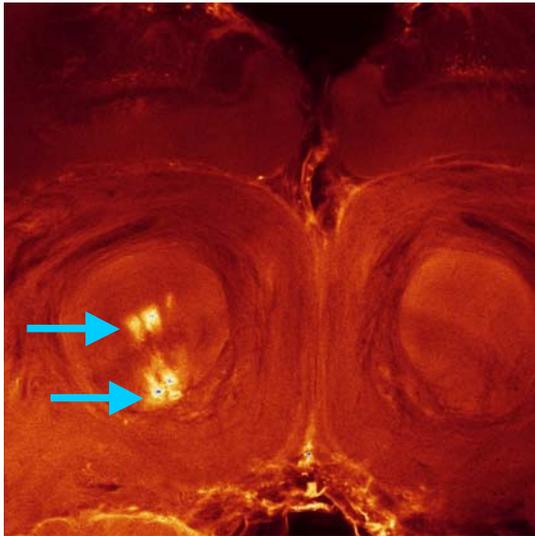


8 Ergebnisse: MUA-Antworten im α -L

Die Anzahl der Tiere, die für die Auswertung der α -L -Daten in Frage kamen, betrug 18. Generell zeichneten sich die Ableitungen durch ein im Vergleich zum AL besseres Signal-Rausch-Verhältnis und weniger neuronale Aktivität aus. Ebenfalls war es leichter, neuronale Antworten auf die applizierten Düfte zu erhalten. Als Einstichstelle für die Multielektroden wurde das Verzweigungs- und Austrittsgebiet der A4-Neuronenklasse gewählt, eine Gruppe von Pilzkörper extrinsischen Neuronen, die mit von Lippe und Kragen des medianen Calyx abgreifenden Kenyonzellen in Verbindung stehen (Rybak & Menzel, 1993). Sie sind damit Kandidaten für die Prozessierung olfaktorischer Information am Ausgangsbereich der Pilzkörper (Abb.95).

a)



b)

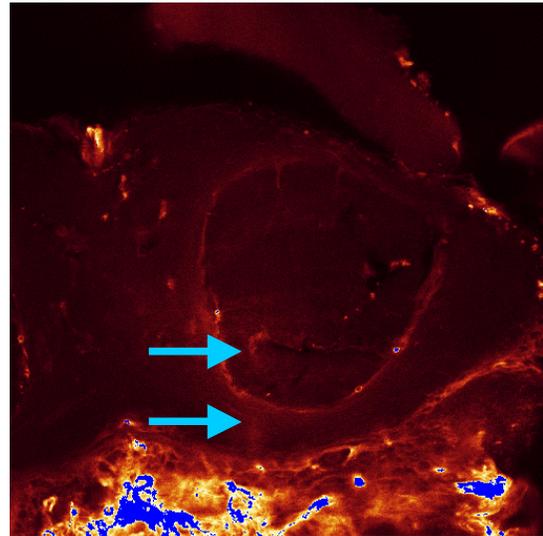


Abbildung 95: 2 Färbungen der Einstichstellen der Multielektroden in der α -L-Region mit Tetramethylrhodamindextran. Die Pfeile deuten auf die Einstichstellen der Schäfte (hier 2). Der Farbstoff wurde nach Entfernen der Elektroden auf das Gehirn aufgebracht. Der obere Pfeil in (b) markiert die Einstichstelle innerhalb des α -Lobus, der untere Pfeil die Umgebung des Austrittsorts der A4-Neuronengruppe

Alpha Lobus N=18

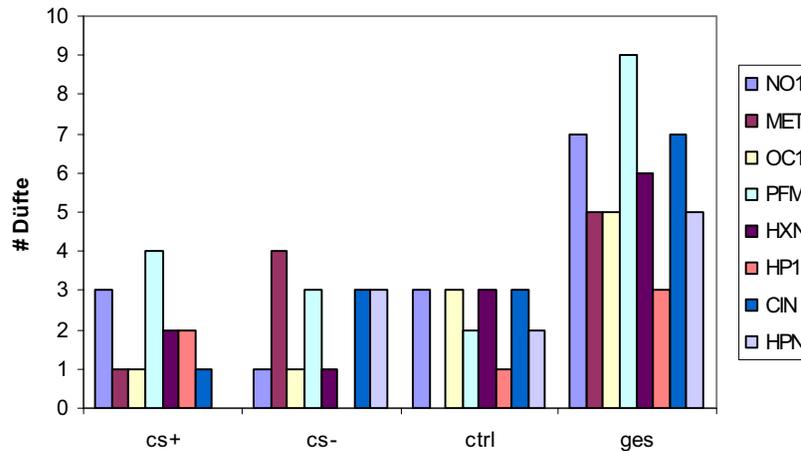


Abbildung 96: Häufigkeitsverteilung der Däfte für die differentielle Konditionierung im α -L für alle N=18 Tiere

An der Häufigkeitsverteilung der Däfte erkennt man, dass auch im α -L einige Däfte eher neuronale Antwort hervorrufen als andere; so traten z.B. für Pfefferminze deutlich häufiger Antworten auf als für 1-Heptanol.

8.1 Allgemeine Charakterisierung der MUA- Antworten

Die allgemeinen Klassifizierungen der MUAs beziehen sich im Folgenden wie bei der Analyse der Daten des AL immer auf die Prekonditionierungsphase der Lernexperimente. In den 18 ausgewerteten Tieren wurden insgesamt 57 MUAs untersucht. Im Mittel wurden pro Tier dabei 3 MUAs aus den Rohdaten extrahiert. Ein typisches Beispiel für eine Ableitung im α -L ist in Abb.97 gezeigt, die Abb.95 (b) entspricht. Anders als bei den Experimenten im AL lagen die Filtereinstellungen für die Kanäle zwischen 10 und 6000 Hz. Danach wurden die Kanäle offline einmal zwischen 10 und 100 Hz (LFP) und einmal zwischen 300 und 6000 Hz gefiltert (Spikes), so dass hier jeder Kanal sowohl LFP- als auch Spikedaten beinhaltete. Der allgemeine Eindruck der Registrierungen war, dass weniger Neurone als im AL gleichzeitig aktiv waren und damit auch ein besseres Signal-Rausch-Verhältnis vorhanden war.

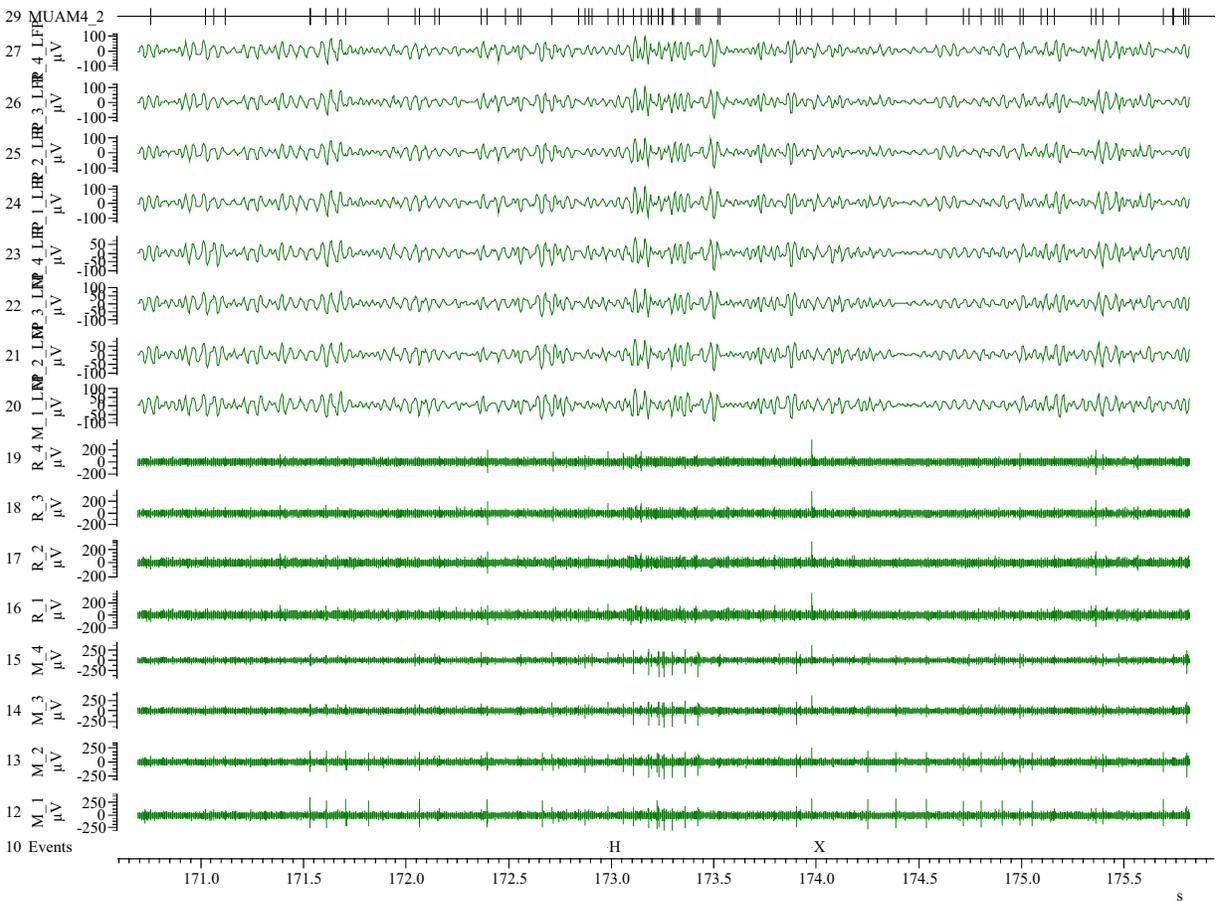


Abbildung 97: Beispiel für eine Duftantwort im α -L (siehe Abb.95 (b)). Die unteren 8 Kanäle entsprechen den Spikekanälen der 8 Ableitelektroden auf 2 Schäften und sind zwischen 300 und 6000 Hz gefiltert. Darüber sind die korrespondierenden LFP-Kanäle zu sehen, die in einem Filterbereich zwischen 10 und 125 Hz das LFP registriert haben und denselben Elektroden wie den Spikekanälen (von unten) entsprechen. Auf den darüberliegenden Kanälen ist die M17-Aktivität zu erkennen sowie dieselben Feldpotentialregistrierungen wie unten in einem Filterbereich zwischen 20 und 60 Hz. Der oberste Kanal s repräsentieren die MUA aus Kanal M2. Beginn und Ende einer Duftstimulation waren jeweils mit Buchstaben markiert, wie an dem „H“ aus der Abbildung ersichtlich, das den Stimulusbeginn anzeigt. Die unteren 4 Kanäle repräsentieren die Spikesignale des knapp außerhalb des α -Lobus liegenden Schaftes, während die 4 oberen Spikekanäle innerhalb aufgenommen wurden

Die folgenden Abbildungen zeigen Beispiele typischer MUA-Duftantworten. In nur einem Fall konnte eine inhibitorische Antwort beobachtet werden.

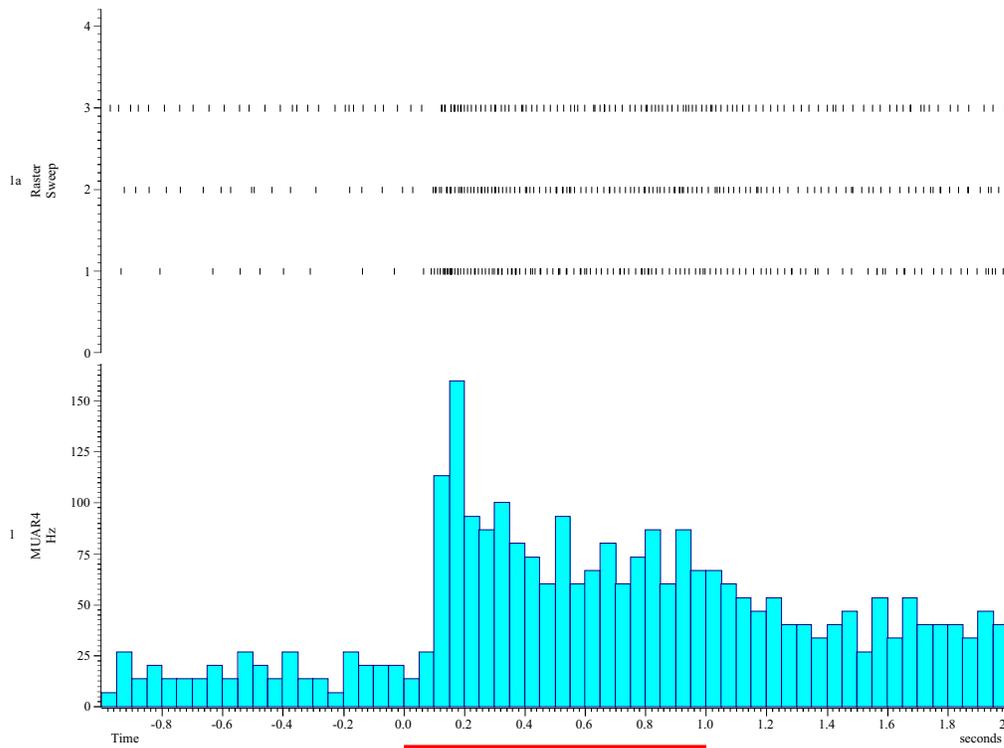


Abbildung 98: Ratenantwort einer tonisch-exzitatorischen MUA-Antwort (Stimulus: Methylsalicylat). Die Raster-Plot-Darstellung der Spikezeitpunkte ist in der oberen Bildhälfte zu sehen. Zeitpunkt 0 markiert jeweils den Beginn der Stimulation; die Stimulationsdauer betrug 1 Sekunde. Die Zeitbins betragen 50 ms. Die rote Linie markiert die Dauer der Duftgabe

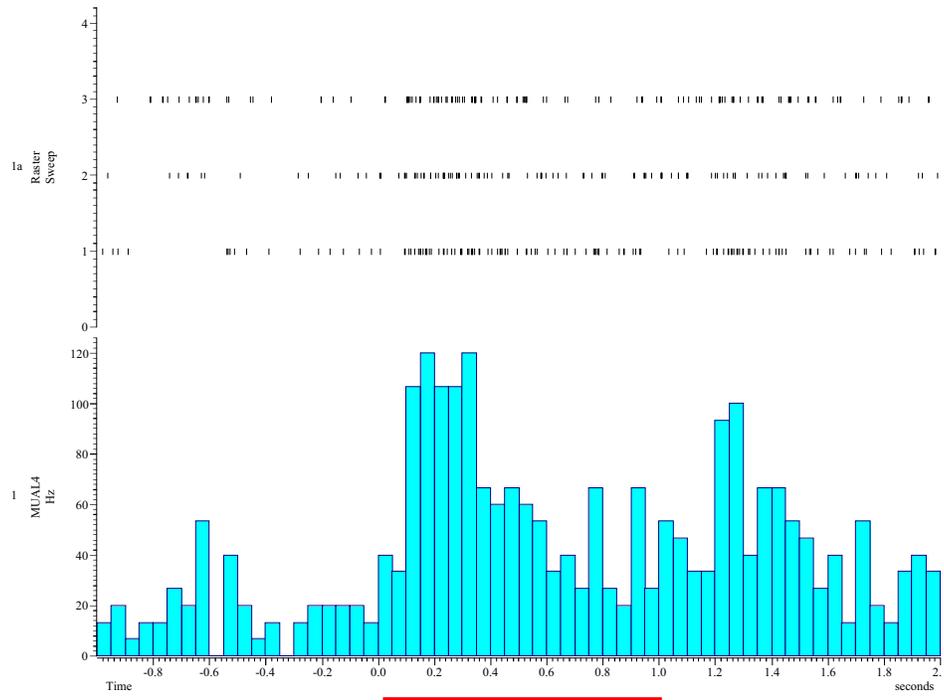


Abbildung 99: Ratenantwort einer exzitatorischen MUA-Antwort mit Off-Anteil nach Ende der Stimulation (Stimulus: Cineol)

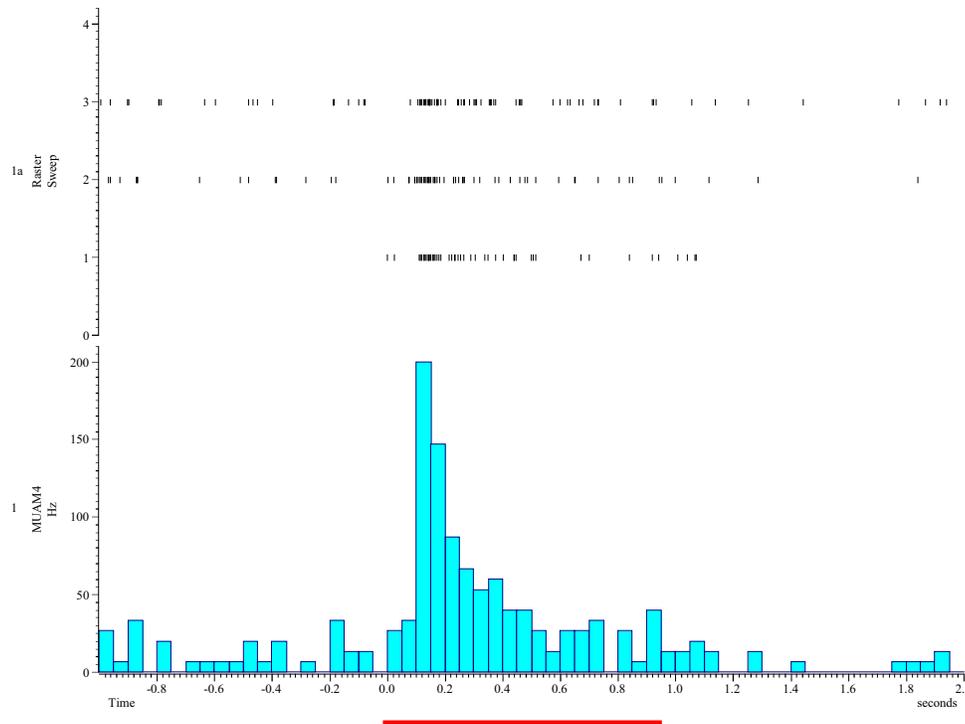


Abbildung 100: Beispiel einer phasisch-exzitatorischen Antwort (Stimulus: 2-Heptanon)

Im Vergleich zum AL variierte die Antwortcharakteristik einer MUA auf verschiedene Düfte weniger stark, so dass die Antworten insgesamt gleichförmiger ausfielen. In keinem Fall reagierte eine MUA ausschließlich auf nur einen Duft.

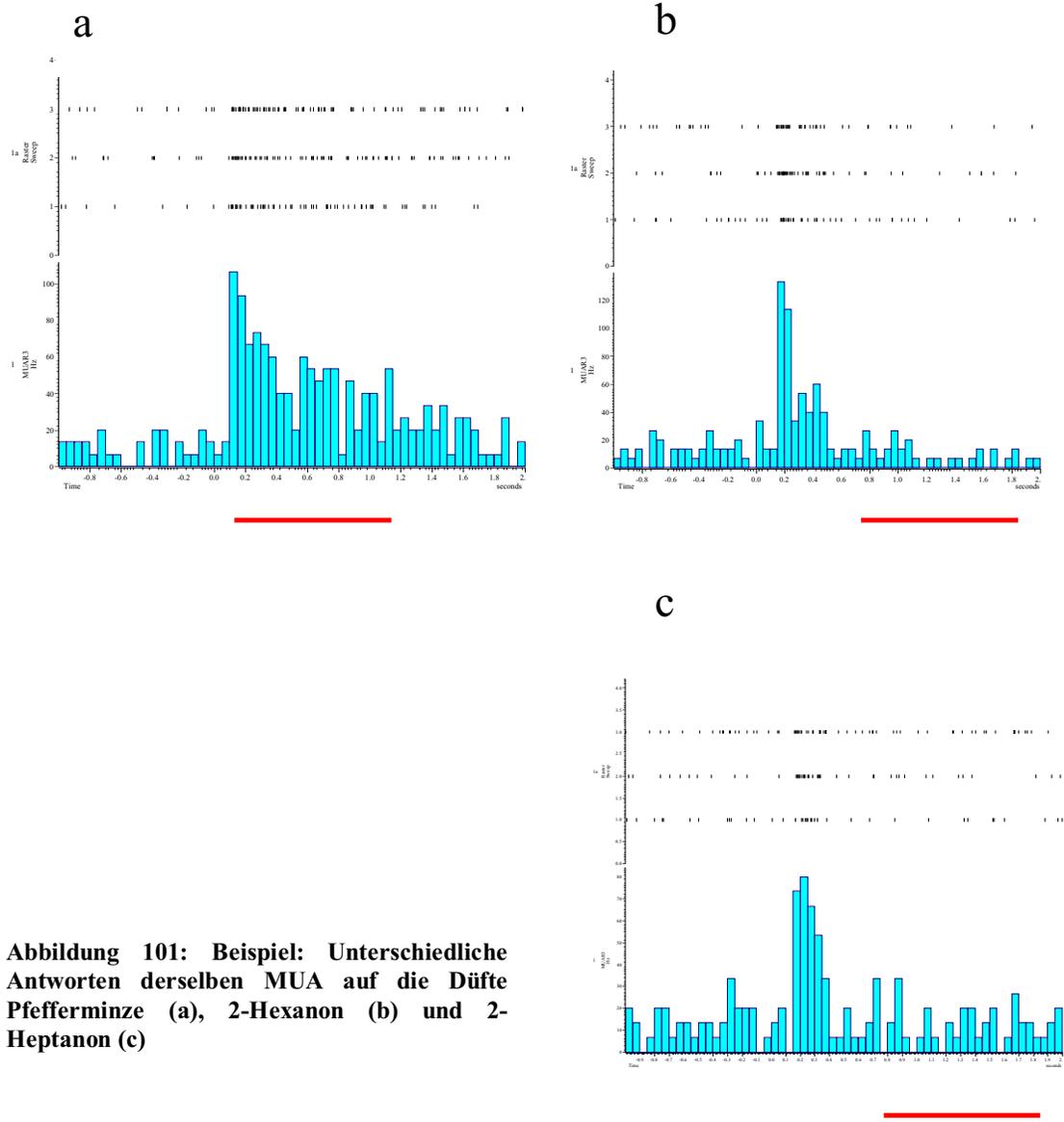


Abbildung 101: Beispiel: Unterschiedliche Antworten derselben MUA auf die Düfte Pfefferminze (a), 2-Hexanon (b) und 2-Heptanon (c)

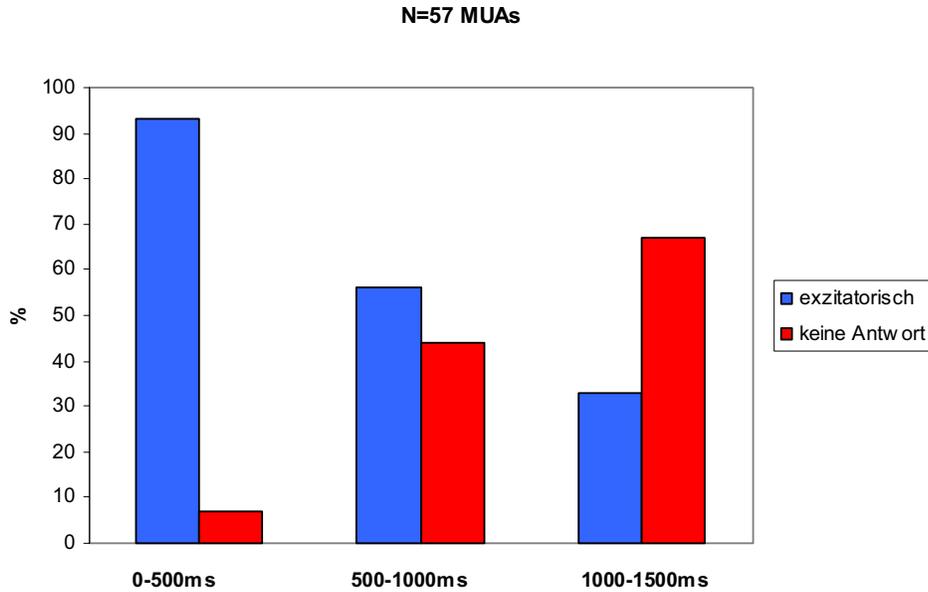
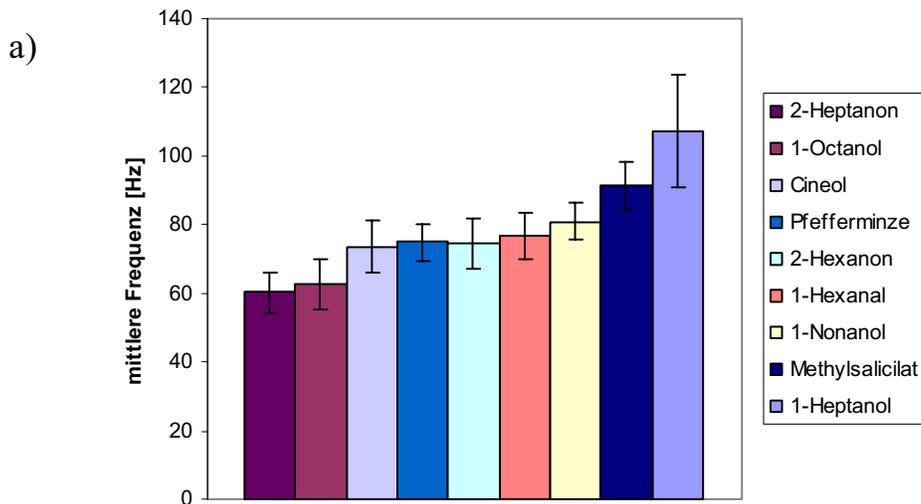


Abbildung 102: Prozentualer Anteil der verschiedenen Antwortklassen für 3 Zeitfenster während der ersten Duftstimulation in der Prekonditionierung. Summierung über alle N=18 Tiere, Stimulusbeginn bei 1000 ms. Für die 2. und 3. Stimulation war dieselbe Verteilung zu beobachten

8.2 Mittlere Frequenzen und Onset-Zeiten der Duftantworten

Für alle verwendeten Düfte wurden wie beim AL die mittleren Antwortfrequenzen sowie die mittleren Latenzen (Onset-Zeiten) der Duftantworten ermittelt (Mittelung über alle MUAs) und für die Zeitfenster 0-500 ms, 500-1000 ms und 1000-1500 ms aufgetragen.



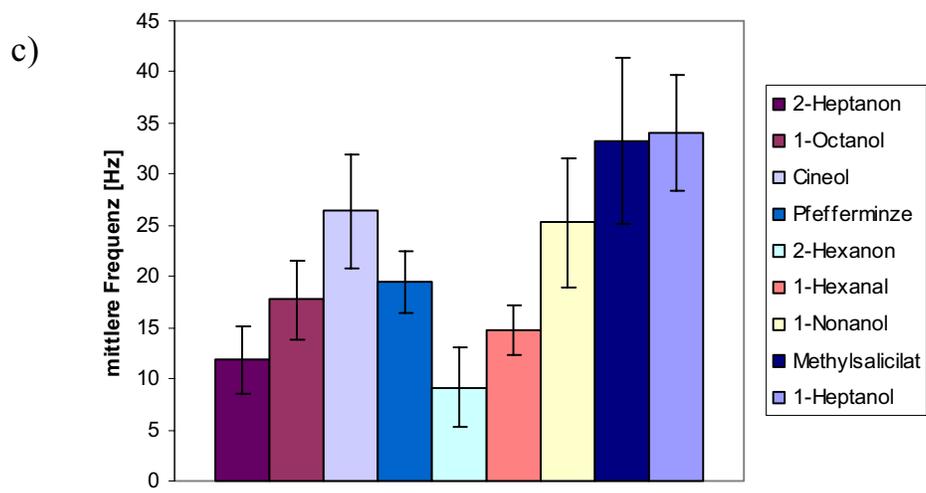
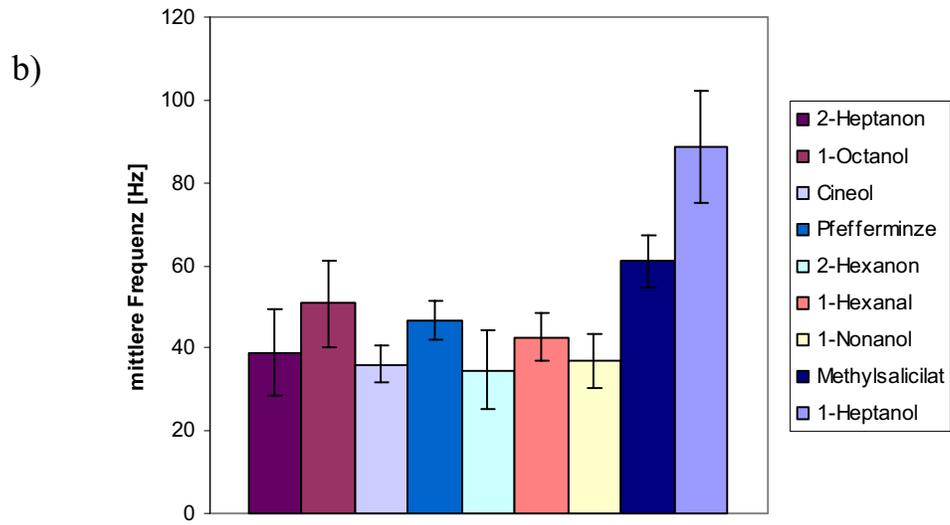


Abbildung 103: Verteilung der mittleren MUA-Antwortfrequenzen über alle MUA's für alle verwendeten Düfte und alle N=18 Tiere für die Zeitbereiche a) 0-500ms, b) 500-1000ms und c) 1000-1500ms nach Beginn der Duftstimulation.

Die mittleren Frequenzen in den ersten 500 ms nach Stimulusbeginn lagen zwischen 60 Hz (2-Heptanon) und 107 Hz (1-Heptanol) und damit im Durchschnitt etwas höher als im AL. In den zweiten 500 ms verringerte sich das Frequenzniveau allgemein auf Werte zwischen 39 Hz (2-Heptanon) und 89 Hz (1-Heptanol), um nach Ende der Stimulation auf 9-15 Hz abzusinken. Eine nichtparametrische ANOVA (Kruskal-Wallis-Test) ergab eine signifikante Differenz ($p=0.001$) der Mittelwerte für den Zeitbereich 0-500 ms und 500-1000ms nach Stimulusbeginn, wobei der Duft 1-Heptanol mit signifikant höherer Frequenz als 2-Heptanon und 1-Octanol beantwortet wurde.

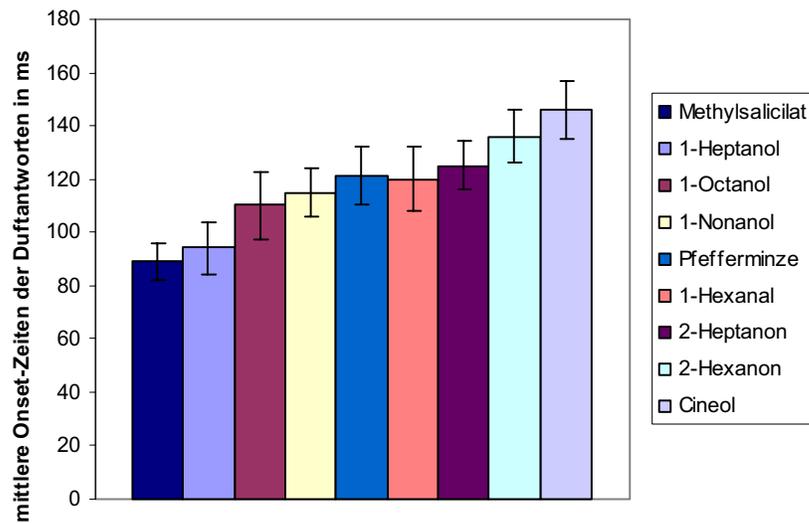


Abbildung 34: Verteilung der mittleren Onset-Zeiten über alle MUAs für alle verwendeten Düfte und alle N=18 Tiere

Für die mittleren Onset-Zeiten ergab sich eine Verteilung zwischen 89 ms (Methylsalicylat) und 146 ms nach Beginn der Duftstimulation (Cineol).

8.3 MUA-Ensemblerepräsentation

Im Vergleich zum AL war eine duftspezifische Ensembleantwort weniger eindeutig. Im Schnitt konnten pro Tier nur 3 statt 4 MUAs im AL extrahiert werden. In den meisten Fällen gab es einen deutlichen Unterschied zwischen den Signalen innerhalb und außerhalb des α -L (Abb.106). Große Spikes traten am Austrittsbereich der pilzkörperextrinsischen Neurone auf (vgl. unteren Pfeil in Abb.95 b)). Innerhalb des α -L hingegen waren kleinere und diffusere Signale zu erkennen. Dies dürfte die Anatomie der

extrinsischen Neurone reflektieren, von deren Axonen am Austrittsgebiet abgeleitet wurde, während sich innerhalb des α -L ihre dendritischen Felder befinden.

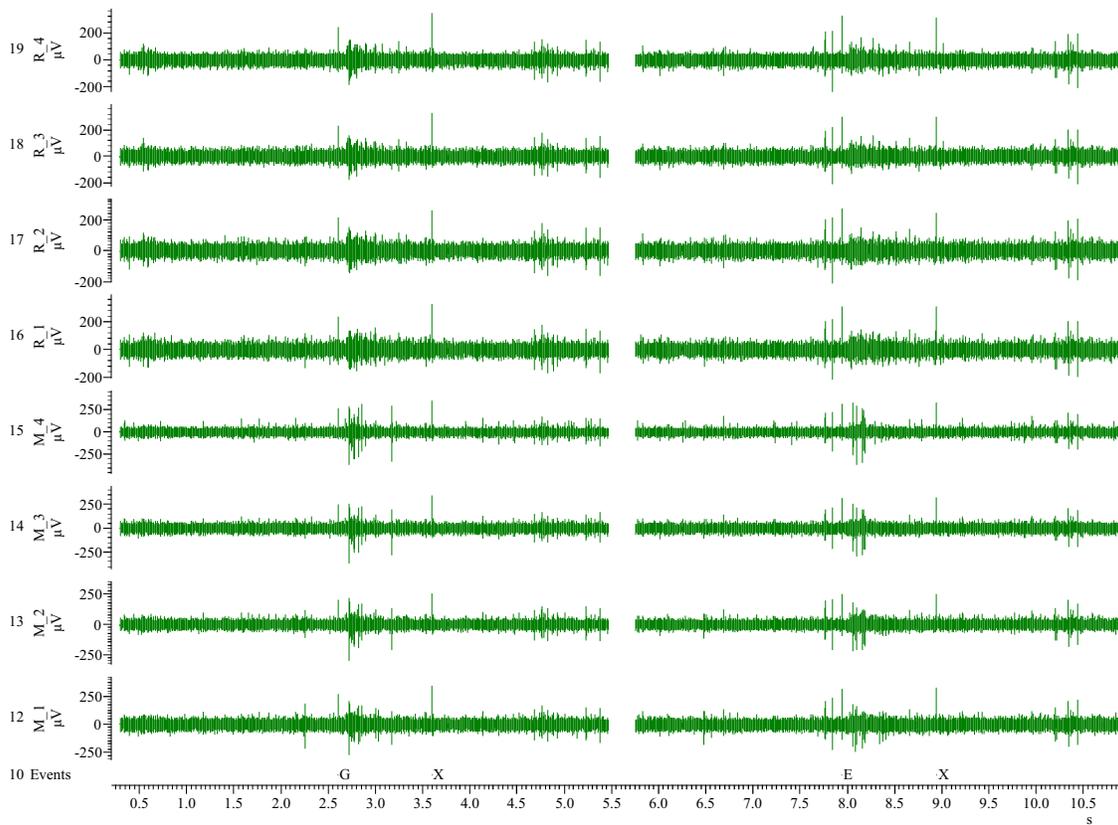


Abbildung 105: Ensemblerepräsentation für 2 Düfte (G: 1-Nonanol, E: Methylsalicylat). Die oberen 4 Kanäle repräsentieren die Ableitungen an den Elektroden innerhalb des α -L, die unteren 4 die Aktivität in der Umgebung der Austrittsstelle der A4-Neuronengruppe. Deutliche Spikes sind vor allem auf den unteren 4 Kanälen zu erkennen

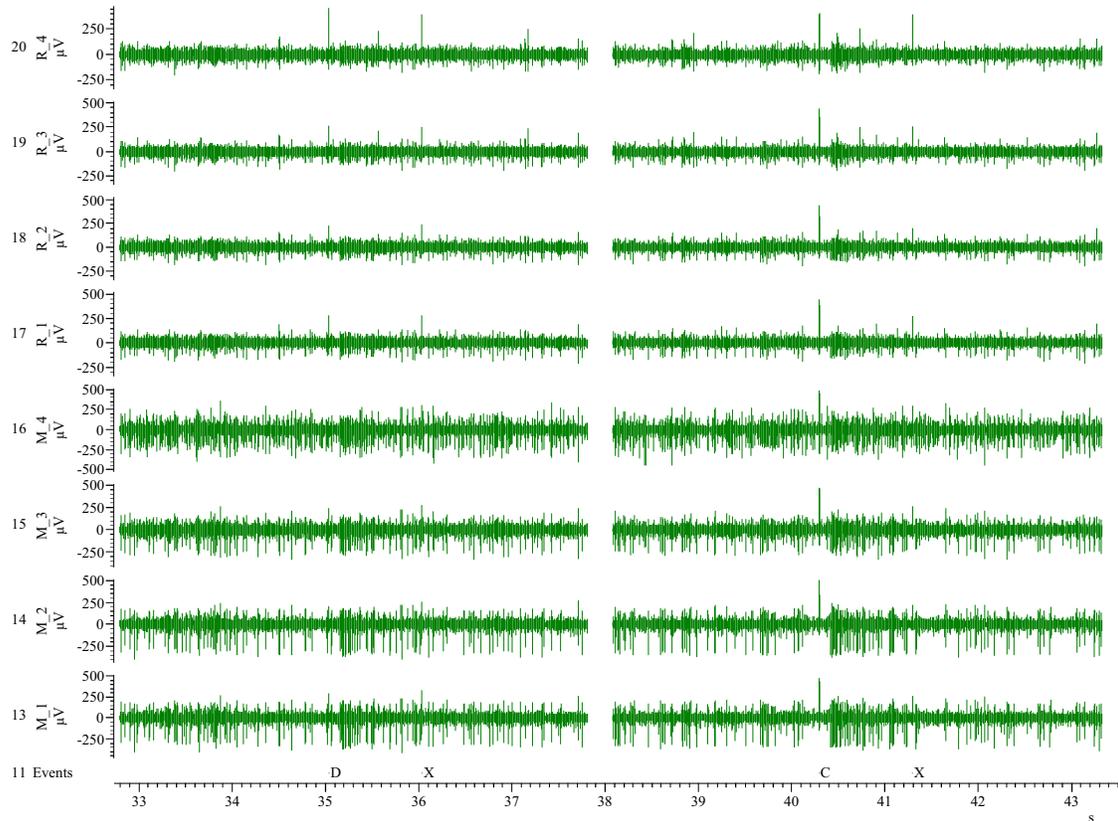


Abbildung 106: Weitere Ensemblerepräsentation für 2 Düfte (D: 2-Heptanon, C: 2-Hexanon) in einem anderen Tier. Die oberen 4 Kanäle repräsentieren die Ableitungen an den Elektroden innerhalb des α -L, die unteren 4 die Aktivität in der Umgebung der Austrittsstelle der A4-Neuronengruppe. Deutliche Spikes sind auch hier vor allem auf den unteren 4 Kanälen zu erkennen

Analog zur Untersuchung des AL wurde für die Prekonditionierungsphase auch hier eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) der Daten separat für jedes einzelne Tier durchgeführt. Der Vergleich zeigt, dass sich die Ensemble-Duftrepräsentationen nicht so eindeutig formieren.

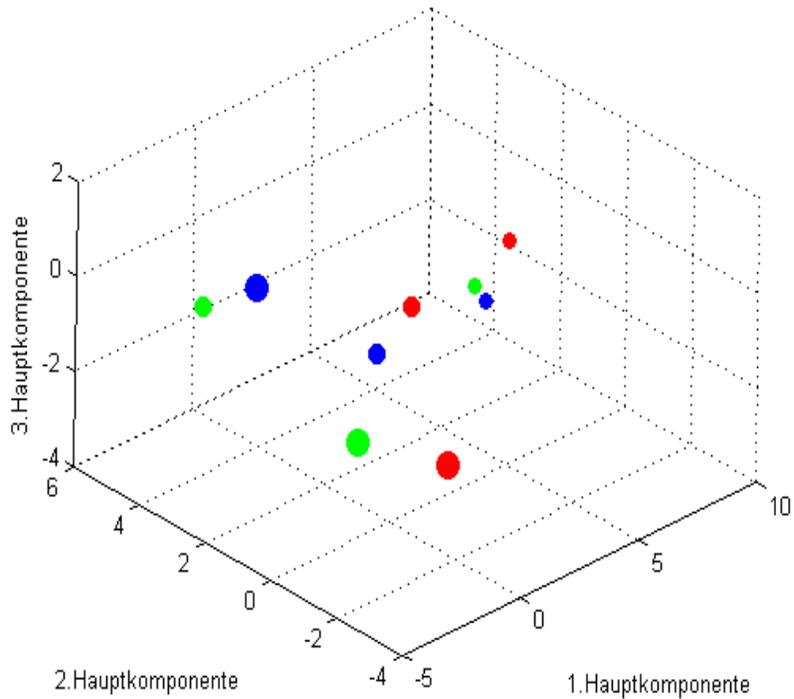


Abbildung 107: Darstellung der Ensembleantwort (3 MUAs) aus Abb.105 auf die Düfte 21-Octanol (rot), Methylsalicylat (grün) und 1-Nonanol (blau) im Raum der ersten 3 Hauptkomponenten. Zeitfenster: 0-500ms nach Beginn der Stimulation. Für jeden Duft sind 3 Applikationen gegeben worden (ansteigende Größe der Punkte).

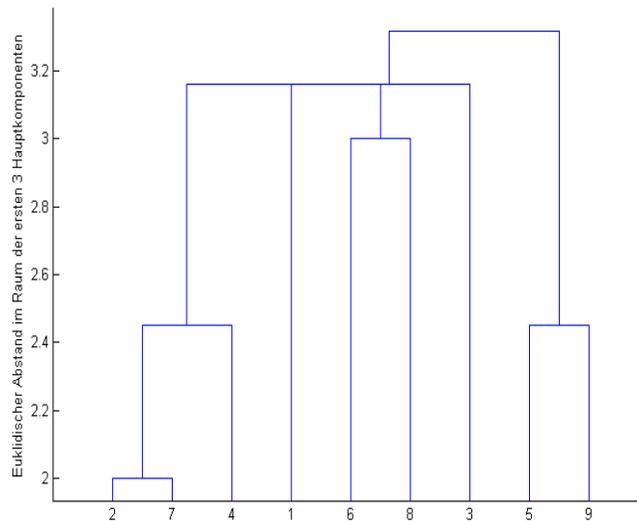


Abbildung 108: Zugehöriges Baumstrukturdiagramm. 1,2,3: Duftapplikationen 1-Octanol. 4,5,6: Duftapplikationen Methylsalicylat. 7,8,9: Duftapplikationen 1-Nonanol

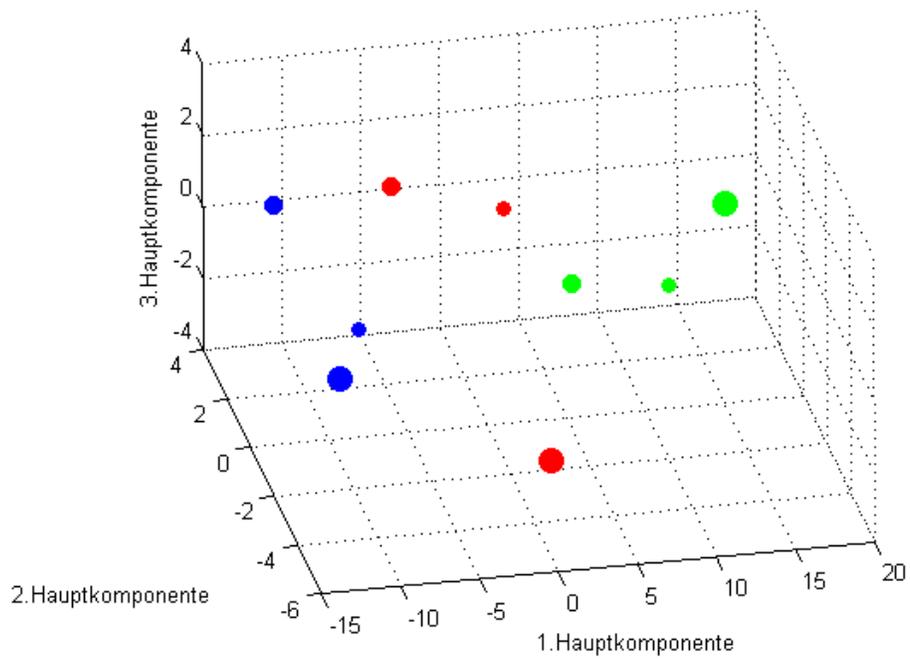


Abbildung 109: Darstellung der Ensembleantwort (3 MUAs) aus Abb.106 auf die Düfte 2-Heptanon (rot), Methylsalicylat (grün) und 2-Hexanon (blau) im Raum der ersten 3 Hauptkomponenten. Zeitfenster: 0-500ms nach Beginn der Stimulation.

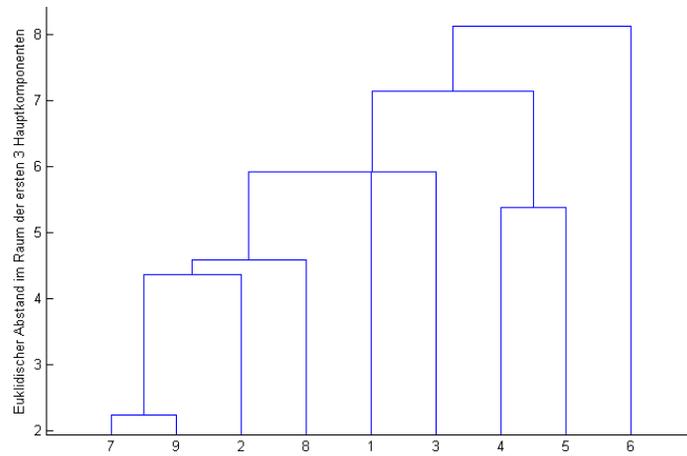


Abbildung 110: Zugehöriges Baumstrukturdiagramm. 1,2,3: Duftapplikationen 2-Hexanon. 4,5,6: Duftapplikationen Methylsalicylat. 7,8,9: Duftapplikationen 2-Heptanon.

8.4 Variabilität der Duftantworten in der Prekonditionierungsphase

Ähnlich wie im AL war die Variabilität der *Ensemblerepräsentation* eines Duftes innerhalb der 3 Applikationen sowohl in der Prekonditionierungsphase als auch im Test nach der Konditionierung in einigen Fällen stark ausgeprägt, wies im allgemeinen jedoch keine deutliche Reihenfolgenspezifizität auf.

Von den 57 ausgewerteten MUAs zeigten in der Prekonditionierung 5 eine Zunahme und 4 eine Abnahme der Antwortstärke. Typische Beispiele für Variabilitäten in den Antworten einzelner MUAs sind im Folgenden dargestellt.

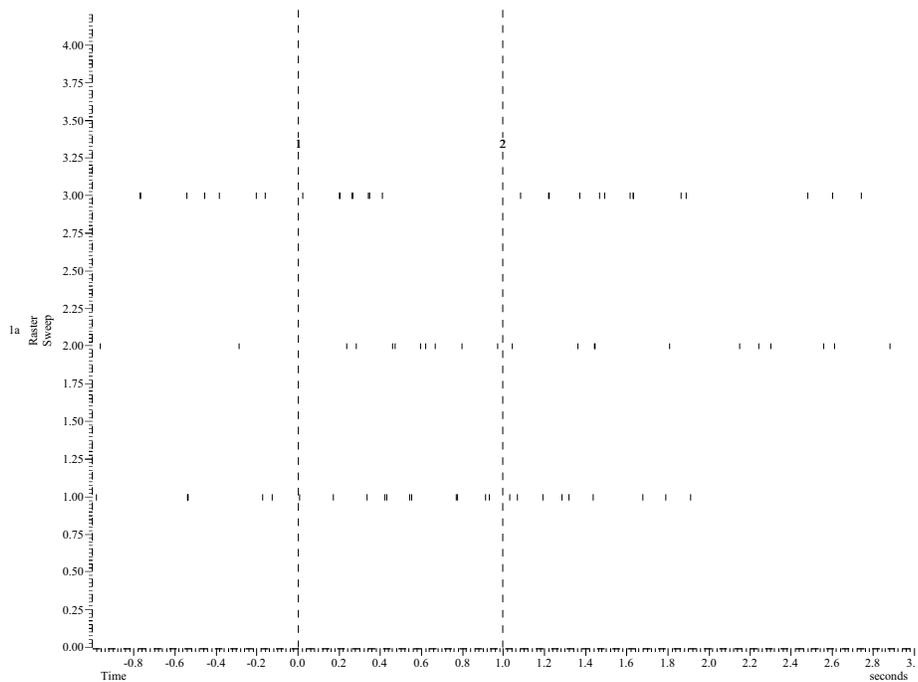


Abbildung 111: : Änderung der Antwort einer MUA während der Prekonditionierung. Im 3. Konditionierungstrial ist eine Änderung von Exzitation zu Inhibition zu erkennen Die beiden Linien markieren Beginn (1) und Ende (2) des Stimulus (hier Cineol)

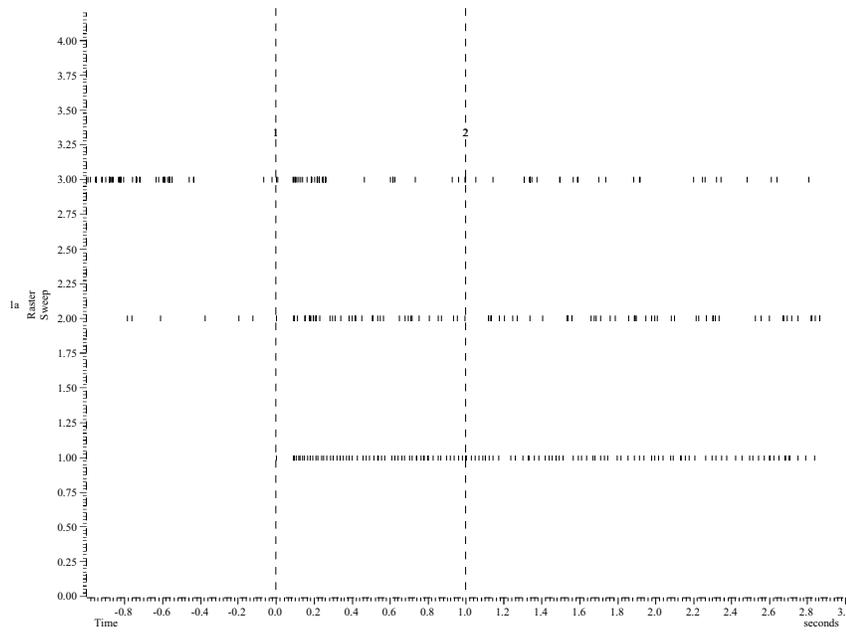


Abbildung 112: : Abnahme der Antwortstärke einer MUA während der Prekonditionierung. Die beiden Linien markieren Beginn (1) und Ende (2) des Stimulus (hier Pfefferminze)

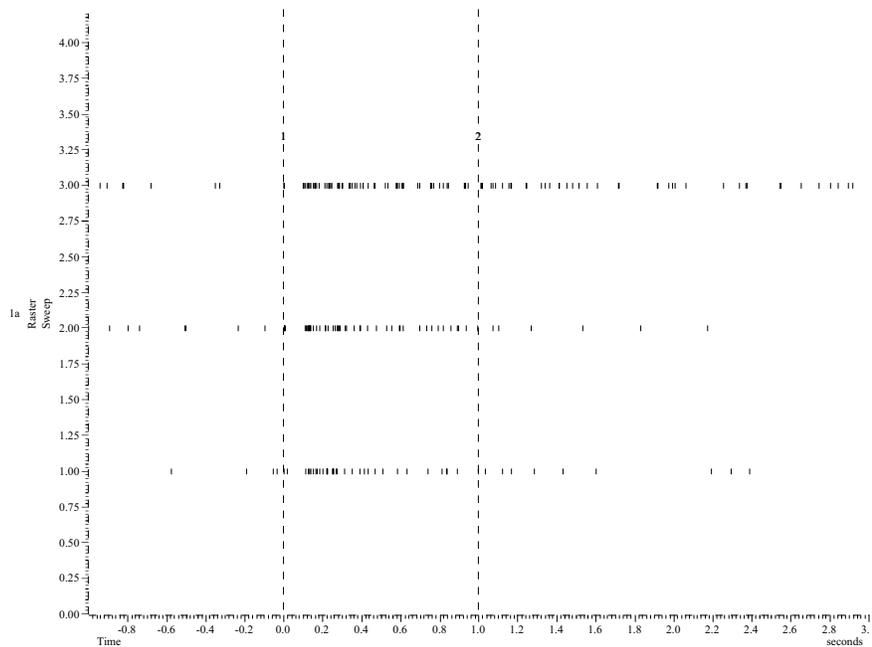


Abbildung 113: : Zunahme der Antwortstärke einer MUA während der Prekonditionierung. Die beiden Linien markieren Beginn (1) und Ende (2) des Stimulus (hier 2-Hexanon)