

Aus der Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie,
Max-Planck-Institut, München

**ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
AN EINZELNEN REZEPTOREN FÜR GERUCH,
KOHLENDIOXYD, LUFTFEUCHTIGKEIT UND TEMPERATUR
AUF DEN ANTENNEN DER ARBEITSBIENE UND DER DROHNE
(*APIS MELLIFICA* L.)**

Von

VEIT LACHER* **

Mit 29 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. April 1964)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	587
B. Zum Bau der Arbeiterinnen- und Drohnenantenne	589
1. Histologische Technik S. 589. — 2. Antennendimorphismus S. 589. —	
3. Sensillentypen und -verteilung bei der Arbeiterin und bei der Drohne S. 589.	
C. Methodik	593
1. Versuchstiere und Präparation S. 593. — 2. Versuchsanordnung S. 593.—	
3. Reizung S. 594. — 4. Registrierung und Auswertung S. 595.	
D. Elektrophysiologische Ergebnisse	596
I. Ableitungen von Porenplatten (Sensilla placodea)	596
1. Reaktion auf verschiedene Geruchsstoffe S. 596. — 2. Reaktions-	
spektren S. 600.	
II. Ableitungen von Grubenkegeln (Sensilla ampullacea und coeloconica) 605	
1. Reaktion auf CO ₂ S. 605. — 2. Reaktion auf feuchte Luft S. 608. —	
3. Reine Temperaturrezeptoren S. 611.	
III. Ableitungen von haarförmigen Sensillen der Arbeiterin	612
E. Diskussion	612
1. Geruchsrezeptoren S. 612. — 2. Kohlendioxydrezeptoren S. 614. —	
3. Feuchtigkeitsrezeptoren S. 616. — 4. Temperaturrezeptoren S. 617.	
Zusammenfassung	619
Summary	620
Literatur	621

A. Einleitung

Die Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne dienen zur Aufnahme von Umweltreizen sehr verschiedenartiger Sinnesmodalitäten. Um die Funktion der Antennen zu untersuchen, wurden bisher meistens

* Herrn Dr. D. SCHNEIDER danke ich für die Überlassung des Themas und sein ständiges Interesse am Verlauf der Arbeit. Herrn Prof. Dr. G. PETERS danke ich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes in der Deutschen Forschungsanstalt für Psychiatrie, Max-Planck-Institut.

** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

die Reaktionen dressierter Tiere ausgewertet, deren Antennen nach der Dressur ganz oder teilweise amputiert waren. So konnten z. B. v. FRISCH (1921), FISCHER (1957) und DOSTAL (1958) nachweisen, daß die Arbeitsbiene mit den acht distalen, der aus zwölf Gliedern bestehenden Antenne *Gerüche* wahrnimmt. Diese und andere Arbeiten (v. FRISCH 1919, SCHWARZ 1955) zeigten, daß die Geruchsleistungen der Arbeiterinnen des Menschen ähnlich sind.

Weiter wurde durch Dressurversuche bei der Arbeiterin ein *Feuchtigkeitsinn* festgestellt (HERTZ 1935, KUWABARA und TAKEDA 1956, KIECHLE 1961). Im Fluge kann ein Feuchtigkeitsunterschied von 5% relativer Feuchte noch sicher festgestellt werden. Die für diese Leistung verantwortlichen Sinnesorgane befinden sich ausschließlich auf den acht distalen Geißelgliedern der Antenne (KIECHLE 1961).

HERAN (1952) zeigte, daß der gesamte Körper der Arbeiterin auf *Temperaturreize* reagiert. Eine besonders hohe Empfindlichkeit weisen jedoch die fünf distalen Antennenglieder auf. Unter bestimmten Bedingungen werden noch Temperaturunterschiede von $0,25^{\circ}\text{C}$ mit einer motorischen Reaktion beantwortet.

Außerdem besitzt die Antenne eine *mechanische Reizbarkeit*, da bei einem Berührungszreiz eine Bewegung des Antennenmuskels mit 7 msec Latenz erfolgt (HERAN nach SCHNEIDER 1964).

Die ersten elektrophysiologischen Experimente an der Arbeitsbiene veröffentlichte BOISTEL (1960). Es gelang ihm, von der isolierten Antenne bei Reizung mit verschiedenen Duftstoffen, eine Nervenaktivität über eine Zeit von wenigen Minuten abzuleiten. Diese Aktivität wurde durch eine Beimischung von 5% CO_2 zum Duftreiz verstärkt. Das ließ vermuten, daß die Antenne Sinnesorgane besitzt, die *mit CO_2 reizbar* sind. Bei verschiedenen anderen Insekten konnte eine CO_2 -Wahrnehmung durch die Antennen nachgewiesen werden (WILLIS und ROTH 1954, ROESSLER 1961).

Entsprechend dieser Mannigfaltigkeit rezeptorischer Funktionen zeigten mehrere Untersuchungen (s. unten) auf der Antenne der Arbeiterin eine Vielzahl morphologisch verschiedener Typen von Sinnesorganen (Sensillen). Bis zur Einführung elektrophysiologischer Versuchsmethoden bereitete jedoch die Zuordnung verschiedener Reizmodalitäten zu bestimmten Sensillentypen große Schwierigkeiten und war nur in wenigen Fällen möglich (s. z. B. WIGGLESWORTH 1941). Erst in letzter Zeit konnten von verschiedenen cuticularen Sensillen an Insekten Nervenimpulse und Rezeptorpotentiale bei mechanischer Reizung (THURM 1962) und bei Reizung mit Geruchsstoffen (MORITA und YAMASHITA 1961, SCHNEIDER und BOECKH 1962, BOECKH 1962, SCHNEIDER, LACHER und KAISLING 1964) abgeleitet werden. Es war daher das Ziel der vorliegenden Arbeit, mit elektrophysiologischen Methoden I. die

spezielle Aufgabe der verschiedenen Sensillentypen auf der Bienenantenne zu untersuchen und 2. einen Einblick in die Funktionsweise und Leistungsfähigkeit einzelner Rezeptoren zu gewinnen.

Ferner ergab sich die Frage, ob und wieweit sich die Sensillentypen auf den Antennen der Drohne morphologisch und physiologisch von denen der Arbeiterin unterscheiden, da es über die Drohnenantenne bisher nur wenige Veröffentlichungen (GARY 1962) gibt.

B. Zum Bau der Arbeiterinnen- und Drohnenantenne

In den folgenden Abschnitten soll nur die äußere Form der Sensillentypen und ihre Verteilung, sofern sie für die elektrophysiologischen Versuche wichtig war, behandelt werden. Die hier getroffene Einteilung der verschiedenen Sensillen in morphologische Typenklassen stimmt im wesentlichen mit den Angaben von SLIFER und SEKHON (1961) überein. Die englischen Bezeichnungen für die Sensilla trichodea wurden von diesen Autoren übernommen. Ferner wurden die Beiträge von SCHENK (1903), v. FRISCH (1921), VOGEL (1923), RICHARDS (1952), KUWABARA und TAKEDA (1956), DOSTAL (1958), KRAUSE (1960), SLIFER und SEKHON (1961) und SCHNEIDER (1964) berücksichtigt. Genaue Angaben über die Anzahl und die Verteilung der zu einem Typ gehörigen Sensillen fehlen weitgehend in der Literatur. Die bekannten Befunde werden im folgenden zusammengestellt und nur teilweise ergänzt.

1. Histologische Technik. Für die morphologischen Untersuchungen wurden Antennen von Puppen und Imagines verwendet. Drei Untersuchungsverfahren gaben Aufschluß über die Größenverhältnisse der einzelnen Antennenabschnitte und die Sensillenformen: a) Fixierung der Antennen nach BOUIN, Weiterführung über Alkohol, Methylbenzoat in Benzol. Einbettung in Paraffin. Serienschritte von 5—15 μ . Färbung mit Azan (HEIDENHAIN nach ROMEIS 1948). b) Totalpräparate. Fixierung mit Alkohol, Weiterführung in Terpeneol. Einbettung in Caedax (ROMEIS 1948). c) Untersuchungen an der unbehandelten Imagoantenne in vivo mit dem Auflichtmikroskop. Auswertung von Mikrophotos, die bei 500- bis 700facher Vergrößerung aufgenommen wurden.

2. Antennendimorphismus (Abb. 1). Die gekniete Geißelantenne der Arbeiterin besteht aus 10, die der Drohne aus 11 Segmenten. An den langen flaschenförmigen Scapus, der beweglich am Kopf aufgehängt ist, schließt sich der kleine Pedicellus an. Die ersten beiden Geißelglieder, die auf den Pedicellus folgen, sind bei beiden Geschlechtern bedeutend kleiner als die folgenden Segmente.

3. Sensillentypen und -verteilung bei der Arbeiterin und bei der Drohne (Abb. 2, 3, 4). Im folgenden schließen sich an die Charakterisierung der einzelnen Sensillentypen Angaben über ihre Verteilung auf der Arbeiterinnenantenne an. Für die Drohnenantenne wird die Charakterisierung und Verteilung der Sensillentypen gemeinsam am Ende des Kapitels behandelt.

a) *Sensillum trichodeum* (large, thick-walled hair; Abb. 2a). Länge: bis 40 μ . Durchmesser proximal: ca. 5 μ . Gestalt: konisch, leicht gebogen, mit scharfer Spitze. Das proximale Ende des Haares kann sich streckenweise der Antennenoberfläche dicht anlegen. Innervierung ungewiß. Die Sensillen finden sich gehäuft auf den ersten beiden Geißelsegmenten. Auch auf den acht folgenden Segmenten sind sie, wenn auch in geringerer Dichte, vertreten.

b) *Sensillum trichodeum* (small, thick-walled hair; Abb. 2b). Länge: bis 15 μ . Durchmesser: ca. 3 μ . Gestalt: konisch, stark gebogen. Das sehr spitze Haarende

verläuft manchmal parallel zur Antennencuticula, meist neigt es sich wieder der Antennenoberfläche zu. Innervierung: wahrscheinlich eine Sinneszelle. Die Sensillen stehen auf den acht distalen Geißelgliedern in großer Anzahl zwischen den Porenplatten gleichmäßig über jedes Segment verteilt.

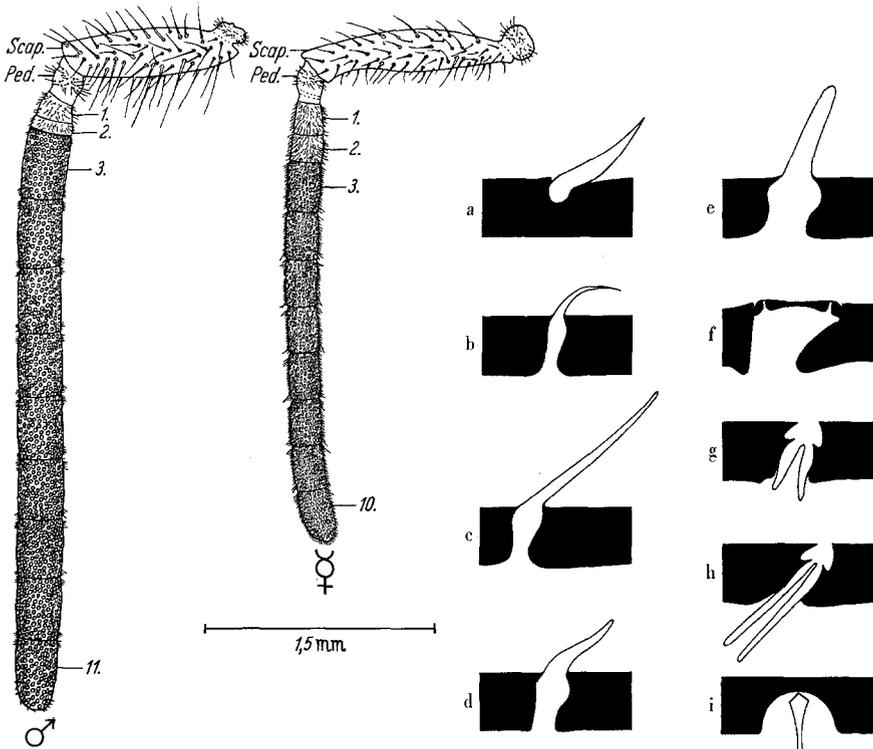


Abb. 1

Abb. 2

Abb. 1. *Apis mellifica*. Antenne der Drohne mit 11 und der Arbeiterin mit 10 Geißelsegmenten. *Scap.* Scapus; *Ped.* Pedicellus. Porenplatten relativ zu groß und in zu geringer Anzahl gezeichnet. Schematische Zeichnung nach Mikrophotographien

Abb. 2. *Apis mellifica*. Sensillentypen auf der Antennengeißel der Arbeiterin. (a) Sensillum trichodeum (large, thick-walled hair); (b) S. trichodeum (small, thick-walled hair); (c) S. trichodeum (thick-walled peg); (d) S. trichodeum olfactorium (slender, thin-walled peg); (e) S. basiconicum; (f) S. placodeum; (g) S. coeloconicum; (h) S. ampullaceum; (i) S. campaniforme (relativ dreifach vergrößert s. Text). Cuticuladicke 10—15 μ . Die Absolutgrößen der Sensillen variieren. Schematische Zeichnung nach Mikrophotos

c) *Sensillum trichodeum* (thick-walled peg; Abb. 2c). Länge: über 30 μ . Durchmesser: ca. 5 μ . Gestalt: lang, schlank, leicht gebogen, abgerundete Spitze. Innervierung: wahrscheinlich eine Sinneszelle. Die Sensillen kommen — nicht sehr zahlreich — auf allen 10 Geißelsegmenten vor. Auf den Geißelgliedern 3—10 stehen sie bevorzugt am distalen und am proximalen Ende jedes Segmentes.

d) *Sensillum trichodeum olfactorium* (slender, thin-walled peg; Abb. 2d). Länge: ca. 15 μ . Durchmesser: bis 5 μ . Gestalt: S-förmig. Die Spitze des Haares verjüngt sich konisch und ist am Ende abgerundet. Die Wand des Sensillum zeigt im Elektronenmikroskop Poren. Innervierung: 5—10 Sinneszellen. Die Sensillen sind ähnlich wie bei (b) in großer Anzahl zwischen den Porenplatten

gleichmäßig über jedes der acht distalen Segmente verteilt. Auf einer Antenne wurden insgesamt 8410 Sensilla trichodea (Typen *a—d*) gezählt.

e) *Sensillum basiconicum* (Abb. 2e). Länge: bis 25 μ . Durchmesser: ca. 5 μ . Gestalt: schlauchförmig. Spitze abgerundet. Die Wand des Sensillum weist

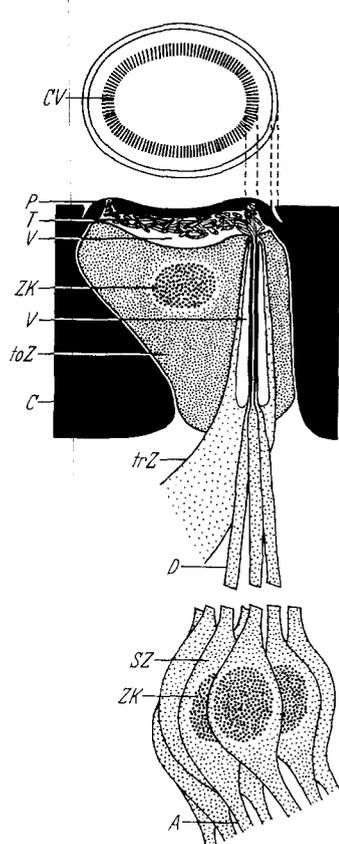


Abb. 3

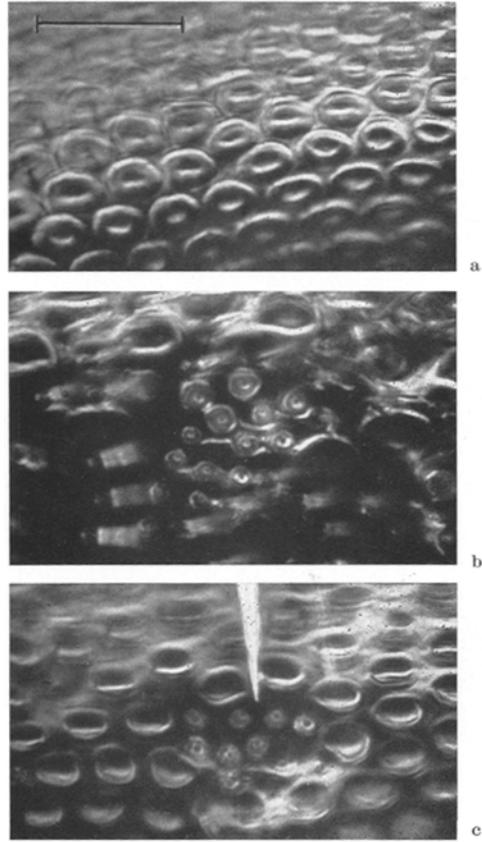


Abb. 4

Abb. 3. *Apis mellifica*, Arbeiterin. Aufsicht und Schnitt durch ein Sensillum placodeum (Porenplatte). Schematische Zeichnung nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen von RICHARDS 1952, KRAUSE 1960, SLIFER und SEKHON 1961. *A* Axon (Neurit); *C* Cuticula; *CV* Cuticulaverdünnungen mit Porenreihen; *D* Dendrit; *P* Platte; *SZ* Sinneszelle; *toZ* tormogene Zelle; *trZ* trichogene Zelle; *T* Tubuli; *V* Vakuole; *ZK* Zellkern

Abb. 4. *Apis mellifica*. Die Auflichtphotos zeigen Ausschnitte von Geißelsegmenten in vivo. Maßstab für (a) bis (c) bei (a) 30 μ . (a) Drohne, S. placodea (Porenplatten). (b) Arbeiterin, S. trichodea, S. placodea, S. coeloconica, S. ampullacea. (c) Drohne, S. placodea, S. coeloconica, S. ampullacea. Ableitelektrode in eine Gruppe von Grubenkegeln eingestochen

Poren auf. Die Sensillen sind nur am distalen Segmentende der Glieder 3—10 zu finden. Auf einer Antenne stehen ca. 150 Stück. Innervierung dieses Sensillentyps bei Wespen: 30—40 Sinneszellen.

f) *Sensillum placodeum* (Porenplatte; Abb. 2f, 3, 4). Längsdurchmesser: 12 μ . Gestalt: ovale Platte, die oft über die sie umgebende Antennencuticula

hinausragt. Innervierung 16—20 Zellen. Die distalen Sinneszellausläufer gehen unter der ovalen Platte in schlauchförmige Fortsätze (Tubuli) über. Die Cuticula eines ringförmigen Bereiches der Platte ist von feinen senkrechten Kanälchen durchbrochen (Anzahl: 2400—3000; Durchmesser: 220—280 Å), die in radiär angeordneten Reihen stehen. Im Bereich dieser Reihen ist die Plattencuticula dünner als gewöhnlich (Abb. 3, CV). Die Sensillen stehen nur auf den acht distalen Segmenten in gleichmäßiger Verteilung. Die Antennenrückseite (bezogen auf die Antennenhaltung im Flug) ist frei von Porenplatten. Auf einer Arbeiterinnenantenne finden sich ca. 3000 Porenplatten.

g) *Sensillum coeloconicum* (Grubenkegel, Abb. 2g, 4). Länge des Kegels: 10—20 μ . Breite: bis 10 μ . Gestalt: kegelförmiges Sinneshaar, das in einer Grube versenkt ist. Innervierung: eine Sinneszelle. Die Sensillen sind hauptsächlich auf der oberen und unteren Flanke (bezogen auf die Antennenhaltung im Flug) am distalen Ende jedes der acht distalen Geißelglieder in mehreren Gruppen angeordnet.

h) *Sensillum ampullaceum* (Grubenkegel; Abb. 2h, 4). Länge des Kegels: 15—30 μ . Breite: bis 10 μ . Gestalt: kegelförmiges Sinneshaar, das in einer Grube versenkt ist. Innervierung: eine Sinneszelle. Die Zahl dieser Sensillen ist größer als die der zur gleichen Gruppe gehörenden *Sensilla coeloconica*. Die Gesamtzahl der Grubenorgane auf einer Antenne beträgt 236, wobei die Anzahl der Sensillen pro Segment von den distalen zu den proximalen Geißelgliedern hin abnimmt.

i) *Sensillum campaniforme* (Abb. 2i). Dieser von anderen Insekten bekannte Sensillentyp wurde nur auf wenigen Schnittpräparaten von älteren Bienenpuppen gefunden und zwar in dem von Porenplatten freien Abschnitt auf der Antennenrückseite. An die kuppelförmige Einbuchtung in der Antennencuticula führt ein pfeilförmiger Sinnesstift, dessen Spitze die Kuppelmitte berührt. Die Anzahl der zu einem *Sensillum* gehörenden Sinneszellen konnte nicht ermittelt werden. Die *Sensilla campaniformia* bei Schmetterlingen sind von einer Sinneszelle innerviert. Bei der Arbeiterin ist die Anzahl dieser Sensillen und ihre Verteilung unbekannt.

Die Sensillentypen auf der Drohnenantenne wurden bisher kaum untersucht. Eigene Untersuchungen beschränkten sich auf Porenplatten (*Sensilla placodea*) und Grubenkegel (*Sensilla coeloconica* und *ampullacea*). Lichtmikroskopisch ließen sich keine Unterschiede zwischen diesen Sensillentypen der Arbeitsbiene und der Drohne feststellen.

Auf den ersten beiden Geißelgliedern der Drohnenantenne finden sich nur *Sensilla trichodea*, während die übrigen neun Segmente eine große Menge von Platten- und Grubenorganen tragen. Eine Antenne hat ca. 15000 Porenplatten. Zwischen den Plattensensillen stehen nur am proximalen und am distalen Ende der Segmente 3—11 einige *Sensilla trichodea*. Es finden sich also über weite Strecken der Antenne nur Porenplatten (Abb. 4a). Die *Sensilla coeloconica* und die *Sensilla ampullacea* stehen wie bei der Arbeiterin gemeinsam in Gruppen auf jedem der distalen neun Segmente. Im Gegensatz zur Arbeiterin sind die Gruppen hier jedoch streng umgrenzt und liegen in Mulden. Auch gibt es bei der Drohne nur zwei Gruppen pro Segment, die auf der Ober- und Unterflanke (bezogen auf die Antennenhaltung im Flug) in der Mitte jedes Segmentes liegen (vgl. Abb. 4c mit 4b). Nach eigenen Beobachtungen ist die Anzahl der *Sensilla ampullacea* größer als die der *Sensilla coeloconica*. Die Gesamtzahl der Grubenorgane auf einer Antenne liegt in der gleichen Größenordnung wie bei der Arbeiterin. Die Zahl der Grubenkegel pro Segment nimmt von den distalen zu den proximalen Geißelgliedern hin ab.

C. Methodik

1. Versuchstiere und Präparation. Als Versuchstiere dienten Flugbienen und Drohnen aller Altersstufen der Krainer Rasse. An dieser Stelle möchte ich Herrn Dr. R. HENN recht herzlich für das zur Verfügung gestellte Tiermaterial danken. Während der Wintermonate überließ mir Herr Priv.-Doz. Dr. M. RENNER freundlicherweise Flugbienen aus den Zuchten des Zoologischen Instituts.

Unter schwacher CO₂-Narkose wurden dem Versuchstier Flügel und Beine abgeschnitten. Die an den Schnittstellen ausfließende Hämolymphe trocknete ein und bildete nach einigen Minuten einen dichten Wundverschluß. Bei Fütterung der in der Versuchsanordnung befestigten Tiere mit konzentriertem Zuckerwasser konnten während mehrerer Tage Nervenimpulse sogar von demselben Rezeptor abgeleitet werden. Das Versuchstier wurde mit einer Drahtschlinge um den Hals an einem Metallhalter befestigt. Das Abdomen des Tieres war frei beweglich; die Atembewegungen wurden nicht behindert. Die Antennengeißel wurde mit Klebmassen (Parafilm, Gips oder Syndetikon) in geeigneter Lage und Richtung auf einem Metalltischchen befestigt. Der Körper des Tieres war weitgehend abgekapselt, um nur die Antennen dem jeweiligen Reizluftstrom auszusetzen. Während der Ableitungen wurde das Versuchstier mit einer Gleichstrom-Heizeinrichtung auf eine Temperatur von 34–36° C (s. ESCH 1960, THURM 1963) erwärmt. Ein Valvo Zwerg-NTC-Widerstand kontrollierte diese Temperatur. Bei der Messung der Temperaturabhängigkeit war die Heizeinrichtung abgeschaltet. Die Temperatur im Versuchsraum betrug 22–28° C.

2. Versuchsanordnung. a) *Mechanik, Optik* (Abb. 5c). Zur Ableitung von Aktionspotentialen fanden sowohl mit Ringerlösung (0,9% NaCl; 0,02% KCl; 0,02% CaCl₂) gefüllte Glaskapillarelektroden mit Spitzendurchmessern von 0,5–3 μ als auch Wolframnadelektroden Verwendung. Die Glaselektroden wurden auf die Antennencuticula fest aufgesetzt, die Wolframelektroden eingestochen (Abb. 4c). Da vielfach Signale von mehreren Sinneszellen gleichzeitig auftraten und daher langsame Potentiale schlecht zu beurteilen waren, wurden Wolfram-

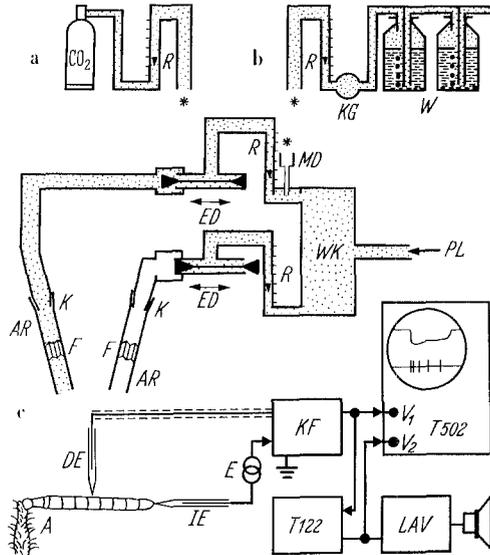


Abb. 5. Schema der Versuchsanordnung. (a) Reizeinrichtung für CO₂, (b) für feuchte Luft, (c) Registrier- und Reizeinrichtung. A Antenne des Versuchstieres; AR Aufsteckröhrchen; CO₂ CO₂-Stahlflasche; DE differente Elektrode; E Generator für Eichspannungen und Kontaktsignal; ED elektromagnetischer Dreiweghahn; F Filterpapier mit Geruchsstoffen getränkt; IE indifferente Elektrode; K konischer Normschliff; KF Kathodenfolger; KG Kondensationsgefäß; LAV Lautsprecherverstärker; MD Mischdüse; PL Preßluft; R Fluxmeter; T 122 Wechselspannungsverstärker; T 502 Kathodenstrahl-oszillograph; W Waschflaschen; WK Windkessel; V₁, V₂ Verstärkerkanäle. Mit einem Sternchen (*) sind die Verbindungspunkte zwischen den Teilen (a) und (b) der Reizeinrichtung mit Teil (c) bezeichnet

nadelektroden bevorzugt. In die sehr harte und widerstandsfähige Antennencuticula wurde die Wolframelektrode (Spitzendurchmesser: $< 1 \mu$) in einem Winkel von $30-60^\circ$ so eingestochen, daß die Elektrodenspitze unter die Sensillenbasis in die Nähe der zum Sensillum führenden Dendriten zu liegen kam. Der Kontakt mit dem Gewebe konnte durch ein 1 kHz-Rechtecksignal von 1 mV Spannung, das über die indifferente Elektrode gegeben wurde, akustisch kontrolliert werden (THURM 1962, БОЕЧКН 1962). Die indifferente Elektrode wurde in das letzte Antennensegment eingestochen. Die Elektrodenbewegungen wurden mit zwei Mikromanipulatoren (Leitz) durchgeführt. Jeder Elektrodeneinstich wurde optisch bei einer 550fachen Vergrößerung kontrolliert. Die Beleuchtung des Präparates erfolgte mit einer Auflichteinrichtung (Leitz: Laborlux mit Ultraprakilluminator auf Kreuztischstativ UK IV montiert). Die Wärmestrahlung der Auflichtlampe wurde außer bei Wärmereizungen abgefiltert.

b) *Elektronik* (Abb. 5c). Der Präparatwiderstand wurde mit einem Kathodenfolger (Elektrometriertriode Valvo 4065, unsymmetrischer Eingang, Eingangswiderstand $1000 M\Omega$, Gitterstrom $< 10^{-13}$ A) an die weitere Verstärkereinrichtung angepaßt. Ein nachgeschalteter Wechselspannungsverstärker (Tektronix 122) sorgte für eine ausreichende Verstärkung der Nervenimpulse, während die langsamen Potentiale durch einen Bandpaß (80—1000 Hz) weitgehend unterdrückt wurden. Zur Registrierung von langsamen Gleichspannungspotentialen war der Kathodenfolger direkt mit dem Oszillographen (Tektronix 502) gekoppelt. Zur akustischen Kontrolle der Nervenimpulse wurde ein Lautsprecherverstärker (LAV) verwendet. Ein zwischen der indifferenten Elektrode (IE) und dem Bezugspotential liegender Eichspannungsgenerator (E) diente zur Kontrolle von Elektroden- und Präparatwiderständen und zur Einblendung des 1 kHz-Kontaktsignals.

3. **Reizung.** a) *Reizung mit Geruchsstoffen* (Abb. 5c). Zur Reizung der Geruchsrezeptoren wurde ungerinigte, trockene (0—5% r.F.) Preßluft (PL) aus der Kompressoranlage des Instituts verwendet. Vom Windkessel kommend (WK), strömte die Luft über zwei getrennt voneinander regelbare Kanäle durch die Luftmengenmesser (R, System Rota) zu den elektromagnetischen Dreiweghähnen (ED). Von hier führten Leitungen zu den beiden Düsen, deren Enden mit konischen Normschliffen versehen waren. Auf diese Schliffe paßten gläserne Aufsteckröhrchen (AR). In diese Glasröhrchen wurde jeweils ein $1,4 \text{ cm}^2$ großes, fächerartig gefaltetes Stück Filtrierpapier (F) eingeschoben, das mit 0,01—0,02 ml des betreffenden Duftstoffes getränkt war.

Die geschilderte Methode hat den Vorteil, daß in kurzer Zeit eine große Anzahl verschiedener Duftstoffe geprüft werden kann. Außerdem bieten die beiden unabhängigen voneinander bedienbaren Reizkanäle die Möglichkeit von Reizkombinationen. Zwischen zwei Duftreizen konnten ein oder beide Duftkanäle dazu benutzt werden, Frischluft über das Präparat zu blasen. Der über das Präparat geleitete Duftstrom wurde gleichzeitig nach unten abgesaugt, um die Messungen nicht durch Verunreinigungen zu verfälschen. Das hat auch für die Reizung mit CO_2 und feuchter Luft Gültigkeit (s. unten). Der Zeitverlauf des Reizluftstromes wurde an der Ableitstelle mit einem hochempfindlichen, über die Raumtemperatur aufgeheizten Mikrothermistor gemessen. Absolute Größen, wie Molekülzahl pro Volumeneinheit, lassen sich hier nicht angeben, da über die Abdampfvorgänge, die u. a. von der Struktur und der Oberfläche des verwendeten Papiers abhängig sind, nichts bekannt ist. Nur chemisch definierte, konzentrierte Duftstoffe fanden Verwendung. Alle geprüften Stoffe haben für den Menschen einen Geruchscharakter.

b) *Reizung mit CO_2 -Luftmischungen* (Abb. 5a, c). Wesentliche Teile der im vorigen Abschnitt beschriebenen Reizeinrichtung fanden auch bei der CO_2 -Reizung Verwendung. Hier, wie im folgenden Abschnitt sollen nur Reizeinrichtungen be-

schrieben werden, die zusätzlich zu den geschilderten Vorrichtungen benötigt wurden. Zwischen dem Windkessel (*WK*) und dem Fluxmeter (*R*) wurde eine Mischdüse (*MD*) eingefügt, die für eine gute Durchmischung des CO_2 mit der Frischluft (*PL*) sorgte. Ein weiteres, zwischen die Mischdüse und die CO_2 -Flasche geschaltetes Fluxmeter erlaubte eine exakte Dosierung des beigemischten CO_2 . Das pro Zeiteinheit über das Präparat geblasene Volumen der CO_2 -Luftmischung war für alle Konzentrationsstufen konstant (16,7 l/min) und nahezu feuchtigkeitsfrei (0—5% r.F.). Außerdem wurden mit dieser Versuchseinrichtung Sauerstoff- und Stickstoff-Luftmischungen untersucht. Die geringe CO_2 -Zunahme durch Atmung im Versuchsraum gegenüber dem Normalwert (0,03 Vol.-% CO_2) wurde nicht berücksichtigt.

c) *Reizung mit Luft verschiedener relativer Feuchte* (Abb. 5b, c). Die relative Luftfeuchtigkeit wurde mit Durotherm-Hygrometern (Fa. Lufft) bestimmt (Meßgenauigkeit ca. $\pm 5\%$ r.F.). Preßluft perlte durch zwei große Waschflaschen (*W*), deren Wasser auf 75° C erhitzt war. In langen Schlauchleitungen kühlte sich die feuchte Luft auf Zimmertemperatur ab; dabei kondensierte ein Teil der Feuchtigkeit. Das Kondensat wurde vor dem Durchflußmesser (*R*) in einem Gefäß (*KG*) abgefangen. In der Mischdüse (*MD*) wurde der wassergesättigten Luft in bestimmtem Verhältnis völlig trockene Frischluft (*PL*) beigemischt. Für alle Feuchtigkeitsstufen war bei der Reizung das Luftvolumen pro Zeiteinheit konstant (9,5 l/min).

d) *Reizung mit verschiedenen Temperaturen*. Die hier angewandte Methode ist ungenau. Sie muß daher stets bei der Beurteilung der Meßergebnisse beachtet werden. Die oben beschriebene Auflichteinrichtung zur Beleuchtung des Präparates diente hier zur Erwärmung der Ableitstelle. Diese wurde also mit der Strahlungswärme, die die Niedervoltlampe ohne Wärmeschutzfilter abgab, aufgeheizt. Die Intensität der Strahlungswärme war mit einem Regeltransformator stufenlos einstellbar. An der Stelle des Präparates (Antenne) wurde die Erwärmung mit einem Mikro-NTC-Widerstand (Valvo, Genauigkeit der Meßeinrichtung $\pm 2^\circ\text{C}$) gemessen. Dabei bleibt jedoch unbekannt, ob die Geschwindigkeit der Erwärmung bzw. der Abkühlung und die erreichte Temperatur der Antenne mit der des NTC-Widerstandes übereinstimmt.

Um trotz der ungenauen Reizmethode Bezugswerte für die Temperatur zu erhalten, wurde in den Diagrammen die mit dem NTC-Widerstand gemessene Temperatur eingetragen. Bei der Messung der Temperaturabhängigkeit der Ruheaktivität befanden sich die Rezeptoren in ruhender Luft.

4. Registrierung und Auswertung. Zur photographischen Registrierung der Nervenaktivität diente eine Filmkamera (Recordine). Der zeitliche Abstand der auf Bromsilber-Registrierpapier aufgenommenen Nervenimpulse wurde auf 1 msec genau gemessen. Der reziproke Abstand zweier aufeinanderfolgender Impulse (z. B. in der Erregungsspitze) wurde in den Diagrammen zum Zeitpunkt des zweiten Impulses eingetragen. Impulsfrequenzen, die über längere Zeiträume nahezu konstant waren (z. B. Ruheaktivität, stationäres Niveau), wurden gemittelt (s. z. B. Abb. 7). Bei den hier durchgeführten extrazellulären Ableitungen traten nur Nervenimpulse mit positiver erster Phase auf. Die während der Erregung abgeleiteten Rezeptorpotentiale negativierten die differente Elektrode gegenüber der indifferenten (MORITA und YAMASHITA 1961, THURM 1962, BOECKH 1962). Bei einer Ableitung wurden oft mehrere Elemente gleichzeitig erfaßt. Bis zu drei verschiedene Rezeptorzellen konnten anhand der Impulsgrößen voneinander unterschieden werden (s. z. B. Abb. 16). Die Widerstandsverhältnisse bei Ableitungen von cuticularen Sensillen von Insekten wurden bei WOLBARSH (1958), MORITA (1959) und THURM (1963) ausführlich diskutiert.

D. Elektrophysiologische Ergebnisse

In den elektrophysiologischen Reaktionen der Rezeptoren des gleichen Typs konnten bisher keine wesentlichen Unterschiede zwischen der Arbeiterin und der Drohne festgestellt werden. Daher sollen hier alle Ableitungen gemeinsam behandelt werden. Aus methodischen Gründen wurde vorzugsweise von Drohnen abgeleitet. Folgende Reizmodalitäten wurden bei jedem Sensillentyp bzw. Rezeptortyp untersucht: Licht, Schall, mechanische Reize, Geruchsstoffe, feuchte Luft, verschiedene Luftströmungsgeschwindigkeiten (1—11 m/sec), CO₂-Luftmischungen, Sauerstoff- und Stickstoffluftmischungen und Temperatur. Alle hier aufgeführten Ergebnisse waren während der Überlebensdauer des jeweiligen Rezeptors reproduzierbar.

I. Ableitungen von Porenplatten (*Sensilla placodea*)

Bei der Reizung dieser Sensillen mit Geruchsstoffen wurden von mehreren zum Sensillum gehörenden Sinneszellen Nervenimpulse gebildet (Abb. 6). Ein Geruchsstoff wirkte entweder erregend, hemmend oder er blieb unbeantwortet. Bei der Erregung der Sinneszellen zeigte die Impulsfrequenz in den meisten Fällen einen phasisch-tonischen Zeitverlauf. Alle bisher geprüften Geruchsstoffe erregten außer den Porenplatten keine anderen Sensillentypen. Alle anderen oben aufgeführten Reizmodalitäten — ausgenommen die Temperaturreize — waren an Porenplatten wirkungslos.

1. Reaktion auf verschiedene Geruchsstoffe. *a) Verlauf der Erregung und Hemmung.* Im ungeretzten Zustand zeigten die meisten Rezeptoren eine Aktivität, die gelegentlich bis zu 45 Imp./sec betragen konnte (s. Tabelle). In Abb. 7 ist der Erregungsverlauf eines Rezeptors bei Reizung mit konzentriertem Äthylcaprylat dargestellt. Nach einer Reaktionszeit von weniger als 3 msec stieg die Impulsfrequenz in 110 msec bis zur Erregungsspitze an. Während der Reiz konstant weiterwirkte, fiel die Impulsfrequenz stark ab und ging in ein stationäres Niveau über, das sich in den folgenden 6 sec um 22% verminderte; ca. 3 sec nach dem Reizende wurde die Ruheaktivität wieder erreicht. Das Verhältnis zwischen der Höhe des Erregungsmaximums und der des darauffolgenden stationären Niveaus unterliegt großen Schwankungen. In Abb. 7 beträgt beispielsweise dieses Verhältnis 100:20 (die Höhe des stationären Niveaus wurde 2,5 sec nach dem Reizbeginn gemessen), in Abb. 9 (links unten, Element A) 100:7 und in Abb. 6c (großer Impulstyp) nur noch 100:2,5. Die hier gezeigten Abb. 6 und 7 sind repräsentativ für viele Reaktionen der Rezeptoren auf erregende Duftstoffe. Einen relativ selten beobachteten, rein phasisch arbeitenden Reaktions-*typ* zeigt die Abb. 8. Hier fehlte die Ruheaktivität.

Eine Hemmung der Nervenaktivität durch Duftstoffe wurde nicht sehr häufig beobachtet und beschränkte sich auf wenige Stoffe (s. Tabelle). Diese wirkten jedoch auch auf einige Rezeptoren erregend. Abb. 6b

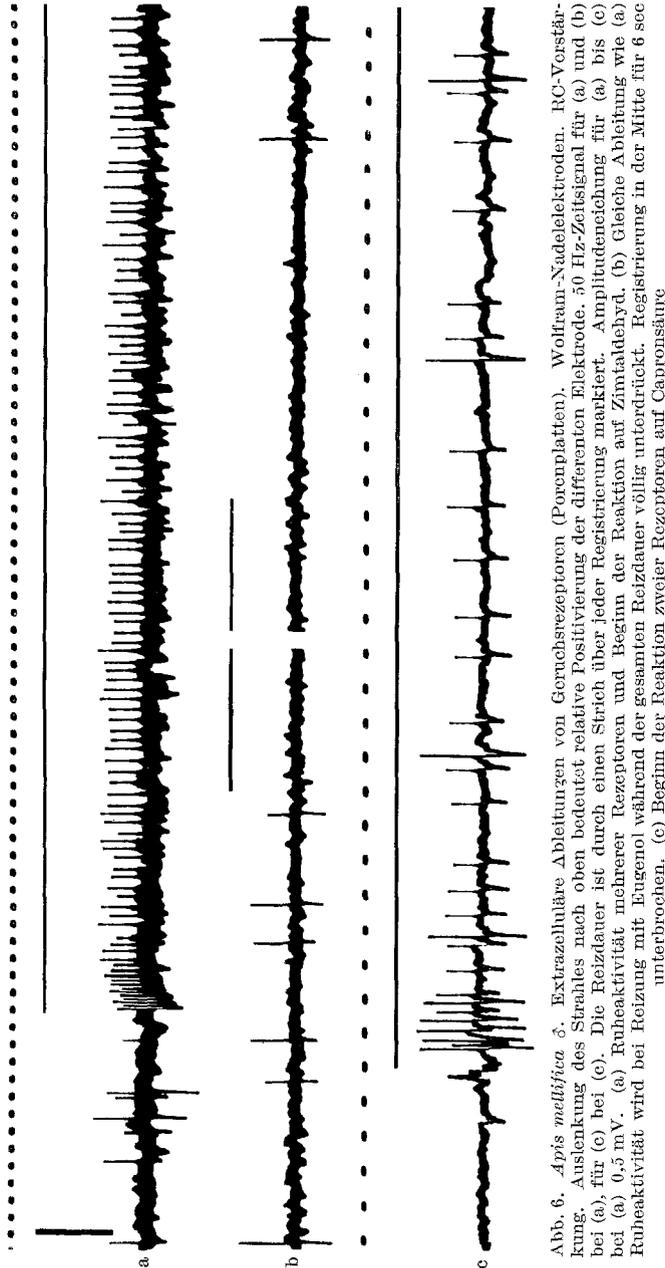


Abb. 6. *Apis mellifica* ♂. Extrazelluläre Ableitungen von Geruchsrezeptoren (Porenplatten). Wolfram-Nadelelektroden. RC-Verstärkung. Auslenkung des Strahles nach oben bedeutet relative Positivierung der verschiedenen Elektrode. 50 Hz-Zeitsignal für (a) und (b) bei (a), für (c) bei (c). Die Reizdauer ist durch einen Strich über jeder Registrierung markiert. Amplitudenzeichnung für (a) bis (c) bei (a) 0,5 mV. (a) Ruheaktivität mehrerer Rezeptoren und Beginn der Reaktion auf Zimtaldehyd. (b) Gleiche Ableitung wie (a) Ruheaktivität wird bei Heizung mit Eugenol während der gesamten Reizdauer völlig unterdrückt. Registrierung in der Mitte für 6 sec unterbrochen. (c) Beginn der Reaktion zweier Rezeptoren auf Capronsäure

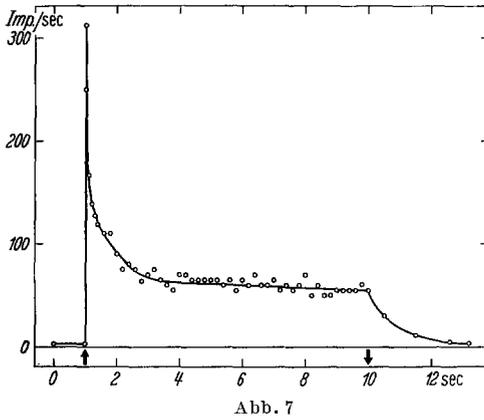


Abb. 7

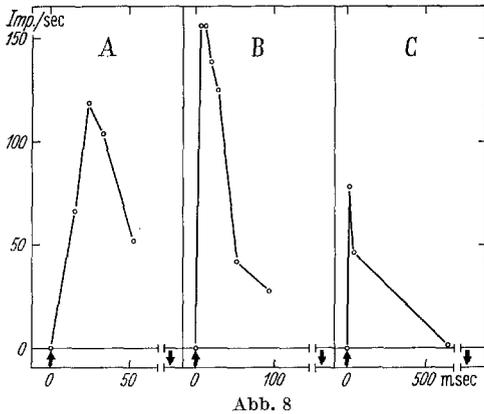


Abb. 8

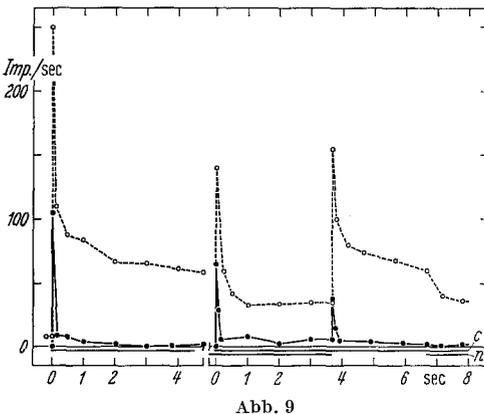


Abb. 9

die Mischung beider Stoffe. Die Reizdauer wird durch Balken unter der Nulllinie markiert (oberer Balken = Capronsäure = c; unterer Balken = Nelkenöl = n). Element A durchgezogene Kurve; Element B gestrichelte Kurve. Der erste Reiz mit Capronsäure allein wurde einige Zeit vor dem Mischreiz geboten

und 16 (Element B) veranschaulichen Reizungen mit Eugenol. Hier wurde die Ruheaktivität während der gesamten Reizdauer völlig unterdrückt.

Bei simultaner Reizung von Rezeptoren mit erregenden und hemmenden Stoffen zeigten sich komplexe Antworten (Abb. 9). Das Stoffgemisch (Abb. 9, Mitte) wirkte schwächer als der zu Beginn allein gegebene erregende Reiz. Kurz vor Beginn des Mischreizes unterdrückte der allein gebotene Hemmstoff die Ruheaktivität von Element B. Wurde

Abb. 7. *Apis mellifica* ♂. Erregungsverlauf eines Geruchsrezeptors bei Reizung mit Äthylcaprylat. Kreise: Arithmetische Mittelwerte der Impulsfrequenz über verschiedene lange Zeitabschnitte. Pfeile: Anfang und Ende des Reizes

Abb. 8. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen verschiedener phasischer Geruchsrezeptoren. Die Impulsfrequenzen entsprechen einzelnen reziproken Impulsabständen. A Reizung mit Aldehyd C 14; B mit Capronsäure; C mit Äthylcapronat. Die gesamte Reizdauer betrug bei A 2,2 sec; bei B 1,8 sec; bei C 1,7 sec. Nach der hier gezeigten Reaktion wurden bis zum Reizende keine Impulse mehr beobachtet

Abb. 9. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen zweier gleichzeitig registrierter Geruchsrezeptoren auf einen erregenden (c Capronsäure) und einen hemmenden Stoff (n Nelkenöl) sowie auf

im Verlauf der Mischreizung die Zufuhr des Hemmstoffes unterbrochen, so traten bei beiden Elementen neue Erregungsspitzen auf. Das darauffolgende stationäre Niveau war bei Element B dann wieder so hoch wie bei dem zu Anfang allein gegebenen erregenden Reiz. Bei der nochmaligen Zumischung des Hemmstoffes wurde das stationäre Niveau bei Element B wieder vermindert.

b) *Folgen von Einzelreizen und Dauerreize.* Abbildung 10 zeigt die Erregungsverläufe zweier gleichzeitig registrierter Elemente bei einer Serie von vier Einzelreizen. Bei beiden Elementen nahm bis zum 3. Reiz die Höhe der Erregungsspitze ab, während die des stationären Niveaus annähernd erhalten blieb.

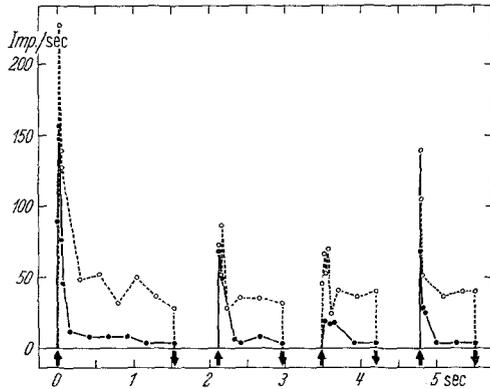


Abb. 10. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen zweier gleichzeitig registrierter Geruchsrezeptoren auf eine Serie von Einzelreizen mit Capronsäure. Rezeptor A durchgezogene, B gestrichelte Kurve

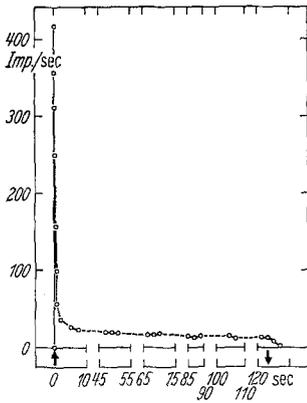


Abb. 11

Abb. 11. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines Geruchsrezeptors bei Dauerreizung mit Geranylacetat. Die gestrichelten Kurvenabschnitte bezeichnen Registrierpausen

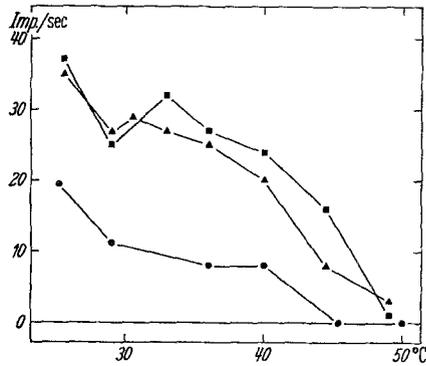


Abb. 12

Abb. 12. *Apis mellifica* ♂. Die Abhängigkeit der Ruheaktivität dreier Geruchsrezeptoren (verschiedene Symbole) von der Temperatur. Die Meßpunkte sind über 5—10 sec gemittelt. Die Registrierung wurde erst nach einer Einstellzeit von ca. 30 sec begonnen

Bei Dauerreizen über mehrere Minuten ging die Impulsfrequenz allmählich zurück. Das stationäre Niveau des in Abb. 11 dargestellten Elementes sank von 23 Imp./sec nach 110 sec auf 13 Imp./sec.

c) *Temperaturabhängigkeit.* Bei der Beurteilung der folgenden Ergebnisse müssen die komplexen Reizverhältnisse beachtet werden

(s. S. 595). Die Abb. 12 zeigt die Temperaturabhängigkeit der Ruheaktivität von drei Geruchsrezeptoren. Die Antenne und der NTC-Widerstand wurden in ruhender Luft mit der Mikroskopierlampe erwärmt und die vom Widerstand gemessene Temperatur auf der Abszisse aufgetragen. Es kann angenommen werden, daß bei höherer

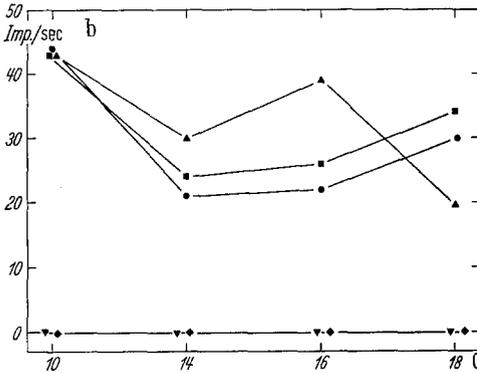
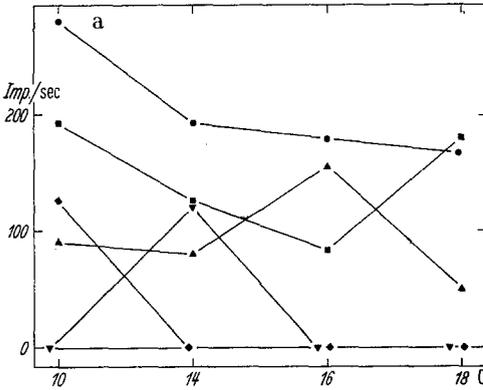


Abb. 13

abstandes). (b) Höhe des zugehörigen (gleiche Symbole wie in a) stationären Niveaus (zwischen 2. und 3. sec nach Reizbeginn gemittelt). — Zwei Rezeptoren antworten rein phasisch

Abb. 14. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen von sechs Geruchsrezeptoren auf geradkettige, homologe Fettsäuren C 3 bis C 7 (Ausnahme: C 5 = iso-Valeriansäure). Auswertung und Darstellung wie in Abb. 13. (a) Höhe der Erregungsspitze. (b) Höhe des stationären Niveaus

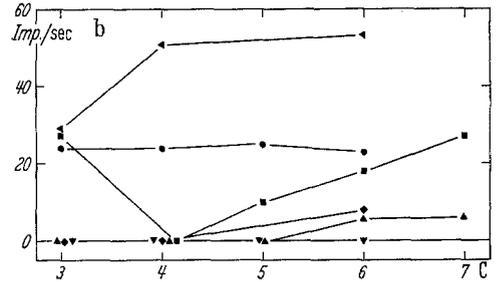
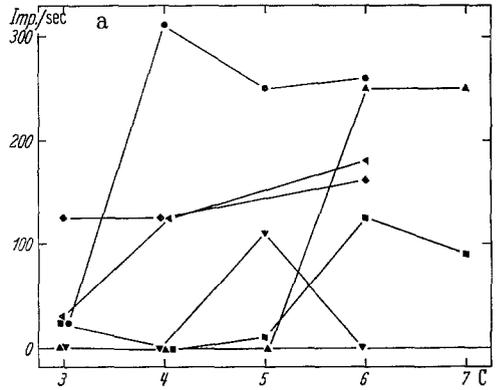


Abb. 14

Erwärmung des NTC-Widerstandes auch der Rezeptor stärker erwärmt wurde. Die Impulsfrequenz der Rezeptoren nahm mit steigender Temperatur ab. An der oberen Grenze (ca. 45° C) des für die Arbeiterin noch physiologischen Arbeitsbereiches (ESCH 1960) fielen die Nervenimpulse oft völlig aus.

2. Reaktionspektren. An mehreren Einzelrezeptoren wurde die Reaktion auf homologe Aldehyde (Abb. 13) und homologe Fettsäuren

(Abb. 14, 15) untersucht. Einige Rezeptoren reagierten untereinander in ähnlicher Weise auf homologe Stoffe. Die Reaktionen der meisten Rezeptoren jedoch variierten stark. Die große Vielfalt der Reaktionen verschiedener Rezeptoren auf derartige Stoffreihen wird besonders deutlich aus der Tabelle ersichtlich.

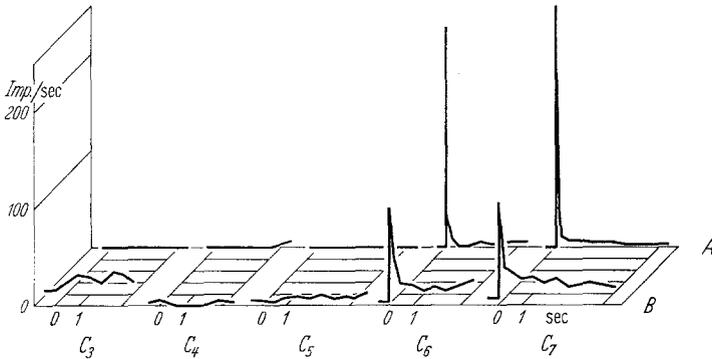


Abb. 15. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen zweier gleichzeitig registrierter Geruchsrezeptoren A und B auf geradkettige, homologe Fettsäuren C 3 bis C 7 (Ausnahme: C 5 = iso-Valeriansäure). Die Frequenzverläufe der Rezeptoren sind in eine vordere (Rezeptor B) und eine hintere (Rezeptor A) Ebene projiziert. Zwischen den Reizen liegen verschieden lange Registrierpausen. Die schraffierten Felder zwischen den Abszissen bezeichnen die Reizdauer

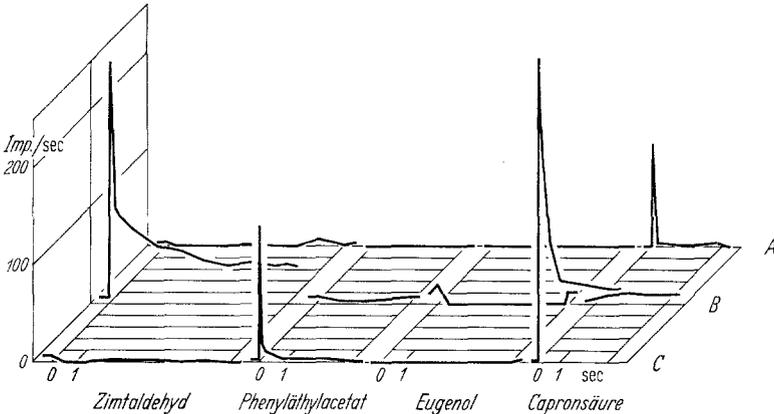


Abb. 16. *Apis mellifica* ♂. Reaktionen dreier gleichzeitig registrierter Geruchsrezeptoren A, B und C auf verschiedene Geruchsstoffe. Darstellung wie in Abb. 15

Auch bei den übrigen geprüften Geruchsstoffen waren die Reaktionsspektren der Rezeptoren sehr unterschiedlich (Abb. 16, Tabelle). Einige Rezeptoren reagierten nur auf wenige, andere auf fast alle geprüften Stoffe. Die Antwort der Rezeptoren bestand in einer Hemmung (—) oder einer Erregung (+), die außerdem in ihrer Höhe (z.B. +++) je nach dem Rezeptor und der Wirksamkeit der Reizqualität beträchtlich variieren konnte.

Tabelle. Reaktionen von 47 Geruchsrezeptoren der Arbeitsbiene und der Drohne bei Reizung mit 33 verschiedenen Geruchsstoffen
 Frequenzzunahme im Erregungsmaximum bis ca. 50 Imp./sec = +, auf 50 bis 150 Imp./sec = ++, auf über 150 Imp./sec = +++.
 Hemmung der Ruheaktivität schwach = —, stärker = ---, vollständig = -----. Bei Rezeptor Nr. 27 und 29 war die
 hemmende Wirkung nur bei vorausgehender Reizung mit einem erregenden Stoff feststellbar.

	Arbeitsbiene																	
	25	10	3	15	40	20	30	10	10	2	10	10	2	10	4	5	0	
Ruheaktivität max. Imp./sec.																		
Äthylcapronat																		
Äthylcaprylat																		
Äthylperlagonat																		
Äthylcaprinat																		
Bromstyrol							+++											
Styrolacetat							+											
Cycloheptanon							+											
Terpineol	+	++	+	0	0	0	+	++										
Terpinylacetat																		
Zimtalcohol																		
Zimtaldehyd							++											
Phenyläthylalcohol		+	+	0	0	0	++											
Phenyläthylacetat		+	+	0	0	0	++											
Phenylpropylalcohol																		
Eugenol																		
Nelkenöl							++											
Isosafrol							0											
Citral																		
Citronellol																		
Citronellylacetat																		
Nitrobenzol	+	++	+	+	0	0	+											
Amylacetat	+	+	+	+	0	0												
Benzylacetat	+	++	++	++	+	+	++											
Aldehyd C 10							+											
Aldehyd C 14							+											
Aldehyd C 16							0											
Aldehyd C 18							+											
Geraniol							+											
Geranylacetat							0											
Propionsäure																		
Buttersäure																		
Iso-Valeriansäure																		
Capronsäure							++											
Laufende Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	

Tabelle (Fortsetzung)

	Drohne																	
	45	0	15	10	0	2	0	3	10	0	1	0	0	1	0	0	1	15
Ruheaktivität max. Imp./sec.																		
Äthylcapronat																		
Äthylcaprylat																		
Äthylheptagonat																		
Äthylcaprinat																		
Bromstyrol																		
Styrolacetat	++																	
Cycloheptanon	0				0			0	0	0	0	++						
Terpineol	+				0			0	0	0	+	+						
Terpinylacetat	0				0			0	0	0	+	+						
Zimtalcohol	+							+	+	+	+	+						
Zimtaldehyd	+							+	+	+	+	+						
Phenyläthylalcohol	+++				+	++		0	0	0	+++	+++						
Phenyläthylacetat	++							0	+	+	+++	+++						
Phenylpropylalcohol																		
Eugenol	---							0	0	0	---	---						
Nelkenöl	---							0	0	0	---	---						
Isosafrol	---							+++	+++	0	0	0						
Citral	0							0	0	0	+	+						
Citronellol	0							0	0	0	+	+						
Citronellylacetat	+							0	0	0	+	+						
Nitrobenzol	+++							0	0	0	0	+						
Amylacetat																		
Benzylacetat	0							0	0	0	+++	+++						
Aldehyd C 10	++							0	+	+	+++	+++						
Aldehyd C 14	++							+	+	+	+++	+++						
Aldehyd C 16	+							0	0	0	0	0						
Aldehyd C 18	0							0	0	0	0	0						
Geraniol	0							0	0	0	+	+						
Geranylacetat	0							+	+	+	+++	+++						
Propionsäure	++							0	+	+	+	+						
Buttersäure	0							0	+	+	+	+						
Iso-Valeriansäure																		
Capronsäure	+++							+	+	+	+++	+++						
Laufende Nummer	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32			

Tabelle (Fortsetzung)

	Drohne														
	8	1	10	0	10	1	25	0	1	15	0	2	20	2	5
Ruheaktivität															
max. Imp./sec															
Äthylacrylat							+	0	+++	++	0	+	+	0	0
Äthylcaprylat							+++	0	+++	++	+	0	+++	0	0
Äthylperlagonat							+	0	0	+	+	0	+	0	0
Äthylcaprinat							+++	0	0	+++	0	0	+	0	0
Bromstyrol							+	+++	+++	+++	0	0	0	0	0
Styrolacetat	---	0	+				0	+	+	+	0	0	+	0	0
Cycloheptanon	0	0	0	0	+	+	0	+	+	+	0	0	+	0	0
Terpinol		+	+	0	+	+	+	0	+	+	0	0	+	0	0
Terpinylacetat		0	0	0			-	0	0	+	0	0	0	0	0
Zimtalkohol		0	0				0	0	0	+	+	0	0	0	0
Zimtaldehyd	-	0	+	+	+++	0	+	0	+	++	0	0	0	0	0
Phenyläthylalkohol		0	+	+	+++	0	+	0	+	++	+	0	+++	++	+
Phenyläthylacetat		+	+	0	+	0	0	0	0	+++	+	0	+	+	+
Phenylpropylalkohol							0	0	+	+	++	0	0	0	0
Eugenol	---	0	0				---	0	---	---	0	---	---	0	0
Nelkenöl	---	0	0				---	0	---	---	0	---	---	0	0
Isosafrol		0	0				+++	0	---	---	0	---	---	0	+
Citral		0	+				---	0	0	++	0	0	+++	0	0
Citronellol		-	+				---	0	0	++	0	0	+	0	0
Citronellylacetat		0	+				0	0	+	+++	+	0	+++	0	0
Nitrobenzol							+	0	+	++	0	0	+	0	0
Amylacetat								0	+	++	0	0	+	0	0
Benzylacetat	0	0	+				0	0	0	+	0	0	+	0	0
Aldehyd C 10	+++	++	+	0	+++	0	+	0	+	+	0	0	+++	0	+
Aldehyd C 14	+	0	+				0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aldehyd C 16	+	+	+				0	0	0	++	0	0	0	0	0
Aldehyd C 18	+++	0	0				0	0	0	+	0	0	+	0	0
Geraniol	+++	0	+				0	0	+	++	0	0	+	0	0
Geranylacetat	---	0	+				0	0	+	++	+	0	+++	0	0
Propionsäure	---	+	0	0	+	0	0	0	0	+	0	0	0	0	+
Buttersäure	---	+	+	+	+	0	0	0	+	+	0	0	+++	0	0
Iso-Valeriansäure		+		+		-	---	0	+	+	0	+	+	0	+
Capronsäure	0	+++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Laufende Nummer	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47

II. Ableitungen von Grubenkegeln (*Sensilla ampullacea* und *coeloconica*)

Die Sinneszellen von Grubenorganen (*Sensilla ampullacea* und *coeloconica*) reagierten auf CO_2 , feuchte Luft und Temperatur. Eine Unterscheidung der beiden morphologischen Sensillentypen war bei den Ableitungen nicht möglich. Auf Grund ihrer Reaktionen ließen sich jedoch drei verschiedene Rezeptortypen eindeutig voneinander unterscheiden. Der eine Typ (Abb. 17) war mit reinem CO_2 oder CO_2 -Luftmischungen erregbar (S. 605 ff.). Der zweite reagierte auf feuchte Luft (S. 608 ff.). Beide zeigten eine Temperaturabhängigkeit. Der dritte Typ war nur mit Temperaturreizen erregbar (S. 611). Alle übrigen geprüften Reizmodalitäten (Aufzählung s. S. 596) waren ohne Erfolg. Nervenimpulse der beiden letztgenannten Rezeptortypen traten bei einer Ableitung meist zusammen auf (s. Abb. 24). Alle drei Typen haben eine phasisch-tonische Erregungscharakteristik.

1. Reaktion auf CO_2 . *a) Erregungsverlauf.* Die Abb. 17 und 18 zeigen für CO_2 -Rezeptoren typische Erregungsverläufe. Nach einer Reaktionszeit von weniger als 3 msec folgte eine phasisch-tonische Reaktion (Abb. 18). Erst einige Sekunden nach Reizende wurde die vor dem Reiz aufgetretene Ruheaktivität wieder erreicht. Beachtenswert ist die sehr regelmäßige Impulsfrequenz der CO_2 -Rezeptoren (s. Abb. 17). In Abb. 17i ist die Reaktion eines Rezeptors auf 15% CO_2 bei Gleichspannungsverstärkung dargestellt. Trotz der zu erwartenden Polarisierung an der blanken Metallelektrode zeigte sich hier ein Generatorpotential.

b) Reaktion auf O_2 -, N_2 - und CO_2 -Luftmischungen. Alle Rezeptoren besaßen bereits bei Zimmerluft eine Aktivität bis zu 30 Imp./sec. Auch bei Reizung mit CO_2 -freier Luft (s. Abb. 19b), reinem Stickstoff, reinem Sauerstoff, Stickstoff- und Sauerstoffluftmischungen wurde die Ruheaktivität nicht oder nur unwesentlich verändert. Eine Hemmung dieser Aktivität wurde bisher nicht beobachtet. Steigender CO_2 -Gehalt im Reizluftstrom erhöhte sowohl die Erregungsspitze als auch das dazugehörige stationäre Niveau der Rezeptoren (Abb. 17). Die in Abb. 19 dargestellten Erregungsgrößen zeigen eine annähernd logarithmische Abhängigkeit von der Reizintensität.

c) Reizserien und Dauerreize. Bei Folgen von Einzelreizen nahm die Amplitude der Erregungsspitze und des stationären Niveaus vom ersten zum zweiten Reiz stärker, danach nur noch in sehr geringem Maße ab (Abb. 20). Bei den letzten Reizen kann eine gewisse „Erholung“ der Erregungsgrößen festgestellt werden, die jedoch nur in den Säulendiagrammen (Abb. 20, untere Bildhälfte) zum Ausdruck kommt. Die Abfallflanke der Erregungsspitze führt bei den meisten Erregungsverläufen (obere Bildhälfte, Reiz 2—19) in ein Frequenzminimum (s. auch Abb. 17b—d).

Mit schwachen CO_2 -Konzentrationen wurde das stationäre Erregungsniveau bei lang andauernden Reizen untersucht (Abb. 21). Schon 2—5 sec nach Reizbeginn war hier ein Niveau von 15—20 Imp./sec erreicht, das bis zum Reizende nach mehreren Minuten nahezu unverändert fortbestand.

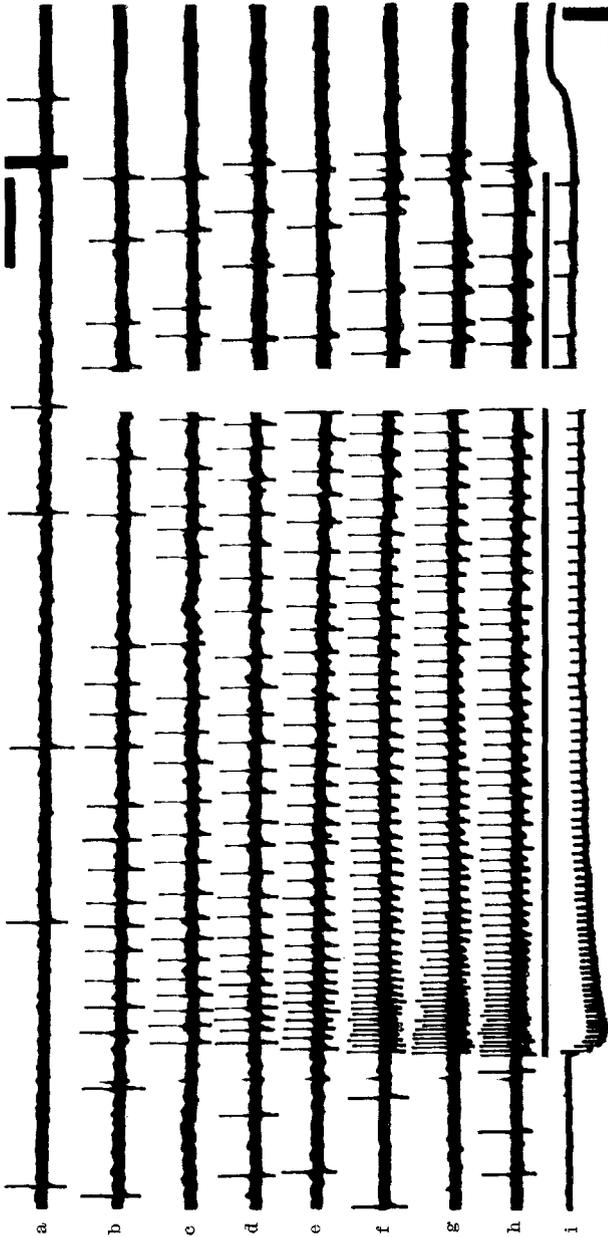


Abb. 17. *Apis mellifica* ♂. CO_2 -Reaktionen eines Grubenkegels. CO_2 -Gehalt der Luft vor jedem Reiz und bei (a): 0,03 %; CO_2 -Gehalt bei (b)—(h): 0,5; 2; 5; 10; 25; 50; 100 %; (i) ein anderes Element, 15 % CO_2 . Reizdauer durch Balken bei (i) markiert, Zeitmarken für (a)—(h) oben rechts: 100 msec; für (i) unten rechts: 50 msec. Amplitudenzeichnung für (a)—(h) oben rechts: 0,4 mV; für (i) unten rechts: 1,5 mV. Die Registrierungen sind bei (b)—(i) für folgende Zeiten (sec) unterbrochen: 2,8; 3,4; 5,3; 6,3; 4,0; 4,6; 5,6; 2,3. Extrazelluläre Ableitung mit Wolfram-Nadelelektroden, RC-Verstärker (a—h), DC-Verstärker (i). Ansenkung des Strablen nach oben bedeutet relative Positivierung der differentiellen Elektrode

Die Abb. 22 zeigt eine Impulsgruppenbildung bei Reizung des Rezeptors mit reinem CO₂, die möglicherweise auf eine Narkosewirkung auf das ganze Tier zurückgeht. Bei diesem Versuch wurde nämlich die Ummantelung entfernt, die normalerweise den Körper des Versuchstieres vom Reizstrom abkapselte (s. S. 593). Das Tier war hierbei nach kurzer Zeit völlig betäubt. Der Rezeptor wurde durch die Behandlung nicht geschädigt; nach einigen Minuten Erholungszeit war er wieder normal funktionsfähig.

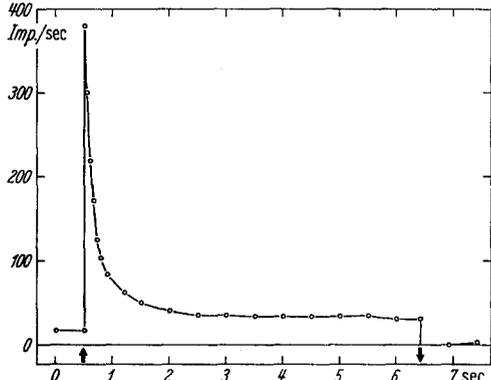


Abb. 18. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines CO₂-Rezeptors bei Reizung mit 15% CO₂. Darstellung wie in Abb. 7

d) *Temperaturabhängigkeit*. Wie bei den Porplatten, so muß auch hier bei der Beurteilung der Er-

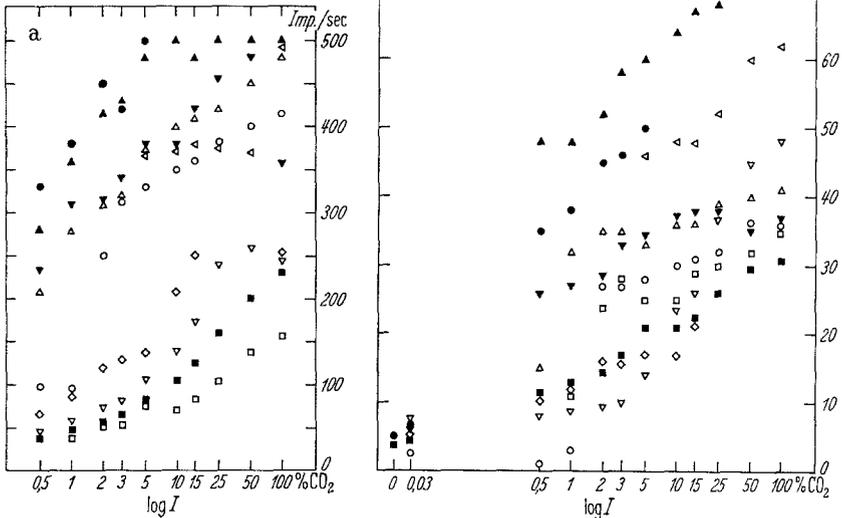


Abb. 19. *Apis mellifica* ♂. Abhängigkeit der Höhe von Erregungsspitze (a) und stationärem Niveau (b) vieler Rezeptoren vom CO₂-Gehalt der Reizluft. Reizintensität (*I*) logarithmisch aufgetragen. Darstellung und Auswertung wie in Abb. 13

gebnisse die Reizmethodik berücksichtigt werden (s. S. 595 und 599f.). Die Ruheaktivität von drei Rezeptoren nahm mit steigender Temperatur zu (Abb. 23) im Gegensatz zu der abnehmenden Reaktion der Geruchsrezeptoren (s. Abb. 12).

2. Reaktion auf feuchte Luft. a) *Erregungsverlauf*. Die Abb. 24 und 25 zeigen einen für Feuchtigkeitsrezeptoren typischen Erregungsverlauf. Bei einem Feuchtigkeitssprung (Abb. 25) von 64 % (Umgebungsluft) auf

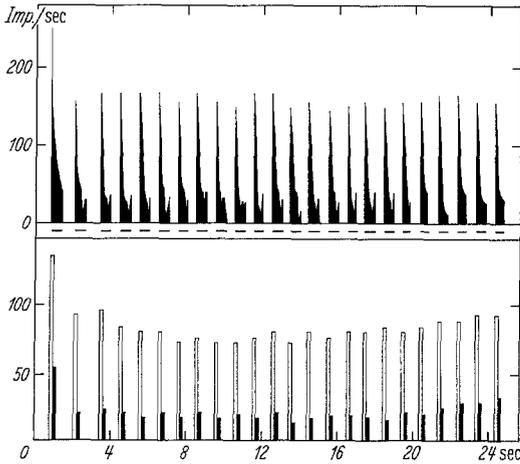


Abb. 20

Abb. 20. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines CO_2 -Rezeptors auf Einzelreize mit 15 % CO_2 . Obere Bildhälfte: Erregungsverläufe auf Einzelreize. Die geringe Ruheaktivität zwischen den Reizen ist nicht aufgetragen. Die Balken unter der Nulllinie markieren die Reizdauer. Untere Bildhälfte: Höhe der weißen Säulen = mittlere Impulsfrequenz während der ersten 250 msec nach dem Reizbeginn. Höhe der schwarzen Säulen = mittlere Impulsfrequenz nach den ersten 250 msec bis zum Reizende

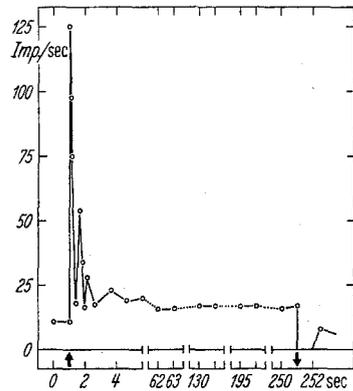


Abb. 21

Abb. 21. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines CO_2 -Rezeptors bei Dauerreizung mit 5 % CO_2 . Gestrichelte Kurvenabschnitte bedeuten Registrierpausen

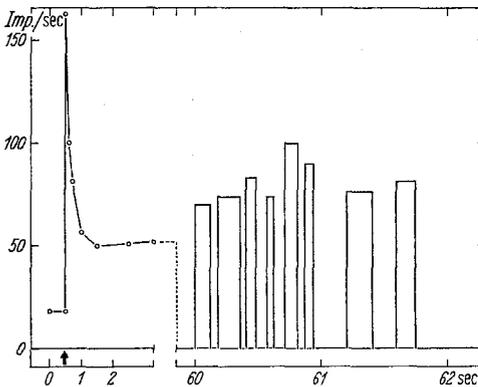


Abb. 22

Abb. 22. *Apis mellifica* ♀. Reaktion eines CO_2 -Rezeptors bei Reizung mit 100 % CO_2 . Narkosewirkung. Der gestrichelte Kurvenabschnitt bezeichnet die Dauer der Registrierpause. Nach dieser Pause geht die vorher regelmäßige Impulsfrequenz in Impulsgruppen über. Die Dauer einer solchen Gruppe ist durch die Breite der Säule angegeben. Ihre Höhe ergibt sich aus der mittleren Frequenz der Impulse. Die Reizdauer beträgt mehr als 65 sec

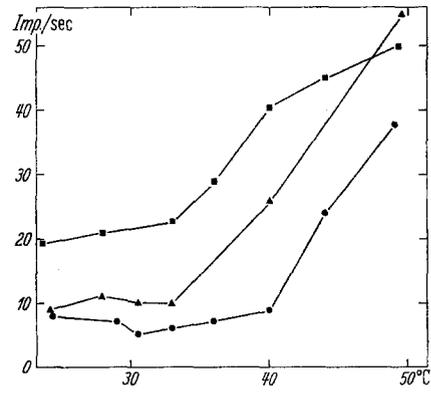


Abb. 23

Abb. 23. *Apis mellifica* ♂. Die Abhängigkeit der Ruheaktivität (Zimmerluft) dreier CO_2 -Rezeptoren von der Temperatur. Darstellung und Auswertung wie in Abb. 12

95% r.F. stieg die Frequenz in 30 msec von 8 Imp./sec auf 96 Imp./sec an und fiel dann auf ein stationäres Niveau von ca. 25 Imp./sec ab. Nach der Rückkehr auf 64% r.F. erreichte die Impulzfrequenz wieder

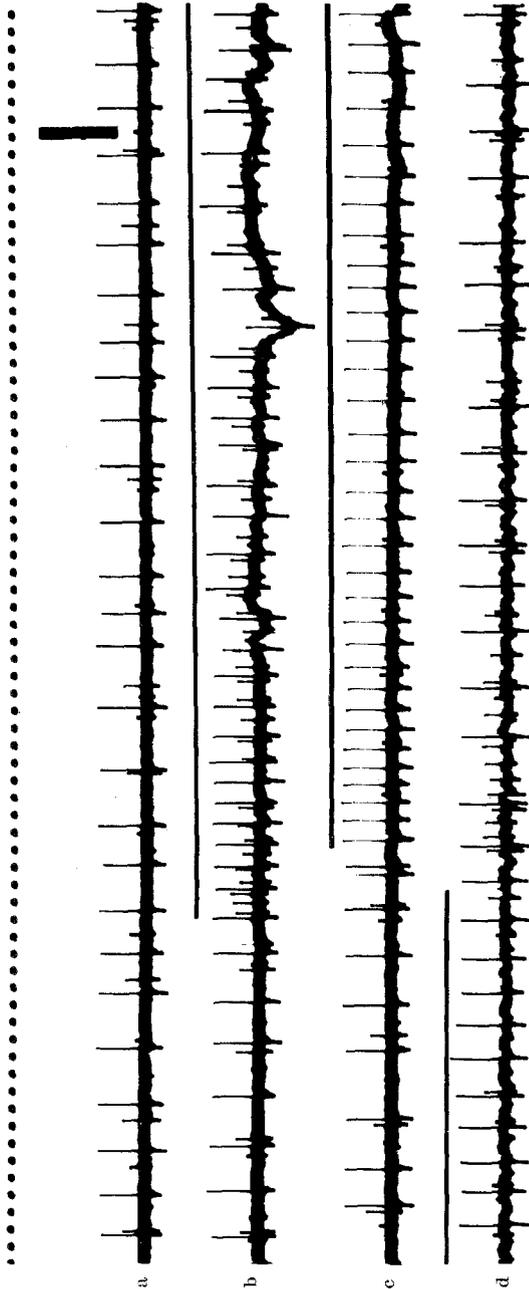


Abb. 24. *Apis mellifica* ♂. Extrazelluläre Ableitung von demselben Grubenkegel bei Feuchtigkeits- und Temperaturreizen. Ein großer (A), ein kleinerer (B) und ein sehr kleiner (C) Impulstyp sind unterscheidbar (vgl. Impulsfolge zu Beginn der Registrierung (a); A, B, A, C). Reizdauer bei (b)–(d) durch Balken bezeichnet. 50 Hz Zeitmarkierung bei (a). Amplitudenzeichnung oben rechts: 0,5 mV. (a) Rezeptor in Zimmerluft von 64% relativer Feuchtigkeit (r.F.), 26° C. (b) Reiz: Beginn wie bei (a), dann Luftstrom von 95% r.F. und 23° C. Die Frequenzen von Typ A und B steigen. (c) Reiz: Beginn wie bei (a), dann Luftstrom von 5% r.F. und 23° C. Frequenz steigt bei Typ A, fällt bei Typ B. (d) Reizende von (c), dann Zimmerluft 64% r.F. und 26° C. Die Impulse stammen also von einem Temperaturrezeptor (Typ A) und einem Feuchtigkeitsrezeptor (Typ B)

den alten Wert, nachdem sie zunächst ein Minimum durchlaufen hatte. Ein Feuchtigkeitsprung von 64% auf 5% r. F. brachte die Impulsaktivität zum Erliegen. Bei der Rückkehr auf 64% r. F. (Umgebungsluft) näherte sich die Impulsfrequenz nach einem Erregungsmaximum wieder dem stationären Niveau vor der Reizänderung.

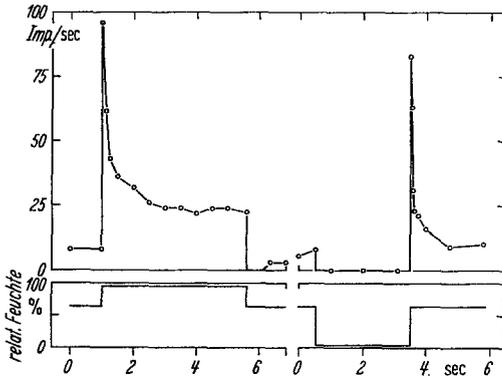


Abb. 25. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines Feuchtigkeitsrezeptors auf Reize verschiedener relativer Feuchte. Untere Bildhälfte: Reizverlauf

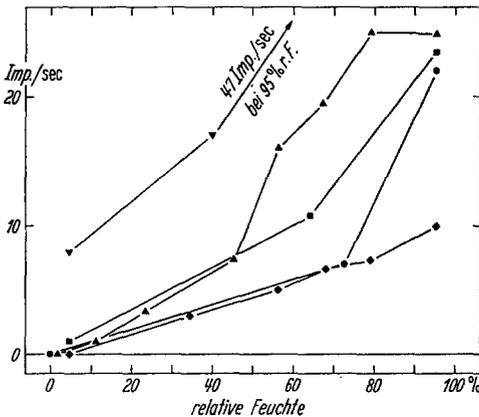


Abb. 26. *Apis mellifica* ♂. Abhängigkeit des stationären Niveaus mehrerer Feuchtigkeitsrezeptoren von der relativen Feuchte der Reizluft (bei konstanter Temperatur). Abszisse in linearer Einteilung. Auswertung wie in Abb. 12

b) *Reaktion auf verschiedenen Feuchtigkeitsgrad.* Die Abb. 26 zeigt das stationäre Erregungsniveau mehrerer Rezeptoren in Abhängigkeit von der Feuchte der Reizluft. Bei steigender Luftfeuchte erhöhte sich das stationäre Niveau annähernd linear.

c) *Temperaturabhängigkeit.* Ob die Reaktion der Feuchtigkeitsrezeptoren eine Temperaturabhängigkeit hat, ist bisher nicht zu entscheiden (s. Diskussion S. 617). In Abb. 27a sind Reaktionen von Feuchtigkeitsrezeptoren gezeigt, die in Vorversuchen bei konstanter Temperatur auf Änderungen der Luftfeuchtigkeit reagierten (vgl. Abb. 26). Bei dem nun folgenden Versuch blieben Luftfeuchtigkeit und Temperatur der Zimmerluft konstant (60% r. F., 26° C). Die Antenne wurde aber verschieden stark durch die Niedervoltlampe in ruhen-

der Luft erwärmt. Einige Kurven fallen mit steigender Temperatur (Abb. 27a, b), die oberste Kurve in Abb. 27a bleibt etwa auf gleicher Höhe. Aus einer fallenden Kennlinie darf hier noch nicht auf eine Temperaturabhängigkeit der Feuchtigkeitsrezeptoren geschlossen werden (s. Diskussion S. 617).

3. Reine Temperaturrezeptoren. Bei Ableitungen von Grubenkegeln fanden sich Rezeptorzellen, die ausschließlich auf Temperaturreize ansprachen (Abb. 24, Impulstyp A) und immer eine fallende Temperaturkennlinie hatten. Den typischen phasisch-tonischen Verlauf bei Abkühlung zeigt Abb. 28 für einen

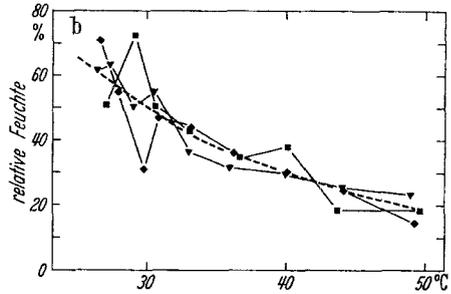
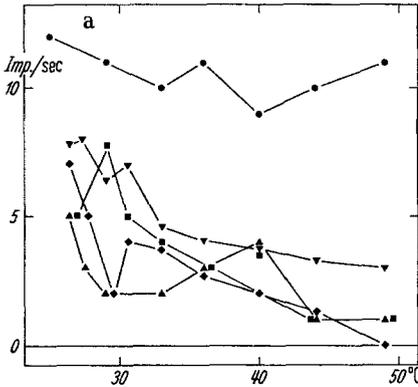


Abb. 27. *Apis mellifica* ♂. (a) Stationäres Niveau mehrerer Feuchtigkeitsrezeptoren. Die Antenne befand sich in Zimmerluft von 26° C und 60 % r.F. und wurde dann durch eine Niedervoltlampe erwärmt. Auswertung und Darstellung wie in Abb. 12. (b) Gestrichelte Kurve: Errechnete Abnahme der relativen Feuchte in der Umgebung des Rezeptors auf Grund seiner Erwärmung. Drei Kurven aus (a) wurden durch Verschieben mit der gestrichelten Kurve zur Deckung gebracht. Deutung s. Diskussion S. 617

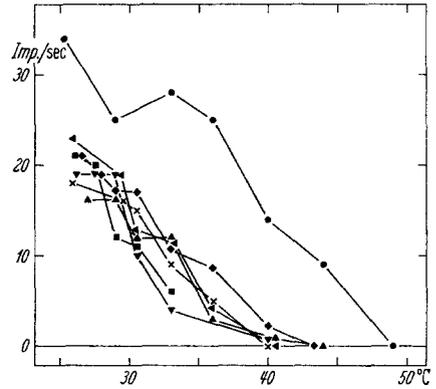
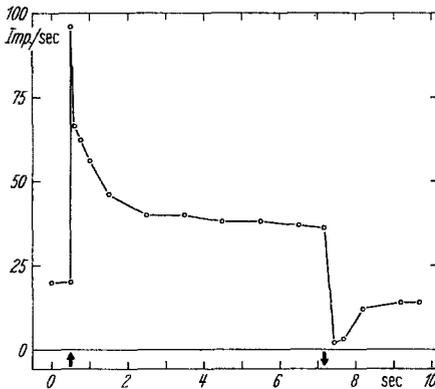


Abb. 28. *Apis mellifica* ♂. Reaktion eines Temperaturrezeptors bei Abkühlung mit einem Luftstrom. Umgebungsluft 26° C; Abkühlung mit einem Luftstrom von 23° C

Abb. 29. *Apis mellifica* ♂. Abhängigkeit des stationären Niveaus mehrerer Temperaturrezeptoren von der Temperatur. Auswertung und Darstellung wie in Abb. 12

recht empfindlichen Rezeptor. Bei der anschließenden Rückkehr auf die Ausgangstemperatur wurde ein Frequenzminimum durchlaufen. Die Temperaturkennlinie (Abb. 29) dieser Rezeptoren ist etwa ebenso steil wie die der Geruchsrezeptoren (s. Abb. 12). Jedoch war die Impulsaktivität der meisten Temperaturrezeptoren im Gegensatz zu den Geruchsrezeptoren schon bei 40—45° C erloschen.

III. Ableitungen von haarförmigen Sensillen der Arbeiterin

Bei den hier durchgeführten Experimenten handelte es sich um orientierende, rein qualitative Untersuchungen. Alle Reizmodalitäten (Aufzählung s. S. 596) wurden auch hier auf ihre Wirkung hin untersucht. Bei den Sensilla trichodea (large, thick-walled hair, Abb. 2a) wurde bei den Ableitungen bisher keine Nervenaktivität beobachtet.

Die „Tasthaare“ (small, thick-walled hair, Abb. 2b und thick-walled peg, Abb. 2c) zeigten bei mechanischer Reizung eine phasische Erregung. Jede Änderung des Abbiegungsgrades wurde mit einer Impulssalve beantwortet. Eine Ruheaktivität fehlte.

Die Sensilla basiconica (Abb. 2e) und die Sensilla trichodea olfactoria (Abb. 2d) zeigten eine hohe Ruheaktivität, die sich aus vielen Impulsgrößen zusammensetzte. Bei dem zuletzt genannten Sensillentyp wurde bei Temperaturreizen eine ähnliche Reaktion wie bei den Porenplatten (s. S. 599f.) beobachtet. Alle anderen geprüften Reizmodalitäten waren wirkungslos.

E. Diskussion

1. Geruchsrezeptoren. Die Ergebnisse zeigen, daß die schon seit langer Zeit bekannten Porenplatten (S. placodea) bei der Arbeiterin und Drohne Geruchssinnesorgane sind. Das ist um so erstaunlicher als bisher ausschließlich haarförmige Sensillen als olfaktorische Organe identifiziert wurden (s. SCHNEIDER, LACHER und KAISLING 1964). Man kann also aus der äußeren Form und der Art der Innervierung eines Sensillums nicht immer auf dessen Funktion schließen.

Ob die Porenplatten die einzigen Geruchssinnesorgane auf der Bienenantenne sind, ist noch nicht eindeutig geklärt. Bisher wurden nämlich fast ausschließlich blumig-aromatische Geruchsstoffe untersucht, während die artspezifischen Wirkstoffe, die sog. Pheromone, vorläufig nur im Fall des Geraniols auf ihre Wirkung an Porenplatten geprüft wurden. Wie BOCH et al. (1962) fanden, ist Geraniol eine Komponente des Sterzelduftes der Arbeiterin, also eines Pheromons. Das Geraniol wirkte bei Arbeiterinnen und Drohnen auf manche Sinneszellen von Porenplatten erregend (s. Tabelle), wobei dieselben Zellen jedoch auch durch viele andere Geruchsstoffe erregt werden konnten.

Wenn man die Zahl der Porenplatten mit der der haarförmigen Sensillen vergleicht, so fällt bei der Drohnenantenne das fast vollständige Fehlen von haarförmigen Sensillen auf. Dafür besitzt sie jedoch etwa 15000 Porenplatten pro Antenne. Auf einer Arbeiterinnenantenne dagegen befinden sich nur etwa 3000 Porenplatten und etwa 8000 haarförmige Sensillen. Im wesentlichen kommen daher bei der Drohne nur die plattenförmigen Sensillen für die Geruchsrezeption in Frage, während bei der Arbeiterin zusätzlich haarförmige Sensillen an der Geruchsrezeption beteiligt sein könnten. Nach den bisherigen Ergebnissen jedoch waren bei der Arbeiterin und der Drohne die geprüften Geruchsstoffe nur bei den Porenplatten, nicht aber bei den haarförmigen Sensillen, erfolgreich.

Die Sinneszellen der Geruchsrezeptoren waren in den meisten Fällen in Zimmerluft spontan aktiv (bis zu 45 Imp./sec). Diese Ruheaktivität konnte an demselben Sensillum mehrere Tage lang beobachtet werden, so daß sie nicht auf eine Schädigung der sensiblen Strukturen durch den Elektrodeneinstich zurückzuführen ist. Ob die Ruheaktivität auf Duftspuren in der für den Menschen weitgehend geruchlosen Zimmerluft zurückgeht oder ob sie auch im reizlosen Zustand vorhanden wäre, kann hier nicht entschieden werden. — Auch MORITA und YAMASHITA (1961) sowie SCHNEIDER, LACHER und KAISLING (1964) fanden bei den von ihnen untersuchten Geruchsrezeptoren im „ungereizten“ Zustand eine Aktivität bis zu 20 Imp./sec. BOECKH (1962) dagegen beobachtete bei Ableitungen von Käferantennen nur sehr selten eine Ruheaktivität.

Bei der Erregung der Geruchsrezeptoren mit Duftstoffen wurde in den meisten Fällen ein phasisch-tonischer Frequenzverlauf ausgebildet; nur selten wurde ein rein phasisch arbeitender Rezeptor beobachtet. Auch BOECKH (1962), SCHNEIDER, LACHER und KAISLING (1964) fanden bei den von ihnen untersuchten Insekten Geruchsrezeptoren, die diese beiden Erregungscharakteristika zeigten.

Bei den hier beobachteten phasisch-tonischen Erregungsverläufen schwankte das Verhältnis zwischen der Höhe der Erregungsspitze und der des stationären Niveaus bei verschiedenen Rezeptoren und Duftstoffen sehr. Welche Bedeutung diesem Verhältnis zukommt, konnte bisher nicht entschieden werden. Es ist jedoch denkbar, daß dieses Spitzen-Niveau-Verhältnis eine zusätzliche Informationsmöglichkeit darstellt (THURM 1964). Bei stark wirksamen Duftstoffen begann die Erregung nach weniger als 3 msec Reaktionszeit, und das danach erreichte Frequenzmaximum konnte bis zu 500 Imp./sec betragen. Das ist eine für Chemorezeptoren erstaunlich kurze Reaktionszeit und hohe Erregungsspitze.

Die Ruheaktivität der Geruchsrezeptoren ist temperaturabhängig. Bei einer Temperaturerhöhung verminderte sich die Nervenaktivität (s. Abb. 12). Wenn nun die Ruheaktivität nicht von Duftspuren herührt, ist ihre Temperaturabhängigkeit nicht auf eine Beeinflussung der receptorischen Primärprozesse zurückzuführen.

Außer der allgemeinen Reaktionsweise der Geruchsrezeptoren interessierten hier besonders die Antworten einzelner Rezeptoren auf eine große Anzahl von Geruchsstoffen, wie sie in der Tabelle dargestellt sind. Viele der hier untersuchten Geruchsstoffe wurden schon von anderen Autoren auf ihre Wirksamkeit in Dressurversuchen an Arbeiterinnen geprüft. Die enorme Vielfalt der Reaktionsspektren, wie sie SCHNEIDER, LACHER und KAISLING (1964) an Geruchsrezeptoren von Schmetterlingen nachgewiesen haben, findet sich auch bei der Biene. Von der Gesamtheit der Rezeptoren in der Tabelle besitzt jeder Rezeptor ein

Reaktionsspektrum, das von allen übrigen Spektren verschieden ist. Die Spektren sind in vielen Fällen breit, sie können jedoch auch relativ schmal sein. Besonders auffällig ist, daß sich die Reaktionsspektren der verschiedenen Rezeptoren meist stark überlappen. Schon eine geringe Anzahl derartiger Reaktionsmuster von Geruchsrezeptoren würde theoretisch für das Zentralnervensystem ausreichend sein, um die vielfältigen Geruchseindrücke sicher voneinander trennen zu können. Von SCHNEIDER, LACHER und KAISLING (1964) wurde die Bedeutung derartiger Reaktionsspektren ausführlich diskutiert.

Angesichts der großen Mannigfaltigkeit der Reaktionsspektren ist es unmöglich, zwischen der Reizwirksamkeit eines Stoffes und seinen chemischen Eigenschaften einen Zusammenhang herzustellen. Hier könnte die Darbietung von Stoffen aus homologen Reihen weiterhelfen. So untersuchte BOECKH (1962) die Wirkung verschiedener homologer Fettsäuren (C 3 bis C 18) an Einzelrezeptoren bei Käfern. Dabei ergab sich, daß die Höhe der Erregungsantwort mehrerer Rezeptoren in gesetzmäßigem Zusammenhang mit der C-Atomzahl der verwendeten Fettsäure stand. Die Reaktionsspektren aller Rezeptoren waren gleich. Im Gegensatz dazu wurde bei den Rezeptoren der Biene ein derartiger Zusammenhang nicht beobachtet (s. Tabelle und Abb. 13, 14). Die Geruchsrezeptoren der Arbeiterin und der Drohne reagierten auf homologe Stoffe ebenso unterschiedlich wie auf chemisch sehr verschiedenartige Stoffe.

2. Kohlendioxydrezeptoren. Auf der Antenne der Arbeiterin und der Drohne befinden sich Rezeptoren, die mit CO_2 reizbar sind. Derartige Rezeptoren traten nur im Bereich der Grubenkegel auf. Optisch war nicht zu entscheiden, ob von einem Sensillum ampullaceum oder von einem S. coeloconicum abgeleitet wurde. Nun wurden jedoch bei der Mehrzahl der Ableitungen im Verband der Grubenkegel Nervenimpulse von CO_2 -Rezeptoren aufgefangen. Relativ selten wurden Rezeptoren gefunden, die mit feuchter Luft bzw. Temperatursprüngen reizbar waren. Wenn man die Häufigkeit der Ableitungen mit der Anzahl der beiden Sensillentypen in Beziehung setzt (s. S. 592), so wäre denkbar, daß die Sensilla ampullacea die CO_2 -Rezeptoren sind und die Sensilla coeloconica die Rezeptoren für die Luftfeuchtigkeit bzw. Temperaturreize.

BOISTEL (1960) erhielt bei Reizung der isolierten Arbeiterinnenantenne mit CO_2 -Luftmischungen eine Zunahme der Erregungsaktivität, die jetzt zweifellos auf die hier gefundenen CO_2 -Rezeptoren zurückgeführt werden kann.

Die CO_2 -Rezeptoren reagierten nicht auf die in der Tabelle aufgeführten Geruchsstoffe. Auch die übrigen Reizmodalitäten, ausgenommen Temperatur, blieben wirkungslos. Bei Reizung mit CO_2 wurde immer ein phasisch-tonischer Erregungsverlauf gebildet, der durchaus mit dem

vieler Geruchsrezeptoren (s. BOECKH 1962, SCHNEIDER, LACHER und KAISLING 1964) vergleichbar ist. Erstaunlich ist, daß bei den CO₂-Rezeptoren wie bei den Geruchsrezeptoren in der Erregungsspitze Frequenzen bis zu ca. 500 Imp./sec gebildet werden können (Abb. 19a).

Bei schwachen Reizen trat manchmal ein Erregungsminimum zwischen der Erregungsspitze und dem stationären Niveau auf (Abb. 17b bis d). THURM (1964) berichtete über derartige Erregungsminima bei Mechanorezeptoren und diskutierte ausführlich ihre rezeptorphysiologische Bedeutung. BOECKH (1962) fand diese Minima bei Geruchsrezeptoren von Käfern. Bei den hier untersuchten CO₂-Rezeptoren könnte das Erregungsminimum jedoch auf eine ungenügende Mischung des CO₂ mit der Frischluft zurückzuführen sein.

Die Abhängigkeit der Erregungshöhe von der Reizintensität ist — wie bei Geruchsrezeptoren — annähernd logarithmisch. Bemerkenswert ist die außerordentlich hohe Unterschieds-Empfindlichkeit der Rezeptoren bei niedrigen CO₂-Konzentrationen (s. Abb. 19). So entspricht dem Konzentrationschritt von 0,5 auf 1% CO₂ in der Erregungsspitze eine Frequenzänderung bis zu 80 Imp./sec, im Niveau eine Änderung von mehreren Imp./sec. Noch größer ist die Frequenzänderung im Niveau bei mehreren Rezeptoren zwischen 0,03 und 0,5% CO₂. Die verschiedenen Rezeptoren arbeiten bei gleicher CO₂-Konzentration in sehr unterschiedlichen Frequenzbereichen. Sie haben wahrscheinlich dementsprechend unterschiedliche absolute Empfindlichkeitsschwellen. So könnten z.B. die zwei voneinander getrennten Punktescharen der Erregungsspitzen (Abb. 19a) auf einen empfindlicheren und einen weniger empfindlicheren Rezeptortyp hinweisen. Beim Erregungsniveau (Abb. 19b) wird diese Gruppierung jedoch wieder verwischt. Die Intensitätskennlinie für die Erregungsspitze erreicht bei mehreren Rezeptoren einen Sättigungswert, der schon bei Reizen von mittlerer Stärke liegen kann. Vielen Rezeptoren fehlt jedoch eine Sättigungsreaktion und es wurden sogar CO₂-Konzentrationen bis 100% beantwortet, die im Lebensbereich der Biene nicht vorkommen.

Dauerreize verursachen ein Erregungsniveau, das im Gegensatz zu den Geruchsrezeptoren (Abb. 11) nur sehr wenig an Höhe verlor. Die „Ermüdbarkeit“ des Rezeptors bei schwachen CO₂-Reizen war also sehr gering (s. Abb. 21). Interessant ist in diesem Zusammenhang die Untersuchung von v. EULER und SÖDERBERG (1952). Sie fanden bei Warmblütern in der Medulla oblongata CO₂-empfindliche Enterorezeptoren, die den CO₂-Gehalt des Blutes kontrollieren. Bei den elektrophysiologischen Versuchen zeigte sich, daß 1. mit steigendem CO₂-Anteil im Blut auch die Erregung vergrößert wurde und 2. die Rezeptoren nicht adaptierten.

Die Ruheaktivität der CO₂-Rezeptoren zeigte eine Temperaturabhängigkeit. Bei Temperaturerhöhung erhöhte sich hier die Nerven-

aktivität im Gegensatz zur sinkenden der Geruchsrezeptoren. Wie bei diesen ist die Temperaturabhängigkeit wahrscheinlich nicht auf die receptorische Primärreaktion zurückzuführen, da sie im nahezu reizlosen Zustand (Zimmerluft) auftritt.

Zur biologischen Bedeutung dieser offenbar hochempfindlichen CO₂-Rezeptoren und ihrer Aufgaben im Leben der Arbeitsbiene und der Drohne läßt sich nur wenig anführen. Ob sich die Bienen bei ihrer Futtersuche auch nach CO₂-Gradienten richten, ist unbekannt. Möglicherweise sind die CO₂-Rezeptoren für eine Kontrolle des CO₂-Gehaltes im Bienenstock wichtig. So wurden in einem normalen Stock (verschiedene Autoren nach BOISTEL 1960) CO₂-Konzentrationen von 0,7 bis 2,5% CO₂ gemessen, in einem abgeschlossenen Stock sogar 8,2—9,4% CO₂. Über die Bedeutung des hier untersuchten CO₂-Sinnes im Leben der Arbeiterin und der Drohne können nur Verhaltensversuche Aufschluß geben.

3. Feuchtigkeitsrezeptoren. Viele Insekten besitzen einen ausgeprägten Feuchtigkeitssinn. Verhaltensversuche wurden in großem Umfang an den verschiedensten Arten unternommen (ausführliche Zusammenfassung s. SYRJÄMÄKI 1962). Bei Arbeitsbienen wurde mittels Dressurversuchen ein Feuchtigkeitssinn nachgewiesen (HERTZ 1935, KUWABARA und TAKEDA 1956, KIECHLE 1961). Die Feuchtigkeitsrezeptoren sind auf die acht distalen Geißelsegmente der Antenne beschränkt (KIECHLE 1961). Im Fluge kann die Arbeiterin einen Unterschied von 5% relativer Feuchte (r. F.) noch sicher feststellen. Der Autor wies auf die Möglichkeit hin, daß die Sensilla coeloconica als Rezeptoren in Frage kommen. KUWABARA und TAKEDA (1956) hingegen halten auf Grund ihrer Verhaltensversuche die Sensilla ampullacea für die Feuchtigkeitsrezeptoren. Die eigenen Untersuchungen, in denen erstmals Ableitungen von Feuchtigkeitsrezeptoren vornehmlich an Drohnen gelangen, können die Frage nach dem Sensillentyp, der für diese Leistung verantwortlich ist, nicht eindeutig klären. Bisher wurden meist kleine Nervenimpulse von Feuchtigkeitsrezeptoren gemeinsam mit großen Impulsen von Temperaturrezeptoren abgeleitet (s. Abb. 24). Das könnte bedeuten, daß entweder die beiden Rezeptortypen zwei verschiedenen Sensillentypen angehören, die stets sehr nahe beieinanderliegen, oder daß die beiden Rezeptortypen in nur einem Sensillentyp vereinigt sind. Im letzteren Fall wäre zu fordern, daß dieser Sensillentyp von mindestens zwei Sinneszellen innerviert ist; nach VOGEL (1923) sind die Sensilla ampullacea bzw. coeloconica der Arbeiterin jedoch von nur einer Sinneszelle innerviert. In Abschnitt E 2 wurde bereits darauf hingewiesen, daß möglicherweise die Sensilla coeloconica als Rezeptoren für die Luftfeuchtigkeit und die Temperatur (s. S. 617f.) in Frage kommen.

Die Reaktion der Rezeptoren bei lang andauernden Reizen mit feuchtigkeitsfreier Luft wurde nicht untersucht. Daher ist unbekannt,

ob eine echte „Ruheaktivität“ auftritt. Bei steigender Feuchte und konstanter Temperatur erhöhte sich das stationäre Niveau bei einigen Rezeptoren im Gegensatz zu den Geruchs- und CO₂-Rezeptoren annähernd linear (Abb. 26). Der im Verhaltensversuch bei der Arbeiterin ermittelten minimalen Feuchtigkeitsunterscheidung von 5% r. F. (KIECHLE 1961) würde eine Änderung des stationären Niveaus von durchschnittlich 1 Imp./sec entsprechen.

Aus der Abb. 26 ist nicht zu ersehen, ob die Rezeptoren die *relative* oder die *absolute* Feuchte beantworten. Beide Größen sind bei konstanter Temperatur einander proportional. Wie verhält sich nun dabei die Aktivität der Feuchtigkeitsrezeptoren in Abhängigkeit von der Temperatur? Im Versuch der Abb. 27 befand sich die Antenne in ruhender Umgebungsluft von 60% r. F. bei 26° C und wurde dann mit der Strahlung der Niedervoltlampe erwärmt. Daß dabei mit Sicherheit auch die Rezeptoren erwärmt wurden, beweisen die Temperaturreaktionen der Geruchs-, CO₂- und Temperaturrezeptoren. Mit der Erwärmung steigt aber der Dampfdruck und damit auch die maximal mögliche Feuchte der an die Rezeptoroberfläche grenzenden Luftschicht an. Da die absolute Feuchte in diesem Versuch gleich blieb, nahm für die Rezeptoren die relative Feuchte ab. Die gestrichelte Kurve in Abb. 27 b zeigt diese Abnahme der relativen Feuchte im geprüften Temperaturbereich. Aus der guten Übereinstimmung der Rezeptorkurven mit der theoretischen Kurve kann man folgenden Schluß ziehen: Diese Rezeptoren zeigen nur die Abnahme der *relativen* Feuchte an. Sie reagieren folglich nur scheinbar auf eine Temperaturänderung, während sie in Wirklichkeit *temperaturunabhängig* sind. Es läßt sich jedoch die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die Rezeptoren die *absolute* Feuchte anzeigen und zusätzlich eine *fallende* Temperaturcharakteristik haben. Dann wäre die Übereinstimmung mit der gestrichelten Kurve in Abb. 27 b als zufällig anzusehen.

Bisher bleibt also offen, ob durch die Feuchtigkeitsrezeptoren der Bienen die relative oder die absolute Feuchte oder auch beide Größen angegeben werden können und ob diese Rezeptoren eine echte Temperaturabhängigkeit zeigen.

4. Temperaturrezeptoren. Die Temperaturempfindlichkeit vieler Insekten wurde in Verhaltensversuchen beobachtet (Zusammenfassung s. HOFFMANN 1961, dort weitere Literatur). HERAN (1952) untersuchte die Temperaturreaktionen der Arbeiterin. Temperaturunterschiede von 0,25° C wurden noch mit einer motorischen Reaktion beantwortet. Die Untersuchungen von HERAN (1952) und ESCH (1960) zeigen eindrucksvoll, welche große Rolle die Temperatursinnesorgane im individuellen und sozialen Leben der Biene spielen.

In den zwei vorigen Kapiteln wurde darauf hingewiesen, daß möglicherweise die Sensilla coeloconica für die Feuchtigkeits- und Temperaturrezeption in Frage kommen. Die ausschließlich auf Temperatureize

ansprechenden Rezeptoren beantworteten Reizsprünge auf niedrigere Temperatur mit einem phasisch-tonischen Erregungsverlauf. Bei steigender Temperatur verminderte sich das stationäre Niveau. Zwischen 40° und 45° C wiesen die meisten Rezeptoren keine Impulsaktivität mehr auf. Derartige Rezeptoren werden als Kaltrezeptoren bezeichnet.

Bei diesen reinen Temperaturrezeptoren bewirkt im Durchschnitt eine Temperaturänderung von 0,5° C eine Änderung der Impulsfrequenz von 1 Imp./sec im stationären Niveau. Die im Verhaltensversuch von der Arbeiterin noch unterschiedene minimale Temperaturänderung von 0,25° C (s. oben) würde bei den hier vorwiegend an Drohnen untersuchten Rezeptoren im stationären Niveau eine Frequenzänderung von 0,5 Imp./sec hervorrufen.

Wenn man die hier näher untersuchten Rezeptortypen auf der Bienenantenne miteinander vergleicht, so fällt auf, daß die Ruheaktivität der Geruchsrezeptoren bei steigender Temperatur einen ähnlich steilen Abfall der Impulsfrequenz wie das Niveau der reinen Temperaturrezeptoren zeigt. Die CO₂-Rezeptoren hingegen reagieren auf eine Temperaturerhöhung mit einer Zunahme der Ruheaktivität. Während sich die Ruheaktivität der Geruchsrezeptoren und die Temperaturcharakteristik der Temperaturrezeptoren sehr ähnlich verhalten, zeigen letztere jedoch eine sehr viel stärkere Unterschiedsempfindlichkeit bei Temperatursprüngen (Abb. 28). Trotzdem könnten die hier als reine Temperaturrezeptoren bezeichneten Elemente u. U. Geruchsrezeptoren für noch nicht geprüfte Duftstoffe sein. Nur die im vorigen Kapitel diskutierten Feuchtigkeitsrezeptoren arbeiten möglicherweise temperaturunabhängig. Theoretisch besteht die Möglichkeit, daß die Temperaturcharakteristika der CO₂- und Geruchsrezeptoren zur Temperaturrezeption mitverwendet werden. Andererseits würden die reinen Temperaturrezeptoren dem Zentralnervensystem die Möglichkeit bieten, die durch Temperaturänderungen bedingten Fehlmeldungen der Geruchs- und CO₂-Rezeptoren zu berichtigen.

Zum Vergleich seien hier aus der Literatur noch einige Temperaturcharakteristika von verschiedenen anderen Rezeptoren angeführt. Die Untersuchungen von Geschmacksrezeptoren an Fliegen ergaben, daß hier in manchen Fällen bei steigender Temperatur die Erregung vermindert wurde (s. HODGSON 1956). Diese Rezeptoren sind also mit den hier untersuchten Geruchsrezeptoren vergleichbar. Bei verschiedenen Mechanorezeptoren wurde bei Temperaturerhöhung eine steigende Charakteristik gefunden (BURKHARDT 1959, THURM 1963). Bei Temperaturrezeptoren an Wirbeltieren beobachtete man bei Temperaturerhöhungen abfallende (Kaltrezeptoren) und ansteigende (Warmrezeptoren) Erregungsverläufe (Zusammenfassung s. HOFFMANN 1961).

Zusammenfassung

1. Die Sensillen auf der Arbeiterinnenantenne lassen sich morphologisch in neun Typenklassen einteilen. Die lichtmikroskopisch untersuchten Sensillentypen auf der Drohnenantenne weisen keine prinzipiellen Unterschiede zu den Sensillentypen der Arbeiterinnenantenne auf. Die unterschiedliche Verteilung der einzelnen Sensillentypen auf den Antennen der Arbeiterin und der Drohne wird qualitativ angegeben.

2. Optisch kontrollierte, extrazelluläre Ableitungen gelangen an den cuticularen Sensillen von der Antennenoberfläche her. Die Antenne blieb dabei am lebenden Tier. Ein neuartiges Olfaktometer diente zur Reizung mit Geruchsstoffen, CO₂-Luftmischungen und mit Luft verschiedener relativer Feuchte. Temperatureize wurden mit einer Nieder-voltlampe gegeben.

3. Die entsprechenden Sensillentypen bei der Arbeiterin und der Drohne zeigen elektrophysiologisch gleichartige Reaktionen. Jeder der untersuchten Rezeptortypen ist auf nur eine Reizmodalität spezialisiert, manche Typen zeigen jedoch zusätzlich eine Temperaturabhängigkeit der Ruheaktivität.

4. Die Porenplatten (Sensilla placodea) bei Arbeiterin und Drohne sind Geruchsrezeptoren. Sie zeigen eine Ruheaktivität. Einzelne Sinneszellen bilden bei Reizung mit verschiedenen Geruchsstoffen einen phasisch-tonischen, nur selten einen rein phasischen Frequenzverlauf aus. Reaktionen auf Einzelreize und Dauerreize mit vorwiegend blumig-aromatischen Geruchsstoffen werden beschrieben. Bei den Geruchsrezeptoren nimmt die Ruheaktivität mit zunehmender Temperatur ab. Die Rezeptoren zeigen bei Reizung mit vielen verschiedenen Geruchsstoffen ein breites Reaktionsspektrum. Alle diese Spektren sind voneinander verschieden und überlappen sich stark. Auch bei Reizung mit homologen Stoffen (Aldehyd C 10 bis C 18, Fettsäure C 3 bis C 7 u. a.) treten voneinander verschiedene Reaktionsspektren auf.

5. Manche Grubenkegel (unbekannt, ob *S. ampullacea* oder *S. coelonica*) bei Arbeiterin und Drohne sind CO₂-Rezeptoren. Sie zeigen eine Ruheaktivität, die mit steigender Temperatur zunimmt. Bei Reizung wird ein phasisch-tonischer Frequenzverlauf ausgebildet. Die Höhe der Erregungsspitze und des stationären Niveaus steigt annähernd logarithmisch mit der Reizintensität. Einzel-, Dauerreize und die Narkosewirkung des reinen CO₂ werden untersucht.

6. Manche Grubenkegel (unbekannt, ob *S. ampullacea* oder *S. coelonica*) bei Arbeiterin und Drohne sind Feuchtigkeitsrezeptoren. Bei Reizsprüngen in Richtung höherer Feuchte wird ein phasisch-tonischer Frequenzverlauf ausgebildet. Bei Reizung mit trockener Luft tritt in manchen Fällen ein Impulsausfall auf. Die Höhe des stationären Niveaus

steigt bei konstanter Temperatur annähernd linear mit der relativen bzw. absoluten Feuchte.

7. Ebenfalls zu den Grubenkegeln zählen bei Arbeiterin und Drohne Temperaturrezeptoren. Auf eine rasche Temperaturerniedrigung reagieren sie mit einem phasisch-tonischen Frequenzverlauf. Der Rezeptor zeigt bei steigender Temperatur ein fallendes stationäres Niveau. Bei 40—45° C ist die Impulsaktivität meistens erloschen. Der Rezeptor ist als Kaltrezeptor zu klassifizieren.

8. Die Sensilla trichodea (small, thick-walled hair und thick-walled peg) bei der Arbeiterin sind Mechanorezeptoren, die bei Reizung einen phasischen Erregungsverlauf zeigen.

Summary

The antennal sense organs of the honey bee worker and drone were investigated morphologically and electrophysiologically.

1. The sensilla of the antennae of the worker can be classified into nine morphologically distinct types. Light microscopical investigation of these sense organs of both worker and drone revealed no principle sexual difference in structure. The distribution of these sensilla types is described for the worker and the drone.

2. Electrical activity from cuticle sense organs was recorded extracellularly with microelectrodes which penetrated the antennal surface under optical control. The antenna remained in connection with the living animal. A new type of Olfactometer was used to present the stimuli of various aromatic odors, CO₂-air mixtures, and air of different relative humidities. Heat emission from a regulated, low voltage lamp was used as a source of temperature stimulation.

3. The electrophysiological reactions of corresponding morphological sensory types are similar for the worker and the drone. Each of the investigated receptor types is specialized for only one stimulus modality, although some types show an additional temperature dependence at resting activity.

4. The plate organs (Sensilla placodea) of the worker and the drone are olfactory receptors. They show a resting activity. The sensory cells under stimulation with various odorous substances generally show a phasic-tonic frequency response, but in a few cases, a pure phasic response. Reactions to repetitive and continuous stimuli by chiefly aromatic flowery odors are described. The resting activity of these chemoreceptors decreases with increasing temperature. The receptors show a wide reaction spectrum. The spectra of the individual cells differ from one another but there is a considerable amount of overlap.

Different receptors under stimulation with homologous series of substances (aldehydes, C 10 to C 18, fatty acids from C 3 to C 7) show different reaction spectra.

5. Many pit pegs (identification as *S. ampullacea* or *S. coeloconica* uncertain) are CO₂ receptors in both worker and drone. Under CO₂ stimulation they respond phasic-tonically. The height of the reaction, in both the phasic and tonic portion of the response, is approximately a logarithmic function of the stimulus intensity. Reactions to repetitive and continuous stimuli and the narcotic effects of pure CO₂ were investigated. In addition, the receptors show a resting activity which increases with increasing temperature.

6. Many pit pegs (identification as *S. ampullacea* or *S. coeloconica* uncertain) in the worker and the drone are hygrometers. Each stepwise increase in humidity causes a phasic-tonic frequency response. In some cases, under stimulation with dried air, the nerve impulses disappear. The height of the excitation plateau increases approximately linearly with increasing relative and absolute humidity at constant temperature.

7. The pit pegs are also temperature receptors in both the worker and the drone. They react with a phasic-tonical increase of impulse frequency to a sudden decrease in temperature, whereas an increasing temperature causes a decrease in the stationary plateau of the receptors. Therefore, these pit pegs have to be classified as cold receptors. The impulse activity is generally abolished at 40—45° C.

8. Both the small, thick-walled hairs and the thick-walled pegs (*Sensilla trichodea*) of the worker respond to mechanical stimulation with a phasic increase of their impulse frequency.

Literatur

- BOCH, R., and D. A. SHEARER: Identification of Geraniol as the active component in the Nassenoff Pheromone of the honey bee. *Nature* (Lond.) **194**, 704—706 (1962).
- BOECKH, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, Coleoptera). *Z. vergl. Physiol.* **46**, 212—248 (1962).
- BOISTEL, J.: Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des Insectes. Paris: Librairie Arnette 1960.
- BURKHARDT, D.: Die Erregungsvorgänge sensibler Ganglienzellen in Abhängigkeit von der Temperatur. *Biol. Zbl.* **78**, 22—62 (1959).
- DOSTAL, B.: Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **41**, 179—203 (1958).
- ESCH, H.: Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifica*. *Z. vergl. Physiol.* **43**, 305—335 (1960).
- EULER, C. v., and U. SÖDERBERG: Medullary chemosensitive receptors. *J. Physiol.* (Lond.) **118**, 545—554 (1952).

- FISCHER, W.: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 634—659 (1957).
- FRISCH, K. v.: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **37**, 1—238 (1919).
- Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insecten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **38**, 449—516 (1921).
- GARY, N. E.: Chemical mating attractants in the queen honey bee. *Science* **136**, 773—774 (1962).
- HERAN, H.: Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 179—206 (1952).
- HERTZ, M.: Eine Bienendressur auf Wasser. *Z. vergl. Physiol.* **21**, 463—467 (1935).
- HODGSON, E. S.: Temperature sensitivity of primary chemoreceptors of insects. *Anat. Rec.* **125**, 560—561 (1956).
- HOFFMANN, C.: Vergleichende Physiologie des Temperatursinnes und der chemischen Sinne. *Fortschr. Zool.* **13**, 190—256 (1961).
- KIECHLE, H.: Die soziale Regulation der Wassersammeltätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 154—192 (1961).
- KRAUSE, B.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Plattensensillen des Insektenfühlers. *Zool. Beitr., N.F.* **6**, 161—205 (1960).
- KUWABARA, M., and K. TAKEDA: On the hygroreceptor of the honeybee, *Apis mellifica*. *Physiol. and Ecol.* **7**, 1—6 (1956).
- MORITA, H.: Initiation of spike potentials in contact chemosensory hairs of insects. III. D. C. stimulation and generator potential of labellar chemoreceptor of *Calliphora*. *J. cell. comp. Physiol.* **54**, 189—204 (1959).
- , and S. YAMASHITA: Receptor potentials recorded from sensilla basiconica on the antenna of the silkworm larvae, *Bombyx mori*. *J. exp. Biol.* **38**, 851—861 (1961).
- RICHARDS, A. G.: Studies on arthropod cuticle. VIII. The antennal cuticle of honeybees, with particular reference to the sense plates. *Biol. Bull.* **103**, 201—225 (1952).
- ROESSLER, H. P.: Versuche zur geruchlichen Anlockung weiblicher Stechmücken (*Aedes aegypti* L., Culicidae). *Z. vergl. Physiol.* **44**, 184—231 (1961).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibniz 1948.
- SCHENK, O.: Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **17**, 573—618 (1903).
- SCHNEIDER, D.: Insect antennae. *Ann. Rev. Ent.* **9**, 103—122 (1964).
- , u. J. BOECKH: Rezeptorpotential und Nervenimpulse einzelner olfaktorischer Sensillen der Insektenantenne. *Z. vergl. Physiol.* **45**, 405—412 (1962).
- , V. LACHER u. K. E. KAISLING: Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae). *Z. vergl. Physiol.* **48**, 632—662 (1964).
- SCHWARZ, R.: Über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **37**, 180—210 (1955).
- SLIFER, E. H., and S. S. SEKHON: Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifera* Linnaeus. *J. Morph.* **109**, 351—381 (1961).
- SYRJÄMÄKI, J.: Humidity perception in *Drosophila melanogaster*. *Ann. Zool. Soc. „Vanamo“* **23**, 1—74 (1962).

- THURM, U.: Ableitung der Rezeptorpotentiale und Nervenimpulse einzelner Cuticula-Sensillen bei Insekten. *Z. Naturforsch.* **17b**, 285—286 (1962).
- Die Beziehungen zwischen mechanischen Reizgrößen und stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld-Sensillen von Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **46**, 351—382 (1963).
- Das Rezeptorpotential einzelner mechanorezeptorischer Zellen von Bienen. *Z. vergl. Physiol.* **48**, 131—156 (1964).
- VOGEL, R.: Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. *Z. wiss. Zool.* **120**, 281—324 (1923).
- WIGGLESWORTH, V. B.: The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanis corporis*, De Geer (Anoplura). *Parasitology* **33**, 67—109 (1941).
- WILLIS, E. R., and L. M. ROTH: Reactions of flour beetles of the genus *Tribolium* to carbon dioxide and dry air. *J. exp. Zool.* **127**, 117—152 (1954).
- WOLBARSH, M. L.: Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly. II. Responses to electrical stimulation. *J. gen. Physiol.* **42**, 413—428 (1958).

VEIT LACHER,

Deutsche Forschungsanstalt für Psychiatrie,
Max-Planck-Institut, Abteilung für vergleichende Neurophysiologie,
8 München 23, Kraepelinstraße 2