

Die Fleisch- und Blumenduftrezeptoren auf der Antenne der Schmeißfliege *Calliphora vicina**

Manfred Kaib

Fachbereich Biologie der Universität Regensburg,
Regensburg, Bundesrepublik Deutschland

Eingegangen am 18. Juli 1974

The Receptors for Meat-Odour and Flower-Odour on the Antenna of the Blowfly *Calliphora vicina*

Summary. 1. Three morphologically different types of sensilla are found on the surface of the funiculus of the blowfly *Calliphora vicina* (= *C. erythrocephala*). In the large antennal pits there is an identical population of grooved hairs, and in the small antennal pits only sensilla basiconica are observed. It was proved that sensilla of the large pits have an olfactory function; likewise, those of the small pits probably perform an olfactory function.

2. Different receptors responded to the odour of decaying meat and volatile compounds of flowers; we can thus classify them receptors for meat-odour and flower-odour. Their reaction spectra were determined using pure compounds.

3. Six different types of meat-odour receptors have been identified. They respond with different states of excitation to the meat-odours, enabling the fly to detect to what degree the meat is decayed. Three types of flower-odour receptors are known, which respond to stimulation by different volatile flower compounds.

4. The hexanol receptors (one type of meat-odour receptor) react well to compounds with a chain-length between 5 and 7 C-atoms (maximum 6 C-atoms) and either an alcohol, aldehyde, or keto group.

5. The position of single functional groups is not important; however, the effectiveness of compounds with two functional groups (e.g. carbonyl group and double bond) increases with the distance between the functional groups.

6. None of the odoriferous compounds tested that were effective on the hexanol receptors are identical with the effective fraction from the meat-odor.

Zusammenfassung. Drei morphologisch unterschiedliche Sensillentypen treten auf der Funiculusoberfläche der Schmeißfliege *Calliphora vicina* (= *C. erythrocephala*) auf, in den großen Antennengruben ausschließlich identische Rillenhaare und in den kleinen Gruben ausschließlich Sensilla basiconica. Eine olfaktorische Funktion ist für die Sensillen der großen Gruben nachgewiesen, für die der kleinen Gruben wahrscheinlich gemacht.

2. Mehrere Reaktionstypen reagieren auf den Geruch von faulem Fleisch oder auf flüchtige Blumeninhaltsstoffe. Sie lassen sich zu zwei Rezeptorgruppen, den Fleischduftrezeptoren und den Blumenduftrezeptoren zusammenfassen. Ihre Geruchsspektren werden durch Reizung mit reinen Substanzen bestimmt.

3. Sechs Typen von Fleischduftrezeptoren werden beschrieben, die den Duft verschieden alter Fleischproben mit unterschiedlicher Erregung beantworten und das Erkennen des Fäulnisgrades des Fleisches ermöglichen. Ferner können vorerst drei Typen von Blumen-duftrezeptoren unterschieden werden, die eine Reizung mit flüchtigen Blumeninhaltsstoffen mit Erregung beantworten.

4. Der Hexanoltyp, einer der Fleischduftrezeptoren, wird von Verbindungen mit einer Kettenlänge von 5—7 Kohlenstoffatomen (Maximum bei C-6) erregt, die eine Alkohol-, Aldehyd- oder Ketogruppe enthalten.

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Regensburg. Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bo 343/2).

5. Liegt nur eine funktionelle Gruppe vor, so ist deren Stellung nicht von Bedeutung. Bei zwei funktionellen Gruppen (z.B. Carbonylgruppe und Doppelbindung) wird die Verbindung umso wirksamer, je weiter sie voneinander entfernt stehen.

6. Keine der erregenden Substanzen kommt für den Hexanoltyp als wirksamste Fraktion des Fleischgeruches in Betracht.

Fliegen werden bei ihrer Orientierung zur Futterquelle oder zu Eiablagemedien entscheidend von olfaktorischen Reizen geleitet, die sie mit ihren Riechorganen auf den Antennen (Liebermann, 1925) erkennen. Die Lebensweise der Schmeißfliege läßt vermuten, daß diese Insekten eine Reihe von Geruchsrezeptoren besitzen, die die Wahrnehmung und Unterscheidung von Blumen- und Fleisch- oder Aasgerüchen ermöglichen. So wird *Calliphora vicina* als Blütenbesucher (Kirchner, 1911; Liebermann, 1925) beschrieben und kommt hauptsächlich auf den an ätherischen Ölen reichen Umbelliferen vor. Ferner wird vermutet, daß frisch geschlüpfte Weibchen für ihre Ovarienentwicklung möglicherweise eine Reihe von Substanzen aus Dung, Mist oder Aas (Peters, 1957) benötigen, und zur Eiablage bereite Weibchen suchen frische Tierkadaver (Fleisch) auf, die für die Larven geeignetes Futter bieten.

Geruchsrezeptoren verschiedener Insekten werden seit vielen Jahren elektro-physiologisch sowohl mittels Summenableitungen als auch mittels Einzelableitungen untersucht (Zusammenfassung bei Kaissling, 1971; Dumpert, 1972; Sass, 1972; Waldow, 1973). Neben rezeptorphysiologischen Fragestellungen wird erst in neuerer Zeit das Schwergewicht wieder mehr auf das Interesse der Unterscheidung verschiedener Gerüche aufgrund einer nervösen Codierung, der Duftqualitäten durch Rezeptoren bei Bienen (Vareschi, 1971), bei Ameisen (Dumpert, 1972) und bei Schaben (Sass, 1972) gelegt.

Die hier vorliegende Arbeit führt erste orientierende Einzelableitungen von Fliegenantennen (Boeckh, 1967 b, 1969) fort und greift das Problem der Spezifität der Geruchsrezeptoren und das Zusammenspiel verschiedenartiger Rezeptoren bei der Unterscheidung von Duftqualitäten auf. Die Schmeißfliege erweist sich dafür aus mehreren Gründen als günstiges Objekt: Neben der optischen Orientierung ist sicher die chemische Orientierung von großer Bedeutung. Ferner ist aus eigenen Untersuchungen über die Feinstruktur der antennalen Sensillen (in Vorber.) bekannt, daß sie in der Regel nur von 2 Sinneszellen innerviert werden. Dies vereinfacht im Vergleich mit den Porenplatten der Biene die Auswertung der Impulsableitungen.

Material und Methode

Für die morphologischen Untersuchungen wurden Puppen (2—3 Tage vor dem Schlupf) und Imagines von *Calliphora vicina* (Rob.-Desvoid) = *C. erythrocephala* (Meig.) verwendet, für die elektrophysiologischen Untersuchungen 5—8 Tage alte Weibchen. Die Fliegen stammen aus Laborzuchten.

A. Histologische Untersuchungen

Für die *Lichtmikroskopie* wurden ganze Köpfe den Puppenhüllen entnommen und in alkoholischem Bouin fixiert. Schnittdicke: 10 μ ; Färbung: Azan. Messungen an in Methylmethacrylat eingebetteten Imagines ergaben gleiche Befunde. Für die *Elektronenmikroskopie* wurden Funiculi aufgeschnitten, mit 2% OsO₄ in K₂Cr₂O₇-Puffer (Dalton) oder Glutaraldehyd in Phosphatpuffer (Sabatini) fixiert, in Durcupan eingebettet, nach den üblichen Verfahren geschnitten, mit Bleicitrat und Uranylacetat kontrastiert und anschließend mikroskopiert.

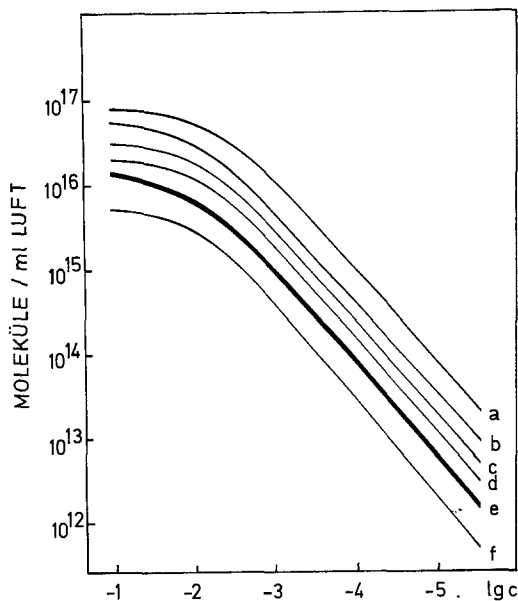


Abb. 1. Eichung des Spritzenolfaktometers. Gaschromatographisch bestimmte Zahl der Duftmoleküle pro ml Gasraum über Verdünnungen verschiedener Alkohole und Ketone. a Pentanon-(2) und Pentanon-(3); b Pentanol-(2) und Pentanol-(3); c Pentanol-(1); d Hexanol-(2) und Hexanol-(3); e Hexanol-(1) (hervorgehobene Kurve); f Heptanol-(1)

B. Physiologische Untersuchungen

Ableitungen. Extrazelluläre Ableitungen erfolgten mit elektrolytisch angespitzten Wolframelektroden, aus den großen Gruben mit Kapillarelektroden, die mit KCl oder Insektenringier gefüllt waren. Der Einstichort konnte nur in den großen Gruben eindeutig identifiziert werden. Verstärkt und registriert wurden die Impulse nach Standardverfahren.

Reizung. Bei allen Reizen wurde ein Spritzenolfaktometer (vgl. Kafka, 1970) eingesetzt, dessen hydraulischer Antrieb für einen ruckfreien Vorschub des Spritzenkolbens mit gleichbleibender Geschwindigkeit (Dauer: 1,5 sec) sorgte. So entstand ein laminarer Duftstrom (5,6 m/sec) von ca. 1,8 mm² Querschnitt. Die Testsubstanzen wurden unverdünnt oder in mehreren Stufen mit spektroskopisch reinem Paraffinöl (Uvasol, Firma Merck) verdünnt in offene Schnappdeckelgläser gegeben, die in aufgezogenen Einwegspritzen (Firma Braun, Melsungen) lagen. Vor und nach den Reizen wurde über das Präparat ein schwacher Frischluftstrom geleitet. Eine Absaugvorrichtung hielt die Apparatur während des ganzen Versuches duftfrei.

Für die Reizung mit Fleischduft wurde verschiedenartiges Fleisch zerkleinert und in Portionen tiefgefroren. Aufgetaute und bei Zimmertemperatur der Luft ausgesetzte Proben rochen für die menschliche Nase nach zwei Tagen leicht faulig, nach drei Tagen verdorben. Die beiden „Faulfleisch“-Ansätze waren mehrere Monate alt. Der eine war ständig der Luft ausgesetzt und trocknete langsam ein. Der andere wurde in einer feuchten Atmosphäre gehalten und der Wasserverlust ständig ergänzt. Dabei verlor das Fleisch seine faserige Struktur und zerfloß.

Eichung des Spritzenolfaktometers. Die Bedingungen des bei allen Reizungen verwendeten Spritzenolfaktometers entsprechen den von Kafka (1970) beschriebenen. Die Eichung der Reize und die Prüfung der Reinheit der in Tabelle 3 aufgeführten Testsubstanzen wurde am Gaschromatographen (Varian Modell 2868, FID. Säulen: 3% SE-30 auf Varoport 30, 100/120 mesh. 1/8", 5'; 2% XE-60 auf Chromosorb G-DMCS, 80/100 mesh. 1/8", 4 m) vorgenommen. Wegen des großen Totvolumens der Reizspritze, das durch das eingelegte Schnapp-

deckelglas bedingt war, wurde nicht aus ihr direkt in den Gaschromatographen injiziert, sondern eine Gasprobe mit einer Gasinjektionsspritze aus dem Raum über dem Schnappdeckelglas entnommen. Um Verluste an Duftsubstanz durch deren Adsorption an der Glaswand zu vermeiden, wurden mehrere gleiche Gasproben nacheinander in die Spritze eingezogen und nach einer Weile die Füllung direkt vor der Injektion in den Gaschromatographen erneuert. In der Abb. 1 sind exemplarisch die Eichkurven für die drei unverzweigten Pentanole und Hexanole, sowie für Heptanol-(1) und für Pentanon-(2) und Pentanon-(3) aufgetragen.

Die Fehlergrenzen der Reiz- und Eichmethoden sind bei Kafka (1970) ausführlich diskutiert.

Ergebnisse

I. Verteilung der Sensillen mit Wandporen auf dem Funiculus

Im folgenden werden nur die für das Verständnis der physiologischen Befunde wichtigen histologischen Ergebnisse kurz aufgeführt. Über die Feinstruktur der antennalen Sensillen mit Wandporen wird an anderer Stelle (in Vorber.) ausführlich berichtet.

Die keulenförmigen Funiculi der Schmeißfliegenantenne messen in der Länge ca. 1,5 mm und im Durchmesser ca. 0,35 mm. Die ganze Oberfläche ist pelzartig von unechten Haaren überzogen, zwischen denen verstreut borstenförmige Sensillen stehen (Abb. 2C, Pfeil), deren Haarwände von Poren durchzogen sind. Mit Ausnahme des distalen Drittels des Funiculus senkt sich an vielen Stellen die Antennenoberfläche zu unterschiedlich großen *Gruben* ein (Abb. 2A), deren Eingänge durch nicht innervierte Haare meist reusenartig verschlossen und deren Böden stets sehr dicht von Sensillen mit Wandporen besetzt sind. Aufgrund ihrer Morphologie und ihrer Verteilung können bisher kleine und große Gruben und insgesamt 4 morphologisch verschiedene Sensillentypen unterschieden werden.

Sieben Paar große Gruben liegen aufgereiht entlang der zur Fovea antennalis hinzeigenden Kante des im Querschnitt leicht dreieckigen Funiculus. Dort senkt sich die Antennenoberfläche zu gekammerten großen Gruben ein (Abb. 2B), deren Durchmesser 50 μ erreichen kann. Der Grubenboden ist dicht besetzt mit einem einheitlichen Sensillentyp, der aufgrund der Struktur seiner Haarwand als Rillenhaar Typ A bezeichnet wird. Er ist stets von 2 Sinneszellen innerviert; eine von beiden gehört zu den Fleischduftrezeptoren Typ II (vgl. Tabelle 1). Die Rillenhaare Typ A stehen in einem Abstand von 3—5 μ nebeneinander, sind 7—8 μ lang und messen basal im Durchmesser bis zu 2 μ .

Die kleinen Gruben (Abb. 2C) liegen im Gegensatz zu den großen über den ganzen Funiculus verstreut mit Ausnahme seines distalen Drittels und der Region der großen Gruben. Größe und Sensillenzahl variieren und reichen von 10 μ weiten ungekammerten Gruben mit 3—5 Sensillen bis zu 30 μ weiten gekammerten mit 45 Sensillen. In ihnen treten ausschließlich Sensilla basiconica mit einem Durchmesser von 1,5 μ und einer Länge von 10 μ auf. Diese Sensillen stehen mit einem Abstand von 1—3 μ ungewöhnlich dicht; sie werden nur durch ihre dritte Hüllzelle (tormogene Zelle) voneinander getrennt. Die Dimensionen der Haarwand und der Porentubuli entsprechen denen der großen Sensilla basiconica von *Bombyx mori* (Steinbrecht, 1973). Beide Sinneszellen dieser Sensillen haben mit hoher Wahrscheinlichkeit olfaktorische Funktion (vgl. Diskussion).

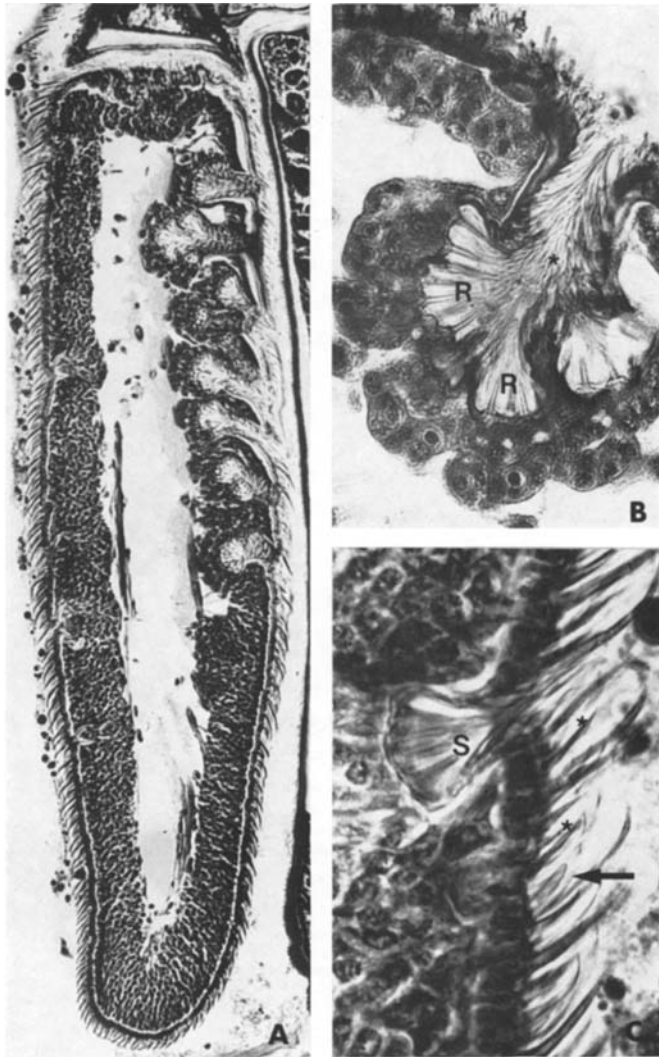


Abb. 2. Sagittalschnitte durch den Funiculus der Fliegenantenne. Färbung: Azan, Schnittdicke: $10\ \mu$. A Die teilweise noch mit Präzipitaten der Exuvialflüssigkeit bedeckte Antennenoberfläche senkt sich an vielen Stellen zu kleinen Gruben ein. An der zum Kopf hin gewandten Seite (rechts) liegt eine Reihe von großen Gruben. Vergr. 90:1. B Die großen Gruben, deren Eingänge durch nicht innervierte Haare* reusenförmig verschlossen sind, enthalten bis zu 60 Rillenhaare (R). Vergr. 400:1. C In den kleinen Gruben stehen Sensilla basiconica (S), die mitunter auch zwischen dem dichten Pelz von nicht innervierten Haaren* auf der Antennenoberfläche vorkommen (Pfeil). Vergr. 630:1

Darüberhinaus stehen auf der *Antennenoberfläche* 3 verschiedene Sensillentypen mit Wandporen: Sensilla basiconica, die sich von denen der kleinen Gruben morphologisch nicht unterscheiden, dickwandige Sensilla basiconica mit einer Länge von $25\text{--}30\ \mu$ und Rillenhaare vom Typ B, der sich vom Typ A u.a. durch eine verschiedene Wandstruktur unterscheidet (in Vorber.).

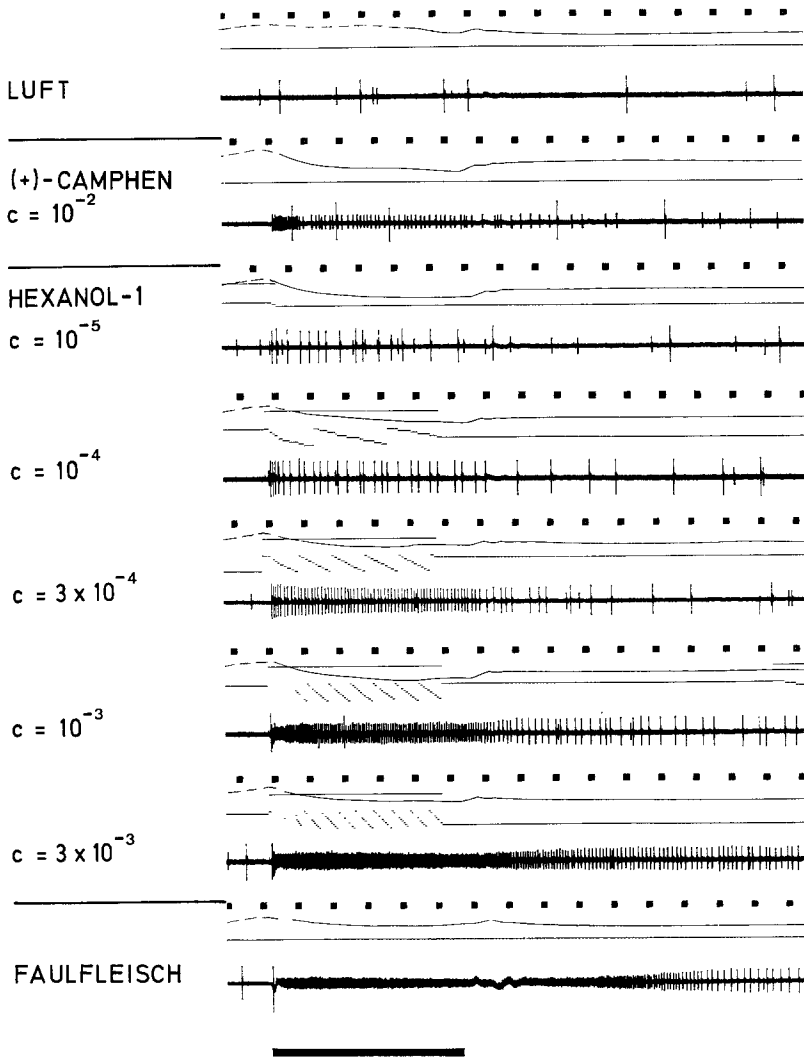


Abb. 3. Originalregistrierung einer Ableitung von einem zweizelligen Sensillum. Eine Zelle (großer Impulstyp) reagiert auf den Duft von faulem Fleisch und Hexanol-(1) mit Erregung (verschiedene Konzentrationen c ; Molekülkonzentrationen siehe hervorgehobene Kurve in Abb. 1), die andere (kleiner Impulstyp) auf (+)-Camphen. Mit zunehmender Impulsfrequenz nimmt aufgrund der Ableitbedingungen die Impulshöhe ab und steigt nach Reizende langsam wieder auf den ursprünglichen Wert an. Der Abstand zwischen den schwarzen Quadraten an der Oberkante der Filmstreifen beträgt 200 msec, nach unten folgend Thermistorregistrierung, Impulszahlauswertung und Impulsregistrierung. Die Reizdauer (1,1 sec) ist mit dem schwarzen Balken markiert

II. Elektrophysiologie

Die hier untersuchten Geruchsrezeptoren auf dem Funiculus der Fliegen-antenne lassen sich aufgrund ihrer Spezifität in 2 Gruppen gliedern. Zur Gruppe der *Fleischduftrezeptoren* gehören 6 Reaktionstypen, die jeweils auf den Duft

von Fleisch verschiedener Altersstufen reagieren. Drei weitere beantworten Blumeninhaltsstoffe mit Erregung. Sie werden zur Gruppe der *Blumenduftrezeptoren* zusammengefaßt.

Der Begriff Reaktionstyp wird hier für alle Rezeptorzellen verwendet, die jeweils Reaktionsspektren zeigen und auf qualitativ und quantitativ gleiche Reize mit gleicher Erregung reagieren. Diejenigen Duftsubstanzen, die einen Zelltyp erregend oder hemmend beeinflussen, werden als dessen Duftspektrum bezeichnet. Duftspektren einzelner Reaktionstypen können sich überschneiden. Der Einfachheit wegen erhalten die Reaktionstypen ihre Namen nach einer stark erregenden Duftsubstanz. Bei allen Versuchen wird eine Zellreaktion gemessen an der Zahl der Impulse in der ersten Sekunde nach Reizbeginn. Damit die Latenzzeit nicht in die Auswertung eingeht, wird die Auswertung mit dem ersten Impuls der Erregung begonnen.

A. Fleischduftrezeptoren

1. *Reaktionstypen.* Auf den Duft von faulem Fleisch antworten 4 Reaktionstypen mit maximaler oder starker Erregung, 2 weitere mit schwacher. Ihre Duftspektren sind in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

Am häufigsten gelingen Ableitungen von Zellen eines Reaktionstypes, welcher durch Alkohole, Aldehyde und Ketone mit einer Kettenlänge von 5—6 Kohlenstoffatomen stark erregt und in der vorliegenden Arbeit als Typ I (Hexanoltyp) bezeichnet wird. Dieser Typ wird vorwiegend behandelt. Findet man in solchen Ableitungen einen zweiten Impulstyp (vgl. Abb. 3), dann stammt er stets von einem Pinenrezeptor, der auf verschiedene Terpene (z.B. (+)-Camphen, Pinene) mit Erregung antwortet (s. Diskussion).

Ein zweiter Fleischduftrezeptor (Typ II) wird in den großen Antennengruben gefunden. Dieser unterscheidet sich vom Hexanoltyp dadurch, daß er durch Pentanole und Hexanole schwächer erregt wird, zusätzlich aber auf Mercaptane anspricht.

Typ III, der Thionaphthentyp, zeigt ein Spektrum, das sich mit dem des Hexanoltypes zum Teil überschneidet. Reizung mit Thionaphthen und Zimtaldehyd mit 10^{14} — 10^{15} Molekülen pro ml Luft (Verdünnung im Olfaktometer 1:100) führt zu einer Erregung von 50—65 Imp./sec. Somit liegt die Wirksamkeit dieser beiden Substanzen für den Thionaphthentyp in der gleichen Größenordnung wie die der wirksamsten Testsubstanzen beim Hexanoltyp. Deutlich verschieden vom Hexanoltyp ist die Reaktion des Thionaphthentypes auf Reizung mit verschiedenen Altersstufen des Fleisches. Frischfleisch verändert die Zellaktivität nicht, eingetrocknetes Faulfleisch erhöht sie nur gering. Mit zunehmender Fäulnis des Fleisches hingegen steigt das Maß der Erregung, die bei zerfließendem Faulfleisch ihren höchsten Wert erreicht. Die den Hexanoltyp stark erregenden Alkohole, Aldehyde und Ketone hemmen den Thionaphthentyp. Alle Fettsäuren sind unwirksam.

Typ IV, der Schwefelwasserstofftyp, wird von H_2S , Essigsäure und faulem Fleisch stark erregt. Sein Fettsäurespektrum überlappt sich mit denen der beiden folgenden Typen V und VI, deren Erregungsmaxima allerdings bei höheren Fettsäuren liegen. So reagiert der Typ V, der Buttersäuretyp, maximal auf Butter-

Tabelle 1. Duftspektren (Ausschnitt) verschiedener Fleischduft beantwortender Reaktionstypen. Relative Bewertung der Zellerregung bezogen auf die maximale Impulsfrequenz: 0 keine Antwort, ++++ maximale Erregung der betreffenden Reaktionstypen, — Hemmung, +++, ++, + starke, mittlere, schwache Erregung. Für Typ I vgl. Tabelle 2

Fleischduftrezeptor	Typ					
	I	II	III	IV	V	VI
Frischfleisch	+		0	0	0	0
Fleisch, 1—3 Wochen alt	++++	++++	++	++	++	0
Faulfleisch, zerfließend	+++	++++	++++	++++		+
Faulfleisch, eingetrocknet	+++	+++	+		+++	+
H ₂ S	0		0	++++	0	0
NH ₃ , Amine	0		0	0	0	0
Mercaptane	0	++	0	0	0	
Aldehyde, Ketone (C5—C6)	++++		—	0	0	(++)
Alkohole (C5—C6)	++++	++	—	0	0	0
6-Methyl-hepten- (5)-on-(2)	++		++		0	
Fettsäuren (C5—C6)	+	0	0	0	++	+++
Buttersäure	0	0	0	++	++++	+
Essigsäure	0	0	0	++++	0	0
Thionaphthen	0		+++	0	0	0
Benzol	0		+++	0	0	0
Zimtaldehyd	0		++	0	0	0
Benzaldehyd, Benzylalkohol	0		+	0	0	0

säure und noch deutlich auf Valerian- und Capronsäure, nicht hingegen auf Essigsäure. Er ist durch alten Käse stark erregbar. Für den letzten in Tabelle 1 aufgeführten Reaktionstyp (VI) sind Valeriansäure und Capronsäure die wirksamsten aller getesteten Substanzen. Dieser Typ wird wegen seines mit anderen Typen überlappenden Spektrums gemeinsam mit den Fleischduftrezeptoren behandelt, obwohl er nur schwach von zerfließendem Faulfleisch erregt wird. Sein Duftspektrum muß mit Vorbehalt betrachtet werden, da nur wenige Ableitungen gelungen sind. Ferner kann nicht ausgeschlossen werden, daß als Reize gebotene Aldehyde zu den entsprechenden hoch wirksamen Fettsäuren oxidiert wurden und die Zellreaktion verursachten.

2. Die abgestufte Wirksamkeit verschiedener Fleischreize am Beispiel des Hexanoltypes. Die Rezeptoren des Hexanoltypes zeigen eine fein abgestufte Antwort auf den Duft verschieden alter Fleischproben. Fleischsorte und Fettgehalt spielen keine entscheidende Rolle. Da die Zeitspanne zwischen dem Schlachten und dem Einfrieren der Fleischstücke unbekannt blieb, beziehen sich die Altersangaben auf die Zeit nach dem Auftauen.

Tabelle 2. Reaktion einer Zelle des Hexanoltypes (Tabelle 1, Typ I) auf den Duft verschieden alter Fleischproben, auf Luft und auf Hexanol-(3) (3×10^{12} Moleküle pro ml Luft)

Duftreiz Luft, H ₂ O	Imp./sec 5	Bewertung 0
Hexanol-(3) ($c=10^{-5}$)	22	+
Fleisch, frisch	10	+
Fleisch, 1 Tag alt	19	+
Fleisch, 2 Tage alt	33	++
Fleisch, 3 Tage alt	136	+++
Fleisch, 20 Tage alt	>200	++++
Faulfleisch, zerfließend	124	+++
Faulfleisch, eingetrocknet	136	+++

In der Tabelle 2 ist die Reaktion einer typischen Hexanzelle auf Rindfleisch (bis zu 3 Tage alt) und Faulfleisch zusammengefaßt. Schon frisch aufgetautes Fleisch führt zu einer Erregung, die mit zunehmendem Alter der Fleischproben ansteigt und nach 3 Wochen ihr Maximum erreicht. Eine exakte Auswertung so starker Erregungen ist hier nicht mehr möglich, da bei hohen Impulsfrequenzen die registrierte Impulsamplitude sehr klein wird und sich nicht mehr eindeutig vom elektrischen Rauschen unterscheiden läßt (vgl. Abb. 3). Das trifft auch auf den Tabellenwert für 20 Tage altes Fleisch zu.

3. *Die chemische Spezifität des Hexanolrezeptors.* Für eine erste Untersuchung der Spezifität eines unbekanntes Duftrezeptors bietet sich ein „Abtasten“ mit homologen Reihen verschiedener Stoffklassen an. Beim Hexanoltyp eignet sich besonders die Alkoholreihe. Reizt man mit aliphatischen, unverzweigten, gesättigten, primären Alkoholen gleicher Verdünnung (1:100), so erhält man eine Reaktionskurve (Abb. 4, gestrichelte Linie), die jedoch wegen des abnehmenden Dampfdruckes der Alkohole mit zunehmendem Molekulargewicht keine quantitative Aussage über die Erregung zuläßt. Erst eine Umrechnung der Erregung auf gleiche Molekülkonzentrationen des Reizes ermöglicht eine quantitative Aussage über die Erregungswirksamkeit der verschiedenen Alkohole (Abb. 4, durchgezogene Linie).

Diese Umrechnung der Erregung bei Reizen mit gleichen *Verdünnungen* auf die bei Reizung mit gleichen *Molekülkonzentrationen* wird an Hand der gemessenen Kennlinien des Rezeptors für verschiedene Alkohole (Abb. 5) möglich. Daraus ergibt sich, daß die Wirksamkeit des Hexanol-(1) am stärksten ist und über die beiden etwa gleich wirksamen Alkohole Pentanol-(1) und Heptanol-(1) zum Butanol-(1) und Octanol-(1) hin stufenweise abnimmt.

Die Kennlinien (Reiz-Erregungs-Beziehungen) der Hexanzellen zeigen im unteren Teil den für die meisten Exterorezeptoren typischen Verlauf (Abb. 5a). Über 2—3 Zehnerpotenzen steigen sie bei halblogarithmischer Auftragung zunächst im Schwellenbereich flach an und gehen in einen steilen, geraden Mittelteil über. Faßt man die Kennlinien eines Rezeptors für mehrere Substanzen zu einem Kennlinienfeld zusammen, so ergibt sich aus dem Abstand zwischen den einzelnen Kurven die relative Empfindlichkeit des Rezeptors für die entsprechenden Testsubstanzen. In Abb. 5b sind die Kennlinien einer besonders empfindlichen Zelle

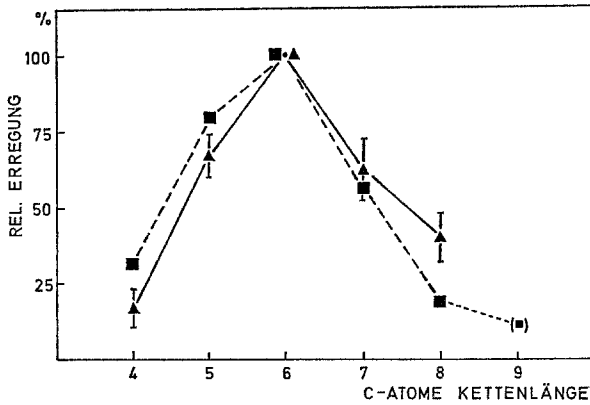


Abb. 4. Die Erregung des Hexanoltypes auf aliphatische, unverzweigte, gesättigte, primäre Alkohole in Abhängigkeit von der Kettenlänge. ■ Normierte Erregung bei Reizung mit Alkoholen in einer Verdünnung von 1:100. ▲ Berechnete Erregung für eine Reizung mit 8×10^{15} Molekülen pro ml Luft (mittlerer Fehler des Mittelwertes von 8 Erregungskurven, gemessen an 7 Zellen)

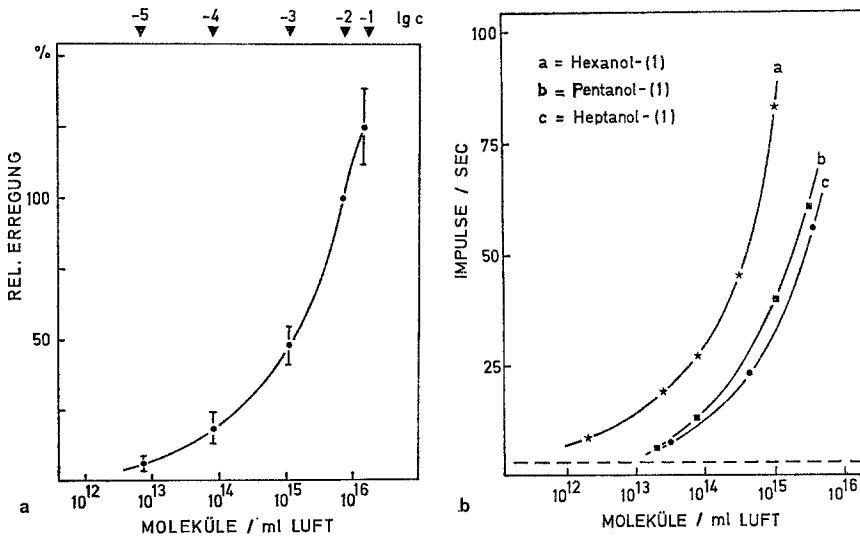


Abb. 5. Erregung des Hexanolrezeptors in Abhängigkeit von der Reizstärke (Kennlinie). a Die Meßwerte bei Reizung mit Hexanol-(1) sind normiert auf die Antwort auf 1:100 verdünnte Reize. Die Reproduzierbarkeit ist angegeben als der mittlere Fehler des Mittelwertes der Kennlinien von 10 Zellen. b Die Erregungskurven einer einzelnen Hexanolzelle. Ruheaktivität: 3 Imp./sec (horizontale, unterbrochene Linie)

für Hexanol-(1), Pentanol-(1) und Heptanol-(1) aufgetragen. Als die Folge der Empfindlichkeitsunterschiede einzelner Rezeptoren streuen die Kennlinien in Richtung höherer oder niedriger Reizkonzentrationen bis zu einer Zehnerpotenz um einen Mittelwert (Abb. 5a). Häufig verändern sich zusätzlich die Abstände zwischen den Kennlinien für verschiedene Substanzen geringfügig. Dabei kann sich

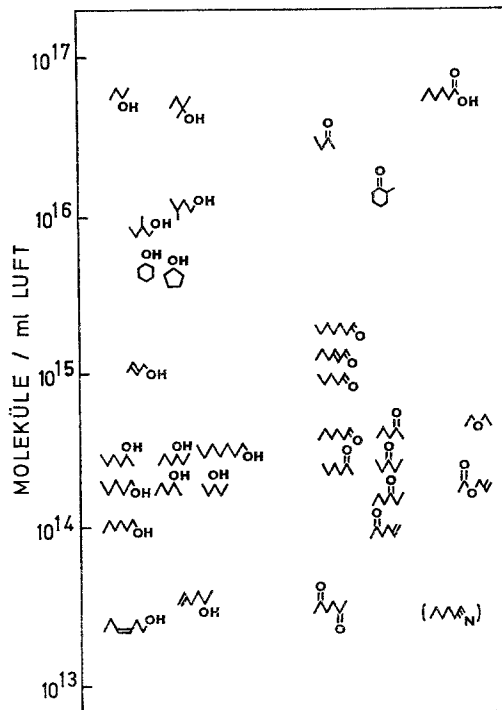


Abb. 6. Die Reizwirksamkeit verschiedener Testverbindungen auf den Hexanoltyp (Tabelle 1 Typ I). Vergl. Tabelle 3. Es ist jeweils die Zahl der Moleküle pro ml Luft aufgetragen, die erregungsgleiche Reize (25 ± 3 Imp./sec) darstellt

die Reihenfolge sehr dicht nebeneinander liegender Kennlinien für verschiedene Reizsubstanzen vertauschen. Daraus folgt, daß die relative Spezifität der Zellen eines Reaktionstypes schwankt.

In der Abb. 6 und der Tabelle 3 ist die Wirkung der Testverbindungen als Mittelwert der Reaktion aller ausgewerteten Zellreaktionen angegeben. Die Angabegenauigkeit beträgt bei Berücksichtigung des Eichfehlers und der Variabilität der Antwort einer Zelle eine halbe Zehnerpotenz. So kann der Abb. 6 und der Tabelle 3 für verschiedene erregende Substanzen jene Zahl der Moleküle pro ml Luft entnommen werden, die gleiche Zellerregung von 25 ± 3 Imp./sec auslöst. Nicht eingetragen ist Hexen-(1)-ol-(3), dessen Isomergemisch in einer Konzentration von 10^{14} Molekülen pro ml Luft zur gleichen Erregung führt.

Den höchsten Grad der Wirksamkeit zeigen Substanzen mit einer Kettenlänge von 6 Kohlenstoffatomen, die als funktionelle Gruppe mindestens eine Alkohol-, eine Aldehyd- oder eine Ketogruppe enthalten. Als Beispiele können Hexanol-(1), Hexen-(5)-ol-(2), Hexanal oder Hexandion-(2,5) gelten.

Verbindungen mit anderen funktionellen Gruppen als Alkohol-, Aldehyd- oder Ketogruppen (z.B. Säuren, Amine, Mercaptane) sind ebenso unwirksam wie Kohlenwasserstoffe und cyclische oder aromatische Verbindungen oder führen nur in sehr hohen Reizkonzentrationen (mehr als 10^{17} Moleküle pro ml Luft) zu einer schwachen Erregung.

Tabelle 3. Die Reizwirksamkeit verschiedener Testverbindungen auf den Hexanoltyp (Tabelle 1, Typ I). Tabellarische Aufstellung der in Abb. 6 aufgetragenen Ergebnisse. Die Angabegenauigkeit beträgt eine halbe Zehnerpotenz

Butanol-(2)	5×10^{16}	Hexansäure	5×10^{16}
Butanon-(2)	3×10^{16}	Hexansäurenitril	2×10^{13}
Buten-(2)-ol-(1)	1×10^{15}	Hexen-(2)-al	1×10^{15}
Cyclohexanol	4×10^{15}	cis, trans-Hexen-(1)-ol-(3)	2×10^{14}
Cyclopentanol	5×10^{15}	cis-Hexen-(3)-ol-(1)	2×10^{13}
Diäthyläther	5×10^{14}	Hexen-(5)-ol-(2)	3×10^{13}
Essigsäure-propen-(2)-ylester	2×10^{14}	Hexen-(5)-on-(2)	8×10^{13}
Heptanal	2×10^{15}	2-Methylbutanol-(1)	8×10^{15}
Heptanol-(1)	3×10^{14}	2-Methylbutanol-(2)	4×10^{16}
Hexanal	3×10^{14}	3-Methylbutanol-(1)	1×10^{16}
Hexandion-(2,5)	3×10^{13}	2-Methylcyclohexanon	1×10^{16}
Hexanol-(1)	1×10^{14}	Pentanal	7×10^{14}
Hexanol-(2)	3×10^{14}	Pentanol-(1)	2×10^{14}
Hexanol-(3)	2×10^{14}	Pentanol-(2)	2×10^{14}
Hexanon-(2)	2×10^{14}	Pentanol-(3)	2×10^{14}
Hexanon-(3)	2×10^{14}	Pentanon-(2)	5×10^{14}
		Pentanon-(3)	3×10^{14}

Hexansäurenitril gehört allerdings zu den wirksamsten Substanzen. Da es aber bislang als der einzige Vertreter dieser Verbindungsklasse getestet wurde, erscheint eine verallgemeinernde Aussage über die Bedeutung der Cyanid-Gruppe für die Wirksamkeit noch nicht möglich.

Die Stellung der funktionellen Gruppe innerhalb des Moleküls hat keinen entscheidenden Einfluß. So sind Hexanol-(1), Hexanol-(2) und Hexanol-(3) oder Hexen-(3)-ol-(1) und Hexen-(5)-ol-(2) praktisch gleich wirksam.

B. Blumenduftrezeptoren

Auf der Antenne von *Calliphora* werden mehrere verschiedene Sensillen gefunden, deren Rezeptoren (Tabelle 4) eine Reihe flüchtiger Blumeninhaltsstoffe mit Erregung beantworten. Aufgrund ihrer Duftspektren wird im folgenden ein Teil von ihnen zu 3 Reaktionstypen zusammengefaßt. Die Rezeptoren des Anethol-Octanoltypes zeigen ihre maximale Erregung nach Reizung mit Anethol oder Octanol-(1), die des Decanoltypes nach Reizung mit Decanol-(1). Für den dritten Typ sind verschiedene Terpene (besonders Pinen und Camphen) stark wirksam. Ihre Duftspektren überschneiden sich im Bereich der Blumeninhaltsstoffe, die von verschiedenen Umbelliferen bekannt sind.

Einige weitere Zellen, die keinem der drei oben beschriebenen Reaktionstypen zugeordnet werden können, reagieren ebenfalls auf flüchtige Blumeninhaltsstoffe. Für sie sind die experimentellen Daten bislang noch zu gering, um sie endgültig einordnen zu können.

Diskussion

A. Die Zuordnung der Geruchsrezeptoren zu bestimmten Sensillentypen

In vielen Ableitungen wurden gleichzeitig Impulse von 2 Sinneszellen registriert. Erwies sich, was meistens der Fall war, die eine als eine Hexanol-(Fleischduft-)Zelle, dann war die andere stets eine Pinenzelle. Da dieses Sensillum ver-

Tabelle 4. Ausschnitte von Spektren verschiedener Blumenduftrezeptoren, die auf flüchtige Pflanzeninhaltsstoffe reagieren. Symbole vgl. Tabelle 1

Blumenduftrezeptor	Typ		
	Pinentyp	Octanol-Anetholtyp	Decanoltyp
Hexanol	0	+	0
Heptanol	0	++	++
Octanol	0	++++	++
Nonanol	0	++	+++
Decanol	0	0	++++
Undecanol (fest)	0	0	++
Anethol	0	++++	++
Citronellol	++	0	++
Cuminaldehyd	+	+++	0
α -, β -Pinen	++++		0
Camphen	++++		0
Limonen	+++	0	++
Linalool	++	0	++
Zimtaldehyd	++	+++	0
Fenchon	++		
4-Phenylbutanon-(2)	0	++	+++

mutlich in den kleinen Gruben steht (s. unten) und dort immer morphologisch gleiche Sensillen vorkommen, die von 2 Sinneszellen innerviert sind, liegt der Schluß nahe, daß jeweils eine Sinneszelle der Gruppe der Fleischduftrezeptoren angehört, die andere der Gruppe der Blumenduftrezeptoren. Damit wären in einem Sensillum, dem Hexanol-Pinen-Sensillum, Rezeptoren zusammengefaßt, die an der Codierung der Duftqualitäten Fleisch und Blumen in nervöse Erregung beteiligt sind.

Einige Gründe sprechen dafür, daß die Hexanol-Pinen-Sensillen mit den Sensilla basiconica der kleinen Gruben identisch sind, obwohl wegen der großen Haardichte auf der Funiculusoberfläche eine optische Lokalisierung der kleinen Gruben nicht möglich ist. So stammen z.B. die meisten Impulsableitungen vom Hexanol-Pinen-Sensillum aus einer bestimmten Region nahe des Pedicellus-Funiculus-Gelenkes, in der die kleinen Antennengruben äußerst dicht nebeneinander liegen, und keine einzige aus dem grubenfreien Funiculusabschnitt.

Die Fleischduftrezeptoren der großen Gruben (Typ II) lassen sich dem Rillenhaar Typ A (vgl. Abb. 2) zuordnen, da in den großen Gruben nur solche Sensillen vorkommen und die Ableitelektrode gezielt in die großen Gruben eingestochen werden kann.

Eine Zuordnung der übrigen beschriebenen Reaktionstypen zu bestimmten Sensillen ist nicht möglich.

B. Das Zusammenspiel der Fleischduftrezeptoren beim Erkennen der Fleischqualität

Im Gegensatz zu anderen Calliphoriden, deren Larven sich in stark zersetztem Aas entwickeln, suchen Weibchen von *Calliphora vicina* für die Eiablage frische

Tabelle 5. Zuordnung der Reaktionstypen zu bestimmten Sensillentypen und deren Standort auf dem Funiculus

Reaktionstyp	Standort der Sensillen	Sensillentyp	Zahl der Sinneszellen
Fleischrezeptor Typ II	Große Gruben	Rillenhaare Typ A	
Riechrezeptor un- bekannter Funktion			2
Fleischrezeptor Typ I (Hexanoltyp)	Kleine Gruben (wahrscheinlich)	Sensilla basiconica	2
Pinentyp			
Fleischrezeptor Typ III—VI	Funiculus- oberfläche	unklar, entw. Sensilla basiconica oder	2
Octanolrezeptor		dickwandige S. basiconica	2—4
Decanolrezeptor		oder Rillenhaare Typ B	2

Tierkadaver auf. Für eine Beurteilung des Fäulnisgrades des Fleisches und damit der Eignung als Eiablagesubstrat können die in Tabelle 1 zusammengefaßten Fleischduftrezeptoren in Frage kommen. Vergleicht man die Typen I und II, deren Erregungsmaxima bei Reizung mit 1—3 Wochen altem Fleisch liegen, mit den Typen III und V, die auf viele Wochen altes Faulfleisch (Aas) reagieren, so zeigen die Rezeptoren unterschiedliche Erregungsmuster bei verschiedenem Fäulnisgrad des Fleisches.

Bei *Calliphora* läßt sich die Gruppe der Fleischduftrezeptoren in 6 Reaktionstypen aufteilen, die eine Differenzierung der Geruchsqualitäten Fleisch und Aas ermöglichen. Ähnliche Möglichkeiten zur feineren Differenzierung von Frucht- oder Blumengerüchen werden sichtbar aus den Arbeiten an Bienen (Vareschi, 1971), Ameisen (Dumpert, 1972) und Schaben (Sass, 1972) und aus den Befunden über die Blumenduftrezeptoren von *Calliphora*.

Bei einigen anderen Insekten, wie bei dem Totengräber (Boeckh, 1962, 1967a; Waldow, 1973) und der Schabe (Sass, 1972), wurden ebenfalls Rezeptoren gefunden, die auf Aasgeruch antworten. Auch hier reagieren jeweils verschiedene Reaktionstypen sowohl auf Fleisch- oder Aasgeruch als auch Reaktionstyp-spezifisch auf jeweils unterschiedliche Reihen von Duftstoffen. Überschneidungen der Duftspektren finden sich häufig bei Alkoholen und Aldehyden mit Kettenlängen von 5—6 C-Atomen.

C. Die auf die Zellen des Hexanoltypes wirksamen Fraktionen des Fleischgeruches

Nur vereinzelt finden sich Angaben über flüchtige Verbindungen, die bei der Zersetzung des Fleisches auftreten und im Reaktionsspektrum der Hexanolzellen enthalten sind. Die meisten Literaturhinweise beziehen sich auf Geschmacksstoffe (Aminosäuren etc.) oder auf den Gehalt von Amininen, die für die geruchliche Be-

urteilung durch Prüfpersonen wichtig erscheinen, oder Auskunft über charakteristische Aromastoffe verschiedener Fleischsorten (z.B. Geflügel und Lamm) geben (Zusammenfassungen bei Herz and Chang, 1970; Wilson and Katz, 1972a, 1972b). Allein Hornstein and Crowe (1960) beschreiben Hexanal als den Hauptbestandteil des Geruches von fettem Schweine- und Rindfleisch und Cross and Ziegler (1965) bestätigen diesen Befund auch für ungeräuchertes Schweinefleisch. Sie geben den Hexanalanteil mit $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ des Gesamtgewichtes aller isolierten Carbonylverbindungen an, deren Konzentrationen im Laufe des oxidativen Fettverderbes (Grosch, 1970) zunehmen. Neben Hexanal treten eine Reihe von weiteren flüchtigen Verbindungen im Wasserdampfdestillat von Rindfleisch auf oder werden aufgrund von Infrarot- oder Massenspektren angenommen (aus Herz and Chang, 1970), die auf die Hexanolzellen in geringerer Konzentration wirken: Pentanal und Heptanal, verschiedene gesättigte und ungesättigte Pentanole und Hexanole, Heptanol und einige Ketone.

Trotz dieser guten Übereinstimmung muß die Frage nach der wirksamen Fraktion des Fleisch- oder Aasgeruches vorerst noch unbeantwortet bleiben. Keine der genannten Verbindungen kommt als die wirksamste Substanz für die Zellreaktion auf das Duftgemisch von Fleisch in Frage. Wird im Gaschromatographen die Gesamtzahl der Moleküle aller kohlenstoffhaltigen Verbindungen (auch der möglicherweise unwirksamen) für die Fleischreize verschiedener Altersstufen bestimmt, so liegt sie um mindestens 2—3 Zehnerpotenzen unter der Konzentration, die von einem der wirksamsten getesteten Duftstoffe alleine nötig wäre, um gleiche Erregung der Zellen auszulösen.

D. Die chemische Spezifität der Zellen des Hexanoltypes

Die Antwortspezifität eines Geruchsrezeptors kann theoretisch sowohl von der (physikalisch-chemisch bestimmten) Spezifität der Wechselwirkung zwischen Reizmolekül und Dendritenmembran als auch von einer reizselektiven Leitung im Wandkanalsystem der olfaktorischen Sensillen abhängen. Eine solche Filterwirkung scheint bei den hier diskutierten Ergebnissen über den Hexanolrezeptor nicht vorzuliegen, da eine gute oder schlechte Wasser- oder Fettlöslichkeit der Duftmoleküle mit den Reizwirksamkeitsunterschieden nicht korrelierbar ist. So sind zum Beispiel Pentanol-(1), Pentanol-(2) und Pentanol-(3) trotz ihrer deutlichen Unterschiede in der Wasser- oder Fettlöslichkeit gleich wirksam.

Für die Analyse der chemischen Spezifität der Akzeptoren des Hexanoltypes bleiben Ester unberücksichtigt, da in der wässrigen Phase innerhalb des Sensillenlymphraumes als Hydrolyseprodukte die entsprechenden Alkohole und Säuren entstehen können. Gerade die Alkohole der Hexyl- und Pentylester sind sehr gut wirksam; es läßt sich daher nicht entscheiden, ob die Erregung des Rezeptors durch die untersuchten Ester selbst oder deren Hydrolysate ausgelöst wird. Die einzige Ausnahme stellt Essigsäureallylester dar, dessen Wirksamkeit sich nicht durch das sehr schlecht wirksame Sekundärprodukt Propen-(2)-ol-(1) erklären läßt.

Die Erregung der Hexanolzellen zeigt ihren höchsten Wert bei Reizung durch eine Reihe von aliphatischen Substanzen mit einer *Kettenlänge* von 5—6 Kohlenstoffatomen (vgl. Abb. 6 und Tabelle 3). Mit zu- oder abnehmender Kettenlänge

verringert sich die Wirksamkeit; sie bleibt auch dann gering, wenn die Zahl der Kohlenstoffatome in kurzen Ketten durch die Addition einer Methylgruppe (Verzweigung) wieder erhöht wird. Dies verdeutlicht die im Vergleich mit den Pentanolen geringe Wirksamkeit der 3 untersuchten Methylbutanole. Aromatische Verbindungen erregen die Hexanolrezeptoren nicht, cyclische nur in hohen Konzentrationen.

Neben der Kettenlänge spielen die *funktionellen Gruppen* eine entscheidende Rolle. Diäthyläther und Verbindungen mit mindestens einer Alkohol-, Aldehyd- oder Ketogruppe erregen die Hexanolzellen stark, wobei die Aldehydgruppe nur geringfügig schwächer wirksam ist als die Alkohol- oder Ketogruppe. Für die Wirksamkeit der Cyanide gilt die in den Ergebnissen erwähnte Einschränkung.

Die Wirksamkeit verschiedener Ketone und primärer und sekundärer Alkohole verdeutlicht, daß die *Stellung der funktionellen Gruppe* im Molekül keinen oder nur einen geringen Einfluß hat. Beispielsweise wirken die asymmetrisch gebauten Moleküle Pentanol-(1) und Pentanon-(2) gleich erregend wie ihre symmetrischen Isomere Pentanol-(3) und Pentanon-(3). Liegt in der Verbindung eine zweite funktionelle Gruppe (z.B. eine Doppelbindung) vor, so nimmt die Wirksamkeit der Verbindung nur dann zu, wenn die Doppelbindungen nicht benachbart stehen. So ist zwischen Hexanal und Hexen-(2)-al oder zwischen Hexanol-(2) und Hexen-(1)-ol-(2) kein Unterschied festzustellen, wohl aber zwischen Hexanol-(1) und Hexen-(3)-ol-(1) und zwischen Hexanon-(2), Hexen-(5)-on-(2) und Hexandion-(2,5).

Zum Primärprozeß an Duftrezeptoren sind von einer ganzen Reihe von Autoren Untersuchungen angestellt worden (Zusammenfassung bei Beets, 1971; Davies, 1971). Sie haben aber bislang noch nicht zu einer Hypothese geführt, die die Spezifität eines Duftrezeptors befriedigend erklären könnte. Die Aussagekraft dieser Untersuchungen muß auch insbesondere deswegen eingeschränkt werden, weil sie von der Reaktion eines ganzen Tieres oder von Geruchsempfindungen des Menschen ausgehen. Dabei wird von der Gesamtheit der nervös verarbeiteten Rezeptormeldungen auf die molekulare Wechselwirkung einzelner Akzeptoren mit den Duftmolekülen geschlossen. Gegenüber diesen Daten der Psychophysik sind die an Einzelzellen gewonnenen von höherer Aussagekraft.

Die von Kafka (1970) beschriebene Spezifität des Futterrezeptors der Wanderheuschrecke weist verglichen mit dem Hexanolrezeptor der Schmeißfliege auf andere Kombinationen molekularer Eigenschaften hin, die für den Primärprozeß verantwortlich erscheinen. Diese Feststellung kann schon jetzt getroffen werden, obwohl bei der vorliegenden Untersuchung am Hexanolrezeptor der Schmeißfliege die wirksamste Substanz bislang noch nicht identifiziert worden ist. So liegt anders als bei der Fliege bei der Heuschrecke die größte Wirksamkeit bei aliphatischen Verbindungen mit einer Kettenlänge von 6 Kohlenstoffatomen, die, wenn sie nicht ungesättigt oder halogeniert sind, mindestens eine Hydroxi- oder Carbonylgruppe enthalten müssen. Mindestens eine der funktionellen Gruppen muß sterisch asymmetrisch zur Kettenmitte liegen. Ist nur eine sauerstoffhaltige Gruppe vorhanden, so muß sie endständig sein.

Trotz der Unterschiede in den chemischen Eigenschaften der auf die Hexanol- und Futterrezeptoren wirksamen Moleküle lassen sich die an der Fliege gewonnenen Ergebnisse in eine allgemeinere Fassung der Hypothese von Kafka (1970) ein-

ordnen; allerdings reichen die Daten für eine Klärung der Prinzipien der molekularen Wechselwirkung an den Akzeptoren nicht aus.

Literatur

- Beets, M. G. J.: Olfactory response and molecular structure. In: Handbook of sensory physiology, vol. IV: Chemical senses (ed. L. M. Beidler),¹ p. 257—321. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971
- Boeckh, J.: Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers. Z. vergl. Physiol. **46**, 212—248 (1962)
- Boeckh, J.: Reaktionsschwelle, Arbeitsbereich und Spezifität eines Geruchsrezeptors auf der Heuschreckenantenne. Z. vergl. Physiol. **55**, 378—406 (1967a)
- Boeckh, J.: Inhibition and excitation of single insect olfactory receptors, and their role as a primary sensory code. In: II. Int. Symp. Olfaction and Taste (ed. T. Hayashi), p. 721—735. Oxford: Pergamon Press 1967b
- Boeckh, J.: Electrical activity in olfactory receptor cells. In: III. Int. Symp. Olfaction and Taste (ed. C. Pfaffmann), p. 34—51. New York: Rockefeller University Press 1969
- Cross, C. K., Ziegler, P.: A comparison of the volatile fractions from cured and uncured meat. J. Food Sci. **30**, 610—614 (1965)
- Davies, J. T.: Olfactory theories. In: Handbook of sensory physiology, vol. IV: Chemical senses (ed. L. M. Beidler), p. 322—350. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971
- Dumpert, K.: Alarmstoffrezeptoren auf der Antenne von *Lasius fuliginosus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). Z. vergl. Physiol. **76**, 403—425 (1972)
- Grosch, W.: Der oxidative Fettverderb. Chemie in unserer Zeit **4**, 121—126 (1970)
- Herz, K. O., Chang, S. S.: Meat flavor. Advances in Food Res. **18**, 1—83 (1970)
- Hornstein, I., Crowe, P. F.: Flavor studies on beef and pork. J. agr. Food Chem. **8**, 494—498 (1960)
- Kafka, W. A.: Molekulare Wechselwirkung bei der Erregung einzelner Riechzellen. Z. vergl. Physiol. **70**, 105—143 (1970)
- Kaissling, K. E.: Insect olfaction. In: Handbook of sensory physiology, vol. IV: Chemical senses (ed. L. M. Beidler), p. 351—431. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971
- Kirchner, O. v.: Blumen und Insekten. Leipzig: Teubner 1911
- Liebermann, A.: Correlation zwischen den antennalen Geruchsorganen und der Biologie der Musciden. Z. Morph. Ökol. Tiere **5**, 1—97 (1925)
- Peters, W.: Zur Schmeißfliegenbekämpfung — Untersuchungen mit Lockstoffen. 14. Verh. dtsh. Ges. angew. Entomol. 43—45 (1957)
- Sass, H.: Das komplexe Zusammenspiel mehrerer Rezeptoren bei der nervösen Codierung von Futtergerüchen. Verh. dtsh. Zool. Ges. Mainz **66**, 198—201 (1972)
- Steinbrecht, R. A.: Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera). Z. Zellforsch. **139**, 533—565 (1973)
- Vareschi, E.: Duftunterscheidung bei der Honigbiene, Einzelableitungen und Verhaltensreaktionen. Z. vergl. Physiol. **75**, 143—173 (1971)
- Waldow, U.: Elektrophysiologie eines neuen Aasgeruchrezeptors und seine Bedeutung für das Verhalten des Totengräbers (*Necrophorus*). J. comp. Physiol. **83**, 415—424 (1973)
- Wilson, R. A., Katz, I.: Review of literature on chicken flavor and report of isolation of several new chicken components from aqueous cooked chicken broth. J. agr. Food Chem. **20**, 741—747 (1972a)
- Wilson, R. A., Katz, I.: Review of literature on chicken flavor and report of isolation of several new chicken components from aqueous cooked chicken broth. J. agr. Food Chem. **20**, 747—751 (1972b)

Dr. Manfred Kaib
I.C.I.P.E.
P.O. Box 30772
Nairobi, Kenya