

Die Reaktionen olfaktorischer Neurone im Deutocerebrum von Insekten im Vergleich zu den Antwortmustern der Geruchssinneszellen

Jürgen Boeckh*

Fachbereich Biologie der Universität Regensburg

Eingegangen am 5. November 1973

Reactions of Olfactory Neurons in the Insect Deutocerebrum as Compared to Response Patterns of Olfactory Receptor Cells

Summary. 1. Neurons in the deutocerebrum of *Periplaneta americana* and *Locusta migratoria* respond to stimulation of the ipsilateral antenna by means of odours of chemicals and of homogenized food (grass, fruit, meat etc.).

2. The morphological identification of the neurons investigated is attempted on the basis of anatomical data.

3. In *Periplaneta* most of these neurons manifest different reaction spectra. Frequent reactions were found to aliphatic alcohols, terpenes and essential oils (Tables 1, 2). Most reactions to lemon or orange were accompanied by reactions to certain characteristic odour substances (Table 3).

4. In *Periplaneta*, a comparison of the reaction spectra of deutocerebral units and those of antennal receptors (Table 4) leads to the following conclusions:

a) There is a narrower specificity for fruit odours in individual central neurons than in the receptors.

b) More compounds within a selected group of odours are effective upon central neurons than upon a single receptor type.

From these results it can be concluded that receptors of different odour specificity converge on single central neurons.

5. Excitation reactions from receptors of different antennal regions converge on single central neurons (Fig. 4).

6. In *Locusta*, central neurons react with excitation, inhibition, and off-responses to olfactory stimulation of the antenna (Fig. 3). Their reaction spectra vary (Table 6).

7. Inhibition in *Locusta* neurons is caused by receptor excitation rather than by receptor inhibition.

8. The reaction spectra of central neurons of *Locusta* permit the conclusion that these cells receive inputs from receptor cells in basiconic antennal sensilla. Whether the olfactory receptors in coeloconic sensilla play a role in these reactions is not clear (Table 6).

Zusammenfassung. 1. Neurone im Deutocerebrum von *Periplaneta americana* und *Locusta migratoria* antworten auf Reizung der ipsilateralen Antenne durch einzelne Duftstoffe und Homogenisate verschiedenen Futters (Gras, Früchte, Brot usw.).

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bo 343/2).

2. Eine anatomische Identifizierung der untersuchten Neurone wird versucht.
3. Die Reaktionsspektren der Neurone von *Periplaneta* sind unterschiedlich; besonders häufig wirken aliphatische Alkohole, sowie einige Terpene, aromatische Verbindungen und ätherische Öle. Reaktionen auf Orangen- und Zitronengeruch sind häufig, aber nicht immer korreliert mit denen auf bestimmte Duftstoffe.
4. Bei *Periplaneta* zeigt ein Vergleich der Reaktionsspektren der zentralen Neurone mit denen der Rezeptoren
 - a) eine engere Spezifität für Fruchtgerüche der zentrale Neurone,
 - b) eine weniger enge Spezifität für bestimmte Geruchsstoffe bei zentralen Neuronen als bei einzelnen Rezeptortypen. Daraus kann auf eine Konvergenz der Erregung von Rezeptoren verschiedener Duftspezifität auf zentrale Neurone geschlossen werden.
5. Die Erregung von Rezeptoren aus verschiedenen Antennenbereichen läuft auf zentralen Neuronen zusammen.
6. Die Neurone von *Locusta* reagieren auf Geruchsreizung der Antenne mit Erregung, Hemmung und off-Antworten. Die Reaktionsspektren sind nicht einheitlich.
7. Die Hemmung der Neurone von *Locusta* ist auf hemmend verschaltete Rezeptorerregung, nicht auf Rezeptorhemmung zurückzuführen.
8. Ein Vergleich der Reaktionsspektren zentraler Neurone mit denen von antennalen Geruchsrezeptoren bei *Locusta* zeigt, daß die Rezeptoren aus basiconischen Sensillen maßgeblich die Erregung der zentralen Neurone bestimmen.

Einleitung

Über die Morphologie und Physiologie von zentralen olfaktorischen Sinnesbahnen der Insekten wissen wir wenig im Vergleich etwa zum Bulbus olfactorius der Säugetiere, der zu den am besten untersuchten Hirnzentren überhaupt gehört (vgl. Shepherd, 1972). Andererseits bieten die spärlichen Ergebnisse über Reaktionen von Geruchssinneszellen der Wirbeltiere bisher keine Grundlage für eine stufenweise Analyse der nervösen Verarbeitung von Geruchsreizen (Gesteland, 1971). In diesem Punkt sind die Insekten als Versuchsobjekt überlegen, da hier eine Reihe von Untersuchungen über die Erregungsmuster ganzer Populationen von Geruchsrezeptoren vorliegen (Kaissling, 1971; Vareschi, 1971; Dumpert, 1972; Sass, 1972, 1974; Kaib, 1973; Waldow, 1973). Darüber hinaus konnten die bisher recht unübersichtlichen topographischen Verhältnisse im Deutocerebrum der Insekten, der ersten zentralen Station für Eingänge aus den Antennen, mit Hilfe moderner morphologischer Methoden wenigstens in Umrissen geklärt werden (Boeckh *et al.*, 1970; Pareto, 1972; Boeckh, 1972; Boeckh *et al.*, in Vorb.). Auch ist es gelungen, die elektrische Aktivität einzelner olfaktorischer Neurone im Deutocerebrum von Schaben (Yamada, 1968, 1971) und Heuschrecken (Boeckh, 1972) zu registrieren.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, bei Heuschrecken und Schaben die Reaktionen zentraler Neurone auf Geruchsreize zu

beschreiben und sie mit denen der zugehörigen Rezeptorzellen zu vergleichen. Diese Versuchstiere wurden gewählt, weil einerseits der im Vergleich etwa zu Bienen, Käfern oder Fliegen große Durchmesser der Neurone im Deutocerebrum bessere Ableiterfolge versprach, andererseits eine große Zahl von Daten über Geruchsrezeptoren von *Periplaneta* und *Locusta* vorlag. Die Reaktionen von Riechzellen bei *Periplaneta americana* auf Inhaltsstoffe natürlicher Duftquellen wie z.B. Früchte, Brot, Fleisch beschreibt Sass (1972, 1974). Solche Reize schienen auch geeignet für die Erfassung des qualitativen Arbeitsbereiches der olfaktorischen Neurone im Gehirn. Zudem läßt die Vielfalt der von Schaben aufgenommenen Nahrung eine gute Geruchsunterscheidung und entsprechende Leistungen der betreffenden zentralen Neurone erwarten.

Die Reaktionen eines Geruchsrezeptors in coeloconischen Sensillen der Wanderheuschrecke wurden bereits vor einigen Jahren ausführlich beschrieben (Boeckh, 1967; Kafka, 1970). Im Verlauf der vorliegenden Untersuchung wurde es notwendig, zusätzlich einige Angaben über Rezeptoren in basiconischen Sensillen zu erarbeiten.

Die gemeinsame Beschreibung der an *Locusta* und *Periplaneta* gewonnenen Ergebnisse soll Übereinstimmungen und Unterschiede in der Reaktionsweise der untersuchten Neurone aufzeigen, und damit eine umfassendere Darstellung verschiedener Möglichkeiten zentraler Verarbeitung von Geruchsreizen bei Insekten gestatten.

Material und Methoden

Untersucht wurden erwachsene Exemplare von *Periplaneta americana* (meist ♂) und *Locusta migratoria* (meist ♀) aus eigenen Zuchten. Kopf und Thorax des Versuchstieres wurden unter CO₂-Narkose mit einem Gemisch aus Bienenwachs und Colophonium festgeklebt, dazu die basalen Fühlergelenke verkittet. Frontal zwischen Antennen und Augen wurde ein Fenster in die Kopfkapsel geschnitten und das über dem Gehirn (Oberschlundganglion) liegende Gewebe entfernt. Das Gehirn wurde mit Ringer-befeuchteten Tampons im Kopf festgelegt, um es mechanisch gegen Bewegungen durch die nach vorne gepumpte Hämolymphe oder durch die Schlundmuskulatur zu sichern. Die Tracheen am caudalen Teil des Gehirns blieben unverletzt. Nach der Präparation wurde das Fenster mit einer dünnen Schicht Vaseline verschlossen.

Abgeleitet wurde mit Kapillar-Mikroelektroden (3 M KCl, Widerstand 10 bis 100 MOhm) gegen eine geerdete Ag-AgCl-Elektrode, die in der Augenregion hinter das Gehirn geschoben wurde. Die Mikroelektrode wurde durch die Bindegeweshülle frontal in den Antennenhügel eingestochen. Die Kenntnis der räumlichen Anordnung der Neurone im Deutocerebrum erlaubte gezielte Einstiche in Regionen bestimmter Neurongruppen (vgl. Abschnitt Morphologie). Die Ableitungen von Geruchsrezeptoren auf den Antennen wurden mit Wolframelektroden nach Standardmethoden vorgenommen (Boeckh, 1962, 1967). Verstärkung und Registrierung erfolgten durch eine konventionelle Meßapparatur.

Die Geruchsreize wurden nach ihrer Wirksamkeit auf antennale Rezeptoren (Sass, 1972, 1974) und ihrer vermutlichen biologischen Rolle als Futtergeruch

ausgewählt. Sie wurden aus Plastik-Injektionsspritzen ausgeblasen, in denen sich kleine Gefäße mit Duftlösung bzw. mit zerkleinerten Früchten, frischem Schwarzbrot, Romadur-Käse oder 1—2 Tage altem Fleisch befanden (vgl. Kafka, 1970; Sass, 1972). Bei *Locusta* wurde hauptsächlich mit Duftgemischen gereizt. Im Verlauf der Experimente stellte sich rasch heraus, daß die Reaktionsspektren der zentralen Neurone oft nicht mit denen des bisher genauer beschriebenen antennalen Geruchsrezeptors in den coeloconischen Sensillen übereinstimmen. Da die Reaktionsspektren anderer Geruchsrezeptoren von *Locusta* vorerst unbekannt waren, mußte eine große Zahl von Gerüchen ungezielt getestet werden. Das war bei der oft sehr kurzen Ableitdauer nur dadurch möglich, daß Duftstoffe in Gruppen geprüft wurden. Dabei mußten mögliche Interaktionen der Einzelstoffe und eine gewisse Ungenauigkeit der Ergebnisse hingenommen werden. Es enthalten: „Terpene“: homologe Reihen von Estern zwischen aliphatischen Fettsäuren und Citronellol bzw. Linalool, dazu Limonen, Menthol, Terpeneol, Geraniol, Nerol, α -Ionon, cis-trans Citral, Menthon. „Aromate“: Vanillin, Zimtaldehyd, Eugenol, Cumol, Benzaldehyd, Anisaldehyd. „Fruchtester“: Methyl-, Äthyl-, Butyl-, Pentylester von aliphatischen Fettsäuren zwischen C_1 und C_{16} . „Fettsäuren“: die homologe Reihe aliphatischer, gesättigter Fettsäuren mit Kettenlänge zwischen C_3 und C_{10} . „Alkohole“: die homologe Reihe aliphatischer, gesättigter Alkohole mit Kettenlänge zwischen C_2 und C_{10} . Alle Substanzen wurden in mindestens 100facher Verdünnung in die Duftgefäße gegeben. Die Duftstoffe stammten von den Firmen Schuchard, München; Drom, München; Fluka, Buchs; der Reinheitsgrad war meist purissimum. Durch einen Thermistor hinter der Antenne konnte ungefähr der Zeitpunkt bestimmt werden, zu dem der Duftstrom die Antenne erreichte. Der Reizduftstrom war meist auf proximale oder mittlere Bereiche der Antenne gerichtet. Für eine isolierte Reizung verschiedener Antennenbereiche wurde der Duft durch feine Kanülen ganz in der Nähe der jeweiligen Region ausgeblasen (vgl. Abb. 4).

Die Hemmreaktionen wurden mit einer besonderen Reizmethode überprüft. Der Grund dafür war folgende Überlegung: Nach einer Reizung können Reste geruchswirksamer Stoffe an Oberflächen in der Nähe des Präparates verbleiben und eine schwache Aktivität der Rezeptoren und zentralen Neurone hervorrufen. Ein Strom unwirksamen Duftes könnte diese Reste kurzzeitig von der Antenne fernhalten, wodurch die Erregung erniedrigt und damit Hemmung simuliert würde. Um dies auszuschalten, wurde der zu testende Geruch einem permanent über die Antenne laufenden Frischluftstrom beigemischt. Bei dieser Reizmethode blieben zudem die Temperatur und die Luftfeuchte an der Antenne konstant.

Morphologische Vorbemerkungen

Zum besseren Verständnis der Lage der untersuchten Neurone im Deutocerebrum sind hier kurz einige morphologische Daten zusammengefaßt, die an anderem Ort ausführlich dargestellt werden sollen (Boeckh *et al.*, in Vorb.).

Die Axone der Sinneszellen aus der Antennengeißel enden bei *Periplaneta* und *Locusta* vorwiegend in den Glomeruli des ipsilateralen Deutocerebrum (*G* in Abb. 1 und 2). Die Zahl der Axone beträgt bei *Periplaneta* ca. 100 000, bei *Locusta* ca. 50 000. Der überwiegende Teil dürfte von Geruchsrezeptoren stammen (vgl. Diskussion).

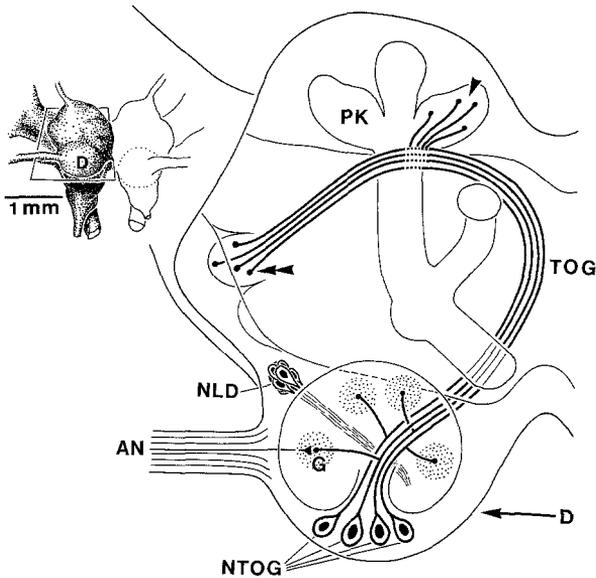


Abb. 1. *Locusta migratoria*. Schema von Deuto- und Protocerebrum der rechten Gehirnhälfte im Frontalschnitt. Einsetzbild: Gehirn in Frontalansicht und Schnittebene des Schemabildes. *AN* Antennennerv, *D* Antennenhügel des Deutocerebrum, *G* Glomerulus, *NLD* Neurone mit Fortsätzen zum Lobus dorsalis, *NTOG* Neurone mit Fortsätzen in den Tractus olfactorio-globularis (*TOG*), *PK* Pilzkörper. Zur strichliert gezeichneten Abzweigung bei *PK* s. Text. Zeichnung von K. D. Ernst nach Ergebnissen von Boeckh, Ernst u. Boeckh (in Vorb.)

Bei *Locusta* liegt frontal und ventral im Antennenhügel eine auffallend große Gruppe von Neuronen (Abb. 1, *NTOG*), deren Ausläufer in die Region der Glomeruli (*G*) und als Bündel von ca. 700 Fasern durch das Deutocerebrum hindurch in den Tractus olfactorio-globularis (*TOG*) und zum Protocerebrum ziehen. Endigungen dieser Fasern wurden im median liegenden Teil der Pilzkörperbecher (*PK*) und in einer bisher unbenannten Region zwischen Pilzkörperstiel und Augenganglien gefunden (Pfeile in Abb. 1). Es ist nicht geklärt, ob die Endigungen im Pilzkörper von Kollateralen derjenigen Fasern stammen, die in die laterale Region des Protocerebrum ziehen oder ob es sich um Fasern einer eigenen Gruppe von Neuronen aus *NTOG* handelt. Aus diesem Grund sind die Fasern im Verzweigungsgebiet des *TOG* im Pilzkörperbereich (Abb. 1) unterbrochen dargestellt. Eine kleinere Zahl Neurone von *NTOG* ist nicht an der Bildung des Bündels beteiligt, ihre Fasern scheinen innerhalb des Antennenhügels zu enden. Eine zweite, lateral in der Region des Eintritts des Antennennerven (*AN*) liegende Zell-

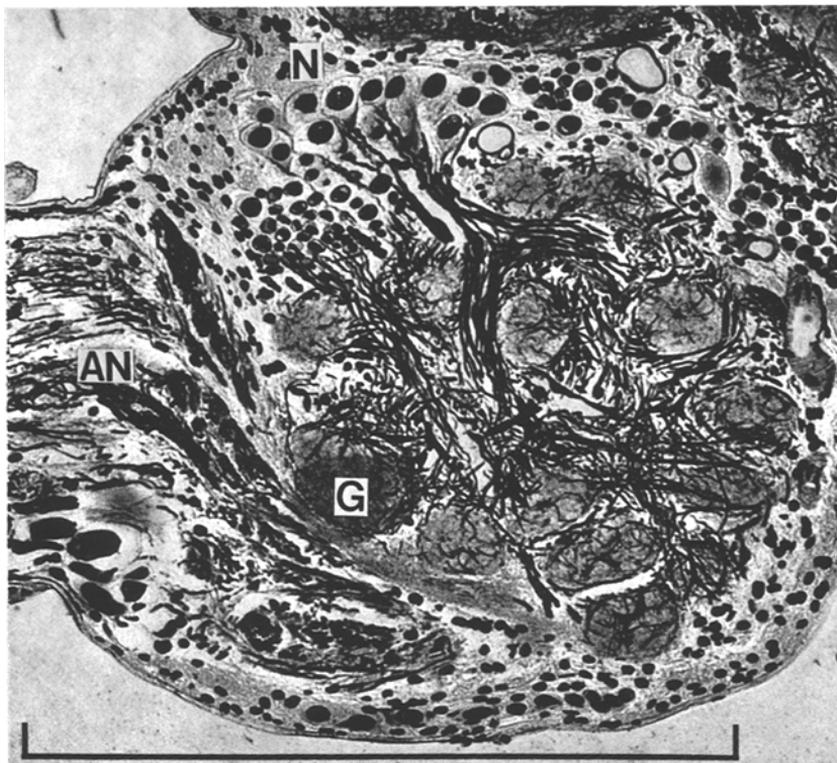


Abb. 2. *Periplaneta americana*. Frontalschnitt durch den rechten Antennenhügel des Deutocerebrum. AN Antennennerv, G Glomerulus, N Neurongruppe mit Ausläufern zu den Glomeruli bzw. zum Tr. olfactorio-globularis. Silberimprägnation nach Bodian. Maßstab 450 μm

gruppe (NLD) sendet einen Strang von ca. 300 Fasern zum Lobus dorsalis. Von dort zieht wiederum ein Bündel von ca. 300 Fasern in Richtung Protocerebrum, wo es gemeinsam mit den Fasern der frontalen Zellgruppe einen Teil des Tractus olfactorio-globularis bildet, der insgesamt ca. 1300 Fasern führt.

Bei *Periplaneta* liegen die NTOG und NLD entsprechenden Neurone (N, Abb. 2) gemeinsam dorsal des Eintritts des Antennennerven (AN) in Nähe der Grenze zum Protocerebrum. Der Tractus olfactorio-globularis enthält ca. 1200 Fasern aus dem Deutocerebrum und anderen Hirnregionen.

Synaptische Kontaktstellen der Antennenfasern in den Antennenhügeln finden sich vorwiegend in den Glomeruli (G in Abb. 1 und 2).

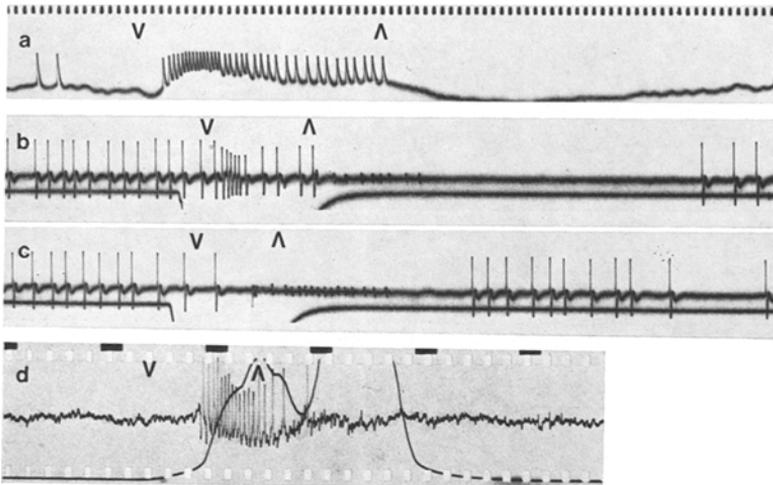


Abb. 3a—d. Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum von *Locusta migratoria* (a—c) und *Periplaneta americana* (d) auf Duftreizung der ipsilateralen Antenne: a, c Grasduft, b Orangenduft, d Terpeneol. a DC-Registrierung, b, c AC-Registrierung von 2 Elementen verschiedener Duftspezifität, ein Element (große Impulse) reagiert mit Erregung auf Orangeeruch (b) und mit Hemmung auf Grasgeruch (c), ein anderes (kleine Impulse) mit off-Antwort auf Orangen- und Grasgeruch. Zeitmarkenabstand 100 msec, Amplituden der Impulse in a (vor Erregungsbeginn) 21 mV, in b, c (große Impulse) 2,5 mV, in d 2 mV. Die Pfeile geben Reizbeginn und Reizende an, in d Reizregistrierung durch Thermistor (unterer Strahl)

Neurone ohne Fortsätze zu dieser Region, wie z.B. die der lateral liegenden Zellgruppe (NLD) bei *Locusta*, sind wahrscheinlich nicht direkt mit der Riechbahn verbunden, denn im Lobus dorsalis waren keine Antworten auf Geruchsreize zu beobachten.

Ergebnisse

1. Die elektrischen Antworten bei Duftreizung

Die Mehrzahl der Neurone im Deutocerebrum von *Locusta* zeigte eine Spontanaktivität zwischen 1 und 20 Imp/sec. Die verschiedenen Antworttypen dieser Neurone wurden bereits beschrieben (Boeckh, 1972). Die häufigsten und deutlichsten waren Erregung, Hemmung und off-Antworten (Abb. 3). Bei *Periplaneta* war die Spontanaktivität sehr niedrig oder nicht vorhanden, eindeutige Hemm- und off-Reaktionen wurden nicht beobachtet.

Die Anstiegsphase der Impulse war bei Ableitungen in der Nähe einer Zellregion (vgl. Methodik und morphologische Vorbemerkungen) von

positiver Polarität gegenüber der Erdelektrode, in tieferen Lagen wurden auch Impulse mit negativ gerichteter Anstiegsphase registriert. In manchen Ableitungen traten Impulse negativer und positiver Polarität gemeinsam auf (vgl. Abb. 4). In einigen Fällen konnten, zusammen mit den Impulsen, langsame Potentiale erfaßt werden, die bei Erregung von positiver, bei Impulshemmung von negativer Polarität waren (Abb. 3). Dabei betragen die Amplituden der Impulse bis zu 20 mV. Möglicherweise handelt es sich hier um intrazelluläre bzw. quasi-intrazelluläre Ableitungen, bei denen die Elektrode der Neuronmembran auflag. Ruhepotentiale konnten in diesen Fällen jedoch nicht nachgewiesen werden. Zwischen dem Eintreffen des dufthaltigen Luftstroms an der Antenne und dem Beginn der Reaktion eines Neurons verstrichen auch bei starker Reizung mindestens 50, in den meisten Fällen 70 und mehr msec (Abb. 3d). Diese Werte wurden auch bei Reizung basaler, also hirnnaher Antennenbereiche nicht unterschritten.

Ein als Kontrollreiz gebotener duftfreier Luftstrom löste in den olfaktorischen Neuronen keine Reaktionen aus, wohl aber in Neuronen aus tieferen ventralen und lateralen Bereichen des Deutocerebrums. Solche Elemente antworteten auch auf Abbiegen oder Berühren der Antenne. Weder chemo- noch mechanosensible Neurone des Deutocerebrum reagierten bei Reizung der kontralateralen Antenne.

2. Die Geruchsspezifität der Neurone bei *Periplaneta*

Die meisten der 80 untersuchten Neurone im Deutocerebrum von *Periplaneta* reagierten jeweils auf eine unterschiedliche Auswahl aus der Reihe angebotener Duftreize. In der Tabelle 1 ist eine solche Reihe von Gerüchen nach der Häufigkeit ihrer Wirkung auf 65 Neurone zusammengestellt. In besonders vielen Fällen waren Reaktionen auf einige Terpene und Alkohole, sowie Orange und Zitrone zu beobachten.

Bei einer ganzen Reihe von Neuronen gelang es nicht, alle Düfte des Reizprogramms zu prüfen, da wahrscheinlich durch leichte Verlagerung der Elektrode das beobachtete Neuron oft nach 10—15 min aus der Ableitung verschwand. Außerdem waren zur Vermeidung von Adaptation Pausen zwischen den Einzelreizen notwendig. Es ist deshalb in der Tabelle 1 die Summe der jeweiligen Zahlen aus der +Spalte und der 0-Spalte des einzelnen Geruchs kleiner als die Zahl aller untersuchten Zellen (z. B. für Terpeneol 58 statt 65).

Die Tabelle 2 zeigt die Reaktionen von insgesamt 46 Neuronen, zusammengestellt nach ihren Reaktionen auf verschiedene Futtergerüche: Zitrone und Orange (Tabelle 2a), Zitrone oder Orange (Tabelle 2b) und Fleisch (Tabelle 2c). Drei andere auf Fleischgeruch reagierende Neurone finden sich in den Tabellen 2a (Nr. 29, 57) und 2b (Nr. 40).

Tabelle 1. *Periplaneta americana*. Häufigkeit der Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum auf Reizung der Antenne mit verschiedenen Gerüchen

Reiz	Zahl der Neurone	
	+	0
Terpineol	49	9
Zitrone	35	14
Octanol	31	19
Orange	29	19
Nerol	25	18
Lavendelöl	24	17
<i>n</i> -Hexanol	22	20
<i>n</i> -Pentanol	17	23
Zimtalkohol	15	17
Citral	10	23
Fleisch	9	23
Zimtaldehyd	8	23
Romadurkäse	3	27
Banane	3	32
Butansäure	1	24

+ = Erregung, 0 = keine Reaktion

Einige wenige Neurone reagierten zusätzlich auf Banane, Apfel, Brot und Käse. „Zitrone“- und „Orange“-Neurone waren am häufigsten, weshalb ihre Duftspektren als Grundlage für weitere Auswertungen dienen.

Beide Früchte enthalten, wie viele andere natürliche Duftquellen, eine Vielzahl von flüchtigen Verbindungen, welche als potentielle Duftreize anzusehen sind (vgl. von Sydow u. Westberg, 1962). Die Rezeptoren für Fruchtgerüche auf den Antennen von *Periplaneta* reagieren auch auf eine ganze Anzahl solcher Inhaltsstoffe (Sass, 1972, 1974). Derartige Reize sind deshalb für einen direkten Vergleich zwischen Reaktionsspektren der zentralen Neurone und denen der Rezeptoren besonders geeignet.

Im Deutocerebrum von *Periplaneta* zeigt sich eine gewisse Korrelation zwischen Reaktionen der Neurone auf Orange und Zitrone einerseits und der auf bestimmte Duftstoffe andererseits. In der Tabelle 3 ist die Häufigkeit der Reaktionen auf diese Fruchtgerüche und Duftstoffe angegeben. Die Werte stammen von den in der Tabelle 2 aufgeführten Neuronen. Auf „Orange“-Neurone wirken bevorzugt Terpeneol und Octanol, auf „Zitrone“-Neurone Terpeneol und Lavendelöl. Diejenigen Neurone, welche auf beide Früchte reagieren, antworten in der Reihenfolge weniger häufig auf: Terpeneol, Octanol, Hexanol, Nerol, Lavendelöl. Diese Reihenfolge entspricht nicht einer einfachen Überlagerung der Reihenfolgen bei den „Orange“- bzw. „Zitrone“-Neuronen.

Tabelle 2. *Periplaneta americana*. Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum
Futterstoffe. Symbole wie in Tabelle 1. Unausgefüllte Felder
Tabelle 2a.

Neuron Nr.	4	5	6	7	8	10	15	18	21	24	29
Zitrone	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Orange	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Banane	0	0	0		0	0			0	0	+
Apfel	0	0	0		0	0			0	0	0
Brot	0					0			0	0	0
Fleisch	0					0			0	0	+
Käse	0	0	0		0	0			0	+	+
Terpineol	+		+	+	+	+	+	+	+	0	0
Octanol	+	+		+	+	+	+	+	+	0	0
Hexanol	+	+	+	+	+	+		+	+	0	0
Nerol	+	+			+			+	+	0	0
Lavendelöl	+		+	+	0		+	+	0	0	
Citral								+	0		
Zimtalkohol			0		0		+		+	0	0
Pentanol					0				0	0	0

Tabelle 2b. „Zitrone“ und „Orange“-Neurone

Neuron Nr.	2	14	17	23	31	32	37	40	43	70
Zitrone	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Orange	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Banane	0		0	0	0	0				0
Apfel	0		0	0	0	0				0
Brot			0	0	0	0				0
Fleisch			0	0	0	0			+	0
Käse			0	0	0	0				0
Terpineol	0	+	0	+	+	+	+	+	+	+
Octanol	0		0	0	0	0		+		0
Hexanol	0	+	0	0	0	0		+		0
Nerol	0		0	0	0	+	+	+		0
Lavendelöl	+	+	+	0	0	+	+	+		+
Citral	0		0	0	0	0		+		0
Zimtalkohol		+	0	0	0	0		+		0
Pentanol	0		0	0	0	+	+	+		0

auf Reizung der Antenne mit verschiedenen Duftstoffen bzw. Duft verschiedener bedeuten, daß der betreffende Reiz hier nicht getestet wurde (s. Text)
 „Zitrone/Orange“-Neurone

30	38	42	44	49	51	53	54	55	57	58	71	75
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
0	0	0								0		0
0	0	0								0		0
0	0	0										0
0	0	0							+			0
0	0	0										0
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	0	+	+		+	+	+	+	+	0	+
+	+	0				+	+		+	+		+
0	+	0	+	+			+	+	+	+		+
+	+	0				+		0	+	0		+
0	+		+	0			+	+	+	+		+
+	+	0	+	+				+		0		+
0	+	0	+	+	0		+		+		+	

Tabelle 2c. „Fleisch“-Neurone

1	16	26	35	48	59	Neuron Nr.	13	39	45	46	50	56
0	0	0	0	0	0	Zitrone	0				0	0
+	+	+	+	+	+	Orange	0				0	0
0	0					Banane	+	+			0	0
0	0					Apfel	+				0	0
	0					Brot	+		+	+	0	0
	0					Fleisch	+	+	+	+	+	+
	0					Käse	+				0	0
	+	+		+	+	Terpineol	+		+	+	0	0
	0	+	+	+	+	Octanol			0	+	0	0
+	0				+	Hexanol	+				0	0
	+		+	+		Nerol	0			+	0	0
+	0	+		0		Lavendelöl	+			+	0	0
	0		+			Citral				+		
	0	+				Zimtalkohol	+			+	0	0
	0		+	+	+	Pentanol			+	+	0	0

Tabelle 3. *Periplaneta americana*. Zahl der Neurone im Deutocerebrum, welche auf einen bestimmten Fruchtgeruch reagieren (Spalte 2) und die Zahl derjenigen Neurone, welche zusätzlich zum Fruchtgeruch auch auf bzw. nicht auf andere Duftstoffe reagieren

Fruchtgeruch	Zahl reagierender Neurone	Davon reagieren	Duftstoff							
			Terpeneol	Octanol	Hexanol	Nerol	Lavendelöl	Citral	Zimtalkohol	Pentanol
Orange	6	auch auf	4	4	2	3	2	1	1	3
		nicht auf (nicht getestet)	0 (2)	1 (1)	1 (3)	0 (2)	2 (2)	0 (4)	0 (4)	1 (2)
Zitrone	11	auch auf	8	1	3	3	7		2	4
		nicht auf (nicht getestet)	2 (1)	6 (4)	6 (2)	5 (3)	2 (2)		5 (4)	5 (2)
Zitrone und Orange	24	auch auf	21	18	15	13	10	7	8	6
		nicht auf (nicht getestet)	2 (1)	4 (2)	3 (6)	4 (7)	6 (8)	3 (14)	6 (10)	7 (11)

Es soll deutlich hervorgehoben werden, daß die Reaktionen auf Fruchtgeruch und auf Duftstoffe durchaus nicht immer in der oben beschriebenen Weise zusammenhängen. Ausnahmen sind in der Tabelle 2 (Neurone Nr. 23, 24, 29, 42) zu finden.

Bei 11 Neuronen gelang es, eine Reihe von Düften zu testen, welche einen Vergleich mit den von Sass 1972 und 1974 erarbeiteten Spektren antennaler Geruchsrezeptoren für Fruchtgerüche erlauben. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 4 zusammengefaßt. Eingetragen sind nur die Ausschnitte der Reaktionsspektren, in denen die Gegenüberstellung entweder durch Überschneidungen oder durch charakteristische Unterschiede sinnvoll erscheint. Das Spektrum der zentralen Neurone kann in keinem Fall mit einem Rezeptorspektrum zur Deckung gebracht werden. Besonders auffällig ist erstens das Fehlen einer Reaktion der zentralen Neurone auf Banane und Apfel und zweitens die Reaktion sowohl auf Terpeneol als auch auf Octanol und 3-Methylbutanol. Diese 3 Verbindungen wirken niemals gemeinsam auf einen einzelnen Rezeptortyp. Dieser Befund wird durch viele der in der Tabelle 2a aufgeführten aber unvollständigen Spektren zusätzlich gestützt. 3-Methylbutanol erwies sich erst gegen Ende der Untersuchung als wichtiger Vergleichsstoff. Es wurde daher bei der Mehrzahl der Neurone in der Tabelle 2 nicht getestet und fehlt in der Reihe der dort aufgeführten Stoffe.

Tabelle 4. *Periplaneta americana*. Ausschnitte aus den Reaktionsspektren von 11 Neuronen im Deutocerebrum und von 3 Rezeptortypen (letzte nach Sass, 1972, 1974). Symbole wie in Tabelle 1

Reiz	Zentrale Neurone ($n = 11$)	Rezeptoren		
		Pentanol- typ	Octanol- typ	Alkohol- Terpentyp
Zitrone	+	+	+	+
Orange	+	+	+	+
Banane	0	+	+	+
Apfel	0	+	+	+
Terpineol	+	0	0	+
3-Methylbutanol	+	+	0	+
Octanol	+	+	+	0
Pentanol	+	+	+	+

Nur wenige Neurone wurden gefunden, die auf andere Futtergerüche wie Banane, Apfel, Brot, Käse oder Fleisch antworteten (vgl. Tabelle 2a—c). Die Spektren sind recht unterschiedlich und lassen keine Vorzugskombinationen in der Wirksamkeit eines Futtergeruches und eines bestimmten Duftstoffes erkennen. Die geringe Zahl derartiger Neurone ist besonders merkwürdig, da sowohl bei einigen Rezeptoren als auch im Verhalten diese Gerüche besonders starke Reaktionen hervorrufen (vgl. Diskussion).

3. Die Reaktionen der Neurone auf Reizung verschiedener Antennenabschnitte

Diese Versuche wurden an 30 Neuronen und zwar an *Periplaneta* durchgeführt, da die Länge der Antennen bei dieser Tierart eine gezielte Reizung verschiedener Abschnitte erleichtert. Wie die Abb. 4 zeigt, reagiert ein solches Neuron auf Reizung durch einen Futtergeruch oder Duftstoff an weit auseinanderliegenden Stellen. Eine Ausbreitung des Geruchs über die ganze Antenne innerhalb der Latenzzeit der Neurone ist bei der verwendeten Reizung wenig wahrscheinlich. Es handelt sich also um Reizung räumlich getrennter Rezeptorgruppen. Das Reaktionsspektrum eines Neurons war bei Reizung verschiedener Antennenabschnitte gleich, was bedeutet, daß Rezeptoren gleichen Typs in diesen verschiedenen Abschnitten zu finden sind. In einigen Fällen wirkten manche Duftreize an der Antennenspitze schwächer als in der Mitte oder an der Basis.

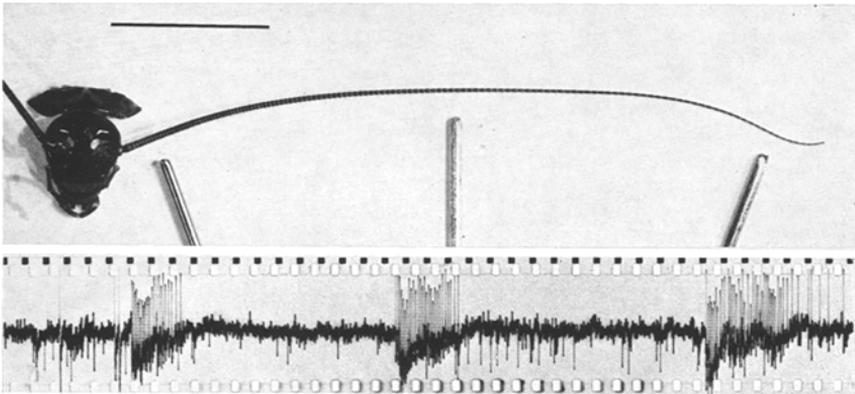


Abb. 4. *Periplaneta americana*. Reaktionen eines Neurons im Deutocerebrum auf Reizung verschiedener Antennenabschnitte mit Brotgeruch. Der Duft tritt aus dünnen Metallrohren aus, die Reizorte liegen weit auseinander, Maßstab 1 cm. Zeitmarkenabstand 100 msec, Amplituden der großen Impulse 2,5 mV

4. Die Geruchsspezifität der Neurone von *Locusta*

Die 65 untersuchten Neurone im Deutocerebrum von *Locusta* reagieren unterschiedlich teils mit Erregung, teils mit Hemmung, manchmal auch mit einer off-Antwort auf die angebotene Auswahl von Duftreizen (Tabelle 5). Das Reaktionsmuster ist noch weniger übersichtlich als bei *Periplaneta*. Neben einigen Duftstoffgemischen (s. Methodik) waren bei

Tabelle 5. *Locusta migratoria*. Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum und Gerüchen von Gras, Orange sowie verschiedenen künstlichen Duftgemischen
Reaktion (nicht gesichert, vgl. Text), +/0 Erregung

Reiz	Zentrale Neurone (Nr.)											
	1	5	7	9	14	17	20	22	24	27	31	33
Gras	+	+	+		0	+		+	-	+		
Orange	-		+		0	-	+	0	-	0	-	0
„Alkohole“	+		0	+	+	-	off	+			+	+
„Terpene“	-				+	-	-	+		0		+
„Aromate“	-				-		-			0		-
2-t-Hexenal	off	0				-		0	0	+	+	+
„Fettsäuren“	0	0		-	-	-	+				-	0

34 Neuronen der Geruch von Orangen bzw. Gras wirksam. Eine Korrelation zwischen den Antworten auf Gras- und Orangenduft oder zwischen einzelnen Duftgemischen einerseits und Gras- bzw. Orangenduft andererseits ist nicht erkennbar.

Ähnlich wie bei *Periplaneta*, so ist es auch bei *Locusta* interessant, die Reaktionen von zentralen Neuronen und Geruchsrezeptoren zu vergleichen. Der einzige bisher untersuchte Geruchsrezeptortyp der Wanderheuschrecke befindet sich in coeloconischen Sensillen. Er reagiert u.a. stark auf Fettsäuren wie Capron- und Buttersäure, sowie auch auf den „Blätteraldehyd“ Hexenal (Boeckh, 1967; Kafka, 1970). Jedoch bewirken Hexenal und Fettsäuren nur in 5 von 11 Fällen gleiche Reaktionen der Gehirnneurone (Tabelle 5, Nr. 5, 17, 47, 48, 49, 52). Außerdem antworten die zentralen Neurone, wie die Tabelle 5 zeigt, nicht nur auf Fettsäuren und Hexenal, sondern auch auf eine Reihe anderer Substanzen, die im Reaktionsspektrum der oben genannten Rezeptoren nicht vorkommen.

Angesichts dieser Ergebnisse war es notwendig, die Reaktionsspektren der Rezeptoren in den coeloconischen Sensillen nochmals zu überprüfen und daneben nach Rezeptoren zu suchen, deren Reaktionsspektren aromatische Verbindungen, Terpene, Alkohole und Fruchtgerüche umfassen. Auf der Heuschreckenantenne kamen dafür die Sinneszellen der zahlreichen basiconischen Sensillen in Frage. Diese besitzen jeweils ca. 20 Sinneszellen (Altner, pers. Mitt.), deren Aktivität sich in den Ableitungen überlagert, was eine Erfassung der Reaktionen einzelner Rezeptorzellen stark erschwert. Bei Ableitungen von den Sensillen kann

von Rezeptoren in zwei antennalen Sensillentypen auf Reizung der Antennen mit (vgl. S. 186). + Erregung, — Hemmung, off off-Antwort, 0 keine Reaktion, ? keine in 10%, keine Reaktion in 90% der Fälle

										Rezeptoren	
36	37	38	40	46	47	48	49	50	52	S. coeloconica	S. basiconica
	+	—	0					+		+/0	+
0	+	—	0	+			0	+	+	0	+
0	off	+	0	+	—	0		+	—	0	+
0	+	+	+	+	+	—			—	0	+
	+		+							0	+
0	+	+	+		+	—	+	0	—	+	+
+		—	off	—	+	—	+		—	+	?

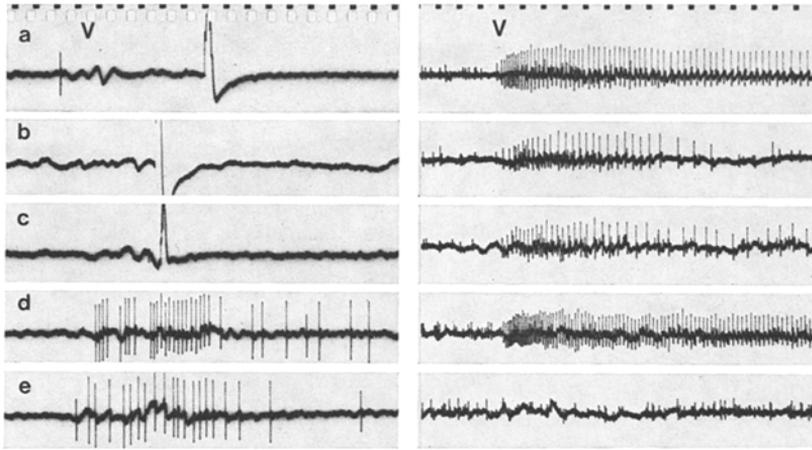


Abb. 5a—e. *Locusta migratoria*. Reaktionen von antennalen Geruchsrezeptoren in einem Sensillum coeloconicum (linke Kolonne) und einem Sensillum basiconicum (rechte Kolonne). Reize: a Hexanol (aus der Gruppe „Alkohole“, vgl. Tabelle 5 und Methodik), b Terpineol („Terpene“), c Orange, d 2-t-Hexenal, e Buttersäure („Fettsäuren“). Zeitmarkenabstand 100 msec. Die Pfeile markieren den Reizbeginn. Amplituden der Impulse links 1,1 mV, rechts 0,6 mV

die Aktivität der Sinneszellen über mehrere Stunden registriert werden. Deshalb war es möglich, neben den Duftstoffgemischen auch einzelne Duftstoffe zu testen, die in der folgenden Aufzählung in Klammern hinter dem Gemisch genannt sind. Es konnten deutliche Reaktionen auf Gerüche von Orangen, „Terpenen“ (z. B. Terpineol), aliphatischen „Alkoholen“ (z. B. Hexanol) und Hexenal, nicht jedoch auf „Fettsäuren“ (z. B. Buttersäure) nachgewiesen werden (Abb. 5, rechte Kolonne). Außerdem fanden sich Antworten auf Grasgeruch, „aromatische Verbindungen“ (z. B. Eugenol) und „Fruchtester“. Die Rezeptoren coeloconischer Sensillen reagierten aus dieser Reizauswahl nur auf „Fettsäuren“ (z. B. Buttersäure), Hexenal (Abb. 5, linke Kolonne) sowie andere der bereits früher geprüften Stoffe (Boeckh, 1967; Kafka, 1970). Ca. 10% dieser Zellen antworteten auf Grasgeruch.

Die Zusammenstellung in der Tabelle 5 zeigt deutlich eine bessere Übereinstimmung der Reaktionsspektren zentraler Neurone mit denen der Rezeptoren in basiconischen Sensillen. Ein Beitrag der Rezeptoren in coeloconischen Sensillen zum Reaktionsbereich der zentralen Neurone ist bei Hexenal und Grasgeruch möglich, bei Fettsäuren wahrscheinlich. Ein Beitrag der Rezeptoren in basiconischen Sensillen zur Reaktion der Gehirnneurone auf Fettsäuren ist noch unklar, da die Zahl der gelungenen Ableitungen nicht zur Sicherung des (negativen) Befundes bei

Reizung mit Fettsäuren ausreicht. Aus diesem Grunde ist in der entsprechenden Spalte der Tabelle 5 ein Fragezeichen eingesetzt. Der geringe Prozentsatz der Rezeptoren in coelocanischen Sensillen, welche auf Grasgeruch reagierten, wird durch das (Doppelsymbol 0/+) ausgedrückt.

Diskussion

1. Vergleich mit bisher publizierten Ergebnissen

Yamada (1971) untersuchte einzelne olfaktorische Neurone im Deutocerebrum von *Periplaneta americana*. Diese Neurone antworteten mit Erregung oder Hemmung auf Duftreize, ihre Reaktionsspektren unterschieden sich sehr stark voneinander. Kein Duftreiz war für alle oder eine größere Gruppe der Neurone wirksam.

Ein Vergleich zwischen Yamadas Ergebnissen und den hier beschriebenen ist jedoch nur schwer möglich, da in den beiden Untersuchungen unterschiedliche Reize und Reizmethoden verwendet wurden. Yamada hat eine völlig andere Auswahl von Reizen verwendet, diese in voller Konzentration geboten und die Wirkung hemmender Reize nicht speziell überprüft (vgl. dazu Kapitel Methodik). Wie an anderer Stelle (s. unten) angeführt, sind jedoch die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Neurone wahrscheinlich nicht repräsentativ für alle olfaktorischen Neurone des Deutocerebrum von *Periplaneta*. Yamada könnte also auch auf eine andere Population von Neuronen gestoßen sein, obwohl seine Angaben über die Ableitregion (dorsal-lateral in oberflächennahen Schichten der Antennenhügel) eine solche Vermutung nicht stützen.

2. Zur Herkunft der registrierten Aktionspotentiale

Ein direkter Hinweis auf die Herkunft der registrierten Potentiale konnte nicht erbracht werden. Einen gewissen Aufschluß über den Ort der Ableitungen können Überlegungen auf Grund der Topographie des Deutocerebrum bringen (vgl. Abb. 1 und 2). Die Neurongruppen NTOG von *Locusta* bzw. N von *Periplaneta* nehmen im Deutocerebrum einen so großen Raum ein, daß sie gezielt mit der Ableitelektrode getroffen werden können. Nach dem Durchdringen der Bindegewebschicht gerät die Elektrode in zunehmendem Maße in Regionen mit Fortsätzen der Neurone aus NTOG bzw. N. Hier konnten Reaktionen erfaßt werden, wie sie in Abb. 3 dargestellt sind. Die Polarität und die Amplitude der Potentiale in Abb. 3a sprechen zwar für eine intrazelluläre Ableitung, Ruhepotentiale waren jedoch in diesem und ähnlichen Fällen nicht nachweisbar.

Die meisten Ableitungen bei *Periplaneta* stammen aus dorsalen und medialen Bereichen der Antennenhügel, bei *Locusta* aus medialen, dor-

salen und ventralen Bereichen. Bei *Locusta* sendet eine Anzahl von Neuronen der frontalen Zellgruppe (NTOG) keine Fortsätze in den zum Protocerebrum ziehenden Trakt, sondern nur in die Glomeruliregion (s. Morphologie). Diese Zellen könnten als Verbindungsneurone innerhalb des Deutocerebrum dienen. Von welchem der beiden Neurontypen die Mehrzahl der Ableitungen stammen, bleibt offen. Außerdem ist nicht bekannt, ob im Deutocerebrum von *Locusta* und *Periplaneta* neben den beschriebenen noch einzelne weitere Neurone von und zu anderen Hirnregionen laufen und Verbindungen zur Riechbahn aufnehmen. Die NLD-Gruppe bei *Locusta* scheint nicht mit der Riechbahn verbunden zu sein (s. Morphologie). Ob die Neurongruppe N bei *Periplaneta* verschiedene Neurontypen enthält, ist unbekannt.

Eine Herkunft der abgeleiteten Potentiale von Rezeptoraxonen ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich.

a) Der Durchmesser der Fasern des Antennennerven, welche auch innerhalb des Deutocerebrum über weite Strecken verfolgt werden können, beträgt 0,1—0,5 μm , derjenige von Fortsätzen zentraler Neurone erreicht 2—10 μm . Es gelang auch nicht, Impulsaktivität im Antennennerven bei Geruchsreizung zu registrieren. Wahrscheinlich erlaubt der geringe Durchmesser dieser Fasern keine Ableitungen mit konventionellen Elektroden.

b) Die Latenz der beobachteten Reaktionen im Antennenhügel betrug auch bei starker Reizung von Antennensegmenten in der Nähe des Kopfes mindestens 50 msec. Es ist nicht wahrscheinlich, daß diese Zeit für die Erregungsleitung zwischen der Sinneszelle und dem Deutocerebrum verbraucht wird. Zieht man die Latenzzeit der Rezeptorantwort (maximal 10 msec) von diesem (minimalen) Wert von 50 msec ab, so erhält man bei einer Länge der Sinneszellaxone von etwa 2 mm (Strecke zwischen gereizten Segmenten und dem Gehirn) eine Leitungsgeschwindigkeit von 50 mm/sec. Messungen an den Fila olfactoria mit Faserdurchmessern von ca. 0,2 μ ergaben hingegen Leitungsgeschwindigkeiten von 200 mm/sec (Gasser, 1956).

c) Die oben beschriebenen langsamen Potentiale sowie die vielfach von der Impulsfrequenz abhängige Amplitude der Aktionspotentiale (s. Abb. 3) und auch das häufige Auftreten von Präpotentialen bei Spikebeginn (s. Abb. 3) deuten auf Ableitungen aus der Nähe des Impuls-generationsortes, evtl. somanaher oder auch dendritischer Regionen hin, aber nicht auf Aktivität in somafernen Axonbereichen. Als Impulse von Sinneszellaxonen wären im Gehirn reine Axonspikes zu erwarten.

d) Die Befunde sprechen dafür, daß die Erregung sowohl räumlich getrennter als auch qualitativ verschiedenartig reagierender Rezeptorzellen auf individuelle zentrale Neurone zusammenläuft (s. Ergebnisse; 2.).

3. Die Reaktionsspektren

Die untersuchten Neurone von *Periplaneta* können nach ihren Reaktionen auf verschiedene Futtergerüche zu Gruppen zusammengefaßt werden (vgl. Tabelle 2). Die Reaktionsspektren variieren jedoch auch bei Neuronen innerhalb einer solchen Gruppe. Eine zusätzliche Schwierigkeit bei der Auswertung ergibt sich durch die vielen Leerstellen in den Tabellen 2. Es muß daher offenbleiben, ob einige Neurone innerhalb der angegebenen Duftauswahl gleiche Reaktionsspektren aufweisen (z. B. Nr. 4—7 in Tabelle 2a). Die Einheitlichkeit der Spektren zentraler Neurone in der Tabelle 4 ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß nur eine kleine Zahl von Düften getestet wurde.

Für sämtliche auf Fruchtgerüche empfindlichen Neurone finden sich einzelne Duftstoffe, welche eine gleich hohe Erregung hervorrufen wie der Fruchtgeruch (vgl. Tabelle 2 und 3). Dies ist im Prinzip bei den Geruchsrezeptoren ebenso, denn dort finden sich neben Reaktionen auf Fruchtgerüche stets auch Antworten auf einzelne Verbindungen (Sass, 1972, 1974). Die Rezeptoren zeigen jedoch innerhalb eines Reaktionstyps von Zelle zu Zelle die gleiche Duftspezifität, während sich die Duftspektren der zentralen Neurone voneinander unterscheiden. Hier findet sich kein Duftstoff, der als Einteilungskriterium für Neuronklassen entsprechend ihrer Duftspezifität gelten könnte, denn keiner der getesteten Duftstoffe ruft z. B. bei allen „Orange“-Neuronen die gleiche Reaktion wie diese Frucht hervor. Es zeigt sich jedoch deutlich, daß bestimmte Kombinationen in der Wirksamkeit von Frucht und Duftstoff bevorzugt vorkommen (vgl. Ergebnisse; 2. und Tabelle 3).

Man gewinnt aus diesen Ergebnissen den Eindruck, daß entweder diejenigen Substanzen aus den Früchten nicht getestet wurden, die auf alle „Orange“- oder „Zitrone“-Neurone wirken, oder daß eine Vielzahl duftwirksamer Bestandteile einer Frucht Neurone verschiedener Duftspezifität gemeinsam erregt. Dazu müßten jedoch einzelne zentrale Neurone mit jeweils verschieden zusammengesetzten Gruppen von Rezeptortypen unterschiedlicher Duftspezifität verbunden sein. Eine derartige Hypothese soll im folgenden an einem Vergleich zwischen den Reaktionsspektren der zentralen Neurone mit denen von Geruchsrezeptoren überprüft werden. Welche der vielen Duftkomponenten in der Frucht für das Tier den Fruchtgeruch ausmachen, läßt sich nur durch Verhaltensexperimente ermitteln, in denen einzelne Düfte mit dem Fruchtgeruch in Konkurrenz geboten werden.

4. Möglichkeiten der Verschaltung von Geruchsrezeptoren und Neuronen im Deutocerebrum

a) *Periplaneta*. Die Reaktionsspektren der zentralen Neurone decken sich nicht mit denen eines einzelnen Reaktionstyps von Riechzellen

(s. Abb. 4). Es wäre möglich, daß die Neurone mit einem bisher nicht entdeckten Rezeptortyp verbunden sind, dessen Reaktionsspektrum dem ihren gleicht. Sass (1972, 1974) konnte jedoch in mehreren hundert Ableitungen von antennalen Sensillen keinen Hinweis für die Existenz eines solchen Rezeptortyps finden. Zudem müßten dann auch die Spektren der Mehrzahl der untersuchten zentralen Neurone von diesem seltenen Rezeptortyp bestimmt werden. Unter der Annahme, daß die bisher bekannten Rezeptoren die Reaktionen der untersuchten Gehirnneurone bestimmen, lassen sich aus den Daten in der Tabelle 4 folgende Schlüsse ziehen. 1. In bezug auf Fruchtgerüche reagieren die zentralen Neurone mit höherer Spezifität als die Rezeptoren, denn es fehlen fast in allen Fällen die Reaktionen für Apfel- bzw. Bananengeruch (vgl. Tabelle 2). 17 Neurone aus der Tabelle 2b, die nicht in der Tabelle 4 aufgeführt sind, reagierten sogar nur auf Zitrone oder Orange. 2. Die zentralen Neurone der Tabelle 4 antworteten auf mehr Substanzen der Auswahl an Duftstoffen als der einzelne Rezeptortyp. Das Reaktionsspektrum eines zentralen Neurons für diese Duftstoffe kann somit nur durch Überlagerung der Spektren von wenigstens 2 Rezeptortypen zustande kommen, z. B. des Octanoltyps und des Alkohol-Terpen-Typs. Daraus wäre zu schließen, daß die Erregungen von Rezeptoren unterschiedlicher Duftspezifität auf die untersuchten Neurone zusammenfließen. Diese Annahme kann allerdings nicht erklären, wieso Apfel- und Bananengeruch nicht auf die zentralen Neurone wirkten, denn einige antennale Rezeptoren reagieren sehr stark auf diese Fruchtgerüche (vgl. Sass, 1972, 1974). Eigene Beobachtungen zeigen auch, daß Bananen einen für Schaben auffallend wirksamen Geruch abgeben, der heftiges Antennenspiel und Suchverhalten auslöst. Da nur wenige Neurone auf diese Gerüche reagierten, kann man schließen, daß die hier beschriebenen Reaktionsspektren der „Zitrone“- und „Orange“-Neurone nicht repräsentativ für alle olfaktorischen Neurone des Deutocerebrum sind.

b) *Locusta*. Die Neurone von *Locusta* reagierten sehr unterschiedlich auf die angebotenen Geruchsreize. Auffällig ist die Häufigkeit der Hemmung und der off-Antworten (Tabelle 5). Die Reaktionsspektren zeigen wenig Ähnlichkeit mit dem der Rezeptoren in coelocoonischen Sensillen (vgl. Ergebnisse und Tabelle 5). Fettsäuren waren als einzige Stoffgruppe aus dem Spektrum der zentralen Neurone nicht wirksam für Rezeptoren aus basicoonischen Sensillen. Bestätigt sich dieser Befund, so ist eine gemeinsame Wirkung von Rezeptoren beider Sensillentypen auf zentrale Neurone anzunehmen.

Die Hemmung der Gehirnneurone durch Geruchsreizung liefert einen weiteren Hinweis darauf, daß die Erregung von Rezeptoren verschiedener Duftspezifität auf zentrale Neurone zusammenläuft (s. u.).

5. Die räumliche Konvergenz der Rezeptorerregung auf Neurone des Deutocerebrum

Die Neurone im Deutocerebrum von *Periplaneta* reagierten gleichmäßig und mit unverändertem Reaktionsspektrum bei Reizung verschiedener Antennenabschnitte. Dies bedeutet 1., daß viele Rezeptoren auf ein zentrales Neuron zusammenschaltet sind, und 2., daß das Inventar an Rezeptoren verschiedener Duftspezifität in verschiedenen Abschnitten der Antenne gleich ist. Es müßte sich sonst das Reaktionsspektrum eines zentralen Neurons ändern, wenn man den Reizort auf der Antenne verschiebt.

Ein Zusammenlaufen der Erregung vieler Rezeptoren auf wenige zentrale Neurone ist schon auf Grund morphologischer Befunde zu fordern. Das Zahlenverhältnis zwischen einlaufenden Rezeptoraxonen im Antennennerv und den Neuronen im Deutocerebrum, welche die Erregung in andere Hirnbereiche weiterleiten, beträgt nach Untersuchungen von Boeckh *et al.* (in Vorb.) bei der Schabe: ca. 100000 Antennenfasern zu ca. 1000 Neuronen im Tractus olfactorio-globularis. Bei der Heuschrecke sind die entsprechenden Zahlen: ca. 50000 Antennenfasern zu ca. 700 Neuronen in dem das Deutocerebrum zum Protocerebrum verlassenden Faserbündel. Aus morphologischen Untersuchungen der Antennen von *Periplaneta* (Lambin, 1973) und *Locusta* (Slifer *et al.*, 1959; Steinbrecht, 1960) geht hervor, daß die Mehrzahl aller antennalen Sinneszellen zu basiconischen Sensillen gehören. Dieser Sensillentyp enthält bei Schaben vorwiegend (Lambin, 1973; Sass, 1973), bei *Locusta* wahrscheinlich ausschließlich Geruchsrezeptoren (eigene Untersuchungen). In vielen coeloconischen Sensillen von *Locusta* wurden ebenfalls Geruchsrezeptoren gefunden (Boeckh, 1967; Kafka, 1970). Aus diesen Angaben kann man schließen, daß bei *Locusta* und *Periplaneta* die Mehrzahl aller Fasern in den Antennennerven Axone von Geruchsrezeptoren sind. Wie viele Neurone des Deutocerebrum an der Verarbeitung olfaktorischer Reize beteiligt sind, ist nicht bekannt. Selbst wenn dies für alle im Deutocerebrum liegende Neurone der Fall ist, muß auf Grund der oben genannten Zahlen eine Konvergenz vieler Rezeptorzellen auf einzelne zentrale Neurone gefordert werden. Eine höhere Zahl nicht-olfaktorischer Neurone im Deutocerebrum bedeutet nur noch eine stärkere Konvergenz der Rezeptoreingänge.

6. Die Hemmreaktionen

Die Hemmung der untersuchten Neurone von *Locusta* bei Duftreizung war durch die hohe Spontanaktivität leicht nachzuweisen. Bei *Periplaneta* hingegen waren die Neurone wenig oder gar nicht spontan

aktiv, so daß zum Nachweis der Hemmung gleichzeitige bzw. aufeinanderfolgende Reizungen mit erregenden und hemmenden Düften durchgeführt werden müßten. Die Rezeptoren von *Locusta* (und auch von *Periplaneta*) wurden durch die verwendeten Duftreize nur erregt, in keinem Fall gehemmt. Das bedeutet, daß die Hemmung der zentralen Neurone auf einer über Hemmsynapsen wirkenden Erregung der Rezeptoren beruht. Eine direkte Regulierung der Erregung von zentralen Neuronen durch Rezeptorhemmung würde zudem einen auch ohne Duftreiz erregenden Einfluß der Rezeptoren voraussetzen, der bei der geringen oder fehlenden Spontanaktivität solcher Zellen bei *Locusta* schwer vorstellbar ist.

Hemmvorgänge an zentralen sensorischen Neuronen bei adäquater Reizung des zugehörigen Sinnesorgans sind eine häufige Erscheinung in vielen Nervensystemen und auch im Bulbus olfactorius von Wirbeltieren. Neben vielerlei inhibitorischen Verbindungen zwischen einzelnen Schaltelementen des Bulbus konnten auch Hemmreaktionen der Mitralzellen auf Geruchsreizung der Riechschleimhaut nachgewiesen werden (Døving, 1966; Shepherd, 1972). In optischen und akustischen Nervenzentren dienen bestimmte antagonistisch wirkende Hemmvorgänge einer Verschärfung der Reizspezifität von Neuronen oder einer Erhöhung des Erregungskontrastes zwischen einander benachbarten Kanälen. Angesichts der gegenüber den Rezeptoren veränderten bzw. verengten Spezifität der Neurone des Deutocerebrum z.B. für verschiedene natürliche Reize wäre eine dieser Funktionen der Hemmung denkbar.

Die vorliegenden Ergebnisse bieten vorläufig nur eine schmale Grundlage für allgemeine Aussagen über die Arbeitsweise olfaktorischer Neurone im Deutocerebrum. Trotzdem zeigt sich schon jetzt der Vorteil einer Untersuchung zentraler olfaktorischer Neurone von Tieren, deren Geruchsrezeptoren bekannt sind. Es scheint daher lohnend, die Verhältnisse im Neuropil des Deutocerebrum weiter zu studieren und die schwierigen Ableitbedingungen in Kauf zu nehmen, um einen Schaltplan dieser Gehirnregion so im Detail zu erarbeiten, wie das beim Bulbus olfactorius einiger Säugetiere bereits erreicht wurde (s. Shepherd, 1972).

Literatur

- Boeckh, J.: Reaktionsschwelle, Arbeitsbereich und Spezifität eines Geruchsrezeptors auf der Heuschreckenantenne. *Z. vergl. Physiol.* **55**, 378—406 (1967)
- Boeckh, J.: Die Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum der Wanderheuschrecke bei Duftreizung der Antennen. *Verh. dtsh. zool. Ges. Mainz* **66**, 189—193 (1972)
- Boeckh, J., Sandri, C., Akert, K.: Sensorische Eingänge und synaptische Verbindungen im Zentralnervensystem von Insekten. *Z. Zellforsch.* **103**, 429—446 (1970)
- Døving, K. B.: The influence of olfactory stimuli upon the activity of secondary neurons in the burbot *Lota lota* L. *Acta physiol. scand.* **66**, 290—299 (1966)

- Dumpert, K.: Alarmstoffrezeptoren auf der Antenne von *Lasius fuliginosus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Z. vergl. Physiol.* **76**, 403—425 (1972)
- Gasser, H. S.: Olfactory nerve fibres. *J. gen. Physiol.* **39**, 473—496 (1956)
- Gesteland, R. C.: Neural coding in olfactory receptor cells. In: Handbook of sensory physiology, H. Autrum, R. Jung, W. R. Loewenstein, D. M. MacKay, H. L. Teuber, eds., vol. IV: Chemical senses, part 1: Olfaction (L. M. Beidler, ed.), p. 132—150. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971
- Kafka, W. A.: Molekulare Wechselwirkungen bei der Erregung einzelner Riechzellen. *Z. vergl. Physiol.* **70**, 105—143 (1970)
- Kaib, M.: Elektronenmikroskopische und elektrophysiologische Untersuchungen an Geruchsrezeptoren auf der Antenne der Schmeißfliege *Calliphora vicina* (Rob.-Desvoid). Diss. nat.wiss. Fakultät Regensburg, 1973
- Kaissling, K.-E.: Insect olfaction. In: Handbook of sensory physiology, H. Autrum, R. Jung, W. R. Loewenstein, D. M. MacKay, H. L. Teuber, eds., vol. IV: Chemical senses, part 1: Olfaction (L. M. Beidler, ed.), p. 351—431. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1971
- Lambin, M.: Les sensilles de l'antenne chez quelques blattes et en particulier chez *Blaberus craniifer* (Burm.). *Z. Zellforsch.* **143**, 183—206 (1973)
- Sass, H.: Das Zusammenspiel mehrerer Rezeptortypen bei der nervösen Codierung von Geruchsqualitäten. *Verh. dtsh. zool. Ges. Mainz* **66**, 198—201 (1972)
- Sass, H.: Die Erregungsmuster antennaler Geruchsrezeptoren von *Periplaneta americana* bei Reizung mit Futterdüften und deren Inhaltsstoffen. Diss. nat.-wiss. Fakultät Regensburg 1974
- Shepherd, G. M.: Synaptic organization of the mammalian olfactory bulb. *Physiol. Rev.* **52**, 864—917 (1972)
- Slifer, E. H., Prestage, J. J., Beams, H.: The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). *J. Morph.* **105**, 145—191 (1959)
- Steinbrecht, R. A.: Comparative morphology of olfactory receptors. In: Olfaction and taste, III. C. Pfaffmann, ed., p. 1—21. New York: Rockefeller University Press 1969
- Sydow, E. von, Westberg, M.: Flavour components in food. Göteborg: Svenska Institutet för Konservierings-forskning, 1962
- Vareschi, E.: Duftunterscheidung bei der Honigbiene — Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z. vergl. Physiol.* **75**, 143—173 (1971)
- Waldow, U.: Elektrophysiologische Untersuchungen an Feuchte-, Trocken- und Kälterezeptoren auf der Antenne der Wanderheuschrecke *Locusta*. *Z. vergl. Physiol.* **69**, 249—283 (1970)
- Waldow, U.: Elektrophysiologie eines neuen Aasgeruchrezeptors und seine Bedeutung für das Verhalten des Totengräbers (*Necrophorus*). *J. comp. Physiol.* **88**, 415—424 (1973)
- Yamada, M.: Extracellular recording from single neurons in the olfactory centre of the cockroach. *Nature (Lond.)* **217**, 778—779 (1968)
- Yamada, M.: A search for odour encoding in the olfactory lobe. *J. Physiol. (Lond.)* **214**, 127—143 (1971)

Prof. Dr. J. Boeckh
Fachbereich Biologie
Universität Regensburg
D-8400 Regensburg
Universitätsstraße 31
Bundesrepublik Deutschland