

Geruchliche Sinnesleistungen und ökologische Nischen

**Vergleichende verhaltensphysiologische Untersuchungen zur
geruchlichen Sensitivität von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und
Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*)**

Dissertation

**zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften
an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München**

vorgelegt am 16.09.2005

von

Alexandra Wieser

1. Gutachter: Prof. Dr. Matthias Laska
2. Gutachter: Prof. Dr. Benedikt Grothe

Tag der mündlichen Prüfung: 22.12.2005

für meine Eltern

1. Einleitung	6
<hr/>	
2. Einteilung der Primaten	9
<hr/>	
3. Material und Methoden	12
<hr/>	
3.1 Die Versuchstiere	12
3.1.1 Totenkopffaffen	12
3.1.2 Haltung der Totenkopffaffen	13
3.1.3 Schweinsaffen	14
3.1.4 Haltung der Schweinsaffen	14
3.2 Die Methoden	16
3.2.1 Die Methode der multiplen olfaktorischen Diskrimination bei den Totenkopffaffen	16
3.2.2 Der Versuchsaufbau bei den Totenkopffaffen	17
3.2.3 Der Versuchsablauf bei den Totenkopffaffen	19
3.2.4 Die Methode der dualen olfaktorischen Diskrimination bei den Schweinsaffen	20
3.2.5 Der Versuchsaufbau bei den Schweinsaffen	20
3.2.6 Der Versuchsablauf bei den Schweinsaffen	21
3.3 Die Andressur	24
3.3.1 Andressur der Totenkopffaffen in der Methode der multiplen Diskrimination	24
3.3.2 Andressur der Totenkopffaffen auf die neuen Duftstimuli	27
3.3.3 Andressur des Schweinsaffen James in der Methode der dualen Diskrimination	28
3.3.4 Andressur des Schweinsaffen James auf die neuen Duftstimuli	30
3.3.5 Andressur der Schweinsaffen auf die neuen Duftstimuli	30
3.4 Die olfaktorischen Stimuli	32
3.4.1 Die Wahl der Duftstoffe	32
3.4.2 Eigenschaften und Vorkommen der verwendeten Duftstoffe	40

3.4.2.1 Aliphatische Acetat-Ester	40
3.4.2.2 Aliphatische Alkohole	51
3.4.2.3 Aliphatische Fettsäuren	66
3.4.2.4 Aliphatische Aldehyde	74
3.4.2.5 Terpene	75
3.4.2.6 Steroide	78
3.4.2.7 Thiazole	80
3.4.3 Die Wahl der Verdünnungen	82
3.5 Datenanalyse	83
3.5.1 Die Auswertung der Daten bei den Totenkopffaffen	83
3.5.2 Die Auswertung der Daten bei den Schweinsaffen	84
4. Ergebnisse	85
<hr/>	
4.1 Die geruchliche Sensitivität	85
4.1.1 Die prinzipielle Sensitivität für die verschiedenen Duftstimuli	85
4.2 Ergebnisse der Andressur	86
4.2.1 Ergebnisse der Totenkopffaffen bei der Andressur auf die Methode der multiplen Diskrimination	86
4.2.2 Ergebnisse der Andressur des Schweinsaffen James in der Methode der dualen Diskrimination	94
4.3 Ergebnisse der geruchlichen Schwellenbestimmungen	100
4.3.1 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für aliphatische Acetat-Ester	100
4.3.2 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für aliphatische Alkohole	111
4.3.3 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für Einzelsubstanzen	123
4.3.4 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Acetat-Ester	128
4.3.5 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Alkohole	139
4.3.6 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Fettsäuren	151
4.3.7 Schwellenwerte der Schweinsaffen für Einzelsubstanzen	157
4.4 Zusammenfassung der Ergebnisse	162

5. Diskussion	170
<hr/>	
5.1 Diskussion der Methode	170
5.1.1 Verhaltensphysiologische Methoden zur Untersuchung der geruchlichen Leistungsfähigkeit von Menschen	171
5.1.1.1 Psychophysische Testmethoden	171
5.1.1.2 Neurophysiologische Testmethoden	172
5.1.2 Verhaltensphysiologische Methoden zur Untersuchung der geruchlichen Leistungsfähigkeit von Tieren	175
5.1.3 Diskussion der in dieser Arbeit verwendeten Methode	180
5.2 Diskussion der Ergebnisse	182
5.2.1 Die olfaktorische Sensitivität bei Primaten und anderen Vertebraten	182
5.2.2 Die Bedeutung von Riechschwellenbestimmungen	183
5.2.3 Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen verschiedener Säugetierspezies	185
5.2.4 Einfluss der Molekülstruktur auf die olfaktorische Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes	205
5.2.4.1 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von der Kohlenstoffkettenlänge	206
5.2.4.2 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von den Verzweigungen der Kohlenstoffketten	214
5.2.4.3 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von der funktionellen Gruppe	217
5.3 Chemosensibilität	222
5.3.1 Der Geruchssinn	222
5.3.2 Morphologie der Geruchsorgane bei Wirbeltieren	223
5.3.2.1 Zellulärer Aufbau	225
5.3.2.2 Der Bulbus olfactorius	226
5.3.2.3 Der olfaktorische Cortex	229
5.3.3 Die Wirkung von Duftstoffen auf molekularer Ebene	231

5.3.3.1 Der olfaktorische Transduktionsmechanismus	233
5.3.4 Das Vomeronasalorgan (VNO)	237
5.3.5 Das trigeminale Riechsystem	238
5.4 Entwicklungs-Trends im Riechsystem der Vertebraten	240
5.4.1 Pseudogene	240
5.4.2 Vergleich der geruchsverarbeitenden Strukturen	242
5.4.3 Einschätzung der olfaktorischen Leistungsfähigkeit anhand eines allometrischen Vergleichs der geruchsverarbeitenden Strukturen	245
5.4.4 Abhängigkeit der olfaktorischen Leistungsfähigkeit von der biologischen Relevanz	246
5.4.5 Welche Bedeutung hat der Geruchssinn für Primaten?	248
5.4.6 Die Beteiligung des Vomeronasalorgans bei der Wahrnehmung von Duftstoffen	249
5.4.6.1 Das Vomeronasalorgan bei Primaten	251
5.5 Die biologische Bedeutung der chemosensorischen Wahrnehmung	254
5.5.1 Informationen über den Zustand der Umwelt	255
5.5.2 Orientierung im Raum	256
5.5.3 Vermeidung von Fressfeinden	256
5.5.4 Frühe Entwicklung des Geruchssinnes	257
5.5.5 Nahrungsaufnahme	258
5.5.5.1 Nahrungssuche und -auswahl	258
5.5.6 Soziale Kommunikation	262
5.5.6.1 Körpereigene Düfte	263
5.5.6.2 Das Erkennen von Artgenossen und einzelner Individuen	265
5.5.6.3 Mutter-Kind bzw. Kind-Mutter Erkennung	265
5.5.6.4 Kundtun von Anwesenheit	266
5.5.6.5 Dominanz und Mitteilung von Emotionen	266
5.5.7 Sexualverhalten	267
5.5.7.1 Pheromone	267
5.5.7.2 Erkennung von Sexualpartner und Partnerwahl	268

5.5.7.3 Sexualität und Fortpflanzung	269
5.5.7.4 Einfluss von Duftstoffen auf die Endokrinologie	270
5.5.7.5 Der Haupthistokompatibilitätskomplex (MHC)	272
5.6 Die biologische Bedeutung des Geruchssinns bei Primaten	273
5.6.1 Vermeidung von Fressfeinden	274
5.6.2 Nahrungssuche und -auswahl	274
5.6.3 Soziale Kommunikation	275
5.6.3.1 Körperdüfte und Markierungsverhalten	275
5.6.3.2 Das Erkennen von Artgenossen und einzelner Individuen	277
5.6.3.3 Mutter-Kind Erkennung	277
5.6.4 Sexualverhalten	277
5.6.4.1 Pheromone	278
5.6.4.2 Geruchsinn und Endokrinologie	279
5.6.5 Der körpereigene Geruch beim Menschen	280
6. Kurzer Ausblick	282
<hr/>	
7. Zusammenfassung	283
<hr/>	
8. Literatur	287
<hr/>	

1. Einleitung

Primaten werden seit jeher als typische „Augentiere“ beschrieben, die sich primär visuell orientieren (Fobes und King, 1982; Rouquier et al., 2000; Walker & Jennings, 1991) und nur einen schlecht entwickelten Geruchssinn besitzen. Diese Meinung basiert hauptsächlich auf einer Interpretation der relativen Größe olfaktorischer Hirnstrukturen oder der absoluten Größe der Riechschleimhäute (Brown, 2001; Stephan et al., 1988), ohne die unterschiedlichen Lebensweisen zu berücksichtigen, die sich im Laufe der Evolution bei den verschiedenen Spezies entwickelt haben. Ein physiologischer Nachweis für eine positive Korrelation zwischen allometrischen Maßen neuroanatomischer Strukturen beziehungsweise der absoluten Größe olfaktorischer Epithelien und der Geruchsleistung verschiedener Spezies konnte allerdings noch nicht erbracht werden (De Winter & Oxnard, 2000; Schoenemann, 2001).

Neuerste genetische Studien zeigen, dass im Säugetiergenom große Gen-Familien existieren, die für schätzungsweise 1.000 verschiedene Geruchsrezeptortypen codieren (Issel-Tarver & Rine, 1997; Young & Trask, 2002). Bei einigen Säugetierarten ist der Anteil funktionsfähiger Geruchsrezeptorgene wesentlich reduziert. So sind zum Beispiel beim Menschen vermutlich nur ca. 350 olfaktorische Rezeptorgene funktionsfähig. Die restlichen Rezeptorgene sind Pseudogene, die eine funktionelle Inaktivierung des codierten Proteins bewirken. Altweltaffen wie Makaken besitzen ca. 700 funktionsfähige Gene, die für Geruchsrezeptoren codieren, dagegen sind bei Neuweltaffen, wie den Totenkopffaffen, wahrscheinlich noch alle 1.000 Geruchsrezeptorgene funktionsfähig (Glusman et al., 2001; Rouquier et al., 2000). Die Reduktion der Anzahl funktionsfähiger olfaktorischer Rezeptorgene bei Menschen und Altweltaffen könnte, wie Autoren solcher genetischer Studien annehmen, eine Erklärung dafür sein, dass die olfaktorische Wahrnehmungsfähigkeit der Primaten, verglichen mit der anderer Säugetiere wie Hunde oder Nagetiere, stark reduziert ist (Rouquier et al., 2000). Allerdings gibt es auch hier keinen physiologischen Nachweis für eine positive Korrelation zwischen der Anzahl der funktionsfähigen olfaktorischen Rezeptorgene und der Geruchsleistung.

Verhaltensbeobachtungen deuten darauf hin, dass die olfaktorische Wahrnehmungsfähigkeit der Primaten besser ist als ursprünglich angenommen und verschiedene Verhaltensweisen in großem Ausmaß durch Duftstoffe kontrolliert werden, so auch die drei grundlegendsten Funktionen dieser Tiere wie Nahrungsaufnahme (Bolen & Green,

1997; Ueno, 1994c), Reproduktion und Orientierung in der Umwelt (Glaser et al., 1994). Während das visuelle und auditorische System bei einer Reihe von Affenarten bereits extensiv untersucht wurden (Berkley und Stebbins, 1990; Noback, 1978; Steklis und Erwin, 1988), gibt es trotz solcher Beobachtungen nur wenige experimentelle Studien über die Geruchsleistung von nicht-menschlichen Primaten.

Deshalb war es Ziel dieser Studie einen tieferen Einblick in die grundlegenden olfaktorischen Wahrnehmungsfähigkeiten von nicht-menschlichen Primaten zu gewinnen, indem Riechschwellen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) für monomolekulare Duftstoffe ermittelt wurden. Die hierzu durchgeführten Versuche basierten auf zwei von Laska und Hudson (1993a) beziehungsweise Hübener und Laska (2001) entwickelten Testmethoden, die es ermöglichen, die olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen von nichtmenschlichen Primatenarten mit Hilfe psychophysischer Methoden zu testen. Mittels dieser Methoden wurden bereits eine Reihe von Studien zur Sensitivität des Geruchsvermögens (Laska et al., 2000, 2003a, 2003b, 2003c, 2004, 2005a; Laska & Hudson, 1993a; Laska & Seibt, 2002a, 2002b; Rieck, 2003; Weindl, 2004), zum geruchlichen Diskriminationsvermögen für arteigene Urindüfte (Laska & Hudson, 1995), für Duftgemische (Laska & Grimm, 2003; Laska & Hudson, 1991, 1992, 1993b), für strukturell verwandte Duftstoffe (Genzel, 2003; Laska et al., 1999a, 1999b, 2005b; Teubner, 2004), für Fruchtester und Ketone (Laska & Freyer, 1997; Laska & Hübener, 2001), für kurzkettige Fettsäuren (Laska & Teubner, 1998), für aliphatische Alkohole und Aldehyde (Laska & Teubner, 1999) sowie über das geruchliche Langzeitgedächtnis (Hübener, 1994; Laska et al., 1996) durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigten, dass Totenkopffaffen und Schweinsaffen überraschend gut entwickelte olfaktorische Fähigkeiten besitzen.

In der vorliegenden Arbeit soll nun, durch den Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen der Totenkopffaffen und Schweinsaffen mit Geruchsschwellen anderer Säugetierspezies, geprüft werden, ob die Anzahl funktionsfähiger olfaktorischer Rezeptorgene beziehungsweise ein allometrischer Vergleich der olfaktorischen Gehirnstrukturen oder die absolute Größe der Riechschleimhäute tatsächlich eine reliable Vorhersage über die chemosensorische Fähigkeit einer Spezies ermöglicht.

Durch die Verwendung verschiedener homologer Reihen aliphatischer Duftstoffe wie n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, und n-Fettsäuren sowie einiger isomerer Formen dieser aliphatischen Duftstoffe soll zusätzlich untersucht werden, ob es regelhafte Zusammen-

hänge zwischen der olfaktorischen Wahrnehmbarkeit dieser Substanzen und ihren molekularen Eigenschaften wie Kohlenstoffkettenlänge oder Position der funktionellen Gruppe gibt.

Um zu prüfen, ob auch ein Zusammenhang zwischen den olfaktorischen Schwellenwerten und der Art der funktionellen Gruppe besteht, wurden zusätzlich je ein Vertreter der n-Aldehyde, Terpene, Steroide und Thiazole getestet.

Ein weiterer Aspekt der vorliegenden Arbeit ist die Einführung einer ökologischen Betrachtungsweise der Riechleistung. Aliphatische n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Aldehyde sowie Terpene sind als flüchtige Bestandteile in zahlreichen Früchten und Pflanzenteilen enthalten, die vielen Tierarten, auch den Totenkopffaffen und Schweinsaffen, als Nahrung dienen. Fettsäuren, Steroide und Thiazole sind Bestandteile von Körperdüften oder Ausscheidungen und werden zum Beispiel von Tieren zum Informationsaustausch zwischen Individuen einer Art, bei der Fortpflanzung oder der Reviermarkierung eingesetzt. Diese Substanzen sind somit vermutlich von hoher Verhaltensrelevanz für diese Tiere. Andere Substanzen kommen in der natürlichen Duftumwelt dieser Tiere nur selten oder gar nicht vor und sind für sie möglicherweise nur von geringerer Bedeutung. Der Vergleich der erhobenen Daten mit bereits existierenden olfaktorischen Schwellenwerten anderer Säugetierarten, sollte die Frage klären, ob die olfaktorische Sensitivität eine evolutive Anpassung des Geruchssinnes an die ökologische Nische einer Spezies widerspiegelt oder ob die Nähe der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft zu anderen Arten ein bedeutsamer Faktor für Parallelen beziehungsweise Unterschiede in chemosensorischen Leistungen darstellt.

2. Einteilung der Primaten

Die Primaten werden in zwei Unterordnungen eingeteilt, die Halbaffen (*Prosimii*) und die echten Affen (*Simii*). Mit Ausnahme der Tarsier besitzen alle Halbaffen das primitive Merkmal eines feuchten Nasenspiegels. Dieses sogenannte *Rhinarium*, ein unbehaarter Hautteil im Bereich der Nase mancher Säugetiere, findet man auch bei Hunden, Katzen, Schafen und Ziegen. Auf Grund dieses Merkmals nennt man diese Halbaffen (*Lemuriformes* und *Lorisiformes*) auch *Strepsirhini* und stellt sie den *Haplorhini*, den Tarsiern, Neu- und Altweltaffen, welchen ein *Rhinarium* fehlt, gegenüber (Byrne, 1995).



Abb. 1: Vergleich der Nasenregion: (links) mit *Rhinarium* (Hund) und (rechts) ohne *Rhinarium* (Affe).

Die echten Affen werden nach der Breite ihrer knorpeligen Nasenscheidewand in *Catarrhini* (Schmalnasenaffen) und *Platyrrhini* (Breitnasenaffen) untergliedert (Henke & Rothe, 1994). Zu den typischen Merkmalen der *Platyrrhini*, auch Neuweltaffen genannt, zählen eine knorpelige Nasenscheidewand und nach lateral gerichtete Nasenlöcher. Bei den *Catarrhini*, den Altweltaffen, ist die Nasenscheidewand schmal und die Nasenlöcher sind nach vorn gerichtet (Henke & Rothe, 1994).



Abb. 2: Vergleich der Nasenregion: links Totenkopffaffe (*Saimiri sciureus*) als Vertreter der Breitnasenaffen (*Platyrrhini*), rechts Schweinsaffe (*Macaca nemestrina*) als Vertreter der Schmalnasenaffen (*Catarrhini*).

In der vorliegenden Arbeit wurde die geruchliche Sensitivität von Totenkopffaffen und Schweinsaffen mit zwei vergleichbaren Testmethoden untersucht. Diese beiden Primatenspezies erwiesen sich bereits in früheren, auf Verhaltensdressuren basierenden Untersuchungen als besonders gut geeignet, da bei den Versuchen das natürliche Explorations- und Manipulationsverhalten der Totenkopffaffen und Schweinsaffen ausgenutzt wird, so dass nur natürliche Verhaltensweisen dieser Tiere gefordert werden. Totenkopffaffen und Schweinsaffen repräsentieren außerdem zwei Zwischenordnungen der echten Affen, die *Platyrrhini* und *Catarrhini*. So wird ein direkter Vergleich zwischen Neuweltaffen und Altweltaffen ermöglicht.

Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*)

Totenkopffaffen sind Neuweltaffen und gehören zur Familie der Kapuzinerartigen (*Cebidae*). Sie haben eine Kopf-Rumpf-Länge von ca. 26-36 cm und ein Gewicht von 750 bis 1.100 g. Der 35-42,5 cm lange Schwanz ist nicht zum Greifen geeignet. Das Fell ist kurzhaarig und gelbgrün bis graugrün gefärbt. Gesicht, Hals und Ohren sind weiß, die Lippen und Nasenlöcher sind von einem haarlosen, dunkel gefärbten, kreisförmigen Fleck umgeben. Die Färbung und Zeichnung ist in allen Alterstufen und bei beiden Geschlechtern ähnlich.

Man findet die Totenkopffaffen östlich der kolumbianischen Anden, im Norden Perus bis nordöstlich Brasiliens. Sie leben in Wäldern und bewirtschafteten Gebieten, vorzugsweise mit großen Flüssen und scheinen ausgesprochen territorial zu sein.

Totenkopffaffen bilden größere Gruppen als andere Neuweltaffen. Die sozialen Untergruppen bestehen häufig aus trächtigen Weibchen, Weibchen mit Jungtieren und erwachsenen Männchen.

Ihre Nahrung besteht aus Blättern, Früchten, Nüssen, Samen, Insekten, Spinnen, jungen Vögeln und Vogeleiern (Clutton-Brock & Harvey, 1977). Totenkopffaffen sind Baumbewohner (Clutton-Brock, 1980), die sich nur selten und wenn, dann in größeren Gruppen auf den Boden wagen, um zum Beispiel Nahrungsmittel aus Zeltlagern zu plündern.

Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*)

Schweinsaffen zählen zu den Altweltaffen und gehören zur Familie der *Cercopithecidae*. Der Schweinsaffe gehört zu den größten Makaken und erreicht eine Kopf-Rumpf-Länge von bis zu 76,5 cm. Die Schwanzlänge beträgt ungefähr ein Viertel davon und wird in Schweinemanier getragen, daher auch der Name „Schweinsaffe“. Die Männchen werden bis zu 14 kg schwer. Das Fell ist weich und hell bis dunkelbraun gefärbt. Über den Augen befinden sich stark ausgebildete Überaugenwülste.

Man findet Schweinsaffen in Assam, Burma, im Süden von Yunnan, Thailand, Indochina, auf der malaiischen Halbinsel, Sumatra und Borneo. Sie leben landeinwärts im immergrünen tropischen Wald. Ihre Gruppengröße variiert abhängig davon, ob das Habitat gestört wurde oder nicht. In ungestörten Lebensräumen können die Gruppen aus 30 bis 47 Mitgliedern bestehen. In gestörten Arealen bestehen die Gruppen aus nur 3 bis 15 Tieren.

Die Boden- und Baum-bewohnenden Schweinsaffen (Clutton-Brock, 1980) ernähren sich hauptsächlich von reifen Früchten, außerdem von Invertebraten wie Insekten, Knospen, jungen und reifen Blättern, Blüten, Palmwedeln und kleinen Vertebraten (Caldecott, 1986).

3. Material und Methoden

3.1 Die Versuchstiere

3.1.1 Totenkopffaffen

Die Versuche wurden mit fünf erwachsenen männlichen und zwei erwachsenen weiblichen Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) durchgeführt. Vier Männchen (Lancelot, Matz, Elvis und Macker) wurden dazu neu adressiert, ein Männchen (Till) und die beiden Weibchen (Ossi und Xeni) nahmen schon seit mehreren Jahren an den Versuchen teil und waren deshalb mit der grundlegenden Methode und dem Ablauf des Versuchs vertraut. Die Tiere waren zum Zeitpunkt der Datenaufnahme zwischen zwei und 16 Jahre alt und lebten in einer größeren Sozialgruppe von insgesamt 13 Tieren aus zwei Matrilinearitäten.



Abb. 3: Totenkopffaffe Ossi mit Jungtier (Saimiri sciureus).

3.1.2 Haltung der Totenkopffaffen

Die Totenkopffaffengruppe lebte in einem ca. 30 m² großen Gehege, das aus einem Raum mit 23 m³ und dem 7 m³ großen Testgehege bestand (siehe Abbildung 4). Die beiden Kompartimente waren über zwei mit Kunststoffschiebern verschließbare Tunnels verbunden. Die Begrenzungen der Gehege bestanden aus durchsichtigen Plexiglas-scheiben.

Die Tiere lebten in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 12:12 Stunden, wobei die Lichtquelle aus Tageslicht und einer künstlichen Beleuchtung bestand und der Licht-Dunkel-Wechsel jeweils der Jahreszeit angepasst wurde. Die Raumtemperatur lag bei 22-24°C und die relative Luftfeuchte über 70%. Das Futter bestand aus 40% Trockenfutter (Marmoset-Pellets [Ssniff®], Sonnenblumenkerne, Maisschrot und Haferflocken) und 60% Frischfutter (Obst und Gemüse je nach Jahreszeit, 1 x im Monat Mehlwürmer und hart gekochte Eier). Trinkwasser stand zur freien Verfügung.

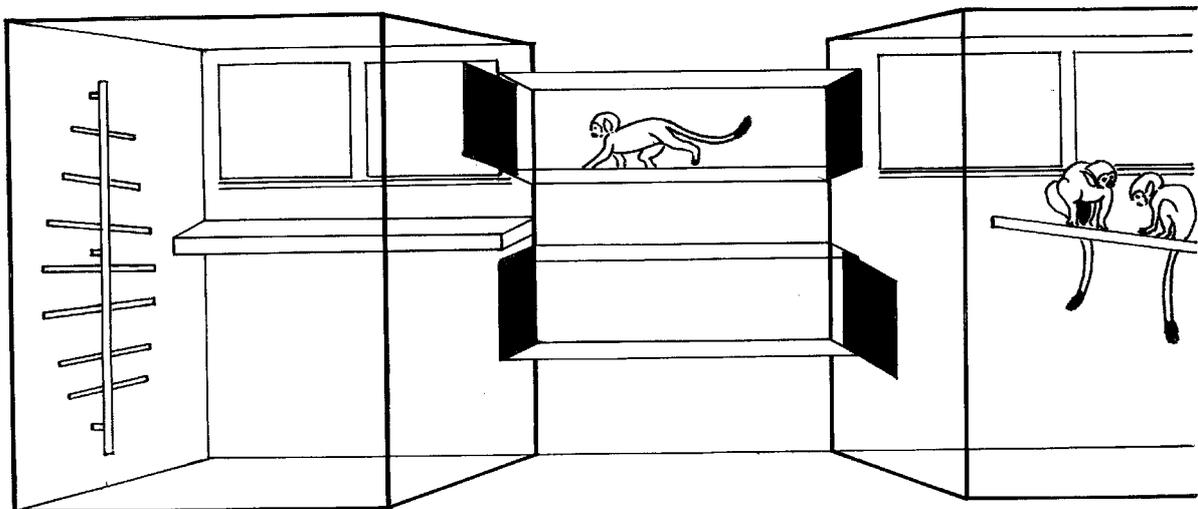


Abb. 4: Grundriss des Geheges der Totenkopffaffengruppe. Test- (links) und Aufenthaltsgehege (rechts) sind über zwei Tunnels miteinander verbunden.

3.1.3 Schweinsaffen

Die Versuche bei den Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) wurden mit drei adulten männlichen (Balou, Romario und James) und einem adulten weiblichen Tier (Arielle) durchgeführt. Bis auf James, der für diesen Versuch neu angelernt wurde, waren die Versuchstiere mit der Testmethode vertraut. Die Tiere waren zum Zeitpunkt der Datenaufnahme zwischen drei und zehn Jahre alt und waren Teil einer Sozialgruppe von insgesamt 10 Tieren. Alle Tiere der Totenkopffaffen- und Schweinsaffen-Kolonie wurden in menschlicher Obhut geboren.



Abb. 5: Schweinsaffe Jeanny mit Jungtier Josy (Macaca nemestrina).

3.1.4 Haltung der Schweinsaffen

Die Schweinsaffengruppe lebte in einem circa 24 m² großen Raum, der in drei Kompartimente unterteilt war (siehe Abbildung 6). Diese konnten durch Metallschieber voneinander getrennt werden. Die Lichtquelle bestand aus Tageslicht und einer künstlichen Beleuchtung, wobei der Licht-Dunkel-Wechsel jeweils der Jahreszeit ange-

passt wurde. Die Raumtemperatur betrug zwischen 22-24°C, die relative Luftfeuchtigkeit lag über 70%.

Das Futter bestand aus 40% Trockenfutter (Pellets, Sonnenblumenkerne, Mais, Brot und Haferflocken) und 60% Frischfutter (Obst und Gemüse je nach Jahreszeit, 1 x im Monat Mehlwürmer und hart gekochte Eier). Vor Versuchsbeginn erhielten die Tiere Trockenfutter, das Frischfutter bekamen sie nach Abschluss der Tagesversuche. Trinkwasser gab es zur freien Verfügung.

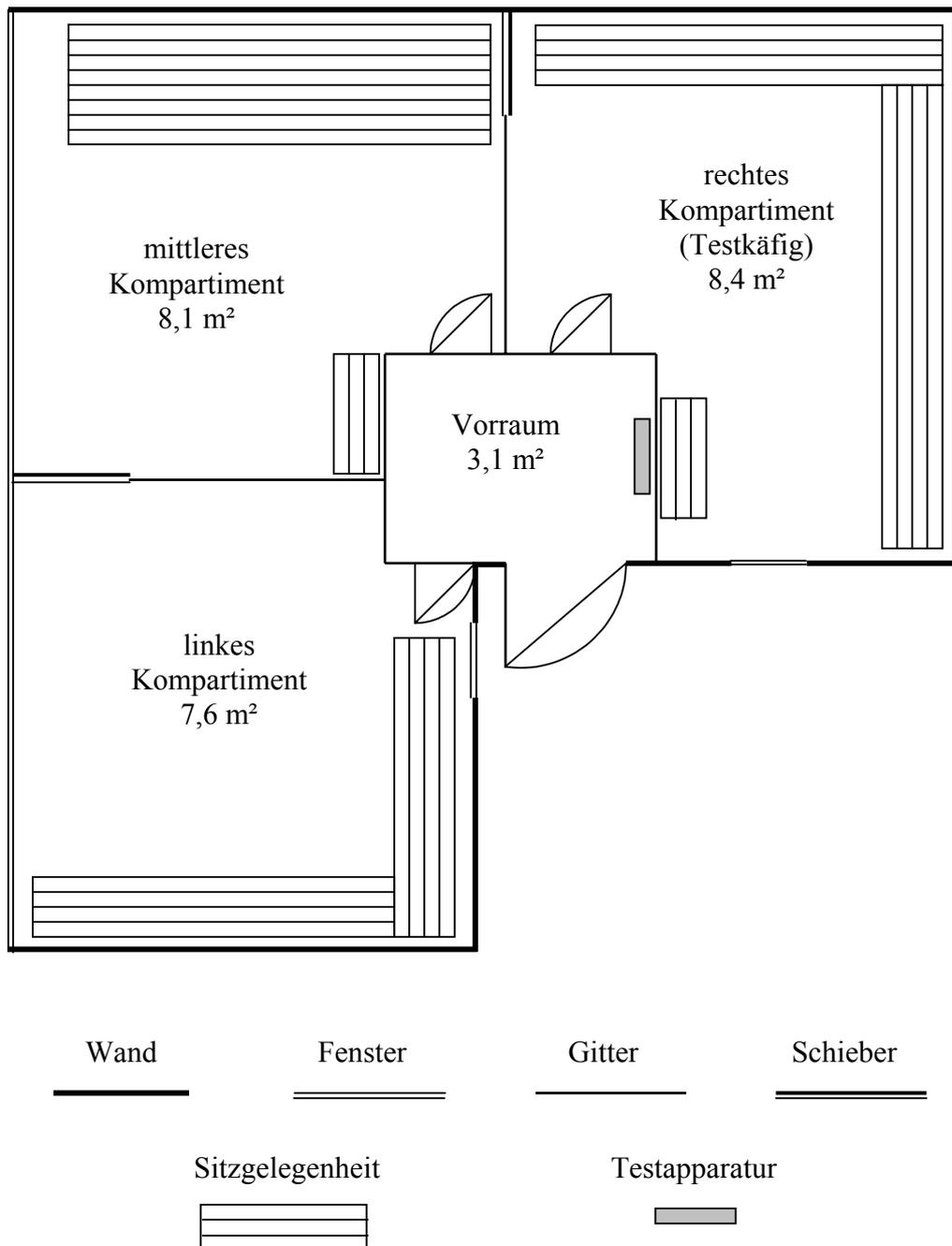


Abb. 6: Gehege der Schweinsaffengruppe.

3.2 Die Methoden

3.2.1 Die Methode der multiplen olfaktorischen Diskrimination bei *Saimiri sciureus*

Zur Untersuchung der geruchlichen Sensitivität der Totenkopffaffen wurde ein von Laska und Hudson (1993a) entwickelter Verhaltenstest eingesetzt, der auf dem natürlichen Nahrungssuche- und Manipulationsverhalten der Totenkopffaffen basiert.

Im Versuch werden den Tieren jeweils zwei verschiedene Duftreize geboten. Der positive Duftreiz (S+) besteht aus einer bestimmten Konzentration eines bestimmten Duftstoffes und signalisiert den Tieren eine Futterbelohnung. Der negative Duftreiz (S-) ist das reine, nahezu geruchlose Lösungsmittel Diethylphthalat, das den Tieren signalisiert, dass es keine Futterbelohnung gibt. Geboten werden diese Düfte auf Manipulationsobjekten, sogenannten „künstlichen Nüssen“, die aus schwarzen, undurchsichtigen 1,5 ml Eppendorf®-Reaktionsgefäßen (im Folgenden als Cups bezeichnet) bestehen (siehe Abbildung 7). Die Tiere müssen zunächst lernen, die „künstlichen Nüsse“ zu öffnen, um an die in den Cups verborgene Futterbelohnung (kleine Erdnussstücke) zu gelangen. Die Cups werden zuvor mit Zellstoffstreifen (Sugi-Saugstreifen, 35 x 7 mm, Kettenbach) bestückt.



Abb. 7: Die in den Versuchen verwendeten „künstlichen Nüsse“.

Die saugfähigen Zellstoffstreifen werden jeweils mit 10 µl des Duftstoffes imprägniert, der bei den Tieren entweder eine belohnungsanzeigende (Futterbelohnung, „S+“) oder eine nicht belohnende (negative, „S-“) geruchliche Assoziation hervorruft. Die derart präparierten Cups werden in pseudorandomisierter Anordnung auf einen künstlichen Kletterbaum aufgesteckt, der aus PVC-Rohren, mit insgesamt 18 Bohrungen besteht. Es werden je neun positiv und neun negativ beduftete Cups gleichzeitig verwendet. Bei dieser Versuchsanordnung haben die Tiere mehrere Wahlmöglichkeiten, deshalb bezeichnet man diese Methode als „multiple Diskrimination“.

Um zu verhindern, dass die Tiere wahllos alle Cups öffnen, erhalten sie pro Versuch nur eine Minute Zeit, um so viele Nüsse wie möglich zu inspizieren. Die Kombination aus Zeitdruck, Kraftaufwand und Motivation, positive Cups zu finden, sorgt dafür, dass die Affen den jeweiligen olfaktorischen Hinweisreiz beachten und die „künstlichen Nüsse“ erst geruchlich prüfen, bevor sie einen Cup öffnen oder verschmähen.

3.2.2 Der Versuchsaufbau bei den Totenkopffaffen

Der Raum war in ein Testgehege und ein Aufenthaltsgehege unterteilt, die beide über zwei Tunnels miteinander verbunden waren. Während der Versuche befanden sich alle Affen, außer dem gerade aktiven Versuchstier, im Aufenthaltsgehege. Das Versuchstier gelangte auf Zuruf über den oberen Tunnel in das Testgehege und kam nach dem Versuch durch den unteren Tunnel zurück in das Aufenthaltsgehege zu den anderen Tieren seiner Sozialgruppe. Während des Versuches war ein akustischer und visueller Kontakt zwischen dem Versuchstier und der Gruppe möglich.

Die Versuchsleiterin und die zur Dokumentation verwendete Videokamera befanden sich in dem Zwischenraum zwischen Test- und Aufenthaltsgehege.

Der künstliche Kletterbaum war mittels Schrauben im Abstand von 10 cm zur rückwärtigen Wand des Testgeheges angebracht. Er bestand aus einem 2,5 m langen vertikalen „Stamm“ (Ø 10 cm) und sieben horizontal angebrachten „Ästen“ (Ø 2 cm), die im Abstand von 30 cm parallel zueinander verliefen. Die drei mittleren Stangen waren je 1 m lang und enthielten je sechs Bohrungen (Ø 1 cm), im Abstand von 15 cm voneinander bzw. vom vertikalen „Stamm“. Oberhalb und unterhalb der langen Äste befanden sich

jeweils zwei kürzere (60 cm lange) Stangen ohne Bohrungen. Diese Anordnung des Kletterbaumes ermöglichte den Tieren einen freien Zugang zu den „künstlichen Nüssen“ und bot ihnen weitgehende Bewegungsfreiheit zum Klettern und Sitzen. Abbildung 8 zeigt den Totenkopffaffen Lancelot beim Beschnüffeln der Cups.



Abb. 8: Versuchstier Lancelot beim Beschnüffeln der „künstlichen Nüsse“ auf dem Kletterbaum.

3.2.3 Der Versuchsablauf bei den Totenkopffaffen

Zuerst wurden auf die an den „künstlichen Nüssen“ angebrachten Zellstoffstreifen 10 µl der jeweiligen Duftlösung aufgetragen. Unmittelbar darauf folgte das Aufstecken der Nüsse auf den Kletterbaum nach einem pseudorandomisierten Schema.

Zu Versuchsbeginn wurde das betreffende Versuchstier durch Zuruf an den Eingang des Testgeheges gelockt, der sich am Übergang des oberen Verbindungstunnels zum Testgehege befand. Anschließend wurde die Videokamera gestartet, der Zugang zum Testgehege geöffnet und das Tier mit dem Kommando „und hopp“ in das Testgehege geschickt. Der Zugang wurde wieder verschlossen, sobald sich das Versuchstier im Testgehege befand.

Die Dauer eines Versuchsdurchgangs, der im folgenden „Trial“ genannt wird, betrug 1 Minute.

Beendet wurde jeder Trial mit dem Schlusskommando, einem langgezogenen, aufsteigenden Pfiff der Versuchsleiterin, gefolgt von einem zweimaligen Händeklatschen. Gleichzeitig wurde der Ausgang geöffnet, der sich am Übergang des Testgeheges zum unteren Verbindungstunnel befand. Sobald das Tier das Testgehege verließ, wurde der Ausgang wieder verschlossen und die Videokamera gestoppt. Das Versuchstier befand sich nun im unteren Verbindungstunnel und erhielt dort zur Belohnung eine Rosine. Anschließend wurde das Tier zurück in das Aufenthaltsgehege entlassen.

Begrifflich wurden immer 5 Trials als „Session“ zusammengefasst. In der Regel führte jedes Versuchstier an einem Versuchstag 2 Sessions, das heißt 10 Trials aus. Jeder Trial wurde während des Versuchs von der Versuchsleiterin auf vorbereiteten Protokollblättern, auf denen die pseudorandomisierte Anordnung der Cups verzeichnet war, mitprotokolliert.

3.2.4 Die Methode der dualen olfaktorischen Diskrimination bei den Schweinsaffen

Zur Untersuchung der geruchlichen Sensitivität von Schweinsaffen wurde ein von Hübener und Laska (2001) entwickelter Verhaltenstest eingesetzt. Dieser basiert auf einer Diskrimination von lediglich zwei simultan dargebotenen Duftreizen in einer futterbelohnten Konditionierung.

In einem Zwei-Alternativ-Wahl-Verfahren wird den Makaken eine Apparatur präsentiert, die aus zwei würfelförmigen Kästchen, die auf einer Metallschiene befestigt sind, besteht. Die Deckel der beiden Kästchen sind jeweils mit einem saugfähigen Filterpapierstreifen bestückt, der mit 10 µl eines Duftstoffes betropft wird. Dieser signalisiert, dass das Gefäß eine Futterbelohnung enthält (S+) oder nicht (S-). Das Tier darf das Kästchen erst öffnen, wenn es zuvor an beiden Papierstreifen geschnuppert hat.

3.2.5 Der Versuchsaufbau bei den Schweinsaffen

Der Testapparat bestand aus einer 50 cm langen und 6 cm breiten Metallplattform, auf welcher im Abstand von 30 cm zwei würfelförmige, nach oben offene PVC-Behälter angeschraubt waren (siehe Abbildung 9). Die Seitenlänge der beiden PVC Behälter betrug jeweils 5,5 cm.

Beide PVC-Behälter konnten mit je einem Metalldeckel verschlossen werden, der mit einem Scharnier an der Rückseite der Behälter befestigt war. In dem heruntergeboenen Teil der Deckel, das 2 cm über die Vorderseite der Behälter herunterragte und den Behältern selber befand sich deckungsgleich ein Loch. Mit Hilfe eines Metallstiftes, der an einer 27 cm langen Metallkette befestigt war, konnte man diese Öffnung verschließen und den Deckel somit verriegeln. Die Metallkette war ihrerseits an der Unterseite der Plattform befestigt.

Die Apparatur konnte mit zwei Metallhaken, die sich an den äußeren Enden der Plattform befanden, an der Außenseite des Gehegegitters (Maschengitter) eingehängt werden.

Auf jedem Deckel der PVC-Behälter war eine Metallklammer festgeschraubt, die als Halterung für die 7 cm langen und 0,6 cm breiten Filterpapierstreifen (Daiichi Yakuhin Sangyo, Japan) diente. Die Filterpapierstreifen wurden so befestigt, dass sie während des Versuchs, wenn die Apparatur an das Käfiggitter eingehängt war, circa 5 cm in den Käfig ragten.

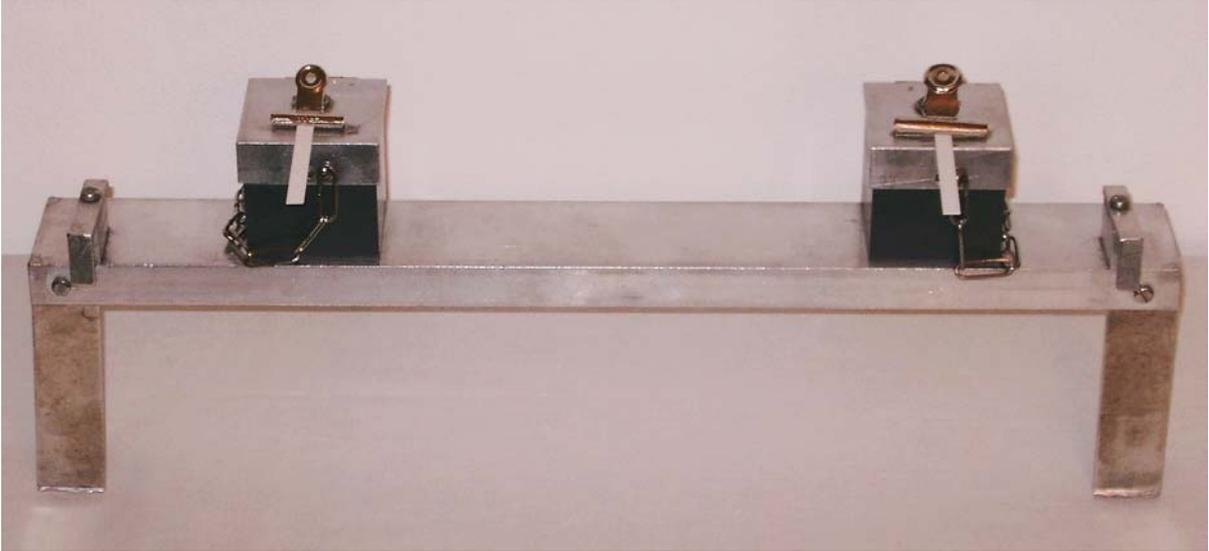


Abb. 9: Der Testapparat, der in der Methode der dualen Diskrimination verwendet wurde.

3.2.6 Der Versuchsablauf bei den Schweinsaffen

Der betreffende Schweinsaffe wurde vor Versuchsbeginn durch Zuruf in das Testgehege gelockt und somit vereinzelt.

Bevor die Versuchsleiterin mit dem eigentlichen Riechtest begann, bot sie dem Tier einen mit einem positiven Duftreiz bedufteten Filterpapierstreifen und belohnte die geruchliche Inspektion des Duftstimulus mit einer Rosine. Nach der Inspektion eines Duftstreifens mit reinem Lösungsmittel wurde dem Affen nur die leere Pinzette gezeigt. Diese Darbietung der Duftreize vor dem eigentlichen Versuch diente den Versuchstieren dazu, sich an die gestellte Aufgabe zu erinnern und wurde in unterschiedlicher Reihenfolge vor jedem Versuchsbeginn und jeder neuen Aufgabenstellung wiederholt. Hierbei musste man beachten, dass diese Übung jeweils mit einem positiven Stimulus begonnen und beendet wurde, um den Tieren ein Erfolgserlebnis zu gewährleisten.

Für den Versuch wurden die beiden unterschiedlich bedufteten Filterpapierstreifen an je einem Behälter befestigt und die Testapparatur an das Gehegegitter gehängt. Der Affe durfte so oft an den beiden Duftstreifen riechen wie er wollte, bevor er sich dann für einen der beiden Behälter entschied und ihn öffnete. Versuchte ein Tier einen Behälter zu öffnen, ohne zuvor an den beiden Papierstreifen zu riechen, verhinderte die Versuchsleiterin das Öffnen des Kästchens durch Ziehen an der Kette, die mit dem Stift verbunden war, der das Kästchen verriegelte. Auf diese Weise war es dem Versuchstier nicht möglich, den Stift aus dem Loch zu ziehen. Der Affe durfte so lange den Behälter nicht öffnen, bis er an beiden Duftstreifen gerochen hatte.

Wählte das Tier den Behälter mit dem positiven Stimulus, fand es eine Belohnung (ein Kellogg® Honeyloop oder Fruitloop) im Kästchen. Wurde hingegen der Behälter mit dem negativen Stimulus geöffnet, gab es keine Belohnung. Nach der Entnahme der Belohnung oder dem Öffnen des leeren Behälters wurde der Testapparat sofort wieder abgehängt, die Wahlentscheidung protokolliert, und der Testapparat in einem Nebenraum mit neuen Duftstreifen und neuer Belohnung bestückt.

Die Verteilung des positiven und negativen Stimulus auf dem rechten oder linken Behälter erfolgte nach pseudorandomisierter Reihenfolge, wobei innerhalb einer Session der gleiche Stimulus nicht öfter als dreimal hintereinander auf einer Seite folgte und beide Stimuli gleich häufig auf beiden Seiten verteilt wurden. Eine Session bestand aus 10 Einzelversuchen.



Abb. 10: Die Methode der dualen Diskrimination. Der Schweinsaffe Romario während eines Versuches.

3.3 Die Andressur

3.3.1 Andressur der Totenkopffaffen in der Methode der multiplen Diskrimination

Die Andressur der Tiere erfolgte, wie schon in vorhergehenden Andressuren mit Totenkopffaffen (Hübener, 1994; Laska & Hudson, 1993a; Teubner, 1997), indem die Versuchstiere stufenweise an die Versuchsmethodik herangeführt wurden.

Die Affen wurden zunächst mit den Cups und anschließend mit dem Prinzip der Methode vertraut gemacht. So war es der Versuchsleiterin möglich, herauszufinden, welche Tiere für die Diskriminationsversuche geeignet waren und die manipulativen und kognitiven Anforderungen der Methode bewältigten.

Die Totenkopffaffen waren durch eine frühere Arbeit mit anderen Versuchstieren aus der Gruppe an die Anwesenheit der Versuchsleiterin schon gewöhnt.

Zwei Tiere aus dieser Gruppe, Ossi und Xenii, die mit dieser Testmethode bereits vertraut waren, wurden täglich vor der Andressur aus dem Gehege entfernt. Es bestand sonst die Möglichkeit, dass diese Versuchstiere den anderen, unerfahrenen Affen die Cups wegnehmen, beziehungsweise sie nicht an die Cups lassen würden. Außerdem sollten Ossi und Xenii auch weiterhin für Diskriminationsaufgaben eingesetzt werden und es könnte sich negativ auf ihr Dressurverhalten auswirken, wenn sie die Cups ohne normalen Versuchsablauf präsentiert bekämen. Die beiden Tiere wurden in einen Rollkäfig gelockt, um sie aus dem Testraum und dem Sichtbereich der restlichen Totenkopffaffengruppe zu bringen. Dies war nötig, da Ossi und Xenii sonst hätten zusehen müssen, wie die andere Affen Cups bekamen und sie selber nicht. Zusätzlich wurden sie dafür, dass sie im Rollkäfig sitzen mussten, mit Paprika, Mehlwürmern und gekochtem Ei „belohnt“, damit sie die Trennung von der übrigen Gruppe nicht als Bestrafung empfanden.

Folgende Aufzählung soll eine Übersicht über die einzelnen, aufeinanderfolgenden Schritte geben, die zur Andressur der Tiere führten:

1. Als Vorversuch verteilte die Versuchsleiterin 25 Cups, die jeweils mit einer Erdnussbelohnung bestückt waren, auf dem Boden des Aufenthaltsgeheges. Die Cups wurden offen hingelegt, damit die Tiere sehen konnten, dass in den Cups etwas enthalten ist, da die Affen sonst womöglich kein Interesse zeigten. Um zu verhindern, dass die Tiere die Cups schon während dem Verteilen holten, wurden sie in das Testgehege gesperrt. Erst nach dem Auslegen der Cups durften die Affen durch beide Tunnels ins Aufenthaltsgehege zurück. Da sich die Gruppe normalerweise nicht gerne auf dem Boden aufhält, diente dieser erste Schritt dazu, festzustellen, welches von den 11 Tieren besonders mutig ist und sich Cups vom Boden holt.
2. Die Deckel der Cups wurden vor dem Austeilen leicht geschlossen. Die Tiere sollten in diesem Schritt lernen, die Cups einzeln vom Boden aufzuheben, mit den Zähnen zu öffnen und die Belohnung zu entnehmen.
3. Die verschlossenen Cups wurden im Testgehege auf dem Kletterbaum und am Boden verteilt, während sich die Affen im Aufenthaltsgehege befanden. Durch Öffnen des oberen Tunnels, wurden die Tiere in das Testgehege gelassen. Der obere Tunnel blieb komplett geöffnet, während der untere Tunnel verschlossen war. Die Totenkopffaffen lernten, durch den oberen Tunnel ins Testgehege zu gehen, um sich Cups zu holen.
4. Die Tiere wurden mit dem Kommando „und hopp“ in das Testgehege geschickt, worauf die Versuchsleiterin den oberen Tunnel für den Zeitraum von einer Minute verschloss. Mit dem Schlusskommando, einem langgezogenen, aufsteigenden Pfiff der Versuchsleiterin gefolgt von einem zweimaligen Händeklatschen, wurde den Tieren das Ende des Versuchs signalisiert. Anschließend durften die Affen durch den unteren Tunnel, wo sie zur Belohnung jeweils eine Rosine bekamen, zurück in das Aufenthaltsgehege.
5. Die Tiere wurden von nun an einzeln in das Testgehege gelockt. Von den ursprünglich 11 nicht dressierten Tieren, erwiesen sich nur vier Affen als geeignet für die Versuche. Die Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker waren mutig genug, alleine im Testgehege, auch bei verschlossenem Tunnel, in Ruhe die Cups zu inspizieren und zu

öffnen. Sie waren die neugierigsten Tiere, die am wenigsten Angst zeigten. Die Andressur wurde nur noch mit Lancelot, Matz, Elvis und Macker fortgesetzt, wobei diese Reihenfolge der Tiere beibehalten wurde.

6. Die Cups wurden von der Versuchsleiterin leicht verschlossen, aber etwas fester in die 18 Bohrlöcher des Kletterbaums gesteckt und nur noch auf diesem dargeboten. Die Tiere mussten sich nun etwas anstrengen, um die Cups aus den Bohrlöchern zu ziehen.
7. Um den Tieren das Erlernen der Versuchsmethode zu erleichtern, wurde nun ein sogenannter „Doldenbaum“ als künstlicher Kletterbaum verwendet, der aus drei Querstangen bestand. Wie in Abbildung 11 zu sehen ist, befanden sich an jedem Ende dieser drei Stangen jeweils drei Bohrlöcher für die „künstlichen Nüsse“, die in Form einer Dolde eng nebeneinander lagen. Die drei künstlichen Nüsse einer Dolde wurden stets mit dem selben Duftstoff versehen. Diese Anordnung wurde so gewählt, um die Aufmerksamkeit der Tiere auf den Duftreiz zu lenken und ihnen später die richtige Zuordnung des (S+), beziehungsweise des (S-) Stimulus zu erleichtern.
8. Die Cups wurden mit Filterstreifen bestückt und mit Erdnussduft in der Verdünnung 1:100 beduftet. Die Affen lernten, erst an den Cups zu riechen, bevor sie diese öffneten.
9. Von nun an erhielten die Tiere belohnte, mit dem positiven Duftreiz Erdnuss versehene Cups und nicht belohnte, mit dem negativen Stimulus Carvon, in der Verdünnung 1:10. Die Wahl der Stimuli erfolgte in Anlehnung an die Andressur der Totenkopffaffen in vorigen Arbeiten (Hübener, 1994; Laska & Hudson, 1993a; Teubner, 1997), wo sich diese Duftreize schon bewährt hatten.

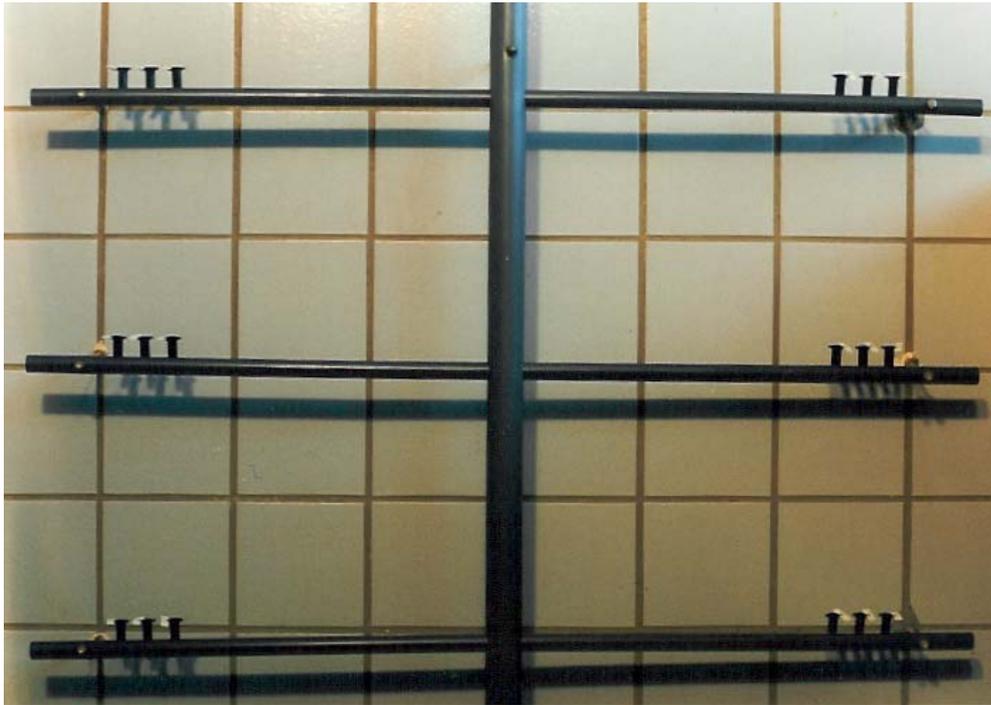


Abb. 11: Doldenbaum

3.3.2 Andressur der Totkopffaffen auf die neuen Duftstimuli

Stimulustransfer

Nachdem die Tiere in der Grundaufgabe eine stabile Leistung zeigten, das heißt, in mindestens fünf Sessions jeweils 70% Richtigwahlen erreichten, wurden die vertrauten Stimuli Erdnuss und Carvon nacheinander durch neue Düfte ersetzt:

1. Grundaufgabe: Erdnuss (1:100) (S+) versus Carvon (1:10) (S-)
2. Erster positiver Transfer: Banane (1:100) (S+) versus Carvon (1:10) (S-)
3. Erster negativer Transfer: Banane (1:100) (S+) versus Anethol (1:50) (S-)
4. Einführung einer randomisierten Anordnung der Cups auf dem Kletterbaum
5. Zweiter positiver Transfer: n-Butylacetat (1:100) (S+) versus Anethol (1:50) (S-)
6. Zweiter negativer Transfer: Banane (1:100) (S+) versus Lavendel (1:100) (S-)

Da n-Butylacetat stark flüchtig ist, erwies es sich als sinnvoller, den neuen (S-) Stimulus Lavendel gegen den schon bekannten (S+) Stimulus Banane anzulernen.

Der (S-) Stimulus Lavendel wurde stufenweise stärker verdünnt dargeboten, damit die Affen sich später leichter an das schwach riechende Lösungsmittel Diethylphthalat gewöhnen konnten. Die Verdünnungen erfolgten in 10er Schritten (1:100, 1:1.000, 1:10.000 und 1:100.000)

7. Das reine Lösungsmittel Diethylphthalat (DEP) wurde als neuer (S-) Stimulus eingeführt. Die Tiere lernten, das Fehlen eines Duftreizes als nicht-belohnungsanzeigenden Stimulus zu akzeptieren.
8. n-Butylacetat (1:100) (S+) versus Lavendel (1:100) (S-)
9. Die Versuchsreihe wurde mit dem (S+) Stimulus n-Hexylacetat (1:100) begonnen, da n-Butylacetat stark flüchtig ist und somit für die Tiere schwierig zu lernen war. n-Hexylacetat ist wegen seines höheren Molekulargewichtes weniger flüchtig und für die Affen einfacher zu riechen.

3.3.3 Andressur des Schweinsaffen James in der Methode der dualen Diskrimination

Der Schweinsaffe James war mit der Versuchsmethode der dualen Diskrimination noch nicht vertraut. Deshalb wurde dem Affen in der Andressur diese Aufgabenstellung in Anlehnung einer vorhergegangenen Andressur der Schweinsaffen Balou, Romario und Arielle (Hübener, 2000) schrittweise näher gebracht.

1. Zunächst wurde James mit Hilfe von verschiedenen Futterbelohnungen, wie Erdnüsse, Honey- und Fruitloops in das Testgehege gelockt. Auf diese Art und Weise lernte das Tier, auf Zuruf seines Namens, einzeln in das Versuchsgehege zu kommen.
2. Am Gitter des Versuchsgehege wurde James die Testapparatur mit den geöffneten PVC-Behältern präsentiert, die jeweils eine Futterbelohnung enthielten. Die Belohnung war großzügig und abwechslungsreich (Banane, Apfel, Erdnuss, Honey- und Fruitloops, und anderes), um das Interesse des Affen für die Apparatur zu wecken.
3. Sobald James gelernt hatte, die Belohnung aus den geöffneten Versuchsbehältern zu nehmen, wurde die Aufgabe nach und nach erschwert, indem die Behälter erst mit aufgelegten Deckeln präsentiert und später zusätzlich mit einem Metallstift verriegelt

wurden. Der Schweinsaffe lernte die manipulative Anforderung dieser Methode problemlos zu bewältigen und durfte ab jetzt nur noch einen, statt beider Behälter öffnen, um seine Futterbelohnung zu entnehmen.

4. Im nächsten Schritt hielt die Versuchsleiterin einen Filterpapierstreifen, den sie zuvor an einem Ende mit Jasminduft imprägniert hatte, in den Käfig. Das Tier erhielt eine Rosine, wenn es seine Nase an den Duftstreifen führte und diesen nicht mit dem Mund oder den Händen berührte. James lernte in dieser Aufgabe, an dem Filterpapierstreifen zu riechen und mit Jasminduft eine Belohnung zu assoziieren.
5. Dem Affen wurden nun abwechselnd ein Filterpapierstreifen mit dem positiven, belohnungsanzeigenden Duftstimulus Jasmin dargeboten und einer mit dem neuen Stimulus Lavendel, wobei James keine Rosine bekam, wenn er an dem Streifen mit dem negativen Duftstimulus Lavendel roch.
6. Die oben genannten Lernschritte wurden anschließend kombiniert, indem an jedem Behälter jeweils ein Filterpapierstreifen befestigt wurde, der an seiner Spitze entweder mit dem positiven Stimulus Jasmin oder dem negativen Stimulus Lavendel imprägniert worden war. Nur im Behälter mit dem positiven Duftstimulus befand sich eine Futterbelohnung in Form eines Honeyloops. James musste erst an beiden Duftstreifen riechen, bevor er sich für einen Behälter entschied und diesen öffnen durfte.

Das Tier war nun mit dem Prinzip der Methode vertraut, zeigte aber in dieser Grundaufgabe noch keine stabile Leistung, das heißt, der Affe traf in den einzelnen Sessions oft nur weniger als 70% richtige Entscheidungen, so dass eine statistische Signifikanz auf dem 5% Niveau nicht erreicht wurde. Um zu vermeiden, dass der Affe sich durch zu häufiges Wiederholen der Standardaufgabe langweilt, und das Interesse an der Mitarbeit verliert, wurde die Aufgabe von Zeit zu Zeit durch einen Stimulustransfer geändert. Dabei wurde eine bestimmte Diskriminationsaufgabe so lange fortgesetzt, bis James einen sicheren Eindruck bei der Bewältigung der Aufgaben machte und diese mit mindestens 80% Richtigwahlen löste.

3.3.4 Andressur des Schweinsaffen James auf die neuen Duftstimuli

Stimulustransfer

1. Grundaufgabe: Jasmin (1:50) (S+) vs Lavendel (1:100) (S-)
2. Erster negativer Transfer: Jasmin (1:50) (S+) vs Ceder (1:1) (S-)

Der negative Stimulus Lavendel wurde durch Cedernduft ersetzt, da James einen unsicheren Eindruck beim Lösen der vorhergehenden Aufgabe machte. Eine Ursache dafür konnte darin liegen, dass Lavendel zu intensiv roch und sich eine zu starke Duftwolke bildete, so dass der Affe den positiven Duft Jasmin nicht richtig wahrnehmen konnte.

3. Erster positiver Transfer: Banane (1:100) (S+) vs Ceder (1:1) (S-)
4. Zweiter negativer Transfer: Banane (1:100) (S+) vs Lavendel (1:1.000) (S-)
5. Zweiter positiver Transfer: Ananas (1:200) (S+) vs Lavendel (1:1.000) (S-)
6. Dritter negativer Transfer: Ananas (1:200) (S+) vs Morillol (1:500) (S-)
7. Dritter positiver Transfer: iso-Pentylacetat (1:100) (S+) vs Morillol (1:500) (S-)
8. iso-Pentylacetat (1:100) (S+) vs Morillol (1:1.000) (S-)

Damit sich der Affe anschließend leichter an das schwach riechende Lösungsmittel Diethylphthalat gewöhnen konnte, wurde der (S-) Stimulus Morillol zusätzlich in einer 1:1.000 Verdünnung dargeboten.

9. Vierter negativer Transfer: iso-Amylacetat (1:100) (S+) vs DEP (S-)

James wurde darauf dressiert, das nahezu geruchlose Lösungsmittel Diethylphthalat (DEP) als negativen „Duft“ zu erkennen.

3.3.5 Andressur der Schweinsaffen auf die neuen Duftstimuli

Den an den Experimenten beteiligten Tieren Balou, Romario und Arielle waren bereits mehrere Duftstoffe als positiver, also belohnter Stimulus (S+) bekannt. Zu diesen zählt zum Beispiel n-Valeriansäure, iso-Pentylacetat oder ein künstliches Erdnussaroma. Zu

Beginn der Vorversuche wurden die Tiere mit Aufgaben konfrontiert, die aus einer geruchlichen Diskrimination zwischen einem, ihnen schon bekannten, positiven Duftstimulus (Erdnuss) versus einem, ihnen ebenfalls bekannten, negativen Duftstimulus (Carvon) bestanden. Dies diente einerseits zur Wiederherstellung der vollen Vertrautheit der Tiere mit der Methode und dem Ablauf der Versuche, da die letzten Diskriminationsuntersuchungen mit den Schweinsaffen schon einige Wochen zurücklagen. Andererseits gab dieses Vorgehen der Versuchsleiterin die Möglichkeit, sich an den Umgang mit den Versuchstieren zu gewöhnen. Nach Beendigung dieser „Anfangsphase“, mussten die Tiere auf einen neuen, für sie noch unbekanntem positiven Duftstimulus trainiert werden. Für die drei Schweinsaffen Balou, Romario und Arielle wurde als erster positiver Duftstimulus n-Butylacetat verwendet. Das männliche Versuchstier James wurde erst zu einem späteren Zeitpunkt in die Untersuchungen zur Schwellenwertbestimmung miteinbezogen und deshalb zuerst auf den neuen positiven Duftstimulus iso-Pentylacetat dressiert. Die Schwellenwerte für die einzelnen Duftstoffe wurden nacheinander bestimmt, das heißt, dass erst dann mit der Andressur eines neuen Duftstimulus begonnen wurde, wenn die Schwellenwertbestimmung für einen Duft abgeschlossen war. So konnten die folgenden Versuche bei Balou, Romario, Arielle und James parallel durchgeführt werden.

3.4 Die olfaktorischen Stimuli

3.4.1 Die Wahl der Duftstoffe

Als Duftstoffe wurden je eine homologe Reihe von aliphatischen n-Acetat-Estern (C4 bis C10), 1-Alkoholen (C2 bis C8) und n-Fettsäuren (C3 bis C7), sowie einige isomere Formen der n-Acetat-Ester und der 1-Alkohole verwendet. Zusätzlich wurden die vier Einzelsubstanzen 1,8-Cineol, n-Heptanal, 5 α -Androst-16-en-3-on und 2,4,5-Trimethylthiazol getestet, die verschiedene Substanzklassen wie Terpene, Aldehyde, Steroide und Thiazole vertreten.

Die meisten der verwendeten Substanzen sind als flüchtige Bestandteile in zahlreichen Früchten und Pflanzenteilen enthalten, die vielen Tierarten, auch den Totenkopffaffen und Schweinsaffen, als Nahrung dienen. So ruft zum Beispiel der Geruch von aliphatischen Acetat-Estern, Terpenen und Aldehyden einen fruchttypischen Sinneseindruck hervor, während Alkohole, wie n-Pentanol über den Reifegrad der Frucht Auskunft geben. Fettsäuren, Steroide und Thiazole dienen zum Beispiel, als Bestandteile von Körperdüften oder Ausscheidungen, dem Informationsaustausch zwischen Individuen einer Art, bei der Fortpflanzung oder der Reviermarkierung. Da also viele dieser Duftstoffe vermutlich von hoher Verhaltensrelevanz für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen sind, war es von Interesse, die Sensitivität des Geruchssinnes beider Affenarten für diese Substanzen zu untersuchen.

Die Versuchstiere wurden darauf dressiert, das nahezu geruchlose Lösungsmittel Diethylphthalat (DEP, Phthalsäurediethylester, C₁₂H₁₄O₄) als negativen „Duft“ (S-) zu erkennen, das heißt als einen olfaktorischen Stimulus, der ihnen anzeigte, dass ein damit beduftetes Manipulationsobjekt keine Belohnung enthielt, also zu verschmähen war (S-). Gleichzeitig wurden sie im Versuch mit jeweils verschiedenen Konzentrationen der einzelnen Duftstoffe konfrontiert, die ihnen anzeigten (soweit die Konzentration noch geruchlich wahrnehmbar war), dass sich in einem derart riechenden Manipulationsobjekt eine Futterbelohnung befand (S+).

In den Untersuchungen fanden folgende Stoffe als positiver Duftstimulus (S+) Verwendung:

Tab. 1: Darstellung der in den Versuchen verwendeten aliphatischen n-Acetat-Ester

Name	Strukturformel
Ethylacetat C ₄ H ₈ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Propylacetat C ₅ H ₁₀ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Butylacetat C ₆ H ₁₂ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Pentylacetat C ₇ H ₁₄ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Hexylacetat C ₈ H ₁₆ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Heptylacetat C ₉ H ₁₈ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$
n-Octylacetat C ₁₀ H ₂₀ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{H}_3\text{C}-\text{C}-\text{O}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3 \end{array}$

Tab. 2: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Isomere einiger aliphatischer *n*-Acetat-Ester

Name	Strukturformel
iso-Propylacetat $C_5H_{10}O_2$	$ \begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{O}-\text{C}-\text{CH}_3 \\ \quad \quad \quad \\ \text{CH}_3 \quad \quad \quad \text{O} \end{array} $
iso-Butylacetat $C_6H_{12}O_2$	$ \begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}_2-\text{O}-\text{C}-\text{CH}_3 \\ \quad \quad \quad \quad \quad \\ \text{CH}_3 \quad \quad \quad \quad \quad \text{O} \end{array} $
iso-Pentylacetat $C_7H_{14}O_2$	$ \begin{array}{c} \text{H} \\ \\ \text{H}_3\text{C}-\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{O}-\text{C}-\text{CH}_3 \\ \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \\ \text{CH}_3 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \text{O} \end{array} $

Tab. 3: Darstellung der in den Versuchen verwendeten aliphatischen 1-Alkohole

Name	Strukturformel
Ethanol C ₂ H ₆ O	CH₃-CH₂-OH
1-Propanol C ₃ H ₈ O	CH₃-CH₂-CH₂-OH
1-Butanol C ₄ H ₁₀ O	CH₃-CH₂-CH₂-CH₂-OH
1-Pentanol C ₅ H ₁₂ O	CH₃-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-OH
1-Hexanol C ₆ H ₁₄ O	CH₃-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-OH
1-Heptanol C ₇ H ₁₆ O	CH₃-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-OH
1-Octanol C ₈ H ₁₈ O	CH₃-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-CH₂-OH

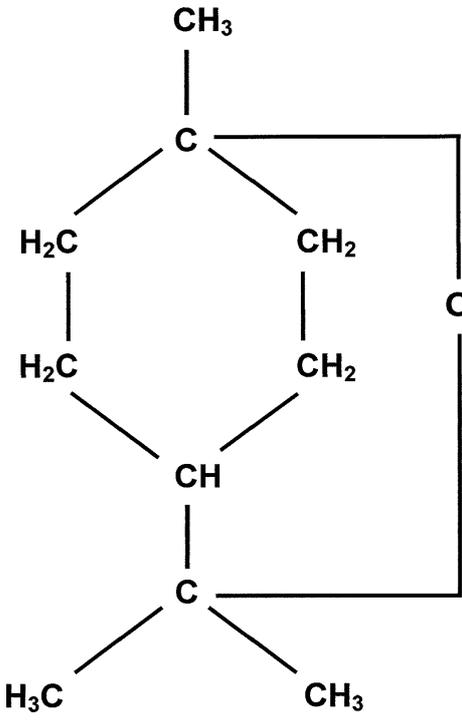
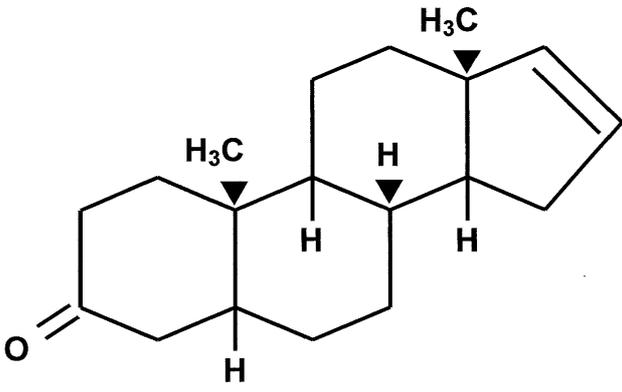
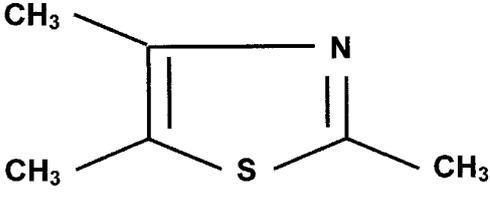
Tab. 4: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Isomere einiger aliphatischer 1-Alkohole

Name	Strukturformel
2-Propanol C ₃ H ₈ O	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{---CH---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$
2-Butanol C ₄ H ₁₀ O	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{---CH---CH}_2\text{---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$
2-Pentanol C ₅ H ₁₂ O	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{---CH---CH}_2\text{---CH}_2\text{---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$
3-Pentanol C ₅ H ₁₂ O	$\begin{array}{c} \text{CH}_3\text{---CH}_2\text{---CH---CH}_2\text{---CH}_3 \\ \\ \text{OH} \end{array}$

Tab. 5: Darstellung der in den Versuchen verwendeten aliphatischen n-Fettsäuren

Name	Strukturformel
Propionsäure C ₃ H ₆ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$
n-Buttersäure C ₄ H ₈ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$
n-Valeriansäure C ₅ H ₁₀ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$
n-Hexansäure C ₆ H ₁₂ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$
n-Heptansäure C ₇ H ₁₄ O ₂	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$

Tab. 6: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Einzelsubstanzen

Name	Strukturformel
<p>n-Heptanal C₇H₁₄O</p>	$\text{CH}_3\text{---CH}_2\text{---CH}_2\text{---CH}_2\text{---CH}_2\text{---CH}_2\text{---C} \begin{array}{l} \text{O} \\ // \\ \text{H} \end{array}$
<p>1,8-Cineol C₁₀H₁₈O</p>	
<p>5α-Androst-16-en-3-on C₁₉H₂₈O</p>	
<p>2,4,5-Trimethylthiazol C₆H₉NS</p>	

In Tabelle 7 sind einige physikalische Eigenschaften der untersuchten Stoffe aufgeführt:

Name	MG in g/mol	Dichte in g/cm ³	Siedepunkt in °C	Dampfdruck	Hersteller
Ethylacetat	88,10	0,90	77	90,60	Merck
n-Propylacetat	102,13	0,89	101,5	37,07	Merck
n-Butylacetat	116,16	0,88	127	14,80	Merck
n-Pentylacetat	130,19	0,87	149	6,66	Merck
n-Hexylacetat	144,22	0,876	168-170	3,23	Merck
n-Heptylacetat	158,23	0,875	192	1,45	Aldrich
n-Octylacetat	172,25	0,868	208-211	0,81	Sigma
iso-Propylacetat	102,13	0,87	88-90	58,65	Merck
iso-Butylacetat	116,16	0,868	115-118	21,26	Merck
iso-Pentylacetat	130,19	0,87	141	8,91	Merck

Name	MG in g/mol	Dichte in g/cm ³	Siedepunkt in °C	Dampfdruck	Hersteller
Ethanol	46,07	0,794	78,3	90,60	Merck
1-Propanol	60,10	0,804	96,5-98	43,89	Merck
1-Butanol	74,12	0,810	117-118	21,26	Merck
1-Pentanol	88,15	0,815	136-138	10,30	Merck
1-Hexanol	102,18	0,814	157	4,90	Merck
1-Heptanol	116,20	0,822	176	2,59	Merck
1-Octanol	130,23	0,827	188-198	1,17	Merck
2-Propanol	60,10	0,786	82,4	78,37	Roth
2-Butanol	74,12	0,810	98,5-100,5	40,82	Merck
2-Pentanol	88,15	0,812	118-119	2,41	Merck
3-Pentanol	88,15	0,808	102-116	22,86	Merck

Name	MG in g/mol	Dichte in g/cm ³	Siedepunkt in °C	Dampfdruck	Hersteller
n-Propionsäure	74,08	0,993	140-142	8,91	Merck
n-Buttersäure	88,11	0,96	162-165	3,73	Merck
n-Valeriansäure	102,13	0,938	186	1,80	Merck
n-Hexansäure	116,16	0,93	203-206	0,81	Merck
n-Heptansäure	130,19	0,92	222-224	0,45	Sigma

Name	MG in g/mol	Dichte in g/cm ³	Siedepunkt in °C	Dampfdruck	Hersteller
n-Heptanal	114,19	0,818	153	5,76	Merck
1,8-Cineol	154,25	0,927	174-177	2,41	Sigma
5 α -Androst-16-en-3-on	272,43	/	/	/	Sigma
2,4,5-Trimethylthiazol	127,21	1,013	166-167	3,73	Aldrich

Tab. 7: Darstellung einiger physikalischer Eigenschaften der in dieser Arbeit getesteten Duftstoffe. Die Abkürzung „MG“ steht für das Molekulargewicht des jeweiligen Duftstoffes.

3.4.2 Eigenschaften und Vorkommen der verwendeten Duftstoffe

3.4.2.1 Aliphatische Acetat-Ester

Acetat-Ester, auch Essigsäure-Ester genannt, entstehen im allgemeinen durch Veresterung der Essigsäure mit den entsprechenden Alkoholen. Sie werden häufig als Acetate der jeweiligen Alkohol-Komponente benannt. Acetat-Ester haben einen angenehmen, oft fruchtartigen Geruch. Niedermolekulare Acetat-Ester sind farblose, brennfähige Flüssigkeiten (Falbe & Regitz, 1999). Die Dämpfe einiger dieser Ester, wie Ethylacetat, Propylacetat, Butylacetat und iso-Butylacetat bilden mit Luft ein explosives Gemisch (Arctander, 1969). Infolge einer Hydrolyse kann gegebenenfalls die Wirkung der Einzelkomponenten, Säure und Alkohol, auftreten. Die leichter flüchtigen Acetat-Ester wirken narkotisch, schleimhautreizend und auf die Haut entfettend (Falbe & Regitz, 1999). Die in dieser Arbeit getesteten Ester Ethylacetat, n-Propylacetat, n-Butylacetat, n-Pentylacetat, n-Hexylacetat, n-Heptylacetat und n-Octylacetat kommen zum Beispiel als Riechstoffe und Aromen in Früchten, Blüten sowie im Wein vor (Falbe & Regitz, 1999; Maarse, 1991). Einfache Acetat-Ester finden Verwendung als Lösemittel, unter anderem für Lacke, Kunstharze und in der Chromatographie. Wegen ihres Frucht- oder Blütenaromas werden viele Acetat-Ester als Essenzen und in der Parfümindustrie verwendet (Falbe & Regitz, 1999).

Ethylacetat

Synonyme: *Acetic acid ethyl ester; Acetic ether; Acetidin; Acetoxyethane; Essigester; Essigether; Essigsäureethylester; Ethyl acetate; Ethyl acetic ester; Ethyl ester; Ethyl ethanoate; Vinegar naphtha;*

Herstellung und Eigenschaften: Im Labor erfolgt die Synthese von Ethylacetat aus Ethanol und Essigsäure bei Gegenwart von Schwefelsäure und Wärme (Arctander, 1969; Burdock, 2001). In der Technik gewinnt man den Ester aus Acetaldehyd nach dem Tischtschenko-Verfahren. Ethylacetat ist in Wasser schwach löslich, wo es unter Licht- und Luftwirkung langsam zu Ethanol und Essigsäure zerfällt und allmählich sauer reagiert (Arctander, 1969). Bei Raumtemperatur kann dieser Ester explosive Dampf-Luft-Gemische bilden (Arctander, 1969). Der Geruch dieses Esters ist angenehm, ätherisch-fruchtig, Brandy-ähnlich und erinnert an „Nagellackentferner“ oder „Uhu“ (Burdock,

2001; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996). In hoher Konzentration ist er etwas übelkeitserregend (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Die Dämpfe dieser farblosen, flüchtigen Flüssigkeit (Arctander, 1969) reizen Atemwege und Augen. In höherer Konzentration zeigt Ethylacetat eine narkotische Wirkung mit eventuell tödlichen Folgen (Falbe & Regitz, 1999). Konzentrationen von Ethylacetat-Dämpfen in Luft, die über 400 ppm liegen, gelten für das menschliche Respirationssystem als gefährlich. Im Verdauungssystem wird der Acetat-Ester extrem schnell abgebaut. Wahrscheinlich ist er deswegen oral eingenommen verträglicher, als bei der Inhalation des Dampfes (Arctander, 1969).

Vorkommen: In der Natur findet man Ethylacetat zum Beispiel in ätherischen Ölen (Roth und Kormann, 1996) wie Zitruschalenöl und in den Blütenblättern des Bananenstrauchs (*Magnolia fuscata*).

Außerdem ist der Acetat-Ester in Pflanzen und Früchten enthalten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*; bis zu 169 ppm), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*), Brombeere (*Rubus arcticus*, *Rubus stellatus*), Bubbia (*Bubbia*), Champignon (*Agaricus bisporus*), Cupuassu (*Theobroma grandiflorum*), Duftblüte (*Osmanthus fragrans*), Erbse (*Pisum*), Erdbeere (*Fragaria*), Erdnuss (*Arachis hypogaea*), Exospermum (*Exospermum stipitatum*), Gardenie (*Gardenia jasminoides*), Gewürznelke (*Syzygium aromaticum*), Grapefruit (*Citrus xparadisi*), Guave (*Psidium guajava*), Haselnuss (*Corylus*), Himbeere (*Rubus idaeus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Jasmin (*Jasminum sambae*), schwarze Johannisbeere (*Ribes nigrum*), Kartoffel (*Solanum tuberosum*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Kohl (*Brassica*), Kokosnuss (*Cocos nucifera*), Lauch (*Allium porrum*), Mandarine (*Citrus reticulata*), Melone (*Cucumis melo*), Olive (*Olea*), Orange (*Citrus sinensis*), Orchidee (*Dendrobium superbum*), Palmfarn (*Cycas rumphii*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pfirsich (*Prunus persica*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Sauerkirsche (*Prunus cerasus*), Sojabohne (*Glycine max*), Süßkirsche (*Prunus avium*), Temple Orange (*Citrus reticulata* x *Citrus sinensis*), Tomate (*Solanum lycopersicum*; 3 bis 6 ppm), Weintraube (*Vitis*), Ylang-Ylang (*Cananga odorata*), Zwiebel (*Allium cepa*) und Zygogynum (*Zygogynum*) (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Aber auch in Brot, Haferflocken, Popkorn, Essig, Honig, Butter (2 ppm), Joghurt, Käse (0,2 bis 0,8 ppm), Milch, Fleisch, Olivenöl (0,02 ppm), Kakao, Kaffee, Tee, Bier (4 bis 64

ppm), Cidre, Cognac, Rum, Rumether, Sherry, Traubenweine und Whisky ist der Acetat-Ester enthalten (Burdock, 2001).

Verwendung: Ethylacetat ist einer der am häufigsten verwendeten Essigsäure-Ester (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999). In der Lebensmittelindustrie dient er sehr oft zur Imitation verschiedener Früchte und Alkoholika sowie zum Aromatisieren von Likören, Bonbons, Limonaden und Arzneizubereitungen (Arctander, 1969; Roth und Kormann, 1996). Man findet diesen Acetat-Ester in Backwaren, Fleischprodukten, Fleischsoßen, Fruchtsäften, Gelatine (bis zu 200 ppm), alkoholfreien wie alkoholischen Getränken, Kaugummi (bis zu 1500 ppm), Pudding (bis zu 200 ppm), Süßigkeiten und Tiefkühlkost (Burdock, 2001). Ethylacetat ist Hauptbestandteil vieler Speziallösemittel sowie ein gutes Lösemittel für Öle, Fette, Lacke und Kunstharze. Es findet zum Beispiel Verwendung bei der Herstellung von Cellophan, Celluloid, Collodiumwolle, Explosivstoffen, Klebstoffen (UHU), Kunstharz, Kunstleder, Kunstseide, Lacken, Nagellack, Nagellackentferner und Nitrocellulose oder zur Extraktion von Antibiotika (Falbe & Regitz, 1999). In der Parfümindustrie wird Ethylacetat nur selten eingesetzt (Arctander, 1969).

n-Propylacetat

Synonyme: *Acetic acid propyl ester; Acetic acid n-propyl ester; 1-Acetoxypropane; Essigsäurepropylester; Essigsäure-n-propylester; Propylacetat; Propyl acetate; n-Propyl acetat; N-Propyl acetate; 1-Propyl acetate; Propyl ethanoate; n-Propyl ethanoate;*

Herstellung und Eigenschaften: Das farblose, leicht bewegliche n-Propylacetat (Arctander, 1969; BASF, 1999f; Falbe & Regitz, 1999) entsteht bei der azeotropen Veresterung von n-Propanol mit Essigsäure (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Dieser Acetat-Ester ist leicht entflammbar und kann explosive Dampf-Luft-Gemische bilden (Arctander, 1969). Er hat einen charakteristischen, acetonartigen Geruch, der diffus, frisch, süßlich, ätherisch-fruchtig ist und an Birnen und Mandel erinnert (Arctander, 1969; BASF, 1999f; Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Die Dämpfe des leichtflüchtigen n-Propylacetat zeigen eine betäubende Wirkung und reizen die Atmungsorgane und Augen (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: In der Natur kommt n-Propylacetat in Pflanzen und Früchten vor wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Bergpapaya (*Carica pubescens*), Birne (*Pyrus*), Birnenmelone (*Solanum muricatum*), Erdbeere (*Fragaria*), Feige (*Ficus carica*), Guave (*Psidium guajava*), Jackfrucht (*Artocarpus heterophyllus*), schwarze Johannisbeere (*Ribes nigrum*),

Litchi (*Litchi chinensis*), Loquat (*Eriobotrya japonica*), Melone (*Cucumis melo*), Nektarine (*Prunus persica* var. *laevis*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pfirsich (*Prunus persica*), Prickly pear Kaktus (*Opuntia ficus-indica*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Ylang-Ylang (*Cananga odorata*), Exospermum (*Exospermum stipitatum*), Weintraube (*Vitis*) und Zygogynum (*Zygogynum*).

Außerdem findet man diesen Acetat-Ester in Apfelsaft, Essig, Honig, Kartoffelchips, Weizen- und Roggenbrot, Joghurt, Käse (Domiate, Feta, Gruyere), Rinderfett, Kakao, Arrak, Bier, Cidre, Cognac, Sake, Traubenweine, Bourbon- und Malz-Whisky (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie verwendet man n-Propylacetat sehr häufig in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Kaugummi, gefrorenen Milchprodukten, Pudding, Süßigkeiten (Burdock, 2001) und als Aromakomponente für Beeren und andere verschiedene Früchte (Arctander, 1969). Der Acetat-Ester hat ein gutes Lösevermögen für zahlreiche natürliche und synthetische Harze wie Cellulosenitrat, Acrylate, Kolophonium sowie Weichmacher, Wachse, Öle und Fette (Falbe & Regitz, 1999). Deshalb findet n-Propylacetat vorzugsweise in der Lack-, Druckfarben- und chemisch-technischen Industrie Verwendung. In der Patentliteratur wird n-Propylacetat neben anderen leichtflüchtigen Acetaten als umweltfreundliches, FCKW-freies Aerosolspray für verschiedene Wirkstoffe genannt (BASF, 1999f). Ferner setzt man diesen Acetat-Ester bei der Parfümherstellung ein (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999).

n-Butylacetat

Synonyme: *Acetic acid butyl ester; Acetic acid n-butyl ester; Butyl acetate; n-Butyl acetate; 1-Butyl acetate; Butyl ethanoate; n-Butyl ethanoate; Butanol acetate; Crystal sterling IRT; Essigsäure-n-butylester;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Gewinnung von n-Butylacetat erfolgt durch Veresterung von n-Butylalkohol mit Essigsäure (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Dieser Acetat-Ester kann oberhalb von 22°C explosive Dampf-Luft-Gemische bilden (Arctander, 1969). Die flüchtige, farblose Flüssigkeit hat einen charakteristischen, esterartigen, süßen, ätherisch-fruchtigen, etwas stechenden Geruch, der an reifes bis überreifes Obst, Birnen und Bananen erinnert (Arctander, 1969; BASF, 1999c; Burdock, 2001). Die Inhalation des Acetat-Esters führt zu Husten, Schwindel, Übelkeit, Kopf- und Halsschmerzen.

Vorkommen: Dieser Acetat-Ester ist Bestandteil verschiedener ätherischer Öle (Roth und

Kormann, 1996).

Er kommt in vielen Früchten und Pflanzen vor wie zum Beispiel Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Bergpapaya (*Carica pubescens*), Birne (*Pyrus*), Cupuassu (*Theobroma grandiflorum*), Erdbeere (*Fragaria*), Exospermum (*Exospermum stipitatum*), Jasmin (*Jasminum sambae*), Mango (*Mangifera indica*), Kussröschen (*Rosa chinensis*), Sojabohne (*Glycine max*), Ylang-Ylang (*Cananga odorata*) und Zygogynum (*Zygogynum*) (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie wird n-Butylacetat sehr häufig als Aromakomponente zur Imitation von Früchten verwendet (Arctander, 1969). Der Acetat-Ester ist Bestandteil von Apfelaromen, Backwaren, Cidre, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, gerösteten Erdnüssen, Honig, Käse, Kaugummi (200 bis 240 ppm), Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost (Arctander, 1969; Burdock, 2001). n-Butylacetat besitzt ein ausgezeichnetes Lösevermögen für Cellulosenitrat, Polymerisate, Harze, Fette und Öle. Deshalb ist der Ester ein wichtiges Lösemittel in der Lack-, Leder-, Papier- und chemisch-technischen Industrie. Ferner dient n-Butylacetat als Extraktionsmittel bei der Herstellung pharmazeutischer Präparate sowie als Komponente in Reinigungsmitteln, Essenzen und Riechstoffen (BASF, 1999c; Falbe & Regitz, 1999).

n-Pentylacetat

Synonyme: *Amylacetat; Amyl acetate; n-Amylacetat; Essigsäure-n-amylester; Essigsäure-pentylester; Essigsäure-n-pentylester; Pentanol acetate; Pentylacetat; Pentyl acetate;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Gewinnung von n-Pentylacetat erfolgt durch Veresterung von n-Pentylalkohol mit Essigsäure (Falbe & Regitz, 1999). Der Geruch des mittelflüchtigen n-Pentylacetat ist mild, Ester-artig, fruchtig, frisch bis süßlich-chemisch und erinnert an Birnen und Bananen (BASF, 1999d; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996). Dieser Acetat-Ester wirkt leicht schleimhautreizend (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: n-Pentylacetat findet man in Pflanzen und Früchten wie Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Erdbeere (*Fragaria*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Kussröschen (*Rosa chinensis*) und Ylang-Ylang (*Cananga odorata*) (Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970).

Außerdem konnte dieser n-Acetat-Ester in humanen Körperausdünstungen nachgewiesen werden (Albone, 1984).

Verwendung: n-Pentylacetat ist meist als Gemisch isomerer Essigsäurepentylester im Handel (BASF, 1999d; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996). Wegen seiner hohen Lösekraft für zahlreiche natürliche und synthetische Harze wie zum Beispiel Acrylate und Cellulosederivate, verwendet man diesen Acetat-Ester vorzugsweise in der Lackindustrie und als Harz-Lösemitte. Ferner kann dieser Ester als Bestandteil von Reinigungsmitteln eingesetzt werden. Da n-Pentylacetat eine geringe Wasserlöslichkeit aufweist, dient es als Extraktionsmittel für Stoffe aus wässrigen Systemen, zum Beispiel bei der Herstellung von Penicillin. Aber auch in der Chromatographie, Parfüm- und Aromenindustrie wird dieser Ester verwendet (BASF, 1999d; Falbe & Regitz, 1999).

n-Hexylacetat

Synonyme: *Acetic acid hexyl ester; Essigsäurehexylester; Essigsäure-n-hexylester; Hexanol acetate; Hexyl acetate; n-Hexyl acetate; l-Hexyl acetate; Hexyl alcohol acetate; Hexyl ethanoate; n-Hexyl ethanoate; Methylamyl acetate;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Synthese von n-Hexylacetat erfolgt durch Kochen von n-Hexylalkohol mit einem Überschuss an Essigsäure in Anwesenheit von konzentrierter Schwefelsäure (Burdock, 2001). Der Acetat-Ester hat einen angenehmen, blumigen und fruchtigen Geruch, der an Apfel, Birne und Kirsche erinnert (Burdock, 2001).

Vorkommen: Man findet n-Hexylacetat zum Beispiel in ätherischen Ölen (Roth und Kormann, 1996) wie Zitruschalenöl und Kamillenöl (*Matricaria*).

Ferner ist der Acetat-Ester in Pflanzen und Früchten enthalten wie Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Birne (*Pyrus*), Kulturheidelbeere (*Vaccinium corymbosum*), Blumenkohl (*Brassica oleracea var. botrytis*), Bohne (*Phaseolus*), Bourbon-Vanille (*Vanilla planifolia*), Brombeere (*Rubus arcticus*, *Rubus stellatus*), chinesische Dattelpflaume (*Diospyros kaki*), Erbse (*Pisum*), Exospermum (*Exospermum stipitatum*), Fichte (*Picea*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Gardenie (*Gardenia jasminoides*), Gartenerdbeere (*Fragaria xananassa*), Guave (*Psidium guajava*), Heckenkirsche (*Lonicera americana*), Himbeere (*Rubus idaeus*), schwarze Johannisbeere (*Ribes nigrum*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Liebstöckelblätter (*Levisticum officinale*), Lulopflaume (*Solanum quitoense*), Mango (*Mangifera indica*), Mangosteen (*Garcinia mangostana*), Melone (*Cucumis melo*), Muskateller-Salbei (*Salvia sclarea*), Nektarine (*Prunus persica var. laevis*), Olive (*Olea*), Oregano (*Origanum vulgare*), Passionsfrucht

(*Passiflora edulis*), Pfirsich (*Prunus persica*), Quitte (*Cydonia oblonga*), Ragwurz (*Ophrys*), Rose (*Rosa*, *Rosa chinensis*, *Rosa rugosa*, *Rosa setate* x *Rosa rugosa*), Sojabohne (*Glycine max*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Süßkirsche (*Prunus avium*), Weintraube (*Vitis*) und Zygogynum (*Zygogynum*).

Dieser Ester kommt aber auch in Fruchtaromen (z.B. *Fragaria vesca*), (Zitrus-)Säften, Keimöl, Sauerkraut, Roggenbrot, Käse, gebratenen Rindfleisch, Kaffee, Tee, Bier, Apfel- und Birnenbrand, Cidre, Cognac, Rum, Sherry, Traubenweine sowie in Whisky vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie verwendet man n-Hexylacetat zur Herstellung von Fruchtaromen (Falbe & Regitz, 1999), Backwaren, Fleischprodukten, Gelatine, in alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Kaugummi, gefrorenen Milchprodukten, Pudding und Süßigkeiten (Burdock, 2001).

n-Heptylacetat

Synonyme: *Acetate C-7; Acetic acid heptyl ester; 1-Acetoheptane; Enanthic acetate; Essigsäure-n-heptylester; n-Heptanoic acetate; Heptanyl acetate; Heptyl acetate; n-Heptyl acetate; 1-Heptyl acetate; n-Heptyl ethanoate; Oenanthic acetate;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Synthese von n-Heptylacetat erfolgt aus n-Heptylalkohol und Acetylchlorid in Äther-Lösung in Anwesenheit von Magnesiumstaub (Burdock, 2001) oder durch direkte Veresterung von n-Heptanol mit Essigsäure unter azeotropen Bedingungen (Arctander, 1969). Der Geruch dieser farblosen Flüssigkeit ist fettig, erdig-grün, pilzartig, süßlich-fruchtig, leicht blumig, mit einem angenehmen blätterartigen Unterton und erinnert an Ananas und Birne (Arctander, 1969; Burdock, 2001).

Vorkommen: n-Heptylacetat findet man in der Natur zum Beispiel in Zitruschalenölen, Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Birne (*Pyrus*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Melone (*Cucumis melo*), Japanische Pflaume (*Prunus salicina*), Quitte (*Cydonia oblonga*) und Ragwurz (*Ophrys*). Ferner kommt dieser Acetat-Ester in Blue-Käse, Rinderfett, Bier, Malz-Whisky, Rum und Schaumwein vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993).

Verwendung: n-Heptylacetat wird in der Lebensmittelindustrie in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Kaugummi, Pudding, Süßigkeiten, Tiefkühlkost (Burdock, 2001) und sehr häufig als Aromakomponente zur Imitation von Früchten

verwendet (Arctander, 1969). In der Parfümindustrie dient der Acetat-Ester zur Herstellung von Blumendüften (Arctander, 1969).

n-Octylacetat

Synonyme: *Acetate C-8; Acetic acid octyl ester; Capryl acetate; Caprylyl acetate; Essigsäureoctylester; Essigsäure-n-octylester; 1-Octanol acetate; Octanyl acetate; n-Octanyl acetate; Octyl acetate; n-Octyl acetate; 1-Octyl acetate; Octyl alcohol acetate; n-Octyl ethanoate;*

Herstellung und Eigenschaften: Dieser Essigsäure-Ester entsteht bei der azeotropen Veresterung von n-Octanol mit Essigsäure (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Das farblose, flüssige n-Octylacetat riecht fruchtig, leicht fettig, wachsartig-blumig, grün, hat einen leicht hölzernen, Pilz-ähnlichen Unterton und erinnert an Äpfel und Birnen (Arctander, 1969; Burdock, 2001).

Vorkommen: Man findet n-Octylacetat in ätherischen Ölen (Roth und Kormann, 1996) von Riesenbärenklau (*Heracleum giganteum*), grünem Tee (*Camellia sinensis*), Orangen- (*Citrus aurantium*), Zitronen- (*Citrus limon*), Grapefruit- (*Citrus xparadisi*), Mandarinen- (*Citrus reticulata*), Satsuma-Mandarinen- (*Citrus reticulata* var. *unshiu*) und Pomeleschalen (*Citrus maxima* cv. *pomelo*).

Der Acetat-Ester ist in Pflanzen und Früchten enthalten wie Apfel (*Malus*), Basilikum (*Ocimum basilicum*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Hyacinthe (*Hyacinthus*), Nektarine (*Prunus persica* var. *laevis*) und Ragwurz (*Ophrys*, *Ophrys fusca*, *Ophris tenthredinifera*).

Außerdem kommt n-Octylacetat in Weizenbrot, Cheddar Käse, Rotwein und Schaumwein vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie dient n-Octylacetat als Aromakomponente zur Imitation von Früchten wie Apfel, Beeren, Birne, Pfirsich und Zitrone (Arctander, 1969). Außerdem wird der Acetat-Ester in Backwaren, alkoholfreien Getränken, Süßigkeiten sowie Tiefkühlkost verwendet (Burdock, 2001). n-Octylacetat wird in sehr niedrigen Konzentrationen auch in der Parfümindustrie eingesetzt, zum Beispiel für fruchtig-hölzerne oder zitrusartige Parfümnoten (Arctander, 1969).

iso-Propylacetat

Synonyme: *Dimethyl carbinyl acetate; Essigsäureisopropylester; iso-Propylacetat; isopropyl acetate; 2-Propyl acetate;*

Herstellung und Eigenschaften: Iso-Propylacetat entsteht bei der azeotropen Veresterung von iso-Propylalkohol mit Essigsäure (Arctander, 1969). Diese farblose Flüssigkeit ist im Vergleich zu n-Propylacetat flüchtiger, im Übrigen sind die beiden Ester in ihren Eigenschaften sehr ähnlich. So ist zum Beispiel der Geruch dieses Isomers, ähnlich dem Geruch von n-Propylacetat, süßlich, ätherisch-fruchtig, etwas faulig, alkoholisch und erinnert an Mandeln (Arctander, 1969).

Vorkommen: In der Natur ist iso-Propylacetat im Apfel (*Malus*) sowie der Orchidee (*Dendrobium superbum*) enthalten (Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970).

Verwendung: Dieser Acetat-Ester wird in der Lebensmittelindustrie häufig als Aromakomponente zur Imitation von Fruchtdüften und Likören (Arctander, 1969), ferner als Lösemittel für Cellulose-Derivate, Öle und Fette, sowie in der Parfümherstellung (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999) verwendet.

iso-Butylacetat

Synonyme: *Acetic acid isobutyl ester; Acetic acid 2-methylpropyl ester; Essigsäureisobutylester; iso-Butylacetat; Isobutyl acetate; Isobutyl ethanoate; 2-Methylpropyl acetate; 2-Methyl-1-propyl acetate; beta-Methylpropyl ethanoate; 2-Methylpropyl ethanoate;*

Herstellung und Eigenschaften: Das Isomer wird durch direkte Veresterung von iso-Butylalkohol mit Essigsäure gewonnen (Arctander, 1969; Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). iso-Butylacetat kann oberhalb von 22°C explosive Dampf-Luft-Gemische bilden (Arctander, 1969). Die farblose Flüssigkeit hat einen sehr flüchtigen, esterartigen blumigen (Hyacinthe-Rose), ätherischen, Rum-ähnlichen Geruch, mit einer deutlichen Fruchtnote, die an Ananas, Banane, Johannisbeere und Birne erinnert (Arctander, 1969; BASF, 1999a; Burdock, 2001).

Vorkommen: iso-Butylacetat findet man im Rainfarnöl (*Chrysanthemum vulgare*) und im Öl der Römischen Kamille (*Chamaemelum nobile*).

Ferner ist der Acetat-Ester in Pflanzen und Früchten enthalten wie in Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Birne (*Pyrus*), Bubbia (*Bubbia*), Erdbeere (*Fragaria*), Exospermum

(*Exospermum stipitatum*), Feige (*Ficus carica*), Guave (*Psidium guajava*), Johannisbeere (*Ribes*), Kapstachelbeere (*Physalis peruviana*), Litchi (*Litchi chinensis*), Mango (*Mangifera indica*), Melone (*Cucumis melo*), Lulopflaume (*Solanum quitoense*), Nektarine (*Prunus persica* var. *laevis*), Olive (*Olea*), Orchidee (*Cymbidium*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pflaume (*Prunus domestica*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Tamarinde (*Tamarindus indica*), Weintraube (*Vitis*) und Zygogynum (*Zygogynum*).

Außerdem ist iso-Butylacetat in Essig, Weizenbrot, Gruyerekäse, Parmesankäse, Rinderfett, Kakao, Bier, Bantu-Bier, Apfel- und Pflaumenbrand, Cidre, Cognac, Pflaumenwein, Rum, Sake, Sherry, Traubenweine sowie in Whisky enthalten (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993).

Verwendung: Iso-Butylacetat wird in der Lebensmittelindustrie häufig als Aromakomponente zur Imitation von Früchten verwendet sowie in Lebensmitteln wie Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Käse, Kaugummi (bis zu 900 ppm), gefrorenen Milchprodukten, Pudding und Süßigkeiten (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Da dieses Isomer ein gutes Lösevermögen für Cellulosenitrat, Polymerisate, viele Harze und Öle besitzt, dient es als wichtiges Lösemittel in der Lack- und chemisch-technischen Industrie (BASF, 1999a). Ferner findet iso-Butylacetat in der Parfümindustrie Verwendung (Arctander, 1969) und kann wegen seines angenehmen, esterartigen Geruchs und seines guten Lösevermögens zum Beispiel zur Herstellung von Reinigungsmitteln, Essenzen und Klebstoffen eingesetzt werden (BASF, 1999a; Arctander, 1969).

iso-Pentylacetat

Synonyme: *Acetic acid isopentyl ester; Acetic acid, 3-methylbutyl ester; I-Amyl acetat; Amylacetic ester; Bananenöl; Banana oil; Birnenether; 1-Butanol, 3,methyl-, acetate; Common amyl acetate; Essigsäureisoamylester; iso-Amylacetat; isoamyl acetate; Isoamyl ethanoat; iso-Pentyl acetate; Isopentyl acetate; Isopentyl alcohol acetate; Isopentyl ethanoate; 3-Methyl-1-butanol, acetate; β -Methylbutyl acetate; 3-Methylbutyl acetate; 3-Methyl-1-butylacetate; 3-Methyl-1-butyl acetate; 2-Methylbutyl ethanoate; 3-Methylbutyl ethanoate; „Pear ether“; „Pear oil“;*

Herstellung und Eigenschaften: Gewöhnlich wird iso-Pentylacetat durch Veresterung von kommerziellem iso-Pentylalkohol mit Essigsäure unter azeotropen Bedingungen gewonnen

(Arctander, 1969; Burdock, 2001). Dieses leicht schleimhautreizende Isomer hat einen sehr flüchtigen, fruchtig-frischen, süßlichen, kräftigen, leicht Übelkeit verursachenden Geruch (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Verdünnt erinnert die farblose Flüssigkeit an Apfel, Birne und Banane (Arctander, 1969), deshalb wird dieser Acetat-Ester oft auch als Birnenether oder Bananenöl bezeichnet (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: Iso-Pentylacetat wird als Hauptkomponente des Alarmpheromon-Cocktails bei Bienenarten sezerniert (Bestmann & Vostrowsky, 1993). Man findet den Ester im Öl der Römischen Kamille (*Chamaemelum nobile*) sowie im Rainfarnöl (*Tanacetum vulgare*) (Roth und Kormann, 1996).

Ferner ist der Acetat-Ester in Früchten und Pflanzen enthalten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Bergpapaya (*Carica pubescens*), Birne (*Pyrus*), Bohne (*Phaseolus*), Bubbia (*Bubbia*), Cherimoya (*Annona cherimola*), Erdbeere (*Fragaria*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Johannisbeere (*Ribes*), Guave (*Psidium guajava*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Litchi (*Litchi chinensis*), Mango (*Mangifera indica*), Melone (*Cucumis melo*), Lulopflaume (*Solanum quitoense*), Nektarine (*Prunus persica* var. *laevis*), Olive (*Olea*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pfirsiche (*Prunus persica*), Pflaume (*Prunus domestica*), Pilze, Plumcot (*Prunus dasycarpa*), Quitte (*Cydonia oblonga*), Soyabohne (*Glycine max*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Weintraube (*Vitis*) und Zygogynum (*Zygogynum*).

Außerdem kommt iso-Pentylacetat in Holunderbeerensaft (*Sambucus nigra*), Essig, Sauerkraut, Shoyu (fermentiertes Soya-Ahydrolysat), Malz, Weizen- und Roggenbrot, Butter, Käse, Milch, konserviertem Schweinefleisch, Kakao, Tee, Bier, Cidre, Cognac, Rum, Sake, Sherry, Traubenweine und Whisky vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: Dieser Acetat-Ester wird häufig als Aromakomponente zur Imitation von Früchten eingesetzt (Arctander, 1969). So ist das iso-Pentylacetat zu 50% im Bananenaroma enthalten (Falbe & Regitz, 1999), aber auch in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien wie alkoholischen Getränken, Kaugummi (bis zu 3000 ppm), Konditorwaren, gefrorenen Milchprodukten, Pudding, Süßigkeiten (bis zu 200 ppm), Dessertsoßen und Zuckerguss (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Ferner dient dieses Isomer als Lösemittel in Nagellacken, Nagellackentfernern, Lacken und Harz, zur Reinigung von Penicillin, in der Chromatographie sowie in der Parfümindustrie (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999).

3.4.2.2 Aliphatische Alkohole

Alkohole sind Hydroxy-Derivate von aliphatischen und alicyclischen Kohlenwasserstoffen. Je nach Anzahl der Hydroxy-Gruppen im Molekül unterscheidet man ein-, zwei-, drei- und etc.-wertige Alkohole (Falbe & Regitz, 1999). Die Anzahl der weiteren Kohlenstoffatome, die an das C-Atom mit der OH-Gruppe gebunden sind, bestimmt, ob es sich um primäre, sekundäre oder tertiäre Alkohole handelt (Falbe & Regitz, 1999; Mortimer, 1987). Es gibt eine Vielzahl an Methoden, Alkohole herzustellen, wie zum Beispiel die Hydratisierung von Alkenen, Hydroborierung, Hydrolyse von Alkylhaliden, Verseifung von Estern oder Reduktion von Carbonyl- beziehungsweise Carboxyl-Gruppen. Einige niedere Alkohole, dazu gehören unter anderem Methanol, Ethanol und die Butanole, werden durch Gärung gewonnen und durch Hefe produziert (Ethanol, 1-Propanol, 1-Butanol, 1-Hexanol) (Maarse, 1991). Einwertige primäre Alkohole, mit ein bis drei Kohlenstoffatomen sind leicht bewegliche Flüssigkeiten, die sich mit Wasser beliebig mischen (Falbe & Regitz, 1999). Alkohole mit vier bis zwölf Kohlenstoffatomen stellen ölige Flüssigkeiten dar. Dementsprechend nimmt die narkotische Wirkung der Alkohole mit der Zahl der CH₂-Gruppen bis Pentanol zu und dann wegen der geringeren Wasserlöslichkeit bei den höheren Alkoholen wieder ab (Brockhaus, 1986a). Die Dämpfe einiger in dieser Arbeit untersuchten Alkohole reizen die Augen und Atemwege. Der Kontakt mit der brennbaren, farblosen Flüssigkeit führt zu Reizung oder Verätzung der Haut und der Augen. Zum Teil wird die Flüssigkeit auch über die Haut aufgenommen. Der durch Konsum alkoholhaltiger Getränke aufgenommene Alkohol wirkt schmerzlindernd und setzt das Reaktionsvermögen herab.

Infolge von Wasserstoffbrückenbindungen liegen die Siedepunkte der Alkohole bedeutend höher als die der entsprechenden Kohlenwasserstoffe. Mit jedem weiteren Kohlenstoffatom steigt der Siedepunkt durchschnittlich um 19°C. Sekundäre und tertiäre Alkohole haben einen niedrigeren Siedepunkt als primäre (Falbe & Regitz, 1999). Im Allgemeinen sind Alkohole sehr reaktionsfreudig. Ihre Isomere zeigen deutliche Unterschiede in ihrem Verhalten. So werden primäre Alkohole zu Aldehyden und weiter zu Carbonsäuren oxidiert, aus den sekundären entstehen Ketone. Die tertiären Alkohole bleiben unter analogen Bedingungen unverändert. Viele Alkohole liegen in der Natur frei oder in Form ihrer Ester vor, wie zum Beispiel Glycerin in Fetten, Ethanol in gegorenen Fruchtsäften oder die Pentanole, die zu etwa 70% im Fuselöl enthalten sind. Die in der vorliegenden

Arbeit getesteten Alkohole kommen unter anderem im Wein (Ethanol, 1-Propanol, 1-Butanol, 1-Pentanol, 1-Hexanol, 1-Heptanol und 1-Octanol) und Bier (Ethanol, 2-Butanol, 1-Pentanol, 2-Pentanol) vor (Maarse, 1991). Ferner konnten sie auch als flüchtige Komponenten in den Körperausdünstungen von Menschen nachgewiesen werden (Albone, 1984). Aliphatische Alkohole gehören zu den wichtigsten Riechstoffen, die in ätherischen Ölen und den meisten Früchten vorkommen (Brockhaus, 1986a; Falbe & Regitz, 1999; Nursten, 1970). Einige Alkohole haben sogar Pheromon-Charakter (Falbe & Regitz, 1999). Verwendung finden Alkohole als Lösemittel in Labor und Technik, zur Herstellung von Estern für Aromen, Parfüm- und Pharmaindustrie, von Tensiden, von Monomeren und als Rohstoffe für die Herstellung anderer Organika (Falbe & Regitz, 1999).

Ethanol

Synonyme: *Absolute ethanol; Aethylalkohol; Alcohol; Alcohol anhydrous; Algrain; „Alkohol“; Anhydrol; Cologne spirit; dehydrated Alcohol; Denatured ethanol; diluted alcohol; Ethanol solution; undenatured Ethanol; Ethyl alc; Ethyl alcohol; Ethyl alcohol anhydrous; Ethyl alcohol undenatured; Ethylalkohol; Ethyl hydrat; Ethyl hydroxide; Fein-Branntwein; Fermentation alcohol; Grain alcohol; Methylcarbinol; Molasses alcohol; Primasprit; Potato alcohol; Spirit; Spirits of wine; Spiritus vini; Weingeist;*

Herstellung und Eigenschaften: Ethanol wird hauptsächlich durch alkoholische Gärung erzeugt (Burdock, 2001; Roth und Kormann, 1996). Es werden vorwiegend Einfachzucker wie Glucose oder Fructose aus Trauben, Beeren und Obst in Gegenwart von Hefepilzen, die als Enzyme wirken und den biochemischen Gärungsprozess ermöglichen, zu Ethanol und Kohlenstoffdioxid abgebaut. Hierbei entsteht ein Alkoholerzeugnis mit einer maximalen Alkoholkonzentration von 18%, da die Hefezellen oberhalb dieser Konzentration zugrunde gehen. Durch mehrfaches Destillieren, wie beim sogenannten Schnapsbrennen, erhält man ein azeotropes Alkohol-Wasser-Gemisch mit einem Alkoholgehalt von ca. 95%. Wasserfreien, 100%-igen Alkohol erhält man durch erneute Destillation und Zugabe eines wasserentziehenden Stoffes, zum Beispiel geglühtes, weißes Kupfersulfat oder gebrannten Kalk. Technisch kann Ethanol durch eine Hydratisierung aus Ethen hergestellt werden. Diese Reaktion findet unter Hitze, hohem Druck und mit Hilfe von Phosphorsäure statt. Das würzig, süß-ätherisch riechende und brennend schmeckende Ethanol ist eine farblose, leicht entzündliche, hygroskopische Flüssigkeit (Falbe & Regitz, 1999), die in kleinen Mengen auf den Menschen anregend wirkt und in größeren Mengen konsumiert,

berauschend wirkt (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Der reine, 100%-ige Alkohol gilt als teratogen. Der normale, physiologische Ethanolgehalt des menschlichen Blutes beträgt 0,002-0,003% (Falbe & Regitz, 1999). Durch den Genuss von alkoholischen Getränken aufgenommen, gelangt Ethanol über die Verdauungsorgane in den Blutkreislauf. Da dieser Alkohol sowohl fett- als auch wasserlöslich ist, geht er besonders leicht in die fettreichen Gehirn- und Nervenzellen, wo er in geringen Dosen anregend wirkt und in hohen Dosen narkoseähnliche Symptome hervorruft (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: In der freien Natur kommt Ethanol überall da vor, wo nasse, zucker- oder stärkehaltige Substanzen durch die allgegenwärtigen Hefezellen vergoren werden, wie zum Beispiel in verfaulem Fallobst (Falbe & Regitz, 1999).

Man findet diesen Alkohol aber auch in Pflanzen und Früchten wie Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Blumenkohl (*Brassica oleracea var. botrytis*), Bohne (*Phaseolus*), Brombeere (*Rubus arcticus*, *Rubus stellatus*), Erdbeere (*Fragaria*), Erdnuss (*Arachis hypogaea*), Gardenie (*Gardenia jasminoides*), Gurke (*Cucumis sativus*), Haselnuss (*Corylus*), Jackfrucht (*Artocarpus heterophyllus*), schwarzer Johannisbeere (*Ribes nigrum*), Kakaobohne (*Theobroma cacao*), Karottenwurzel (*Daucus*), Kirsche (*Prunus*), Kohl (*Brassica*), Mandarine (*Citrus reticulata*), Meerrettich (*Armoracia lapathifolia*), Orange (*Citrus sinensis*), Orchidee (*Cymbidium*, *Dendrobium superbum*), Ragwurz (*Ophrys*), Rose (*Rosa*), Rosenkohl (*Brassica oleracea var. gemmifera*), Satsuma-Mandarine (*Citrus reticulata var. unshiu*), Temple Orange (*Citrus reticulata x Citrus sinensis*) und Tomate (*Lycopersicon esculentum*) (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Außerdem ist Ethanol in Apfelaroma, Apfelessenz, Apfelsaft, Brot, Käse (Bleu, Cheddar, Schweizer Käse), Rinderfett, Rindfleischextrakt, Schinkenspeck, Kaffee und Sahne enthalten (Burdock, 2001).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie verwendet man Ethanol in Backwaren, Eiscremes, Fleischsoßen, Fruchtsäften, Gelatine, alkoholfreien wie alkoholischen Getränken, Kaugummi, Konfekt, Milchprodukten, Pudding, Relish, Süßigkeiten, Tiefkühlkost, Würzen und Zuckerguss (Burdock, 2001), in welchen zwischen 200 bis 2000 ppm enthalten ist (Arctander, 1969). Die Hauptmenge an Ethanol wird in Form von alkoholischen Getränken für Genusszwecke produziert (Falbe & Regitz, 1999), wie Branntwein aus Trauben, Whisky aus Getreide, Schnaps aus Kartoffeln, Rum aus Zuckerrohr, Arak aus Reis, Tequila aus Agavensaft, usw. (Arctander, 1969). Das reine Ethanol

wirkt auf Organismen aller Art stark giftig. Es denaturiert bei Mikroorganismen das Protoplasmaprotein, so dass zum Beispiel Bakterien in 70%igem Ethanol abgetötet oder in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Deshalb verwendet man Ethanol auch als Konservierungsmittel im Haushalt und für anatomische Präparate oder als Desinfektionsmittel (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999). In der Technik gilt dieser Alkohol als wertvolles Lösemittel für Fette, Öle und Harze und wird vor allem in der Lack- und Firnisfabrikation, sowie zur Herstellung von Essenzen verwendet (Falbe & Regitz, 1999). Ethanol ist das wichtigste Lösemittel für Duftstoffe (Arctander, 1969) und Kosmetika, wie Rasier- und Haarwasser (Falbe & Regitz, 1999). Wegen seinem hohen Heizwert wird er in Form von Brennspritus oder des sogenannten Hartspiritus als Brennstoff sowie im Gemisch mit Benzin als Motortreibstoff (Gasohol) benutzt (Falbe & Regitz, 1999). Früher diente Ethanol in Verbindung mit flüssigem Sauerstoff auch als Raketentreibstoff (V2-Rakete). Ferner wird Ethanol als Ausgangsmaterial für viele Chemikalien, zum Beispiel für Chloroform, Diethylether, Ethylacetat, Ethylchlorid, Farbstoffe und pharmazeutische Präparate eingesetzt (Falbe & Regitz, 1999; Maarse, 1991).

1-Propanol

Synonyme: *Ethylcarbinol; Ethyl carbinol; 1-Hydroxypropan; 1-Hydroxypropane; Propanol; n-Propanol; n-Propan-1-ol; Propanol-1; 1-Propanol; Propan-1-ol; Propyl alcohol; Propylalkohol; n-Propyl alcohol; n-Propylalkohol; 1-Propyl alcohol; Propylic alcohol;*

Herstellung und Eigenschaften: Das niederviskose 1-Propanol entsteht zum Beispiel als Gärungsprodukt durch *Clostridien*. Die Synthese erfolgt durch fraktionierte Destillation von Fuselöl, durch Oxo-Synthese aus Ethylen und durch Oxidation von Propan (Falbe & Regitz, 1999). Außerdem kann 1-Propanol während der fraktionierten Destillation von Wein oder der Rectifikation von Ethanol isoliert werden (Burdock, 2001). Dieser Alkohol hat einen charakteristischen reifen, fruchtigen Duft und einen alkoholischen, leicht betäubenden und stechenden Geruch (Burdock, 2001), der wesentlich angenehmer ist als der höherer Alkohole. Im Allgemeinen ähnelt dieser Alkohol in seinen Eigenschaften dem Ethanol. So ruft er eingenommen Erscheinungen wie Rauschzustand, Schwindel und Bewusstlosigkeit hervor (Falbe & Regitz, 1999). Die Dämpfe des schleimhautreizenden 1-Propanol wirken betäubend (Roth und Kormann, 1996).

Vorkommen: 1-Propanol ist zum Beispiel enthalten in Ananas (*Ananas comosus*), Apfel

(*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Bohne (*Phaseolus*), Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*), Endivie (*Cichorium endivia*), Erdbeere (*Fragaria*), Erbse (*Pisum*), Himbeere (*Rubus idaeus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Jackfrucht (*Artocarpus heterophyllus*), Lauch (*Allium porrum*), Loquat (*Eriobotrya japonica*), Orange (*Citrus sinensis*), Temple Orange (*Citrus reticulata* x *Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pilze, Pflaume (*Prunus domestica*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Prickly pear Kaktus (*Opuntia ficus-indica*), Quitte (*Cydonia oblonga*), chinesische Dattelpflaume (*Diospyros kaki*), Reis (*Oryza sativa*), Wildreis (*Zizania aquatica*), Soyabohne (*Glycine max*), Kapstachelbeere (*Physalis peruviana*), Süßkirsche (*Prunus avium*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Trüffel (*Tuber*), Weintraube (*Vitis*) und Zwiebel (*Allium cepa*).

Außerdem findet man 1-Propanol in Orangensaft, gerösteten Erdnüssen (*Arachis hypogaea*) und Haselnüssen (*Corylus*), Haferflocken, Reiskleie, Essig, Honig, verschiedenen Brotsorten, Butter, vielen Käsesorten, fetten Fisch, Fischöl, Venusmuscheln (*Veneridae*), Hammelfleisch, gekochtem Rindfleisch, Schweinefleisch, Kakao, Tee, Armagnac, Arrak, Bier, Anis-, Apfel-, Pflaumen- und Birnenbrand, Cidre, Cognac, Gin, Rum, Sake, Sherry, Traubenweine, Weinbrand, Bourbon-Whisky, Irish Whisky, Scotch blended Whisky, Malz-Whisky und vor allem in Fuselölen, die bei der Destillation von Alkoholika entstehen (Burdock, 2001; Maarse, 1991; Nursten, 1970; Roth und Kormann, 1996).

Verwendung: Verwendung findet dieser Alkohol in der Lebensmittelindustrie in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Kaugummi, gefrorenen Milchprodukten, Pudding und Süßigkeiten (Burdock, 2001). 1-Propanol dient als Lösemittel hauptsächlich für Druckfarben, für Fette, Harze, Lacke, Wachse sowie Zellulose-Ester (BASF, 1999e; Roth und Kormann, 1996), zur Herstellung von Propylacetat, als Hautdesinfektionsmittel, Dispergiermittel in Bohnerwachsen, Reinigungsmittel, Klebstoffen und als Fließmittel in der Chromatographie (Falbe & Regitz, 1999). Außerdem verwendet man diesen Alkohol in Enteisungsflüssigkeiten, als Extraktionsmittel und als Schlepptmittel bei Azeotropdestillationen. Bei der Herstellung von Insektiziden, Herbiziden und Arzneimitteln wird 1-Propanol als Ausgangsmaterial eingesetzt (BASF, 1999e). In der Kosmetik benutzt man den Alkohol als Lösungs- und Verdünnungsmittel für Gesichts-, Haar- und Rasierwässer (Roth und Kormann, 1996).

1-Butanol

Synonyme: *Butanol; Butanol-1; n-Butanol; Butan-1-ol; n-Butan-1-ol; Butyl alcohol; Butylalkohol; n-Butyl alcohol; n-Butylalkohol; Butyric or normal primary butyl alcohol; Hemostyp; 1-Hydroxybutane; Methylolpropane; Normal primary butyl alcohol; Propyl carbinol; Propylcarbinol; n-Propyl carbinol; Propyl methanol; Propylmethanol;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Gewinnung von 1-Butanol erfolgt synthetisch aus Acetylen oder über Fermentation von Glycerol, Mannit, Stärke und Zucker mit Hilfe von *Bacillus butylicus*, manchmal verstärkt durch die Anwesenheit von *Clostridium acetobutyricum* (Arctander, 1969; Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Dieser leicht ölige, niederviskose Alkohol riecht ähnlich wie 1-Pentanol, nach Fusel, etwas weinchemisch, erinnert an Aceton (Arctander, 1969; Burdock, 2001; BASF, 1999b). Flüssigkeit und Dampf reizen die Haut, Schleimhäute, Atemwege und Augen. In hoher Konzentration wirken die Dämpfe narkotisierend (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: 1-Butanol findet man zum Beispiel in Pfefferminzöl aus Brasilien (*Mentha x piperita*).

Der Alkohol ist ferner in Pflanzen und Früchten enthalten wie Schafgarbe (*Achillea ageratum*), Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Bananenstrauch (*Michelia figo*), Champignon (*Agaricus bisporus*), Cherimoya (*Annona cherimolia*), Erdbeere (*Fragaria*), Guave (*Psidium guajava*), Jackfrucht (*Artocarpus heterophyllus*), Jasmin (*Jasminum sambae*), schwarze Johannisbeere (*Ribes nigrum*), Orange (*Citrus sinensis*), Temple Orange (*Citrus reticulata* x *Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*) und Tomate (*Solanum lycopersicum*).

Außerdem kommt 1-Butanol in Apfelaroma, gekochtem Spargel (*Asparagus officinalis*), erhitzter Butter, Parmesankäse, Schweizer Käse, Tee, Armagnac, Cidre, Cognac und Rum vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie findet man 1-Butanol häufig als Aromakomponente zur Imitation von Butter, Früchten und Likören (Arctander, 1969), vor allem in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Pudding, Tiefkühlkost und Süßigkeiten (Burdock, 2001). Ein großer Anteil an reinem 1-Butanol wird von der Lackindustrie als Lösemittel für die Lackzubereitung eingesetzt. So erhöht der Zusatz von 1-Butanol die Weißanlaufbeständigkeit, verbessert in vielen Fällen das Lösevermögen und erniedrigt die Viskosität der Lösungen (BASF, 1999b). Ferner kann man den Alkohol als Lösemittel (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999) für Farbstoffe, Nagellacke (Roth

und Kormann, 1996), Kunststoffe, Öle, Fette und Wachse, als Zusatz in Reinigungsmitteln und Polituren sowie als Anfeuchtungsmittel für Kollodiumwolle verwenden (BASF, 1999b). Als Zusatz in Kraftstoffen (Burdock, 2001) für Ottomotoren verhindert 1-Butanol die Vereisung des Vergasers (BASF, 1999b). Bei der Papier- und Dünnschichtchromatographie dient der Alkohol als Laufmittel. In der Textilindustrie findet er Verwendung als Lösevermittler, zum Beispiel als Zusatz in Spinnbädern oder beim Einfärben von Kunststoffen (als Carrier). Weiter verwendet man 1-Butanol als Ausgangsmaterial zur Herstellung von Herbiziden und Flotationschemikalien sowie für die Synthese von Estern und Ethern, die als Weichmacher, Lösemittel (BASF, 1999b) und Duftstoffkomponenten in der Parfümindustrie dienen (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Außerdem kann 1-Butanol als Extraktionsmittel (Falbe & Regitz, 1999) zur Gewinnung von Arzneimittelwirkstoffen und Naturstoffen wie Antibiotika, Hormonen, Vitaminen, Alkaloiden und Kampfer eingesetzt werden (BASF, 1999b; Burdock, 2001).

1-Pentanol

Synonyme: *Amyl alcohol; Amylalkohol; n-Amyl alcohol; n-Amylalkohol; normal Amyl alcohol; normaler Amylalkohol; Primary amyl alcohol; Primärer Amylalkohol; Amylol; Butyl carbinol; n-Butylcarbinol; n-Butyl carbinol; Pentanol; n-Pentanol; n-Pentan-1-ol; Pentan-1-ol; Pentanol-1; Pentasol; Pentyl alcohol; Pentylalkohol; n-Pentyl alcohol; n-Pentylalkohol; 1-Pentyl alcohol; Pentylalkohol; n-Pentylalkohol; 1-Pentylalkohol;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Herstellung von n-Pentylalkohol erfolgt durch Hydrogenierung von Pentanal mit Natriumamalgam oder aus Amylchlorid (Burdock, 2001). 1-Pentanol hat einen brennenden Geschmack und einen überwiegend unangenehmen, chemischen, Übelkeit erregenden und nur in starker Verdünnung angenehmen, bananenartigen Geruch (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Diese ölige, farblose bis blassgelbe Flüssigkeit (Arctander, 1969; Roth und Kormann, 1996) ist stärker giftig und berauschend als Ethylalkohol (Burdock, 2001). Sie kann über die Haut aufgenommen werden, reizt die Schleimhäute und wirkt narkotisch (Falbe & Regitz, 1999). Eingenommen verursacht der Alkohol Kopfschmerzen und Husten (Arctander, 1969; Roth und Kormann, 1996).

Vorkommen: In der Natur findet man 1-Pentanol in Pflanzen wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Brombeere (*Rubus fruticosus*), Banane (*Musa*), Champignon (*Agaricus bisporus*), Erdbeere (*Fragaria*), Erbse (*Pisum*), Exospermum (*Exospermum*

stipitatum), Lauch (*Allium porrum*), Orange (*Citrus sinensis*), Rose (*Rosa*), Sojabohne (*Glycine max*), Spargel (*Asparagus officinalis*) und Tomate (*Solanum lycopersicum*).

Außerdem ist dieser Alkohol in Orangenschalenöl (*Citrus aurantium*), Orangensaft (*Citrus sinensis*), Apfelsaft, Sauerkraut, Essig, Gruyere de cote, Provolonekäse, Knäckebrot, Weizenbrot, Meeresfrüchten, Jakobsmuscheln (*Pecten jacobaeus*), frischen Weißfisch (*Coregonus clupeaformis*), rohem Schweinefleisch, Kaffee, im teilweise fermentiertem Tee und im Rotwein enthalten (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelchemie wird 1-Pentanol eingesetzt, um den Duft verschiedener Obstsorten, wie Beeren, Apfel und Banane oder Liköre zu imitieren (Arctander, 1969). Ferner verwendet man den Alkohol zur Herstellung von Fruchtessenzen und Farbstoffen sowie zur Synthese von Fruchtäther (Falbe & Regitz, 1999). 1-Pentanol ist zum Beispiel in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Kaugummi (bis zu 3500 ppm), Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost enthalten (Arctander, 1969; Burdock, 2001). In der chemischen Industrie dient der Alkohol als Zwischenprodukt zur Herstellung von Korrosionsinhibitoren, Flotationshilfsmitteln, Polyvinylchlorid-Stabilisatoren, Treibstoff- und Schmieröladditiven, Weichmachern, Antioxidantien, Extraktionsmitteln, Herbiziden, Pharmazeutika, Kosmetika und Essenzen (BASF, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Außerdem wird diese stark lichtbrechende Flüssigkeit als wichtiges Lösemittel für Fette, Öle, Harze, Nitrocellulose, Lacke und Nagellacke verwendet (BASF, 2001; Roth und Kormann, 1996). Auch bei der Parfümherstellung wird 1-Pentanol eingesetzt (Arctander, 1969).

1-Hexanol

Synonyme: *Alcohol C-6; Amyl carbinol; Amylcarbinol; n-Amyl carbinol; Caproic alcohol; Capronalkohol; Caproyl alcohol; Hexanol; n-Hexanol; n-Hexan-1-ol; 1-Hexanol; Hexan-1-ol; Hexyl alcohol; Hexylalkohol; n-Hexyl alcohol; n-Hexylalkohol; 1-Hexyl alcohol; 1-Hydroxyhexane; Pentylcarbinol;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Synthese von 1-Hexanol erfolgt durch Reduktion von n-Hexansäure (Burdock, 2001). Um diesen Alkohol synthetisch darzustellen, setzt man, nach Grignard, n-Butylbromid mit Magnesiumspänen zu n-Butylmagnesiumbromid um. Anschließend wird durch ein Rohr in die als ätherische Lösung vorliegende und auf unter 10 °C gekühlte Grignard-Verbindung Ethylenoxid eingeleitet. 1-Hexanol ist eine farblose

Flüssigkeit (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999) und eines von 14 möglichen Isomeren dieses Alkohols (Burdock, 2001). Der Geruch von 1-Hexanol ist mild, süß, fruchtig, frisch-grün, chemisch-weinig, leicht fettig, krautig, hölzern und etwas "pilzig" (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Die Flüssigkeit kann über die Haut aufgenommen werden und führt bei Kontakt zu Reizungen der Haut und Verätzungen der Augen. Durch die Dämpfe werden Augen und Atemwege gereizt (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: In der Natur findet man 1-Hexanol vorwiegend in Form von Estern (z.B. Hexylacetat) vor. So ist er zum Beispiel in den Samen und Früchten von Wiesenbärenklau (*Heracleum sphondylium*) und Riesenbärenklau (*Heracleum giganteum*) enthalten (Roth und Kormann, 1996).

Ferner kommt der Alkohol überwiegend in den ätherischen Ölen von Bitterorange (*Citrus aurantium*), Geranium Bourbon (*Pelargonium graveolens*), Citronellgras (*Cymbopogon winterianus*), Kumquatschalen (*Fortunella margarita*), Lavandin (*Lavandula hybrida*), Lavendel (*Lavandula officinalis*), Liebstöckelsamen (*Levisticum officinale*), Litsea (*Litsea zeylanica*), Minze (*Mentha*), Spiköl (*Lavandula spica*), Veilchenblättern und -blüten (*Viola*) und Zitruschalen (*Citrus*) vor. Im ätherischen Öl des Spargels (*Asparagus officinalis*) ist 1-Hexanol eine der Hauptkomponenten (Roth und Kormann, 1996).

Man findet diesen Alkohol außerdem in Pflanzen und Früchten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*, *Malus domestica*), Apfelbeere (*Aronia melanocarpa*), Avocado (*Persea americana*), Banane (*Musa*), Birne (*Pyrus*), Kulturheidelbeere (*Vaccinium corymbosum*), Bockshornklee (*Trigonella*), Bohne (*Phaseolus*), Brombeere (*Rubus fruticosus*), Cherimoya (*Annona cherimolia*), Christophskraut (*Actaea*), Endivie (*Cichorium endivia*), Erdbeere (*Fragaria xananassa*), Exospermum (*Exospermum stipitatum*), Feige (*Ficus carica*), Fichte (*Picea*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Guava (*Psidium guajava*), Gurke (*Cucumis sativus*), Hyacinthe (*Hyacinthus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Kakaobaum (*Theobroma cacao*), Kardamom (*Ellettaria cardamomum*), Kiefer (*Pinus*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Klee (*Trifolium pratense*), Knoblauch (*Allium sativum*), Kopfsalat (*Lactuca sativa* var. *Capitata*), Koriander (*Coriandrum sativum*), Kranzschlinge (*Stephanotis floribunda*), Kohl (*Brassica*), Kohlrabi (*Brassica oleracea* var. *Gongylodes*), Lauch (*Allium porrum*), Mango (*Mangifera indica*), Melone (*Cucumis melo*), Nüsse, Olive und Olivenbaum (*Olea*), Orange (*Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Paprika (*Capsicum annuum*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pecannuss (*Carya illinoensis*), Pflirsich (*Prunus persica*), Pflaume (*Prunus domestica*),

Pilzen, Prickly pear Kaktus (*Opuntia ficus-indica*), Ragwurz (*Ophrys*, *Ophrys fusca*, *Ophrys tenthredinifera*), Reis (*Oryza sativa*), Rosen (*Rosa*, *Rosa chinensis*, *Rosa setate* x *Rosa rugosa*), Rosenapfel (*Eugenia jambos*), Sauerkirsche (*Prunus cerasus*), Seetang, Sojabohne (*Glycine max*), Stangensellerie (*Apium graveolens* var. *Dulce*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Süßholz (*Glycyrrhiza glabra*), Süßkirsche (*Prunus avium*), Tabak (*Nicotiana*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Trüffel (*Tuber*) und Weintraube (*Vitis*).

Aber auch in Erdnussöl (*Arachis hypogaea*), Maiskeimöl (*Zea mays*), Sesamsamenöl (*Sesamum*), Kokosfleisch und -milch (*Cocos nucifera*), rohen und gekochten Kartoffeln (*Solanum tuberosum*), Zitrusaft, Rosinen, Sauerkraut, Senf, Brot, Butter, Milch, Käse, Meeresfrüchten, frischen Weißfisch (*Coregonus clupeaformis*), fetten Fisch, Fleisch, Kaffee, Tee, Kakao, Cidre, Gin, Cognac, Obstbrände, Rum, Traubenweine und Whisky ist dieser Alkohol enthalten (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Ferner konnte 1-Hexanol auch bei Menschen in der Muttermilch nachgewiesen werden (Albone, 1984).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie wird 1-Hexanol in sehr geringer Konzentration als Aromakomponente eingesetzt (Arctander, 1969). So findet man den Alkohol in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien Getränken, gefrorenen Milchprodukten, Pudding und Süßigkeiten (Burdock, 2001). Ferner wird 1-Hexanol als Lösemittel für Kohlenwasserstoffe, Schellack, Leinöl und viele Harze verwendet. Der Alkohol dient als Zwischenprodukt bei der Herstellung von Schmiermitteln, Tensiden, Weichmachern, als Basis für Kühlschmierstoffadditive und zur Einführung des n-Hexyl-Rests, zum Beispiel in Hypnotika und Antiseptika. 1-Hexanol wirkt bei Ameisen als "Alarmstoff" und kann daher in Insektenabwehrmitteln eingesetzt werden (Falbe & Regitz, 1999). Wegen seines frischen, etwas pilzigen Geruchs benutzt man 1-Hexanol und seine Ester in der Parfümindustrie vor allem als Nuancierungsmittel (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999).

1-Heptanol

Synonyme: *Alcohol C-7; Enanthic alcohol; Gentanol; Heptanol; Heptan-1-ol; n-Heptanol; n-Heptan-1-ol; Heptyl alcohol; Heptylalkohol; n-Heptyl alcohol; pri-n-Heptyl alcohol; Hydroxy heptane; 1-Hydroxyheptane;*

Herstellung und Eigenschaften: Dieser Alkohol entsteht durch Reduktion von n-Heptanal, einem Destillationsprodukt von Rizinusöl (Burdock, 2001). 1-Heptanol hat einen frischen,

aromatischen, öligen, fettig-ranzigen, hölzernen, schweren Geruch, der an Kunststoff und Gummi erinnert (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: 1-Heptanol ist in den ätherischen Ölen von Hyazinthen (*Hyacinthus*), Veilchenblättern (*Viola*), Litsea (*Litsea zeylanica*) und Zitruschalenöl (*Citrus*) enthalten. Man findet 1-Heptanol auch in Pflanzen wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Birne (*Pyrus*), Kulturheidelbeere (*Vaccinium corymbosum*), anderen Beeren, Christophskraut (*Actaea*), Dill (*Anethum graveolens*), Erbse (*Pisum*), Erdnuss (*Arachis hypogaea*), Feige (*Ficus carica*), Hahnenfuß (*Ranunculus acris*), Haselnuss (*Corylus*), Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*), Hyacinthe (*Hyacinthus*), Johannisbeere (*Ribes*), Kalmus (*Acorus calamus*), Kartoffel (*Solanum tuberosum*), Kardamom (*Ellettaria cardamomum*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Macadamianuss (*Macadamia integrifolia*), Mango (*Mangifera indica*), Melone (*Cucumis melo*), Nektarine (*Prunus persica var. laevis*), Olive (*Olea*), Papaya (*Carica papaya*), Pecannuss (*Carya illinoensis*), Pfirsiche (*Prunus persica*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Ragwurz (*Ophrys, Ophris tenthredinifera*), Reis (*Oryza sativa*), Sojabohne (*Glycine max*), Spargel (*Asparagus officinalis*), Tamarinde (*Tamarindus indicus*) und Trüffel (*Tuber*).

Außerdem kommt dieser Alkohol in Hopfenöl (*Humulus lupulus*), Orangensaft (*Citrus sinensis*), Passionsfruchtsaft (*Passiflora edulis*), Getreide, Malz, Senf, Butter, Milch, Käse, Flusskrebse (*Astacidae*), Krabben (*Brachyura*), Venusmuscheln (*Veneridae*), Fleisch, Kakao, Tee, Bier, Cognac, Rum, Traubenwein und Bourbon-Whisky vor (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie findet man 1-Heptanol in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien Getränken, Fleischprodukten, Fleischsoßen, Kaugummi, Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost (Burdock, 2001). Dieser Alkohol dient in der Parfümindustrie als Nuancierungsmittel, unter anderem für Nelken- und Jasmin-Duftnoten. Heptanolgemische werden als Lösemittel und Weichmacher-Alkohole eingesetzt (Falbe & Regitz, 1999).

1-Octanol

Synonyme: *Alcohol C-8; Capryl alcohol; Caprylalkohol; n-Caprylalkohol; Caprylic alcohol; n-Caprylic alcohol; Heptyl carbinol; 1-Hydroxyoctane; Octanol; n-Octanol; n-Octan-1-ol; Octan-1-ol; 1-N-Octanol; Octilin; Octylalkohol; Octyl alcohol; n-Octyl alcohol; n-Octylalkohol; normal-primary Octyl alcohol; Primary octyl alcohol;*

Herstellung und Eigenschaften: 1-Octanol entsteht bei der Reduktion von einigen Estern

wie Methylcaprylat mit Natriumethoxid (Arctander, 1969; Burdock, 2001). Dieser farblose, leicht ölige Alkohol hat einen starken, durchdringenden, aromatisch-frischen, wachsartig-süßen, flüchtigen Geruch mit einem balsamisch-grasigen Unterton (Arctander, 1969; Burdock, 2001; Roth und Kormann, 1996). Der Kontakt mit der Flüssigkeit verursacht leichte Augen- und Hautreizungen (Roth und Kormann, 1996; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: 1-Octanol kommt häufig als Ester in ätherischen Ölen vor (Roth und Kormann, 1996). Den freien Alkohol findet man in ätherischen Ölen von Bitterorange (*Citrus aurantium*), Dill (*Anethum graveolens*), Grapefruit (*Citrus xparadisi*), grünem Tee (*Camellia sinensis*), Orange (*Citrus sinensis*), Bartgras (*Andropogon intermedius*), Bärenklau (*Heracleum villosum*), Öl der grünen Minze (*Mentha spicata*), Veilchenblättern (*Viola*) und Zitruschalenöl (*Citrus*).

Ferner konnte 1-Octanol in verschiedenen Pflanzen sowie in mehr als 200 Nahrungsmitteln und Getränken nachgewiesen werden. Zu diesen gehören zum Beispiel Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Avocado (*Persea americana*), Banane (*Musa*), Beeren, Blumenkohl (*Brassica oleracea* var. *botrytis*), Birne (*Pyrus*), Bohne (*Phaseolus*), Bourbon-Vanille (*Vanilla planifolia*), Broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*), Brombeere (*Rubus fruticosus*), Christophskraut (*Actaea*), chinesische Dattelpflaume (*Diospyros kaki*), Erbse (*Pisum*), Feige (*Ficus carica*), Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*), Gewürznelke (*Syzygium aromaticum*), Guave (*Psidium guajava*), Hahnenfuß (*Ranunculus acris*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Kardamom (*Ellettaria cardamomum*), Kartoffel (*Solanum tuberosum*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Kohlrabi (*Brassica oleracea* var. *gongylodes*), Kokosnuss (*Cocos nucifera*), Koriandersamen und -blätter (*Coriandrum sativum*), Lauch (*Allium porrum*), Liebstöckel (*Levisticum officinale*), Litchi (*Litchi chinensis*), Loquat (*Eriobotrya japonica*), Mais (*Zea mays*), Melone (*Cucumis melo*), Muskateller-Salbei (*Salvia sclarea*), Nüssen, Olive (*Olea*), Orange (*Citrus sinensis*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Papaya (*Carica papaya*), Pilzen wie zum Beispiel Shiitake Pilze (*Lentinus edodes*), Pfirsiche (*Prunus persica*), Pflaume (*Prunus domestica*), Quitte (*Cydonia oblonga*), Ragwurz (*Ophrys*, *Ophris tenthredinifera*), Reis (*Oryza sativa*), Rosenapfel (*Eugenia jambos*), Sesamsamen (*Sesamum*), Soyabohne (*Glycine max*), Spargel (*Asparagus officinalis*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Tamarinde (*Tamarindus indica*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Weide (*Salix*) und Weintraube (*Vitis*).

Außerdem ist dieser Alkohol in Zitrusaft (*Citrus*), Keimöl, Honig, Malz, Senf, Weizenbrot, Butter, Käse, Milch, Austern (*Ostreidae*), Venusmuscheln (*Veneridae*), Flusskrebs (*Astacidae*), Fisch, gekochten Eiern, Fleisch, Kakao, Tee, Bier, Bantu Bier, Cognac, Cidre, Obstbrände, Rum, Sherry, Traubenweine und Whisky enthalten (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie findet 1-Octanol Verwendung in Backwaren, Fleischprodukten, Gelatine, alkoholfreien Getränken, Kaugummis (bis zu 60 ppm), Pudding, Süßigkeiten, Tiefkühlkost (Burdock, 2001) und zur Imitation von Fruchtaromen (Arctander, 1969). Industriell wird der Alkohol als Lösemittel für Fette, Harze und Wachse, Weichmacher, Schaumverhütungsmittel sowie zur Herstellung von Netzmitteln und Mineralöladditiven verwendet (Roth und Kormann, 1996; Falbe & Regitz, 1999). In der Parfümindustrie und Kosmetik dient 1-Octanol als Duftstoff (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999) und Lösemittel, besonders für Farbstoffe (Roth und Kormann, 1996).

2-Propanol

Synonyme: *Dimethylcarbinol; 2-Hydroxypropan; Isopropanol; iso-Propanol; Isopropylalkohol;*

Herstellung und Eigenschaften: 2-Propanol wird durch katalytische Addition von Wasser an Propen hergestellt (Falbe & Regitz, 1999). Das Isomer ähnelt in seinen physikalischen Eigenschaften dem Ethanol. In den chemischen Eigenschaften weicht es etwas ab, da es sich um einen sekundären Alkohol handelt. Sein leicht stechender und reizender Geruch (Roth und Kormann, 1996) erinnert an Aceton. Die Dämpfe dieses Alkohols wirken in hoher Konzentration betäubend und führen unter Umständen zu einer Atemlähmung. Der Kontakt mit der Flüssigkeit ruft eine Reizung der Augen und der Haut hervor (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: 2-Propanol findet man in der Natur zum Beispiel in der Erdnuss (*Arachis hypogaea*), Orchidee (*Cymbidium*) und der Sojabohne (*Glycine max*) (Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991).

Verwendung: Industriell wird 2-Propanol überwiegend als Lösemittel für Fette, Harze und Nitrolacke, ferner zur Herstellung von Aceton, als Ausgangsprodukt für Isopropylacetat, Amine, Glycerine, Ester, Ether und Flotationsmittel (Isopropylxanthate) sowie als Extraktionslösemittel eingesetzt (Falbe & Regitz, 1999). Außerdem dient 2-Propanol als Zusatz zum Fahrbenzin gegen Vergaservereisung (Falbe & Regitz, 1999). In der

Pharmazie und in kosmetischen Präparaten wird dieser Alkohol als Ersatz für Ethanol als Lösungs- und Verdünnungsmittel für Gesichts-, Haar- und Rasierwässer sowie Raumsprays verwendet (Roth und Kormann, 1996; Falbe & Regitz, 1999).

2-Butanol

Synonyme: *sek.-Butanol; sekundärer-Butylalkohol; n-secondary-Butyl alcohol; Butylene hydrate; 2-Hydroxybutane; Methyl ethyl carbinol;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Synthese von 2-Butanol erfolgt durch Hydrogenierung von Methylethylketon oder direkt aus Erdgas, durch Hydratation von Butylene (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999). Der Geruch dieser farblosen Flüssigkeit ist ölig-weinig und süßer als der Geruch von 1-Butanol (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: Dieses Isomer ist zum Beispiel in Apfel (*Malus*), Erdbeere (*Fragaria*), Orange (*Citrus sinensis*) und Bier enthalten (Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: 2-Butanol wird bei der Herstellung von 2-Butanon verwendet. Ferner dient der Alkohol als Bestandteil von Misch-Lösemittel, Bremsflüssigkeiten, Abbeizmitteln, zur Synthese von Flotationsmitteln und Estern für Aromen und Parfüms, als Nitrocellulose-Lösemittel, als Lösemittel für Nagellacke sowie als Extraktionslösemittel (Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

2-Pentanol

Synonyme: *secondary-n-Amyl alcohol; sekundärer-n-Amylalkohol; alpha-Methyl butanol; Methylpropylcarbinol; Methyl n-propyl carbinol; sekundärer-Pentylalkohol;*

Herstellung und Eigenschaften: Das Isomer entsteht bei der katalytischen Reduktion von Methyl-n-propylketon oder aus 2-Pentene mit Hilfe von Schwefelsäure (Arctander, 1969). Der Geruch dieser farblosen Flüssigkeit ist leicht grün, wenig-ätherisch, stechend, alkoholisch-kühl und erinnert an Fuselöl (Arctander, 1969; Burdock, 2001). 2-Pentanol reizt die Schleimhäute und wirkt narkotisierend. Der Alkohol kann bei Kontakt über die Haut aufgenommen werden (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: Dieser Alkohol ist in ätherischen Ölen (Roth und Kormann, 1996) wie zum Beispiel das Satsuma-Mandarinenschalenöl (*Citrus reticulata var. unshiu*) enthalten.

Ferner findet man 2-Pentanol in Pflanzen und Früchten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Bergpapaya (*Carica pubescens*), Bohne (*Phaseolus*), Bourbon-Vanille (*Vanilla planifolia*), chinesische Dattelpflaume (*Diospyros kaki*), Endivie

(*Cichorium endivia*), Erdbeere (*Fragaria*), Guave (*Psidium guajava*), Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Kapstachelbeere (*Physalis peruviana*), Mango (*Mangifera indica*), Melone (*Cucumis melo*), Lulopflaume (*Solanum quitoense*), Orange (*Citrus sinensis*), Palmfarn (*Cycas rumphii*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pilze, Pfirsiche (*Prunus persica*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Ragwurz (*Ophrys*, *Ophris tenthredinifera*), Soyabohnen (*Glycine max*), rohen Spargel (*Asparagus officinalis*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*) und Weintraube (*Vitis*). Außerdem kommt dieser Alkohol in Orangensaft (*Citrus sinensis*), Kokosnussfleisch (*Cocos nucifera*), gerösteten Erdnüssen (*Arachis hypogaea*), gerösteter Gerste (*Hordeum*), gerösteten Haselnüssen (*Corylus*), Haferflocken (*Avena*), Hopfenöl (*Humulus lupulus*), Malz, Essig, Honig, Weizenbrot, Butter, verschiedenen Käsesorten wie Cheddar und Schweizer Käse, Shrimps (*Natantia*), Hühnerfett, Kakao, Tee, Bier, Cidre, Cognac, Pflaumenbrand, Rotwein, Rum, und Scotch Whisky vor (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie wird 2-Pentanol zur Herstellung von Estern für Fruchtaromen verwendet (Arctander, 1969) sowie in Aromen, Backwaren, Fleischsoßen, Fleischprodukten, Frühstückscerealien, Gelatine, alkoholfreien Getränken, Gewürzen, Pudding, Süßigkeiten und Suppen (Burdock, 2001). Außerdem dient dieser Alkohol als Lösemittel für Farben und Lacke, als pharmazeutisches Zwischenprodukt und für organische Synthesen (Falbe & Regitz, 1999).

3-Pentanol

Synonyme: *tert.-Amylalkohol*; *Diethylcarbinol*; *2-Methyl-2-butanol*; *tert.-Pentanol*;

Herstellung und Eigenschaften: 3-Pentanol hat einen alkoholischen Geruch, der an Fäkalien erinnert. Dieses schleimhautreizende und narkotisierende Isomer kann über die Haut aufgenommen werden (Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

Vorkommen: In der Natur kommt 3-Pentanol zum Beispiel im Apfel (*Malus*) vor (Nursten, 1970).

Verwendung: Früher verwendete man diesen Alkohol unter der Bezeichnung „Amylenhydrat“ als Schlafmittel, heute dient er vor allem als Lösemittel, Flotationsmittel und in organischen Synthesen (Falbe & Regitz, 1999).

3.4.2.3 Aliphatische Fettsäuren

Als Fettsäuren bezeichnet man aliphatische, gesättigte Carbonsäuren mit nahezu ausschließlich unverzweigten Kohlenstoffketten (Falbe & Regitz, 1999). Die in dieser Studie verwendeten Carbonsäuren gehören zu den sogenannten niederen Fettsäuren (mit 1-7 C-Atomen). Die Herstellung niederer Fettsäuren geschieht meist oxidativ. Als Startmaterialien dienen Alkohole und/oder Aldehyde sowie aliphatische beziehungsweise acyclische Kohlenwasserstoffe. Gesättigte Fettsäuren bis zu drei Kohlenstoffatomen sind, in Wasser leicht lösliche, Flüssigkeiten und haben einen stechenden Geruch (Falbe & Regitz, 1999). Fettsäuren mit vier bis zehn Kohlenstoffatomen sind ölig und in Wasser zunehmend schwerer löslich. Sie haben einen unangenehmen, üblen, ranzigen Geruch (Brockhaus, 1988). Mit der Zahl der Kohlenstoffatome im Molekül dieser farblosen Flüssigkeiten steigen die intermolekular wirksamen van der Waals-Kräfte, während die Flüchtigkeit in gleicher Richtung abnimmt. Die Dämpfe der niederen Fettsäuren reizen stark Augen, Atemwege und Haut. Der Kontakt mit den Flüssigkeiten kann zu schweren Verätzungen der Haut und der Augen führen. In der Natur kommen Fettsäuren sowohl in freiem Zustand wie auch als Ester vor. Sie zeigen einen überwiegend linearen Aufbau und sind, vor allem an Glycerin gebunden, in pflanzlichen Ölen sowie in vielen tierischen Fetten enthalten, wie zum Beispiel in der Butter (Arctander, 1969; Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Fettsäuren entstehen in der Regel durch Einwirkung von Bakterien auf Sekrete, die von Talg- und Schweißdrüsen gebildet werden. So findet man sie in tierischen Sekreten wie im Schweiß und im Vaginalsekret von Primaten und anderen Säugetieren. Außerdem konnten kurzkettige Fettsäuren im Pansen von Schafen (*Ovis aries*), im menschlichen Kolon und in der Preputialdrüse der Schweine (*Sus scrofa*) nachgewiesen werden. Kurzkettige Fettsäuren bilden die Hauptkomponenten im Analdrüsensekret von Hunden (*Canis familiaris*), Koyoten (*Canis latrans*), Rotfüchsen (*Vulpes vulpes*), Mähnenwolf (*Chrysocyon brachyurus*), Löwen (*Panthera leo*), Tiger (*Panthera tigris*), Mungos (*Herpestes auropunctatus*), Meerschweinchen (*Cavia porcellus*), Katzen (*Felis domesticus*) und anderen Säugetieren (Albone, 1984; Albone and Perry, 1976; Gorman et al., 1974; Preti et al., 1976). Fettsäuren mit weniger als 12 Kohlenstoffatomen kommen zum Beispiel in der Milch von Säugetieren vor. Ungesättigte Fettsäuren findet man unter anderem in Fischölen, Fettsäuren mit verzweigten Ketten im Bürzeldrüsenfett der Vögel und in Bakterienfetten, zum Beispiel bei Tuberkelbakterien (*Mycobacterium tuberculosis*)

(Falbe & Regitz, 1999).

In der Lebensmittelindustrie verwendet man Fettsäuren zur Imitation von Milchprodukten, in Backwaren, Gelatine, alkoholfreien Getränken, Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost (Burdock, 2001) Aber auch in alkoholischen Getränken wie im Wein (Propionsäure, Buttersäure, Hexansäure), Bier (Buttersäure, Hexansäure), Whisky, Cognac und Rum (Propionsäure, Buttersäure, Pentansäure, Hexansäure, Heptansäure) sind Fettsäuren enthalten (Maarse, 1991). Industriell finden Fettsäuren Verwendung als Ausgangsprodukte für die Herstellung von Seifen, Tensiden, Schmierstoffen, Epoxid- und Alkydharzen, Anstrichmitteln, Weichmachern, Pharmazeutika, Insektiziden, Kunststoffen, Gleit- und Textilhilfsmitteln (Falbe & Regitz, 1999).

n-Propionsäure

Synonyme: *Methylelessigsäure; Propanoic acid; Propansäure; Propionic acid; Propionsäure;*

Herstellung und Eigenschaften: Die Synthese von n-Propionsäure erfolgt nach Reppe durch Carbonylierung von Ethylen mit Kohlenmonoxid und Wasser in Gegenwart von Nickel-tetracarbonyl. Außerdem entsteht diese n-Fettsäure als Nebenprodukt bei der Leichtbenzin-Oxidation zu Essigsäure. Hauptsächlich wird n-Propionsäure aber durch Hydroformylierung von Ethylen mit nachfolgender Oxidation hergestellt (Falbe & Regitz, 1999). Die freie Säure bildet sich beim thermischen Abbau von tierischen oder pflanzlichen Materialien. So ist sie zum Beispiel im Holzessig und im Steinkohlenteer enthalten (Falbe & Regitz, 1999). Ferner entsteht n-Propionsäure bei verschiedenen Gärungs- und Fermentationsvorgängen. Bei der Vergärung von Kohlenhydrat-Gemischen mit *Lactobacillus casei* und Cellulose in Zellstoffablaugen durch *Bacillus subtilis* sowie von Proteinen oder Kohlenhydraten durch Spaltpilze, wie zum Beispiel *Propiobacterium pentosaceum*, ist Propionsäure das Hauptprodukt. Diese Fettsäure tritt aber auch während der Verdauung im Pansen von Wiederkäuern und im Schweiß auf (Falbe & Regitz, 1999). Dämpfe und Nebel der n-Propionsäure reizen sehr stark die Atmungsorgane und Augen. Sie können außerdem zu einem Kehlkopfödem und Lungenödem führen. Der Kontakt mit der stechend und ranzig riechenden Flüssigkeit ruft Verätzungen der Haut und Augen hervor (Roth und Kormann, 1996; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: In der Natur kommt freie n-Propionsäure in einigen ätherischen Ölen vor (Falbe & Regitz, 1999). Propionsäure-Ester findet man in geringeren Mengen im

Latschenkieferöl (*Pinus mugo* var. *pumilio*).

Ferner ist n-Propionsäure in Pflanzen und Früchten enthalten wie Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), Erdbeere (*Fragaria*), Ragwurz (*Ophrys*) und Orange (*Citrus sinensis*). Außerdem findet diese Fettsäure im Wein und im Holzeisig (Knudsen et al., 1993; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

Bei weiblichen Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*) wurde n-Propionsäure in den Ausscheidungen circumgenitaler Duftdrüsen nachgewiesen, die der individuellen Erkennung von Artgenossen dienen (Smith et al., 2001c). Auch im Schweiß ist diese Fettsäure enthalten (Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: n-Propionsäure wird in der Industrie zur Synthese von Estern verwendet. So dient zum Beispiel Pentylpropionat als Lösemittel für Harze und Cellulose-Derivate sowie zur Herstellung von Kunststoffen, Herbiziden, Fruchtaromen und Parfümbasen (Falbe & Regitz, 1999). In der Medizin findet n-Propionsäure zur Herstellung von Arzneimitteln Verwendung, die zum Beispiel zur Behandlung von Mykodermatosen angewandt werden (Roth und Kormann, 1996). Aufgrund ihrer antimikrobiellen Wirkung werden n-Propionsäure sowie Natrium- und Calciumpropionat auch als Konservierungsstoffe für Lebensmittel eingesetzt, zum Beispiel gegen Schimmel von Brot und Käse (Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

n-Buttersäure

Synonyme: *Butansäure; Butanic acid; Butanoic acid; n-Butanoic acid; Butter acids; Butyrate; Butyric acid; n-Butyric acid; 1-Butyric acid; Ethylacetic acid; 1-Propanecarboxylic acid; Propylformic acid;*

Herstellung und Eigenschaften: Man gewinnt n-Buttersäure durch Fermentation von Stärken und Molassen mit selektiven Enzymen und mit Hilfe von *Granulo saccharobutyricum*. Anschließend wird diese Fettsäure als Calcium-Salz isoliert (Burdock, 2001). n-Buttersäure ist eine ölige, in Wasser gut lösliche Flüssigkeit mit einem persistierenden, unangenehmen, ranzigen, käsigen, butterähnlichen Geruch, der an Essig und Fäkalien erinnert (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). Bei der Autoxidation der Milchfette entsteht etwas freie n-Buttersäure und verursacht deren Ranzigkeit und den üblen Geruch (Falbe & Regitz, 1999). Die Fettsäure entsteht außerdem in großen Mengen bei Kontamination mit anaeroben Bakterien wie *Clostridium butyricum* (Maarse, 1991). Der Kontakt mit der Flüssigkeit führt zu schweren Verätzungen der Haut und der Augen.

Durch die Dämpfe werden Augen, Haut und Atemwege stark gereizt (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: n-Buttersäure kommt in der Butter als Glycerinester vor. Ferner findet man sie in Fußschweiß, Muskelsäften und in tierischen Sekreten (Falbe & Regitz, 1999). So ist sie zum Beispiel in den Ausscheidungen der circumgenitaler Duftdrüsen weiblicher Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*) enthalten (Smith et al., 2001c).

Die Fettsäure wurde ferner in den ätherischen Ölen von Spanischen Anis (*Pimpinella anisum*), Citronellgras (*Cymbopogon winterianus*), Baldrian (*Valeriana*), Cajeput (*Melaleuca leucadendra*), Eukalyptus (*Eucalyptus globules*), Hopfen (*Humulus lupulus*), Lavendel (*Lavendula officinalis*), Muskat (*Myristica fragrans*), Pastinak (*Pastinaca sativa*), Araukarie (*Araucaria cunninghamii*), Minzverbene (*Lippia scaberina*), Wildbergamott (*Monarda fistulosa*), Riesenbärenklau (*Heracleum giganteum*), Amerikanische Pennyroyal (*Hedeoma pulegioides*) und anderen nachgewiesen.

Außerdem kommt n-Buttersäure in Pflanzen und Früchten vor wie Apfel (*Malus*), Aprikose (*Prunus armeniaca*), Banane (*Musa*), Erdbeere (*Fragaria*), Himbeere (*Rubus idaeus*), Holzapfel (*Feronia limonia*), schwarzer Johannisbeere (*Ribes nigrum*), Orange (*Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Sauerkirsche (*Prunus cerasus*) und Wurmfarne (*Dryopteris*).

Auch in Erdbeeraroma, Erdbeermarmelade, verschiedenen Käsesorten (Blue, Camembert, Cheddar, Feta, Romano und Schweizer Käse), Hammelfleisch, Kaffee, Bier, Cidre, Rum, Bourbon-Whisky sowie in rohem Holzeisig und im Schwefelwasser der Braunkohlen-Destillationsanlagen ist diese Fettsäure zu finden (Burdock, 2001; Maarse, 1991; Nursten, 1970; Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie wird n-Buttersäure zur Imitation von Milchprodukten sowie in Backwaren, Fetten, Fleischprodukten, Gelatine, alkoholfreien und alkoholischen Getränken, Gewürzen, Kaugummi, Milchprodukten, Ölen, Pudding, Relish, Süßigkeiten, Tiefkühlkost, Snack food und süßen Soßen verwendet (Burdock, 2001). Industriell gebraucht man n-Buttersäure zur Herstellung von Buttersäure-Estern, deren niedermolekulare Vertreter als Aromen und Lösemittel eingesetzt werden, während die höhermolekularen Weichmachereigenschaften besitzen. Außerdem wird diese Fettsäure zur Synthese von Arzneimitteln und Schädlingsbekämpfungsmitteln verwendet. Das Calcium-Salz der n-Buttersäure dient in der Gerbereiindustrie als Entkalkungsmittel für Häute (Falbe & Regitz, 1999).

n-Valeriansäure

Synonyme: *Baldriansäure; Butanecarboxylic acid; 1-Butanecarboxylic acid; Pentanoic acid; n-Pentanoic acid; Pentansäure; Propylacetic acid; Valerianic acid; Valeric acid; n-Valeric acid; normal Valeric acid;*

Herstellung und Eigenschaften: Diese Fettsäure wird bei der Oxidation von n-Amylalkohol gebildet oder, zusammen mit anderen Isomeren, durch die Destillation von Baldrianwurzeln gewonnen (Burdock, 2001). Sie lässt sich aber auch durch die Reaktion von Butylbromid und Natriumcyanid, mit anschließender Verseifung des gebildeten Butylnitril, herstellen (Burdock, 2001). n-Valeriansäure ist eine ranzig, unangenehm, buttersäureartig riechende Flüssigkeit (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999), die bei Kontakt starke Reizungen und Verätzungen der Haut und Augen hervorruft. Ihre Dämpfe reizen sehr stark Augen sowie Atemwege und können bis hin zum Glottis-, eventuell auch zum Lungenödem führen (Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: Bei weiblichen Tieren der Zuckerrübindrahtwürmer (*Agriotes ssp.*) wurde n-Valeriansäure als Sexuallockstoff nachgewiesen (Falbe & Regitz, 1999). Auch in den Ausscheidungen der circumgenitalen Duftdrüsen weiblicher Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*) ist diese Fettsäure enthalten (Smith et al., 2001c).

n-Valeriansäure findet man, zusammen mit den dazugehörigen Estern, in den ätherischen Ölen von Raute (*Boronia anemonifolia*) und Ackerminze (*Mentha arvensis*) sowie in Petitgrainöl (*Citrus aurantium*).

Die Carbonsäure ist ferner in Früchten und Pflanzen enthalten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), neben der iso-Valeriansäure (3-Methylbuttersäure) in verschiedenen Baldrian-Arten (*Valeriana*), Banane (*Musa*), Bourbon-Vanille (*Vanilla planifolia*), Brunnenkresse (*Nasturtium officinale*), Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*), Chinesische Dattelpflaume (*Diospyros kaki*), Erdbeere (*Fragaria*), Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Himbeere (*Rubus idaeus*), Jackfrucht (*Artocarpus heterophyllus*), Kalmus (*Acorus calamus*), Kapstachelbeere (*Physalis peruviana*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Lorbeer (*Laurus nobilis*), Loquat (*Eriobotrya japonica*), Mango (*Mangifera indica*), Mate (*Ilex paraguariensis*), Moltebeere (*Rubus chamaemorus*), Orange (*Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Preiselbeere (*Vaccinium vitis-idaea*), Ragwurz (*Ophrys*), Sanddorn (*Hippophae*), Soyabohne (*Glycine max*), Stangensellerie (*Apium graveolens var. Dulce*), Sternfrucht (*Averrhoa carambola*), Süßholz (*Glycyrrhiza glabra*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Weintraube (*Vitis*) und

Zwiebel (*Allium cepa*).

Außerdem findet man n-Valeriansäure in Orangensaft (*Citrus sinensis*), Hopfenöl (*Humulus lupulus*), Kokosfleisch und -milch (*Cocos nucifera*), gerösteten Erdnüssen (*Arachis hypogaea*), Haselnuss (*Corylus*) und Pecannuss (*Carya illinoensis*), in im Torfrauch getrockneten Malz, in gebackenen Kartoffeln (*Solanum tuberosum*), Honig, Brot, Butter, Joghurt, Käse, Milch, mageren und fetten Fisch, Fischöl, Austern (*Ostreidae*), Jakobsmuscheln (*Pecten jacobaeus*), Shrimps (*Natantia*), Trassi (Garnelenpaste), gekochtem Fleisch, Kakao, Tee, Bier, Rum, Sake, Traubenwein, Whisky, spurenweise im Holzessig und im Schwefelwasser der Braunkohlendestillation (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970; Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie verwendet man n-Valeriansäure in Gelatine, gefrorenen Milchprodukten, Pudding und Süßigkeiten (Burdock, 2001). Aus den Derivaten der n-Valeriansäure gewinnt man Lösemittel, Weichmacher, Emulgatoren, Kunststoffe, Insektizide, Korrosionsinhibitoren und Pharmaka. Als Zwischenstufe findet diese Fettsäure auch in der Parfümindustrie Verwendung. Die Ester (Valerate) dienen mit Glykolen und Polyolen als Schmierstoffe (Falbe & Regitz, 1999).

n-Hexansäure

Synonyme: *Butylacetic acid; Caproic acid; n-Caproic acid; Capronic acid; Capronsäure; Hexanoic acid; n-Hexanoic acid; 1-Hexanoic acid; Hexacid 698; Hexoic acid; n-Hexoic acid; Hexylic acid; n-Hexylic acid; Pentanecarboxylic acid; 1-Pentanecarboxylic acid; Pentane-1-carboxylic acid; Pentiformic acid; Pentylformic acid;*

Herstellung und Eigenschaften: n-Hexansäure wird durch Fraktionieren der flüchtigen Fettsäuren aus dem Kokosnussöl gewonnen (Burdock, 2001). In der Natur entsteht diese farblose bis schwach gelbliche, ölige Flüssigkeit (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999) als Sekundärprodukt der Buttersäuregärung und, neben der Buttersäure, auch bei der Vergärung von Ethanol und Acetaten durch *Clostridium klyuveri* (Falbe & Regitz, 1999). Der Geruch von n-Hexansäure ist unangenehm, ekelerregend, scharf, stechend, sauer, süß, fettig-ranzig, käsigt, schweißartig und erinnert an Ziegen und Kopraöl (Arctander, 1969; Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: Als Glycerinester ist diese Fettsäure zum Beispiel in geringen Mengen in Kuhbutter, Ziegenbutter und Kokosnussöl enthalten (Falbe & Regitz, 1999). n-Hexansäure kommt in den ätherischen Ölen von Kampfer (*Cinnamomum camphora*), Lavendel

(*Lavendula officinalis*), Lemongras (*Cymbopogon citratus*), Palmarosa (*Cymbopogon martinii*), Passionsblume (*Passiflora edulis*), Phönizischen Wacholder (*Juniperus phoenicea*) und in Petitgrainöl (*Citrus aurantium*) vor.

Ferner ist diese Fettsäure in Pflanzen und Früchten wie Ananas (*Ananas comosus*), Apfel (*Malus*), Banane (*Musa*), in verschiedenen Beeren, Bohne (*Phaseolus*), Champignon (*Agaricus bisporus*), Cherimoya (*Annona cherimolia*), Erdbeere (*Fragaria*), Guave (*Psidium guajava*), Haselnuss (*Corylus*), Johannisbeere (*Ribes*), Orange (*Citrus sinensis*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), Pfeffer (*Piper nigrum*), Pfirsich (*Prunus persica*), Pecannuss (*Carya illinoensis*), Pilze, Ragwurz (*Ophrys*, *Ophris tenthredinifera*), Reis (*Oryza sativa*), Soyabohne (*Glycine max*) und Süßholz (*Glycyrrhiza glabra*) enthalten (Roth und Kormann, 1996).

Außerdem findet man n-Hexansäure in Apfel-, Zitronen- und Orangensaft, Erdnussöl (*Arachis hypogaea*), Kokosnussfleisch und -öl (*Cocos nucifera*), Maiskeimöl (*Zea mays*), Hopfenöl (*Humulus lupulus*), Malz, Rosinen, gekochten Kartoffeln (*Solanum tuberosum*), Brot, Butter, Käse, Milch, Fisch, Jakobsmuscheln (*Pecten jacobaeus*), Miesmuscheln (*Mytilus*), Venusmuscheln (*Veneridae*), Fleisch, Kaffee, Kakao, Tee, Bier, Brandy, Rum, Sherry, Traubenweine und Whisky (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970). Bei Termiten wurde n-Hexansäure als Spurfolge-Pheromon nachgewiesen (Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: Verwendet wird n-Hexansäure in der Lebensmittelindustrie als Aromakomponente, zur Imitation von Milchprodukten, in Backwaren, Fetten, Fleischprodukten, Fleischsoßen, Gelatine, konservierten Gemüse, alkoholfreien Getränken, Kaugummi, Käse, Öle, Pudding, Relish, Snack food, Süßigkeiten, Tiefkühlkost, Würzen (Burdock, 2001) sowie als Säurekomponente in Fruchtestern (Capronate). Außerdem ist diese Fettsäure Bestandteil von Arzneimitteln und dient zur Synthese von Hexylphenolen (Falbe & Regitz, 1999). Sehr selten gebraucht man n-Hexansäure auch in der Parfümindustrie (Arctander, 1969).

n-Heptansäure

Synonyme: *Enanthic acid; Enanthylic acid; Heptanoic acid; n-Heptanoic acid; Heptoic acid; n-Heptoic acid; Heptylic acid; n-Heptylic acid; Hexacid C-7; 1-Hexanecarboxylic acid; Önanthsäure; Oenanthsäure; Oenanthic acid; Oenanthylic acid;*

Herstellung und Eigenschaften: n-Heptansäure wird durch Oxidation von Heptaldehyd mit

Kaliumpermanganat in verdünnter Schwefelsäure synthetisiert (Burdock, 2001). Der Geruch dieser Fettsäure ist unangenehm, talgig-ranzig, sauer-süßlich (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999).

Vorkommen: In der Natur ist n-Heptansäure zum Beispiel in Lavendelblätternöl (*Lavendula officinalis*) und Citruschalenöl enthalten.

Ferner findet man diese Fettsäure in Pflanzen und Früchten wie gelben Äpfeln (*Malus*), Banane (*Musa*), Bohne (*Phaseolus*), Bockshornklee (*Trigonella*), Erdbeere (*Fragaria*), Erdnuss (*Arachis hypogaea*), Feige (*Ficus carica*), Guave (*Psidium guajava*), Himbeere (*Rubus idaeus*), Hopfen (*Humulus lupulus*), Kalmus (*Acorus calamus*), Kokosnuss (*Cocos nucifera*), Mango (*Mangifera indica*), Papaya (*Carica papaya*), Passionsfrucht (*Passiflora edulis*), gelber Passionsfrucht (*Passiflora edulis var. flavicarpa*), Pecannuss (*Carya illinoensis*), in Pilzen, Japanischer Pfefferminze (*Mentha arvensis var. piperascens*), Ragwurz (*Ophrys*), Silberakazie (*Acacia dealbata*), Süßholz (*Glycyrrhiza glabra*), Tomate (*Solanum lycopersicum*), Veilchenblättern (*Viola*) und Weintraube (*Vitis*).

Die Fettsäure ist außerdem Bestandteil von Flechteninhaltsstoffen, Hopfenöl (*Humulus lupulus*), Maiskeimöl (*Zea mays*), Palmöl (*Elaeis guineensis*), ranzigen Ölen, Fischöl, gebackenen Kartoffeln (*Solanum tuberosum*), Sojaprotein (*Glycine max*), Sauerkraut, Brot, Butter, Käse, Milch, Fisch, Shrimps (*Natantia*), Kammuscheln (*Pectinidae*), Fleisch, Kaffee, Kakao, Tee, Bier, Brandy, Cognac, Rum, Sherry, Traubenweine und Whisky (Burdock, 2001; Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970; Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie findet n-Heptansäure Verwendung in Backwaren, alkoholfreien Getränken, Gelatine, Gelees, Marmeladen, Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost (Burdock, 2001). Die Fettsäure dient ferner zur Herstellung von Aromastoffen in Fruchtaromen (Oenanthate), Riechstoffen (Ester) und Schmiermitteln sowie als Stabilisator in Schmiermitteln und als Hydraulikflüssigkeit (Falbe & Regitz, 1999).

3.4.2.4 Aliphatische Aldehyde

Aldehyde entstehen bei der Dehydrierung von primären Alkoholen (Brockhaus, 1986b), daher stammt auch ihre Bezeichnung (Aldehyd: *Alcohol dehydrogenatus*). Ihre technische Herstellung erfolgt meist durch Oxidation von den dazugehörigen Alkoholen oder durch Reduktion von Carbonsäuren, ihren Halogeniden oder Salzen (Falbe & Regitz, 1999). Die an der Luft unbeständigen Aldehyde, auch Alkanale genannt sind durch die Aldehyd-Gruppe (-C(=O)H), eine wichtige osmophore Gruppe, charakterisiert (Falbe & Regitz, 1999). Niedere Aldehyde sind, im Gegensatz zu den höheren, wasserlöslich. Die Siedepunkte dieser Stoffgruppe steigen mit den Molmassen und liegen niedriger als die der dazugehörigen Alkohole (Falbe & Regitz, 1999). Viele Aldehyde haben einen angenehmen, obst- oder blumenartigen Geruch. In der Natur kommen sie in gebundener Form in den Polysacchariden (Kohlenhydraten) überall, in freier Form meist nur in geringen Konzentrationen in ätherischen Ölen vor. In Organismen findet man sie als Zwischenprodukt des Stoffwechsels. Einige Aldehyde besitzen Pheromon-Charakter (Falbe & Regitz, 1999). Diese charakteristischen Duft- und Aromastoffe sind neben flüchtigen Fettsäuren, weitgehend verantwortlich für den faden Geschmack von ranzigen und alten Lebensmitteln (Noller, 1965). Aldehyde sind aufgrund ihrer vielfältigen Einsatzmöglichkeiten von großer technischer Bedeutung. So werden die niederen Aldehyde als Rohstoffe für Synthetik, für Kunststoffe und Harze, als Desinfektionsmittel und zum Gerben verwendet und bilden wichtige Zwischenprodukte der organischen Chemie. Die höheren aliphatischen (z.B. Dodecanal, Citral) und aromatischen (z.B. Vanillin, Zimt-Aldehyd) Aldehyde finden häufig Verwendung zur Herstellung von Riechstoffen, den Aldehyd-Noten in Parfüms (Brockhaus, 1986b) und werden zu Aromen, Pharmazeutika, Pflanzenschutzmitteln sowie Farbstoffen verarbeitet (Falbe & Regitz, 1999).

n-Heptanal

Synonyme: *Aldehyde C-7; Enanthal; Enanthaldehyde; Enanthic aldehyde; Enanthole; Heptylaldehyd; Heptaldehyde; n-Heptaldehyde; Heptanal; Heptanaldehyde; Heptyl aldehyde; Oenanthal; Oenanthaldehyd; Önanthaldehyd; Oenanthaldehyde; Oenanthic aldehyde; Oenanthol;*

Herstellung und Eigenschaften: Das stark flüchtige Aldehyd wird thermisch aus Ricinusöl hergestellt (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999). n-Heptanal ist eine farblose, ölige,

flüssige Substanz mit einem stark aromatischen, stechenden, intensiv fruchtartigen, fettig-ranzigen, herben Geruch (Burdock, 2001; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996)

Vorkommen: Dieses Aldehyd ist in den ätherischen Ölen von Bitterorange (*Citrus aurantium*), Rosen (*Rosa damascena*, *Rosa centifolia*), Hyacinthe (*Hyacinthus*), Muskateller-Salbei (*Salvia sclarea*), Californische Zitronen (*Citrus limon*) und Ylang-Ylang (*Cananga odorata*) enthalten.

n-Heptanal findet man außerdem in vielen Pflanzen und Früchten wie Apfel (*Malus*), Avocado (*Persea americana*), Babaco (*Carica pentagona*), Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*), Duftrose (*Aglaia odorata*), Erdbeere (*Fragaria*), Holunderbeere (*Sambucus nigra*), Hydnora (*Hydnora africana*), Ingwer (*Zingiber officinale*), Orange (*Citrus sinensis*), Orchidee (*Cymbidium*), Ragwurz (*Ophrys*, *Ophris tenthredinifera*) sowie im Kakao (Burdock, 2001, Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970).

Ferner konnte n-Heptanal bei Menschen in der Muttermilch und in Körperausdünstungen nachgewiesen werden (Albone, 1984).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie wird n-Heptanal verwendet, um Milchprodukte oder den Duft verschiedener Obstsorten (Apfel, Citrus, Melone) zu imitieren (Arctander, 1969). Dieses Aldehyd kommt in Backwaren, Fleischprodukten, Gelatine, alkoholfreien Getränken, Kaugummi, Pudding, Süßigkeiten und Tiefkühlkost vor (Burdock, 2001). n-Heptanal dient ferner in der Industrie zur Herstellung von Heptanol und zur organischen Synthese. Das Aldehyd findet außerdem Verwendung in der Parfümindustrie sowie als Schmerzstillungsmittel in der Medizin (Falbe & Regitz, 1999).

3.4.2.5 Terpene

Die Terpene, auch Terpenoide genannt, bilden eine Gruppe von Naturstoffen, die durch Wasserdampfdestillation oder Extraktion aus Blüten, Blättern oder anderen Pflanzenteilen isoliert werden können. Diese Naturstoffklasse umfasst bestimmte (gesättigte oder ungesättigte) Kohlenwasserstoffe und sich von ihnen ableitende Alkohole, Ether, Aldehyde oder Ketone, deren Kohlenstoffskelett sich vom Isopren ableiten lässt (Falbe & Regitz, 1999). Viele Terpene sind cyclisch, zum Teil auch aromatisch (Mortimer, 1987). Je nach Anzahl der Isopren-Reste unterscheidet man Monoterpene (C₁₀, Menthol), Sesquiterpene

(C₁₅, Bisabolen), Diterpenoide (C₂₀, Retinal, Retinol), Sesterterpene (C₂₅), Triterpene (C₃₀, Steroide), Tetraterpene (C₄₀, Carotine, Carotinoide) und Polyterpene (Falbe & Regitz, 1999). Bisher wurden insgesamt über 40.000 Terpene beschrieben. Viele kommen in der Natur vor und gehören zu den Duftstoffen der Pflanzenwelt (Falbe & Regitz, 1999). Eine große Anzahl kostbarer natürlicher Terpene werden synthetisch hergestellt. Wegen ihres angenehmen Geruchs werden sie oft als Riechstoffe verwendet (Brockhaus, 1993). Terpene sind vor allem Bestandteile der aus Blüten, Blättern, Früchten, Rinden und Wurzeln gewinnbaren ätherischen Öle. Daher sind sie häufig in Gewürzen enthalten (Falbe & Regitz, 1999). Aber auch einige Pflanzengifte, die für Mensch und Tier toxisch sein können, gehören zu den Terpenen. So bilden zum Beispiel manche Pflanzen aufgrund einer Infektion Phytoalexine, die zur Abwehr eines Schadorganismus dienen. Terpene verfügen auch über pestizide und allelopathische Wirkungen. Durch die Abgabe chemischer Verbindungen, meist sekundäre Pflanzenstoffe, können zahlreiche Pflanzen Keimung, Wachstum und Entwicklung von Konkurrenten beeinflussen. Aber auch gegen Insekten oder Pilze können diese Hemmstoffe eingesetzt werden. Aus diesem Grund könnten Terpene vor allem in der Landwirtschaft Anwendung finden (Falbe & Regitz, 1999). Im tierischen Organismus sind sie, zum Beispiel als Pheromone oder Abwehrstoffe, nur in geringen Mengen enthalten. Zahlreiche halogenierte Terpene werden in verschiedenen Meeresorganismen gebildet (Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung finden Terpene als Duft-, Riech- oder Gewürzstoffe in der Parfüm-, Kosmetik- und Lebensmittelindustrie. Sie dienen ferner als Ausgangsstoffe für die Synthese von Vitaminen und Pharmazeutika, zur Herstellung von Terpen-Harzen sowie als Terpen-Lösemittel (Falbe & Regitz, 1999).

1,8-Cineol

Synonyme: *Cajeputol; Cineol; Cineole; 1,8-Epoxy-para-menthan; 1,8-Epoxy-para-menthane; 1,8-Epoxy-p-menthan; Eucalyptol; Eukalyptol; 1,8-Oxido-para-menthane;*

Herstellung und Eigenschaften: Ein besonders wichtiger Vertreter der Terpene ist das Isoprenoid 1,8-Cineol. Der, häufig auch Eukalyptol genannte, bicyclische Ether (Roth und Kormann, 1996) ist ein Dehydratisierungsprodukt des Terpenalkohols 1,8-Terpin. Die farblose, viskose Flüssigkeit (Arctander, 1969) zählt zu den Monoterpenen. Es kann durch Destillation und Ausfrieren aus hochprozentigen ätherischen Ölen gewonnen werden. 1,8-Cineol hat einen würzigen, campherartigen, kühlen Geruch und kann zu Somnolenz und

Koma führen (Arctander, 1969; Römpf, 1962; Roth und Kormann, 1996).

Vorkommen: 1,8-Cineol ist, häufig als Hauptbestandteil, in vielen terpenhaltigen, ätherischen Ölen enthalten (Arctander, 1969; Roth und Kormann, 1996). Es konnte zum Beispiel bis zu 70% im Cajeputöl (*Melaleuca leucadendron*), bis 70% im Lorbeerblättröl (*Laurus nobilis*) und bis zu 92% im Eukalyptusöl (*Eucalyptus globulus*) nachgewiesen werden (Roth und Kormann, 1996). Außerdem findet man es in Cannabisöl (*Cannabis*), Ingweröl (*Zingiber officinale*), Wacholderöl (*Juniperus communis*), Kampferöl (*Cinnamomum camphora*), Kardamomöl (*Ellettaria cardamomum*), Laudanumöl, Lavendelöl (*Lavandula officinalis*), Lavandinöl (*Lavandula hybrida*), Muskatnussöl und -blüte (*Myristica fragrans*), Myrtenöl (*Myrtus*), Niauliöl (*Melaleuca viridiflora*), Pimentöl (*Pimenta dioica*), Piperöl (*Piper nigrum*), Salbeiöl (*Salvia officinalis*), Schafgarbenöl (*Achillea*), Spiköl (*Lavandula spica*), Teebaumöl (*Melaleuca alternifolia*), Thymianöl (*Thymus*), Verbenaöl (*Verbena*), Winterlinde (*Tilia*), Zimtöl (*Cinnamomum zeylanicum*), Zitweröl (*Artemisia cina*) und in weiteren ätherischen Ölen (Maarse, 1991; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

Neben anderen Isoprenoiden gehört 1,8-Cineol zu den häufigsten Blütenduftkomponenten und kommt in zahlreichen Pflanzen und Früchten vor wie Cherimoya (*Annona cherimolia*), China-Zimt (*Cinnamomum cassia*), Dalechampie (*Dalechampia spathulata*), Duftrose (*Aglaia odorata*), Einblatt (*Spathiphyllum*, *Spathiphyllum cannaefolium*), Gloxinie (*Gloxinia perennis*), Kiwi (*Actinidia chinensis*), Lotosblume (*Nelumbo*), Magnolien (*Magnolia*), Orange (*Citrus sinensis*), in verschiedenen Orchideenarten (*Acacallis cyanea*, *Acineta chrysantha*, *Angraecum*, *Anguloa*, *Anguloa cliftonii*, *Aspasia*, *Aspasia variegata*, *Brassavola*, *Catasetum*, *Chaubardia heteroclita*, *Clowesia*, *Clowesia rosea*, *Coryanthes*, *Cymbidium*, *Dressleria taggesellii*, *Embreea rodigasiana*, *Galeandra lacustris*, *Galeottia*, *Gongora*, *Houlletia*, *Kegeliella houtteana*, *Lacaena bicolor*, *Luedemannia pescatorei*, *Lycaste*, *Lycomormium fiskei*, *Lycomormium squalidum*, *Masdevallia lehmannii*, *Maxillaria*, *Mormodes*, *Notylia*, *Orchis mascula*, *Peristeria*, *Polycycnis gratiosa*, *Sievekingia*, *Stanhopea*, *Stanhopea pulla*), Salbei (*Salvia*), Strand-Beifuss (*Artemisia maritima*), Tabak (*Nicotiana*), Tillandsie (*Tillandsia crocata*), Vanille (*Vanilla pompona*), Wachsblume (*Hoya carnosa*), Weide (*Salix*) und Witwenblume (*Knautia arvensis*) (Knudsen et al., 1993; Maarse, 1991; Nursten, 1970; Pahlow, 1982; Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: Das Terpen ist eines der billigsten, natürlichen Isolate. Im Kaugummi ist er

bis zu 200 ppm enthalten (Arctander, 1969). Da 1,8-Cineol stark antiseptisch wirkt, findet es unter anderem in der Medizin Verwendung als Desinfektionsmittel, Inhalationsmittel bei Erkrankung der Atmungsorgane, Einreibemittel bei Neuralgien und Rheumatismus sowie als Expectorans bei Bronchialkatarrhen (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999). Ferner wird es als Riech- und Geschmacksstoff, Konservierungsmittel, Flotationsmittel, in Seifen, Haushaltsprodukten, in Aromen für Mund- und Körperpflegemittel, zur Bremsenabwehr, wie auch als Aromastoff in der Parfümindustrie verwendet (Arctander, 1969; Falbe & Regitz, 1999; Roth und Kormann, 1996).

3.4.2.6 Steroide

Der Name 'Steroide' leitet sich von Cholesterin ab und bezeichnet eine Gruppe von Verbindungen, die das charakteristische tetracyclische Kohlenstoffgerüst des perhydrierten Cyclopenta[*a*]phenanthrens (Gonan, früher Steran) besitzen (Falbe & Regitz, 1999), einer Verbindung mit drei Sechsringen und einem Fünfring. Die Steroide enthalten 18 bis 30 Kohlenstoffatome. Das Ringsystem ist perhydriert, das heißt vollständig abgesättigt. Die Steroide leiten sich von einer Gruppe von Triterpenen, den Methylsterinen ab (Falbe & Regitz, 1999). Sie unterscheiden sich in ihrer Struktur oft nur geringfügig, dennoch können sie sehr verschiedene biologische Eigenschaften und Wirkungen haben (Pschyrembel, 1998). Bei Menschen und Wirbeltieren werden Steroide in der Regel in der Leber metabolisiert und über die Niere, in Form von Konjugaten, und den Darm, zum Beispiel als Gallensäuren, ausgeschieden. Der eigentliche Abbau der Steroide erfolgt mikrobiell (Falbe & Regitz, 1999). Einige wenige besitzen einen charakteristischen Geruch, wie 5 α -Androst-16-en-3-on, das intensiv nach Urin oder 5 α -Androst-16-en-3 α -ol das moschusähnlich riecht. Dieser Steroid-Geruchstoff wurde, in beachtlichen Mengen, auch im menschlichen Schweiß (Gower et al., 1994) nachgewiesen. Geruch und Wirksamkeit dieser Verbindungen ist streng an deren Konstitution und Stereochemie gebunden. Auch Trüffel produzieren 5 α -Androst-16-en-3 α -ol. Durch den Geruch werden Schweine angelockt, die den unterirdischen Pilz fressen und auf diese Weise die Sporen der Trüffel verbreiten. Steroide sind in der Natur weit verbreitet vorkommende Verbindungen. So gehören zu dieser umfangreichen Triterpenoid-Klasse mehrere physiologisch wichtige Naturstoffgruppen, wie zum Beispiel Sterine, Gallensäuren, Steroidhormone, wie die

männlichen und weiblichen Sexualhormone Androgene, Estrogene und Gestagene, von der Nebennierenrinde gebildete Corticosteroide, der Vitamin-D-Metabolit Calcitriol, die als Insektenhormone wirksamen Ecdysteroide und die Pflanzenhormone vom Typ der Brassinosteroide. Ferner zählen zu den Steroiden eine Vielzahl der von diesen Naturstoffen als Leitverbindung abgeleiteten synthetischen Steroide, mit überragender medizinischer Bedeutung. Auch unter den Sekundärmetaboliten der Pflanzen gibt es große Steroid-Gruppen, wie die Digitalis-Glykoside, Strophantine, Bufadienolide, Withanolide, Steroid-sapogenine, Solanum-Steroidalkaloide, Veratrum-, Apocynaceen- und Buxus-Steroidalkaloide, die als Inhaltsstoffe wichtiger Arznei-, Gift- oder Nahrungspflanzen breite Beachtung finden und in der traditionellen Volksheilkunde aller Kulturkreise eine große Rolle spielen (Falbe & Regitz, 1999). Abschließend seien noch die in Amphibien vorkommenden Salamander-Steroidalkaloide und hochtoxischen Batrachotoxine erwähnt (Falbe & Regitz, 1999). Ein großer Bedarf an industrieller Produktion besteht vor allem für pharmakologisch aktive, medizinisch genutzte Steroide, wie hormonell wirksame Präparate, Ovulationshemmer, Spironolacton, Antiphlogistika, Anabolika, Calciferole und Herzglykoside (Falbe & Regitz, 1999).

5 α -Androst-16-en-3-on

Eigenschaften und Vorkommen: 5 α -Androst-16-en-3-on gehört zu den Δ^{16} -Steroiden und wird vor allem wegen seiner lipophilen Eigenschaft im Fett gespeichert (Falbe & Regitz, 1999). Für Menschen, die dieses Hormonderivat intensiv wahrnehmen, riecht es stark nach Urin und Schweiß (Beets & Theimer, 1970; Patterson, 1968a). Personen die diesen Duftstoff nur schwach wahrnehmen können, empfinden den Geruch von 5 α -Androst-16-en-3-on als Moschus- und Sandelholz-ähnlich. Man nimmt an, dass Androst-16-en-3 α -ol im Urin und Schweiß mit Hilfe von Bakterien, zum unangenehm riechenden Androst-16-en-3 α -on oxidiert (Amoore et al., 1977; Bird & Gower, 1982). 5 α -Androst-16-en-3-on ist Hauptbestandteil im menschlichen Körperduft (Gower et al., 1994). Man findet dieses Steroid in der Samenflüssigkeit, im männlichen und weiblichen Achselsekret (Bird & Gower, 1982; Brooksbank et al., 1974; Claus & Alsing, 1976; Gower, 1972; Amoore et al., 1977), im menschlichen Urin (Brooksbank & Haslewood, 1961), im peripheren Blutplasma und im Speichel (Gower & Bird, 1983), wobei der Anteil bei Männern und Frauen jeweils Unterschiede aufweist. Außerdem ist dieses Steroid eine der effektivsten Hauptkomponenten im Eberduft (Dorries et al., 1995, 1997). Da es von den Speicheldrüsen

sezerniert wird (Amoore et al., 1977; Dorries et al., 1997; Patterson, 1968b), findet man 5α -Androst-16-en-3-on überwiegend im Speichel von Ebern (Dorries et al., 1995). Bei ausgewachsenen, nichtkastrierten männlichen Schweinen kann 5α -Androst-16-en-3-on bis zu einem Anteil von 0,5 ppm im Fettgewebe angereichert sein. Das Steroid wird für den gelegentlichen, charakteristischen Nebengeruch von gekochtem Schweinefleisch, den unangenehmen sogenannten „Ebergeruch“, verantwortlich gemacht (Amoore et al., 1977; Patterson, 1968a, 1968b; Falbe & Regitz, 1999).

Verwendung: 5α -Androst-16-en-3-on wirkt bei Säuen als Sexualpheromon und wird in der Schweinezucht als Aerosol zur Erleichterung der künstlichen Besamung angewandt (Falbe & Regitz, 1999). Man vermutet, dass dieser Duftstoff auch bei Menschen Verhaltensweisen beeinflusst (Grammer, 1993; Preti & Wysocki, 1999), wenn auch wahrscheinlich nur unterbewusst. So gilt in bestimmten Kulturen ein Taschentuch mit dem Achselschweiß eines Mannes zum Beispiel als sexuelles Stimulans für Frauen (Eibl-Eibesfeldt, 1975; Amoore et al., 1977).

3.4.2.7 Thiazole

Hierbei handelt es sich um Verbindungen mit ringförmigen Molekülen, meistens fünf- oder sechsgliedrige Ringe, die außer Kohlenstoffatomen auch ein oder mehrere Atome anderer Elemente enthalten (Mortimer, 1987). 'Thiazole' ist die Bezeichnung für die zu den Azolen gehörenden und den Oxazolen analogen Verbindungen, in denen das Sauerstoffatom durch ein Schwefelatom ersetzt ist (Falbe & Regitz, 1999). Diese sogenannten heterozyklischen Verbindungen besitzen im fünfgliedrigen Ring ein Schwefel- und ein Stickstoffatom. Nach der Stellung der Heteroatome, das heißt der Nicht-Kohlenstoffatome, unterscheidet man Thiazol und Isothiazol. Der technisch bedeutungslose Grundkörper, das Thiazol, ist eine farblose bis schwach gelbe, unangenehm, charakteristisch faulig, pyridinartig riechende Flüssigkeit (Falbe & Regitz, 1999). Allgemein wird das Aroma der Thiazole als grün, nussig und Gemüse-ähnlich beschrieben (Xi et al., 1999). Thiazole sind wichtige Aromakomponenten in Fleisch und tragen wahrscheinlich zur Fleisch- und Bratennote bei (Maarse, 1991). Sie konnten außerdem in gegarten Lebensmitteln wie gebackenen Kartoffeln, gerösteten Erdnüssen, Erdnussbutter, Kakaobutter und Brathähnchen nachgewiesen werden (Xi et al., 1999). Ein in der Natur vorkommendes Derivat

des Thiazols ist das Thiamin (Vitamin B₁). Weitere natürliche Thiazol-Derivate sind zum Beispiel eine Reihe von Lebensmittelaromen, Antibiotika wie die Penicilline und das Photinus-Luciferin. Die Derivate des Benzothiazols dienen als Ausgangsprodukte für Vulkanisationsbeschleuniger, Schädlingsbekämpfungsmittel und Thiazolfarbstoffe. Nitrothiazole werden als Chemotherapeutika eingesetzt (Falbe & Regitz, 1999).

2,4,5-Trimethylthiazol

Synonyme: 2,4,5-trimethyl-Thiazole; 2,4,5-Trimethylthiazole;

Herstellung und Eigenschaften: 2,4,5-Trimethylthiazol ist eine Schwefel enthaltende, heterocyclische (Roth und Kormann, 1996) und heteroaromatische Verbindung. Sie entsteht bei der Decarboxylierung von 2,4-Dimethylthiazol-5-essigsäure sowie der Reaktion von Acetamid und Phosphorpentasulfid mit Methyl- α -bromoethylketon (Burdock, 2001). Schon in geringen Konzentrationen ist der herbe Geruch von 2,4,5-Trimethylthiazol stark abstoßend und irritierend. In sehr starker Verdünnung hat dieser Duftstoff einen kakao- und nussartigen Charakter (Burdock, 2001; Gijs et al., 2000).

Vorkommen: 2,4,5-Trimethylthiazol ist eine flüchtige Komponente im Analdrüsensekret des Fuchses und somit auch in Fuchskot enthalten (Wallace & Rosen, 2000).

Außerdem findet man dieses Thiazol in Kohlrabi (*Brassica oleracea* var. *gongylodes*) und Koriandersamen (*Coriandrum sativum*), aber auch als Aromakomponente in geröstetem Kaffee, schwarzem Tee, Bratkartoffeln, Pommes frites, Salzkartoffeln, Brathähnchen, rohes Hühnchen, Hühnerbrühe, Katsuobushi (getrocknetes Bonito), gekochtem, gegrilltem und gebratenem Rindfleisch, in Lamm- und Hammelleber, gekochtem, gebratenem und konserviertem Schweinefleisch sowie in gekochten Shrimps (Blank et al., 1992; Burdock, 2001; Gasser & Grosch, 1990).

Verwendung: In der Lebensmittelindustrie verwendet man 2,4,5-Trimethylthiazol in Gewürzen, gefrorenen Milchprodukten, Relish, Suppen und Süßigkeiten (Burdock, 2001; Maarse, 1991).

3.4.3 Die Wahl der Verdünnungen

In der vorliegenden Arbeit wurden Riechstoffe aus verschiedenen Substanzklassen und unterschiedlicher Duftintensität verwendet. Die Verdünnungen der Duftlösungen mussten deshalb derart gewählt werden, dass sie einerseits eindeutig von den Tieren wahrgenommen werden konnten, andererseits durfte die verwendete Anfangskonzentration der Duftstoffe nicht zu hoch sein, damit der Duft nur beim nahen Beschnüffeln wahrgenommen werden konnte und sich somit keine Duftwolken über den „künstlichen Nüssen“, beziehungsweise den Duftstreifen bildeten.

Die Verdünnung der Duftstoffe erfolgte mit dem Phthalsäure-di-ethylester Diethylphthalat ($C_{12}H_{14}O_4$; Kurzzeichen DEP), einer nahezu wasserfreien, farblosen und klaren Flüssigkeit mit einem kaum wahrnehmbarem Eigengeruch (BASF, 2003). Aufbewahrt wurden die Duftlösungen in gasdichten Schnappdeckelgefäßen aus Glas.

Ausgangspunkt für die meisten Verdünnungsreihen war eine 1 zu 100 Verdünnung, die den oben genannten Anforderungen entsprach. Eine Ausnahme bildeten dabei die Duftstoffe n-Octylacetat, Ethanol, 1-Propanol, 2-Propanol, 5 α -Androst-16-en-3-on und 2,4,5-Trimethylthiazol bei denen mit einer schwächeren beziehungsweise einer stärkeren Verdünnung begonnen werden musste.

Weitere Verdünnungen erfolgten in Zehnerschritten mit abnehmender Konzentration (1:1, 1:10) 1:100, 1:1.000, 1:10.000, 1:100.000 usw. . Um abschließend die erhaltenen Geruchsschwellen genauer abgrenzen zu können, wurde von der letzten Verdünnung, welche die Tiere noch eindeutig wahrnehmen konnten, eine 1:3 Verdünnung dieser Konzentration hergestellt. Konnte zum Beispiel ein Versuchstier eine Verdünnung von 1:1 Mio noch signifikant wahrnehmen, eine Verdünnung von 1:10 Mio aber nicht mehr, wurde das Tier mit einer 1:3 Mio Verdünnung getestet.

3.5 Datenanalyse

3.5.1 Die Auswertung der Daten bei den Totenkopffaffen

Die Fähigkeit der Totenkopffaffen, einen bestimmten Duftstoff in einer gegebenen Konzentration wahrzunehmen, wird durch das Verhältnis von Richtig- zu Falschwahlen wiedergegeben.

Folgende vier Möglichkeiten aus zwei Kategorien konnten sich im Versuch ergeben:

Kategorie A: „korrekte Entscheidungen“

- 1) „Richtig positive Entscheidung“: das Tier erkannte einen mit dem positiven Duft imprägnierten Cup und öffnete ihn zur Entnahme der Erdnussbelohnung.
- 2) „Richtig negative Entscheidung“: das Tier erkannte einen mit einem negativen Duft imprägnierten Cup und verschmähte ihn, indem es ihn nach geruchlicher Inspektion auf dem Kletterbaum stehen oder ungeöffnet zu Boden fallen ließ.

Kategorie B: „nicht korrekte Entscheidungen“

- 1) „Falsch positive Entscheidung“: das Tier inspizierte einen mit einem negativen Duft imprägnierten Cup und öffnete ihn.
- 2) „Falsch negative Entscheidung“: das Tier inspizierte einen mit dem positiven Duft imprägnierten Cup und verschmähte ihn.

Die Angabe der Ergebnisse erfolgt für jedes Duftpaar in % Richtigwahlen (bezogen auf die Anzahl der Wahlentscheidungen insgesamt). In die Wertung sind nur Cups eingegangen, die von den Affen wirklich inspiziert wurden.

Die Signifikanz der Ergebnisse wurde mit dem Binomialtest überprüft. Das Kriterium für eine erfolgreiche Diskrimination von Duft und „kein Duft“ (beziehungsweise Lösungsmittel), galt dann als erfüllt, wenn der Duft signifikant häufiger gewählt wurde als „kein Duft“. Das Signifikanzkriterium wurde auf 5% festgelegt (Siegel, 1997).

3.5.2 Die Auswertung der Daten bei den Schweinsaffen

In der Methode der dualen Diskrimination hatten die Versuchstiere die Möglichkeit, beliebig oft an den Duftstreifen zu riechen. Deshalb wurde eine geruchliche Inspektion, ohne anschließendes Öffnen des Behälters, nicht als Wahlentscheidung gewertet. Es gab also keine „negativen Entscheidungen“ wie bei der Methode der multiplen Diskrimination.

Damit die Anzahl der Entscheidungen in der Methode der dualen Diskrimination bei den Schweinsaffen ungefähr der Anzahl in der Methode der multiplen Diskrimination bei den Totenkopffaffen entsprach und um einen Vergleich der jeweiligen Ergebnisse zu erleichtern, wurden die Versuchsergebnisse in Versuchseinheiten zusammengefasst. So bestand eine Session aus insgesamt 10 Einzelversuchen, eine Versuchseinheit aus 30 Einzelversuchen oder anders ausgedrückt aus drei Sessions.

Eine Diskriminationsaufgabe galt dann als gelöst, wenn mindestens 70% richtige Entscheidungen, gemittelt über 30 aufeinanderfolgende Einzelversuche (eine Versuchseinheit), getroffen wurden und somit eine statistische Signifikanz auf dem 5% Niveau vorlag. Das heißt, die Schweinsaffen mussten bei insgesamt 30 Entscheidungen pro Stimuluspaar mindestens 21 richtige Entscheidungen getroffen haben (z-Wert im Binomialtest = 2,01; $p < 0,05$).

4. Ergebnisse

4.1 Die geruchliche Sensitivität

Als Geruchsschwelle bezeichnet man die niedrigste Konzentration einer flüchtigen Substanz, die gerade noch mit dem Geruchssinn wahrgenommen wird. Im allgemeinen sind die Geruchsschwellen, ausgedrückt in Konzentrationswerten, individuell verschieden (May, 1966; Stevens et al., 1988), da verschiedene Individuen für Gerüche unterschiedlich sensitiv sind.

Im Folgenden soll die grundlegende Sensitivität der Tiere für die untersuchten Duftstoffe aufgezeigt und die in diesen Aufgaben erzielten Ergebnisse untereinander verglichen werden.

4.1.1 Die prinzipielle Sensitivität für die verschiedenen Duftstimuli

Im Versuchsverlauf wurden die Tiere mit verschiedenen Duftstimuli konfrontiert. Diese Duftstoffe gehören zu weit verbreiteten Substanzklassen, die sich unter anderem in Pflanzendüften und somit auch in pflanzlichen Nahrungsquellen finden. Um die olfaktorische Sensitivität der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für diese Duftstoffe zu testen, wurden den Tieren im Versuch unterschiedliche Konzentrationen dieser belohnungsanzeigenden (S+) Duftstimuli dargeboten. Der negative, nahezu geruchsneutrale (S-) Stimulus DEP blieb während der Testphase immer gleich.

In den folgenden Abbildungen sind die Verdünnungen der getesteten (S+) Duftstoffe auf der Abszisse, die %-Richtigwahlen der Tiere, die sie bei den einzelnen Verdünnungsstufen erzielten, auf der Ordinate aufgetragen. Die ermittelten Schwellenwerte für die einzelnen Duftstoffe sind alle statistisch auf dem 5% Niveau gesichert.

Das Ergebnis der Untersuchungen zeigte, dass alle Versuchstiere in der Lage waren, die dargebotenen Duftstoffe wahrzunehmen. Die Tiere erreichten bei einem Stimulustransfer auf einen neuen (S+)-Duftstimulus in der Testphase bereits in den ersten Sessions einen sehr hohen Anteil an Richtigwahlen. Es ist unwahrscheinlich, dass sich die erzielten

Ergebnisse durch die Durchführung weiterer Sessions mit dem neuen Duftstoff bei einer gleichbleibenden Verdünnung von 1:100 noch wesentlich verbessert hätten, das heißt, weiteres „Üben“ hätte wahrscheinlich zu keiner Leistungssteigerung der Affen geführt. Andererseits kann durch das Abwechseln der Aufgabenstellung ein Lerneffekt bei den Versuchstieren weitgehend ausgeschlossen werden. Das bedeutet, dass die hohe geruchliche Sensitivität der Tiere für die verwendeten Stoffe nicht auf Lerneffekte zurückzuführen ist, sondern von Anfang an auf ihrem ausgeprägten natürlichen olfaktorischen Wahrnehmungsvermögen beruht.

4.2 Ergebnisse der Andressur

4.2.1 Ergebnisse der Totenkopffaffen bei der Andressur auf die Methode der multiplen Diskrimination

Nachdem sich von den insgesamt 11 Tieren die vier Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker als geeignet für die Versuche erwiesen, wurden diese Affen stufenweise an die Versuchsmethodik herangeführt. Im nächsten Schritt sollten die Tiere mit dem Prinzip der Methode vertraut gemacht werden und lernen, anhand zweier verschiedener Duftstimuli, belohnte von unbelohnten Cups zu unterscheiden.

Für die erste Diskriminationsaufgabe wurden zwei Duftstoffe gewählt, die sich geruchlich deutlich voneinander unterschieden: Erdnussduft als (S+) Stimulus und Carvon als (S-) Stimulus. Um den Affen die gestellte Aufgabe zu erleichtern, wurden die imprägnierten Cups auf den sogenannte „Doldenbaum“ aufgesteckt. Abbildung 12 zeigt die Ergebnisse der Totenkopffaffen für die erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe Erdnuss (1:100) versus Carvon (1:10).

(S+)

Erdnuss

versus

(S-)

Carvon

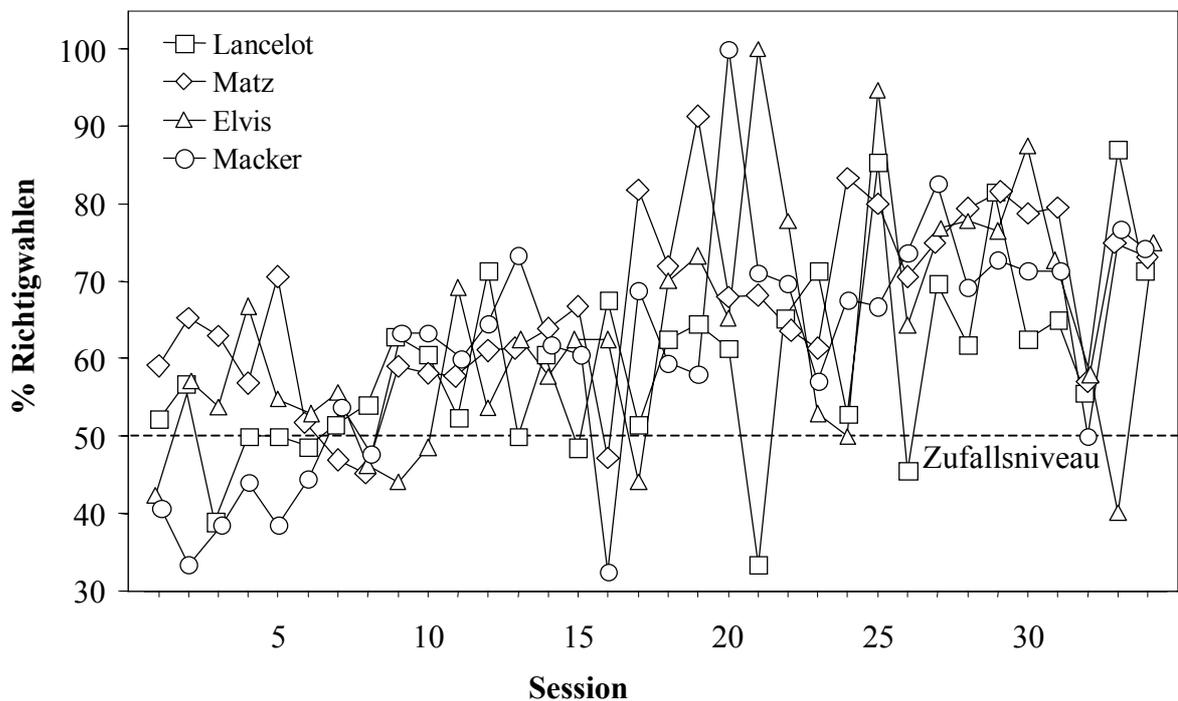


Abb. 12: *Andressur der vier Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker auf die erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe Erdnuss (S+) versus Carvon (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Sessions.*

Wie aus Abbildung 12 ersichtlich ist, lagen die Ergebnisse der vier Totenkopffaffen für die erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe in den ersten acht Sessions im Bereich des Zufallsniveaus. Ab der neunten Session erreichten die Tiere 60% Richtigwahlen und bewegten sich langsam vom Zufallsniveau weg. Matz erzielte bereits in Session 17 als erster Affe 80% Richtigwahlen, gefolgt von Macker und Elvis, die in Session 20 bzw. 21 schon jeweils 100% Richtigwahlen schafften. Ab Session 25 erreichte auch Lancelot 85% Richtigwahlen. Nun lagen die Ergebnisse der Totenkopffaffen generell meistens über 70% Richtigwahlen.

Andressur der Totenkopffaffen auf neue Duftstimuli

Nachdem die Tiere in der Grundaufgabe eine stabile Leistung zeigten, das heißt, in mindestens fünf Sessions jeweils 70% Richtigwahlen erreichten, wurden die Totenkopffaffen auf neue Duftstimuli andressiert und die vertrauten Stimuli Erdnuss und Carvon nacheinander durch neue Düfte ersetzt.

Die Dressurergebnisse der ersten beiden Stimulustransfers sind in Abbildung 13 dargestellt. Als erstes erfolgte ein positiver Stimulustransfer, wobei die Affen anstelle des (S+) Duftstimulus Erdnuss den neuen Duftreiz Banane (1:100) angeboten bekamen.

Nachdem die Diskriminationsleistungen der Tiere deutlich über dem Zufallsniveau lagen wurde ab Session 45 der (S-) Duft Carvon durch Anethol (1:50) ausgetauscht.

Bis auf Elvis fiel es den Totenkopffaffen leicht, den Belohnungswert des neuen Duftstimulus zu erlernen und sie erreichten nach nur wenigen Sessions schon mindestens 70% Richtigwahlen. So war es ab Session 55 gerechtfertigt, vom Doldenbaum auf den Randbaum überzugehen. Die Cups waren nun nicht mehr in Dreiergruppen angeordnet, sondern in gleichmäßigen Abständen auf den Kletterästen verteilt. Die mit den (S+) und (S-) Duftstimuli imprägnierten Cups wurden in pseudorandomisierter Weise aufgesteckt.

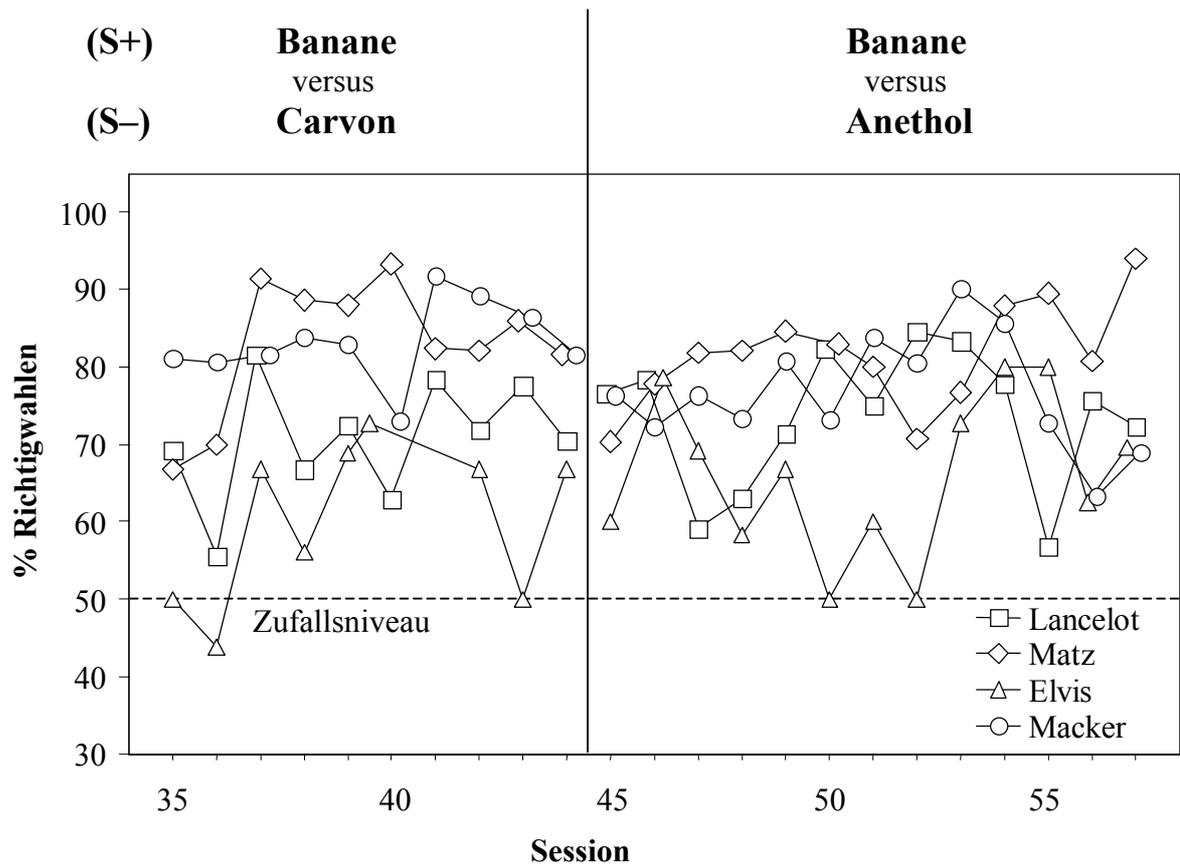


Abb. 13: Andressur der vier Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker auf die olfaktorischen Diskriminationsaufgaben Banane (S+) versus Carvon (S-) bzw. Banane (S+) versus Anethol (S-) sowie Einführung einer randomisierten Anordnung der Cups auf dem Kletterbaum. Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Sessions. Offene Symbole kennzeichnen die Dressurergebnisse, die auf dem Doldenbaum ermittelt wurden. Die Ergebnisse nach der Einführung des Randombaumes sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 13 zeigt, dass die Diskriminationsleistungen der Affen trotz des Wechsels vom Doldenbaum zum Randombaum über dem Zufallsniveau blieben und nur in den ersten beiden Sessions auf dem neuen Kletterbaum (Session 55-56) etwas schlechter wurden. Ab der dritten Session (Session 57) erreichten die Tiere wieder Werte, die bei ca. 70% Richtigwahlen lagen. Matz erzielte dagegen, trotz Einführung des Randombaumes, durchgehend Ergebnisse mit mindestens 80% Richtigwahlen.

Damit sich die Totenkopffaffen nicht durch häufiges Wiederholen der gleichen Diskriminationsaufgabe langweilten und die Tiere dadurch eventuell wieder adressiert würden, erfolgte nun in kürzeren Abständen ein Wechsel der Duftstimuli.

In Abbildung 14 ist der zweite positive Stimulustransfer von Banane (1:100) auf n-Butylacetat (1:100) dargestellt.

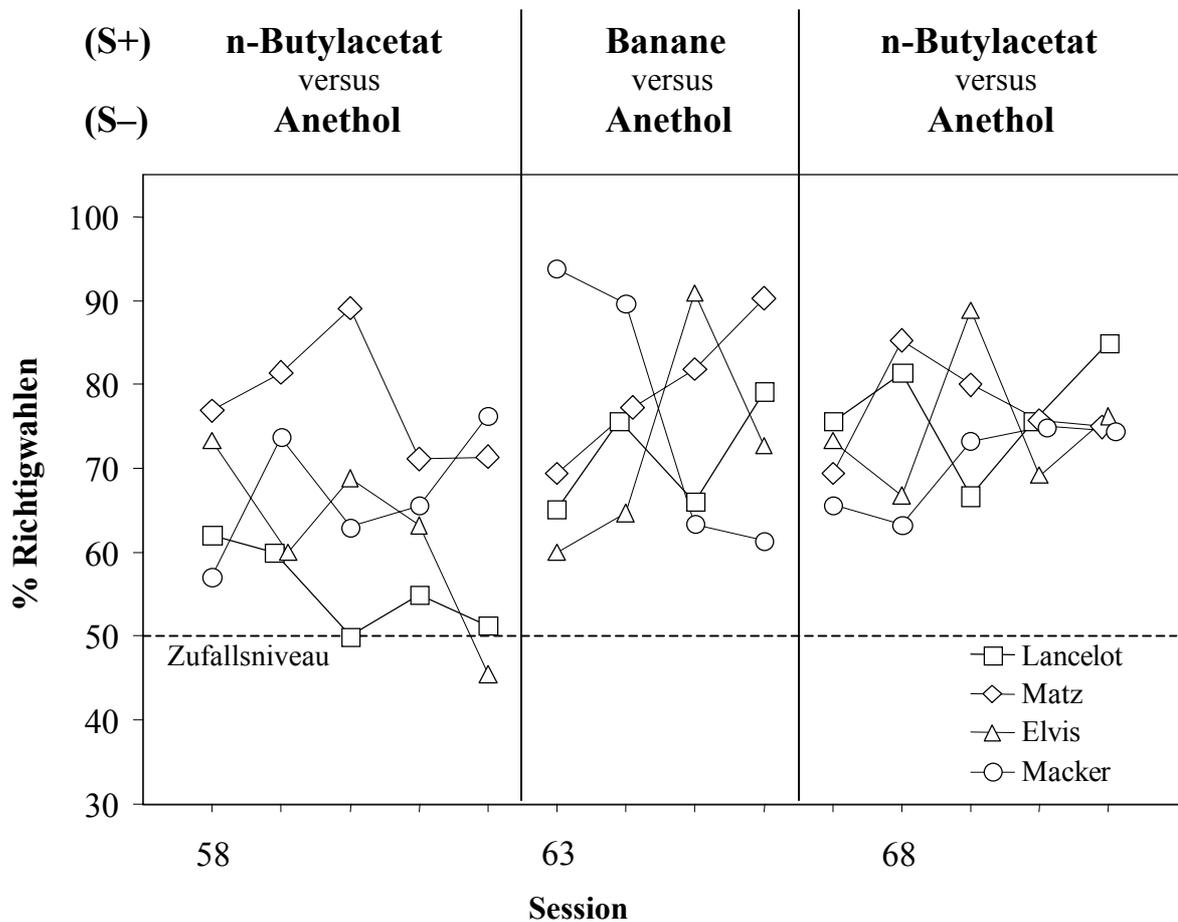


Abb. 14: Andressur der vier Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker auf die olfaktorische Diskriminationsaufgabe n-Butylacetat (S+) versus Anethol (S-) bzw. Banane (S+) versus Anethol (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Sessions.

Wie aus Abbildung 14 zu erkennen ist, fiel den Totenkopffaffen der zweite positive Stimulustransfer nicht ganz leicht. Bis auf Matz und Macker, deren Ergebnisse für die neue olfaktorische Diskriminationsaufgabe zwischen 70-90% bzw. 60-80% Richtigwahlen lagen, fielen die Leistungen der beiden anderen Affen bis zum Zufallsniveau ab. Um Lancelot und Elvis wieder auf ihr normales Leistungsniveau zu bringen und zu vermeiden, daß sie durch wiederholten Misserfolg adressiert werden, wurde den Affen in Session 63 bis 66 nochmals die ihnen vertraute Diskriminationsaufgabe Banane (S+) versus Anethol (S-) dargeboten.

Anschließend wurde der positive Stimulustransfer n-Butylacetat (S+) versus Anethol (S-) wiederholt. Diesmal zeigten die Tiere bessere Diskriminationsleistungen mit durchschnittlich 75% Richtigwahlen.

n-Butylacetat ist ein stark flüchtiger Acetat-Ester und vermutlich für die Totenkopffaffen schwer zu riechen. Wahrscheinlich war es für die Tiere deshalb so schwierig, diesen Duftstimulus zu erlernen. Aus diesem Grund erwies es sich als sinnvoller, den neuen (S-) Stimulus Lavendel erst gegen den schon bekannten (S+) Stimulus Banane anzulernen und dann wieder auf den (S+) Stimulus n-Butylacetat zu wechseln.

Damit die Affen sich später leichter an das schwach riechende Lösungsmittel Diethylphthalat gewöhnen konnten, wurde der (S-) Stimulus Lavendel stufenweise stärker verdünnt dargeboten. Die Verdünnungen erfolgten in 10er Schritten (1:100, 1:1.000, 1:10.000 und 1:100.000). Schließlich wurde das reine Lösungsmittel Diethylphthalat (DEP) als neuer (S-) Stimulus eingeführt.

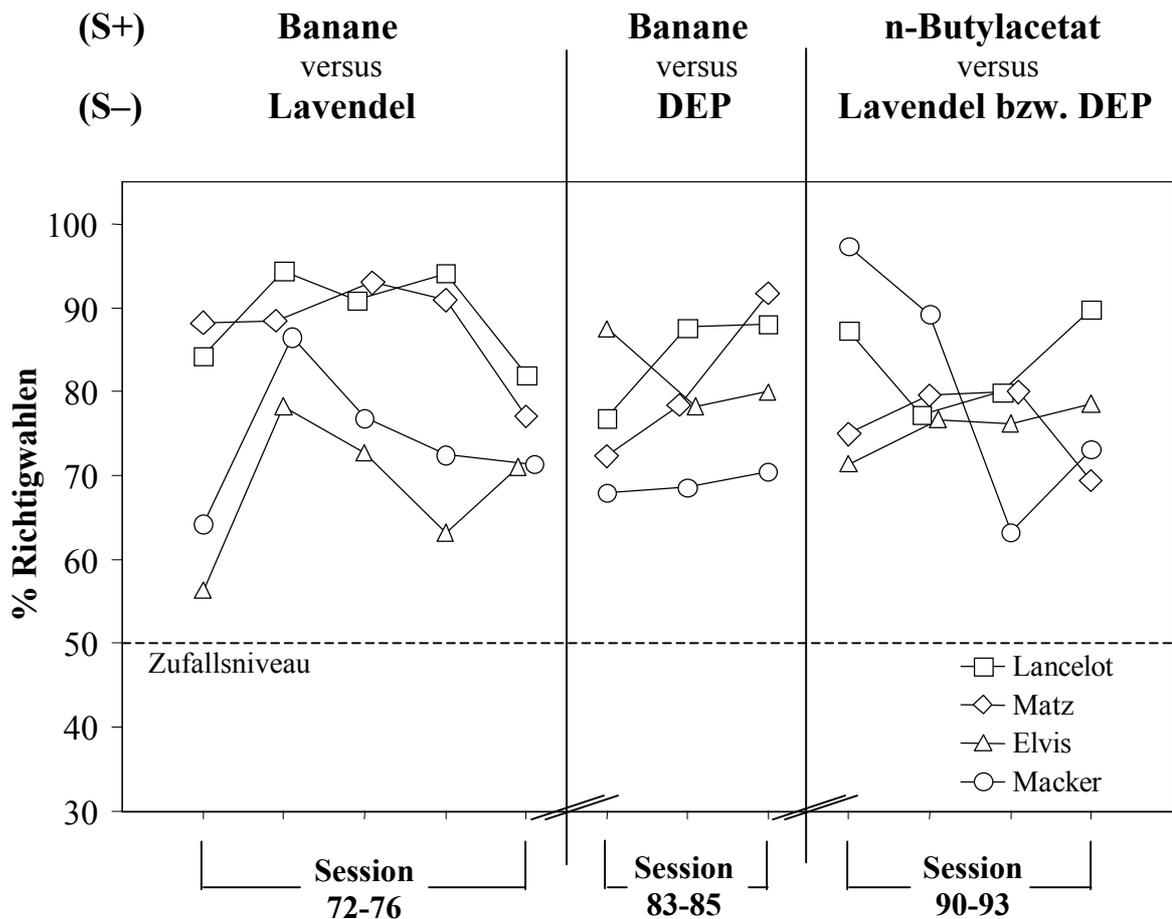


Abb. 15: Andressur der vier Totenkopffaffen Lancelot, Matz, Elvis und Macker auf die olfaktorische Diskriminationsaufgabe Banane (S+) versus Lavendel (S-) und Banane (S+) versus DEP (S-) bzw. n-Butylacetat (S+) versus Lavendel (S-) und n-Butylacetat (S+) versus DEP (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Sessions.

Abbildung 15 zeigt den zweiten negativen Stimulustransfer. Um die Abbildung übersichtlicher zu gestalten wurden die Sessions 77 bis 82 und 86 bis 89 nicht dargestellt.

Im folgenden sind die einzelnen Diskriminationsaufgaben mit der stufenweisen Verdünnung des (S-) Stimulus Lavendel aufgelistet:

- Session 72 und 73: (S+) Stimulus Banane versus (S-) Stimulus Lavendel (1:100)
- Session 74: (S+) Stimulus Banane versus (S-) Stimulus Lavendel (1:1.000)
- Session 75: (S+) Stimulus Banane versus (S-) Stimulus Lavendel (1:10.000)
- Session 76: (S+) Stimulus Banane versus (S-) Stimulus Lavendel (1:100.000)
- Session 83 bis 85: (S+) Stimulus Banane versus (S-) Stimulus DEP
- Session 90: (S+) Stimulus n-Butylacetat versus (S-) Stimulus Lavendel (1:1.000)

- Session 91: (S+) Stimulus n-Butylacetat versus (S-) Stimulus Lavendel (1:10.000)
Session 92: (S+) Stimulus n-Butylacetat versus (S-) Stimulus Lavendel (1:100.000)
Session 93: (S+) Stimulus n-Butylacetat versus (S-) Stimulus DEP

Die Graphik zeigt, dass die Totenkopffaffen, selbst bei einer 1:100.000 Verdünnung des (S-) Stimulus Lavendel (Session 76), Diskriminationsleistungen mit mindestens 70% Richtigwahlen erzielten. Auch nach Einführung des (S-) Stimulus DEP (Session 83 bis 85) zeigten die Affen Ergebnisse die zwischen 70% und 95% Richtigwahlen lagen. Das heißt, die Tiere lernten, auch das Fehlen eines Duftreizes als nicht-belohnungsanzeigenden Stimulus zu akzeptieren.

Im nächsten Schritt wurde auf den (S+) Stimulus n-Butylacetat gewechselt. Um den Totenkopffaffen die olfaktorische Diskriminationsaufgabe zu erleichtern, wurde der (S-) Stimulus Lavendel wieder stufenweise stärker verdünnt dargeboten und schließlich durch das reine Lösungsmittel DEP ersetzt. Auch für diese Aufgabe erzielten die Affen überwiegend Ergebnisse, die im Bereich von 70% bis 90 % Richtigwahlen lagen.

Nachdem die Totenkopffaffen nunmehr gelernt hatten, das geruchslose Lösungsmittel DEP als (S-) Stimulus zu akzeptieren, konnte mit der eigentlichen Versuchsreihe begonnen werden. Da n-Butylacetat stark flüchtig ist und somit für die Tiere schwierig zu erlernen war, wurden die ersten Daten für den (S+) Stimulus n-Hexylacetat (1:100) erhoben. n-Hexylacetat ist wegen seines höheren Molekulargewichtes weniger flüchtig und für die Affen einfacher zu riechen.

4.2.2 Ergebnisse der Andressur des Schweinsaffen James in der Methode der dualen Diskrimination

Um den Schweinsaffen James auf die Methode der dualen Diskrimination anzulernen, wurden die einzelnen zuvor erfolgten Lernschritte kombiniert, indem an jedem Behälter der Testapparatur jeweils ein Filterpapierstreifen befestigt wurde, der an seiner Spitze entweder mit dem (S+) Stimulus Jasmin (1:50) oder dem (S-) Stimulus Lavendel (1:100) imprägniert worden war. Die Verteilung des positiven und negativen Stimulus auf dem rechten oder linken Behälter erfolgte nach pseudorandomisierter Reihenfolge. Abbildung 15 zeigt die Ergebnisse der ersten olfaktorischen Diskriminationsaufgabe Jasmin versus Lavendel. Eine Session bestand jeweils aus 10 Einzelversuchen.

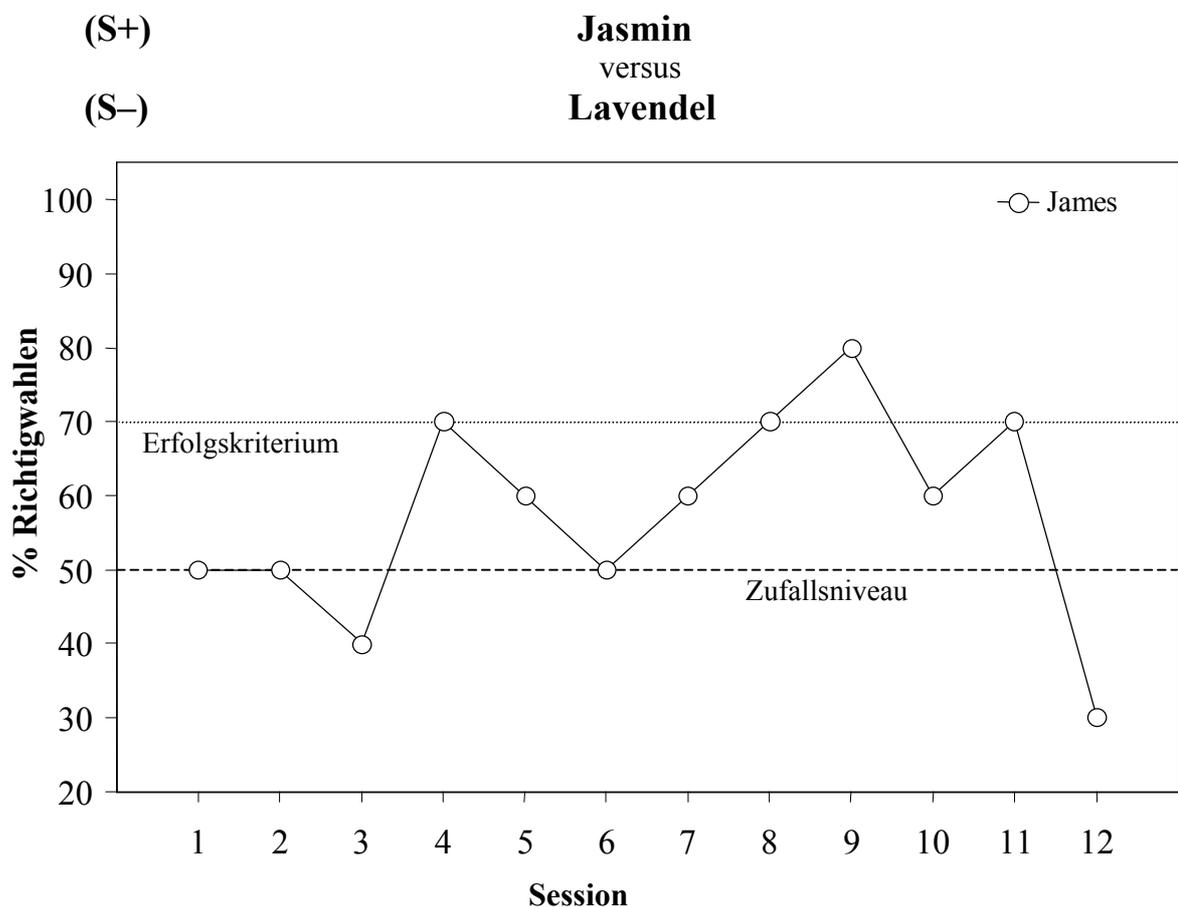


Abb. 15: Andressur des Schweinsaffen James in der Methode der dualen olfaktorischen Diskrimination. Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Sessions. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aus 10 Versuchen, was einer Session entspricht.

Nach den ersten 12 Sessions war James mit dem Prinzip der Methode vertraut. Wie aus Abbildung 15 zu sehen ist, zeigte er aber in dieser Grundaufgabe noch keine stabile Leistung. Der Affe traf in den einzelnen Sessions oft nur weniger als 70% richtige Entscheidungen, so dass eine statistische Signifikanz auf dem 5% Niveau nicht erreicht wurde.

Andressur des Schweinsaffen James auf neue Duftstimuli

Der negative Duftstimulus Lavendel wurde durch Ceder ersetzt, da James einen unsicheren Eindruck beim Lösen der vorhergehenden Aufgabe machte. Eine Ursache dafür konnte darin liegen, dass Lavendel zu intensiv roch und sich eine zu starke Duftwolke bildete, so dass der Affe den positiven Duft Jasmin nicht richtig wahrnehmen konnte.

Die Versuchsergebnisse wurden in Versuchseinheiten zusammengefasst, das heißt eine Session bestand aus insgesamt 10 Einzelversuchen, eine Versuchseinheit aus 30 Einzelversuchen oder anders ausgedrückt, aus drei Sessions. Die Diskriminationsaufgabe galt dann als gelöst, wenn mindestens 70% richtige Entscheidungen, gemittelt über 30 aufeinanderfolgende Einzelversuche (eine Versuchseinheit), getroffen wurden und somit eine statistische Signifikanz auf dem 5% Niveau vorlag. Der Schweinsaffe musste also bei insgesamt 30 Entscheidungen pro Stimuluspaar, mindestens 21 richtige Entscheidungen treffen.

In Abbildung 16 sind die Geruchsdiskriminationsleistungen für die neue Aufgabe Jasmin versus Ceder dargestellt.

(S+) **Jasmin**
versus
(S-) **Ceder**

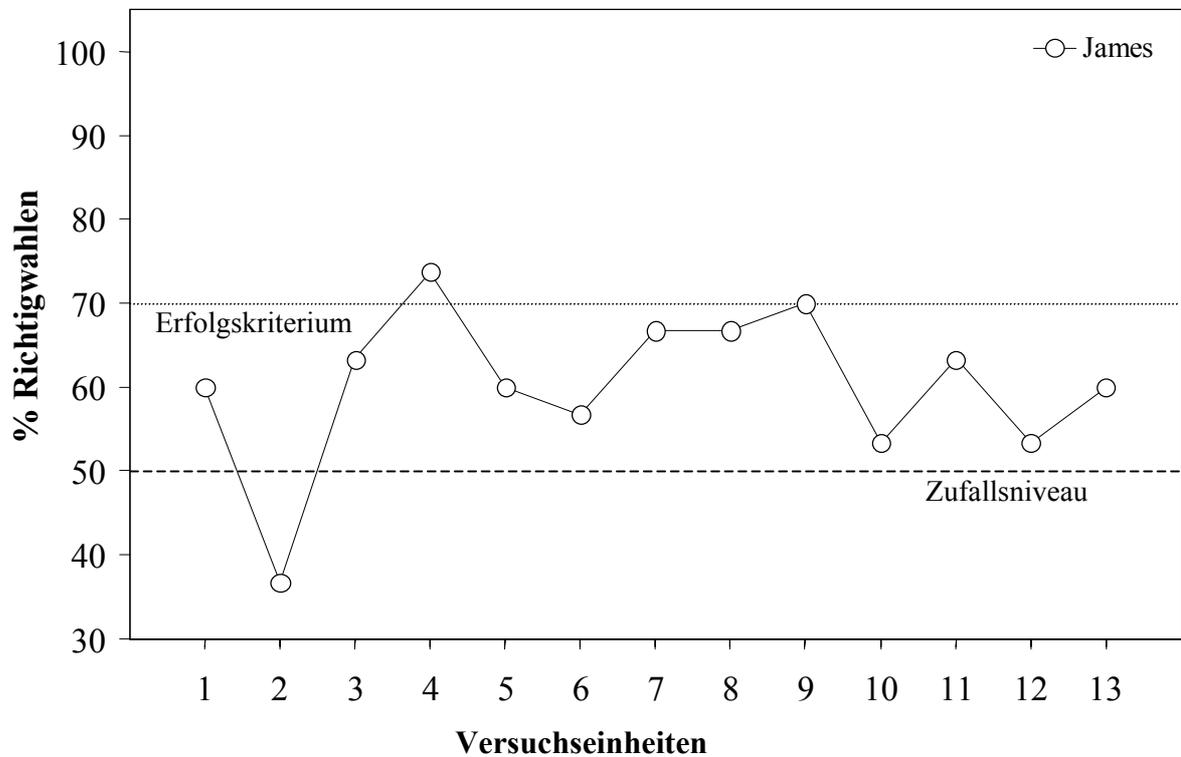


Abb. 16: *Andressur des Schweinsaffen James auf die olfaktorische Diskriminationsaufgabe Jasmin (S+) versus Ceder (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Versuchseinheiten. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aus 30 Versuchen, was jeweils drei Sessions entspricht.*

Wie Abbildung 16 zeigt, erzielte James auch für die olfaktorische Diskriminationsaufgabe Jasmin versus Ceder noch keine stabilen Leistungen. Der Schweinsaffe erreichte nur zweimal mindestens 70% Richtigwahlen, sonst lagen die Ergebnisse häufig deutlich unter dem Erfolgskriterium.

Um zu vermeiden, dass der Schweinsaffe sich durch zu häufiges Wiederholen der Standardaufgabe langweilt, und das Interesse an der Mitarbeit verliert, wurde die Aufgabe von Zeit zu Zeit durch einen positiven oder negativen Stimulustransfer geändert. Dabei wurde eine bestimmte Diskriminationsaufgabe so lange fortgesetzt, bis James einen sicheren Eindruck bei der Bewältigung der Aufgaben machte und diese mit mindestens 80% Richtigwahlen löste.

Im folgenden sind die einzelnen Versuchseinheiten mit den verschiedenen Diskriminationsaufgaben aufgelistet:

Versuchseinheit

- 14 bis 16: (S+) Stimulus Banane (1:100) versus (S-) Stimulus Ceder (1:1)
- 17 bis 20: (S+) Stimulus Banane (1:100) versus (S-) Stimulus Lavendel (1:1.000)
- 21 bis 23: (S+) Stimulus Ananas (1:200) versus (S-) Stimulus Lavendel (1:1.000)
- 24 bis 27: (S+) Stimulus Ananas (1:200) versus (S-) Stimulus Morillol (1:500)

In Abbildung 17 sind die olfaktorischen Diskriminationsleistungen des Schweinsaffen James für die einzelnen positiven und negativen Stimulustransfers dargestellt.

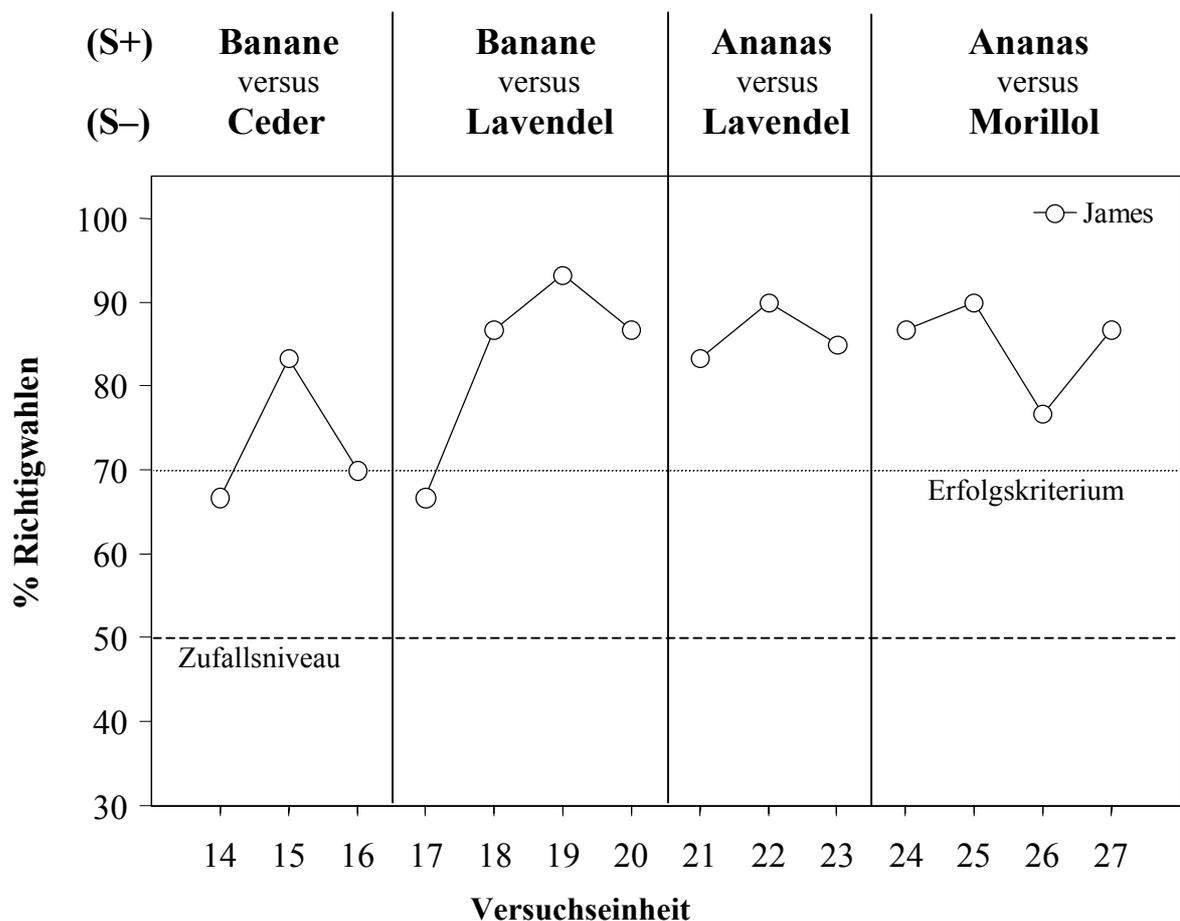


Abb. 17: Andressur des Schweinsaffen James auf die olfaktorischen Diskriminationsaufgaben Banane (S+) versus Ceder (S-), Banane (S+) versus Lavendel (S-), Ananas (S+) versus Lavendel (S-) und Ananas (S+) versus Morillol (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Versuchseinheiten. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aus 30 Versuchen, was jeweils drei Sessions entspricht.

Abbildung 17 zeigt, dass sich die olfaktorischen Diskriminationsleistungen von James deutlich verbesserten. In den einzelnen Aufgaben traf der Affe nun deutlich über 70% richtige Entscheidungen und erreichte meistens Ergebnisse die zwischen 80% und 90% Richtigwahlen lagen. James machte jetzt auch einen sicheren Eindruck bei der Bewältigung der Aufgaben und zeigte stabile Leistungen. Deshalb war es gerechtfertigt, zum Teil schon nach drei Versuchseinheiten einen neuen Stimulustransfer durchzuführen.

Mit dem nächsten Stimulustransfer sollte James auf den Acetat-Ester iso-Pentylacetat adressiert werden. Dazu wurde der (S+) Stimulus Ananas durch iso-Pentylacetat ersetzt. Schließlich war es Ziel der letzten Übungsaufgabe, dass der Schweinsaffe lernte, das nahezu geruchlose Lösungsmittel Diethylphthalat (DEP) als negativen „Duft“ zu erkennen. Damit James sich leichter an den schwach riechenden (S-) Stimulus DEP gewöhnen konnte, wurde der (S-) Stimulus Morillol zusätzlich in einer 1:1.000 Verdünnung dargeboten. Im folgenden sind die einzelnen Versuchseinheiten mit den verschiedenen Diskriminationsaufgaben aufgelistet:

Versuchseinheit

28 und 29: (S+) Stimulus iso-Pentylacetat (1:100) versus (S-) Stimulus Morillol (1:500)

30: (S+) Stimulus iso-Pentylacetat (1:100) versus (S-) Stimulus Morillol(1:1.000)

31 bis 35: (S+) Stimulus iso-Pentylacetat (1:100) versus (S-) Stimulus DEP

In Abbildung 18 sind die Ergebnisse für die verschiedenen Diskriminationsaufgaben dargestellt.

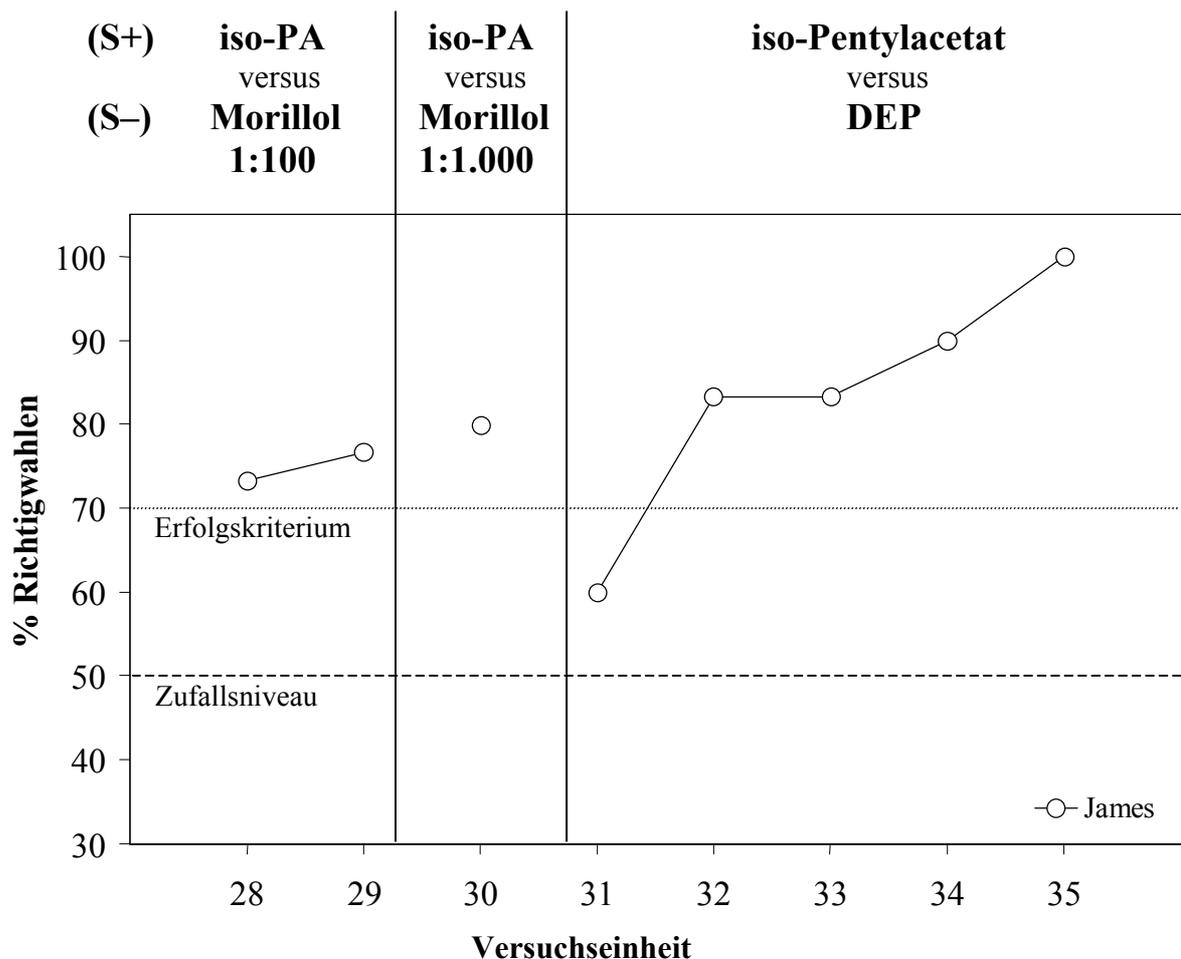


Abb. 18: Andressur des Schweinsaffen James auf die olfaktorischen Diskriminationsaufgaben iso-Pentylacetat (S+) versus Morillol (S-) und iso-Pentylacetat (S+) versus DEP (S-). Auf der Ordinate sind die erzielten Richtigwahlen in %-Werten angegeben, die Abszisse zeigt die numerische Abfolge der Versuchseinheiten. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aus 30 Versuchen, was jeweils drei Sessions entspricht. iso-PA = iso-Pentylacetat.

Wie in Abbildung 18 zu sehen ist, erzielte James auch beim Wechsel des (S+) Stimulus Ananas auf den (S+) Stimulus iso-Pentylacetat Ergebnisse über dem Erfolgskriterium von 70% Richtigwahlen. Beim negativen Stimulustransfer von Morillol zu DEP zeigte der Schweinsaffe zunächst in der ersten Versuchseinheit einen Leistungsabfall auf 60% Richtigwahlen. Ab der folgenden Versuchseinheit traf James aber schon wieder über 80% richtige Entscheidungen und erreichte sogar sein bisher bestes Ergebnis mit 100% Richtigwahlen. Der Affe lernte also sehr schnell, das Fehlen eines Duftreizes als nicht-belohnungsanzeigenden Stimulus zu akzeptieren. Nun konnte auch James gemeinsam mit den anderen Schweinsaffen Balou, Romario und Arielle an der Versuchsreihe teilnehmen.

4.3 Ergebnisse der geruchlichen Schwellenbestimmungen

4.3.1 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für aliphatische Acetat-Ester

Die Abbildungen 19 bis 28 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Acetat-Ester versus DEP. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:100.000 Ethylacetat, 1:30.000 n-Propylacetat, 1:300.000 n-Butylacetat, 1:1Mio n-Pentylacetat, 1:30.000 n-Hexylacetat, 1:1Mio n-Heptylacetat, 1:1.000 n-Octylacetat, 1:10Mio iso-Propylacetat, 1:3.000 iso-Butylacetat und 1:30.000 iso-Pentylacetat (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Totenkopffaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag in der Regel der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von drei (Ethylacetat; iso-Propylacetat) oder zehn (n-Propylacetat). Für iso-Butylacetat erzielten alle Tiere identische Schwellenwerte. Dagegen waren für einige andere Substanzen die interindividuellen Leistungsunterschiede größer und zwar bis zu einem Faktor von 10.000 (n-Hexylacetat) und 30.000 (n-Heptylacetat).

Ethylacetat

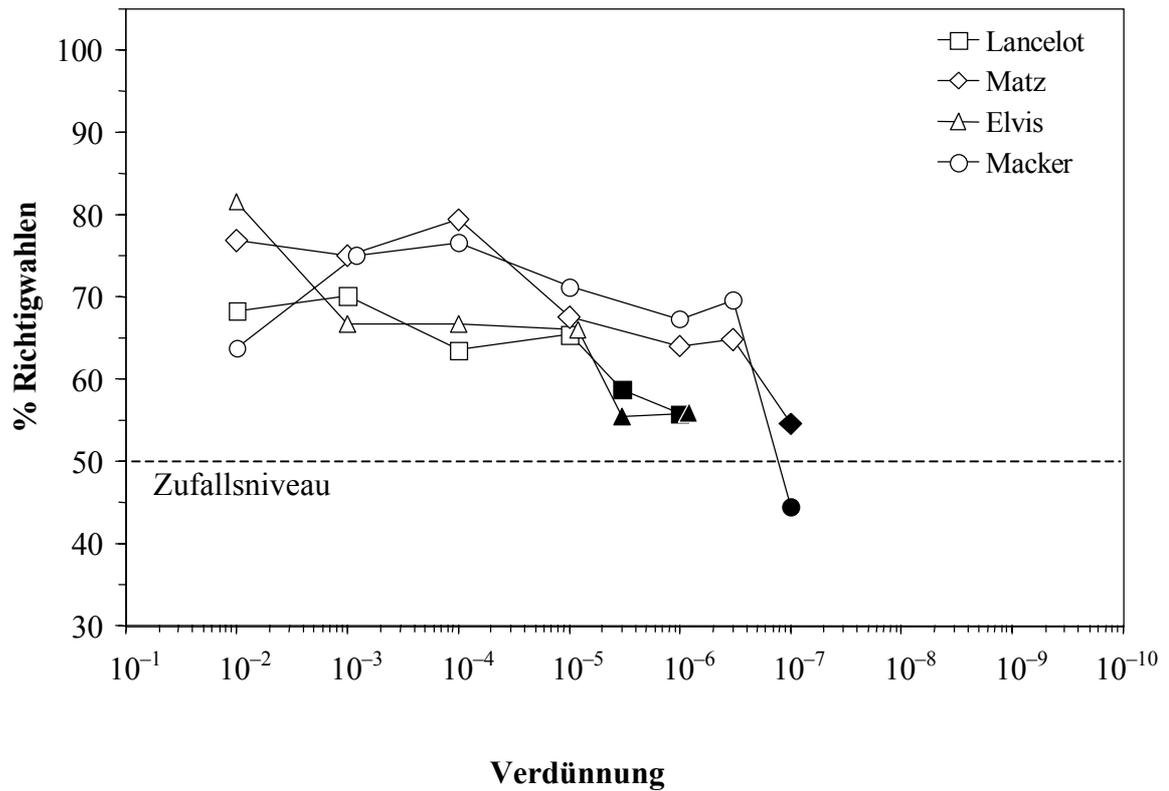


Abb. 19: Bestimmung der Geruchsschwelle für Ethylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 19 zeigt, dass die beiden Totenkopffaffen Matz und Macker Ethylacetat in einer Verdünnung von 1:3 Millionen noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen können. Die Geruchsschwelle für Lancelot und Elvis liegt bei einer Verdünnung von 1:100.000.

n-Propylacetat

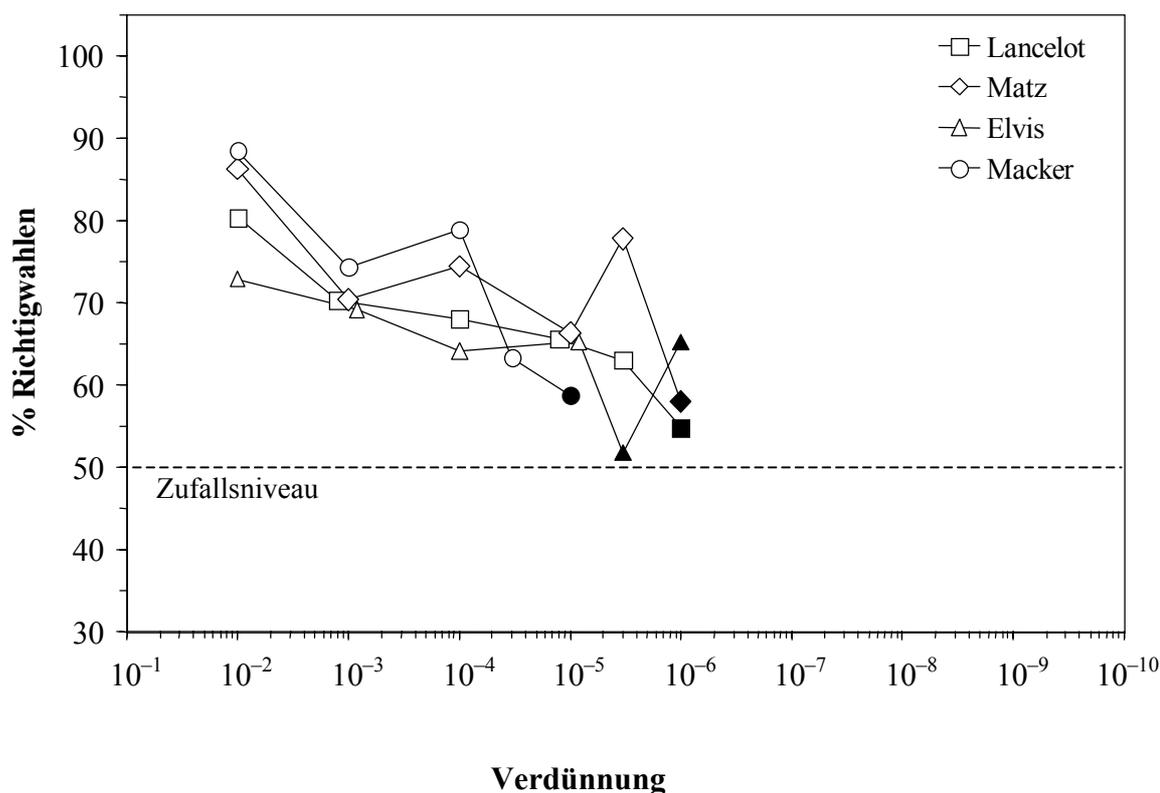


Abb. 20: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Propylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 20 ist zu erkennen, dass Lancelot und Matz n-Propylacetat bei einer Verdünnung von 1:300.000 noch riechen. Elvis dagegen kann diesen Duftstoff noch in einer 100.000-fachen Verdünnung wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Macker liegt bei einer Verdünnung von 1:30.000.

n-Butylacetat

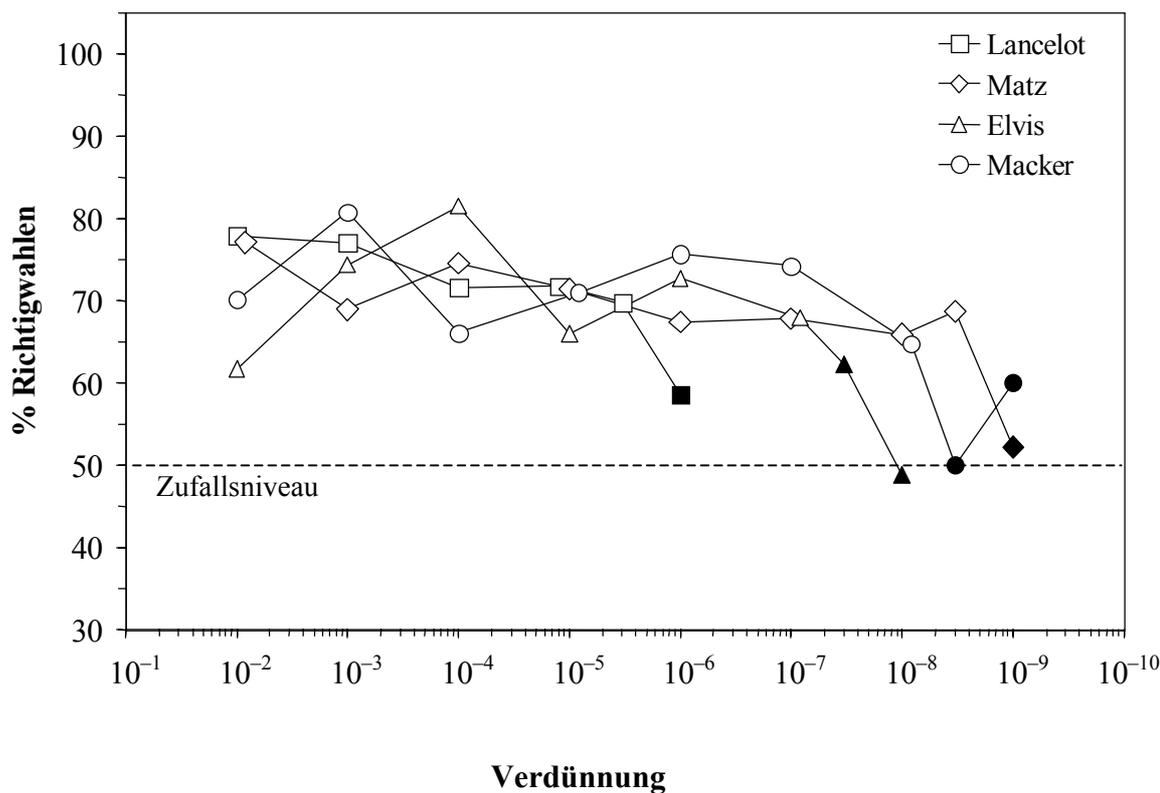


Abb. 21: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Butylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 21 zeigt Matz die höchste Sensitivität für den Duftstoff n-Butylacetat. Seine Geruchsschwelle liegt bei einer Verdünnung von 1:300 Millionen, die von Macker bei 1:100 Millionen. Elvis konnte den Duftstoff noch bei einer Verdünnung von 1:10 Millionen wahrnehmen. Die Geruchsschwelle für Lancelot dagegen liegt um den Faktor 1.000 höher als die für Matz, bei einer 300.000-fachen Verdünnung.

n-Pentylacetat

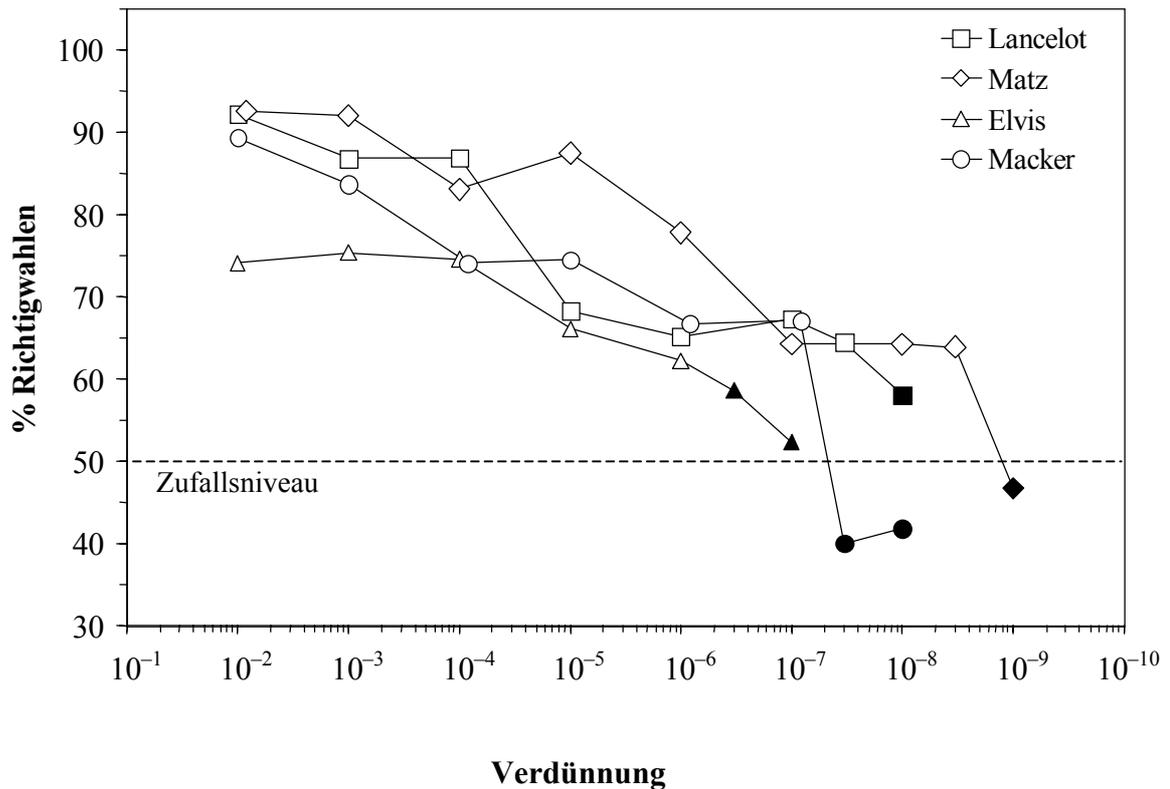


Abb. 22: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Pentylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In dieser Abbildung 22 ist zu erkennen, dass Matz auch für n-Pentylacetat am sensitivsten ist. Der Totenkopffaffe kann den Duftstoff noch in einer 300 Millionen-fachen Verdünnung wahrnehmen, während die Geruchsschwelle von Lancelot bei einer Verdünnung von 1:30 Millionen liegt. Macker kann n-Pentylacetat noch bei einer Verdünnung von 1:10 Millionen und Elvis bei einer Verdünnung von 1:1 Million riechen.

n-Hexylacetat

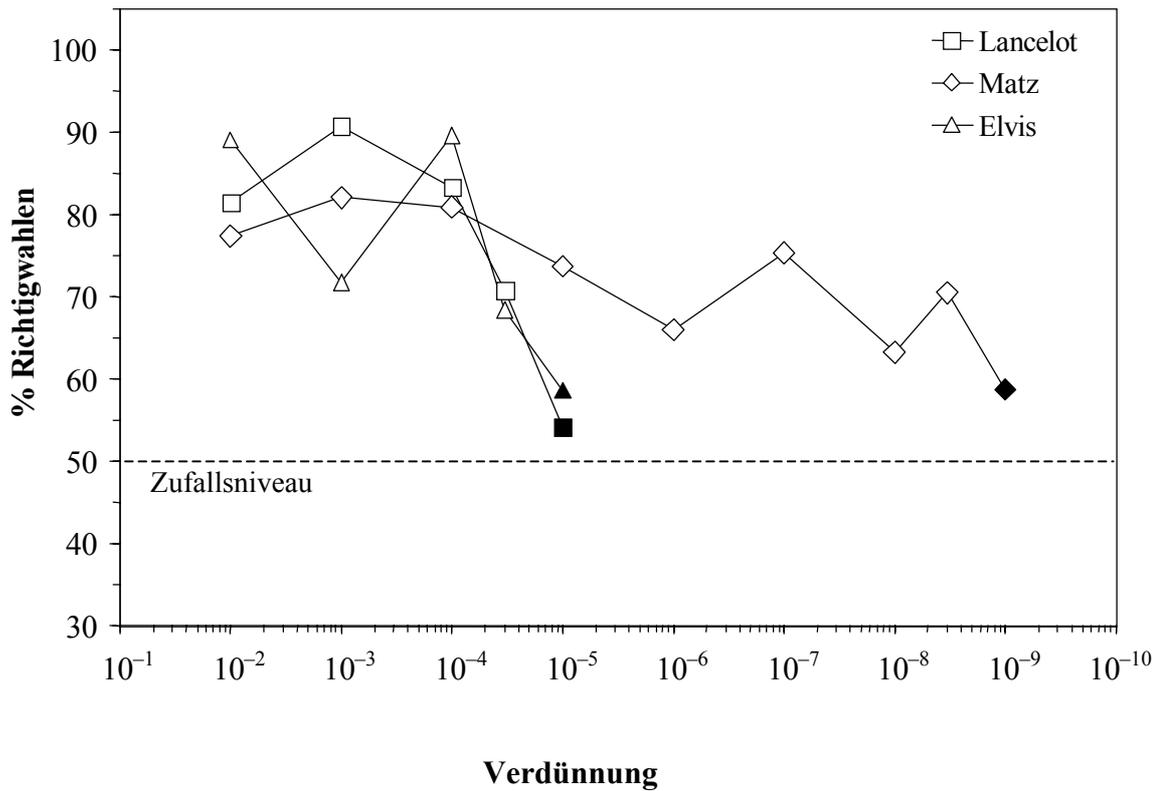


Abb.23: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Hexylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 23 kann man sehen, dass Matz den Duftstoff n-Hexylacetat bei einer 300 Millionen-fachen Verdünnung noch wahrnimmt. Die Schwellenwerte für Lancelot und Elvis liegen dagegen, um den Faktor 10.000 höher, bei einer Verdünnung von 1:30.000.

n-Heptylacetat

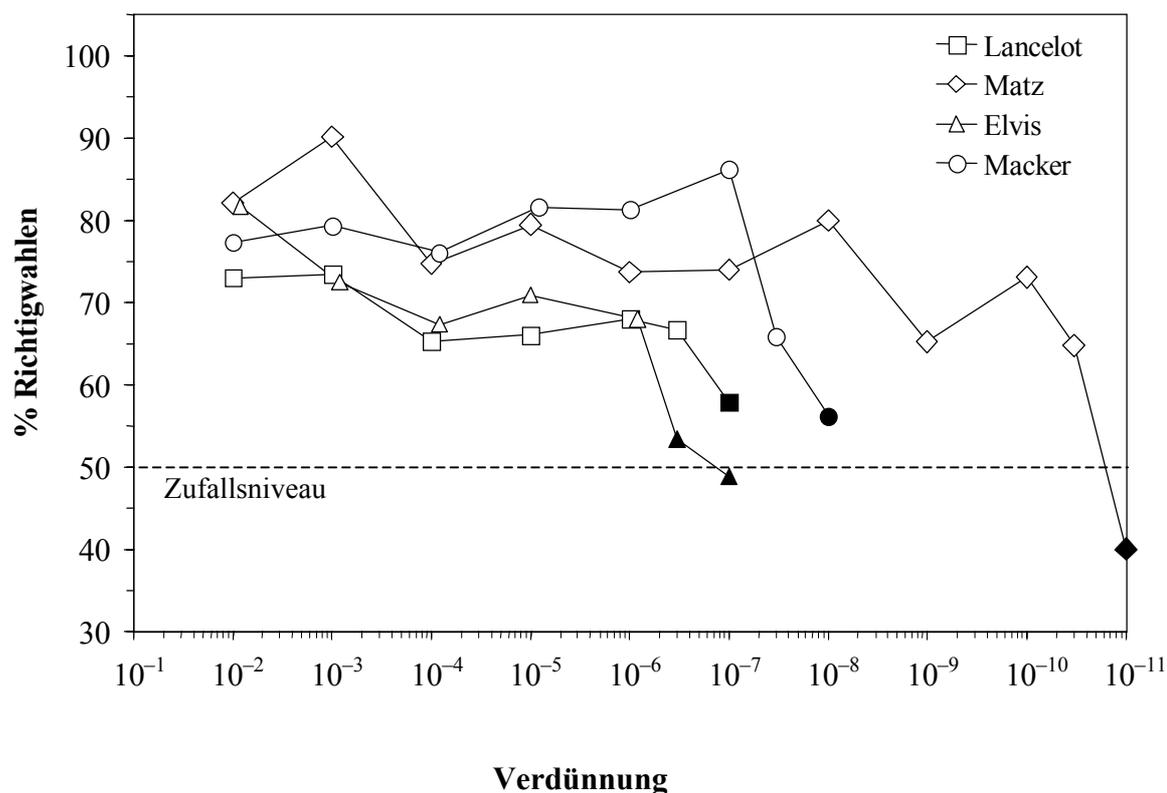


Abb. 24: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Heptylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 24 hervorgeht, liegt die Geruchsschwelle von Matz für n-Heptylacetat bei einer Verdünnung von 1:30 Milliarden. Damit ist die geruchliche Sensitivität von Matz für diesen Duftstoff um den Faktor 300 höher als bei Macker, der n-Heptylacetat noch bei einer 10 Millionen-fachen Verdünnung wahrnehmen kann. Lancelot dagegen kann diesen Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1:3 Millionen riechen, die Geruchsschwelle von Elvis liegt bei einer 1:1 Million Verdünnung.

n-Octylacetat

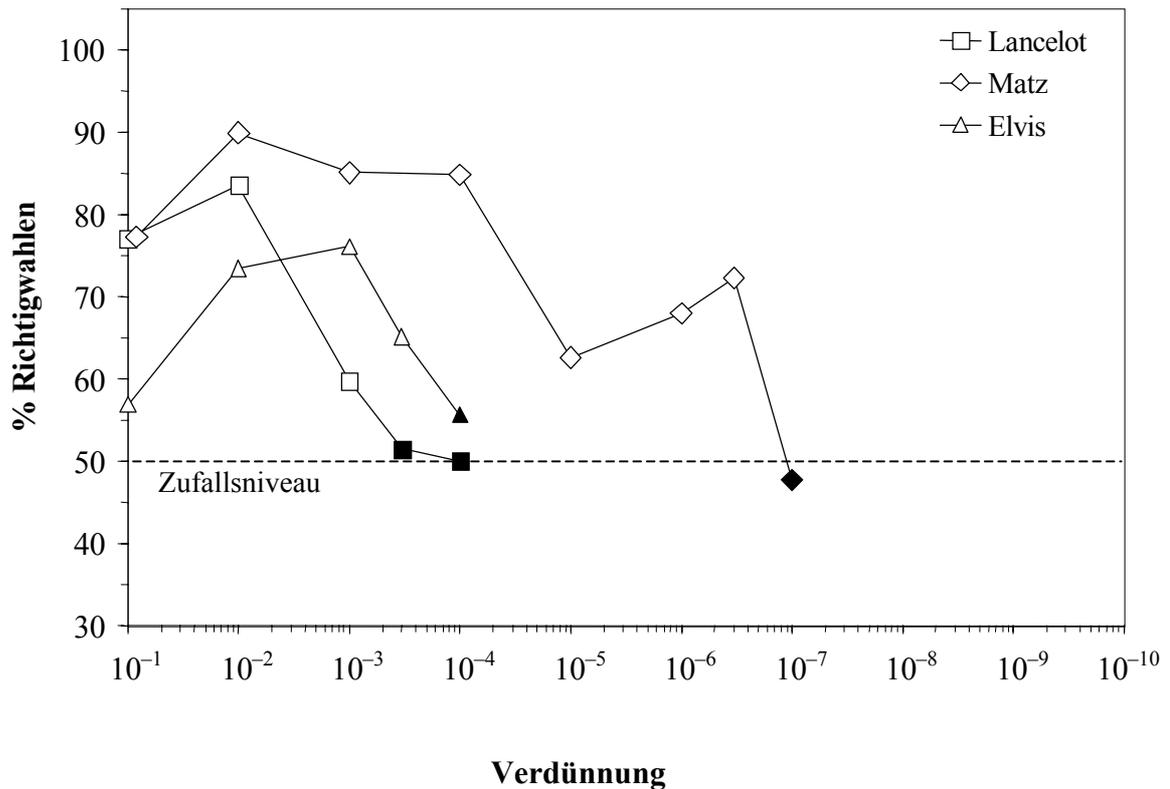


Abb. 25: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Octylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Während Matz, wie in Abbildung 25 zu sehen ist, bei einer Verdünnung von 1:3 Millionen den positiven Duftstimulus noch wahrnehmen kann, zeigt Lancelot ab einer Verdünnung von 1:100 bereits eine deutliche Abnahme der Anzahl Richtigwahlen und kann n-Octylacetat nur in einer 1:1.000 Verdünnung noch riechen. Die Geruchsschwelle für Elvis liegt bei einer Verdünnung von 1:3.000.

iso-Propylacetat

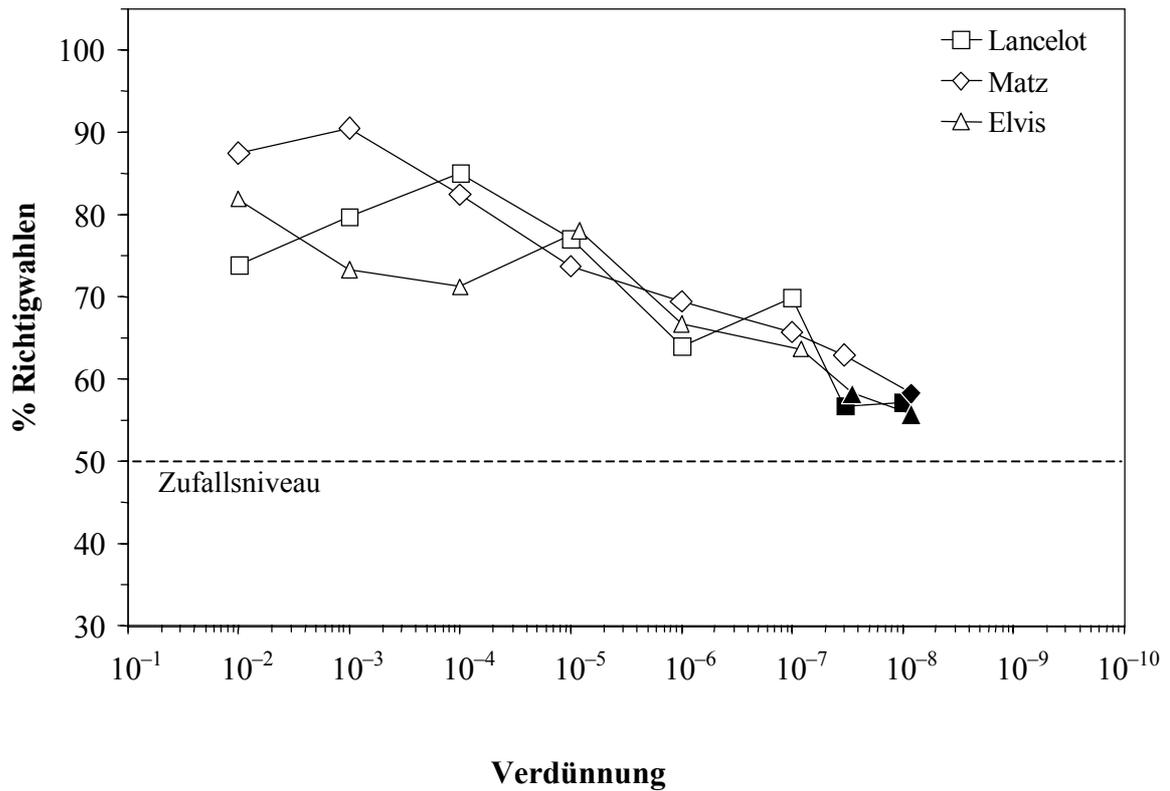


Abb.26: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Propylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand Abbildung 26 ist zu erkennen, dass Matz in der Lage ist, iso-Propylacetat noch in einer 30 Millionen-fachen Verdünnung zu riechen. Die beiden Tiere Lancelot und Elvis können den Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1: 10 Millionen wahrnehmen.

iso-Butylacetat

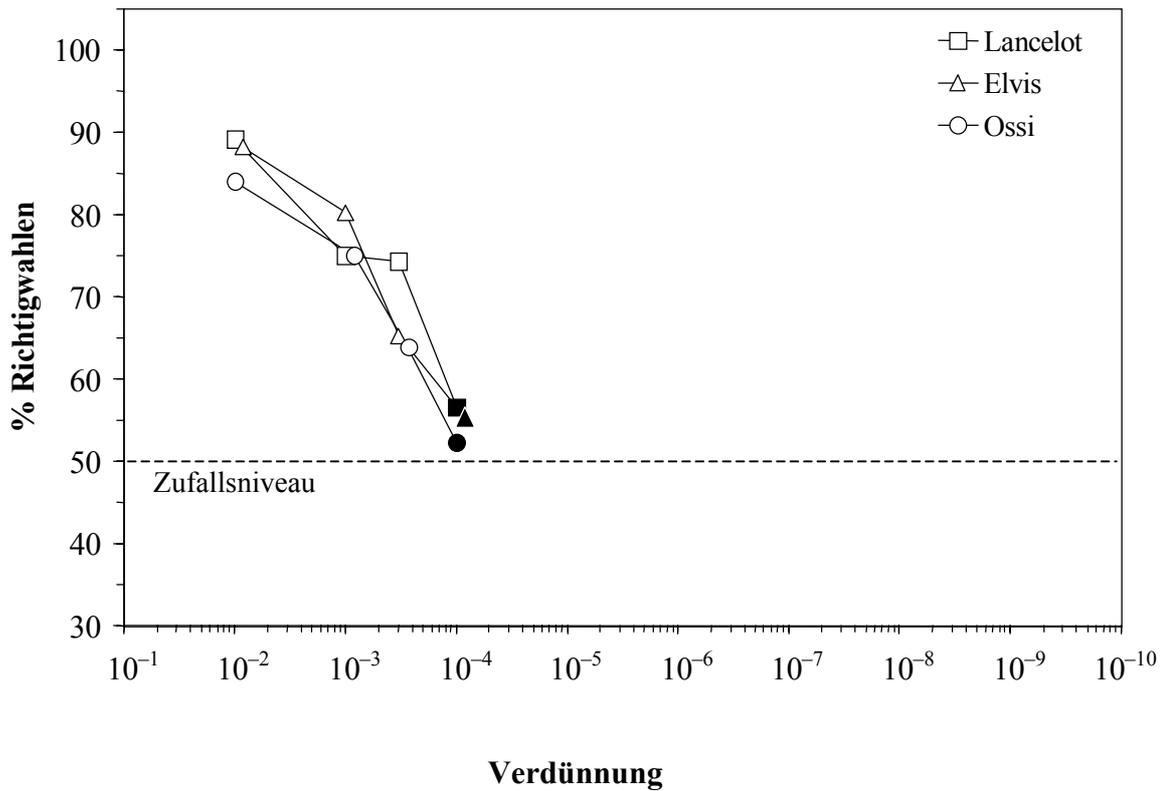


Abb.27: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Butylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 27 zeigt, dass Lancelot, Elvis und Ossi, bei einer Verdünnung von 1:10.000 das 5% Niveau nicht mehr erreichen. Die Geruchsschwelle für iso-Butylacetat liegt damit für alle drei Totenkopffaffen bei einer Verdünnung von 1:3.000.

iso-Pentylacetat

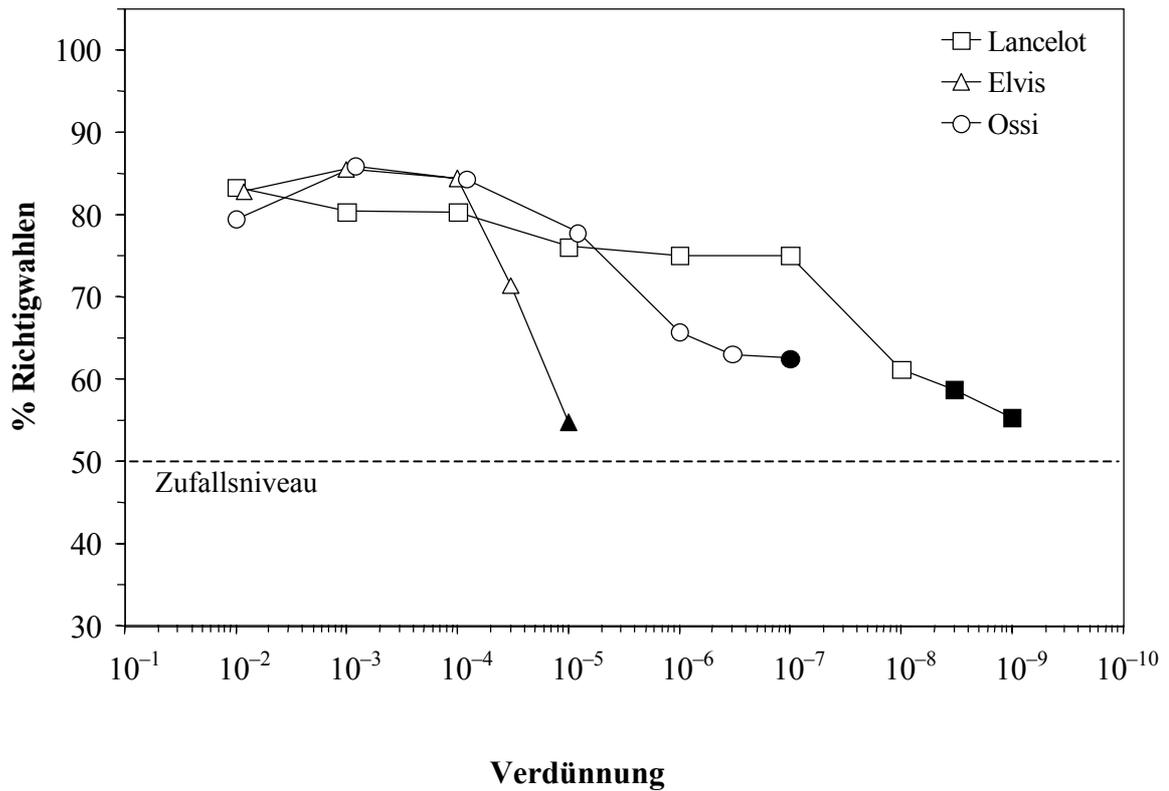


Abb. 28: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Pentylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 28 hervorgeht, liegt der Schwellenwert für Lancelot bei einer Verdünnung von 1:100 Millionen. Ossi dagegen kann iso-Pentylacetat noch in einer 3 Millionen-facher Verdünnung wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Elvis liegt bei einer Verdünnung von 1:30.000.

4.3.2 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für aliphatische Alkohole

Die Abbildungen 29 bis 35 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Alkohole mit einer endständigen funktionellen Alkohol-Gruppe versus dem geruchslosen Lösungsmittel. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant von DEP zu unterscheiden: 1:300 Ethanol, 1:3.000 1-Propanol, 1:3.000 1-Butanol, 1:100.000 1-Pentanol, 1:300.000 1-Hexanol, 1:1.000 1-Heptanol und 1:10.000 1-Octanol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Die Abbildungen 36 bis 39 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Alkohole mit einer funktionellen Alkohol-Gruppe, die sich nicht am Ende des Moleküls befindet, versus DEP. Auch hier waren alle Tiere in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:300 2-Propanol, 1:10.000 2-Butanol, 1:10.000 2-Pentanol und 1:10.000 3-Pentanol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Totenkopffaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag in der Regel der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von drei (1-Pentanol; 1-Octanol; 2-Butanol; 2-Pentanol) oder zehn (1-Propanol; 1-Butanol; 2-Propanol). Für 1-Pentanol erzielten drei von vier Totenkopffaffen identische Schwellenwerte. Dagegen lag der größte interindividuelle Leistungsunterschied in der Diskrimination eines bestimmten Duftstoffes und DEP bei einem Faktor von 100 für 1-Heptanol.

Ethanol

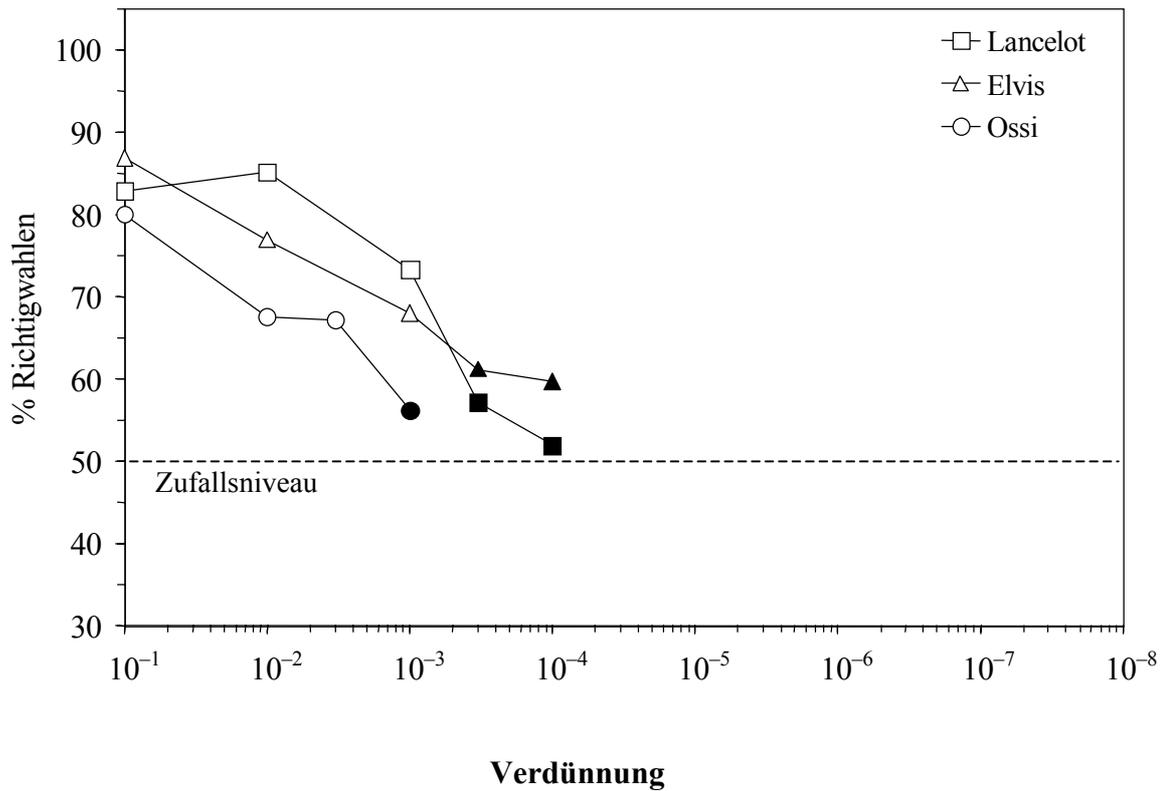


Abb. 29: Bestimmung der Geruchsschwelle für Ethanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 29 kann man sehen, dass Lancelot und Elvis Ethanol bei einer 1.000-fachen Verdünnung noch riechen können. Die Geruchsschwelle für Ossi liegt dagegen bei einer Verdünnung von 1:300.

1-Propanol

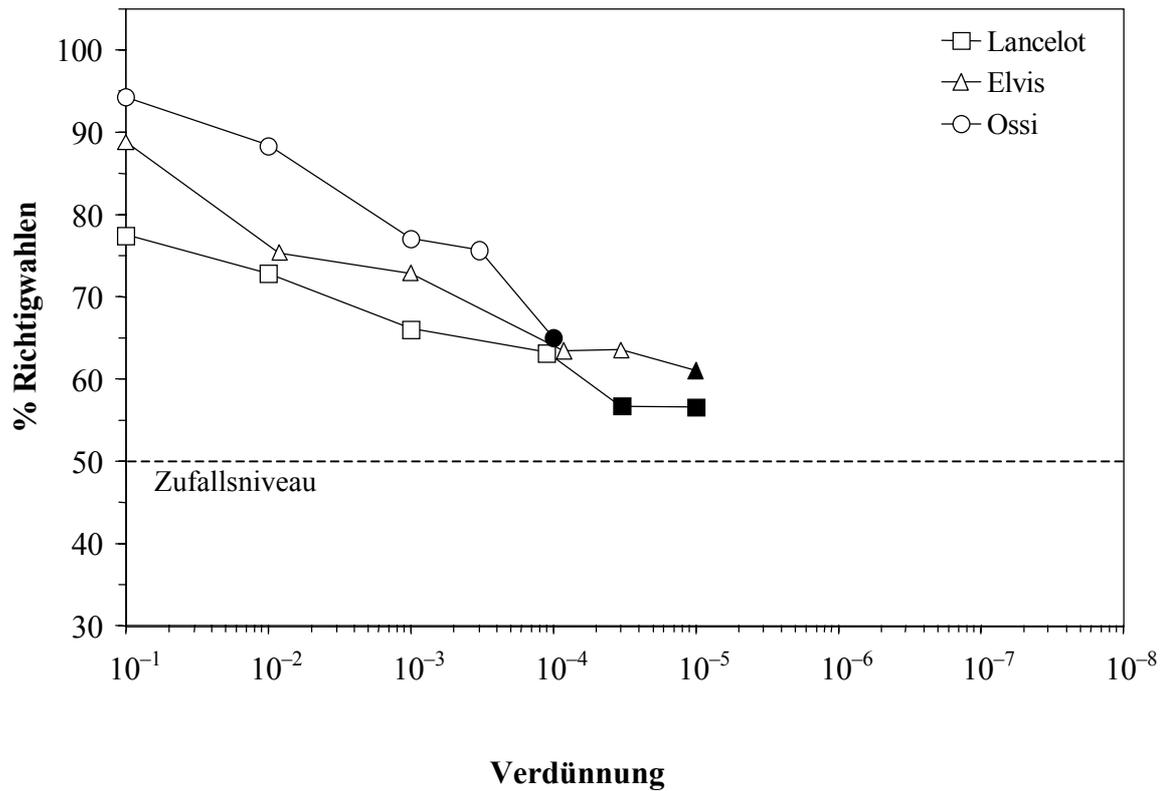


Abb. 30: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Propanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 30 hervorgeht, nimmt Elvis 1-Propanol bei einer Verdünnung von 1:30.000 noch wahr. Lancelot dagegen kann 1-Propanol noch in einer 10.000-fachen Verdünnung riechen, die Geruchsschwelle von Ossi liegt bei einer Verdünnung von 1:3.000.

1-Butanol

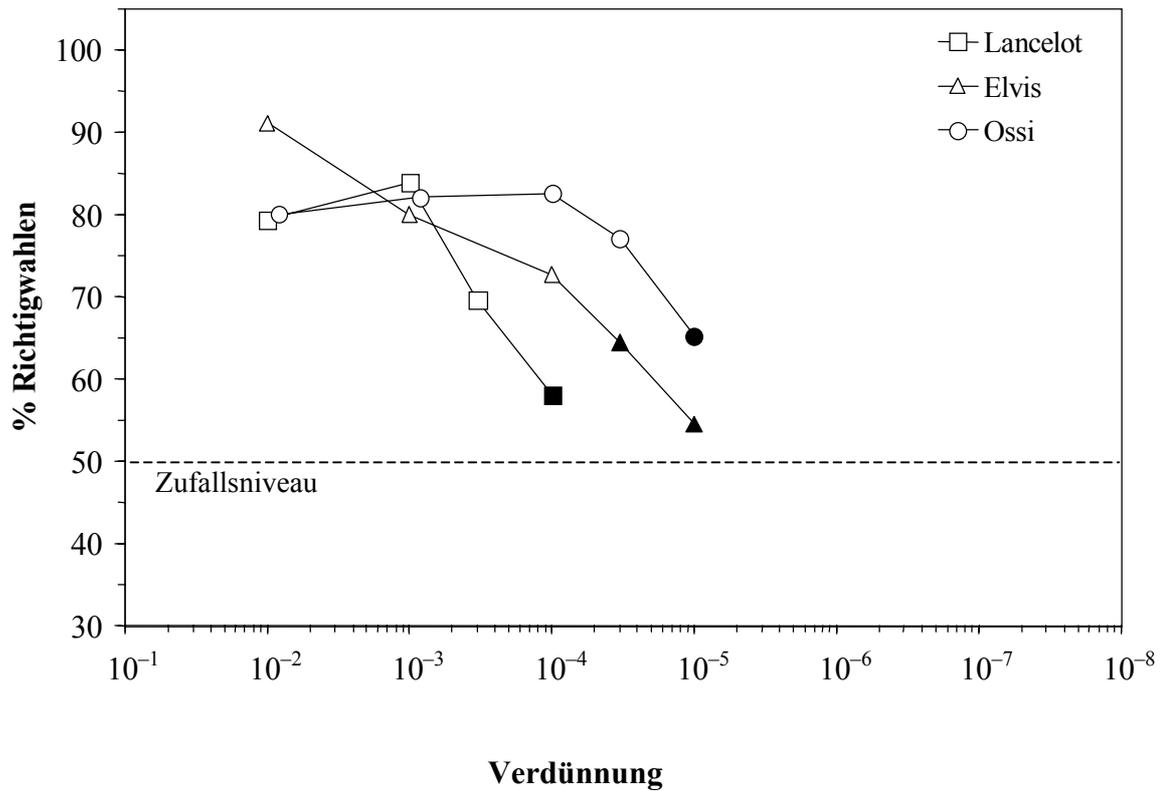


Abb. 31: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Butanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 31 ist zu erkennen, dass Ossi 1-Butanol bei einer Verdünnung von 1:30.000 und Elvis bei einer 10.000-fachen Verdünnung noch wahrnimmt. Die Geruchsschwelle für Lancelot liegt bei einer Verdünnung von 1:3.000 und damit um den Faktor 10 höher als bei Ossi.

1-Pentanol

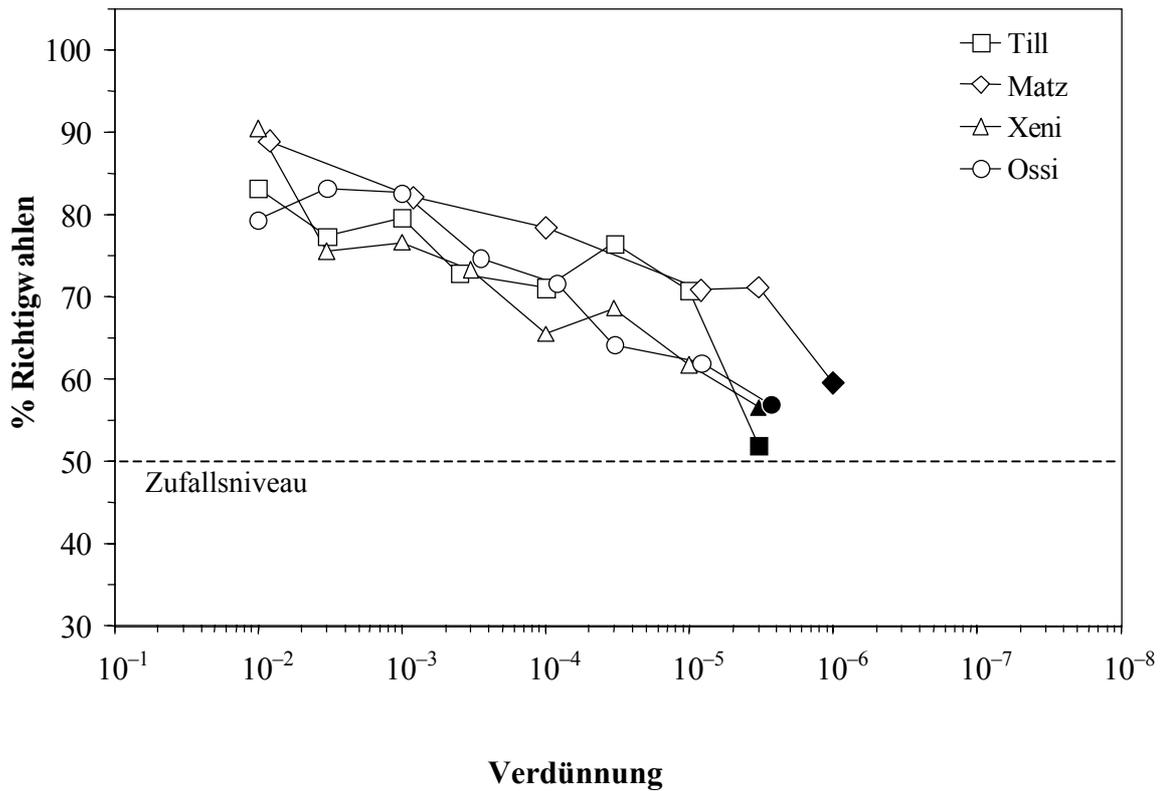


Abb. 32: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Während Matz, wie Abbildung 32 zeigt, bei einer Verdünnung von 1:300.000 den positiven Duftstimulus 1-Pentanol noch wahrnehmen kann, liegt der Wert der Geruchsschwelle für Till, Xeni und Ossi, bei einer Verdünnung von 1:100.000.

1-Hexanol

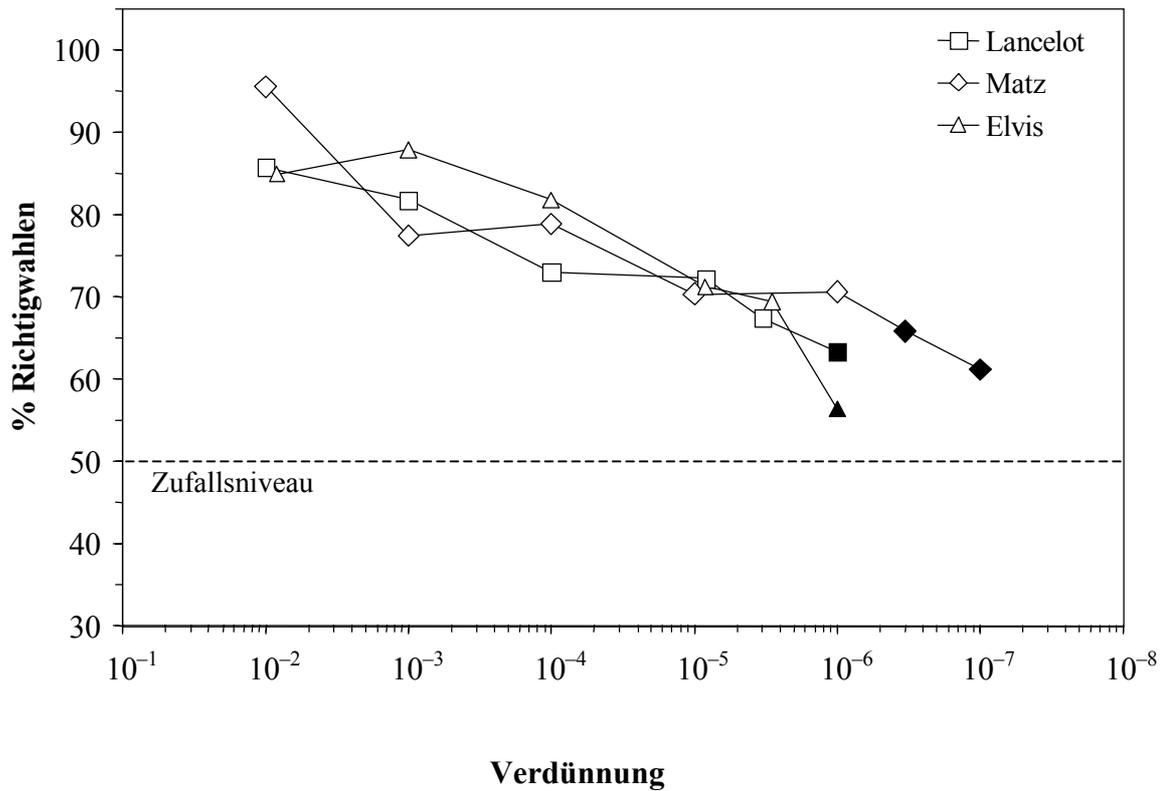


Abb. 33: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Hexanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Aus der Abbildung 33 ist zu sehen, dass Matz 1-Hexanol bei einer Verdünnung von 1:1 Million noch riechen kann. Die Geruchsschwelle für Lancelot und Elvis dagegen liegt um den Faktor 3,3 höher, also bei einer 1:300.000 Verdünnung.

1-Heptanol

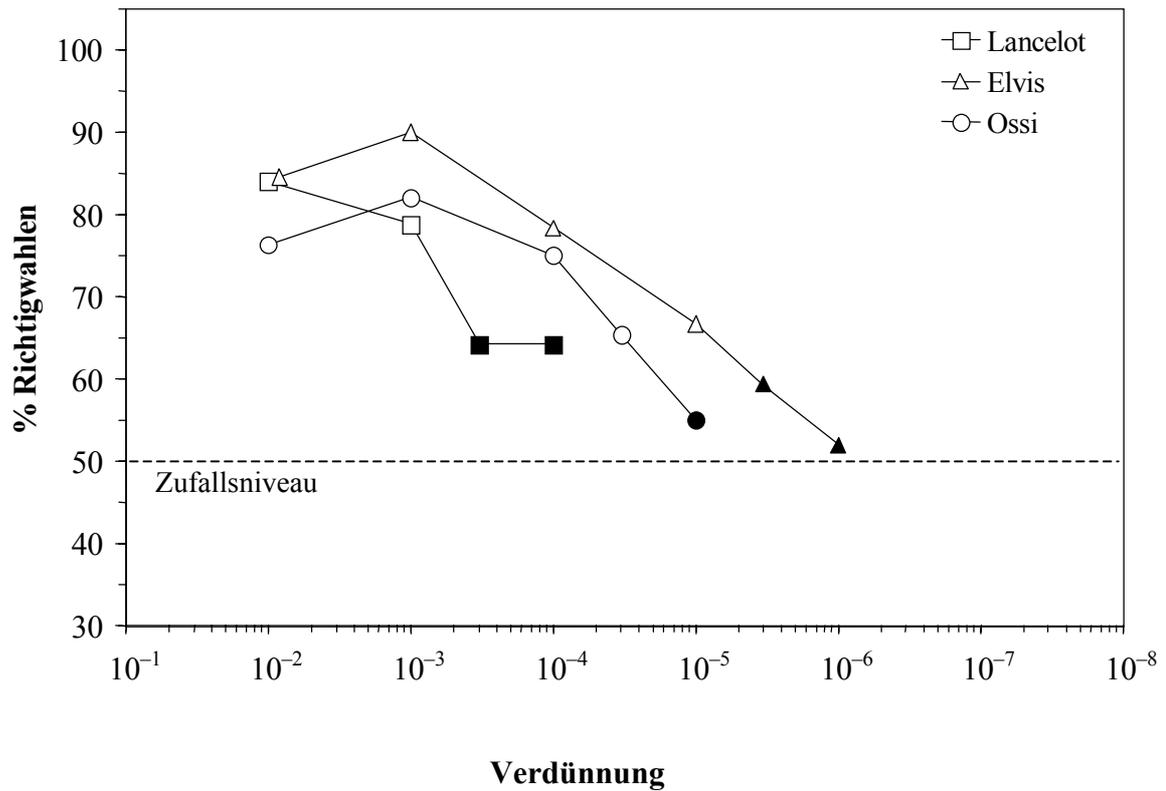


Abb. 34: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Heptanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Diese Abbildung 34 zeigt, dass Elvis für 1-Heptanol am sensitivsten ist. Der Totenkopffaffe kann den Duftstoff noch in einer 100.000-fachen Verdünnung wahrnehmen, während die Geruchsschwelle von Ossi bei einer Verdünnung von 1:30.000 liegt. Lancelot kann 1-Heptanol noch bei einer Verdünnung von 1:1.000 riechen.

1-Octanol

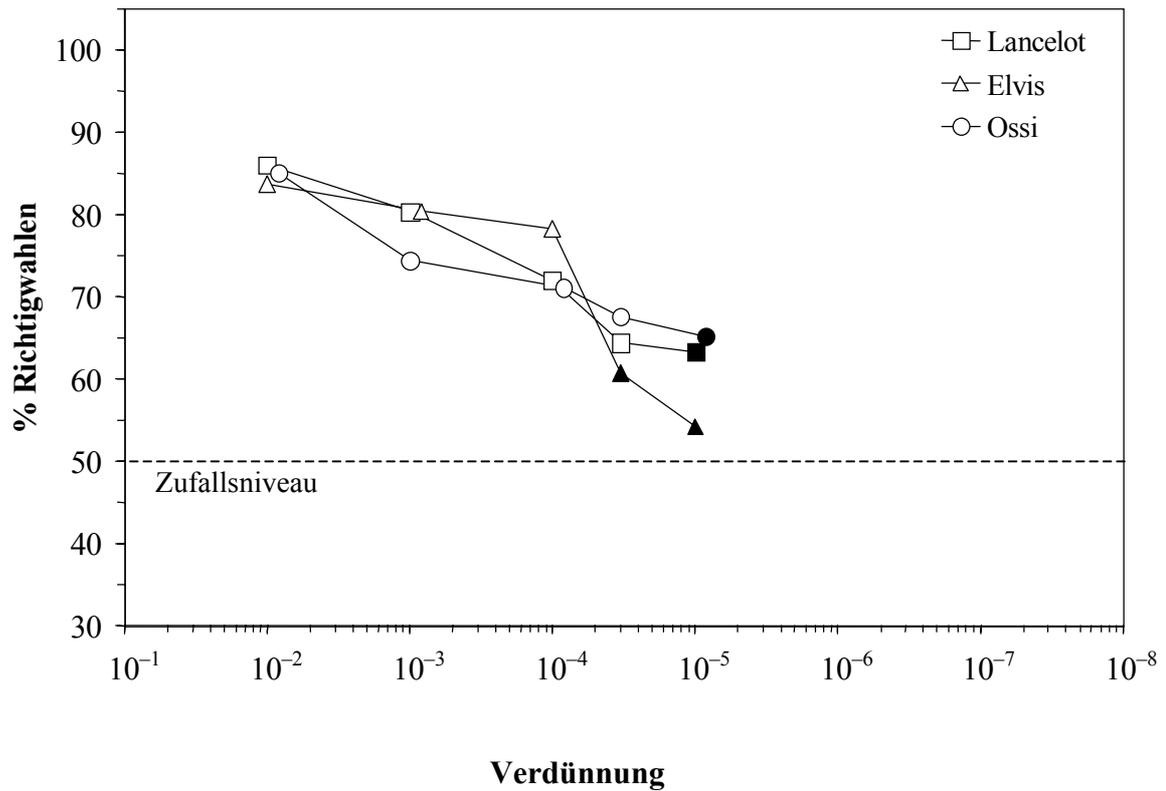


Abb. 35: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Octanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 35 ist zu erkennen, dass die Geruchsschwelle von Lancelot und Ossi für 1-Octanol bei einer Verdünnung von 1:30.000 liegt. Elvis dagegen kann diesen Duftstoff noch in einer 10.000-fachen Verdünnung wahrnehmen.

2-Propanol

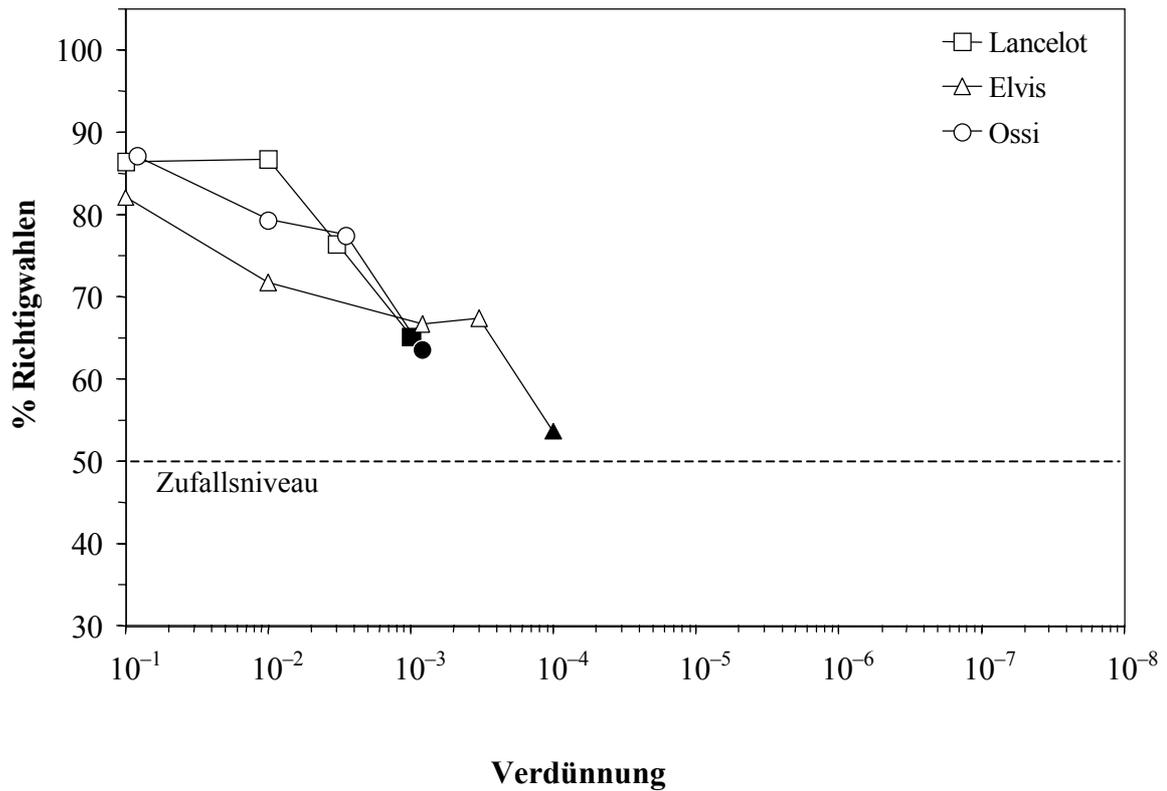


Abb. 36: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Propanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 36 liegt die geruchliche Wahrnehmungsschwelle von Elvis für 2-Propanol bei einer 1:3.000 Verdünnung und damit um den Faktor 10 niedriger als bei Lancelot und Ossi, die bei einer 1.000-fachen Verdünnung bereits das 5% Niveau nicht mehr erreichen. Die beiden Tiere können diesen Duftstoff nur in einer Verdünnung von 1:300 noch wahrnehmen.

2-Butanol

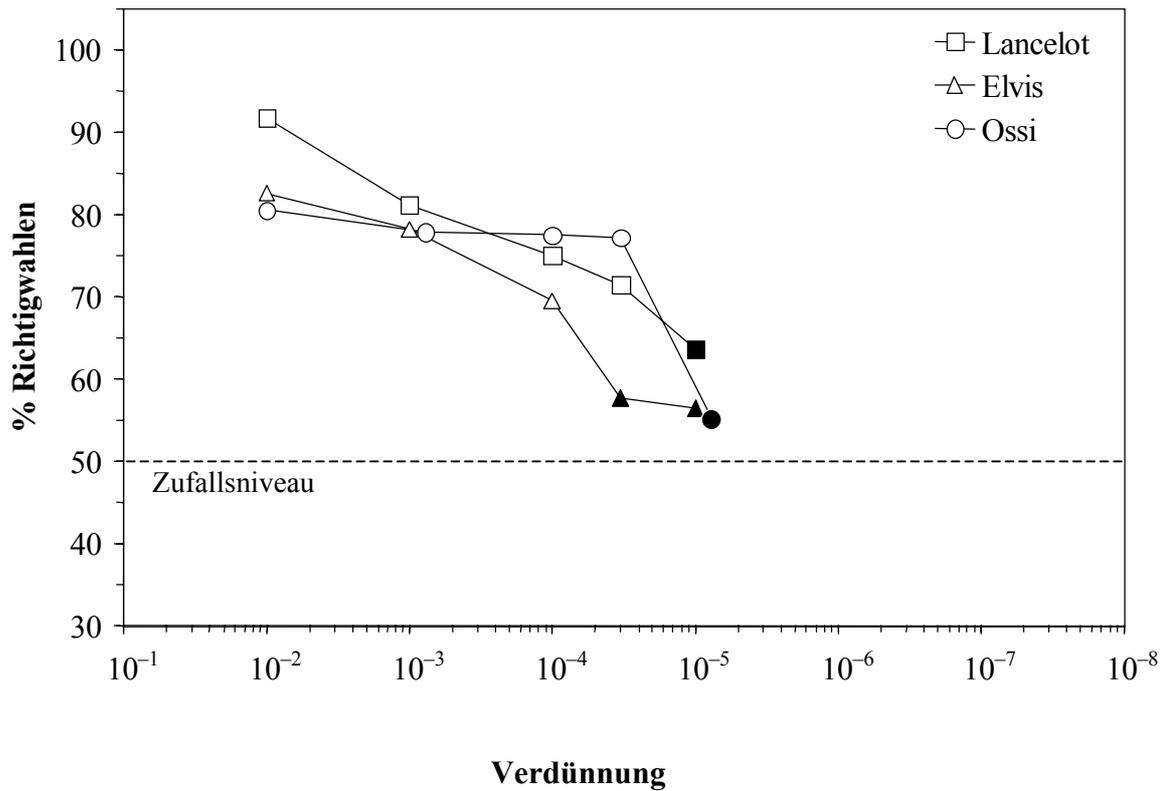


Abb. 37: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Butanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 37 zeigt, dass Lancelot und Ossi 2-Butanol in einer Verdünnung von 1:30.000 noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen können. Die Geruchsschwelle für Elvis liegt bei einer Verdünnung von 1:10.000, um den Faktor 3 höher.

2-Pentanol

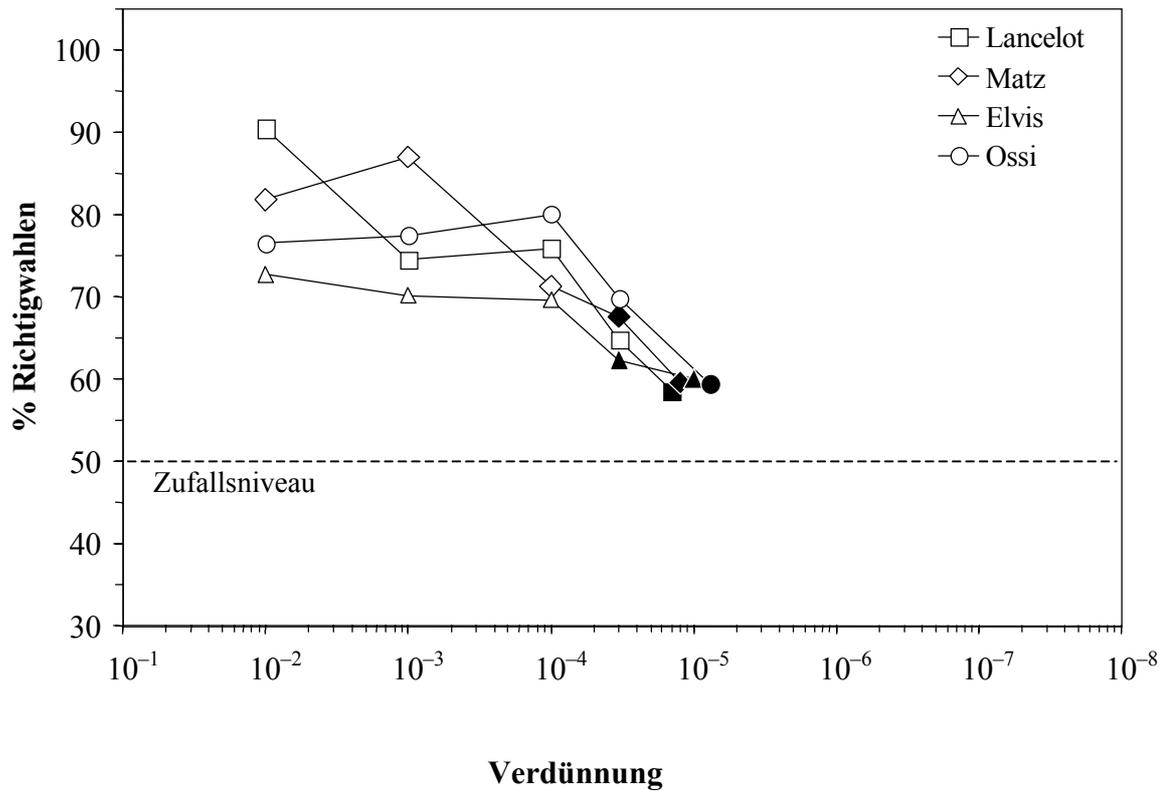


Abb. 38: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Aus Abbildung 38 geht hervor, dass die Geruchsschwelle von Lancelot und Ossi für 2-Pentanol bei einer Verdünnung von 1:30.000 liegt. Damit ist die geruchliche Sensitivität von Lancelot und Ossi für diesen Duftstoff um den Faktor 3 höher als bei Matz und Elvis, die 2-Propanol noch bei einer 10.000-fachen Verdünnung wahrnehmen können.

3-Pentanol

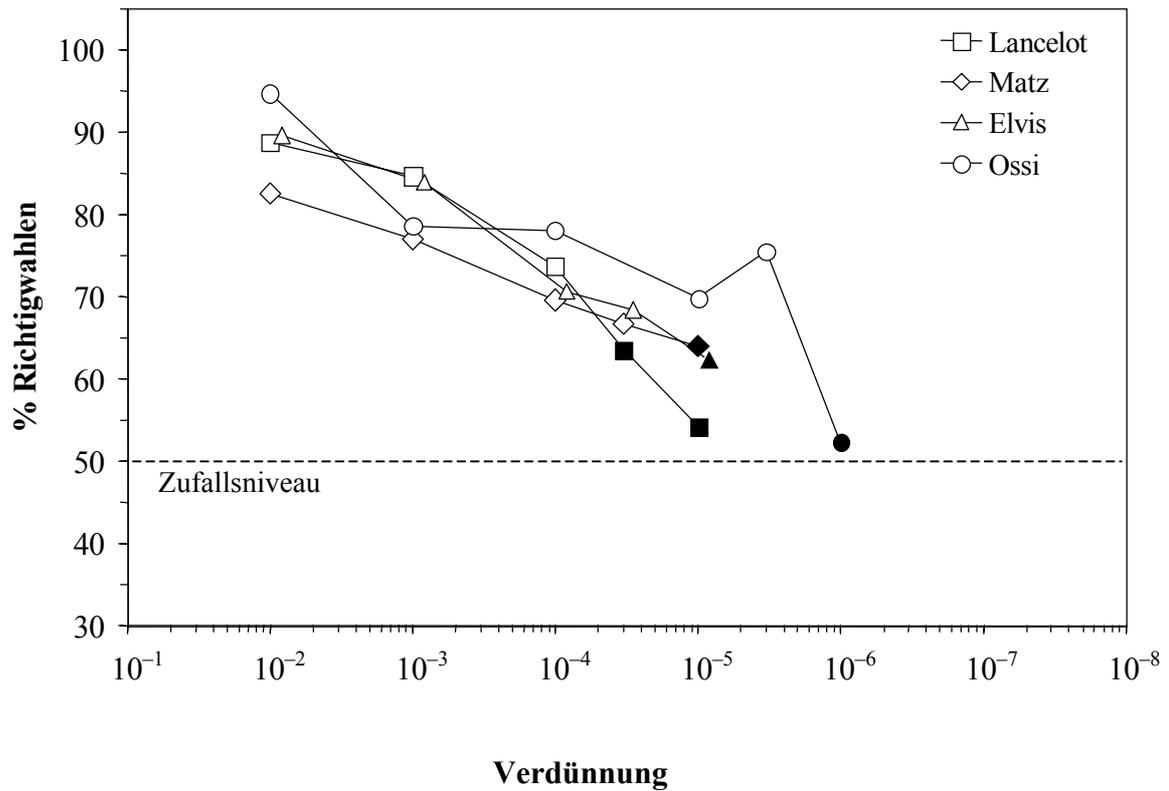


Abb. 39: Bestimmung der Geruchsschwelle für 3-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 39 ist zu sehen, dass Ossi für den Duft-Stimulus am sensitivsten ist. Ihre Geruchsschwelle liegt bei einer Verdünnung von 1:300.000, gefolgt von Matz und Elvis, die 3-Pentanol noch bei 30.000-facher Verdünnung wahrnehmen können. Lancelot kann den Duftstoff noch bei einer Verdünnung von 1: 10.000 riechen.

4.3.3 Schwellenwerte der Totenkopffaffen für Einzelsubstanzen

Die Abbildungen 40 bis 43 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol, 5 α -Androst-16-en-3-on und 2,4,5-Trimethylthiazol versus DEP. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:3Mio n-Heptanal, 1:300.000 1,8-Cineol, 0,067 g/l 5 α -Androst-16-en-3-on und 1:100.000 2,4,5-Trimethylthiazol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Totenkopffaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag in der Regel der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von zehn (1,8-Cineol; 5 α -Androst-16-en-3-on; 2,4,5-Trimethylthiazol). Für n-Heptanal erzielten alle Totenkopffaffen identische Schwellenwerte.

n-Heptanal

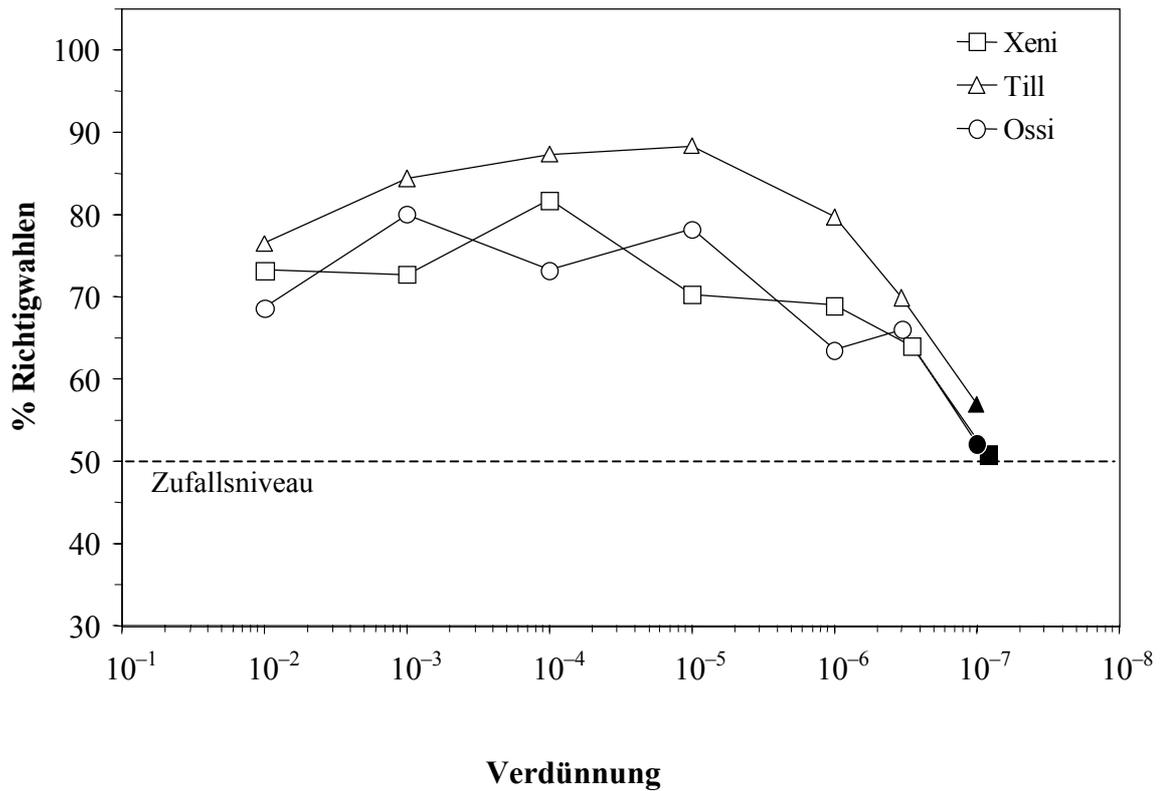


Abb. 40: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Heptanal. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 40 kann man sehen, dass alle drei Totenkopffaffen Xeni, Till und Ossi n-Heptanal in einer Verdünnung von 1:3 Millionen noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen können.

1,8-Cineol

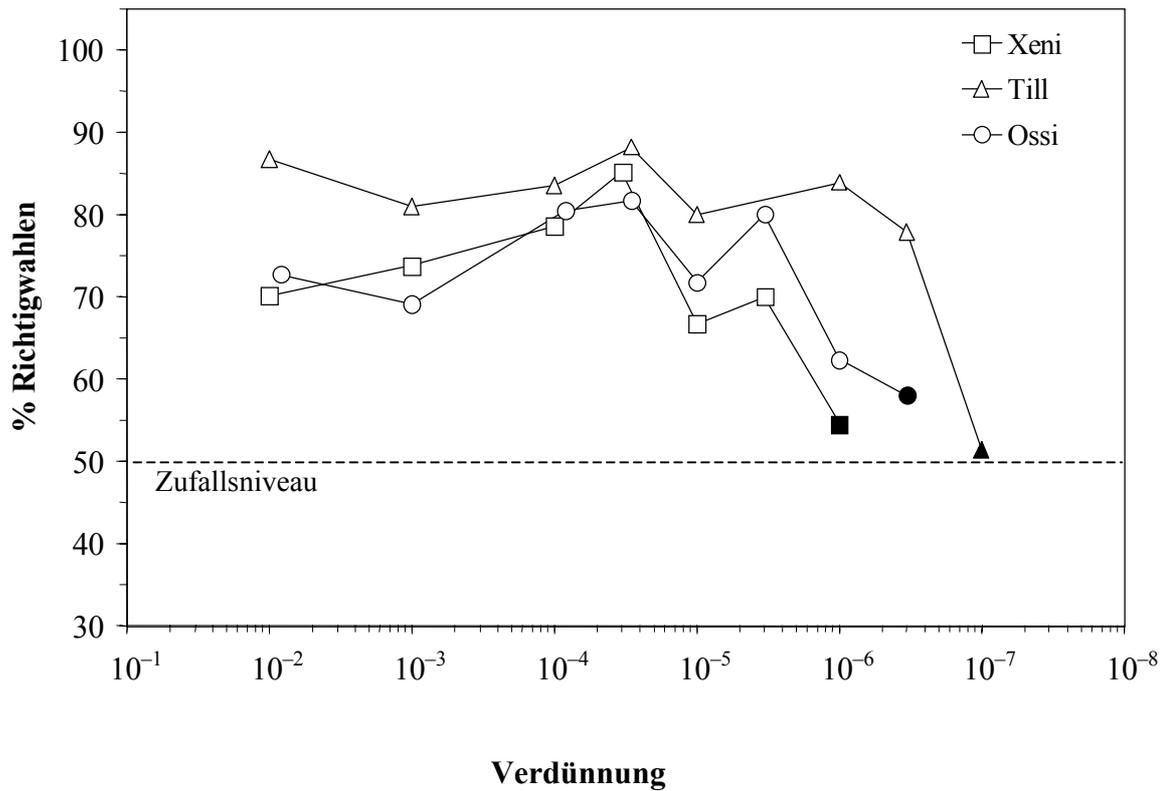


Abb. 41: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1,8-Cineol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 41 hervorgeht, liegt die Geruchsschwelle von Till für 1,8-Cineol bei einer 3 Millionen-fachen Verdünnung. Damit ist die geruchliche Sensitivität von Till für dieses Terpen um den Faktor 3 höher als bei Ossi, die 1,8-Cineol noch bei einer Verdünnung von 1: 1 Million wahrnehmen kann. Die Geruchsschwelle für Xeni liegt dagegen bei einer Verdünnung von 1:300.000.

5 α -Androst-16-en-3-on

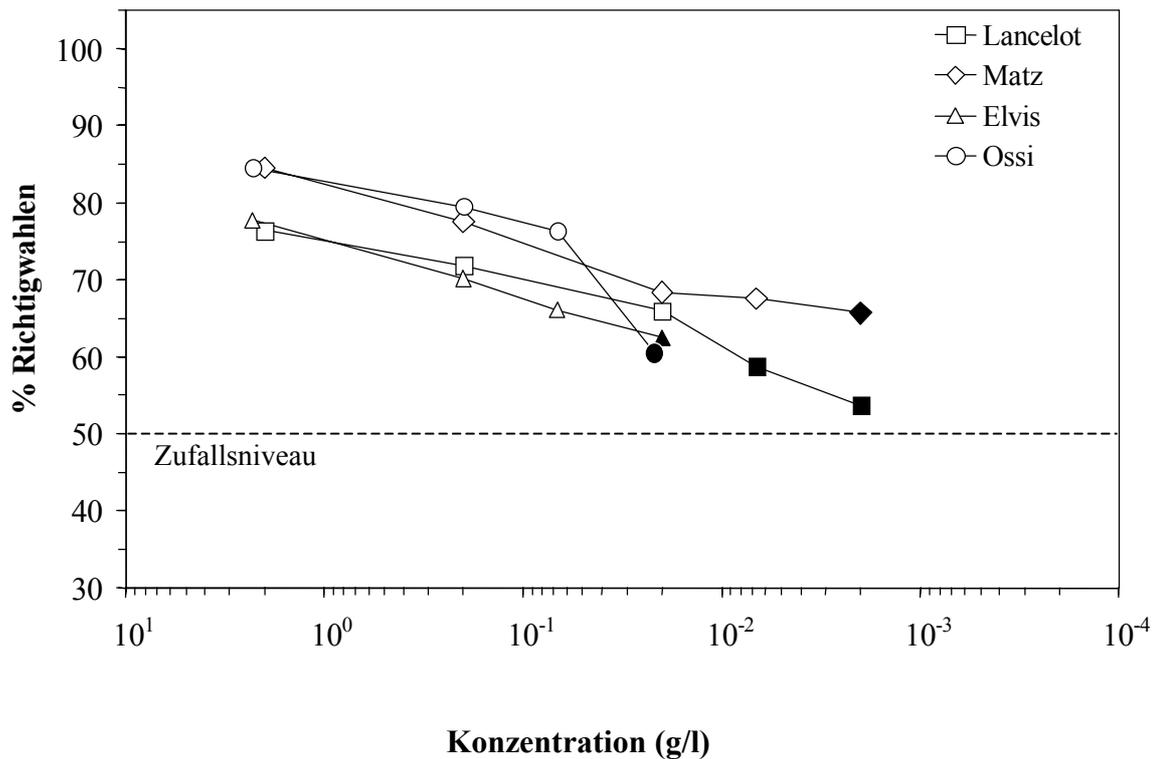


Abb. 42: Bestimmung der Geruchsschwelle für 5 α -Androst-16-en-3-on. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Aus Abbildung 42 ist zu erkennen, dass Matz für 5 α -Androst-16-en-3-on am sensitivsten ist und seine Geruchsschwelle bei einer Konzentration von 0,0067 g/l liegt. Lancelot kann das Steroid noch in einer Konzentration von 0,02 g/l wahrnehmen, während Elvis und Ossi den Duftstoff bei einer Konzentration von 0,067 g/l riechen können.

2,4,5-Trimethylthiazol

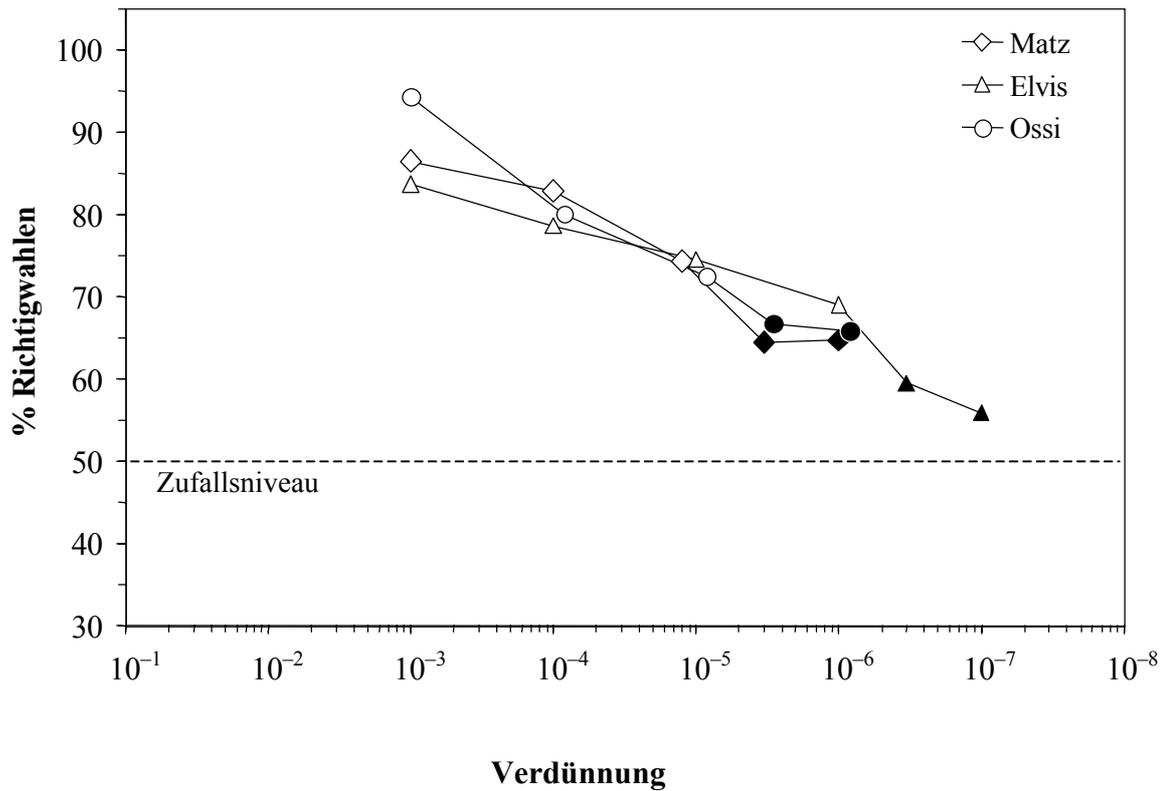


Abb. 43: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2,4,5-Trimethylthiazol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Totenkopffaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 43 zeigt, dass die Geruchsschwelle von Elvis für den Duft-Stimulus 2,4,5-Trimethylthiazol bei einer Verdünnung von 1:1 Million liegt. Die beiden Totenkopffaffen Matz und Ossi können 2,4,5-Trimethylthiazol in einer Konzentration von 1:100.000 noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen.

4.3.4 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Acetat-Ester

Die Abbildungen 44 bis 53 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Schweinsaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Acetat-Ester versus DEP.

Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:1.000 Ethylacetat, 1:3.000 n-Propylacetat, 1:300.000 n-Butylacetat, 1:30.000 n-Pentylacetat, 1:100.000 n-Hexylacetat, 1:100.000 n-Heptylacetat, 1:3.000 n-Octylacetat, 1:3.000 iso-Propylacetat, 1:100.000 iso-Butylacetat und 1:30.000 iso-Pentylacetat (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Schweinsaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von drei (Ethylacetat) oder zehn (n-Heptylacetat). Für n-Hexylacetat erzielten alle identische Schwellenwerte. Für einige andere Substanzen waren die interindividuellen Leistungsunterschiede größer und zwar bis zu einem Faktor von 1.000 (iso-Pentylacetat).

Ethylacetat

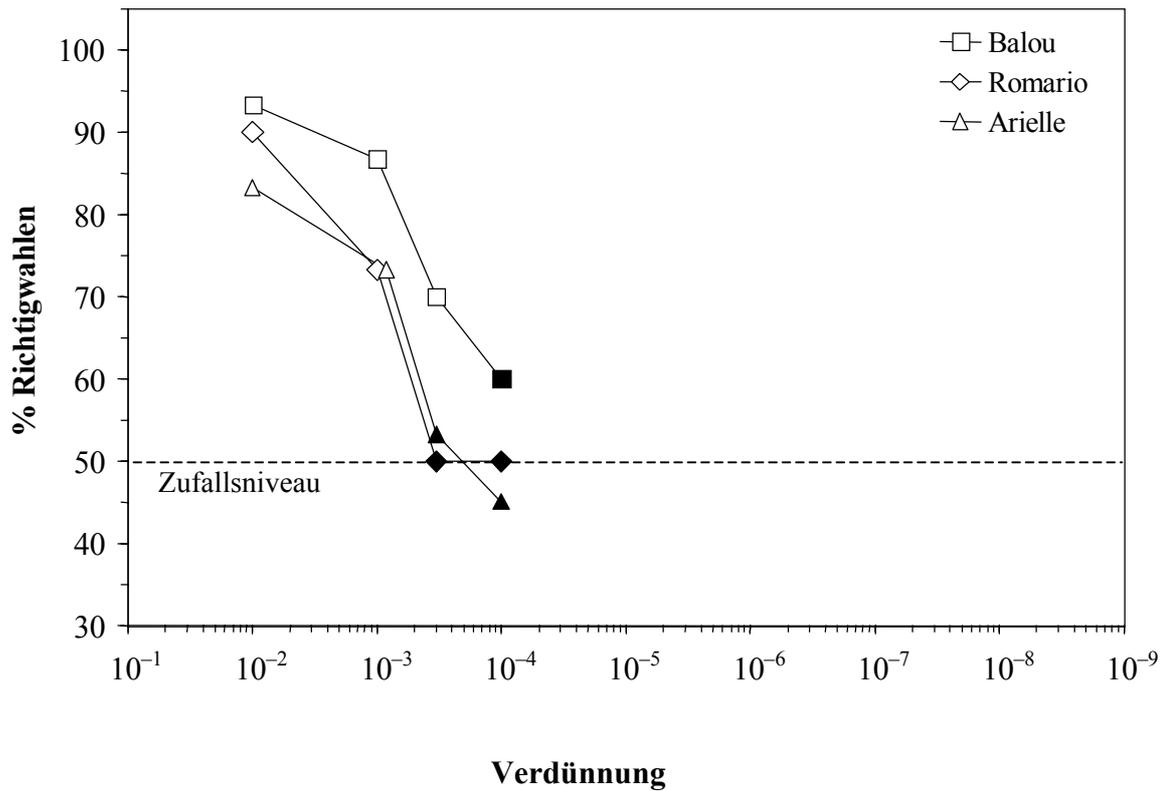


Abb. 44: Bestimmung der Geruchsschwelle für Ethylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 44 kann man sehen, dass Balou den Duftstoff Ethylacetat bei einer 3.000-fachen Verdünnung noch wahrnimmt. Die Schwellenwerte für Romario und Arielle liegen dagegen, um den Faktor 3 höher, bei einer Verdünnung von 1:1.000.

n-Propylacetat

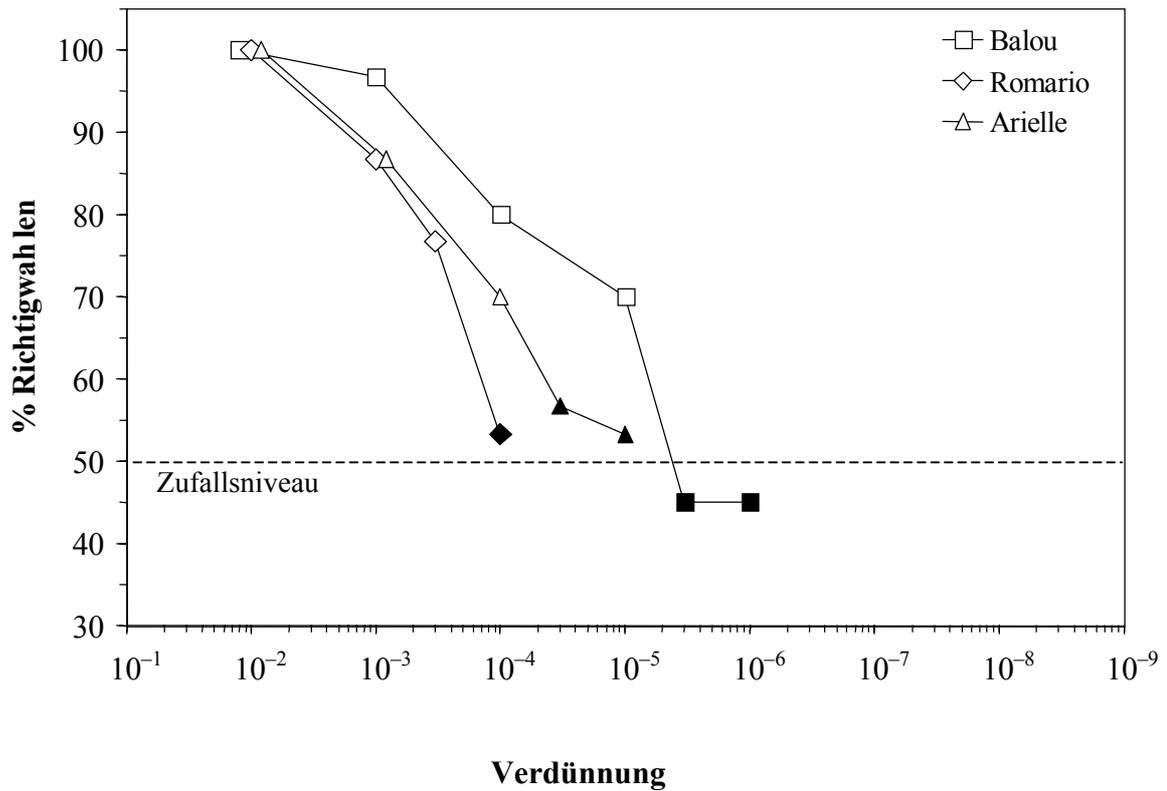


Abb. 45: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Propylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 45 ist zu erkennen, dass die Geruchsschwelle von Balou für n-Propylacetat bei einer Verdünnung von 1:100.000 liegt. Arielle dagegen kann diesen Duftstoff noch in einer 10.000-fachen Verdünnung wahrnehmen, Romario bei einer Verdünnung von 1:3.000.

n-Butylacetat

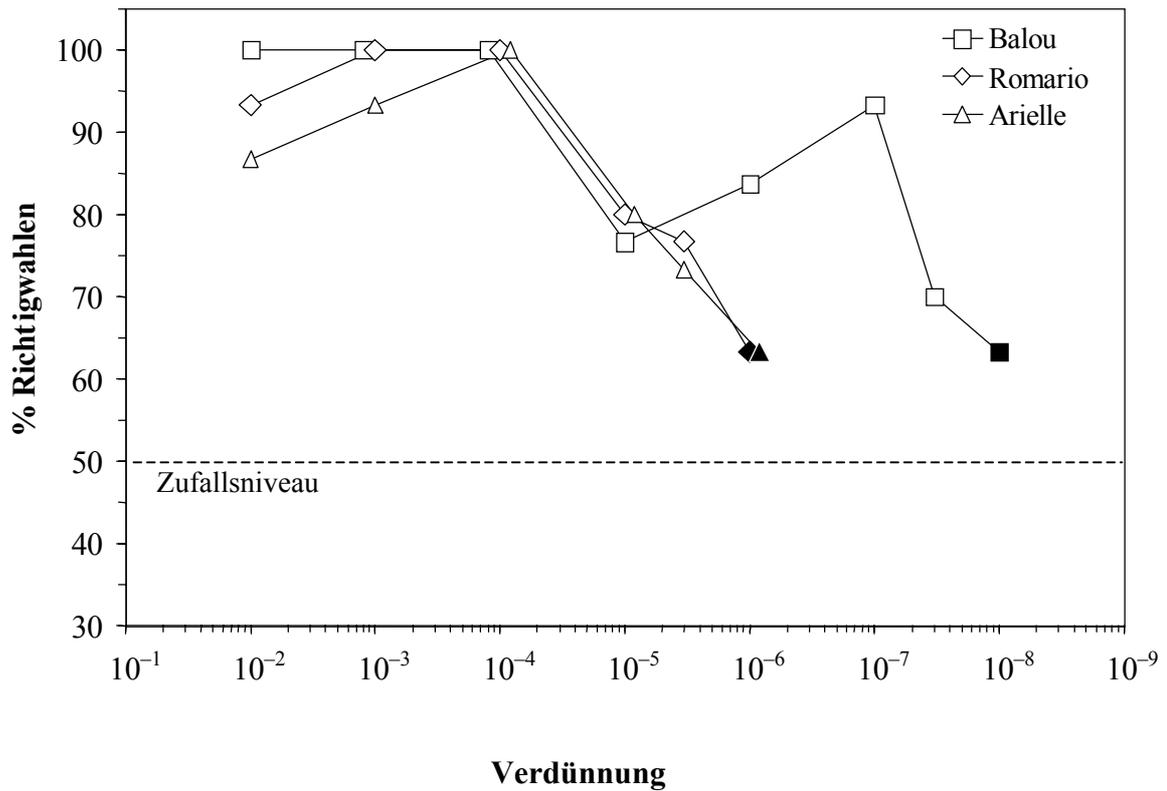


Abb. 46: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Butylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 46 zeigt, dass Balou n-Butylacetat bei einer Verdünnung von 1:30 Millionen noch wahrnehmen kann. Die Schwellenwerte für Romario und Arielle liegen, bei einer 300.000-fachen Verdünnung, um den Faktor 100 höher.

n-Pentylacetat

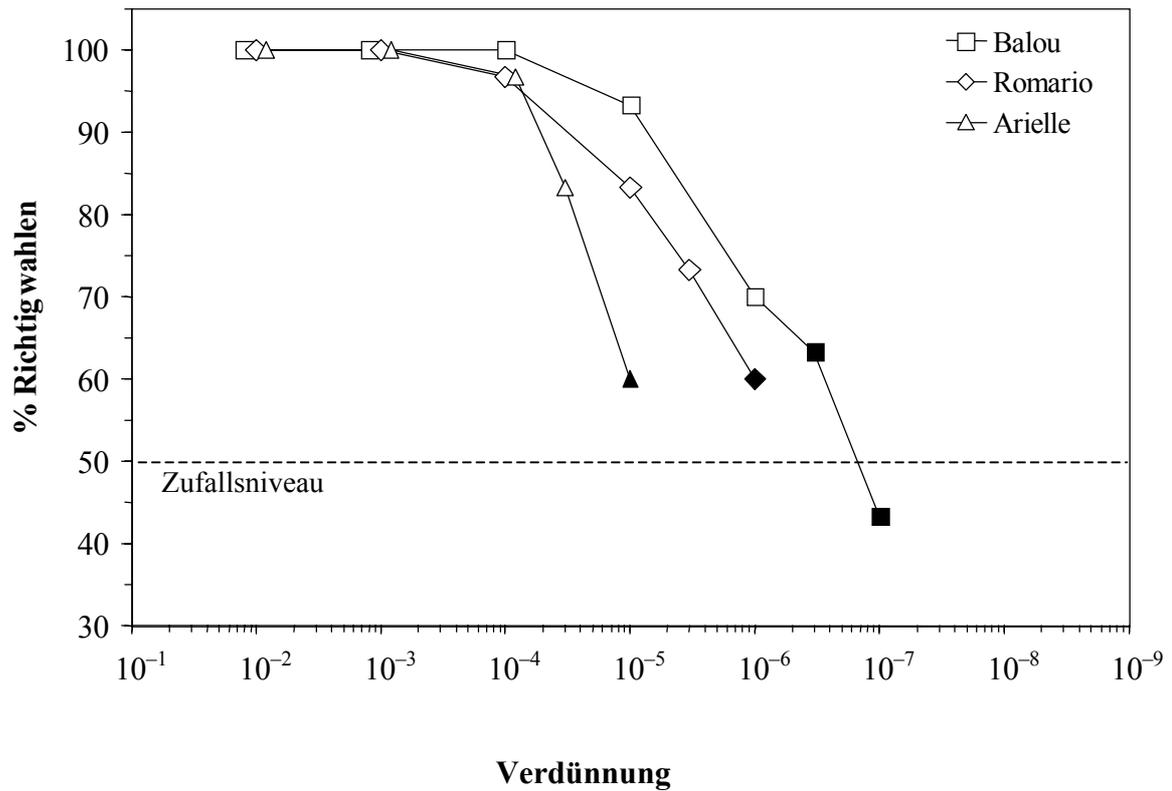


Abb. 47: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Pentylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In dieser Abbildung 47 ist zu sehen, dass Balou für n-Pentylacetat am sensitivsten ist. Der Schweinsaffe kann den Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1:1 Million wahrnehmen, während die Geruchsschwelle von Romario bei einer Verdünnung von 1:300.000 liegt. Arielle kann n-Pentylacetat noch bei einer Verdünnung von 1:30.000 riechen.

n-Hexylacetat

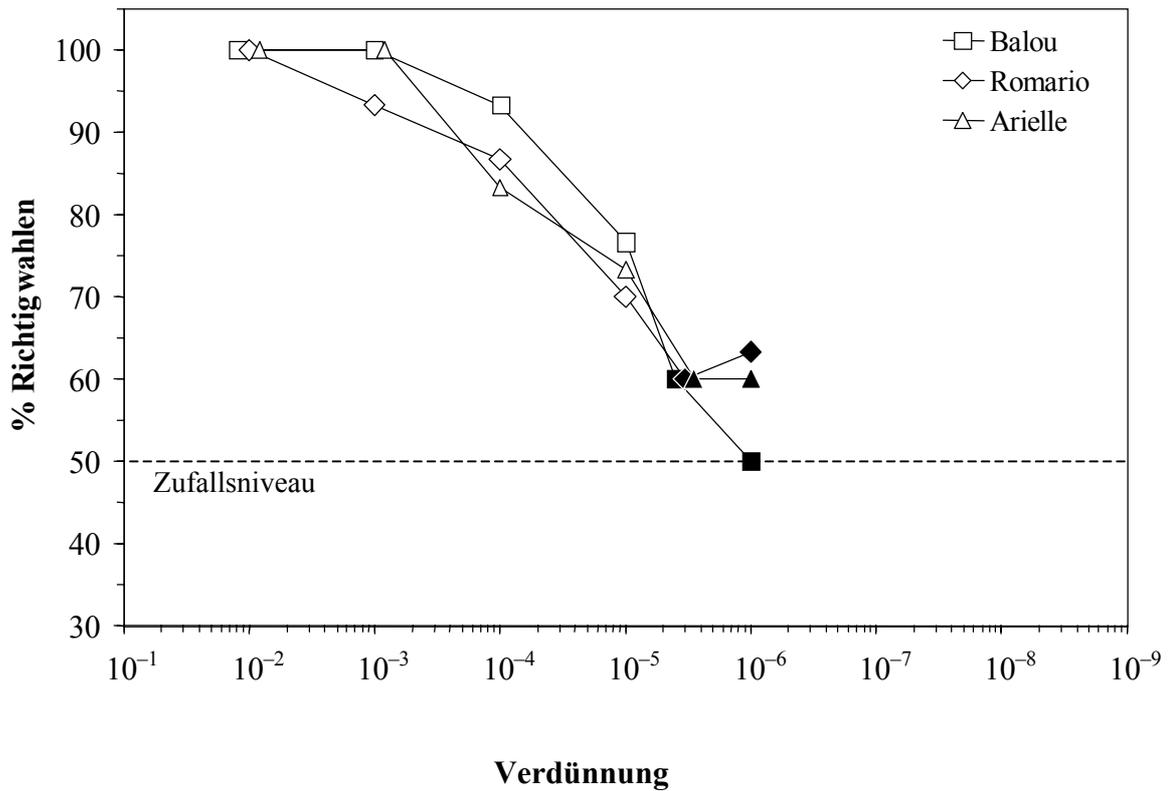


Abb. 48: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Hexylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Aus Abbildung 48 geht hervor, dass alle drei Schweinsaffen n-Hexylacetat in einer Verdünnung von 1:100.000 noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen können und somit für diesen Duftstimulus die gleichen Geruchsschwellen haben.

n-Heptylacetat

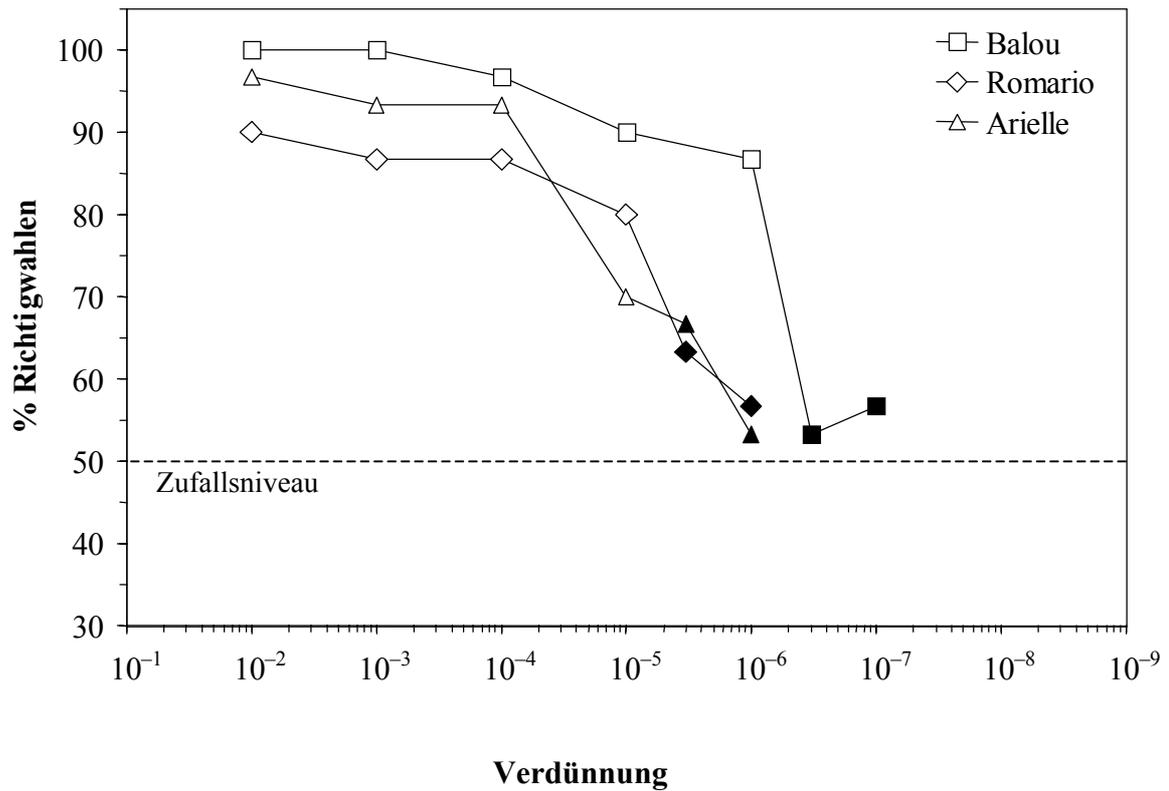


Abb. 49: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Heptylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 49 zeigt, dass Balou den Duftstoff n-Heptylacetat bei einer Verdünnung von 1:1 Million noch wahrnimmt. Die Schwellenwerte für Romario und Arielle liegen dagegen um den Faktor 10 höher, bei einer Verdünnung von 1:100.000.

n-Octylacetat

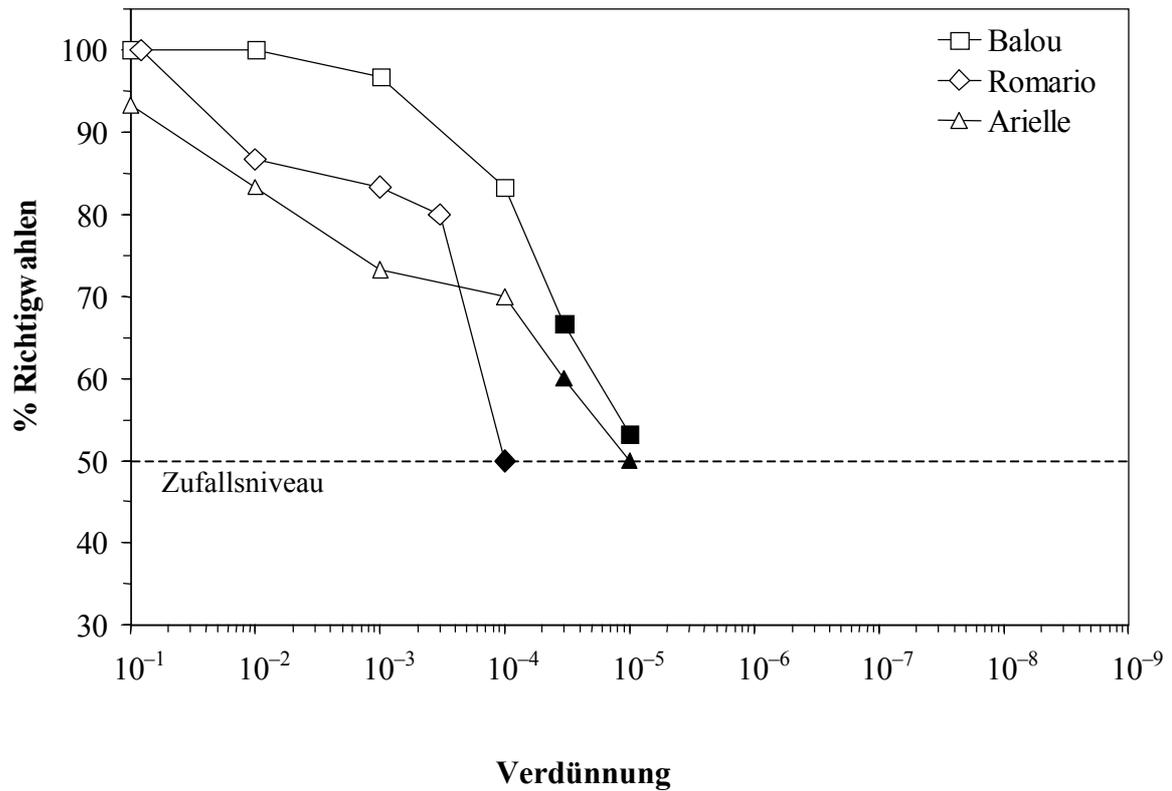


Abb. 50: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Octylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der drei Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 50 ist zu erkennen, dass Balou und Arielle n-Octylacetat bei einer Verdünnung von 1:10.000 noch riechen können. Die Geruchsschwelle für Romario dagegen ist um den Faktor 3,3 höher, also bei einer 1:3.000 Verdünnung.

iso-Propylacetat

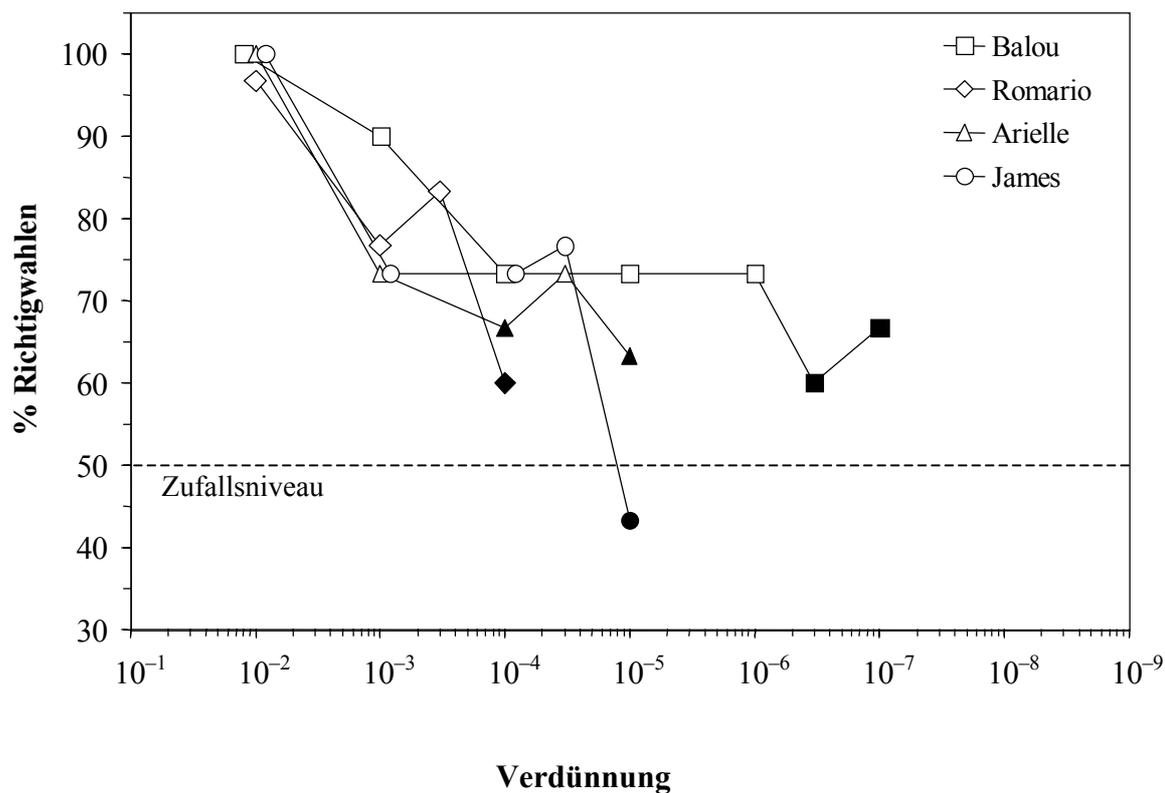


Abb. 51: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Propylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 51 zeigt Balou die höchste Sensitivität für den Duftstoff iso-Propylacetat. Seine Geruchsschwelle liegt bei einer Verdünnung von 1:1 Million, die Schwellenwerte von Arielle und James bei 1:30.000. Romario konnte den Duftstoff noch bei einer Verdünnung von 1:3.000 wahrnehmen.

iso-Butylacetat

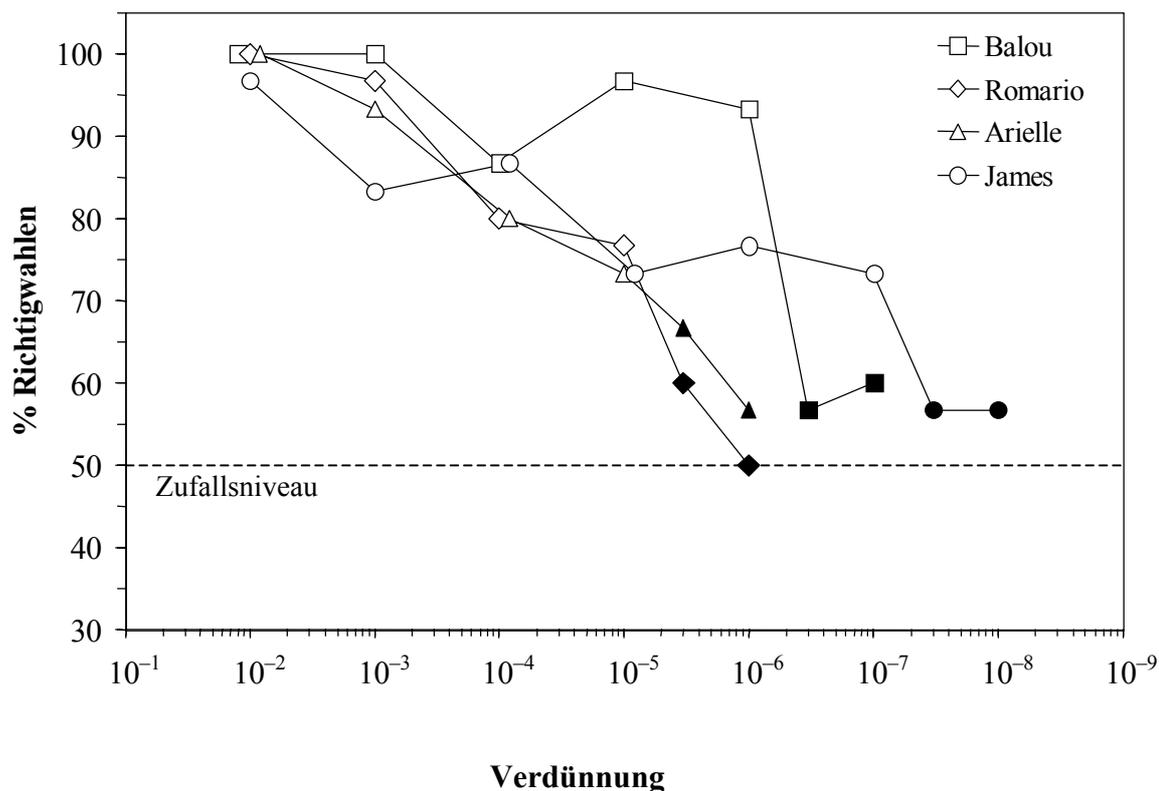


Abb. 52: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Butylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 52 hervorgeht, liegt die Geruchsschwelle von James für iso-Butylacetat bei einer Verdünnung von 1:10 Millionen. Damit ist die geruchliche Sensitivität von James für diesen Duftstoff um den Faktor 10 höher als bei Balou, der iso-Butylacetat noch bei einer Verdünnung von 1:1 Million wahrnehmen kann. Romario und Arielle dagegen können diesen Duftstoff noch in einer 100.000-fachen Verdünnung riechen.

iso-Pentylacetat

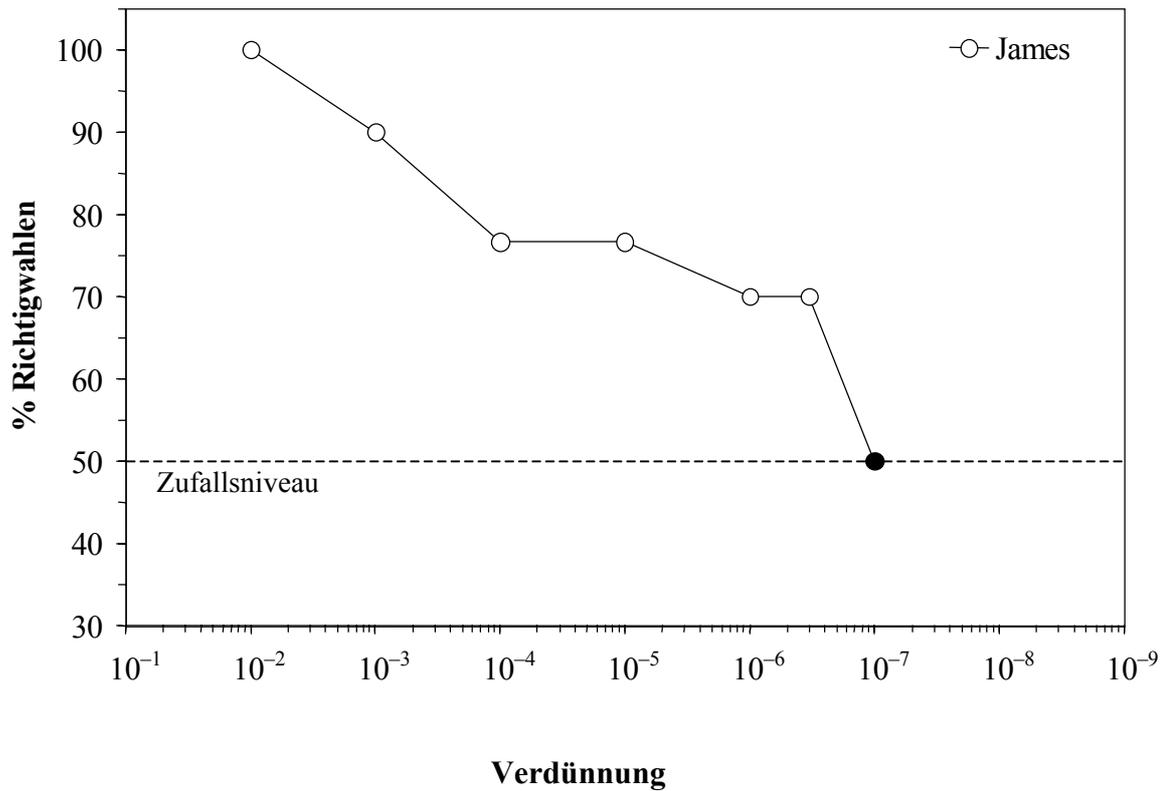


Abb. 53: Bestimmung der Geruchsschwelle für iso-Pentylacetat. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 53 ist zu erkennen, dass James iso-Pentylacetat noch in einer 3 Millionenfachen Verdünnung riechen kann. Die geruchliche Wahrnehmungsschwelle der drei Schweinsaffen Balou, Romario und Arielle wurde bereits in einer früheren Arbeit (Hübener, 2000) bestimmt. Balou konnte iso-Pentylacetat noch bei einer 1:30 Millionen Verdünnung wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Romario und Arielle lag bei einer Verdünnung von 1:30.000.

4.3.5 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Alkohole

Die Abbildungen 54 bis 60 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Schweinsaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Alkohole mit einer endständigen funktionellen Gruppe versus DEP. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant von DEP zu unterscheiden: 1:300 Ethanol, 1:1.000 1-Propanol, 1:3.000 1-Butanol, 1:1.000 1-Pentanol, 1:30.000 1-Hexanol, 1:30.000 1-Heptanol und 1:30.000 1-Octanol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Die Abbildungen 61 bis 64 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Schweinsaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Alkohole mit einer funktionellen Gruppe, die sich nicht am Ende des Moleküls befindet, versus DEP. Auch hier waren alle Tiere in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:1.000 2-Propanol, 1:1.000 2-Butanol, 1:3.000 2-Pentanol und 1:3.000 3-Pentanol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Schweinsaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von 3,3 (Ethanol; 2-Pentanol) oder zehn (1-Propanol; 1-Butanol; 1-Octanol; 2-Butanol; 3-Pentanol). Für 2-Propanol erzielten alle identische Schwellenwerte. Den größten interindividuelle Leistungsunterschied in der Diskrimination eines bestimmten Duftstoffes und DEP erreichten die Schweinsaffen dagegen mit einem Faktor von 333,3 bei 1-Hexanol.

Ethanol

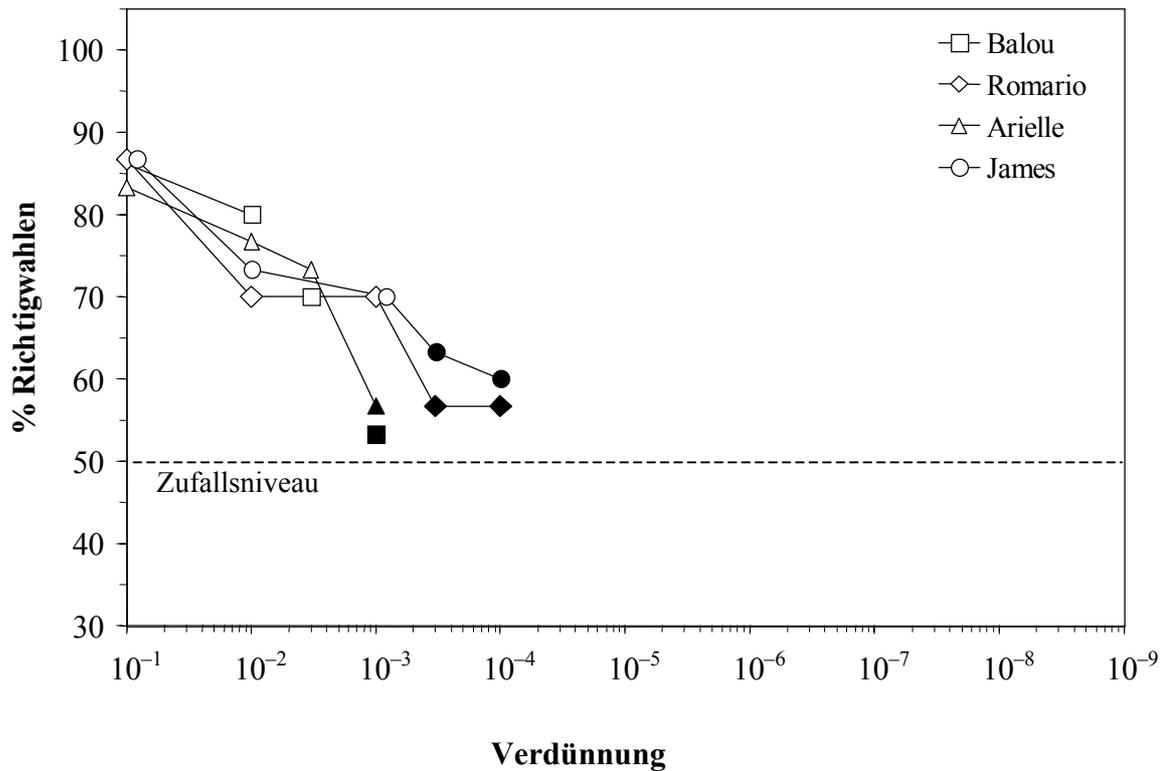


Abb. 54: Bestimmung der Geruchsschwelle für Ethanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 54 hervorgeht, können Romario und James Ethanol bei einer 1.000-fachen Verdünnung noch wahrnehmen. Die Geruchsschwelle von Balou und Arielle liegt dagegen bei einer Verdünnung von 1:300, da die beiden Tiere bei der 1:1.000 Verdünnung bereits das 5% Niveau nicht mehr erreichen.

1-Propanol

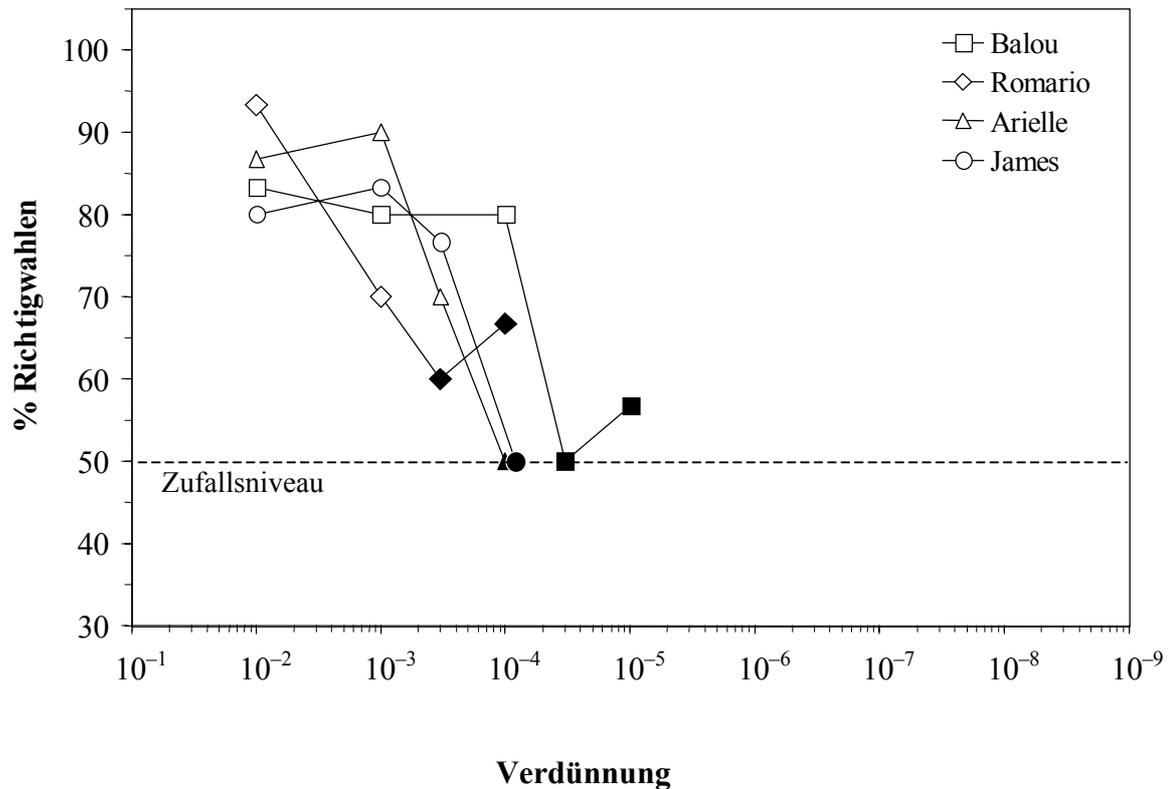


Abb. 55: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Propanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand der Abbildung 55 ist zu erkennen, dass die Geruchsschwelle von Balou für 1-Propanol bei einer Verdünnung von 1:10.000 liegt. Arielle und James dagegen können diesen Duftstoff noch in 3.000-facher Verdünnung wahrnehmen, der Schwellenwert von Romario liegt bei einer Verdünnung von 1:1.000.

1-Butanol

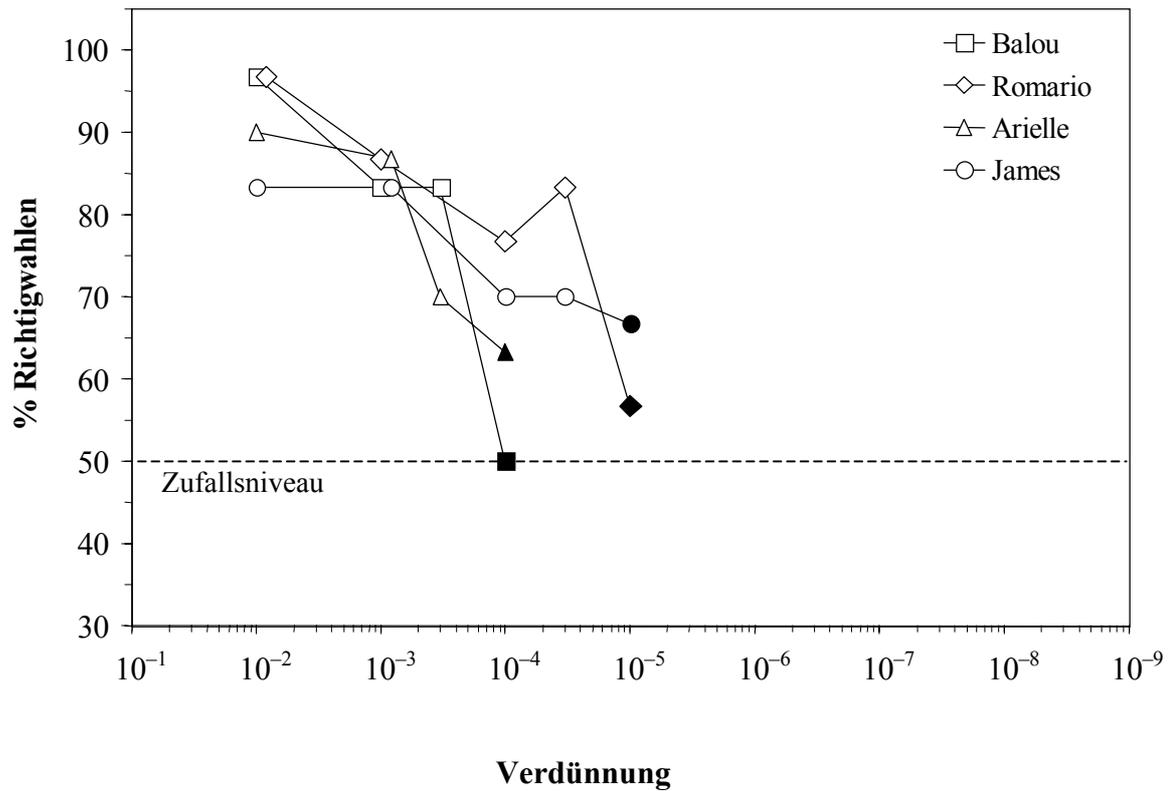


Abb. 56: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Butanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 56 kann man sehen, dass Romario und James den Duftstoff 1-Butanol bei einer 30.000-fachen Verdünnung noch riechen. Die Schwellenwerte für Balou und Arielle liegen dagegen, um den Faktor 10 höher, bei einer Verdünnung von 1:3.000.

1-Pentanol

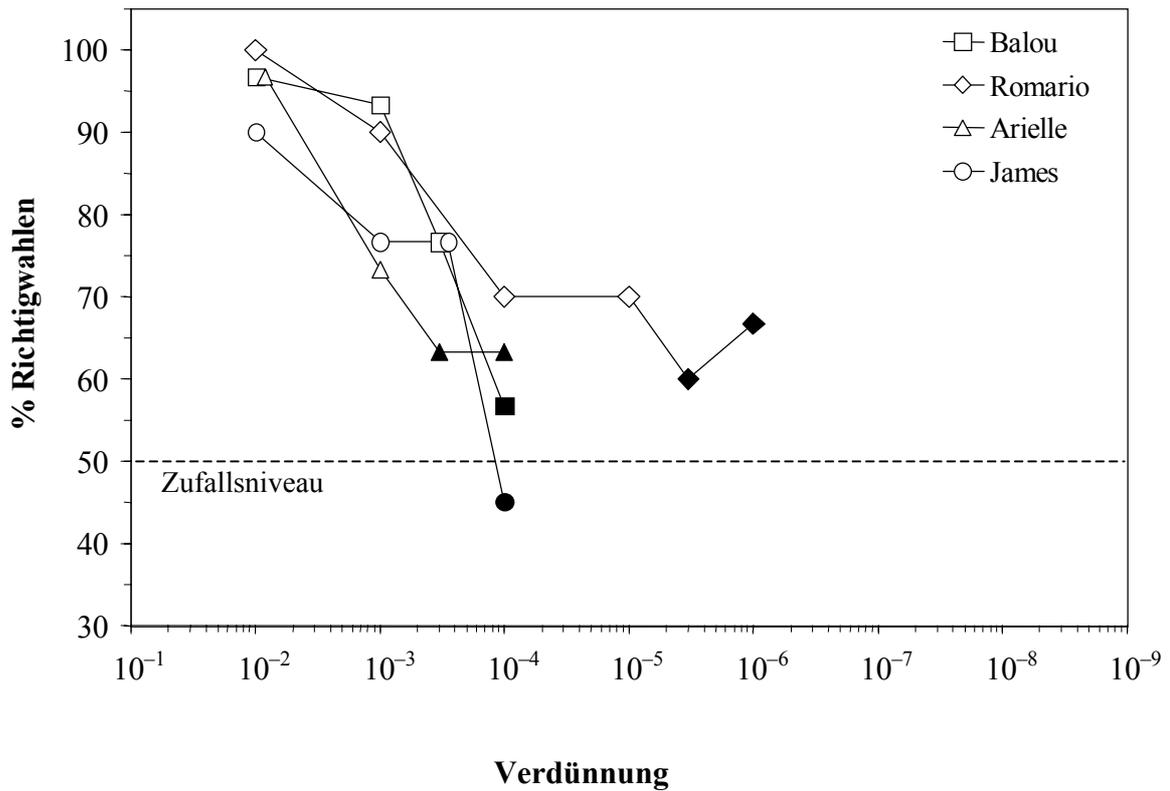


Abb. 57: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 57 zeigt Romario die höchste Sensitivität für den Duftstoff 1-Pentanol. Seine Geruchsschwelle liegt bei einer Verdünnung von 1:100.000. Balou und James konnten den Duftstoff noch bei einer Verdünnung von 1:3.000 wahrnehmen. Die Geruchsschwelle für Arielle liegt um den Faktor 100 höher als die für Romario, also bei einer 1.000-fachen Verdünnung.

1-Hexanol

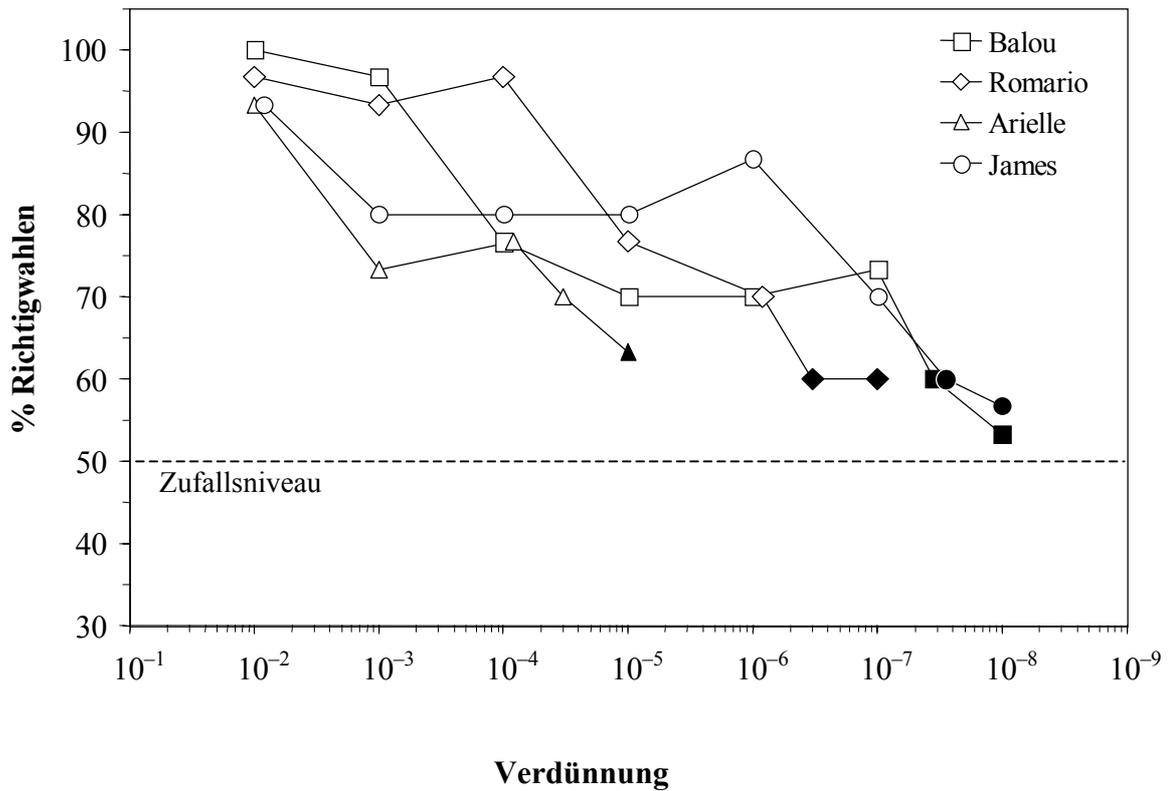


Abb. 58: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Hexanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 58 hervorgeht, liegt der Schwellenwert von Balou und James bei einer Verdünnung von 1:10 Millionen. Romario dagegen kann 1-Hexanol noch in einer Verdünnung von 1 Million wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Arielle liegt bei einer 30.000-fachen Verdünnung.

1-Heptanol

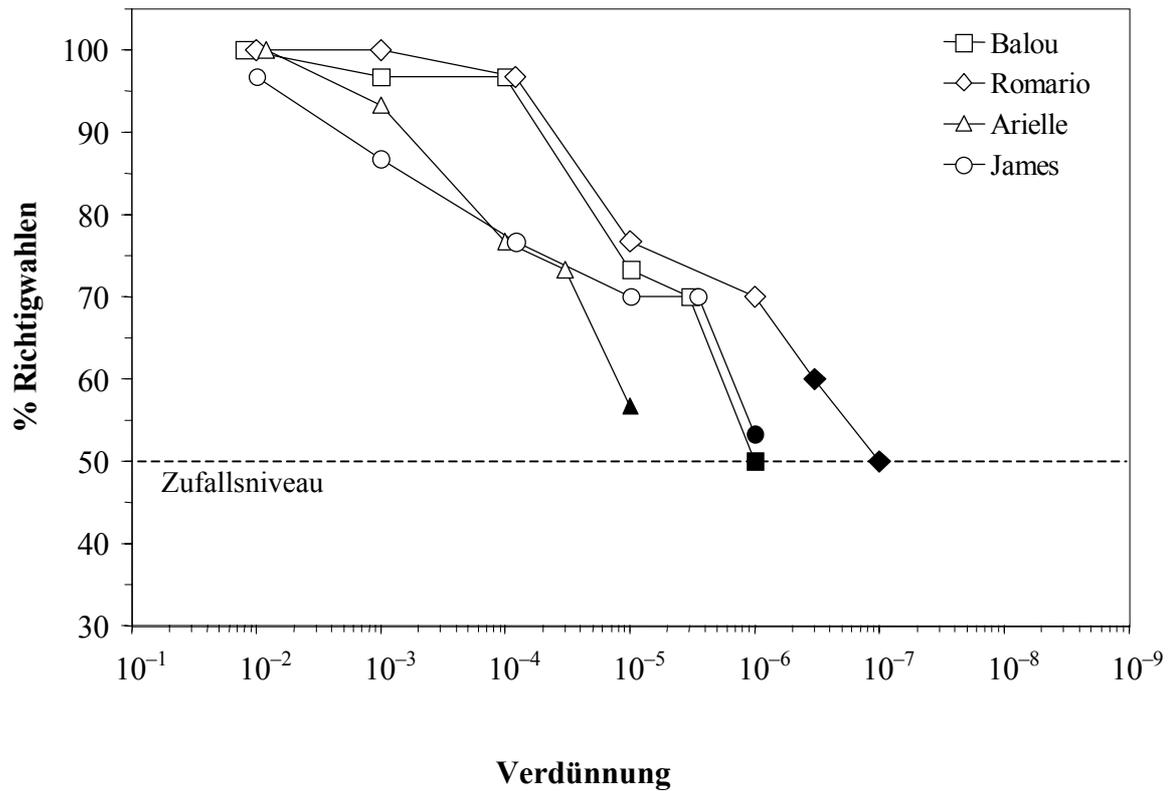


Abb. 59: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Heptanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand von Abbildung 59 ist zu erkennen, dass Romario in der Lage ist, 1-Heptanol noch in einer Verdünnung von 1:1 Million zu riechen. Die beiden Tiere Balou und James können den Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1:300.000 wahrnehmen. Die Geruchsschwelle für Arielle liegt bei einer Verdünnung von 1:30.000, da sie bei einer Verdünnung von 1:100.000 das 5% Niveau nicht mehr erreicht.

1-Octanol

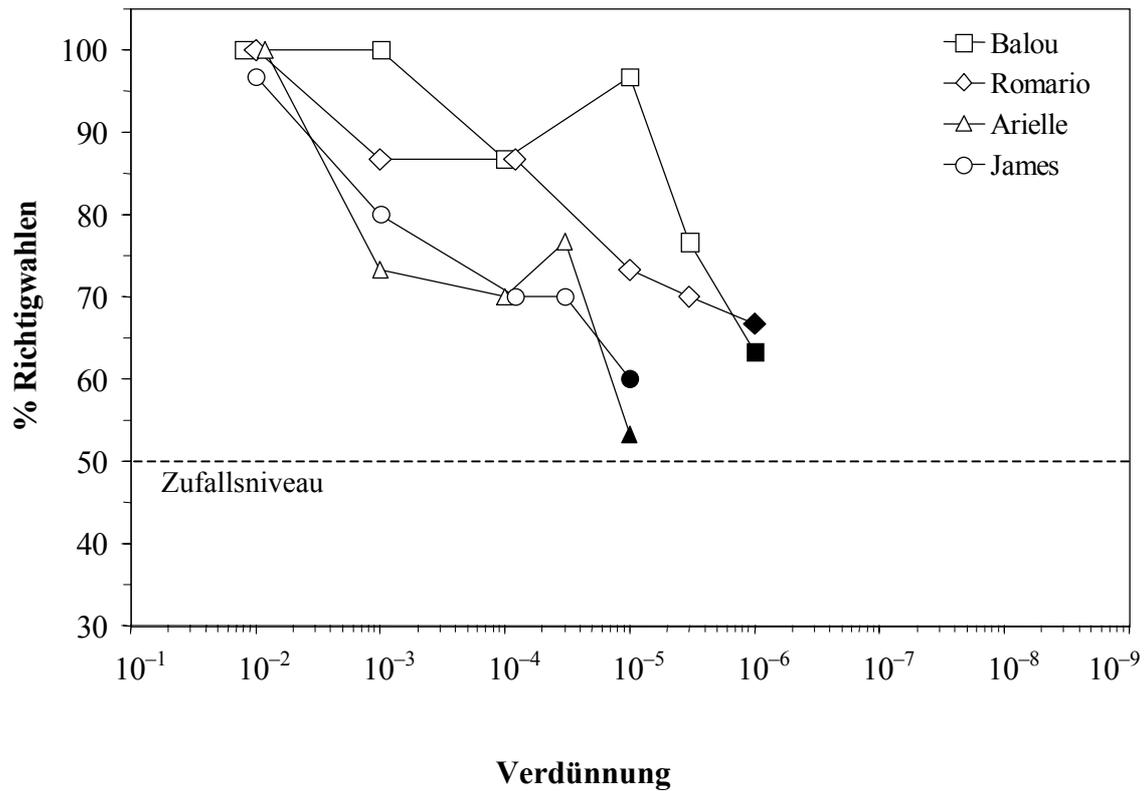


Abb. 60: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1-Octanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 60 zeigt, dass die beiden Schweinsaffen Balou und Romario 1-Octanol in einer Verdünnung von 1:300.000 noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen können. Die Geruchsschwelle von Arielle und James liegt bei einer Verdünnung von 1:30.000.

2-Propanol

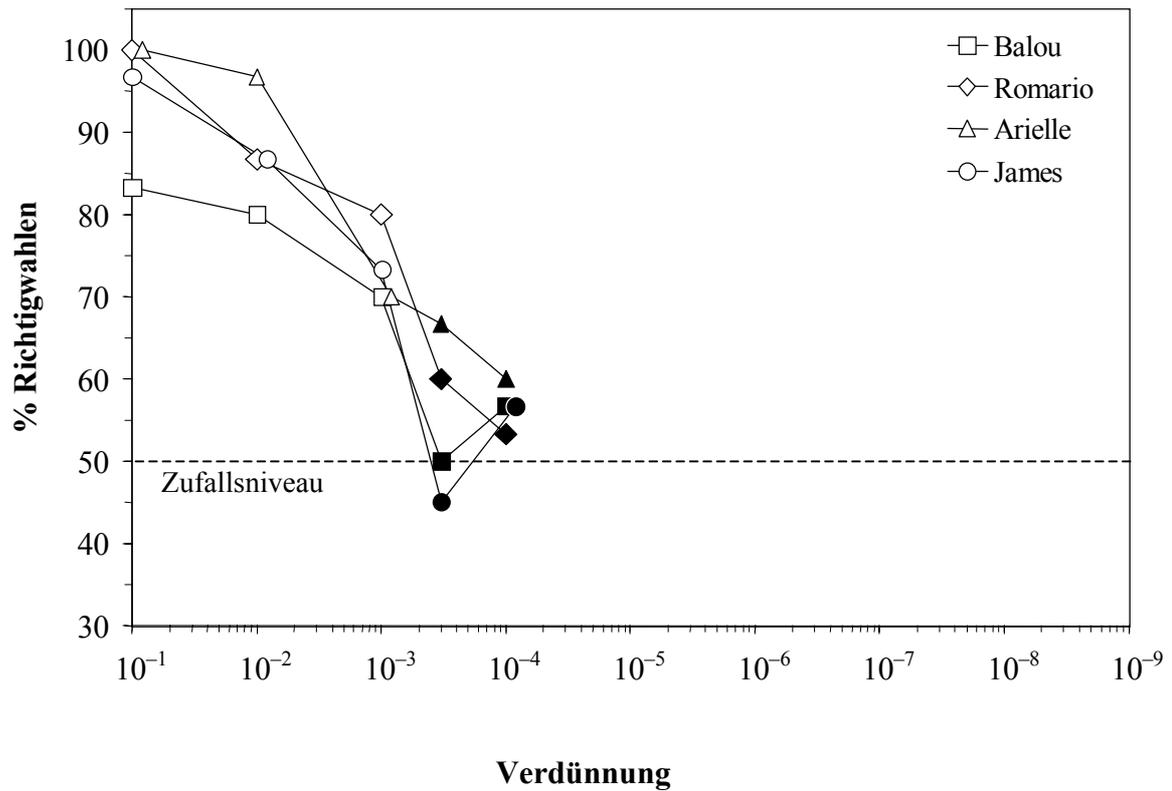


Abb. 61: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Propanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 61 ist zu sehen, dass Balou, Romario, Arielle und James bei einer Verdünnung von 1:3.000 das 5% Niveau nicht mehr erreichen. Die Geruchsschwelle für 2-Propanol liegt damit für alle vier Schweinsaffen bei einer Verdünnung von 1:1.000.

2-Butanol

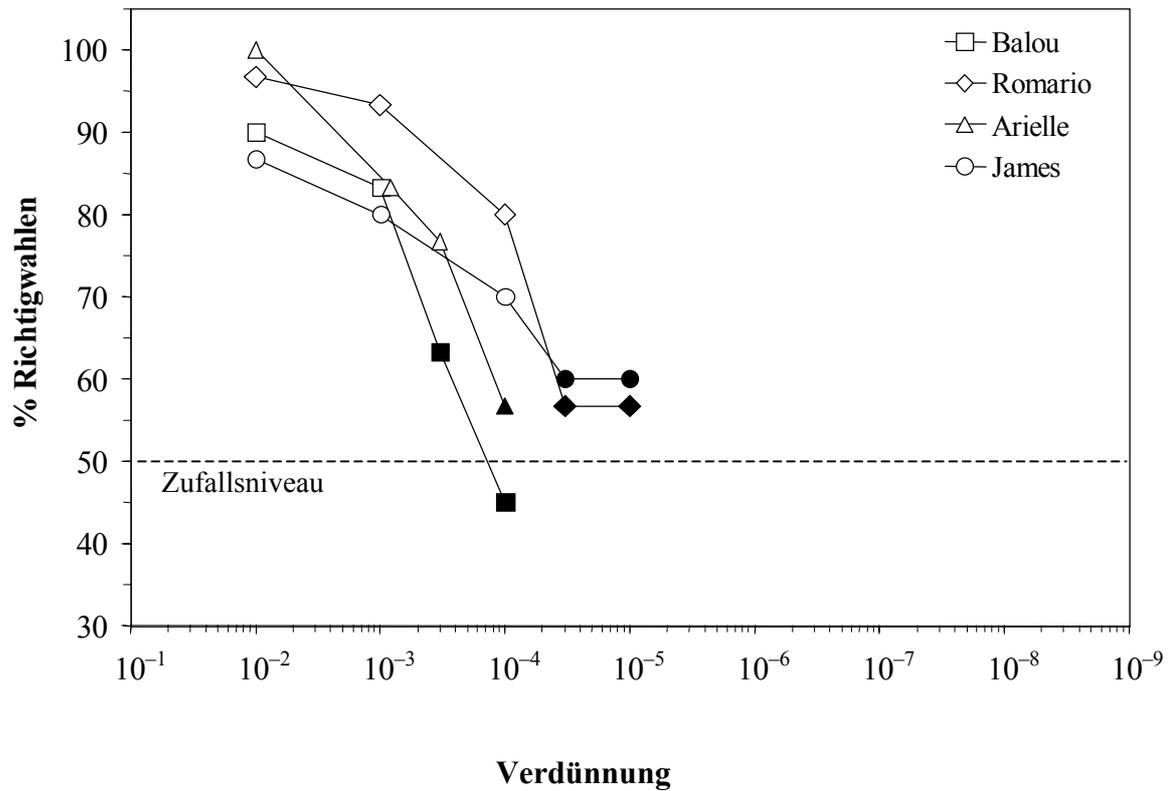


Abb. 62: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Butanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Während Romario und James, wie in Abbildung 62 zu sehen ist, bei einer Verdünnung von 1:10.000 den positiven Duftstimulus noch wahrnehmen können, liegt die Geruchsschwelle von Arielle bei einer Verdünnung von 1:3.000 und die von Balou bei einer 1.000-fachen Verdünnung.

2-Pentanol

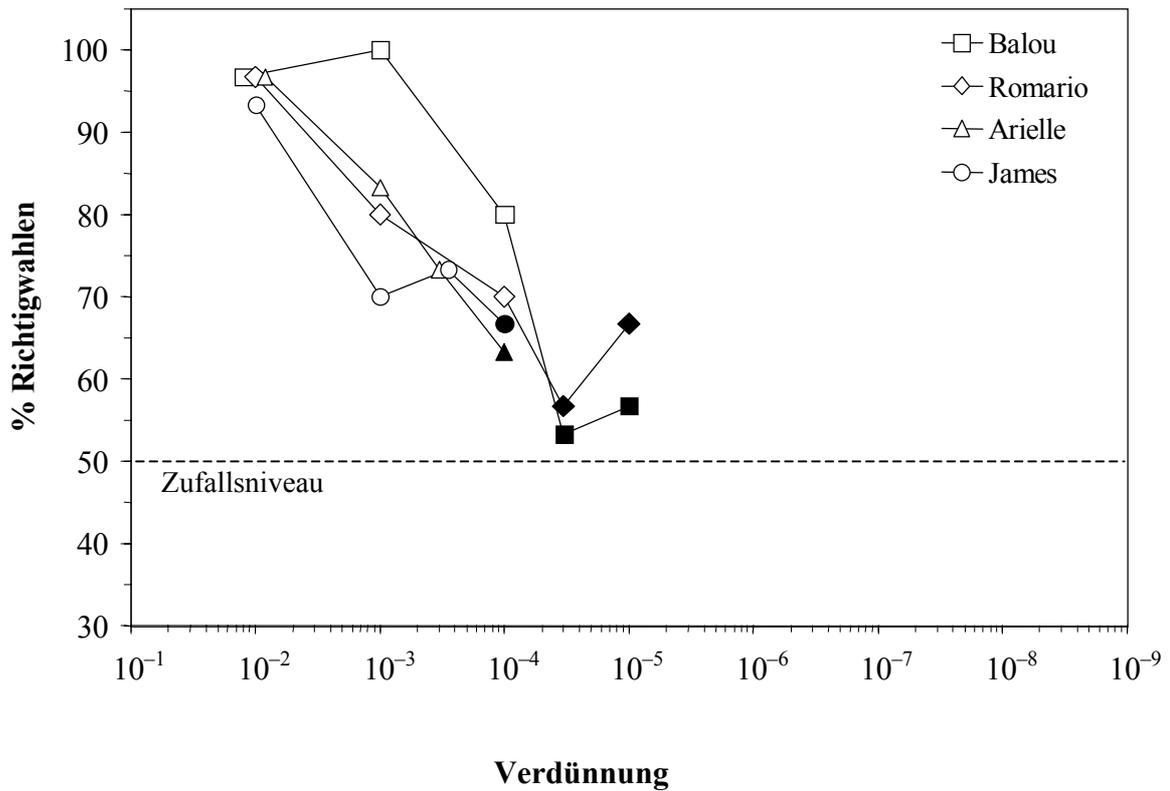


Abb. 63: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 63 hervorgeht, liegt die Geruchsschwelle von Balou und Romario für 2-Pentanol bei einer Verdünnung von 1:10.000. Damit ist die geruchliche Sensitivität der beiden Affen für diesen Duftstoff um den Faktor 3,3 höher als bei Arielle und James, die 2-Pentanol noch bei einer 3.000-fachen Verdünnung wahrnehmen können.

3-Pentanol

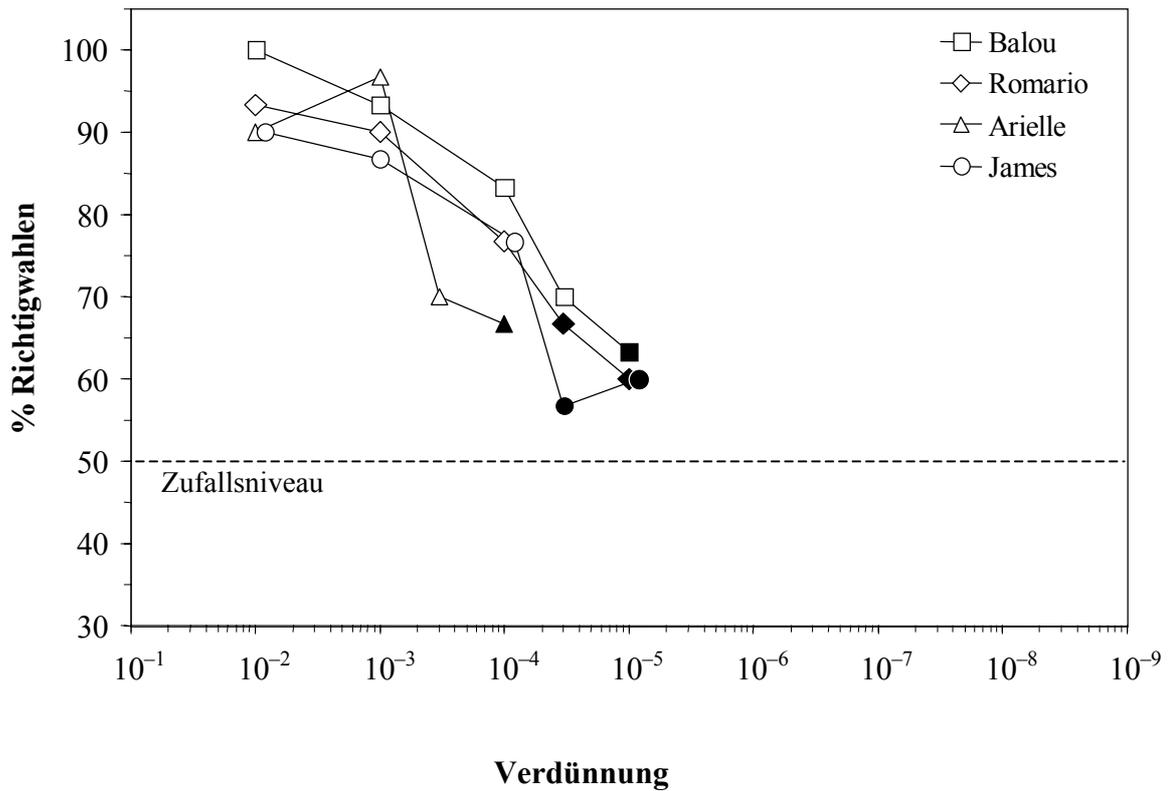


Abb. 64: Bestimmung der Geruchsschwelle für 3-Pentanol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In dieser Abbildung 64 ist zu erkennen, dass Balou für 3-Pentanol am sensitivsten ist. Der Schweinsaffe kann den Duftstoff noch in einer 30.000-fachen Verdünnung wahrnehmen, während die Geruchsschwelle von Romario und James bei einer Verdünnung von 1:10.000 liegt. Arielle kann 3-Pentanol noch bei einer Verdünnung von 1:3.000 riechen.

4.3.6 Schwellenwerte der Schweinsaffen für aliphatische Fettsäuren

Die Abbildungen 65 bis 69 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Schweinsaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten aliphatischen Fettsäuren versus DEP. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:10.000 n-Propionsäure, 1:10 Mio n-Buttersäure, 1:300.000 n-Valeriansäure, 1:10.000 n-Hexansäure und 1:300 n-Heptansäure (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Schweinsaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von drei (n-Propionsäure) oder zehn (n-Hexansäure; n-Heptansäure). Für n-Heptansäure erzielten drei der vier Schweinsaffen identische Schwellenwerte. Dagegen lagen für einige andere Substanzen die interindividuellen Leistungsunterschiede bis um den Faktor 33 auseinander.

n-Propionsäure

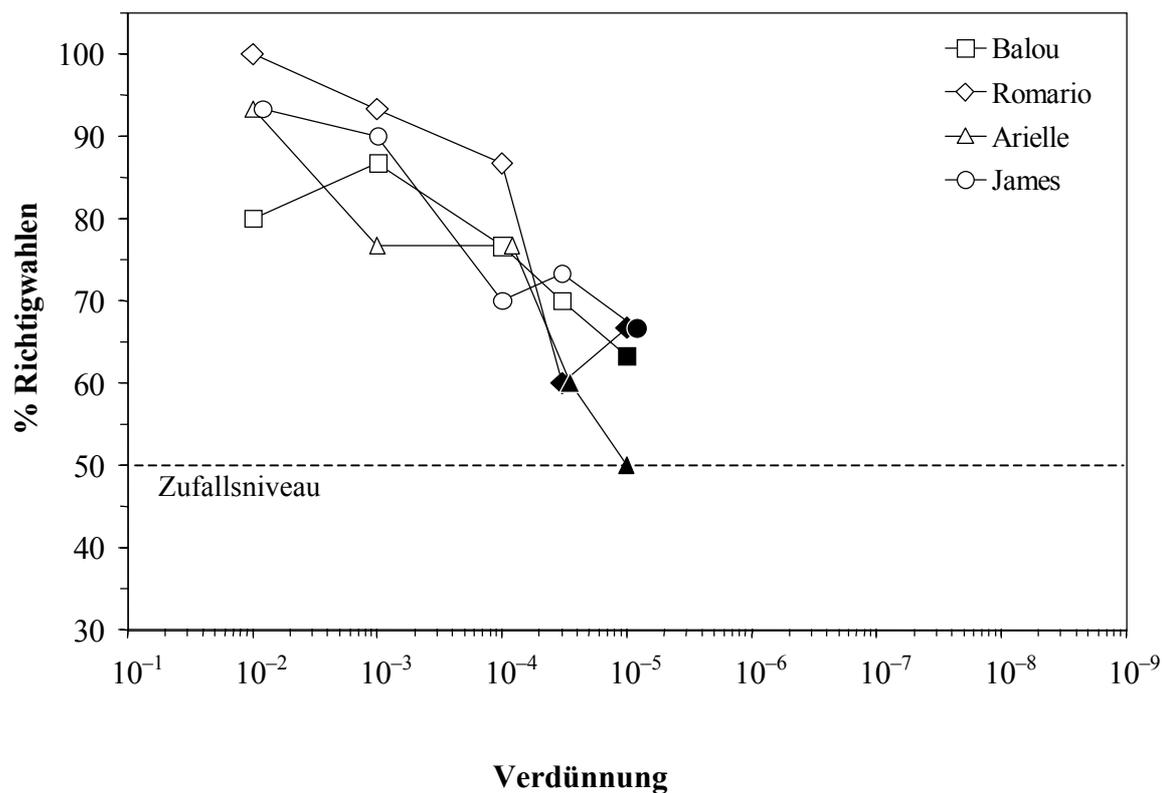


Abb. 65: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Propionsäure. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Anhand Abbildung 65 ist zu erkennen, dass Balou und James in der Lage sind, n-Propionsäure noch in einer 30.000-fachen Verdünnung zu riechen. Die beiden Tiere Romario und Arielle können den Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1: 10.000 wahrnehmen.

n-Buttersäure

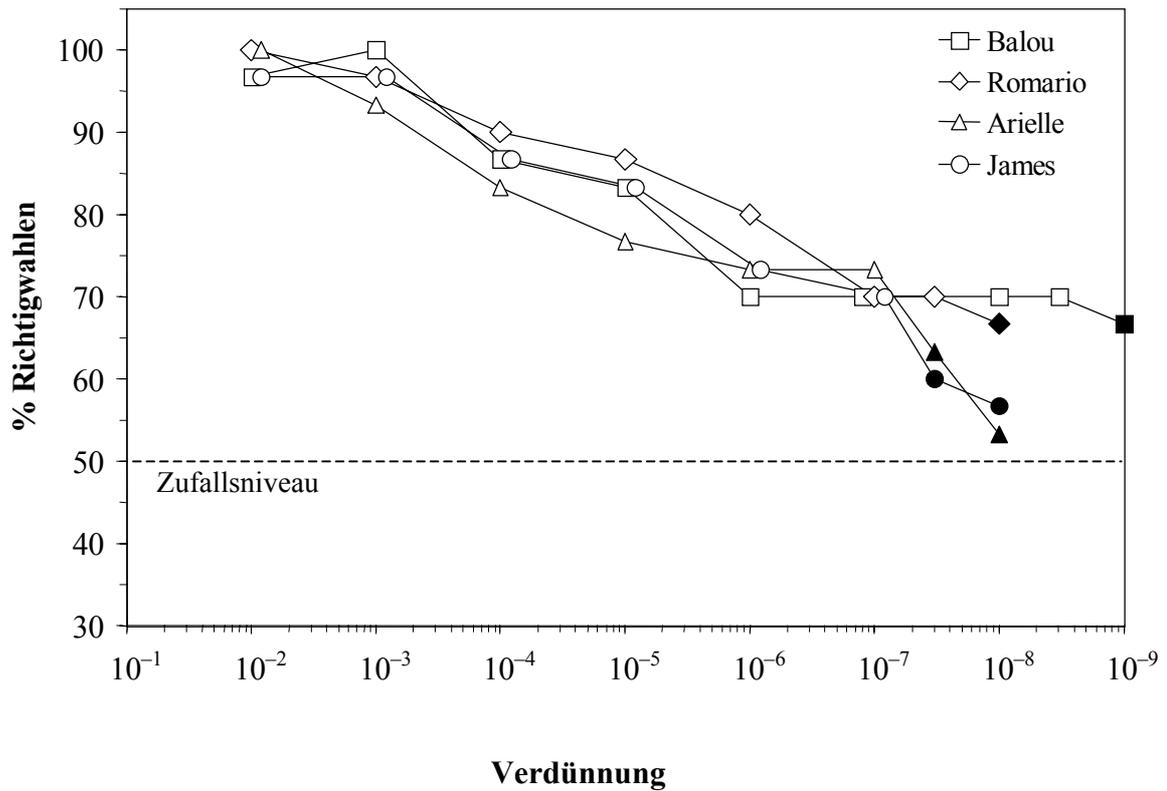


Abb. 66: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Buttersäure. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 66 zeigt Balou die höchste Sensitivität für den Duftstoff n-Buttersäure. Seine Geruchsschwelle liegt bei einer Verdünnung von 1:300 Millionen. Romario konnte den Duftstoff noch bei einer Verdünnung von 1:30 Millionen wahrnehmen. Die Geruchsschwelle von Arielle und James dagegen liegt bei einer 10 Millionen-fachen Verdünnung.

n-Valeriansäure

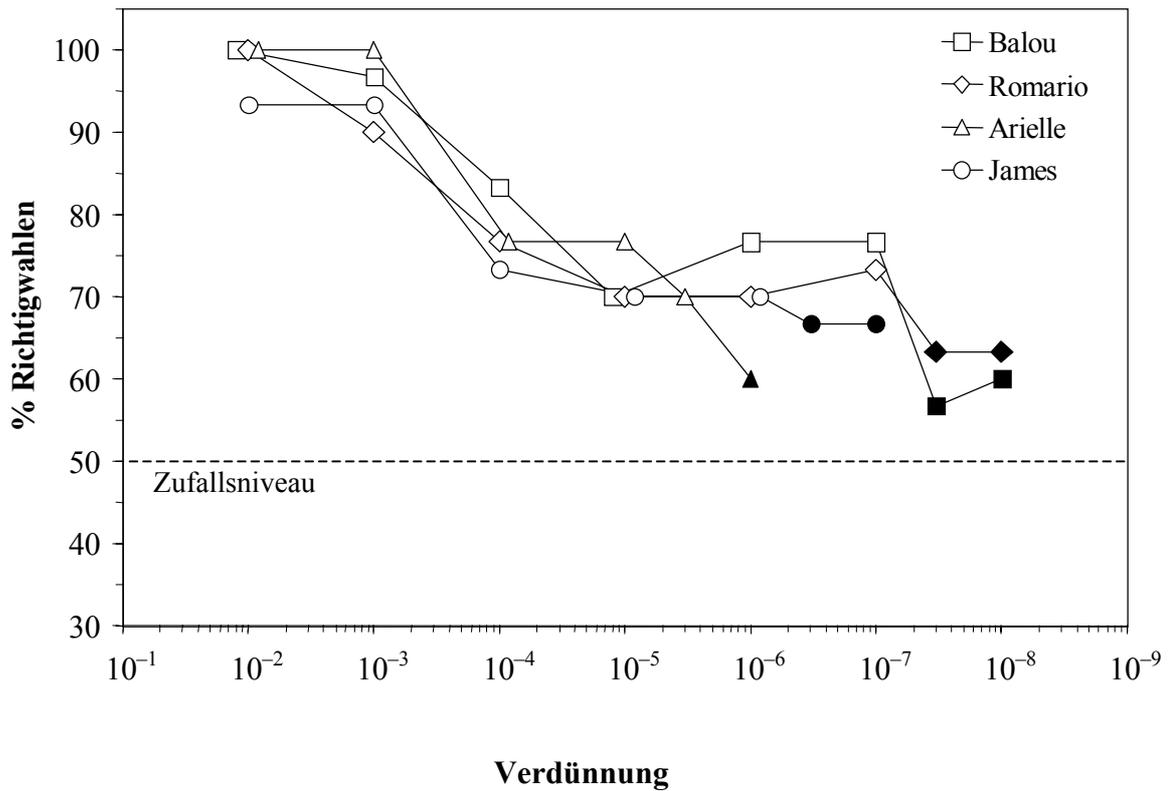


Abb. 67: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Valeriansäure. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie aus Abbildung 67 hervorgeht, liegt der Schwellenwert für n-Valeriansäure von Balou und Romario bei einer Verdünnung von 1:10 Millionen. James dagegen kann diesen Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1:1 Million wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Arielle liegt bei einer 300.000-fachen Verdünnung.

n-Hexansäure

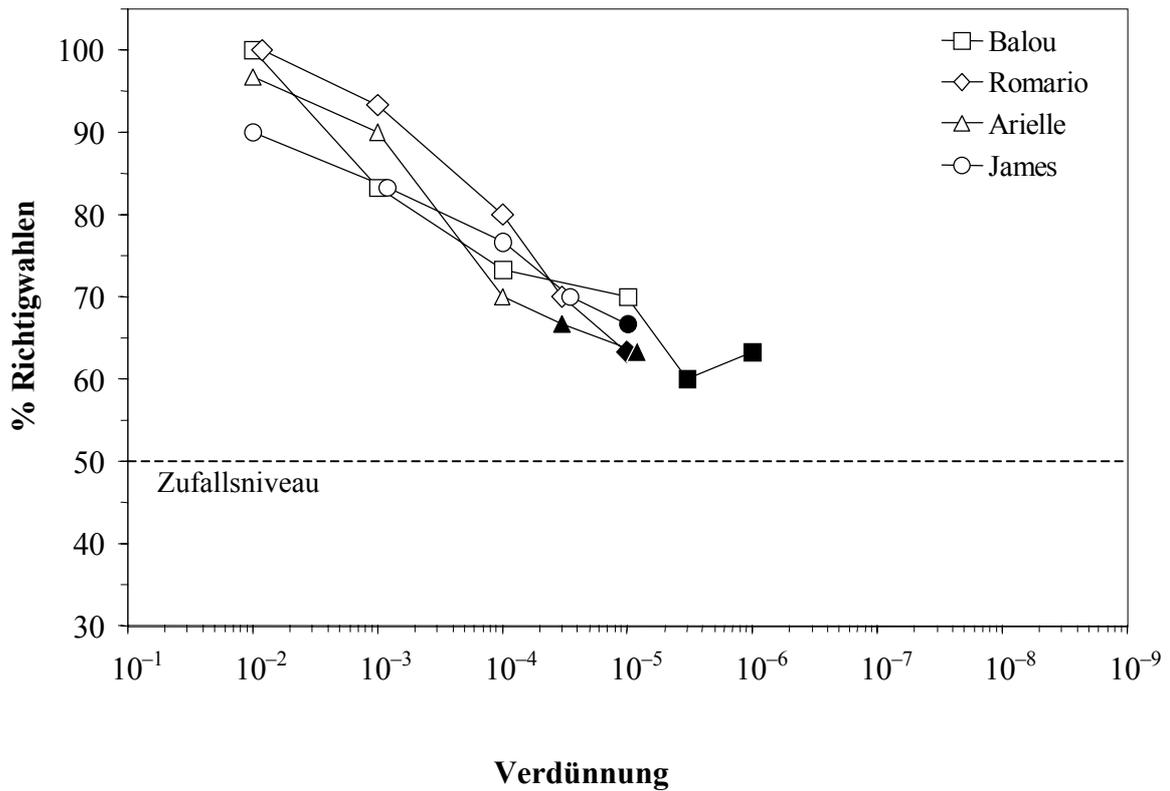


Abb. 68: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Hexansäure.

Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 68 zeigt, dass die Geruchsschwelle von Balou für n-Hexansäure bei einer Verdünnung von 1:100.000 liegt. Romario und James dagegen können diesen Duftstoff noch in einer 30.000-fachen Verdünnung wahrnehmen, die Geruchsschwelle von Arielle liegt bei einer Verdünnung von 1:10.000.

n-Heptansäure

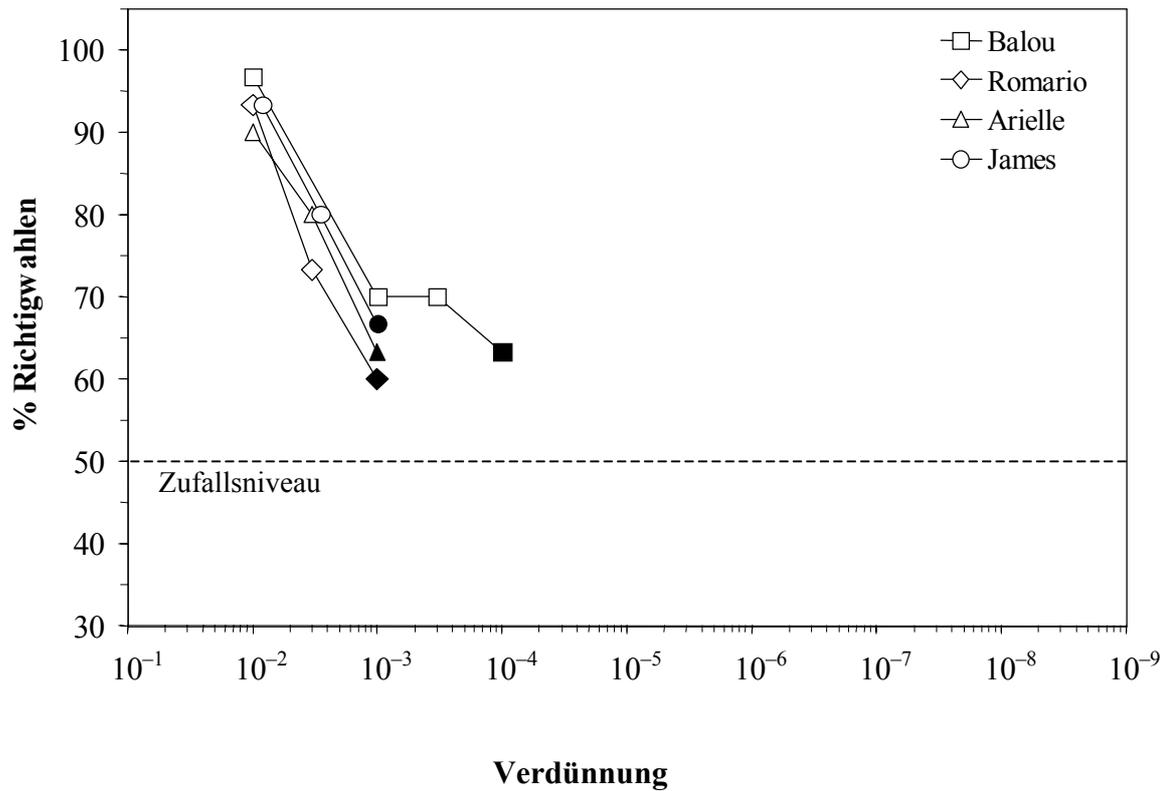


Abb. 69: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Heptansäure. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 69 kann man sehen, dass Balou den Duftstoff n-Heptansäure bei einer 3.000-fachen Verdünnung noch wahrnimmt. Die Schwellenwerte für Romario, Arielle und James liegen dagegen, um den Faktor 10 höher, bei einer Verdünnung von 1:300.

4.3.7 Schwellenwerte der Schweinsaffen für Einzelsubstanzen

Die Abbildungen 70 bis 73 zeigen eine graphische Darstellung der individuellen Diskriminationsleistungen der Schweinsaffen für die verschiedenen Konzentrationen der getesteten Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol, 5 α -Androst-16-en-3-on und 2,4,5-Trimethylthiazol versus DEP. Alle Tiere waren in der Lage, folgende Verdünnungen signifikant vom Lösungsmittel zu unterscheiden: 1:300.000 n-Heptanal, 1:300.000 1,8-Cineol, 0,02 g/l 5 α -Androst-16-en-3-on und 1:1Mio 2,4,5-Trimethylthiazol (Binomialtest, $P < 0,05$). Einzelne Individuen erreichten sogar niedrigere Schwellenwerte.

Für einige getestete Substanzen zeigten die einzelnen Schweinsaffen sehr ähnliche Schwellenwerte. So lag in der Regel der Unterschied zwischen dem besten und dem schlechtesten Tier bei einem Verdünnungsfaktor von drei (5 α -Androst-16-en-3-on) oder zehn (n-Heptanal; 1,8-Cineol; 2,4,5-Trimethylthiazol). Für 5 α -Androst-16-en-3-on erzielten drei der vier Schweinsaffen identische Schwellenwerte.

n-Heptanal

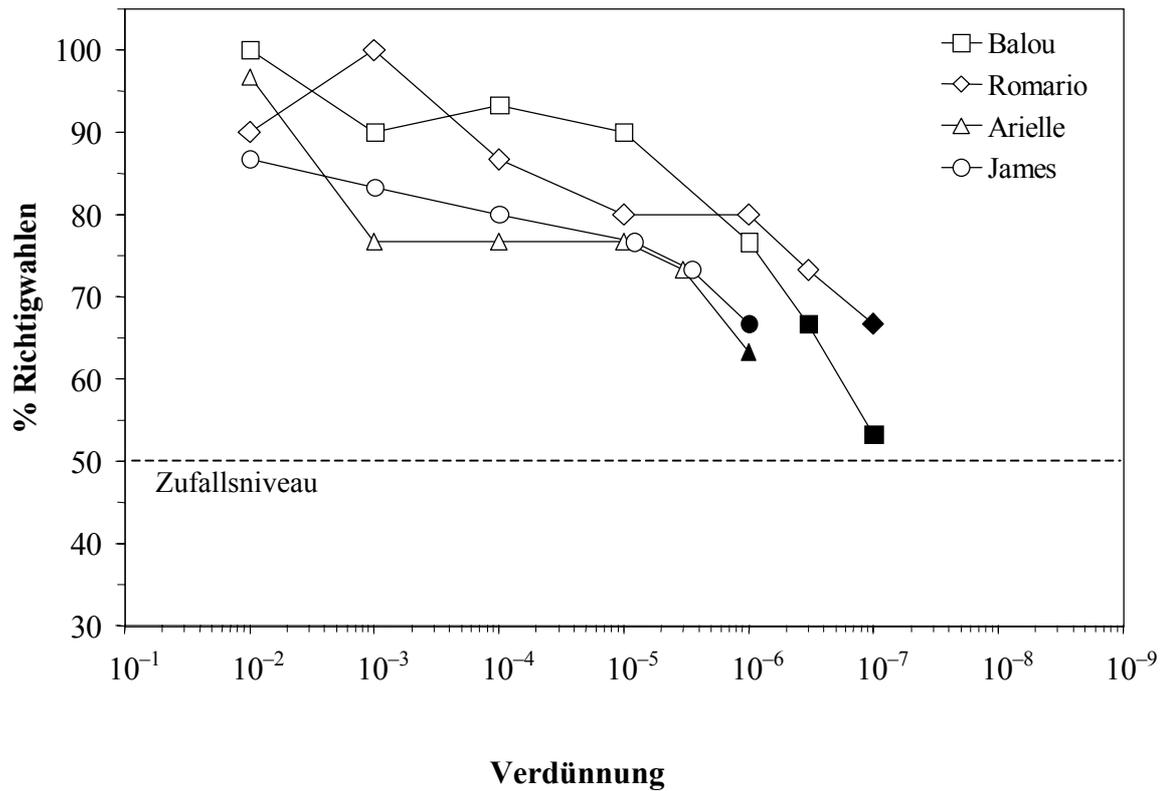


Abb. 70: Bestimmung der Geruchsschwelle für n-Heptanal. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Wie in Abbildung 70 zu sehen ist, kann Romario das Aldehyd n-Heptanal bei einer Verdünnung von 1:3 Millionen noch riechen. Balou dagegen nimmt diesen Duftstoff noch in einer 1:1 Million Verdünnung wahr, die Geruchsschwelle von Arielle und James liegt bei einer Verdünnung von 1:300.000.

1,8-Cineol

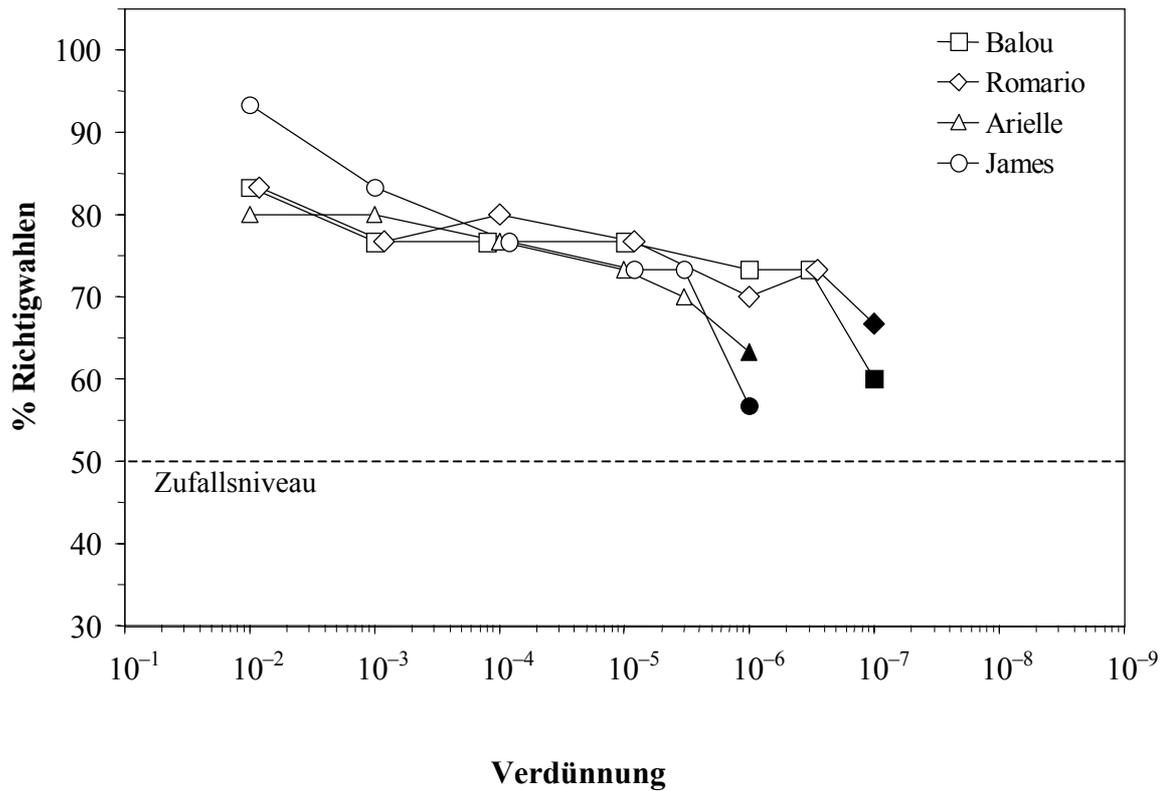


Abb. 71: Bestimmung der Geruchsschwelle für 1,8-Cineol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Aus Abbildung 71 geht hervor, dass Balou und Romario das Terpen 1,8-Cineol bei einer 3 Millionen-fachen Verdünnung noch wahrnehmen können. Die Geruchsschwelle von Arielle und James liegt dagegen, um den Faktor 10 höher, bei einer Verdünnung von 1:300.000.

5 α -Androst-16-en-3-on

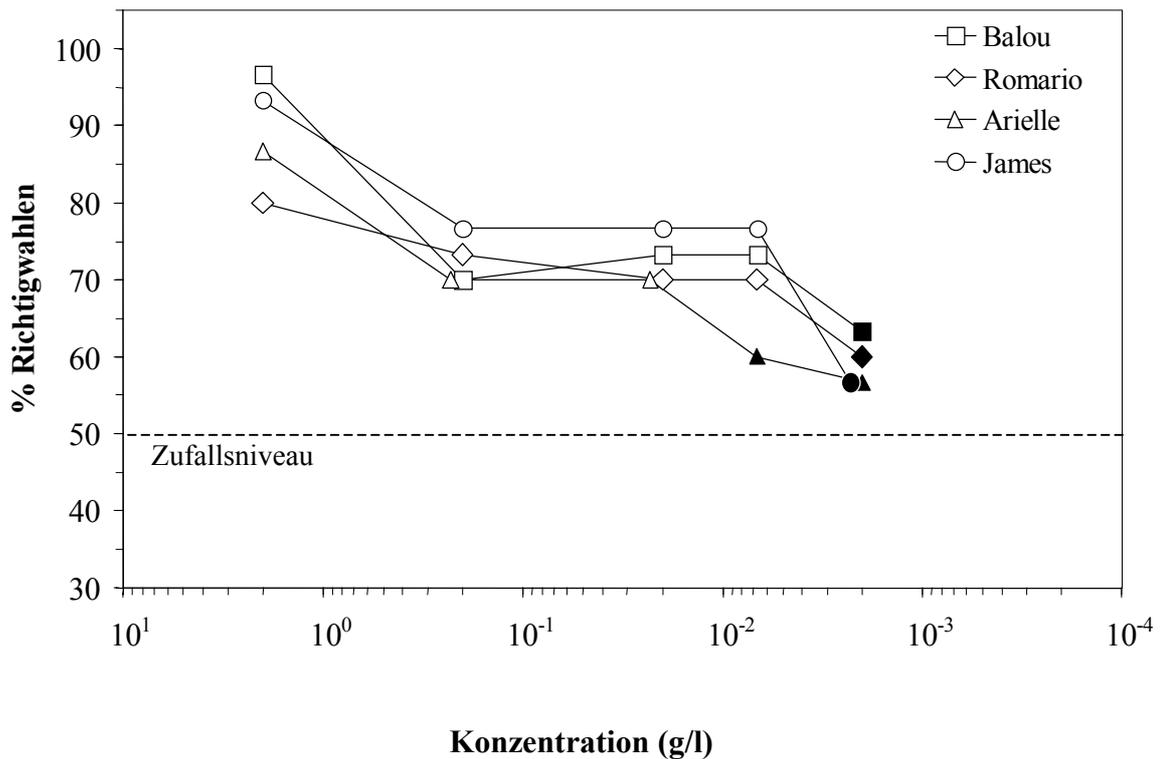


Abb. 72: Bestimmung der Geruchsschwelle für 5 α -Androst-16-en-3-on. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

In Abbildung 72 kann man erkennen, dass der Schwellenwert für das Steroid 5 α -Androst-16-en-3-on, von Balou, Romario und James, bei einer Konzentration von 0,0067 g/l liegt. Die Geruchsschwelle für Arielle liegt bei einer Konzentration von 0,02 g/l.

2,4,5-Trimethylthiazol

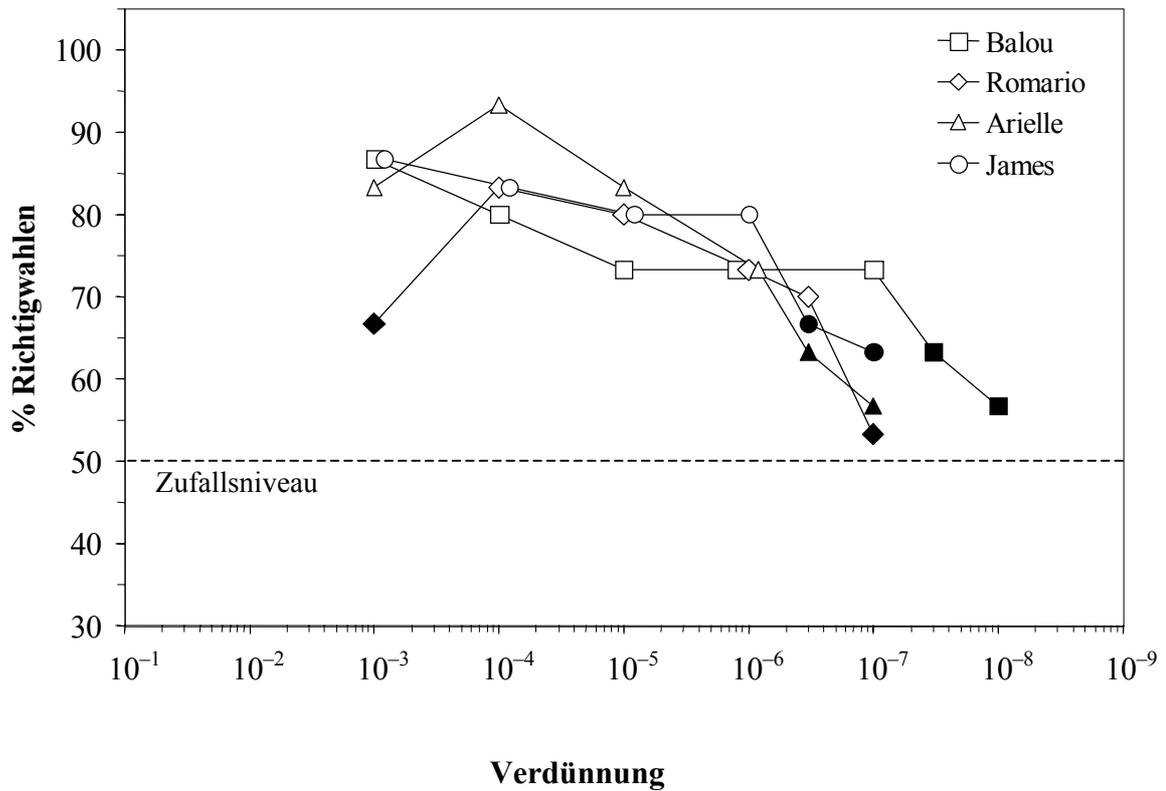


Abb. 73: Bestimmung der Geruchsschwelle für 2,4,5-Trimethylthiazol. Dargestellt sind die individuellen Diskriminierungsleistungen der vier Schweinsaffen in % Richtigwahlen, gemittelt über die drei Sessions (= 30 Trials) pro Verdünnung. Offene Symbole kennzeichnen die Werte, bei denen der Duftstoff, gesichert auf dem 5% Niveau, wahrgenommen wurde. Werte, bei denen das 5% Niveau nicht mehr erreicht wurde, sind mit geschlossenen Symbolen dargestellt.

Abbildung 73 zeigt, dass Balou den positiven Duftstimulus 2,4,5-Trimethylthiazol in einer Verdünnung von 1:10 Millionen noch gesichert auf dem 5% Niveau wahrnehmen kann. Die Geruchsschwelle von Romario liegt bei einer Verdünnung von 1:3 Million. Arielle und James dagegen können diesen Duftstoff noch in einer Verdünnung von 1:1 Million riechen.

4.4 Zusammenfassung der Ergebnisse

Den Versuchstieren wurden in einer futterbelohnten Konditionierung unterschiedliche Konzentrationen von Duftstoffen, versus dem geruchsneutralen Diethylphthalat, zur Diskrimination dargeboten. In Tabelle 8 bis 14 sind die in den Versuchen erzielten geruchlichen Schwellenwerte der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für die getesteten Substanzen zusammengefasst. Für jeden Stimulus ist die niedrigste Konzentration angegeben, die alle getesteten Totenkopffaffen noch wahrnehmen konnten beziehungsweise die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Da die getesteten Duftstoffe verschiedene Dampfdrücke besitzen, sind die jeweiligen erzielten Geruchsschwellenwerte zusätzlich in Gasphasenkonzentrationen angegeben. Die Schwellenwertangaben in den gängigsten, verschiedenen Maßeinheiten sollen dem Leser den Vergleich der Daten aus der vorliegenden Arbeit mit Daten anderer Autoren erleichtern.

Tab.8: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Saimiri sciureus* für aliphatische n-Acetat-Ester, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
n-Ethylacetat	1:100 000	$3,0 \times 10^{13}$	1,11	0,04	$5,0 \times 10^{-8}$	-7,30
	1:3Mio	$1,0 \times 10^{12}$	0,037	-1,43	$1,7 \times 10^{-9}$	-8,78
n-Propylacetat	1:30 000	$4,1 \times 10^{13}$	1,51	0,18	$6,8 \times 10^{-8}$	-7,17
	1:300 000	$4,1 \times 10^{12}$	0,15	-0,82	$6,8 \times 10^{-9}$	-8,17
n-Butylacetat	1:300 000	$3,0 \times 10^{13}$	0,06	-1,22	$2,7 \times 10^{-9}$	-8,57
	1:300Mio	$1,0 \times 10^{12}$	0,00006	-4,22	$2,7 \times 10^{-12}$	-11,57
n-Pentylacetat	1:1Mio	$2,2 \times 10^{11}$	0,0081	-2,09	$3,6 \times 10^{-10}$	-9,44
	1:300Mio	$7,3 \times 10^8$	0,000027	-4,57	$1,2 \times 10^{-12}$	-11,92
n-Hexylacetat	1:30 000	$3,5 \times 10^{12}$	0,13	-0,88	$5,9 \times 10^{-9}$	-8,23
	1:300Mio	$3,5 \times 10^8$	0,000013	-4,88	$5,9 \times 10^{-13}$	-12,23
n-Heptylacetat	1:1Mio	$4,8 \times 10^{10}$	0,0018	-2,75	$7,9 \times 10^{-11}$	-10,10
	1:30Mrd	$1,6 \times 10^6$	$0,6 \times 10^{-7}$	-7,23	$2,6 \times 10^{-15}$	-14,58
n-Octylacetat	1:1 000	$2,7 \times 10^{13}$	0,99	-0,01	$4,4 \times 10^{-8}$	-7,35
	1:3Mio	$8,9 \times 10^9$	0,0003	-3,48	$1,5 \times 10^{-11}$	-10,83
iso- Propylacetat	1:10Mio	$1,9 \times 10^{11}$	0,0072	-2,15	$3,2 \times 10^{-10}$	-9,49
	1:30Mio	$6,4 \times 10^{10}$	0,0024	-2,62	$1,1 \times 10^{-10}$	-9,97
iso- Butylacetat	1:3 000	$2,3 \times 10^{14}$	8,65	0,94	$3,9 \times 10^{-7}$	-6,41
	1:3 000	$2,3 \times 10^{14}$	8,65	0,94	$3,9 \times 10^{-7}$	-6,41
iso- Pentylacetat	1:30 000	$9,8 \times 10^{12}$	0,36	-0,44	$1,6 \times 10^{-8}$	-7,79
	1:100Mio	$2,9 \times 10^9$	0,0001	-3,96	$4,9 \times 10^{-12}$	-11,31

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Totenkopffaffen noch wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

Mit nur wenigen Ausnahmen entsprechen alle Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm. In einzelnen Fällen waren die Tiere sogar in der Lage, Konzentrationen unter 1 ppb (parts per billion) wahrzunehmen (n-Butylacetat, n-Pentylacetat, n-Hexylacetat, n-Octylacetat und iso-Pentylacetat).

Tab.9: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Saimiri sciureus* für aliphatische 1-Alkohole, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
Ethanol	1:300	$1,0 \times 10^{16}$	368,55	2,57	$1,7 \times 10^{-5}$	-4,78
	1:1 000	$3,0 \times 10^{15}$	110,56	2,04	$5,0 \times 10^{-6}$	-5,30
1-Propanol	1:3 000	$4,8 \times 10^{14}$	17,85	1,25	$8,0 \times 10^{-7}$	-6,10
	1:30 000	$4,8 \times 10^{13}$	1,79	0,25	$8,0 \times 10^{-8}$	-7,10
1-Butanol	1:3 000	$2,3 \times 10^{14}$	8,65	0,94	$3,9 \times 10^{-7}$	-6,41
	1:30 000	$2,3 \times 10^{13}$	0,86	-0,06	$3,9 \times 10^{-8}$	-7,41
1-Pentanol	1:100 000	$3,4 \times 10^{12}$	0,13	-0,90	$5,6 \times 10^{-9}$	-8,25
	1:300 000	$1,1 \times 10^{12}$	0,42	-1,38	$1,9 \times 10^{-9}$	-8,73
1-Hexanol	1:300 000	$5,4 \times 10^{11}$	0,02	-1,70	$8,9 \times 10^{-10}$	-9,05
	1:1Mio	$1,6 \times 10^{11}$	0,006	-2,22	$2,7 \times 10^{-10}$	-9,57
1-Heptanol	1:1 000	$8,5 \times 10^{13}$	3,16	0,50	$1,4 \times 10^{-7}$	-6,85
	1:100 000	$8,5 \times 10^{11}$	0,032	-1,50	$1,4 \times 10^{-9}$	-8,85
1-Octanol	1:10 000	$3,9 \times 10^{12}$	0,14	-0,85	$6,4 \times 10^{-9}$	-8,19
	1:30 000	$1,3 \times 10^{12}$	0,048	-1,32	$2,1 \times 10^{-9}$	-8,67
2-Propanol	1:300	$8,6 \times 10^{15}$	318,80	2,50	$1,4 \times 10^{-5}$	-4,84
	1:3 000	$8,6 \times 10^{14}$	31,88	1,50	$1,4 \times 10^{-6}$	-5,84
2-Butanol	1:10 000	$1,3 \times 10^{14}$	4,98	0,70	$2,2 \times 10^{-7}$	-6,65
	1:30 000	$4,5 \times 10^{13}$	1,66	0,22	$7,4 \times 10^{-8}$	-7,13
2-Pentanol	1:10 000	$7,9 \times 10^{12}$	0,29	-0,53	$1,3 \times 10^{-8}$	-7,88
	1:30 000	$2,6 \times 10^{12}$	0,10	-1,01	$4,4 \times 10^{-9}$	-8,36
3-Pentanol	1:10 000	$7,5 \times 10^{13}$	2,79	-0,45	$1,3 \times 10^{-7}$	-6,90
	1:300 000	$2,5 \times 10^{12}$	0,093	-1,03	$4,2 \times 10^{-9}$	-8,38

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Totenkopffaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

In 50% der Fälle entsprechen die Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm.

Tab.10: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Saimiri sciureus* für die Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol und 2,4,5-Trimethylthiazol, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
n-Heptanal	1:3Mio	$6,3 \times 10^{10}$	0,0023	-2,6302	$1,1 \times 10^{-10}$	-9,98
1,8-Cineol	1:300.000	$2,6 \times 10^{11}$	0,0098	-2,0086	$4,4 \times 10^{-10}$	-9,36
	1:3Mio	$2,6 \times 10^{10}$	0,0010	-3,0086	$4,4 \times 10^{-11}$	-10,36
2,4,5-Trimethyl- thiazol	1:100 000	$1,2 \times 10^{12}$	0,046	-1,34	$2,0 \times 10^{-9}$	-8,69
	1:1Mio	$1,2 \times 10^{11}$	0,0046	-2,34	$2,0 \times 10^{-10}$	-9,69

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Totenkopffaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

In allen Fällen entsprechen die Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm.

Das Steroid 5 α -Androst-16-en-3-on konnte bei einer Konzentration von 0,067 g/l von allen getesteten Totenkopffaffen noch wahrgenommen werden. Ein Tier war in der Lage, diesen Duftstoff noch in einer Konzentration von 0,0067 g/l zu riechen. Da für 5 α -Androst-16-en-3-on kein Dampfdruck bekannt ist, können für diesen Duftstoff keine Gasphasenkonzentrationen angegeben werden.

Tab.11: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Macaca nemestrina* für aliphatische n-Acetat-Ester, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
Ethylacetat	1:1 000	$3,0 \times 10^{15}$	110,56	2,04	$5,0 \times 10^{-6}$	-5,30
	1:3 000	$1,0 \times 10^{15}$	36,85	1,57	$1,7 \times 10^{-6}$	-5,78
n-Propylacetat	1:3 000	$4,1 \times 10^{14}$	15,08	1,18	$6,8 \times 10^{-7}$	-6,17
	1:100 000	$1,2 \times 10^{13}$	0,45	-0,34	$2,0 \times 10^{-8}$	-7,69
n-Butylacetat	1:300 000	$1,6 \times 10^{12}$	0,06	-1,22	$2,7 \times 10^{-9}$	-8,57
	1:30Mio	$1,6 \times 10^{10}$	0,0006	-3,22	$2,7 \times 10^{-11}$	-10,57
n-Pentylacetat	1:30 000	$7,3 \times 10^{12}$	0,27	-0,57	$1,2 \times 10^{-8}$	-7,92
	1:1Mio	$2,2 \times 10^{11}$	0,0081	-2,09	$3,6 \times 10^{-10}$	-9,44
n-Hexylacetat	1:100 000	$1,1 \times 10^{12}$	0,039	-1,40	$1,8 \times 10^{-9}$	-8,75
	1:100 000	$1,1 \times 10^{12}$	0,039	-1,40	$1,8 \times 10^{-9}$	-8,75
n-Heptylacetat	1:100 000	$4,8 \times 10^{11}$	0,018	-1,75	$7,9 \times 10^{-10}$	-9,10
	1:1Mio	$4,8 \times 10^{10}$	0,0018	-2,75	$7,9 \times 10^{-11}$	-10,10
n-Octylacetat	1:3 000	$8,9 \times 10^{12}$	0,33	-0,48	$1,5 \times 10^{-8}$	-7,83
	1:10 000	$2,7 \times 10^{12}$	0,099	-1,01	$4,4 \times 10^{-9}$	-8,35
iso- Propylacetat	1:3 000	$6,4 \times 10^{14}$	0,072	1,38	$1,1 \times 10^{-6}$	-5,97
1:1Mio	$1,9 \times 10^{12}$	23,86	-1,15	$3,2 \times 10^{-9}$	-8,49	
iso- Butylacetat	1:100 000	$7,0 \times 10^{12}$	0,26	-0,59	$1,2 \times 10^{-8}$	-7,93
1:10Mio	$7,0 \times 10^{10}$	0,0026	-2,59	$1,2 \times 10^{-10}$	-9,93	
iso- Pentylacetat	1:30 000	$9,8 \times 10^{12}$	0,36	-0,44	$1,6 \times 10^{-8}$	-7,79
1:30Mio	$9,8 \times 10^9$	0,00036	-3,44	$1,6 \times 10^{-11}$	-10,79	

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Schweinsaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

Mit nur wenigen Ausnahmen entsprechen alle Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm. In einzelnen Fällen waren die Tiere sogar in der Lage, Konzentrationen unter 1 ppb (parts per billion) wahrzunehmen (n-Butylacetat und iso-Pentylacetat).

Tab.12: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Macaca nemestrina* für aliphatische 1-Alkohole, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
Ethanol	1:300	$1,0 \times 10^{16}$	368,55	2,57	$1,7 \times 10^{-5}$	-4,78
	1:1 000	$3,0 \times 10^{15}$	110,56	2,04	$5,0 \times 10^{-6}$	-5,30
1-Propanol	1:1 000	$1,4 \times 10^{15}$	53,56	1,73	$2,4 \times 10^{-6}$	-5,62
	1:10 000	$1,4 \times 10^{14}$	5,36	0,73	$2,4 \times 10^{-7}$	-6,62
1-Butanol	1:3 000	$2,3 \times 10^{14}$	8,65	0,94	$3,9 \times 10^{-7}$	-6,41
	1:30 000	$2,3 \times 10^{13}$	0,86	-0,06	$3,9 \times 10^{-8}$	-7,41
1-Pentanol	1:1 000	$3,4 \times 10^{14}$	12,57	1,10	$5,6 \times 10^{-7}$	-6,25
	1:100 000	$3,4 \times 10^{12}$	0,13	-0,90	$5,6 \times 10^{-9}$	-8,25
1-Hexanol	1:30 000	$5,4 \times 10^{12}$	0,20	-0,70	$8,9 \times 10^{-9}$	-8,05
	1:10Mio	$1,6 \times 10^{10}$	0,0006	-3,22	$2,7 \times 10^{-11}$	-10,57
1-Heptanol	1:30 000	$2,8 \times 10^{12}$	0,11	-0,98	$4,7 \times 10^{-9}$	-8,33
	1:1Mio	$8,5 \times 10^{10}$	0,0032	-2,50	$1,4 \times 10^{-10}$	-9,85
1-Octanol	1:30 000	$1,3 \times 10^{12}$	0,048	-1,32	$2,1 \times 10^{-9}$	-8,67
	1:300 000	$1,3 \times 10^{11}$	0,0048	-2,32	$2,1 \times 10^{-10}$	-9,67
2-Propanol	1:1 000	$2,6 \times 10^{15}$	95,64	1,98	$4,3 \times 10^{-6}$	-5,37
	1:1 000	$2,6 \times 10^{15}$	95,64	1,98	$4,3 \times 10^{-6}$	-5,37
2-Butanol	1:1 000	$1,3 \times 10^{15}$	49,82	1,70	$2,2 \times 10^{-6}$	-5,65
	1:10 000	$1,3 \times 10^{14}$	4,98	0,70	$2,2 \times 10^{-7}$	-6,65
2-Pentanol	1:3 000	$2,6 \times 10^{13}$	0,98	-0,0086	$4,4 \times 10^{-8}$	-7,36
	1:10 000	$7,9 \times 10^{12}$	0,29	-0,53	$1,3 \times 10^{-8}$	-7,88
3-Pentanol	1:3 000	$2,5 \times 10^{14}$	9,30	0,97	$4,2 \times 10^{-7}$	-6,38
	1:30 000	$2,5 \times 10^{13}$	0,93	-0,03	$4,2 \times 10^{-8}$	-7,38

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Schweinsaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

In 50% der Fälle entsprechen die Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm. Bei 1-Hexanol waren zwei Tiere sogar in der Lage, eine Konzentration unter 1 ppb (parts per billion) wahrzunehmen.

Tab.13: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Macaca nemestrina* für aliphatische n-Fettsäuren, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen-		Gasphasenkonzentration			
	Verdünnung	Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
n-Propionsäure	1:10 000	$2,9 \times 10^{13}$	1,09	0,036	$4,9 \times 10^{-8}$	-7,31
	1:30 000	$9,8 \times 10^{12}$	0,36	-0,44	$1,6 \times 10^{-8}$	-7,79
n-Buttersäure	1:10Mio	$1,2 \times 10^{10}$	0,0005	-3,34	$2,0 \times 10^{-11}$	-10,69
	1:300Mio	$4,1 \times 10^8$	0,00002	-4,82	$6,8 \times 10^{-13}$	-12,17
n-Valeriansäure	1:300 000	$2,0 \times 10^{11}$	0,0073	-2,14	$3,3 \times 10^{-10}$	-9,48
	1:10Mio	$5,9 \times 10^9$	0,0002	-3,66	$9,8 \times 10^{-12}$	-11,01
n-Hexansäure	1:10 000	$2,7 \times 10^{12}$	0,099	-1,005	$4,4 \times 10^{-9}$	-8,35
	1:100 000	$2,7 \times 10^{11}$	0,009	-2,005	$4,4 \times 10^{-10}$	-9,35
n-Heptansäure	1:300	$4,9 \times 10^{13}$	1,83	0,26	$8,2 \times 10^{-8}$	-7,09
	1:3 000	$4,9 \times 10^{12}$	0,18	-0,74	$8,2 \times 10^{-9}$	-8,09

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Schweinsaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

Mit nur wenigen Ausnahmen entsprechen alle Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm. In einzelnen Fällen waren die Tiere sogar in der Lage, Konzentrationen unter 1 ppb (parts per billion) wahrzunehmen (n-Buttersäure und n-Valeriansäure).

Tab.14: Geruchliche Wahrnehmungsschwellen von *Macaca nemestrina* für die Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol und 2,4,5-Trimethylthiazol, ausgedrückt in verschiedenen Maßeinheiten

	Flüssigphasen- Verdünnung	Gasphasenkonzentration				
		Moleküle/cm ³	ppm	log ppm	mol/l	log mol/l
n-Heptanal	1:300 000	$6,3 \times 10^{11}$	0,023	-1,63	$1,1 \times 10^{-9}$	-8,98
	1:3Mio	$6,3 \times 10^{10}$	0,0023	-2,63	$1,1 \times 10^{-10}$	-9,98
1,8-Cineol	1:300 000	$2,6 \times 10^{11}$	0,0098	-2,01	$4,4 \times 10^{-10}$	-9,36
	1:3Mio	$2,6 \times 10^{10}$	0,0010	-3,01	$4,4 \times 10^{-11}$	-10,36
2,4,5-Trimethyl- thiazol	1:1Mio	$1,2 \times 10^{11}$	0,0046	-2,34	$2,0 \times 10^{-10}$	-9,69
	1:10Mio	$1,2 \times 10^{10}$	0,0005	-3,34	$2,0 \times 10^{-11}$	-10,69

Für jeden Stimulus repräsentiert die obere Zeile die niedrigste Konzentration, die alle getesteten Schweinsaffen wahrnehmen konnten und die untere Zeile die niedrigste Konzentration, die das beste Tier noch wahrnehmen konnte. Die Abkürzung ppm steht für „parts per million“.

In allen Fällen entsprechen die Schwellenwerte einer Gasphasenkonzentration unter 1 ppm. Bei 2,4,5-Trimethylthiazol war ein Tier sogar in der Lage, eine Konzentration unter 1 ppb (parts per billion) wahrzunehmen.

Das Steroid 5 α -Androst-16-en-3-on konnte bei einer Konzentration von 0,02 g/l von allen getesteten Schweinsaffen noch wahrgenommen werden. Drei der vier Tiere waren in der Lage, diesen Duftstoff noch in einer Konzentration von 0,0067 g/l zu riechen.

5. Diskussion

5.1 Diskussion der Methode

Vor einer Diskussion der Ergebnisse dieser Arbeit stellt sich zunächst die Frage, ob die hier verwendete Methode adäquat zur Untersuchung der gegebenen Fragestellung ist. Daher sollen an dieser Stelle zunächst einige methodische Alternativen vorgestellt werden.

Das Erlernen von Diskriminationsaufgaben ist eine Methode, die sehr häufig in experimentellen Untersuchungen verwendet wird, die sich mit dem Geruchssinn und der Rolle von Duftstimuli in der Vermittlung von Verhaltensweisen befassen. Solche Experimente werden durchgeführt, um unter anderem die Sensitivität des Geruchsvermögens (Schwellenwertbestimmung), das geruchliche Unterscheidungsvermögen oder das geruchliche Langzeitgedächtnis zu untersuchen.

Die meisten Methoden zur Untersuchung des olfaktorischen Unterscheidungsvermögens stammen von Techniken, mit deren Hilfe die Diskriminationsleistungen bei anderen Modalitäten, wie Seh- oder Hörvermögen, getestet wurden. Die Anwendung von ähnlichen Techniken für verschiedene Modalitäten beruht auf der weit verbreiteten Annahme, dass zum Beispiel die Art der spezifischen Stimuli und der entsprechenden Reaktionen keinen Einfluss auf das Funktionieren einer Methode habe. Diese Annahme trifft aber nicht für jede Versuchsanordnung zu (Stevens, 1975). Seligman (1970) stellt in seinem Artikel die These auf, dass Tiere durch ihre evolutionäre Geschichte mehr oder weniger auf bestimmte Stimuli mit entsprechenden Reaktionen „vorbereitet“ sind und die Lernfähigkeit in Abhängigkeit dieser „Vorbereitung“ (engl. „preparedness“) variiert. Man beobachtete zum Beispiel, dass Ratten leicht lernen, einen Geschmacksstimulus zu vermeiden, der einen Krankheitszustand auslöst. Aber sie lernen nicht, einen auditorischen oder visuellen Stimulus zu vermeiden, der einem Krankheitszustand vorausgeht (Garcia & Koelling, 1966).

Man kann davon ausgehen, dass die Art der präsentierten, konditionierten Stimuli, die erforderlichen Reaktionen und die unkonditionierten Stimuli, die als „reinforcers“ (Verstärker) verwendet werden, von entscheidender Bedeutung sein können. Man darf nicht erwarten, dass experimentelle Bedingungen, die für eine Modalität optimal sind, ebenso für eine andere geeignet sind.

5.1.1 Verhaltensphysiologische Methoden zur Untersuchung der geruchlichen Leistungsfähigkeit von Menschen

Die meisten Untersuchungen zur Bestimmung der olfaktorischen Sensitivität wurden an Menschen durchgeführt. Das folgende Kapitel soll einen kurzen Einblick in die verschiedenen Techniken geben, die zur Geruchsschwellenbestimmung beim Menschen verwendet werden.

Während der letzten 150 Jahre wurden zahlreiche Techniken erfunden, um das Riechvermögen zu untersuchen. Einige davon haben sich als unzuverlässig oder zu zeitaufwendig für die praktische Anwendung herausgestellt. Im letzten Jahrzehnt wurden zuverlässigere und klinisch anwendbare psychophysische und elektrophysiologische Methoden entwickelt, mit deren Hilfe olfaktorische Funktionen getestet werden sollen (Doty & Kobal, 1995).

5.1.1.1 Psychophysische Testmethoden

Detection and Recognition Treshold Tests

Die einfachste Methode zur Bestimmung des Riechvermögens besteht darin, eine Testperson nach der Präsentation eines Duftstoffes, zu fragen, ob sie etwas wahrgenommen hat („nonforced choice“ Methode).

In modernen Experimenten, die dazu dienen, das olfaktorische Wahrnehmungsvermögen zu testen, muss die Testperson sagen, welcher von zwei oder mehreren präsentierten Duftstimuli (z.B. ein Duftstoff und ein oder mehrere „blanks“, mit reinem Lösungsmittel) am stärksten riecht. Der Vorteil solcher „forced choice“ Methoden gegenüber der zuvor erwähnten „nonforced choice“ Methode liegt darin, dass die Testperson eine eindeutige Wahl treffen muss. Dadurch ergibt sich ein auf nur zwei Möglichkeiten („richtig“ oder „falsch“) beschränktes, binäres Ergebnisspektrum. Nicht zu kalkulierende Beeinflussungen der Versuchsergebnisse werden auf ein Minimum reduziert. Außerdem sind diese Methoden zuverlässiger und bringen niedrigere Schwellenwerte im Vergleich zu „nonforced choice“ Methoden (Blackwell, 1953). Solche Testmethoden beruhen allein auf dem sensorischen Wahrnehmungsvermögen, das heißt, die Sensitivität für die Duftstoffe wird direkt bestimmt.

Diese Tests können mit den verschiedensten, zum Teil sehr einfachen Techniken der Stimuluspräsentation durchgeführt werden. Zu den gängigsten Methoden gehören das „draw tube olfactometer“ von Zwaardemaker (1925, 1927), sogenannte „sniff bottles“ aus Glas (Cheesman & Townsend, 1956; Doty et al., 1986), Glas- und Holzstäbchen oder Streifen aus Löschpapier, die in verschiedene Konzentrationen von Duftstoffen getaucht werden (Semb, 1968; Toyota et al., 1978), „squeeze bottles“ aus Plastik (Amoore & Ollman, 1983; Cain et al., 1988), „air-dilution olfactometers“ (Doty et al., 1988; Punter, 1983; Walker et al., 1990), „scratch and sniff“ Papierstreifen (Doty et al., 1984; Richman et al., 1992) und Gasflaschen, mit deren Hilfe definierte, gesättigte Duftpuffs präsentiert werden (Elsberg & Levy, 1935).

Zur Bestimmung der olfaktorischen Sensitivität werden zwei Typen der Vorgehensweise am häufigsten verwendet. Bei der „ascending method of limits“ werden die Duftstoffe der Reihe nach, von einer schwachen zu einer stärkeren Konzentration, präsentiert. Der Übergangspunkt von Wahrnehmung und keine-Wahrnehmung wird nach einem vorher festgelegten Kriterium bestimmt. In der „single staircase“ Methode wird die Konzentration um eine Stufe erhöht, sobald die Testperson den Stimulus im vorigen Versuch nicht mehr wahrnehmen konnte. Nach einem Versuch, in dem die Testperson eine richtige Antwort gab, wird die Konzentration wieder erniedrigt.

In beiden Methoden beginnt man mit einer niedrigeren Konzentration und geht dann zu einer höheren über, um die Adaptationseffekte durch wiederholte Stimulation zu reduzieren (siehe Pangborn et al., 1964).

5.1.1.2 Neurophysiologische Testmethoden

Um den Einfluss von Duftstoffen auf die elektrophysiologischen Reaktionen eines Individuums zu messen, werden eine Vielzahl von Techniken verwendet. Die Methoden zur Bestimmung olfaktorischer Reaktionsschwellen basieren auf der Tatsache, dass zahlreiche Tierarten auf plötzlich auftretende Duftreize mit einer Änderung physiologischer Parameter, wie Änderung der Herzschlagrate (Goodrich et al., 1978, am Kaninchen; Laska, 1990, an der Fledermaus), oder Atmung (bereits an diversen Wirbeltierarten eingesetzt; Alberts & May, 1980, an der Ratte; Epple, 1971, am Krallenaffen; Freeman et al., 1983, am Kaninchen; Harrington, 1976, am Braunen Maki;)

reagieren. Diese Veränderungen dienen als Indikator für eine Geruchswahrnehmung und zur Feststellung eines generellen Riechvermögens.

Elektro-Olfaktogramm (EOG)

Das EOG besteht aus summierten Generatorpotentialen, die von olfaktorischen Rezeptorzellen stammen (Ottoson, 1956). Das Potential wird von der Oberfläche der olfaktorischen Mucosa mit Hilfe von Makroelektroden abgeleitet. Dabei ist es wichtig, dass die Vorgehensweise bei der Duftstoffpräsentation keine Artefakte auf der Mucosaoberfläche produziert.

Ein Nachteil dieser Methode besteht darin, dass das Ableiten eines EOG von der nasalen Mucosa eines Menschen schwierig ist. Das Platzieren der Elektroden ist nicht einfach, da das Einführen von Gegenständen in die Nase oft einen Niesreiz auslöst und zu einer vermehrten Sekretproduktion führt. Eine ausgedehnte örtliche Betäubung muss vermieden werden, da die Testperson dadurch für kurze Zeit anosmisch werden kann.

Olfactory Event-Related Potential (OERPs)

Diese Methode wird häufig angewendet, um die olfaktorische Sensitivität beim Menschen zu bestimmen (z.B. Archilei & Moretti, 1958; Moncrieff, 1962; Motokizawa & Furuya, 1973; Perbellini & Scolari, 1966). Gemessen wird hierbei die Veränderung des spontanen Elektroencephalogramms (EEG) nach der Präsentation von Duftstimuli (z.B. werden langsame EEG Wellen durch schnellere Aktivitäts Wellen ersetzt). Die sogenannten OERPs entstehen durch Spannungsänderungen in elektrischen Feldern, die vor, während oder nach einem sensorischen oder internen psychologischen Ereignis, durch große Populationen von Neuronen erzeugt werden (Gevins & Rémond, 1987). Diese Technik wurde schon im letzten Jahrhundert von Fleischl von Marxow (1890) bei Kaninchen angewendet.

Die Bestimmung des Olfactory Event-Related Potential hat folgende Nachteile: Werden die OERPs von der Schädeloberfläche abgeleitet, sind die Amplituden sehr klein und sie müssen durch Mitteln und/oder Filtern vom Hintergrund isoliert werden. Die Duftstimuli müssen so dargeboten werden, dass die olfaktorische Antwort nicht durch andere neuronale Reaktionen kontaminiert wird. Der Duftstimulus, beziehungsweise der Stimulusluftstrom können zusätzlich Thermo- oder Mechanorezeptoren aktivieren, deren ERPs von denen der olfaktorischen Rezeptoren nicht unterscheidbar sind. Außerdem ist

eine Aussage darüber, ob die Reaktion durch trigeminale Nerven oder olfaktorische Nerven ausgelöst wird, zwar möglich, aber nicht einfach (Kobal, 1985). Das Auftreten einer Veränderung des EEGs kann unabhängig von einer Geruchswahrnehmung stattfinden. In mehreren Fällen war bei schwachen Gerüchen keine Veränderung des EEGs festzustellen, obwohl die Testpersonen einen Geruch wahrgenommen haben. In anderen Versuchen kam es zu Veränderungen im EEG, obwohl kein Geruch wahrgenommen werden konnte (Lorig et al., 1991; Klemm et al., 1992).

Psychogalvanic Skin Response (PSR)

Die PSRs werden gewöhnlich von den mittleren Phalangen des zweiten und dritten Fingers der nichtdominanten Hand abgeleitet. Da diese Methode nicht von komplexen und teuren Apparaturen abhängig ist, wurde sie schon sehr früh in olfaktorischen Studien verwendet (z.B. Bijtel & van Iterson, 1925; Gregor, 1913; Auld, 1923; van Iterson, 1923). Auch hier muß darauf geachtet werden, dass die Stimuli auf der nasalen Mucosa appliziert werden, ohne gleichzeitig Thermo- oder Mechanosensoren zu aktivieren (Kobal, 1985).

Ein Nachteil dieser Technik ist die schnelle Adaptation bei häufiger Wiederholung.

Atemreflex

In verschiedenen Studien hat sich gezeigt, dass eine olfaktorische Stimulation die Atmung in unterschiedlicher Weise beeinflusst (Adema & Montserrat, 1982; Beyer, 1901; Gudziol & Gramowski, 1987). Zum Beispiel erfolgt unmittelbar nach der Wahrnehmung eines Duftstoffes eine Änderung der Atemfrequenz. Die Messung dieser Veränderung ist einfach. Während geringe Mengen des Duftstimulus in das eine Nasenloch gebracht werden, wird vor dem anderen Nasenloch der Atemstrom gemessen.

Die Nachteile dieser Methode liegen darin, dass die Atemreaktion rasch einer Habituation unterliegt. Darum wurde diese Methode bisher nur selten zur Prüfung der absoluten Sensitivität benutzt (Obst & Schmidt, 1976; Schmidt, 1975). Weiter ist unklar ob der Reflex durch trigeminale oder olfaktorische Erregung ausgelöst wird (White & McRitchie, 1973).

Cardiovasculärer Reflex

Bei dieser Methode wird die Herzschlagfrequenz während einer olfaktorischen Stimulation gemessen (Badia et al., 1990; Breuninger, 1966; Hummel et al., 1989), die bezogen auf die

normale Herzschlagrate ansteigt.

Da bei manchen Duftstimuli nicht immer ein Anstieg der Herzschlagfrequenz messbar ist und die Reaktionen eine hohe Variabilität zeigen, ist die Anwendung dieser Methode schwierig. Außerdem kommt es bei wiederholter Stimuluspräsentation schnell zu einer Adaptation. Es ist nicht klar, in welchem Ausmaß Duftstoffe unabhängig von einer trigeminalen Stimulation, cardiovasculäre Reaktionen beeinflussen.

Pupillen- und Lidschlussreflex

In verschiedenen Studien hat man beobachtet, dass nach Präsentation eines Duftstimulus ein Pupillenreflex ausgelöst wird. Dabei kommt es zu einer Kontraktion des Musculus sphincter pupillae, gefolgt von einer Pupillenerweiterung (Luchsinger, 1945; Nishida et al., 1973).

Auch der Lidschlussreflex wurde zur Bestimmung von Wahrnehmungsschwellen von Duftstoffen benutzt (z.B. Ichihara et al., 1967).

Diese Methode erfordert eine sorgfältige Kontrolle bei der Präsentation des Stimulus und der Umgebung der Testperson. Bei wiederholter Stimuluspräsentation kommt es schnell zu einer Gewöhnung. Außerdem ist es sehr wahrscheinlich, dass der Reflex eher durch einen trigeminalen als durch einen olfaktorischen Reiz hervorgerufen wird.

5.1.2 Verhaltensphysiologische Methoden zur Untersuchung der geruchlichen Leistungsfähigkeit von Tieren

Das Problem bei den Untersuchungen zur olfaktorischen Leistungsfähigkeit bei Tieren liegt darin, dass diese ihre Wahrnehmungen nicht verbal äußern können. Da bei Experimenten auf eine direkte Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens zurückgegriffen werden muss, um einen Einblick in die Wahrnehmung von Geruchsqualitäten bei Tieren zu erhalten, wurden mehrere Methoden entwickelt, auf die im Folgenden kurz eingegangen werden soll.

approach paradigm („Präferenztest“, Doty, 1975)

Diese Methode wird am häufigsten verwendet, wenn es um die Untersuchung von Duftpräferenzen unter Testbedingungen geht. Der Testraum kann aus einem einfachen

Gehege, untereinander verbundenen, rechteckigen Kammern, Y-mazes oder einer runden Arena bestehen. Innerhalb dieses Testraumes werden an verschiedenen Stellen zwei oder mehr Duftquellen platziert. Gewöhnlich misst man die Dauer und/oder die Häufigkeit, mit der das Versuchstier die jeweiligen Duftquellen inspiziert, aber es werden auch andere Variablen eingesetzt. In einigen Studien verwendete man die Menge an Futter oder Wasser, die das Tier in der Nähe des Duftstoffes konsumierte, als abhängige Variable (z.B. Barnett & Spencer, 1953; Drickamer, 1972; Millman, 1968).

Zeigt das Tier für einen der Duftstimuli eine spontane Präferenz, beachtet es also einen Duft mehr als einen anderen, ist das ein Hinweis darauf, dass das Tier die ihm gebotenen Düfte voneinander unterscheiden kann.

Die Vorteile dieser Methode liegen darin, dass zum Beispiel die benötigte Versuchsanordnung relativ einfach ist und in manchen Fällen sogar im Gehege aufgebaut werden kann, in dem das Versuchstier gehalten wird. Dies hat den Vorteil, dass das Tier für den Test in seiner gewohnten Umgebung bleiben kann. Dadurch können einige Probleme vermieden werden, die damit zusammenhängen, dass das Tier in einem fremden Umfeld getestet wird. Es kann eine verschiedene Anzahl an Duftstoffen gleichzeitig getestet werden und man benötigt keine langwierige Dressurphase, da die Methode auf einem einfachen, natürlichen Erkundungsverhalten der Tiere beruht.

Allerdings hat diese Testmethode wiederum den Nachteil, dass die Größe und Konstruktion der Versuchsanordnung sorgfältig ausgewählt werden müssen, da bei zu geringen Abständen der einzelnen Duftquellen zueinander die Gefahr besteht, dass es durch „Duftwolken“ zur Vermischung der einzelnen Düfte kommt. Der bevorzugte Duftstoff wirkt auf das Tier im allgemeinen anziehend. Es besteht aber die Möglichkeit, dass das Tier den Duft von weitem riechen kann, und sich nicht direkt der Duftquelle nähert, abhängig von Faktoren wie Konzentration und Flüchtigkeit des Duftstoffes (z.B. Lydell & Doty, 1972). Häufig gibt es während der Versuchsdurchführung Positionspräferenzen (z.B. Barnett und Spencer, 1953; Doty 1971). Vor allem bei Versuchen, die mehrfach wiederholt werden, können diese Präferenzen zu falschen Ergebnissen führen. Wenn eine spontane Präferenz für eine der dargebotenen Alternativen ausbleibt, kann nicht auf ein sensorisches Unvermögen zur Diskrimination geschlossen werden. Es ist nicht unbedingt eine genaue Messung der negativen Duftpräferenz oder Aversion möglich. Ein neutraler und ein sehr aversiver Duft rufen zum Beispiel beide anfangs ein erkundendes Schnüffeln bei dem Versuchstier hervor. Während des restlichen Testablaufs werden sie dann nicht mehr beachtet. Die daraus gewonnenen Daten würden vortäuschen, dass beide

Duftstoffe gleichermaßen attraktiv für das Versuchstier sind. Außerdem ist diese Methode anfällig gegen Schwankungen des allgemeinen Aktivitätsniveaus der Versuchstiere.

forced approach-avoidance paradigm

Theoretisch werden bei dieser Methode attraktiver und aversiver Aspekt eines Duftstoffes gemessen, da das Versuchstier stark motiviert ist, sich dem attraktiven Duftstoff zu nähern und sich vom aversiven Duft zu entfernen.

Um beides, Attraktivität und Aversion zu messen, wird eine relativ kleine 2-Kammer Vorrichtung verwendet. Das Versuchstier muss dabei zwischen den zwei unterschiedlich bedufteten Räumen wählen. Gemessen wird, wie lange sich ein Tier in jedem der Räume aufhält. Befindet sich das Tier mehr als 50% der Versuchszeit in einem der Räume, so gilt der dort dargebotene Duftstoff als präferiert. Ein Verweilen von unter 50% der Zeit gilt dagegen als ein Vermeiden dieses Duftes. Will man die absolute Präferenz für einen Duftstoff untersuchen, testet man diesen gegen eine Leerprobe.

Der Vorteil dieser Methode besteht darin, dass beide, aversive und attraktive Qualitäten des Duftstoffes theoretisch bestimmt werden können.

Nachteile der Methode sind zum Beispiel, dass diese sehr zeitaufwendig ist, da immer nur ein Duftstoff getestet werden kann. Es müssen viele verschiedene Individuen eingesetzt werden, um „Varianz-Fehler“ zu reduzieren, weil es große individuelle Unterschiede bei der Präferenzmessung geben kann. Man benötigt eine spezielle Testkammer, die von dem Gehege, in dem das Versuchstier gehalten wird, unabhängig ist. Das heißt, dass das Tier für den Test aus seiner gewohnten Umgebung herausgenommen werden muss. Da sich das Versuchstier zwangsweise auf der einen oder anderen Seite der Apparatur aufhält, muss die Position des Tieres während der Versuchsdurchführung kontinuierlich aufgezeichnet werden, auch wenn es unwahrscheinlich ist, dass das Tier die ganze Zeit auf den Duft seiner Umgebung achtet und die Wahl des Aufenthaltsortes eines Tieres nicht ausschließlich und andauernd vom Geruchsstimulus bestimmt wird. Externe Faktoren, wie zum Beispiel Beleuchtung oder akustische Reize, können das Verhalten des Versuchstieres beeinflussen. Schließlich gibt es noch einige Nachteile, die schon bei der zuvor erwähnten Methode genannt wurden, wie Schwankungen des Aktivitätsniveaus und Positionspräferenzen, welche eventuell die Messungen beeinflussen können.

sniff-rate analysis paradigm

Diese Methode gehört zu einer Gruppe von Verfahren, die mittels elektronischer Messapparaturen physiologische Änderungen bei den Versuchstieren messen, die als Antwort auf die plötzliche Darbietung eines olfaktorischen Reizes erfolgen. Dabei wird zum Beispiel die Veränderung der Herzschlagrate, der Atemfrequenz, des Blutdrucks oder des Hautwiderstandes gemessen.

Zur Untersuchung des olfaktorischen Systems misst man die Anzahl, Dauer und Intensität des Schnüffeln eines Versuchstieres (Teichner, 1966). Das Schnüffeln ist eine verbreitete Reaktion auf olfaktorische Stimuli bei Vertebraten (Engen, 1982) und wird gewöhnlich als Mechanismus interpretiert, der die Ventilation der *Regio olfactoria* vermehrt und die Verteilung von Duftmolekülen erleichtert (Berglund & Lindvall, 1982). Mit Hilfe eines sorgfältig ausgearbeiteten Systems registrierten Forscher die Anzahl, Dauer und Intensität des Schnüffeln von Ratten, in einer duftarmen Umgebung. Die abstoßende Wirkung und die Attraktivität verschiedener Konzentrationen einer Anzahl unterschiedlicher Duftstoffe wurden bestimmt, indem die Häufigkeit des Schnüffeln während einer Kontrollperiode mit der Häufigkeit des Schnüffeln während ein Duftstoff präsent war, verglichen wurde. Dabei galt reduziertes Schnüffeln als ein Maß für die Aversivität, vermehrtes Schnüffeln als das Maß für die Attraktivität eines Duftstoffes.

Diese Methode ist bei bestimmten Spezies sehr gut für die Schwellenwertbestimmung geeignet.

Allerdings ist die Versuchsanordnung technisch sehr aufwendig. Die Interpretation von Anstieg und Abnahme der Schnüffelrate ist nicht immer eindeutig. Eine starke Stimulation kann bei manchen Tieren dazu führen, dass das Schnüffeln reduziert wird. Jeder wahrnehmbare Duftstoff löst bei einem Tier eine Schnüffelreaktion aus, was wiederum kaum als Beweis für ein qualitatives Diskriminierungsvermögen des Tieres gewertet werden kann.

habituation/dishabituation paradigm (Shepherd, 1993)

Die Habituation ist eine Methode, die mit einer Form des nichtassoziativen Lernens verbunden ist. Dem Versuchstier werden wiederholt, für eine definierte Zeit Duftreize geboten. Sind diese Duftstimuli für das Tier „neu“, wird es eine Verhaltensreaktion zeigen, wie zum Beispiel Aufrichten und Schnüffeln. Im Laufe des Versuches wird das Tier immer

wieder mit dem selben Duft konfrontiert, mit der Folge, dass das Interesse an dem Stimulus immer geringer wird, bis schließlich keine beziehungsweise nur noch eine sehr schwache Reaktion des Tieres zu beobachten ist. Hat das Tier sich an den Reiz gewöhnt und zeigt keine Reaktion mehr, wird es mit einem neuen Duft konfrontiert. Schenkt das Versuchstier diesem wieder mehr Beachtung, kann man davon ausgehen, dass sich die beiden Düfte für das Tier geruchlich voneinander unterscheiden.

Der Nachteil dieser Methode liegt in dem hohen Zeitaufwand und der Anfälligkeit gegen Schwankungen des allgemeinen Aktivitätsniveaus der Versuchstiere.

odour-trail paradigm

Bei dieser Methode wird die natürliche Fähigkeit mancher Tierarten genutzt, einer bestimmten Duftspur zu folgen. Im Versuch wird eine Duftspur, bestehend aus einem, dem Tier bekannten Duft gelegt, die von weiteren Spuren, aus dem Tier unbekanntem Düften, gekreuzt wird. Nimmt das Versuchstier die Düfte an einer derartigen „Kreuzung“ als unterschiedlich wahr, so wird es den Weg einschlagen, der von dem ihm vertrauten Duft markiert wird (Ewer, 1968; Eibl-Eibesfeldt, 1970).

Die Anwendung des odour-trail paradigms zur Bestimmung von Duftpräferenzen, ist wahrscheinlich am geeignetsten für ethologische Studien über homo- und heterospezifische soziale und sexuelle Attraktion. Auch bei Untersuchungen von Räuber-Beute-Beziehungen bei kleinen Säugern, wie der Spitzmaus ist diese Methode hilfreich.

Für die sorgfältige Bestimmung von allgemeinen Duftpräferenzen ist dieser Test weniger geeignet als einige der anderen Methoden. Ein Nachteil besteht zum Beispiel darin, dass diese Methode nur für Spezies geeignet ist, die eine Prädisposition zur Verfolgung von Duftspuren besitzen. Bei Versuchen mit derartigen Tierarten können wiederum nur bestimmte, biologisch relevante Duftreize verwendet werden.

bar-press stimulus presentation paradigm

Diese Methode gehört zu einer Gruppe von Verfahren, die auf dem Prinzip der operanten Konditionierung fußt. Zur Versuchsdurchführung bedient man sich hierbei einer abgewandelten Skinner-Box. Das Versuchstier, zum Beispiel eine Ratte (Slotnick, 1990), löst durch Drücken eines Hebels einen nur kurz andauernden, bedufteten Luftstrom aus (z.B. Long & Tapp, 1967; Tapp & Long, 1968). Die verstärkenden Eigenschaften der verwendeten Düfte können leicht gemessen werden. Der Unterschied zum approach

paradigm liegt in erster Linie in der kurzen Darbietung des Duftstoffes (gewöhnlich 1 s puff / bar press) und dadurch, dass das Tier den Duftstrom selbst auslöst (extrem objektive und messbare abhängige Variable).

Die operante Konditionierung ist in mancherlei Beziehung vorteilhaft für Untersuchungen zum Diskriminationsvermögen von Tieren. Zum einen werden Tiere auf ganz bestimmte Verhaltensweisen trainiert, was es dem Versuchsleiter erleichtert, sichtbare und unverkennbare Anzeichen für das Diskriminierungsvermögen der Tiere zu analysieren. Zum anderen kann man eine Belohnung oder eine Bestrafung in den Versuch einbringen, um auf diese Weise die Motivation der Versuchstiere zu steuern. Dies wiederum macht es möglich, dass man in derartigen Versuchen auch Duftstimuli untersuchen kann, die für eine Tierart normalerweise keinerlei biologische Bedeutung haben.

Da zum Beispiel das Versuchstier ein bestimmtes Verhalten zeigen muss, um den Duftstoff zu riechen, ist die Perzeption, im Gegensatz zum approach paradigm, genau messbar. Das Drücken des Hebels als abhängige Variable ermöglicht die Bestimmung der verstärkenden Eigenschaften von verschiedenen Duftstoffen. Indem das Tier einen Hebel drücken muss, um den Duftstoff wiederholt riechen zu können, kann das Maß der Duftaversion, zumindest theoretisch, bestimmt werden. Durch Hinzufügen von weiteren Hebeln können mehrere Düfte parallel getestet werden. Verschiedene Parameter der Duftstoffpräsentation können, mit maximaler Präzision, unabhängig voneinander manipuliert werden (z.B. Dauer der Duftpuffs, Konzentration des Duftstoffes, Festsetzung des „reinforcement“, Ausmaß des Energieaufwands der benötigt wird, um die Duftpuffs zu produzieren, usw.). Die Nachteile dieser Testmethode sind zum Beispiel, dass die Methode auf komplexen mechanischen und elektrischen Komponenten beruht und die adäquate Reinigung der Ventile und Schläuche von Duftstoffen, nach deren Gebrauch, schwierig ist. Außerdem müssen die Versuchstiere erst angeleitet werden, den Hebel zu drücken.

5.1.3 Diskussion der in dieser Arbeit verwendeten Methode

In der vorliegenden Arbeit zur geruchlichen Sensitivität der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für je eine homologe Reihe aliphatischer n-Acetat-Ester (C4-C10), 1-Alkohole (C2-C8), sowie einige isomere Formen der n-Acetat-Ester und 1-Alkohole, Fettsäuren (C3-C7) und die Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol, 5 α -Androst-16-en-3-on und 2,4,5-Trimethylthiazol, wurden zwei von Laska und Hudson (1993a) beziehungsweise Hübener

und Laska (2001) entwickelte Untersuchungsmethoden verwendet, die auf einer operanten Konditionierung beruhen. Dabei wird das natürliche Explorations- und Manipulationsverhalten der Totenkopffaffen und Schweinsaffen ausgenutzt, so dass nur natürliche Verhaltensweisen dieser Tiere gefordert werden. Es handelt sich um eine operante Konditionierung nicht-humaner Primaten, wobei deren Bewegungsfreiheit nicht eingeschränkt wird, damit eine möglichst naturnahe Futtersuche simuliert werden kann. Die Totenkopffaffen werden darauf dressiert, „künstliche Nüsse“, die ihnen auf einer speziellen Versuchsanordnung präsentiert werden, zu inspizieren. Als Auswahlkriterium dient ihnen der auf jeder dieser „Nüsse“ aufgetragene Duftstimulus, der ihnen anzeigt, ob sie eine Belohnung enthält oder nicht. Die Verwendung einer Belohnung dient als ein positives „reinforcement“ und ermöglicht somit die Herstellung und Aufrechterhaltung eines hohen Motivationsniveaus bei den Tieren, das seinerseits eine effektive Mitarbeit der Tiere sicherstellt. Außerdem ermöglicht sie auch eine Untersuchung von olfaktorischen Stimuli, die für die Tiere von geringer Verhaltensrelevanz sind.

Die Vorteile dieser Methode, gegenüber anderen zuvor erwähnten Techniken, liegt also darin, dass sie bei Tieren angewandt werden kann, die in einer sozialen Gruppe gehalten werden, die Tiere während den Versuchen nur minimal von der Gruppe getrennt sind (der Sichtkontakt ist durchgehend gegeben), eine kleine Futterbelohnung ausreicht, um die Tiere zu motivieren, ohne sie (auch nach 10 x 18-cup runs) zu sättigen oder zu ermüden und keine Bestrafung der Tiere erforderlich ist.

Mittels dieser Methoden wurden bereits eine Reihe von Studien zum Geruchsvermögen von Primaten durchgeführt (Laska et al., 1999a, 1999b, 2000, 2003a, 2003b, 2003c, 2004, 2005a, 2005b; Laska & Freyer, 1997; Laska & Grimm, 2003; Laska & Hudson, 1991, 1992, 1993a, 1993b; 1995; Laska & Hübener, 2001; Laska & Seibt, 2002a, 2002b; Laska & Teubner, 1998, 1999; Teubner, 2004).

5.2 Diskussion der Ergebnisse

5.2.1 Die olfaktorische Sensitivität bei Primaten und anderen Vertebraten

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die olfaktorische Sensitivität von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) für je eine homologe Reihe von aliphatischen n-Acetatestern (C4 bis C10), 1-Alkoholen (C2 bis C8) und Fettsäuren (C3 bis C7), sowie einigen isomeren Formen der n-Acetatester und der 1-Alkohole zu untersuchen. Zusätzlich wurden die vier Einzelsubstanzen n-Heptanal, 1,8-Cineol, 5 α -Androst-16-en-3-on, 2,4,5-Trimethylthiazol getestet, die verschiedene Substanzklassen wie Aldehyde, Terpene, Steroide und Thiazole vertreten.

Aliphatische n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Aldehyde sowie Terpene sind als flüchtige Bestandteile in zahlreichen Früchten und Pflanzenteilen enthalten, die vielen Tierarten, auch den Totenkopffaffen und Schweinsaffen, als Nahrung dienen.

Fettsäuren, Steroide und Thiazole sind Bestandteile von Körperdüften oder Ausscheidungen und werden zum Beispiel von Tieren zum Informationsaustausch zwischen Individuen einer Art, bei der Fortpflanzung oder der Reviermarkierung eingesetzt.

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass Totenkopffaffen und Schweinsaffen eine hohe olfaktorische Sensitivität für monomolekulare Duftstoffe besitzen, die zur Klasse der aliphatischen Acetat-Ester, Alkohole und Fettsäuren gehören. Diese Ergebnisse stimmen mit denen früherer Studien überein, in welchen die gleichen Methoden und Tiere verwendet wurden, um die olfaktorische Sensitivität (Laska et al., 2000, 2003a, 2003b, 2004, 2005a; Laska & Hudson, 1993a; Laska & Seibt, 2002a, 2002b) und das geruchliche Diskriminationsvermögen zu testen (Laska & Freyer, 1997; Laska & Grimm, 2003; Laska & Hudson, 1991, 1992, 1993b, 1995; Laska et al., 1999a, 1999b, 2005b; Laska & Hübener, 2001; Laska & Teubner, 1998,1999; Teubner, 2004). So bekräftigen die vorliegenden Ergebnisse die Annahme, dass der Geruchssinn eine signifikante und bis jetzt unterschätzte Rolle bei der Regulation von Verhaltensweisen dieser beiden Primatenspezies spielt.

Obwohl nur vier, beziehungsweise drei Tiere pro Spezies getestet wurden, scheinen die Ergebnisse reliabel, da sich die interindividuellen Unterschiede in der Regel im gleichen Rahmen bewegen, wie sie aus Humanstudien der geruchlichen Sensitivität berichtet wurden (Stevens et al., 1988). Für einige der getesteten Substanzen lag sogar nur ein Faktor von drei oder zehn zwischen den Werten des besten und schlechtesten Tieres einer

Spezies. Außerdem erreichten die Tiere bei allen getesteten Substanzen bei der niedrigsten dargebotenen Konzentration eines Duftstoffes nur noch das Zufallsniveau. Das deutet darauf hin, dass die statistisch signifikante Diskrimination zwischen höheren Konzentrationen eines Duftstoffes und dem reinen Lösungsmittel tatsächlich auf Geruchswahrnehmung basiert und nicht auf anderen Reizen.

5.2.2 Die Bedeutung von Riechschwellenbestimmungen

Die Bestimmung der olfaktorischen Sensitivität bietet eine Fülle von Ansatzpunkten zur nach wie vor kontrovers diskutierten Theorie der Geruchswahrnehmung. Vom vergleichenden sinnesphysiologischen Standpunkt aus sind Riechschwellenbestimmungen interessant, da sie Aufschluss über die Leistungsfähigkeit der Geruchsorgane bei den jeweiligen Tieren geben (Bretting, 1972; Neuhaus, 1953).

Darüber hinaus sind sie aber auch ein wesentliches Hilfsmittel zur Prüfung der Theorien über den Primärvorgang beim Riechen, das heißt über Interaktionen zwischen Rezeptorproteinen und Stimulusmolekülen (Bretting, 1972; Takagi, 1978; Ohloff, 1986). Da widersprüchliche Ansichten über die Art und Weise dieser intermolekularen Wechselwirkung bestehen, kann das systematische Sammeln von Datenmaterial über die Wahrnehmung von Duftstoffen verschiedener Substanzklassen und ein interspezifischer Vergleich zu einem besseren Verständnis der Mechanismen der Chemoperzeption, wie der Rezeptions- und Transduktionsmechanismen beim Riechen, beitragen (Breer, 1994; Buck & Axel, 1991; Mac Leish et al., 1999; Punter, 1983; Reed, 1994; Shepherd, 1993, 1994; Smith & Shepherd, 1999; Zufall et al., 1994).

Ferner dienen Riechschwellenbestimmungen der Untersuchung des Einflusses von Luftverschmutzung (Cain et al., 1994; Cometto-Muniz & Cain, 1995; May, 1966), der Bestimmung der sensorischen Bedeutung von flüchtigen Substanzen in Nahrungsmitteln (Buttery et al., 1973; Larsen & Poll, 1992) und der medizinischen Diagnose (Furuta et al., 1995; Morgan et al., 1995; Punter, 1983).

Ein Vergleich der aus der vorliegenden Studie gewonnenen Daten mit den Ergebnissen aus anderen Untersuchungen, die sich ebenfalls mit der geruchlichen Sensitivität von Säugetieren, für in der Nahrung enthaltene Duftstoffe befassen, fällt schwer. Es gibt nämlich bis zum heutigen Zeitpunkt, außer für den Menschen (Cometto-Muniz & Cain,

1990; Devos et al., 1990; van Gemert, 1992; Punter, 1983; Rychlik et al., 1998) und einigen Insekten (Getz & Smith, 1987), nur relativ wenige systematische Untersuchungen zur olfaktorischen Sensitivität.

Die Mehrzahl von Studien zur Wahrnehmung biologisch relevanter Duftstoffe bei Säugetieren befassen sich mit Diskriminationsanalysen von arteigenen und -fremden Duftstoffen, die für Sozialkontakte wichtig sind (z.B. Fettsäuren, die in Vaginalsekreten vorhanden sind oder arteigene Duftstoffe, wie in Urin). Es wurden auch verschiedene Tierarten bezüglich ihrer geruchlichen Wahrnehmungsleistung untersucht, wie zum Beispiel Ratte, Maus, Kaninchen, Fledermaus, Hund oder Schwein (Bretting, 1972; Dorries et al., 1991, 1995; Gruch, 1957; Laska, 1990a, 1990b; Moulton, 1960; Moulton et al., 1960; Moulton & Eayrs 1960; Neuhaus, 1953; Schmidt, 1982). Diese Studien reichen von einfachen Beobachtungen im natürlichen Lebensraum, oder reflexhaften Reizantworten auf nicht genau definierte Duftstimuli, bis zu sorgfältig kontrollierten Studien, in welchen die Grenzen von spezifischen psychophysischen Fähigkeiten bestimmt wurden (Passe & Walker, 1985). Aber selbst bei den klassischen Versuchstieren wie Nagetieren sind kontrollierte Schwellenbestimmungen ausgesprochen rar.

Da die verschiedenen biologischen Untersuchungen nicht koordiniert wurden, existieren kaum neuroanatomische, neurophysiologische, verhaltensphysiologische und verhaltensbiologische Daten der gleichen Spezies, so dass Informationen dieser unterschiedlichen Bereiche kombiniert werden könnten (Passe & Walker, 1985). Außerdem gibt es, trotz zahlreicher unterschiedlicher Methoden zur Untersuchung des Riechsystems, nur wenig Informationen über die Grenzen des Riechvermögens, des vomeronasalen Systems und des chemosensiblen trigeminalen Systems, in Bezug auf die Wahrnehmung und Diskrimination von Duftstoffen. Die Duftstimuli sind oft nicht genau definiert und in vielen Studien ist nicht genau bestimmt, welches sensorische System oder Systeme für die Wahrnehmungsleistung verantwortlich ist bzw. sind. Dieser Mangel an Informationen über die Möglichkeiten und Grenzen dieser drei chemosensorischen Systeme bei verschiedenen Vertebraten erschwert das Verständnis der Vorgänge bei der nasalen Chemoperzeption, die nur untersucht werden können, indem neuroanatomische, neurophysiologische, verhaltensphysiologische und verhaltensbiologische Daten miteinbezogen werden (Passe & Walker, 1985).

5.2.3 Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen verschiedener Säugetierspezies

Wegen der Vielzahl unterschiedlicher Methoden, die von anderen Autoren verwendet wurden, muss man bei einem direkten Vergleich geruchlicher Schwellenwerte verschiedener Tierarten für bestimmte Substanzen, vorsichtig sein. Führt man einen intraspezifischen Leistungsvergleich durch, können die Geruchsschwellenwerte bei den verschiedenen Autoren um mehrere Zehnerpotenzen schwanken. Die zum Teil sehr unterschiedlichen Ergebnisse beim Menschen, sind mit hoher Wahrscheinlichkeit nicht immer auf ein schlechteres oder besseres geruchliches Wahrnehmungsvermögen für die getesteten Duftstoffe zurückzuführen. Die Geruchsempfindlichkeit schwankt zwar von Individuum zu Individuum und hängt vom physiologischen und psychologischen Zustand ab, aber häufig beruhen die verschiedenen Schwellenwerte auf der oft ungenügenden Anzahl von Testpersonen, sowie auf der Anwendung unterschiedlicher Geräte und Methoden (Punter, 1983; Ohloff, 1990). Entsprechendes gilt auch für Untersuchungen an Tieren. Bennett (1968) bestimmte zum Beispiel den Schwellenwert von *Rattus norvegicus* für 1,8-Cineol mit Hilfe der „bar press“ Methode. Die Duftstoffpräsentation erfolgte durch einen kurzzeitigen Luftstrom, der in die Testkammer geleitet wurde, parallel dazu erfolgte ein Summton. Die Versuchstiere wurden darauf dressiert, während der Duftstoffpräsentation von zwei vorhandenen Hebeln, jeweils einen bestimmten zu drücken, je nachdem, ob ein Duftstimulus wahrnehmbar war oder nicht. Sobald der Hebel gedrückt wurde, stoppte das Summen und die Duftstoffpräsentation. Bei jeder korrekten Antwort wurde das Tier mit einer Wasserration, die in einen Trinkbecher floss, belohnt. Für n-Pentanol ermittelten Moulton und Eayrs (1960) die Geruchsschwelle von *Rattus norvegicus* mit dem „approach paradigm“. Dabei wurden in einer „circular choice“ Apparatur die Testsubstanzen und die Kontrolllösungen in Nylon-Kapseln verteilt und gemessen, wie lange sich ein Tier bei einem bestimmten Duftstimulus aufhielt. Die olfaktorische Sensitivitätsbestimmung bei *Carollia perspicillata* (Laska, 1990b) wurde mit Hilfe einer physiologischen Testmethode durchgeführt. Hierbei wurden während der olfaktorischen Stimulation, die Änderungen der Atemtätigkeit und der Herzschlagrate registriert. Bei solchen interspezifischen Vergleichen muss berücksichtigt werden, dass unterschiedliche Meßmethoden zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen können – wie man am Beispiel der Riechschwellenwerte von Ratten und Kaninchen für n-Pentylacetat sehen kann.

Neben der Vielzahl unterschiedlicher Meßmethoden gibt es noch andere Faktoren, die zu verschiedenen Ergebnissen führen können. Unterschiede in der Präparation und Präsentation der Duftstimuli, die Reinheit der Substanzen, Unterschiede in Alter, Geschlecht, Motivation der Versuchstiere, das Ausmaß, in welchem das Geruchsorgan an Hintergrundgerüche adaptiert ist, sowie ähnliche Variablen tragen zweifellos ebenso zu unterschiedlichen Ergebnissen bei (Moulton & Eayrs, 1960). Vergleiche von Riechleistungen verschiedener Spezies sollten daher stets mit Vorsicht interpretiert werden.

Dennoch ist ein interspezifischer Leistungsvergleich interessant. Werden zum Beispiel bei der Untersuchung der olfaktorischen Sensitivität verschiedener Spezies die gleichen oder zumindest vergleichbare Methoden verwendet, können direkte Aussagen über Unterschiede, beziehungsweise Übereinstimmungen von Riechleistungen für einzelne Substanzen gemacht werden. Außerdem wäre es interessant, die sich daraus ergebende Frage nach den Ursachen zu untersuchen. Weiter erlaubt ein Vergleich von Riechschwellen für Düfte verschiedener Substanzklassen, im Hinblick auf die Biologie eines Tieres, Annahmen darüber, ob der Geruchssinn etwa bei der Ernährung oder dem Sozialverhalten eine besondere Rolle spielt. Ein vermehrtes Vorkommen von Rezeptoren für biologisch relevante Düfte wäre unter dem Aspekt der individuellen Fitness eines Organismus durchaus sinnvoll (Laska, 1990b).

Um einen Vergleich zwischen der olfaktorischen Sensitivität der Totenkopffaffen, der Schweinsaffen und der des Menschen, beziehungsweise anderen Tieren für die getesteten Duftstoffe zu ermöglichen, wurden die hier erhobenen Daten, denen anderer Arbeiten gegenübergestellt. Die geruchlichen Wahrnehmungsschwellen für Menschen wurden zum Teil mit verschiedenen psychophysischen Methoden und nur für einen oder wenige Duftstoffe einer homologen Reihe einer Duftstoffklasse ermittelt. Da die Schwellenwerte für die gleichen Substanzen von Autor zu Autor um bis zu drei Zehnerpotenzen variieren, schien es sinnvoll, für den folgenden interspezifischen Vergleich für jeden Duftstoff jeweils den Mittelwert zu verwenden. Dazu diente eine Sammlung menschlicher Geruchsschwellen, die von Devos und Kollegen (1990) zusammengestellt und in Standardwerte umgerechnet wurden. Außerdem wurden olfaktorische Schwellenwerte von Menschen aus Studien von Cometto-Muniz und Cain (1990) verwendet, in welchen jeweils eine homologe Reihe bestimmter Duftstoffklassen mit vergleichbaren Untersuchungsmethoden ermittelt wurden.

Aliphatische Acetat-Ester

Abbildung 74 vergleicht die Ergebnisse der Riechschwellenbestimmungen für aliphatische n-Acetat-Ester von den Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und den Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) mit olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen anderer Säugetierspezies.

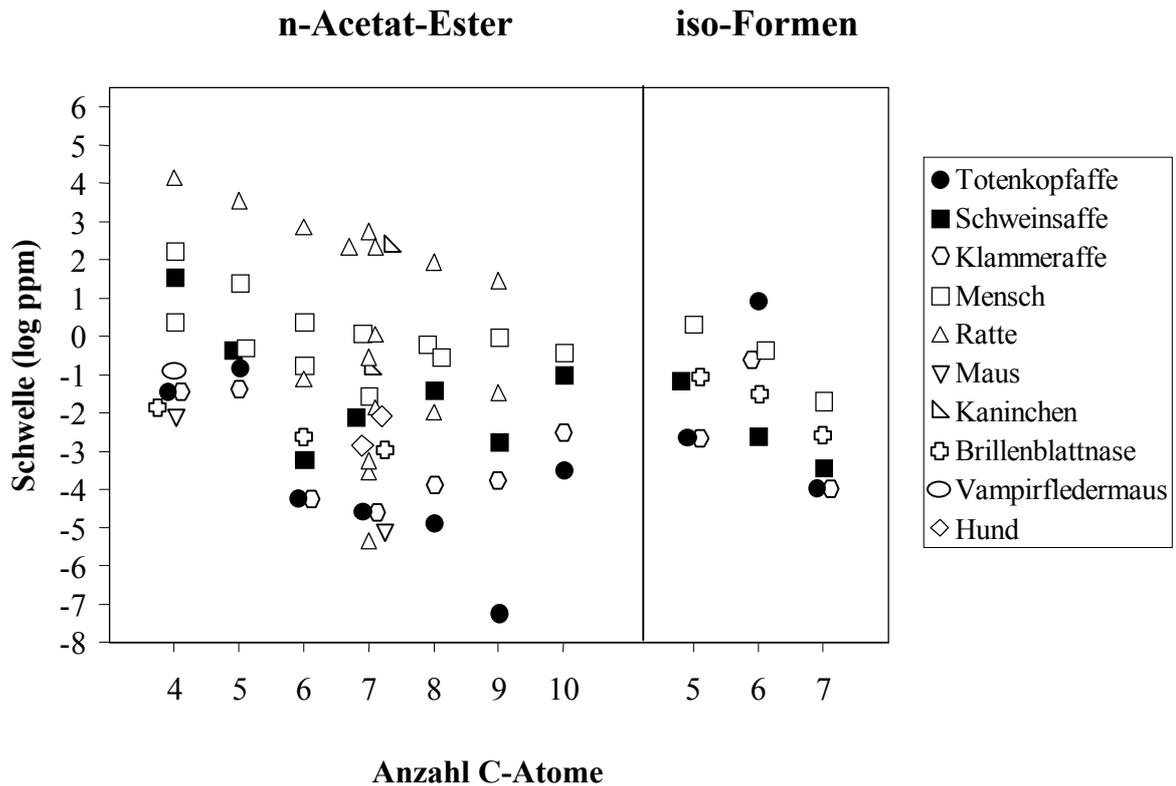


Abb. 74: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für aliphatische n-Acetat-Ester mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Bei derartigen interspezifischen Vergleichen muss man berücksichtigen, dass unterschiedliche Meßmethoden zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führen können. Das kann man am deutlichsten anhand der n-Pentylacetat-Werte der Ratte (*Rattus norvegicus*; Davis, 1973; Mathews, 1974; Moulton, 1960, 1968a, 1968b; Moulton & Eayrs, 1960; Pierson, 1974; Slotnick, 1981; Slotnick & Schoonover, 1984) sehen, die zwischen einer Konzentration von 10^8 Moleküle/cm³ (Davis, 1973) und 10^{16} Moleküle/cm³ (Mathews, 1974) liegen. Auch die olfaktorischen Schwellenwerte des Kaninchens (*Oryctolagus cuniculus*) unterscheiden sich mit 10^{12} Moleküle/cm³ (Moulton et al., 1970) und 10^{15} Moleküle/cm³ (Mozell, 1958) sehr deutlich.

Die Ergebnisse der Totenkopffaffen, Schweinsaffen und Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*; Hernandez Salazar et al., 2003) zeigen, dass die Primaten für aliphatische Acetat-Ester ein sehr gutes Riechvermögen besitzen. Obwohl Primaten seit jeher generell zu den sogenannten „Mikrosmaten“, Spezies mit einem nur schlecht entwickelten Geruchssinn, gezählt werden, erzielten die Totenkopffaffen und Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) bei den getesteten n-Acetat-Estern Geruchsschwellen, die deutlich besser sind als die der „makrosmaten“ Ratten, Kaninchen und Hunden (*Canis familiaris*; Krestel et al., 1978, 1984), drei Tierspezies mit einem angeblich sehr gut entwickeltem Geruchssinn. So lagen zum Beispiel die olfaktorischen Schwellenwerte der Totenkopffaffen für n-Pentylacetat zwischen 10^8 bis 10^{10} Moleküle/cm³ und die der Klammeraffen bei 10^8 bzw. 10^9 Moleküle/cm³. Dagegen zeigten die sogenannten „Gutriecher“ Werte, die zwischen 10^{12} und 10^{15} Moleküle/cm³ (Kaninchen) oder bei 10^{10} und 10^{11} Moleküle/cm³ (Hund) liegen. Die Schweinsaffen haben ebenso ein gutes Wahrnehmungsvermögen für die Essigsäure-Ester. Die mit den des Hundes vergleichbaren olfaktorischen Schwellenwerte sind auch bei dieser Affenart häufig deutlich besser als die der Ratte. Die Schweinsaffen vermochten, wie die beiden Neuweltaffenspezies, über die Hälfte der Substanzen noch in millionenfacher Verdünnung zu detektieren. Bei einzelnen Vertretern dieser Duftstoffklasse, wie Ethylacetat (10^{15} Moleküle/cm³), n-Pentylacetat (10^{11} bis 10^{12} Moleküle/cm³), n-Hexylacetat (10^{12} Moleküle/cm³), n-Heptylacetat (10^{10} - 10^{11} Moleküle/cm³) und n-Octylacetat (10^{12} Moleküle/cm³), schnitten sie aber im Mittel etwas schlechter ab als die Totenkopffaffen und Klammeraffen. Die beiden Neuweltaffenarten zeigten, bis auf n-Heptylacetat, für das die Totenkopffaffen mit einer Riechschwelle von 10^6 bis 10^{10} Moleküle/cm³ extrem gute Ergebnisse erreichten, generell sehr ähnliche und zum Teil sogar die gleichen olfaktorischen Schwellenwerte für die getesteten n- und iso-Formen der Acetat-Ester. Im Vergleich zum Menschen (Cometto-Muniz & Cain, 1990; Devos et al.,

1990) scheinen alle drei nicht menschliche Primaten Spezies für die n-Acetat-Ester deutlich sensitiver zu sein, bis auf iso-Butylacetat, für das die Totenkopffaffen mit 10^{14} Moleküle/cm³ unerwartet hohe Schwellenwerte zeigten. Auch gegenüber der Brillenblattnase (*Carollia perspicillata*; Laska, 1990b; Laska & Schmidt, 1986) und der gemeinen Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*; Schmidt, 1975), besitzen die Totenkopffaffen und Klammeraffen zum Beispiel für Ethylacetat (Fledermäuse: 10^{11} - 10^{12} Moleküle/cm³; Affen: 10^{12} - 10^{13} Moleküle/cm³) eine vergleichbare, für n-Butylacetat und n-Pentylacetat eine höhere Sensitivität gegenüber den Essigsäure-Estern. Die Schweinsaffen schnitten für Ethylacetat und n-Pentylacetat schlechter ab als die beiden Fledermausarten. Im Vergleich zur Maus (*Mus musculus*; Bodyak & Slotnick, 1999; O'Connell et al., 1983) erzielten die Primaten für Ethylacetat (Maus: 10^{11} Moleküle/cm³) und n-Pentylacetat (Maus: 10^8 Moleküle/cm³) schlechtere Riechschwellenwerte, wobei die Sensitivität der beiden Neuweltaffenarten für diese n-Acetat-Ester nur gering schwächer ist als die des Nagers.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass die Totenkopffaffen und Schweinsaffen für die getesteten aliphatischen Acetat-Ester ausgesprochen sensitiv sind und bestimmte Mitglieder dieser Substanzklasse noch in milliarden-facher Verdünnung geruchlich wahrnehmen können. Die Nahrung dieser beiden Affenspezies besteht, wie auch die der Klammeraffen, zu einem Großteil aus Früchten, wobei Totenkopffaffen und Klammeraffen bezüglich ihrer Nahrungswahl spezialisierter sind als die Schweinsaffen (Caldecott, 1986; Clutton-Brock & Harvey, 1977; Ross, 1992). Die kurzkettigen aliphatischen Ester zählen zu den Hauptkomponenten im Duft reifer Früchte (Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970; Rouseff & Leahy, 1995), während sie in Nahrung tierischer Herkunft kaum vorkommen. Somit sind diese Substanzen vermutlich für frugivore Tierarten von größerer Relevanz als für carnivore oder sanguivore. Die Tatsache, dass die Früchte fressenden Affen und Brillenblattnasen für diese Ester generell und in einigen Fällen deutlich sensitiver sind als der carnivore Hund, die granivore Ratte oder die sanguivore Vampirfledermaus, stützt die Hypothese, dass geruchliche Sinnesleistungen eine evolutive Adaptation an die ökologische Nische einer Spezies widerspiegeln. In Bezug auf eine Anpassung zur optimalen Futtersuche (Stephens & Krebs, 1986) wäre das durchaus sinnvoll.

Aliphatische Alkohole

Abbildung 75 vergleicht die olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte der Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) für aliphatische 1-Alkohole mit den Riechschwellen anderen Säugetierspezies.

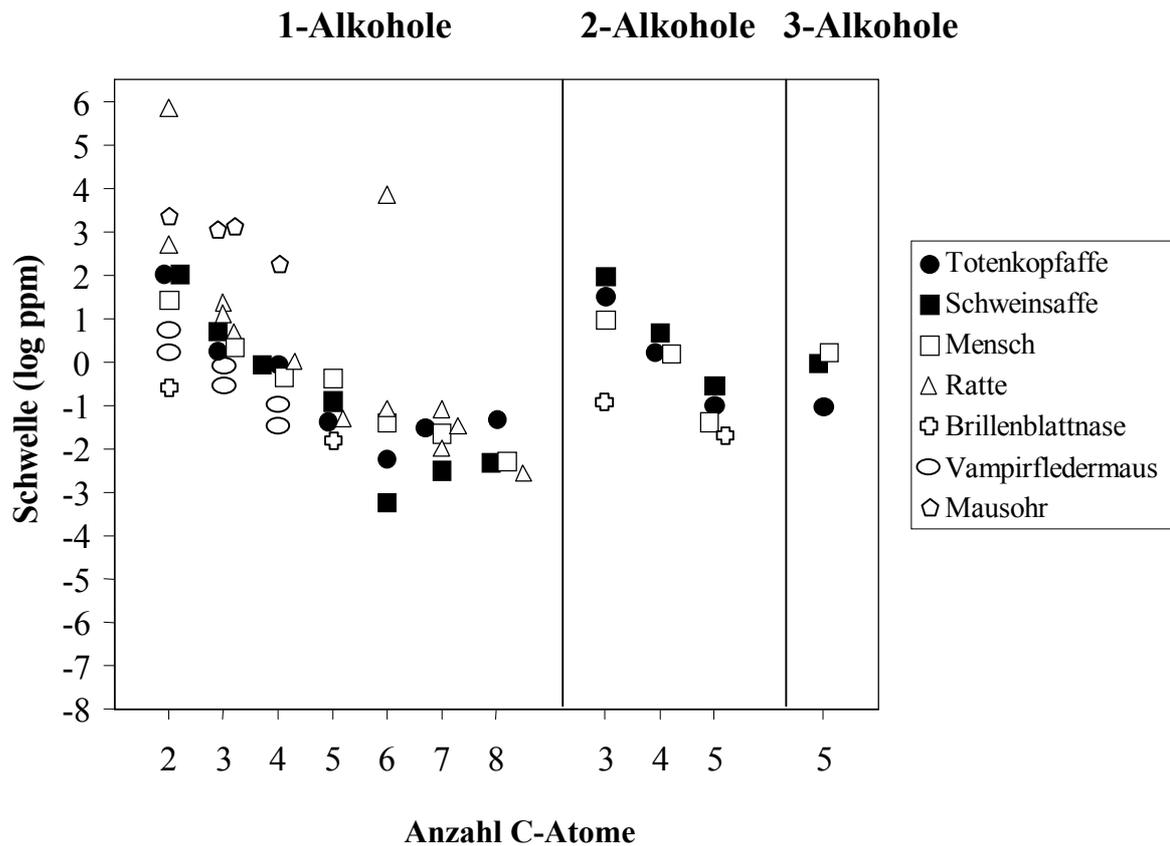


Abb. 75: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für aliphatische 1-Alkohole mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Die olfaktorischen Schwellenwerte der Ratte (*Rattus norvegicus*) für Ethanol und 1-Hexanol (Eayrs & Moulton, 1960; Moulton & Eayrs, 1960) zeigen, wie bei den n-Acetat-Estern, dass die Verwendung verschiedener Meßmethoden zu deutlich unterschiedlichen Ergebnissen in der Riechschwellenbestimmung führen kann.

Auch für aliphatische Alkohole zeigen die Totenkopffaffen und Schweinsaffen eine beachtliche Sensitivität. Die Totenkopffaffen konnten zum Beispiel den Duftstoff 1-Hexanol noch bis zu einer 1millionen-fachen Verdünnung (10^{11} Moleküle/cm³) geruchlich wahrnehmen. Die Schweinsaffen schnitten bei den Alkoholen 1-Hexanol (10^{10} - 10^{12} Moleküle/cm³), 1-Heptanol (10^{10} - 10^{12} Moleküle/cm³) und 1-Octanol (10^{11} - 10^{12} Moleküle/cm³) sogar etwas besser ab als die Totenkopffaffen (1-Heptanol: 10^{11} - 10^{13} Moleküle/cm³; 1-Octanol: 10^{12} Moleküle/cm³). Selbst der traditionell als „Schlechtriecher“ bezeichnete Mensch zeigt eine ähnlich hohe olfaktorische Wahrnehmungsleistung für Alkohole (Devos et al., 1990) wie die Totenkopffaffen und Schweinsaffen. Im Vergleich zur Ratte (Eayrs & Moulton, 1960; Laing, 1975; Laing & Mackay-Sim, 1975; Moulton & Eayrs, 1960) erzielten die Primaten, einschließlich der Menschen, vergleichbare bzw. für die meisten der getesteten 1-Alkohole sogar bessere Geruchsschwellenwerte. Auch die „mikrosmaten“ Fledermäuse, wie die Brillenblattnase (*Carollia perspicillata*; Laska, 1990b) und die gemeine Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*; Schmidt, 1975; Schmidt & Schmidt, 1978), zeigen deutlich bessere Geruchsschwellenwerte als die Ratte. Das große Mausohr (*Myotis myotis*; Obst & Schmidt, 1976; Schmidt & Schmidt, 1978) schneidet im Vergleich zu den olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen der anderen Säugetierarten etwas schlechter ab.

Verglichen mit den anderen Säugetierarten, verfügen die Primaten, die Brillenblattnase und die Vampirfledermaus über ein sehr gutes olfaktorisches Wahrnehmungsvermögen für aliphatische Alkohole, das hinter dem der traditionell als „Makrosmat“ bezeichneten Ratte nicht zurücksteht. Da diese Substanzen bekanntlich durch mikrobielle Fermentationsprozesse in Früchten entstehen (Nursten, 1970) und somit den Reifegrad der Früchte anzeigen, scheint es plausibel zu sein, dass die aliphatischen Alkohole vermutlich relevanter für frugivore Tierarten sind, als für granivore Spezies wie die Ratte oder insektivore Fledermausarten, wie das große Mausohr.

Aliphatische Fettsäuren

Abbildung 76 vergleicht die Ergebnisse der Riechschwellenbestimmung der Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) für aliphatische n-Fettsäuren mit den olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte anderer Säugetierspezies.

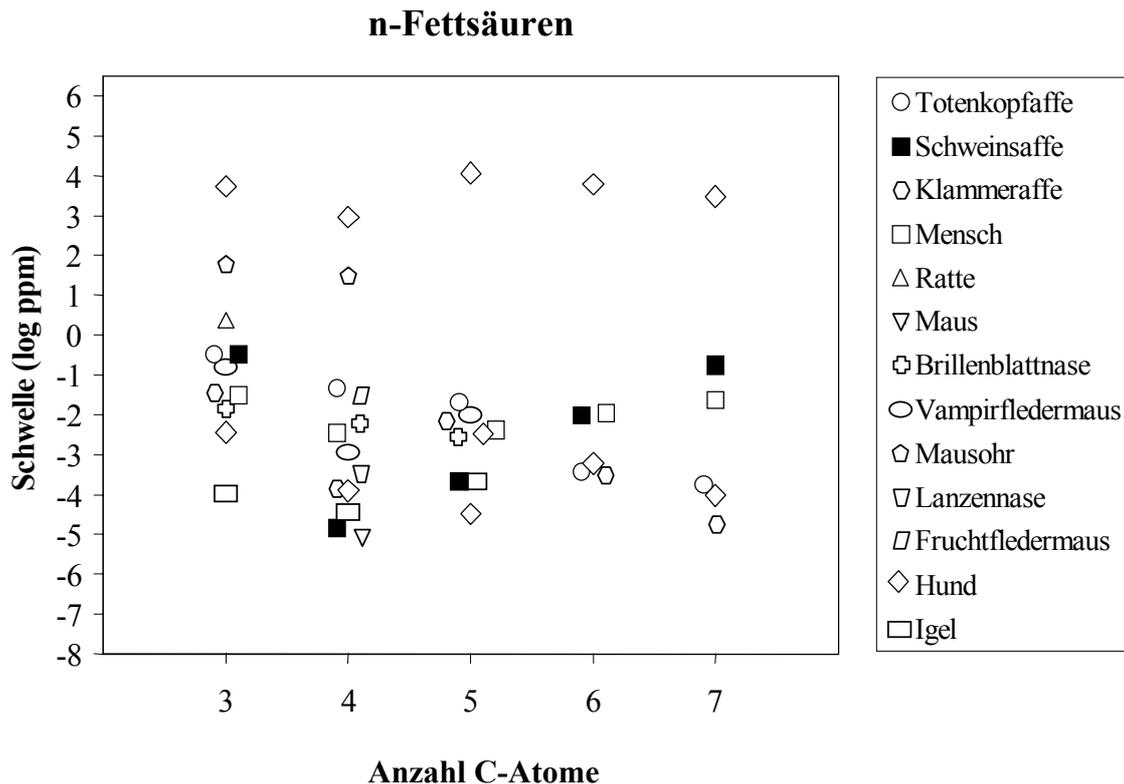


Abb. 76: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Schweinsaffen für aliphatische 1-Alkohole mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Die Ergebnisse der Schweinsaffen zeigen, dass diese Primatenart für n-Fettsäuren äußerst sensitiv ist. Im Vergleich zu den Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*; Laska et al., 2000) erzielten sie für n-Butansäure (*Macaca*: 10^8 - 10^{10} Moleküle/cm³; *Saimiri*: 10^{12} Moleküle/cm³) und n-Valeriansäure (*Macaca*: 10^9 - 10^{11} Moleküle/cm³; *Saimiri*: 10^{12} Moleküle/cm³) sogar bessere Riechschwellenwerte, für n-Hexansäure (*Macaca*: 10^{11} - 10^{12} Moleküle/cm³; *Saimiri*: 10^{11} Moleküle/cm³) und n-Heptansäure (*Macaca*: 10^{12} - 10^{13}

Moleküle/cm³; *Saimiri*: 10¹⁰ Moleküle/cm³) sind die Schwellenwerte dagegen etwas schlechter als die der Totenkopffaffen. Für n-Propionsäure zeigen beide Primatenarten eine ähnliche olfaktorische Sensitivität (*Macaca*: 10¹² - 10¹³ Moleküle/cm³; *Saimiri*: 10¹³ Moleküle/cm³). Die Schwellenwerte der Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*; Laska et al., 2003) für n-Valeriansäure (10¹¹ Moleküle/cm³), n-Hexansäure (10⁹ Moleküle/cm³) und n-Heptansäure (10⁸-10⁹ Moleküle/cm³) sind mit den geruchlichen Wahrnehmungsleistungen der Totenkopffaffen vergleichbar, für n-Propionsäure (10¹¹ Moleküle/cm³) und n-Butansäure (10¹⁰ Moleküle/cm³) sind die Werte der Klammeraffen deutlich besser. Die Totenkopffaffen schneiden bei ihren Riechleistungen für n-Butansäure im Vergleich zu den restlichen Primatenspezies allgemein schlechter ab.

Alle getesteten Primatenspezies, der Mensch mit eingeschlossen (Devos et al., 1990), zeigen für n-Propionsäure eine bessere olfaktorische Wahrnehmungsschwelle als die Ratte (*Rattus norvegicus*; Gruch, 1957). Im Vergleich zur Maus (*Mus musculus*; Schmidt, 1982) erzielten die Schweinsaffen für n-Butansäure annähernd die gleichen Schwellenwerte wie der granivore Nager (10⁸ Moleküle/cm³). Die Riechschwellenwerte der Chiropteren, Brillenblattnase (*Carollia perspicillata*; Laska, 1990b), gemeine Vampirfledermaus (*Desmodus rotundus*; Schmidt, 1975; Schmidt & Schmidt, 1978), kleine Lanzennase (*Phyllostomus discolor*; Schmidt, 1975) und große fruchtfressende Fledermaus (*Artibeus lituratus*; Schmidt, 1975), liegen im ähnlichen Bereich, wie die Riechleistungen der Primaten. Die olfaktorischen Schwellenwerte des großen Mausohrs (*Myotis myotis*; Obst & Schmidt, 1976; Schmidt & Schmidt 1978) sind für die Fettsäuren deutlich schlechter.

Gegenüber den Schwellenwerten des Hundes (*Canis familiaris*) für n-Propionsäure (10¹¹ Moleküle/cm³), die Moulton und Kollegen (1960) ermittelten, sind die Riechschwellen der Primaten höher, wobei die Werte von den Klammeraffen und Menschen (10¹¹ - 10¹² Moleküle/cm³) nur gering schlechter sind als die des Carnivoren. Für einzelne Fettsäuren sind die Werte der Schweinsaffen (n-Butansäure) bzw. der Klammeraffen (n-Hexansäure) sogar besser als die des Hundes (10⁹ Moleküle/cm³ bzw. 10¹⁰ Moleküle/cm³). Die Totenkopffaffen zeigen für n-Hexansäure und n-Heptansäure, die Klammeraffen für n-Butansäure und n-Hexansäure ähnliche Schwellenwerte wie der Hund.

Ashton und Kollegen (1957) ermittelten äußerst hohe Riechschwellenwerte für den Hund, die in einer Größenordnung von ca. 10¹⁷ Moleküle/cm³ liegen. Dass die olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen des Hundes (Ashton et al., 1957; Marshall et al., 1981; Moulton et al. 1960), die für die jeweils gleichen Fettsäuren ermittelt wurden, derart extreme Unterschiede aufweisen, lässt sich mit der Verwendung verschiedener Meßmethoden

erklären. So gibt es große Unterschiede bei den angewandten Versuchstechniken oder dem Ausmaß mit dem die Versuchstiere trainiert werden (Neuhaus, 1953). Dieses Beispiel verdeutlicht, dass man sowohl bei direkten interspezifischen wie auch intraspezifischen Vergleichen von olfaktorischen Riechschwellen immer berücksichtigen muss, inwieweit die verwendeten Meßmethoden einen solchen Schwellenvergleich zulassen.

Der zu den basalen Insektivoren gehörende Igel (*Erinaceus europaeus*), besitzt im Verhältnis zum Körpergewicht einen auffallend großen *Bulbus olfactorius* (Bretting, 1972). Die extreme Größe des Riechhirns und die nächtliche Lebensweise des primitiven Säugers lässt vermuten, dass sich diese Tierspezies hauptsächlich mit dem Geruchssinn orientiert und dementsprechend besonders gute Riechleistungen vorweist (Bretting, 1972). Für n-Propansäure übertrifft die olfaktorische Sensitivität des Igels mit 10^9 Moleküle/cm³, alle anderen aufgeführten Säugetierarten. Die Geruchsschwellenwerte des Igels (Bretting, 1972) für n-Butansäure (10^9 Moleküle/cm³) und n-Valeriansäure (10^9 Moleküle/cm³) sind allerdings nicht wesentlich besser als die der Primaten. Für n-Butansäure erzielten die Schweinsaffen sogar bessere Schwellenwerte, für n-Valeriansäure liegen die Schwellen im gleichen Bereich. Diese Tatsache bestätigt, dass ein relativer Größenvergleich der geruchsverarbeitenden Strukturen keine zuverlässigen Vorhersagen über die olfaktorische Wahrnehmungsleistung erlaubt.

Die hohe olfaktorische Sensitivität von Säugetierspezies wie Hund oder Igel für kurzkettige aliphatische Fettsäuren ist nicht überraschend. Einige Vertreter dieser Substanzklasse bilden die Hauptkomponenten in Körperdüften von Beutetieren. Deshalb sind Fettsäuren vermutlich für carnivore oder insectivore Tierarten von größerer Relevanz als für frugivore Tiere. Dass auch die Primatenspezies, die sich hauptsächlich von Früchten ernähren, für die n-Fettsäuren eine hohe Sensitivität zeigen, hängt möglicherweise damit zusammen, dass diesen Tieren die in den Körperdüften enthaltenen Substanzen zur sozialen Kommunikation dienen (Michael et al., 1971) und somit auch für diese Spezies von biologischer Relevanz sind.

Einzelsubstanzen

In Abbildung 77 bis 80 ist der Vergleich der Ergebnisse der Riechschwellenbestimmungen von den Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und den Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) für das Aldehyd n-Heptanal, das Terpen 1,8-Cineol, das Steroid 5 α -Androst-16-en-3-on und das Thiazol 2,4,5-Trimethylthiazol mit olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen anderer Säugetierspezies dargestellt.

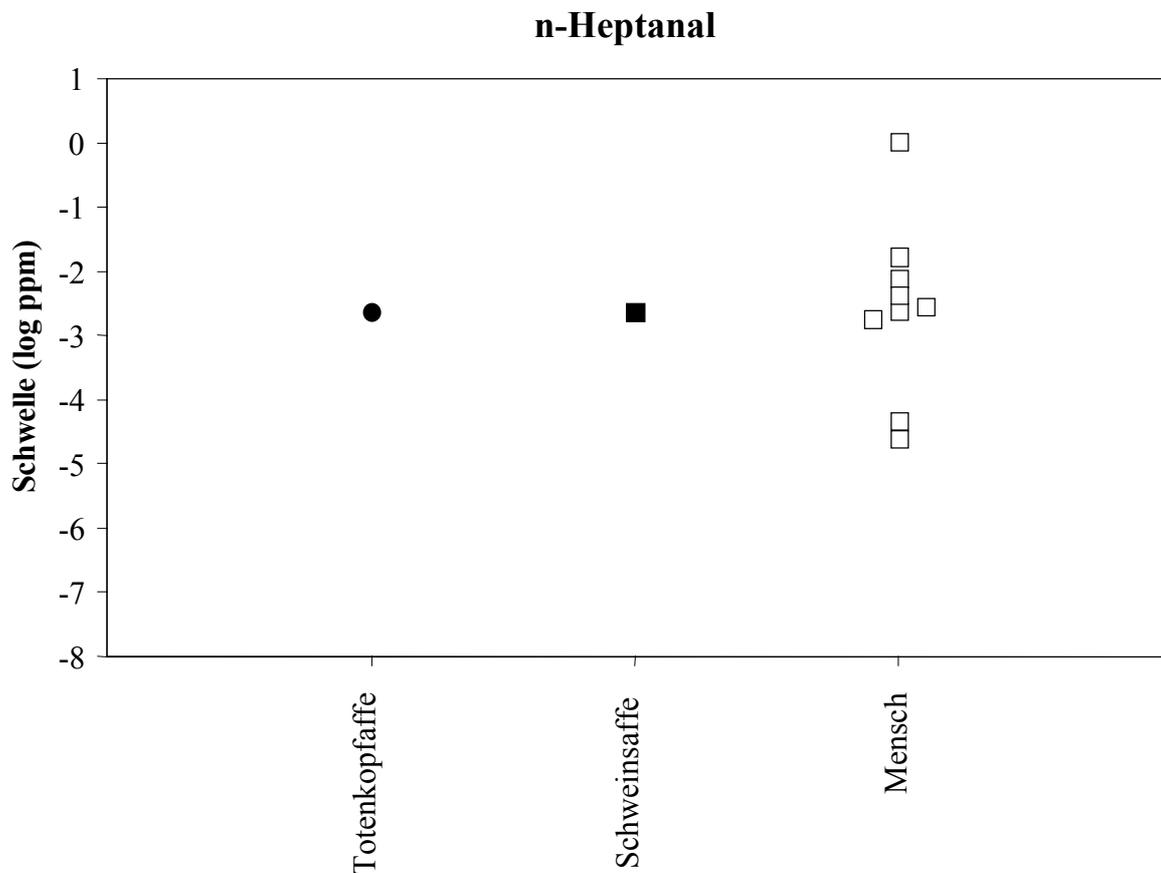


Abb. 77: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für das aliphatische Aldehyd n-Heptanal mit Riechschwellen des Menschen. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Für das aliphatische Aldehyd n-Heptanal ist, wie Abbildung 77 zeigt, das olfaktorische Wahrnehmungsvermögen der Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*), mit 10^{10} Moleküle/cm³ vergleichbar mit der Sensitivität des Menschen (Devos et al., 1990), dessen Schwellenwerte für diesen Duftstimulus im Durchschnitt bei 10^{11} Moleküle/cm³ liegen. Andere Autoren ermittelten für Menschen schlechtere Riechschwellen mit 10^{13} Moleküle/cm³ (Maarse, 1991) beziehungsweise bessere mit 10^8 Moleküle/cm³ (Rychlik et al., 1998). Höchstwahrscheinlich sind die unterschiedlichen Ergebnisse für Menschen nicht auf ein schlechteres oder besseres geruchliches Wahrnehmungsvermögen für den getesteten Duftstoff zurückzuführen, sondern auf die Verwendung unterschiedlicher Geräte und Meßmethoden (Punter, 1983; Ohloff, 1990).

Die Primaten zeigen auch für diese Substanzklasse sehr gute geruchliche Wahrnehmungsleistungen. Da aliphatische Aldehyde wichtige Bestandteile von Früchten und Pflanzenteilen sind, spielen sie möglicherweise eine Rolle bei der Nahrungssuche und -auswahl dieser Tiere.

1,8-Cineol

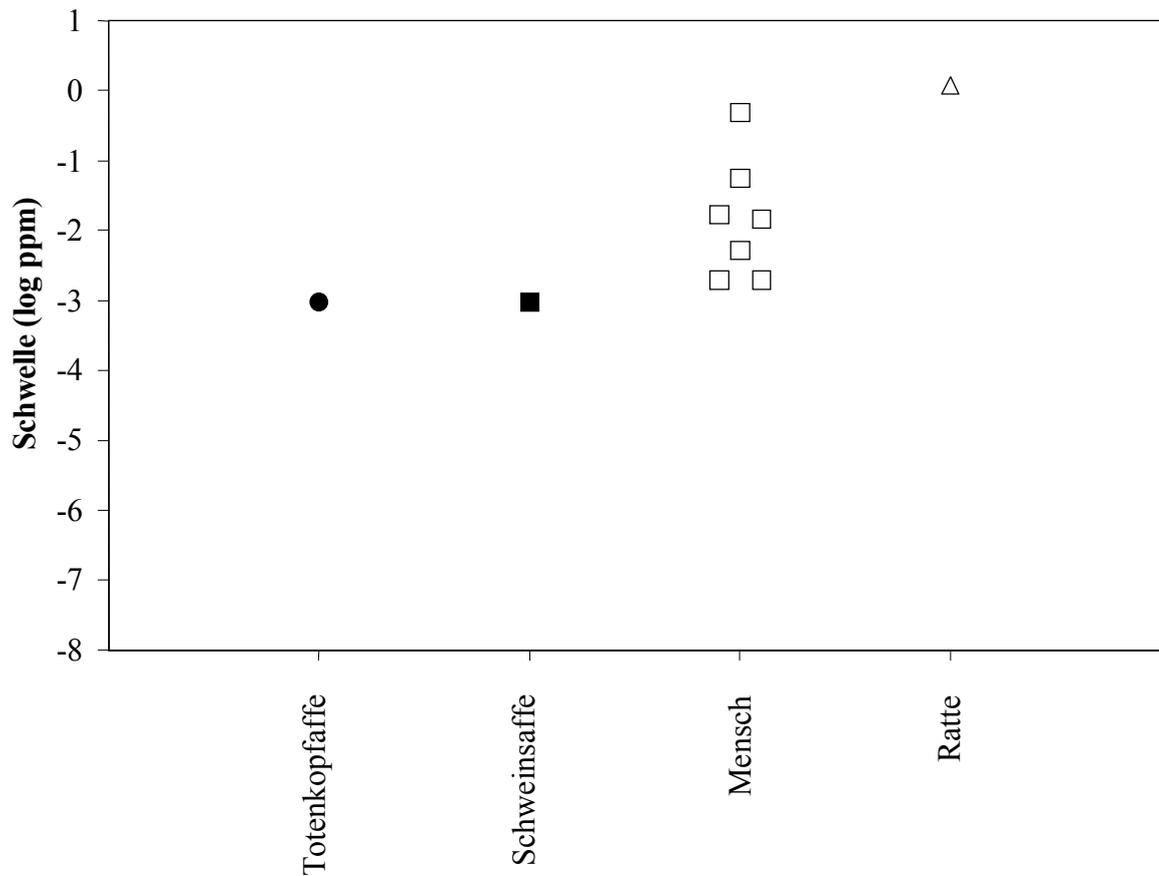


Abb. 78: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für das Terpen 1,8-Cineol mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Aus Abbildung 78 ist ersichtlich, dass die geruchliche Sensitivität der Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Scheinsaffen (*Macaca nemestrina*) für 1,8-Cineol mit einem Geruchsschwellenwert von 10^{10} Moleküle/cm³ besser ist als der durchschnittliche Schwellenwert der Menschen, der bei 10^{11} Moleküle/cm³ liegt (Devos et al., 1990). Die unterschiedlichen olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen der Menschen bei den einzelnen Autoren (Appel, 1969; Baldus, 1936; Grijns, 1919; Ohma, 1922; Randebrock, 1971; Tempelaar, 1913;), die wahrscheinlich auf die Verwendung diverser Testmethoden zurückzuführen sind, reichen von 10^{10} Moleküle/cm³ bei Randebrock (1971) bis zu 10^{13} Moleküle/cm³ (Appel, 1969). Im Vergleich zur „makrosmaten“ Ratte (*Rattus norvegicus*), die für das Terpen einen Schwellenwert von 10^{12} Moleküle/cm³ besitzt (Bennett, 1968), zeigten die Primaten eine beachtlich höhere olfaktorische Sensitivität. Da auch 1,8-Cineol in einer großen Vielfalt von Fruchtdüften vorkommt (Knudsen et al., 1993) ist diese Substanz wahrscheinlich für frugivore Tierarten biologisch relevanter als zum Beispiel für eine granivore Spezies wie die Ratte. Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten darauf hin, dass die ausgeprägte Sensitivität der getesteten nichtmenschlichen Primaten, für in Früchten vorkommende Duftstoffe, wahrscheinlich der optimierten Futtersuche dient.

5 α -Androst-16-en-3-on

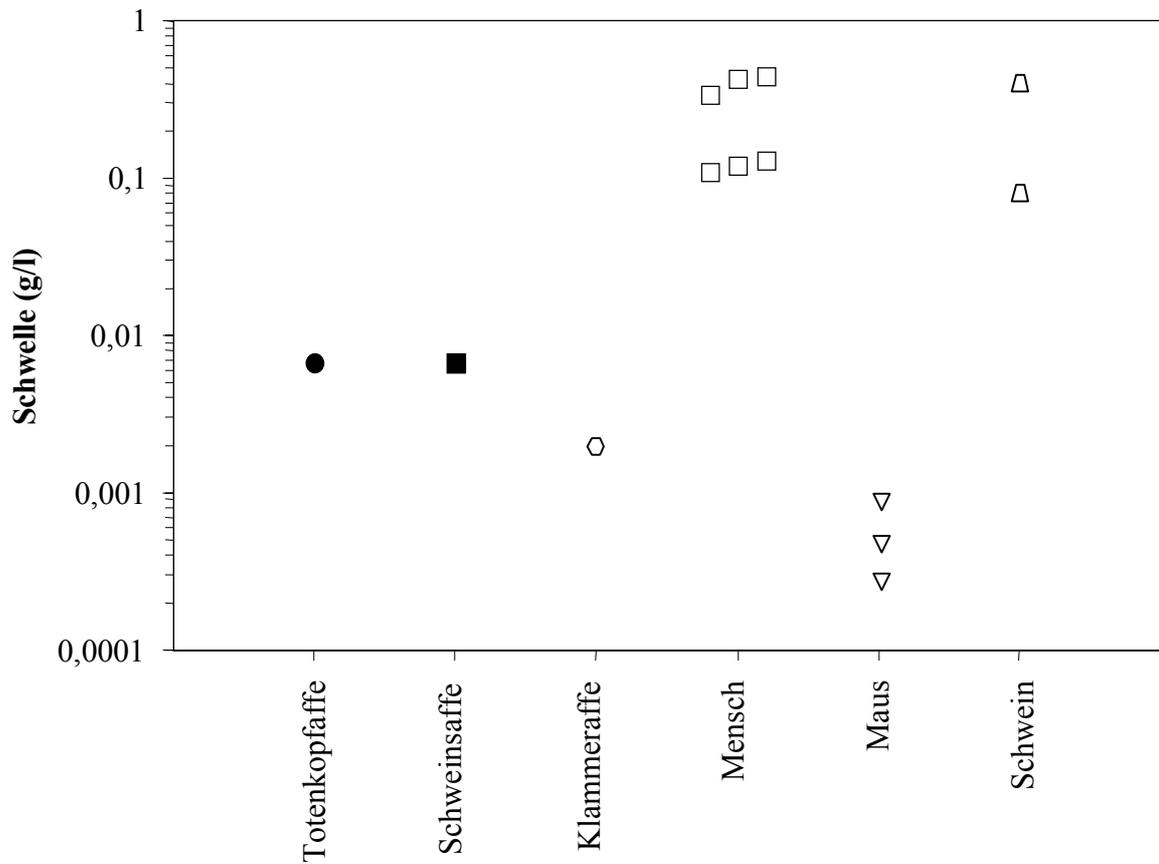


Abb. 79: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Flüssigphasenverdünnung) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für das C19-Steroid 5 α -Androst-16-en-3-on mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben.

Wie in Abbildung 79 zu sehen ist, erzielten die Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*), bei jeweils einer Duftstoffkonzentration von 0,0067 g/l ihre olfaktorische Wahrnehmungsschwelle für 5 α -Androst-16-en-3-on. Die Sensitivität der Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*; Laska et al., 2003b) gegenüber diesem Steroid ist mit einem Schwellenwert von 0,002 g/l im Vergleich zu den beiden anderen Affenarten etwas höher. Die Riechschwellenwerte der Menschen sind deutlich schlechter als die der nichtmenschlichen Primaten und liegen zwischen einer Duftstoffkonzentration von 0,11 g/l und 0,45 g/l (Annor-Frempong et al., 1997; Dorries et al., 1989; Gross-Isseroff et al., 1992; Knecht et al., 2002; Sirota et al., 1999; Wysocki & Beauchamp, 1984).

Bei Yee und Wysocki (2001) erzielte die Maus einen olfaktorischen Schwellenwert von 0,00049 g/l. Die von Voznessenskaya und Kollegen (1999) ermittelten Riechschwellenwerte variieren je nach Testmethode und liegen jeweils bei einer Konzentration von 0,00028 g/l beziehungsweise 0,00092 g/l. Im Vergleich zu den anderen aufgeführten Tierarten zeigt die Maus also eine deutlich höhere geruchliche Sensitivität.

Die olfaktorische Sensitivität des Schweines (*Sus scrofa*; Dorries et al., 1995) für 5 α -androst-16-en-3-on ist vergleichbar mit der des Menschen. Schweine zeigen bei der geruchlichen Sensitivität für dieses, zum Beispiel im Speichel des Ebers enthaltene Steroid, einen geschlechtsspezifischen Unterschied, wobei den männlichen Tiere die Schwellenwerte mit 0,40 g/l höher sind als die der weiblichen, die den Duftstoff noch bei einer Konzentration von 0,08 g/l wahrnehmen können (Dorries et al., 1995). Ursprünglich vermutete man einen eventuellen Geschlechtsdimorphismus im Riechsystem der Schweine mit unterschiedlicher Anzahl der Rezeptorzellen im Vomeronasalorgan (Segovia & Guillamón, 1986) und verschiedenen Strukturen der vomeronasalen Riechbahn im Gehirn (Simerly, 1990; Dorries et al., 1991). Neuere Untersuchungen deuten darauf hin, dass bei Schweinen das Vomeronasalsystem für die Wahrnehmung von 5 α -Androst-16-en-3-on keine Rolle spielt (Dorries et al., 1997). Vielmehr sind die adulten Eber wahrscheinlich weniger sensitiv für Androstenonduft, weil sie selbst hohe endogene Androstenonlevel produzieren und sich an den Duft im eigenem Speichel gewöhnen (Dorries et al., 1991, 1995).

Auch beim Menschen zeigten adulte Männer eine geringere Sensitivität gegenüber 5 α -Androst-16-en-3-on im Vergleich zu adulten Frauen und präpubertären Individuen beider Geschlechter (Gilbert & Wysocki, 1987; Dorries et al., 1989, 1991, 1995). Dieser Geschlechtsunterschied bei den Menschen scheint sich im Laufe der Pubertät zu

entwickeln, wobei Männer mit zunehmendem Alter weniger sensitiv werden (Dorries et al., 1995).

Das in den Testes der Eber produzierte 5α -Androst-16-en-3-on wird über den Speichel ausgeschieden und löst bei den weiblichen Tieren einen Immobilisierungsreflex aus, das heißt die Sau nimmt eine immobile Paarungshaltung ein (Dorries et al., 1991, 1995, 1997; Penzlin, 1991). Bei Menschen wurde dieses Steroid in verschiedenen Körperdüften nachgewiesen wie in der Samenflüssigkeit, im männlichen und weiblichen Achselsekret (Brooksbank et al., 1974; Claus & Alsing, 1976; Gower, 1972; Amoores et al., 1977), im menschlichen Urin (Brooksbank & Haslewood, 1961), im peripheren Blutplasma und im Speichel (Gower & Bird, 1983), wobei der Anteil bei Männern und Frauen jeweils Unterschiede aufweist. Man vermutet, dass 5α -Androst-16-en-3-on auch das Verhalten des Menschen beeinflussen kann.

Die Ergebnisse zeigen, dass alle drei nichtmenschlichen Primatenarten in der Lage sind, 5α -Androst-16-en-3-on wahrzunehmen und im Vergleich zu Menschen und Schweinen ihre Sensitivität gegenüber diesem Steroid sehr groß ist. Vermutlich spielt dieser Duftstoff auch für diese Affenspezies eine wichtige Rolle zum Beispiel für die innerartliche soziale Kommunikation.

2,4,5-Trimethylthiazol

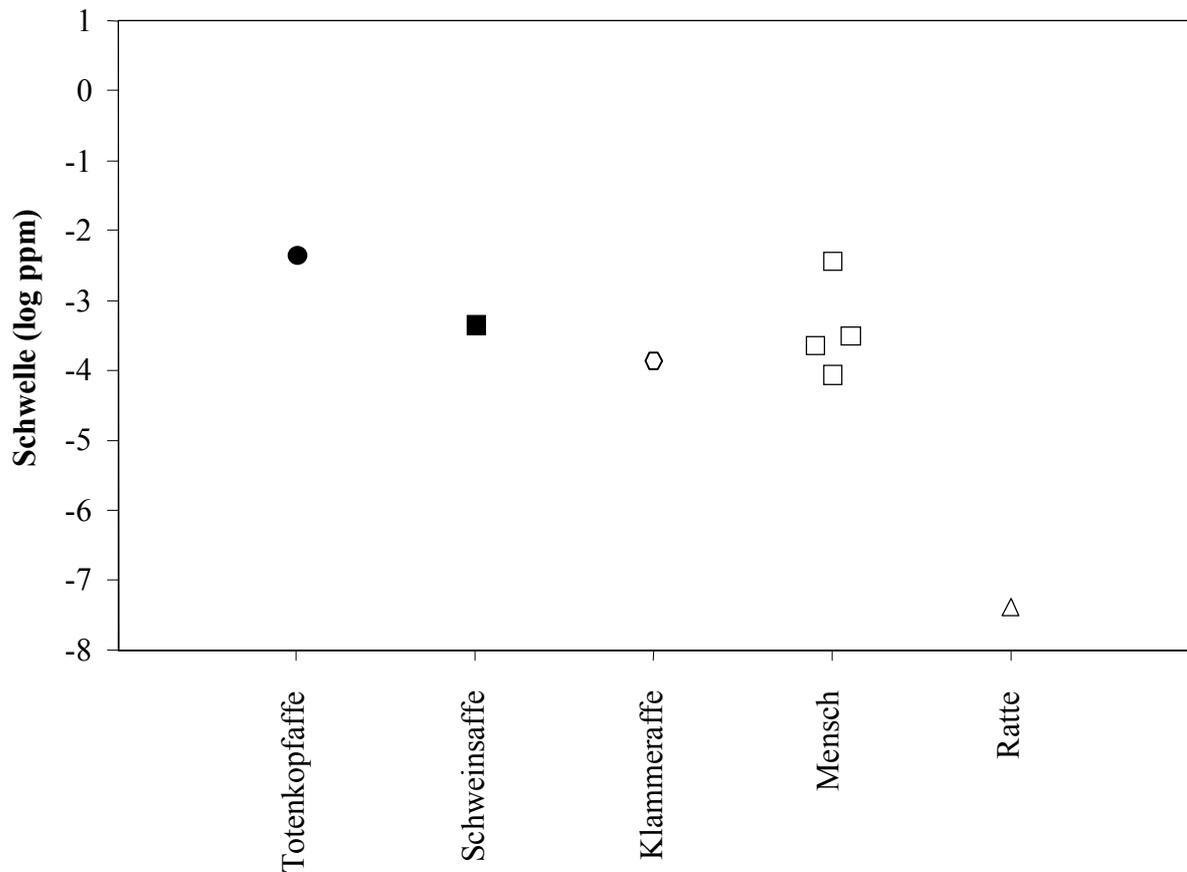


Abb. 80: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für 2,4,5-Trimethylthiazol mit Riechschwellen anderer Säugetierarten. Für die Totenkopffaffen und Schweinsaffen werden jeweils nur die Leistungen der besten Tiere (mit den niedrigsten Geruchsschwellen) angegeben. ppm = parts per million.

Wie in Abbildung 80 zu sehen ist, zeigen die Totenkopffaffen und Schweinsaffen auch für 2,4,5-Trimethylthiazol eine hohe geruchliche Sensitivität, wobei die Schweinsaffen mit einem Schwellenwert von 10^{10} Moleküle/cm³ etwas besser abschneiden, als die Totenkopffaffen, deren olfaktorische Wahrnehmungsschwelle bei 10^{11} Moleküle/cm³ liegt. Die Sensitivität der Klammeraffen (Laska et al., 2005a) gegenüber diesem Thiazol ist mit einem Schwellenwert von 10^9 Moleküle/cm³ im Vergleich zu den beiden anderen Affenarten etwas höher und vergleichbar mit der menschlichen Riechschwelle (Blank et al., 1992; Gasser & Grosch, 1990; Rychlik et al., 1998). Gijs und Kollegen (2000)

ermittelten für den Menschen eine geruchlichen Wahrnehmungsleistung von 10^{11} Moleküle/cm³.

Die olfaktorische Wahrnehmungsschwelle der Ratte für 2,4,5-Trimethylthiazol ist mit 10^6 Moleküle/cm³ (Laska et al., 2005a) deutlich niedriger als die Riechschwellen der Primaten.

2,4,5-Trimethylthiazol ist eine flüchtige Komponente im Analdrüsensekret des Rotfuchses und charakteristisch für den Geruch von Fuchskot (Vernet-Maury, 1980). Zahlreiche Untersuchungen deuten darauf hin, dass diese Substanz spezifisch für den Fuchsgeruch ist und bei anderen Tierarten weder im Drüsensekret noch im Kot nachzuweisen ist. Vermutlich kommt 2,4,5-Trimethylthiazol deshalb im natürlichen Duftumfeld der nicht-menschlichen Primaten eher selten vor und ist wahrscheinlich für sie von geringer Verhaltensrelevanz.

Durch experimentelle Versuche konnte nachgewiesen werden, dass 2,4,5-Trimethylthiazol bei Ratten Angst auslöst, wobei die Tiere Verhaltensweisen zeigten wie Vermeidungsreaktionen und Immobilität (Vernet-Maury, 1980; Vernet-Maury et al., 1984, 1992; Wallace und Jeffrey, 2000; Wallace & Rosen, 2000). Diese Nagetiere zählen zu den Beutetieren des Fuchses. Für Ratten ist es deshalb von Vorteil, die Anwesenheit dieses natürlichen Fressfeindes rechtzeitig wahrzunehmen, was vermutlich über olfaktorische Reize geschieht. Es ist naheliegend anzunehmen, dass diese Nagetiere aus diesem Grund eine viel höhere Sensitivität gegenüber 2,4,5-Trimethylthiazol besitzen, als die untersuchten Primatenspezies.

Ein Vergleich der Riechleistungen verschiedener Spezies erweckt die Frage nach möglichen Gründen für die beobachteten Ähnlichkeiten bzw. deutlichen Unterschiede in der olfaktorischen Sensitivität für eine bestimmte Substanz. Zahlreiche Beispiele in den visuellen und auditorischen Modalitäten (Dusenbery, 1992) stützen die Vermutung, dass die Effizienz eines Sinnessystems die evolutive Anpassung einer Spezies an ihre ökologische Nische widerspiegelt. Dagegen haben erstaunlich wenige Autoren Riechleistungen unter diesem Aspekt betrachtet. Vielmehr ist es schon eine Tradition, bestimmte Tierspezies als Mikrosmaten oder Makrosmaten einzuordnen. Diese Klassifikation, stützt sich für gewöhnlich auf neuroanatomische Kriterien, die derart interpretiert werden, dass sie entweder auf eine zentrale oder eine vernachlässigbare Rolle des Geruchssinnes für eine bestimmte Spezies hinweisen. Nur selten erfolgt diese Einteilung auf Grund experimenteller Einschätzungen der Riechleistungen.

Ohne Zweifel ist die absolute Größe der Riechschleimhaut des Hundes größer als die der Totenkopffaffen und Schweinsaffen (Stephan et al., 1988). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen aber, dass auch nichtmenschliche Primaten wie Totenkopffaffen und Schweinsaffen, die seit jeher zu den Mikrosmaten gezählt werden, eine hohe olfaktorische Sensitivität für aliphatische n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Fettsäuren, Aldehyde, Terpene, Steroide sowie Thiazole aufweisen. Die relative Größe der für die olfaktorische Informationsverarbeitung zuständigen, humanen Gehirnstrukturen ist wesentlich kleiner, als die von *Saimiri sciureus* und *Macaca nemestrina* (Stephan et al., 1988). Auch die Anzahl funktioneller olfaktorischer Rezeptorgene ist beim Menschen (~ 350) deutlich geringer als die der Schweinsaffen (~ 700) und Totenkopffaffen (~ 1.000) (Rouquier et al. 2000; Glusman et al. 2001). Dennoch erzielten die Menschen für die meisten der hier getesteten Substanzen ähnliche Werte wie die nichtmenschlichen Primaten. Diese Tatsache lässt vermuten, dass *Saimiri sciureus* und *Macaca nemestrina* in Bezug auf ihr Riechvermögen unter den Primaten keine Ausnahmen darstellen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit sind ein deutlicher Hinweis darauf, dass ein allometrischer Vergleich der olfaktorischen Hirnstrukturen oder der Größe der olfaktorischen Epithelien uns nicht erlauben, daraus generelle Schlüsse und Vorhersagen über chemosensorische Leistung wie die olfaktorische Sensitivität einer Spezies zu ziehen.

Die Messungen der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung oder Diskriminationsfähigkeit sind selbst für die am intensivsten untersuchten nicht menschlichen Säugetierarten nur auf eine kleine Auswahl an Substanzen (Walker & Jennings, 1991) begrenzt. Die Verwendung von generellen Ausdrücken wie Mikrosmaten und Makrosmaten berücksichtigt weder die weite Komplexität unserer natürlichen Geruchswelt noch die verhaltensbiologische Relevanz des Geruchssinnes, die für ein Tier entscheidend ist. Deshalb scheint es sinnvoll, nicht länger solche pauschalisierenden Ausdrücke wie „Gutriecher“ und „Schlechtriecher“ zu verwenden, um die olfaktorische Leistung eines Tieres zu beschreiben. Vielmehr sollte man, um die Ähnlichkeiten oder Unterschiede in der Riechleistung zwischen oder innerhalb von Spezies zu erklären, berücksichtigen, ob bestimmte Duftstoffe oder Klassen von Riechstoffen eine unterschiedliche Relevanz für eine Spezies aufweisen.

5.2.4 Einfluss der Molekülstruktur auf die olfaktorische Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes

Verschiedene Studien zeigten, dass die Kohlenstoffkettenlänge eines Moleküls, beziehungsweise die Art und die Position der funktionellen Gruppe die geruchliche Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes beeinflussen können (Beets, 1975; Gaillard et al., 2002; Johnson & Leon, 2000; Kaluza & Breer, 2000; Linster & Hasselmo, 1999; Uchida et al., 2000).

Eine gegebene Reihe von chemischen Substanzen kann vom Geruchssinn nach einem bestimmten Kriterium eingeordnet werden, wie zum Beispiel in geraden Ketten mit zwei bis zehn Kohlenstoffatomen oder aliphatische Substanzen die mit der gleichen funktionellen Gruppe enden (z.B. Alkohole). Zusätzlich gibt es zahllose andere Reihen von Duftstoffen mit unterschiedlichen Seitengruppen wie Ketten oder Ringe beziehungsweise anderen funktionellen Gruppen.

Typischerweise ändert sich innerhalb einer homologen Reihe der Geruch eines Duftmoleküls systematisch mit der Anzahl der Kohlenstoffatome. Das geschieht bis zu einem gewissen Punkt. Dann verändert sich der Geruch dramatisch. Wahrscheinlich geschieht das an einer Stelle, an der sich die Eigenschaften der homologen Reihe einer Duftstoffklasse mit den Eigenschaften einer Reihe einer anderen Substanzklasse kreuzen, und diese widerspiegeln.

Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war es, zu untersuchen, ob auch bei Totenkopffaffen und Schweinsaffen für die hier getesteten Stoffgruppen ein Zusammenhang zwischen den olfaktorischen Schwellenwerten und der Molekülstruktur besteht.

Dazu wurden die olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen folgender Substanzklassen miteinander verglichen:

- 1.) Homologe Reihen aliphatischer Duftstoffe, das heißt Substanzen, die die gleiche funktionelle Gruppe besitzen aber verschiedene Kohlenstoffkettenlängen aufweisen (n-Acetat-Ester, C4-C10; 1-Alkohole, C2-C8; n-Fettsäuren, C3-C7).
- 2.) Isomere Formen einiger dieser aliphatischen Duftstoffe, das heißt Substanzen die die gleiche Summenformel und funktionelle Gruppe besitzen, aber unterschiedliche Verzwei-

gungen der Kohlenstoffketten zeigen (iso-Propylacetat, iso-Butylacetat, iso-Pentylacetat; 2-Propanol, 2-Butanol, 2-Pentanol, 3-Pentanol).

3.) Duftstoffe aus unterschiedlichen Substanzklassen wie n-Acetat-Ester (C4-C10), 1-Alkohole (C2-C8), n-Fettsäure (C3-C7), ein n-Aldehyd (n-Heptanal; C7), ein Terpen (1,8-Cineol; C10) und ein Thiazol (2,4,5-Trimethylthiazol; C6), das heißt Duftstoffe, die die gleiche Anzahl an Kohlenstoffatomen besitzen, sich aber in der Art der funktionellen Gruppen unterscheiden.

5.2.4.1 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von der Kohlenstoffkettenlänge

Ergebnisse verschiedener Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Kohlenstoffkettenlänge eines Moleküls ein wichtiges Erkennungsmerkmal für einen olfaktorischen Rezeptor darstellt (Gaillard et al., 2002; Johnson & Leon, 2000; Kaluza & Breer, 2000; Linster & Hasselmo, 1998). Deshalb war ein Ziel meiner Arbeit, zu überprüfen, ob eine Korrelation der Geruchsschwellen und der Kohlenstoffkettenlänge auch bei Totenkopffaffen und Schweinsaffen besteht.

In Abbildung 81 bis 85 sind die olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen der Totenkopffaffen und Schweinsaffen, für die in dieser Arbeit getesteten n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Fettsäuren und einige Isomere in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge dargestellt.

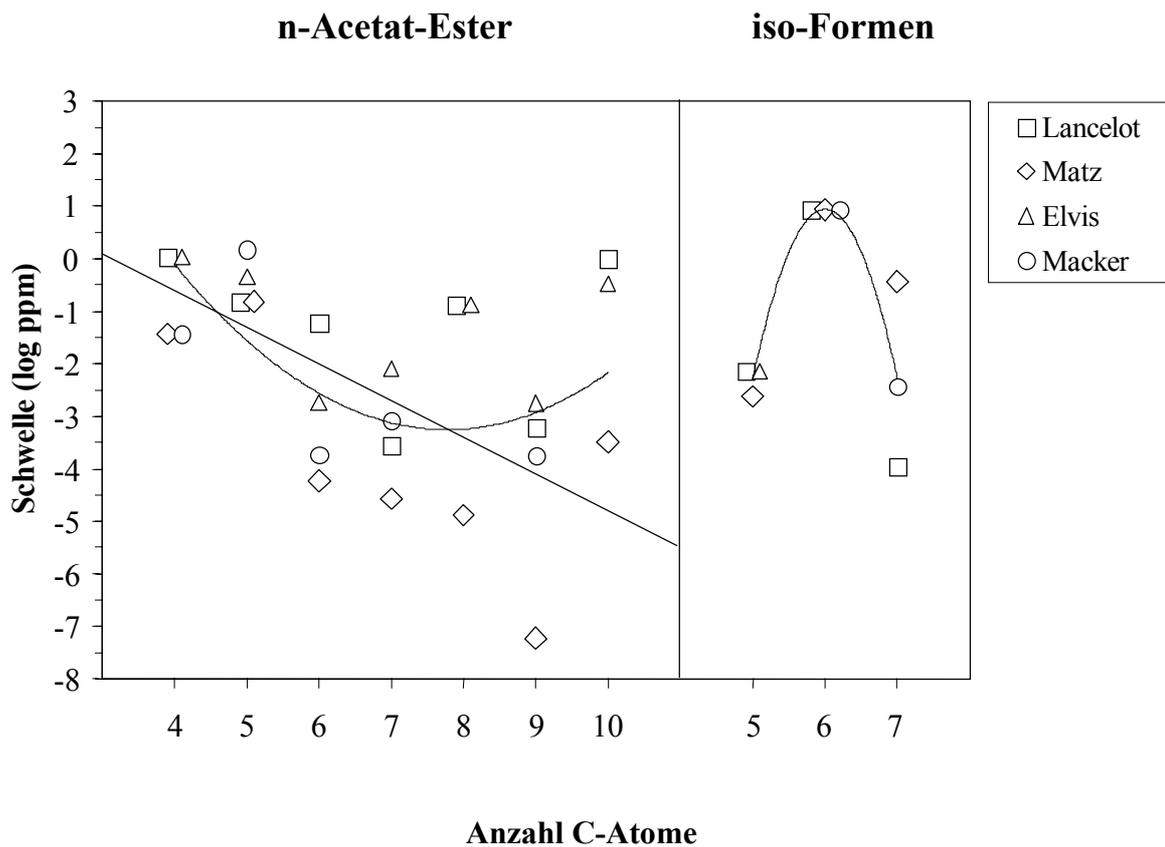


Abb. 81: Riechschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge (C4-C10) der aliphatischen Acetat-Ester. ppm = parts per million

Wie in Abbildung 81 zu sehen ist, zeigt sich bei den Totenkopffaffen eine signifikante lineare negative Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge der n-Acetat-Ester (Spearman, $r_s = -0,40$, $p < 0,05$). Diese Korrelation ist höchst signifikant, wenn die Schwellenwerte für die getestete Substanz mit der längsten Kettenlänge, n-Octylacetat, aus den Berechnungen ausgenommen wird (Spearman, $r_s = -0,65$, $p < 0,01$).

Berechnet man für die n-Acetat-Ester eine polynome Regression zweiten Grades ($r = 0,56$, $p < 0,02$), findet man bei den Totenkopffaffen eine U-förmige, nicht lineare Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge.

Bei den drei iso-Formen der Acetat-Ester besteht keine lineare Korrelation (Spearman, $r_s = -0,054$). Die Korrelation zwischen der olfaktorischen Wahrnehmungsschwelle und der Kohlenstoffkettenlänge der iso-Formen kann am besten als umgekehrte U-förmige Funktion beschrieben werden (polynome Regression zweiten Grades $r = 0,88$, $p < 0,02$).

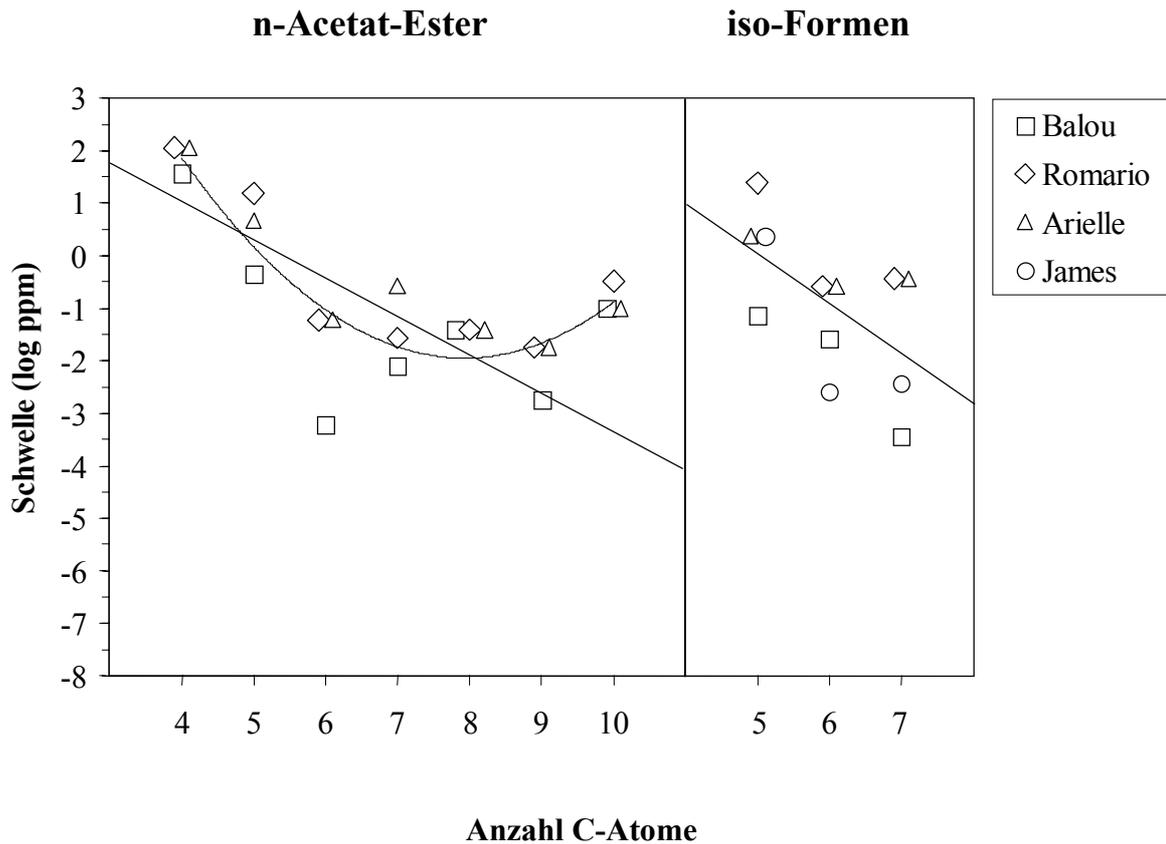


Abb. 82: Riechschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Schweinsaffen in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge (C4-C10) der aliphatischen Acetat-Ester. ppm = parts per million

Eine signifikante lineare negative Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und der Kohlenstoffkettenlänge der n-Acetat-Ester findet sich auch bei den Schweinsaffen (Spearman, $r_s = -0,54$, $p < 0,05$), wie in Abbildung 82 zu erkennen ist. Diese Korrelation ist höchst signifikant, wenn die Schwellenwerte für die getestete Substanz mit der längsten Kettenlänge, n-Octylacetat, aus den Berechnungen ausgenommen wird (Spearman, $r_s = -0,80$, $p < 0,01$).

Berechnet man für die n-Acetat-Ester eine polynome Regression zweiten Grades ($r = 0,87$, $p = 0,0001$), findet man auch bei den Schweinsaffen eine U-förmige, nicht lineare Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge.

Im Gegensatz zu den Totenkopffaffen, gibt es auch bei den drei iso-Formen der getesteten n-Acetat-Ester eine lineare Korrelation, die aber statistisch nicht signifikant ist (Spearman, $r_s = -0,64$, $p = 0,07$).

Mit der gleichen Untersuchungsmethode wie für die Schweinsaffen, wurden auch bei Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) entsprechende Geruchstests durchgeführt (Hernandez Salazar et al., 2003). Auch bei dieser Primatenspezies konnte eine signifikante negative Korrelation zwischen der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung und der Kohlenstoffkettenlänge der n-Acetat-Ester (C4-C8) festgestellt werden (Spearman, $r_s = -0,63$, $p < 0,02$), wenn man die Essigsäure-Ester mit der längsten Kohlenstoffkettenlänge, n-Heptylacetat und n-Octylacetat nicht in die Berechnung mit einbezog. Schloss man die beiden n-Acetat-Ester mit der kürzesten Kettenlänge, Ethylacetat und n-Propylacetat, aus den Berechnungen aus, erhielt man dagegen eine statistisch signifikante positive Korrelation (Spearman, $r_s = 0,67$, $p < 0,02$). Die Korrelation zwischen der olfaktorischen Wahrnehmungsschwelle der Klammeraffen und der Kohlenstoffkettenlänge der getesteten n-Acetat-Ester kann am besten als U-förmige Funktion beschrieben werden (polynome Regression zweiten Grades $r = 0,75$, $p < 0,01$). Betrachtete man die drei getesteten Isomere der n-Acetat-Ester, fand man keine signifikante Korrelation zwischen den Riechschwellen und der Kohlenstoffkettenlänge (Spearman, $r_s = -0,29$, $p > 0,05$). Eine polynome Regression zweiten Grades ergab bei den Isomeren eine umgekehrte U-förmige Funktion ($r = 0,97$, $p < 0,01$). Die Ergebnisse bei den Klammeraffen sind somit vergleichbar mit den Ergebnissen der Totenkopffaffen.

Eine lineare negative sowie eine U-förmige Korrelation zwischen olfaktorischer Sensitivität und der Kohlenstoffkettenlänge der Acetat-Ester fand man auch bei Menschen (Cometto-Muniz & Cain, 1991), Ratten (Moulton, 1960) und Tsetse-Fliegen (Hughes, 1957).

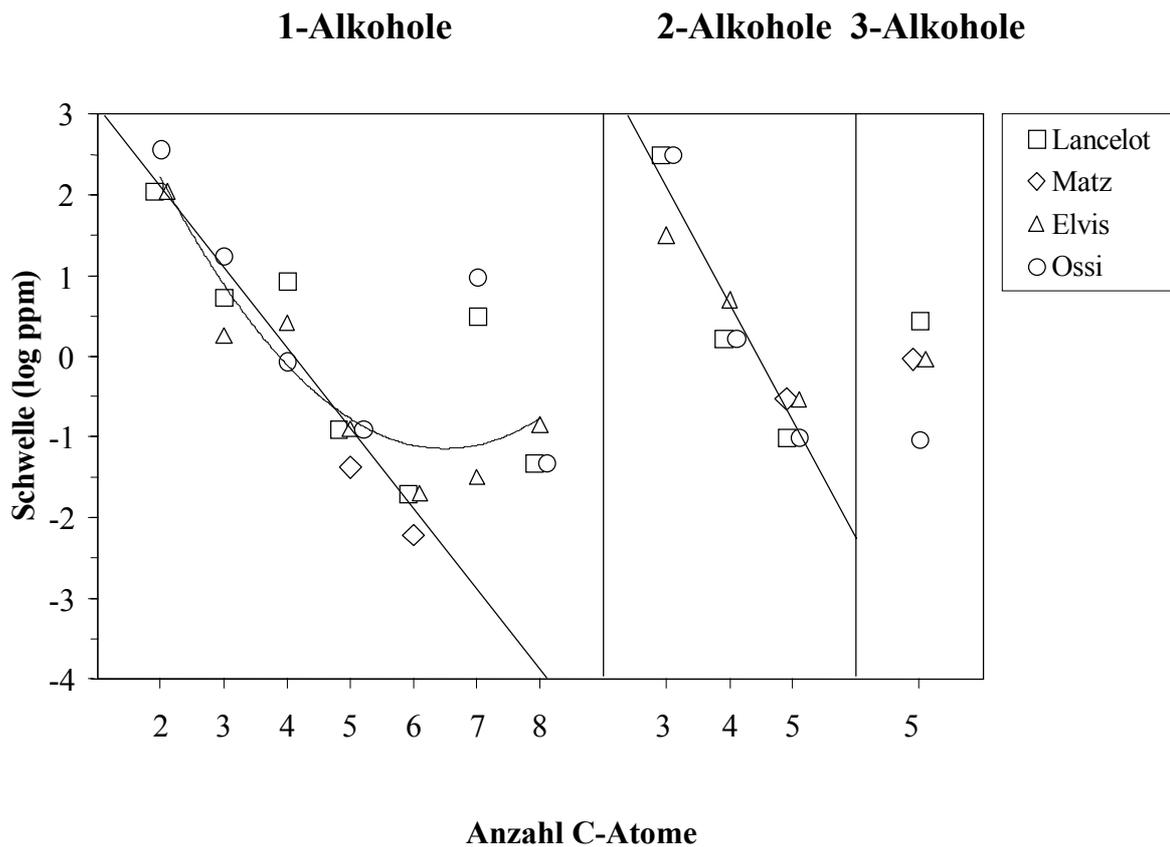


Abb. 83: Riechschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge (C2-C8) der aliphatischen Alkohole. ppm = parts per million

Abbildung 83 zeigt, dass bei den Totenkopffaffen auch für die 1-Alkohole eine signifikante lineare negative Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge (Spearman, $r_s = -0,81$, $p < 0,01$) nachgewiesen werden kann. Diese Korrelation ist höchst signifikant, wenn die Schwellenwerte für die zwei getesteten Substanzen mit der längsten Kettenlänge, 1-Heptanol und 1-Octanol, aus den Berechnungen ausgenommen sind (Spearman, $r_s = -0,95$, $p < 0,001$).

Berechnet man für die 1-Alkohole eine polynome Regression zweiten Grades ($r = 0,88$, $p = 0,0001$), findet man bei den Totenkopffaffen eine U-förmige, nicht lineare Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge.

Auch bei den drei getesteten 2-Alkoholen ist eine signifikante lineare negative Korrelation zu erkennen (Spearman, $r_s = -0,97$, $p < 0,01$).

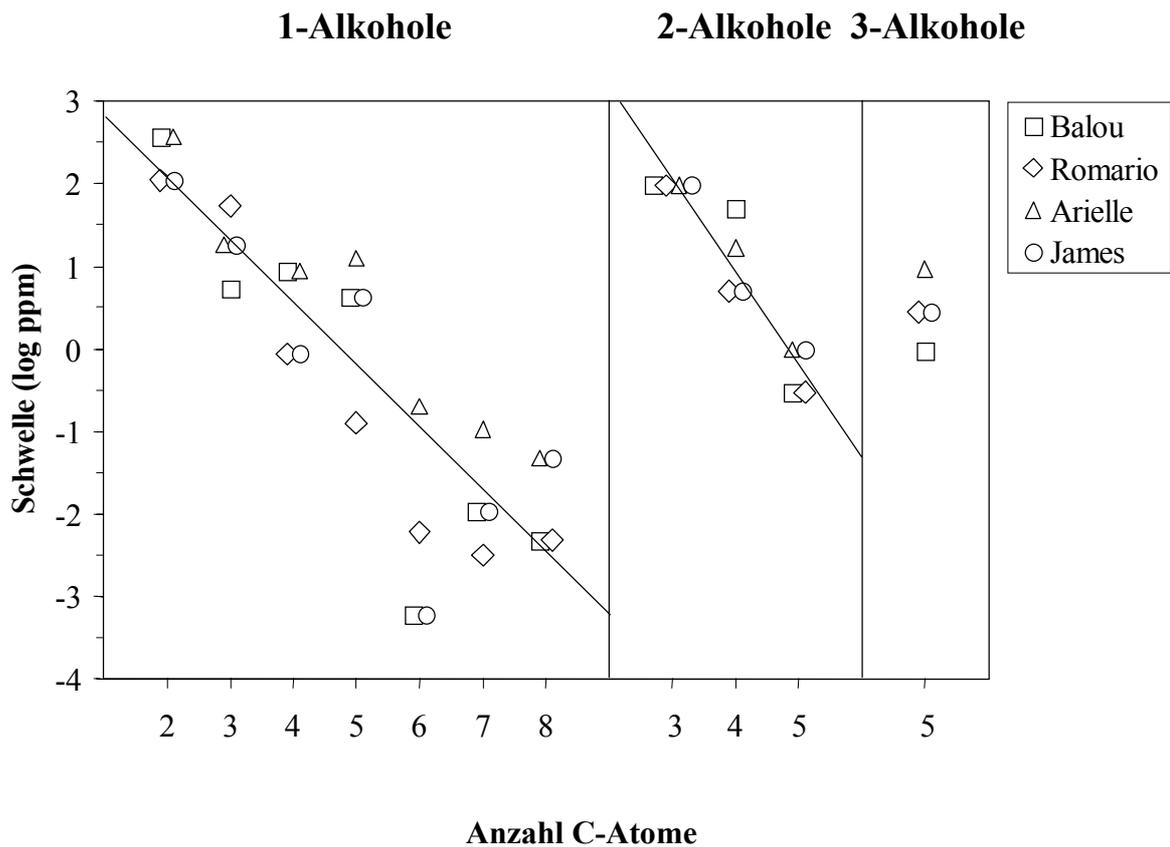


Abb. 84: Riechschwellewerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Schweinsaffen in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge (C2-C8) der aliphatischen Alkohole. ppm = parts per million

Bei den Schweinsaffen besteht, wie in Abbildung 84 zu erkennen ist, ähnlich wie bei den Totenkopffaffen, eine signifikante lineare negative Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge der 1-Alkohole (Spearman, $r_s = -0,90$, $p < 0,01$). Auch bei den drei getesteten 2-Alkoholen zeigt sich eine signifikante lineare negative Korrelation (Spearman, $r_s = -0,97$, $p = 0,01$).

n-Fettsäuren

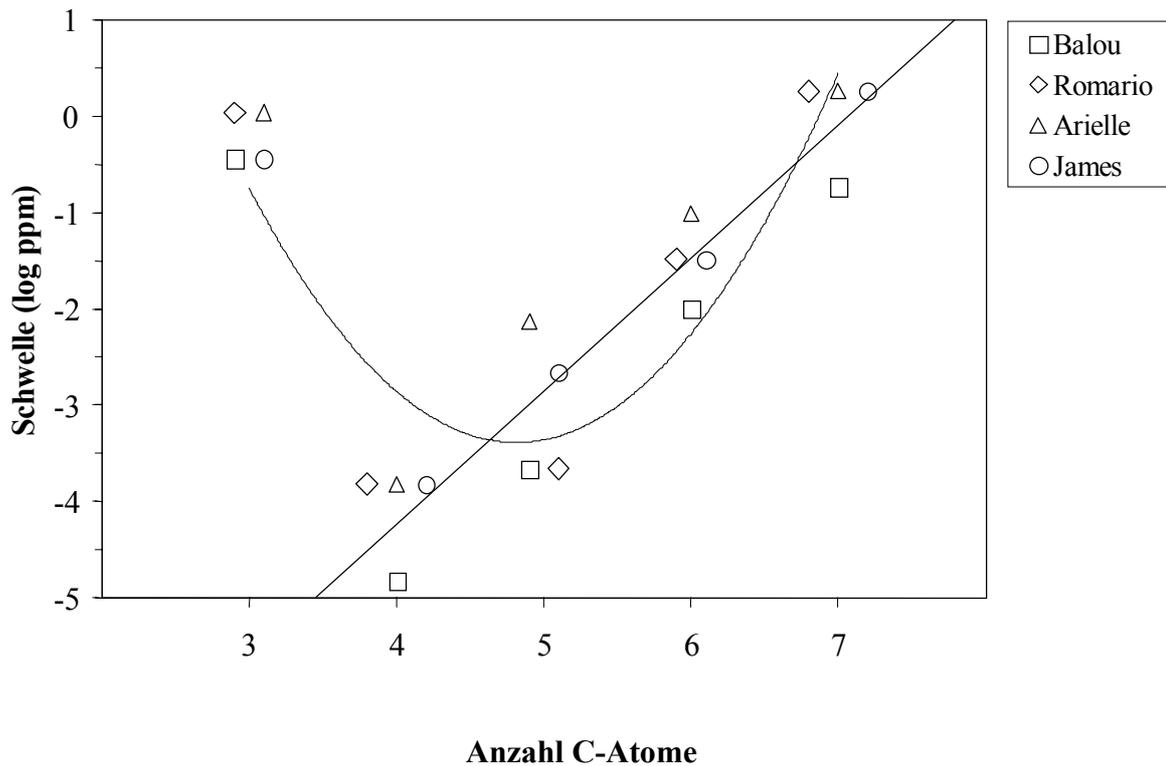


Abb. 85: Riechschwollenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Schweinsaffen in Abhängigkeit von der Kohlenstoffkettenlänge (C3-C7) der aliphatischen Fettsäuren. ppm = parts per million

Für die getesteten n-Fettsäuren konnte bei den Schweinsaffen keine signifikante lineare Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge nachgewiesen werden (Spearman, $r_s = -0,27$, $p = 0,24$). Wird allerdings n-Propionsäure, die Substanz mit der kürzesten Kohlenstoffkettenlänge, aus den Berechnungen ausgenommen, erhält man eine statistisch signifikante positive lineare Korrelation (Spearman, $r_s = 0,93$, $p < 0,01$), wie in Abbildung 85 zu sehen ist. Die Abhängigkeit der olfaktorischen Wahrnehmungsschwelle der Schweinsaffen von der Kohlenstoffkettenlänge der getesteten n-Fettsäuren wird am besten mit einer U-förmigen Funktion beschrieben (polynome Regression zweiten Grades, $r = 0,74$, $p < 0,01$).

Bei den Totenkopffaffen konnte eine signifikante lineare, negative Korrelation zwischen geruchlicher Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge der Fettsäuren (Spearman, $r_s = -0,95$, $p = 0,0004$; Laska et al., 2000) nachgewiesen werden.

Bei Klammeraffen (Hernandez Salazar et al., 2003) konnte ebenfalls eine signifikante lineare negative Korrelation zwischen der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung und der Kohlenstoffkettenlänge der n-Fettsäuren (C3-C7) festgestellt werden (Spearman, $r_s = -0,58$, $p < 0,0117$), die aber nur auf dem 5% Niveau signifikant ist.

Vergleichbare Korrelationen zwischen Riechschwellen und Kohlenstoffkettenlängen fand man auch für andere homologe Reihen von aliphatischen Substanzen wie Alkyl-Mercaptane und aliphatische Aldehyde beim Menschen (Allison & Katz, 1919; Cometto-Muniz et al., 1998), sowie für Ketone und Aldehyde beim Frosch (Ottoson, 1958). Die Tatsache, dass für diese verschiedenen Duftstoffklassen, sowie für aliphatische n-Acetat-Ester, 1-Alkohole und n-Fettsäuren bei Totenkopffaffen, Schweinsaffen, Klammeraffen, Menschen und Ratten (Cometto-Muniz et al., 1998; Laska et al. 2000; Laska & Seibt, 2002; Laska et al., 2003) eine Korrelation zwischen olfaktorischer Wahrnehmungsschwelle und Kohlenstoffkettenlänge nachgewiesen werden konnte, lässt darauf schließen, dass es sich um einen generellen, regelhaften Zusammenhang zwischen geruchlicher Sensitivität und Moleküllänge handelt, der sich nicht nur auf eine Stoffgruppe oder Tierart beschränkt.

Für einige der getesteten Substanzgruppen kann sowohl für die Totenkopffaffen, Klammeraffen als auch für die Schweinsaffen die Korrelation der geruchlichen Wahrnehmungsleistung und der Kohlenstoffkettenlänge am besten als U-förmige beziehungsweise umgekehrte U-förmige Funktion beschrieben werden. Diese Tatsache deutet darauf hin, dass die olfaktorische Sensitivität für strukturverwandte Substanzen nicht einfach linear mit dem Dampfdruck dieser Duftstoffe, der mit zunehmender Kohlenstoffkettenlänge geringer wird, zu- oder abnimmt.

Die Kohlenstoffkettenlänge eines Duftmoleküls ist ein wichtiger Faktor für die Erkennung des Stimulus durch einen Geruchsrezeptor und deren Interaktion (Kaluza & Breer, 2000), sowie für die Duftqualität die im *Bulbus olfactorius* codiert wird (Johnson & Leon, 2000). Die Rezeptormoleküle in der Sinneszellmembran besitzen jede für sich ein eigenes Antwortspektrum, das sich nur teilweise mit dem anderer Riechsinneszellen überlappt (Malnic et al., 1999; Doleman & Lewis, 2001). Betrachtet man die unterschiedlichen olfaktorischen Sensitivitäten der einzelnen Organismen für Substanzen einer homologen Substanzreihe, muss man berücksichtigen, dass die quantitative Verteilung der diversen Rezeptortypen, die, jeder für sich, selektiv auf eine begrenzte Anzahl von Kohlenstoff-

kettenlängen und funktionellen Gruppen antwortet, zwischen den verschiedenen Tierarten unterschiedlich sein kann. Das könnte erklären, warum bei einer Spezies ein regelhafter Zusammenhang zwischen olfaktorischer Sensitivität und Kohlenstoffkettenlänge einer bestimmten Substanzklasse zu beobachten ist, bei einer anderen Spezies dagegen keine oder eine andere Art der Korrelation.

Alle in dieser Studie getesteten Schweinsaffen zeigten eine sehr viel bessere olfaktorische Wahrnehmungsleistung für n-Buttersäure ($10^8 - 10^{10}$ Moleküle/cm³) als für n-Propionsäure ($10^{12} - 10^{13}$ Moleküle/cm³), obwohl diese beiden Fettsäuren benachbarte Mitglieder einer homologen Duftstoffreihe sind. Eine extrem höhere oder niedrigere olfaktorische Sensitivität einer Tierart für ein Mitglied einer homologen Reihe im Vergleich zu einem benachbarten Duftstoffmolekül, könnte man damit erklären, dass ein bestimmter Riechrezeptortyp, mit einer spezifischen molekularen Bandbreite, in einer höheren Anzahl vorhanden ist. Ein sich oft wiederholender Kontakt eines Organismus mit einem bestimmten Duftreiz, der zum Beispiel häufig im Geruchsumfeld des Tieres vorkommt oder für das Tier biologisch relevant ist, könnte dazu führen, dass eine größere Anzahl des entsprechenden Rezeptortyps exprimiert wird (Yee & Wysocki, 2001).

5.2.4.2 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von den Verzweigungen der Kohlenstoffketten

Ein weiterer Aspekt dieser Arbeit war ein Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung für Substanzen, die die gleiche Summenformel und funktionelle Gruppe besitzen, aber unterschiedliche Verzweigungen der Kohlenstoffketten haben. Dadurch sollte überprüft werden, ob es regelhafte Zusammenhänge zwischen der Position der funktionellen Gruppe und der olfaktorischen Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes gibt.

Vergleich der n- und der iso-Formen der aliphatischen Acetat-Ester

Vergleicht man die olfaktorischen Schwellenwerte der n- und der iso-Formen der Acetat-Ester, die die gleiche Anzahl an Kohlenstoffatomen besitzen, kann man in Abbildung 81 erkennen, dass die geruchliche Sensitivität der Totenkopffaffen für diese Substanzen zum Teil unterschiedlich ist. So können sie iso-Propylacetat (C5) mit olfaktorischen Schwellen-

werten von 10^{10} bis 10^{11} Moleküle/cm³ um den Faktor 100 besser wahrnehmen, als n-Propylacetat (C5), das sie in einer Konzentration von 10^{12} Moleküle/cm³ bzw. 10^{13} Moleküle/cm³ noch riechen. Dagegen ist die Sensitivität dieser Affenspezies für iso-Butylacetat (C6) mit einer Riechschwelle von 10^{14} Moleküle/cm³ deutlich schlechter als für n-Butylacetat (C6), für das sie Schwellenwerte zwischen 10^9 und 10^{12} Moleküle/cm³ erzielten. Für iso-Pentylacetat (C7) und n-Pentylacetat (C7) sind die olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen der Totenkopffaffen ähnlich und liegen bei Schwellenwerten von 10^9 bis 10^{12} Moleküle/cm³ für die iso-Form beziehungsweise 10^8 bis 10^{11} Moleküle/cm³ für die n-Form des Acetat-Esters.

Der Vergleich der olfaktorischen Schwellenwerte der n- und der iso-Formen der Acetat-Ester, bei den Schweinsaffen zeigt, wie in Abbildung 82 zu sehen ist, dass die geruchliche Sensitivität dieser Affenspezies für diese Substanzen zum Teil sehr ähnlich ist. Zum Beispiel erzielte nur Balou einen besseren Riechschwellenwert für iso-Propylacetat (C5) mit 10^{12} Moleküle/cm³ im Vergleich zur n-Form des Acetat-Esters, während die anderen Affen sowohl iso-Propylacetat als auch n-Propylacetat (C5) in einer Konzentration von 10^{13} und 10^{14} Moleküle/cm³ wahrnehmen konnten. Für iso-Butylacetat (C6) und n-Butylacetat (C6) liegen die olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen der Schweinsaffen im gleichen Schwellenbereich, und zwar zwischen 10^{10} bis 10^{12} Moleküle/cm³. Auch für iso-Pentylacetat (C7) und n-Pentylacetat (C7) sind die Riechschwellen dieser Affenspezies ähnlich. Balou und James erzielten für die iso-Form etwas bessere Schwellenwerte (10^9 bzw. 10^{10} Moleküle/cm³) als für die n-Form des Acetat-Esters. Die Geruchsschwellen von Romario und Arielle lagen mit 10^{12} Moleküle/cm³ dagegen im selben Bereich, wie die Schwellenwerte dieser Affenspezies für n-Pentylacetat mit 10^{11} und 10^{12} Moleküle/cm³.

Ein Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen der Klammeraffen für die iso- und n-Formen dieser Acetat-Ester brachte die gleichen Ergebnisse wie bei den Totenkopffaffen. Das heißt, auch diese Affenspezies war für iso-Propylacetat (10^{10} - 10^{11} Moleküle/cm³) sensitiver als für n-Propylacetat (10^{12} - 10^{13} Moleküle/cm³) und für n-Butylacetat (10^9 - 10^{10} Moleküle/cm³) sensitiver als für iso-Butylacetat (10^{12} - 10^{13} Moleküle/cm³). Für iso-Pentylacetat und n-Pentylacetat lagen ihre Riechschwellen, wie bei den Totenkopffaffen, im selben Bereich mit einer Konzentration von 10^9 Moleküle/cm³ für die iso-Form bzw. 10^8 Moleküle/cm³ und 10^9 Moleküle/cm³ für die n-Form des Acetat-Esters.

Vergleich der 1-, 2- und 3-Formen der aliphatischen Alkohole

Vergleicht man, wie in Abbildung 83 zu sehen ist, die olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen der Totenkopffaffen für die 1-, 2- und 3-Alkohole mit der Position der funktionellen Alkoholgruppe (OH-Gruppe), zeigt sich, dass die Schwellenwerte jeweils in einem ähnlichen Bereich liegen. So erzielten die Totenkopffaffen für 2-Propanol (C3) eine etwas schlechtere Riechschwelle von 10^{14} und 10^{15} Moleküle/cm³ als für 1-Propanol (C3), das sie in einer Konzentration von 10^{13} bzw. 10^{14} Moleküle/cm³ noch wahrnehmen können. Für 1-Butanol (C4) und 2-Butanol (C4) sind die olfaktorischen Schwellenwerte gleich und liegen bei 10^{13} und 10^{14} Moleküle/cm³. Auch die geruchliche Sensitivität dieser Affenspezies gegenüber 1-Pentanol (C5) und 2-Pentanol (C5), mit einer Riechschwelle von 10^{12} Moleküle/cm³ ist nur um den Faktor 10 besser als für 3-Pentanol (C5) für das die Schwellenwerte der Totenkopffaffen bei 10^{12} und 10^{13} Moleküle/cm³ liegen.

Abbildung 84 zeigt, dass es sich bei den Schweinsaffen ähnlich verhält wie bei den Totenkopffaffen. So erzielten sie für 1-Propanol olfaktorische Wahrnehmungsschwellen von 10^{14} bis 10^{15} Moleküle/cm³, der Schwellenwert für 2-Propanol lag für alle vier getesteten Tiere bei 10^{15} Moleküle/cm³. Ebenso sind die Riechschwellen der Schweinsaffen für 1-Butanol mit 10^{13} und 10^{14} Moleküle/cm³ nur um den Faktor 10 besser als für 2-Butanol, für das sie Schwellenwerte von 10^{14} und 10^{15} Moleküle/cm³ erreichten. Ihr geruchliche Sensitivität gegenüber 1-, 2-, und 3-Pentanol ist ebenfalls ähnlich. Bis auf Romario, dessen Riechschwelle für 1-Pentanol bei 10^{12} Moleküle/cm³ lag, erzielten alle Schweinsaffen für diese Substanz einen Schwellenwert von 10^{14} Moleküle/cm³. Für 2-Pentanol und 3-Pentanol lagen ihre geruchlichen Wahrnehmungsleistungen bei einer Konzentration von 10^{12} und 10^{13} Moleküle/cm³ bzw. bei 10^{13} Moleküle/cm³ (Balou, Romario und James) und 10^{14} Moleküle/cm³ (Arielle).

Eine ähnliche Tendenz zeigt sich auch beim Vergleich der humanen Riechschwellen (Cometto-Muniz & Cain, 1990; Devos et. al, 1990) für diese Substanzen mit der Position der funktionellen Alkoholgruppe.

Der Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung für Substanzen die die gleiche Summenformel und funktionelle Gruppe besitzen, aber unterschiedliche Verzweigungen der Kohlenstoffketten haben, lässt keine regelhaften Zusammenhänge erkennen. Die Ergebnisse deutet vielmehr darauf hin, dass die Position der funktionellen Gruppe für die olfaktorische Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes keine große Rolle spielt.

5.2.4.3 Abhängigkeit der olfaktorischen Sensitivität von der funktionellen Gruppe

Auch die funktionelle Gruppe eines Moleküls spielt in der Duftwahrnehmung eine wichtige Rolle und kann von einem Geruchsrezeptor erkannt werden (Gillard et al., 2002). Deshalb war ein weiteres Ziel der vorliegenden Arbeit, zu untersuchen, ob auch bei Totenkopffaffen und Schweinsaffen für verschiedenen Substanzklassen ein Zusammenhang zwischen den olfaktorischen Schwellenwerten und der funktionellen Gruppe besteht. Dazu wurden die Geruchsschwellen von n-Acetat-Estern (C4-C10), 1-Alkoholen (C2-C8), n-Fettsäuren (C3-C7), einem n-Aldehyd (n-Heptanal), einem Terpen (1,8-Cineol) und einem Thiazol (2,4,5-Trimethylthiazol) miteinander verglichen.

Abbildung 86 zeigt einen Leistungsvergleich der Totenkopffaffen für die olfaktorische Wahrnehmung verschiedener Substanzklassen. Die Geruchsschwellen der Totenkopffaffen für die n-Fettsäuren stammen aus einer früheren Arbeit (Laska et al., 2000). Da die Daten für die jeweilige Substanzklasse mit den selben Methoden und den gleichen Versuchstieren erhoben wurden, können sie direkt miteinander verglichen werden.

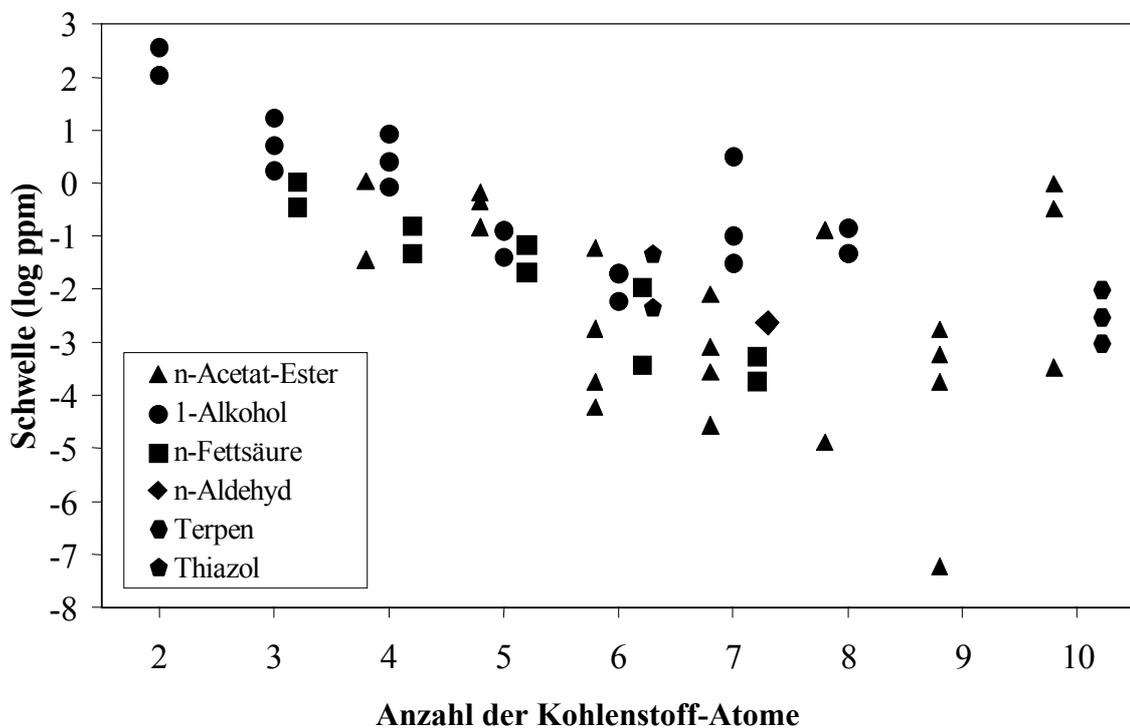


Abb. 86: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Totenkopffaffen für verschiedene Substanzklassen. ppm = parts per million.

In Abbildung 86 kann man sehen, dass die Totenkopffaffen für die aliphatischen n-Acetat-Ester am sensitivsten sind. Mit Ausnahme von n-Propylacetat, erzielten die Tiere für diese Stoffgruppe die besten Geruchsschwellenwerte. Auch für die n-Fettsäuren zeigte diese Primatenspezies sehr gute Wahrnehmungsleistungen, die in einem ähnlichen Schwellenwertbereich liegen wie die Ergebnisse für die n-Acetatester. 1-Alkohole können die Totenkopffaffen im Vergleich zu den anderen Substanzklassen am schlechtesten wahrnehmen. Vergleicht man allerdings die Riechschwellen für n-Propylacetat, n-Valeriansäure und n-Pentanol, drei Duftstoffmoleküle, deren Kohlenstoffkette aus jeweils fünf Kohlenstoffatomen besteht, kann man sehen, dass die Totenkopffaffen hier für die n-Fettsäure mit einem Schwellenwert von 10^{12} Moleküle/cm³ die höchste Sensitivität zeigen, gefolgt vom 1-Alkohol (10^{12} Moleküle/cm³). Den n-Acetat-Ester können sie mit einer Konzentration von 10^{12} bis 10^{13} Moleküle/cm³ etwas schlechter wahrnehmen, wobei sich aber die Schwellenwerte höchstens um den Faktor 10 unterscheiden. Für das n-Aldehyd (C7) und das Terpen (C10) liegen die Geruchsschwellen mit 10^{10} Moleküle/cm³ für n-Heptanal bzw. 10^{10} und 10^{11} Moleküle/cm³ für 1,8-Cineol ebenfalls in der Größenordnung der Schwellenwerte für die entsprechenden n-Acetat-Ester mit der gleichen Anzahl Kohlenstoffatome, n-Pentylacetat (10^8 - 10^{10} Moleküle/cm³) und n-Octylacetat (10^9 - 10^{13} Moleküle/cm³). Die Geruchsschwellenwerte von 10^{11} bis 10^{12} Moleküle/cm³ für das Thiazol 2,4,5-Trimethylthiazol (C6) ist mit der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung der Totenkopffaffen für den entsprechenden 1-Alkohol 1-Hexanol (10^{11} Moleküle/cm³) vergleichbar.

Abbildung 87 zeigt einen Leistungsvergleich der Schweinsaffen für die olfaktorische Wahrnehmung verschiedener Substanzklassen.

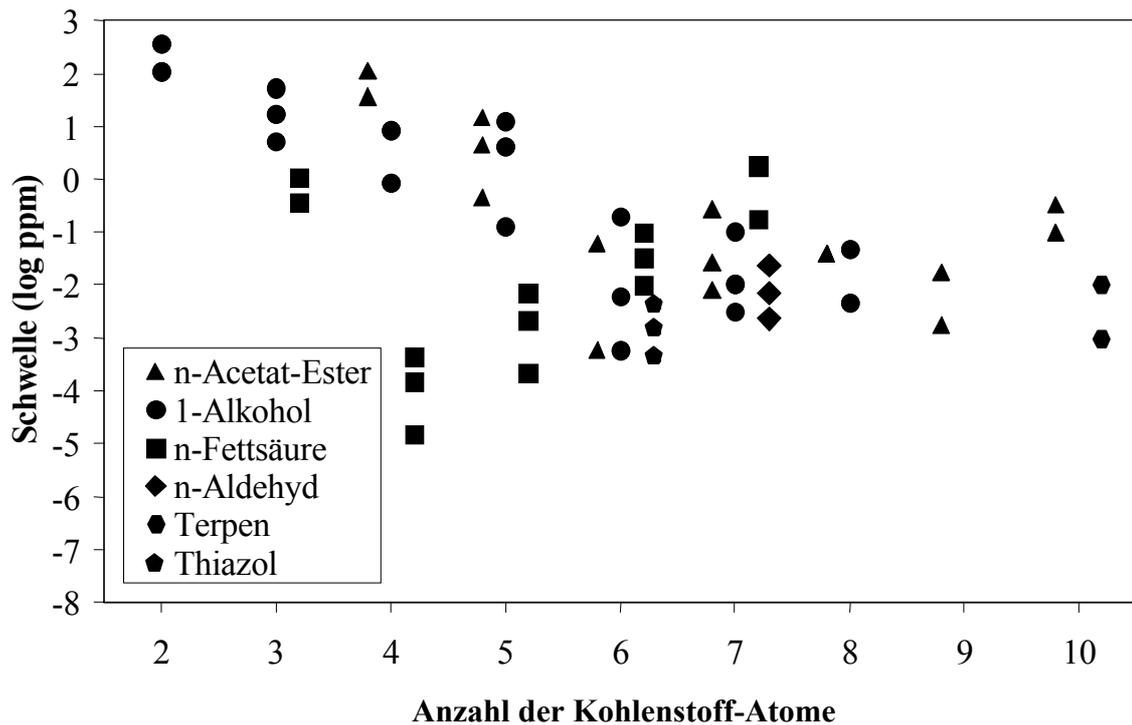


Abb. 87: Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsschwellenwerte (ausgedrückt in Gasphasenkonzentrationen) der Schweinsaffen für verschiedene Substanzklassen. ppm = parts per million.

Abbildung 87 zeigt, dass die Schweinsaffen für n-Buttersäure (10^8 - 10^{10} Moleküle/cm³) und n-Valeriansäure (10^9 - 10^{11} Moleküle/cm³) äußerst sensitiv sind. Auch für n-Propionsäure erzielten sie mit 10^{12} bis 10^{13} Moleküle/cm³ bessere Riechschwellenwerte, als für den entsprechenden 1-Alkohol n-Propanol (10^{14} - 10^{15} Moleküle/cm³). Die olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen für n-Hexansäure, mit 10^{11} bis 10^{12} Moleküle/cm³, und n-Heptansäure, mit 10^{12} bis 10^{13} Moleküle/cm³, sind dagegen etwas höher als für die entsprechenden n-Acetatester n-Butylacetat (10^{10} - 10^{12} Moleküle/cm³) und n-Pentylacetat (10^{11} - 10^{12} Moleküle/cm³) beziehungsweise 1-Alkohole 1-Hexanol (10^{10} - 10^{12} Moleküle/cm³) und 1-Heptanol (10^{10} - 10^{12} Moleküle/cm³).

Die Geruchsschwellenwerte der Schweinsaffen für die 1-Alkohole sind vergleichbar mit den Riechleistungen der Tiere für die entsprechenden n-Acetat-Ester, die die gleiche Anzahl an Kohlenstoffatomen besitzen. Nur für n-Ethylacetat (C4) erzielten die Schweinsaffen mit 10^{15} Moleküle/cm³ etwas schlechtere Schwellenwerte als für den C4-Alkohol 1-Butanol (10^{13} - 10^{14} Moleküle/cm³). Für n-Heptanal, 1,8-Cineol und 2,4,5-

Trimethylthiazol zeigten die Schweinsaffen vergleichbare olfaktorischen Wahrnehmungsleistungen mit Schwellenwerten von 10^{10} bis 10^{11} Moleküle/cm³, die in einem ähnlichen Schwellenwertbereich liegen wie die Ergebnisse für die entsprechenden 1-Alkohole. Gegenüber 1,8-Cineol sind die Tiere etwas sensitiver als für den n-Acetat-Ester n-Octylacetat, dessen Kohlenstoffkette, wie die des Terpens, aus zehn Kohlenstoffatomen besteht.

Die in dieser Studie gewonnenen Daten belegen, dass die Riechleistungen der Totenkopffaffen für aliphatische n-Acetat-Ester, n-Heptanal und n-Fettsäuren generell etwas besser sind als für die aliphatischen 1-Alkohole und 2,4,5-Trimethylthiazol. Auch für 1,8-Cineol zeigt diese Primatenspezies sehr gute Riechleistungen. Die olfaktorische Sensitivität der Schweinsaffen für kurzkettige Fettsäuren ist im Vergleich zu den restlichen Substanzklassen am höchsten. Ab einer Kohlenstoffkettenlänge von sechs Kohlenstoff-Atomen sind diese Affen für n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Heptanal und 2,4,5-Trimethylthiazol sensitiver. Die Schweinsaffen zeigen auch für 1,8-Cineol sehr gute olfaktorische Wahrnehmungsleistungen.

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit der Annahme, dass neben der Verhaltensrelevanz auch die Häufigkeit des natürlichen Vorkommens einer Substanz oder einer Substanzklasse in der chemischen Umwelt einer Spezies für die chemosensorische Fähigkeiten ausschlaggebend sein könnte.

Es ist naheliegend, die gut ausgeprägte olfaktorische Sensitivität der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für die n-Acetat-Ester, 1-Alkohole, n-Heptanal und 1,8-Cineol damit zu erklären, dass diese Duftstoffe biologisch relevant sind, weil sie möglicherweise eine Rolle bei der Nahrungssuche und -wahl spielen. Die getesteten Substanzen sind wichtige Bestandteile von Früchten und Pflanzenteilen, wobei n-Acetat-Ester, Terpene und Aldehyde, wie 1,8-Cineol und n-Heptanal einen fruchttypischen Sinneseindruck hervorrufen, während Alkohole, wie n-Pentanol zum Beispiel über deren Reifegrad (Maarse, 1991) und damit auch über deren Nährwert (Nagy und Shaw, 1980) Auskunft geben. So fliegt zum Beispiel die Fruchtfliege *Drosophila* zu gärenden Früchten und deren Duftstoffen, wie Essigsäure, Milchsäure, Ethanol und n-Pentanol. Aliphatische 1-Alkohole kommen, wahrscheinlich wegen ihres hohen Grades an chemischer Reaktivität, in der Natur in freier Form erheblich seltener vor und sind auch quantitativ in geringeren Mengen im Duft pflanzlicher Nahrung zu finden, als die aliphatischen n-Acetat-Ester, die qualitativ und quantitativ vorherrschende Komponenten in einer großen Vielzahl von Pflanzendüften

darstellen (Maarse, 1991; Knudsen et al., 1993). Da die Nahrung der Totenkopffaffen im Vergleich zu der der Schweinsaffen häufiger aus Früchten besteht, könnte das eine Erklärung dafür sein, dass *Saimiri sciureus* eine größere Sensitivität für diese Klasse von futterassoziierten Substanzen hat als *Macaca nemestrina*. Somit deuten meine Ergebnisse darauf hin, dass die olfaktorische Sensitivität in nicht-menschlichen Primaten tatsächlich eine evolutive Anpassung des Geruchssinnes an die ökologische Nische einer Spezies widerspiegelt.

Ebenso deutet die sehr gute olfaktorische Diskriminationsfähigkeit (Teubner, 1997) und Sensitivität der Totenkopf- und Schweinsaffen für kurzkettige aliphatische Fettsäuren auf die Bedeutung dieser Duftstoffklasse für diese Tiere hin. n-Fettsäuren sind wichtige Bestandteile einiger Körpersekrete und dienen der innerartlichen olfaktorischen Kommunikation (Michael et al., 1971). So enthalten zum Beispiel die untersuchten Copuline der Vaginalsekrete von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*), Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) und einigen anderen Primatenarten wie Anubispaviane (*Papio anubis*) sowie Menschen unter anderem Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, iso-Buttersäure, iso-Valeriansäure und iso-Hexansäure (Michael & Keverne, 1970a, 1970b; Michael et al., 1972, 1974, 1975), deren Anteile in Abhängigkeit vom Menstruationszyklus variieren. Den Fettsäuren in Vaginalsekreten wird die Funktion als Sexuallockstoff („sexual-attractant“) zugeschrieben (Michael et al., 1974), der bei olfaktorischer Wahrnehmung zur Stimulation der sexuellen Aktivität der männlichen Tiere führt. Viele Primaten besitzen spezialisierte, apokrine Duftdrüsen, die der Bildung von Sekreten dienen. Auch in den Körperflüssigkeiten, die der Markierung des Territoriums, der Selbstmarkierung oder zur Markierung von Weibchen durch Männchen dienen, sind Fettsäuregemische enthalten (Michael & Keverne, 1968).

Trotz der offensichtlichen Rolle, die der Geruchssinn bei der sozialen Kommunikation oder bei der Futtersuche und -auswahl in vielen Spezies spielt, sollte berücksichtigt werden, dass zum Beispiel die Spezialisierung auf eine bestimmte Nahrungsauswahl nur eine der vermutlich zahlreichen Faktoren ist, die eine ökologische Nische einer Spezies ausmachen und die ebenso die geruchliche Sensitivität wie auch die Diskriminationsfähigkeit beeinflussen. Um solche Faktoren zu identifizieren und deren Einfluss auf die olfaktorische Leistung der jeweiligen Tierart zu prüfen, sind weitere Studien erforderlich.

5.3 Chemosensibilität

5.3.1 Der Geruchssinn

Die Chemosensibilität ist vermutlich der phylogenetisch älteste Sinn. Es gibt kein Tier, das nicht für bestimmte chemische Reize empfänglich wäre (von Buddenbrock, 1952). Selbst Einzeller, wie Paramecien und Amöben, sowie die meisten anderen Invertebraten und Vertebraten zeigen eine hohe Sensitivität gegenüber chemischen Substanzen. Als sich das Leben noch ausschließlich im Wasser abspielte, erreichten diese chemischen Substanzen, die unter anderem als Signalträger dienten, mit Hilfe des Wassers als mechanisches Trägermedium direkt das entsprechende Sinnesorgan eines Organismus. Nach der Eroberung des Landes als Lebensraum wurde bei den luftatmenden Wirbeltieren Luft zum Transportmedium für Duftmoleküle.

Im Laufe der Evolution haben sich zwei chemosensible Sinnessysteme weiterentwickelt, der Geruchs- und der Geschmackssinn. Der Geschmackssinn wird auch als Nah- oder Kontaktsinn bezeichnet, da die Molekül-tragenden Substanzen unmittelbaren Kontakt zu den Sinneszellen haben müssen. Das heißt, dass ein Tier zum Beispiel erst an einer chemischen Substanz lecken muss, damit die nichtflüchtigen Moleküle zu den Geschmacksrezeptoren an den Sinneszellen gelangen können. Der Geschmackssinn ist weniger sensitiv als der Geruchssinn und dient hauptsächlich der Wahrnehmung flüssiger beziehungsweise gelöster Stoffe im Mund. Chemische Stoffe in der Gasphase, die entweder mit der Außenluft oder aus dem Mundraum in die Nase gelangen, wirken dagegen als Geruchsreize. Der Geruchssinn ist hoch empfindlich und wird auch als Fernsinn bezeichnet, da Informationen mit Hilfe mehr oder weniger flüchtiger Substanzen kilometerweit empfangen werden können (Wehner & Gehring, 1990; Hatt, 1996; Neuweiler, 2003).

Die Wahrnehmung der chemischen Qualität der Umwelt ist für alle Tiere lebensnotwendig, denn sie müssen in der Lage sein, nützliche beziehungsweise schädliche Stoffe in ihrer Umgebung zu registrieren und zu unterscheiden, damit sie dementsprechend auf sie reagieren können (Shepherd, 1993; Neuweiler, 2003). Das olfaktorische System der Vertebraten ermöglicht den Tieren eine unendliche Anzahl von flüchtigen Substanzen wahrzunehmen und zu identifizieren (Pager, 1977), die verschiedenen Substanzklassen angehören. Bei aquatisch lebenden Tieren sind die Duftmoleküle für gewöhnlich wasserlöslich. Meist handelt es sich um verschiedene Aminosäuren, die für die Nahrungs-

erkennung wichtig sind, oder um Alarmstoffe, die zum Beispiel Fische vor der Anwesenheit eines Fressfeindes warnen. Dazu gehören die Gallensalze, konjugierte Gallensäuren, die in der Galle als Natrium- oder Kaliumsalze vorliegen und von einem erbeuteten Fisch durch Verletzung der Gallenblase ins Wasser freigesetzt werden. Die für landlebende Spezies relevanten Geruchsreize bestehen überwiegend aus flüchtigen Molekülen mit einem geringen Molekulargewicht, so dass sie leicht verdampfen und von der Luft transportiert werden können (Mac Leish et al., 1999). Dazu zählen unter anderem Säuren, Alkohole und Ester die in verschiedenen pflanzlichen Nahrungsquellen enthalten sind, aromatische Komponenten, die von Blüten freigesetzt werden oder Fettsäuren, die häufig Bestandteile diverser Körperausscheidungen sind. Diese Duftsignale dienen zum Beispiel der Nahrungssuche und -auswahl, Kommunikation, Orientierung, Warnung oder sie steuern das Sexual- und Sozialleben und beeinflussen Stimmungen, Emotionen und Affekte (Mac Leish et al., 1999; Silbernagel & Despopoulos, 1991; Smith & Shepherd, 1999). Allerdings wurden diese erstaunlichen Leistungen des Geruchssinnes bisher nur bei wenigen Tierarten untersucht.

5.3.2 Morphologie der Geruchsorgane bei Wirbeltieren

Die Anatomie des Riechapparates ist bei den Vertebraten bemerkenswert ähnlich. Deshalb soll im Folgenden das Riechsystem des Menschen als Beispiel für die Vertebraten beschrieben werden.

Die beiden Nasenhöhlen sind durch eine Scheidewand, das Septum, voneinander getrennt. Wie in Abbildung 88A zu sehen ist, befinden sich in jeder Nasenhöhle drei übereinanderliegende wulstartige Gebilde, die Conchen (auch Turbinalia genannt). Diese sind vollständig mit Schleimhaut ausgekleidet. Die olfaktorische Region (*Regio olfactoria*) beschränkt sich auf einen kleinen Bereich auf der obersten Conche. Die Oberfläche der Riechschleimhaut ist mit einer 10-60µm dicken Schleimschicht bedeckt, die von den Bowman-Drüsenzellen und den Stützzellen des respiratorischen Epithels sezerniert wird. Die Kinocilien am apikalen Ende verschiedener Zellen sorgen für einen geregelten Schleimfluss. Im olfaktorischen Epithel findet man, wie Abbildung 88B zeigt, neben den Riechzellen, Stützzellen und Bowman-Drüsenzellen auch undifferenzierte Riechzellen, die Basalzellen. Riechsinneszellen werden nach einer durchschnittlichen Lebensdauer von einem Monat (28 bis 35 Tagen) durch die Ausdifferenzierung von Basalzellen erneuert.

Die olfaktorischen Sinneszellen gehören somit zu den wenigen Nervenzellen im adulten Nervensystem, die zu einer regelmäßigen mitotischen Teilung fähig sind (Shepherd, 1993).

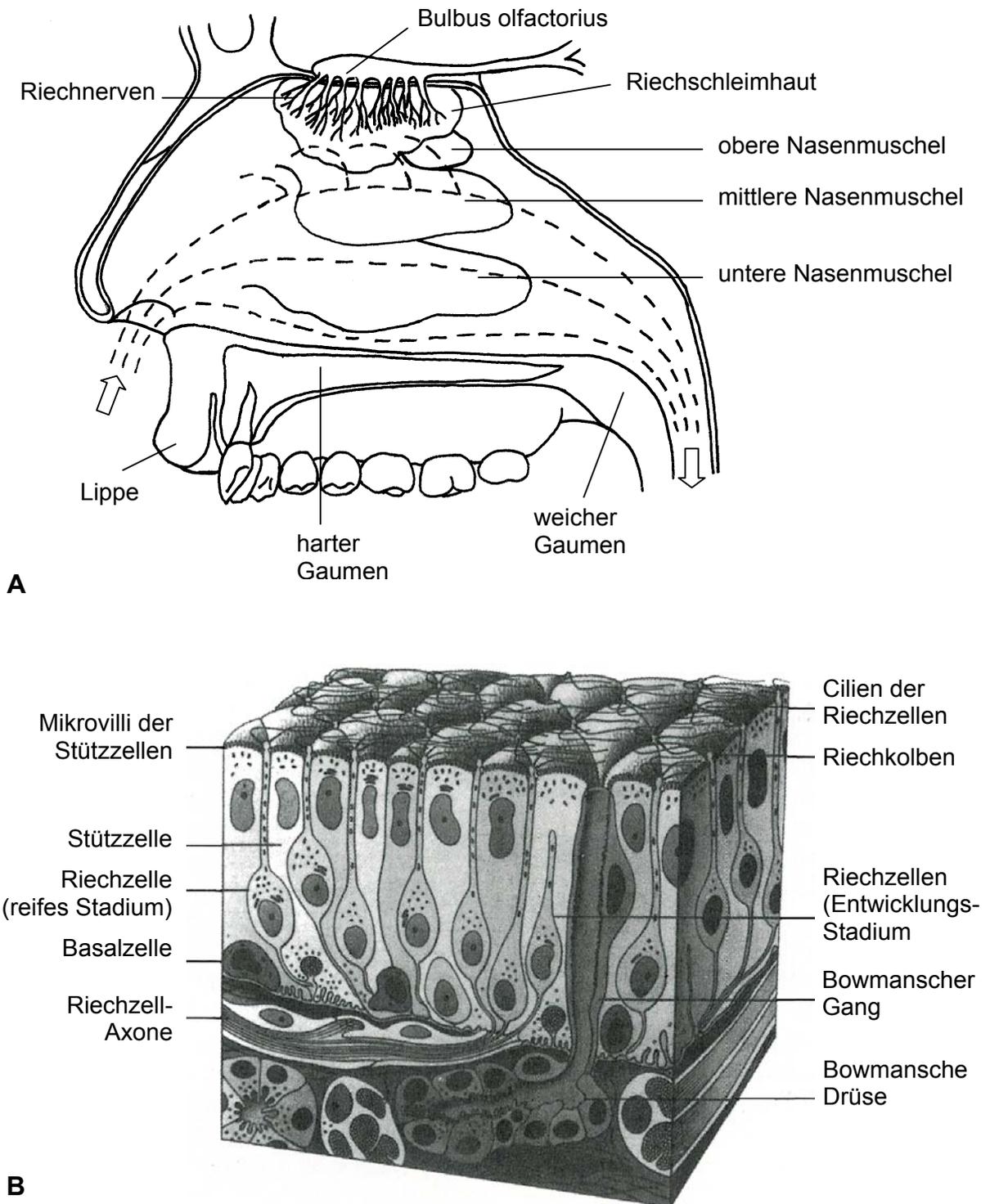


Abb. 88: *A* Lage von Riechepithel und Bulbus olfactorius beim Menschen (paramedianer Sagittalschnitt durch den Gesichtsschädel). Der Verlauf der Luftströme über den Turbinalia und der Wirbelströme über dem Riechepithel im oberen Teil der Nasenhöhle ist gestrichelt dargestellt (Nach Shepherd, 1993). *B* Aufbau der Riechschleimhaut bei Wirbeltieren (Shepherd, 1993).

5.3.2.1 Zellulärer Aufbau

Bei den Riechzellen handelt es sich um primäre bipolare Sinneszellen. Sie treten am apikalen Ende durch zahlreiche in die Schleimschicht ragende dünne Sinneshaare, den Cilien, mit der Außenwelt in Kontakt. Auf den Cilien befinden sich die Geruchsrezeptoren, an welchen die mit der Atemluft herangebrachten Duftmoleküle spezifisch gebunden werden. Am anderen Ende haben die Riechsinneszellen über ihren langen, dünnen Nervenfortsatz, das Axon, direkten Zugang zum Gehirn. Die Axone der Riechzellen, die *Fila olfactoria*, laufen zu Tausenden gebündelt durch die Siebbeinplatte, die *Lamina cribrosa*, um zusammen als *Nervus olfactorius* direkt zum Riechkolben, den *Bulbus olfactorius*, zu ziehen.

Olfaktorische Rezeptoren und Rezeptorgene

In den letzten Jahren konnten mit Hilfe molekularer Untersuchungsmethoden Gen-Familien identifiziert werden, die für duftstoffbindende Proteine codieren. Diese sogenannten olfaktorischen Rezeptorgene bilden die größte Gen-Familie im menschlichen Genom und die Grundlage einer ausgezeichneten Fähigkeit zur Geruchswahrnehmung (Buck & Axel, 1991; Lancet & Ben-Arie, 1993; Mombarts 1999). Bei Säugern umfassen diese Gen-Familien bis zu 1000 (Issel-Tarver & Rine, 1997; Young et al, 2002; Young & Trask, 2002), bei Fischen dagegen nur etwa 100 Gene (Neuweiler, 2003). Die olfaktorischen Rezeptorgene sind gewöhnlich in Gruppen auf verschiedene Chromosomen verteilt (Sullivan et al., 1996). Für jedes Geruchsrezeptorprotein ist ein eigenes Gen verantwortlich. Somit wird ein hohes Maß an Diversität unter den Geruchsrezeptoren erreicht, die für die Wahrnehmung der immensen Vielfalt an Duftstoffen benötigt wird.

Wie molekularbiologische Untersuchungen bei Säugetieren andeuten, wird in der Regel auf den Dendritencilien einer Riechzelle nur ein Rezeptortyp exprimiert. Damit ist die Spezifität dieser Riechzelle festgelegt (Buck & Axel, 1991; Reed, 1992). Solche Riechzellen eines bestimmten Rezeptortyps können über das ganze Riechepithel verstreut sein. Bei den wenigen bislang untersuchten Säugetierarten konnte nachgewiesen werden, dass die Riechschleimhaut aus drei bis vier Regionen besteht, in denen jeweils die Rezeptortypen einer Gen-Unterfamilie dominieren. Mit Hilfe der in situ Hybridisierung wurden in der Riechschleimhaut von Ratten einzelne Typen von olfaktorischen Rezeptorneuronen lokalisiert. Es zeigte sich dabei, dass jeder Rezeptortyp nur in ganz bestimmten Regionen (Expressionszonen) des Epithels, symmetrisch für beide Nasenhälften, lokalisiert

ist. Diese sogenannte „Chemotopie“ des olfaktorischen Systems gilt vermutlich nicht nur für die Riechschleimhaut, sondern auch für den Aufbau des *Bulbus olfactorius* (Adrian, 1950; Breer et al., 1992).

Olfaktorische Bindungsproteine

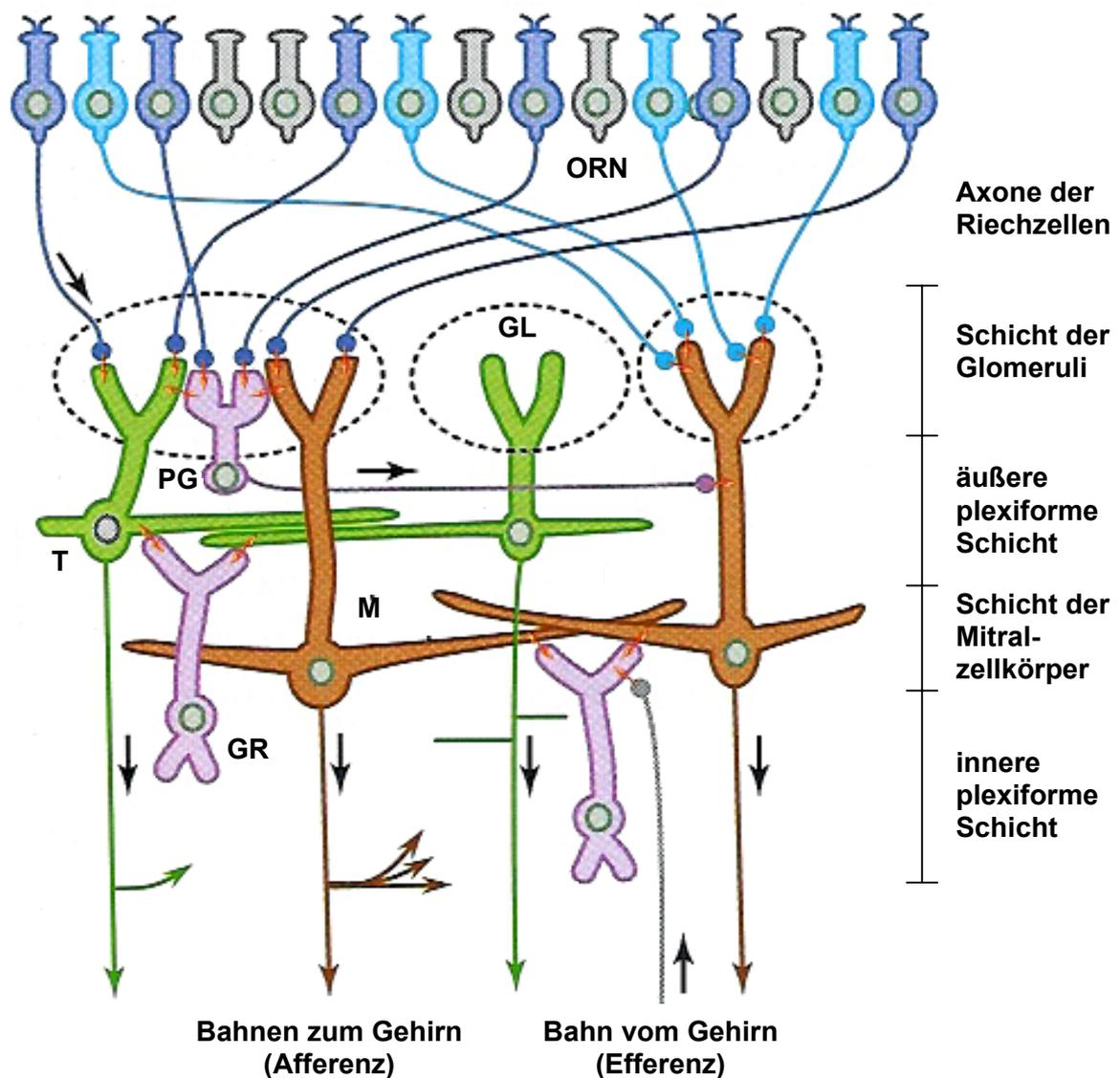
Die hydrophobe Natur der meisten Duftmoleküle, die für landlebende Tierarten von Bedeutung sind, lässt vermuten, dass spezielle Mechanismen benötigt werden, die das Duftmolekül durch den *Mucus* zu den rezeptiven Orten auf den Cilien transportieren (Vogt & Riddiford, 1981).

Im *Mucus* der Riechschleimhaut fand man neben den Riechsinneszellen kleine, lösliche Proteine, die von spezialisierten Drüsenzellen der Nasenschleimhaut sezerniert werden und Duftmoleküle binden können. Diese sogenannten olfaktorischen Bindungsproteine (Pelosi et al., 1982; Pevsner et al. 1985; Pevsner & Snyder, 1990; Snyder et al., 1989) sind für den Prozeß des Riechens nicht unbedingt notwendig (Firestein et al., 1990), tragen aber bei Vertebraten mit ihrer ausgeprägten Geruchs-Liganden-Affinität durch Konzentrationserhöhung der Duftmoleküle im *Mucus* vermutlich zur Verstärkung der neuronalen Antwort auf einen Geruchsstimulus bei.

5.3.2.2 Der Bulbus olfactorius

Der Bulbus ist nicht nur eine einfache Umschaltstation der Afferenzen, sondern bereits eine Informationsverarbeitungsstation, in der verschiedene Duftreize unterschiedliche Erregungsmuster hervorrufen. Dementsprechend sind die zellulären Elemente des *Bulbus olfactorius* in Schichten angeordnet, wie in Abbildung 89 zu sehen ist. In der Schicht der Glomeruli liegen auch Periglomerularzellen, deren Dendriten im Glomerulus synaptische Kontakte mit allen dort vorkommenden Zelltypen, den Axonen der Rezeptorzellen, den apikalen Dendriten der Pinselzellen und den apikalen Dendriten der Mitralzellen, bilden. Über den Transmitter GABA hemmen die Periglomerularzellen Mitral- und Pinselzellen benachbarter Glomeruli (vgl. auch Abbildung 91). Anschließend folgt die Schicht der Mitralzellen, in der sogenannten äußeren plexiformen Schicht. In der inneren plexiformen Schicht liegen die Körnerzellen. Diese bilden reziproke Synapsen mit den großen basalen Dendriten der Mitral- und Pinselzellen. Die Erregung einer Körnerzelle durch eine Mitral- oder Pinselzelle führt zu einer Hemmung benachbarter Mitral- und Pinselzellen.

Periglomeruläre Zellen und Körnerzellen tragen durch ihre dendrodendritischen Synapsen wesentlich zur Lateralinhibition bei. An den selben (reziproken) Synapsen wirken die Mitralzellen in umgekehrter Richtung erregend. Zusätzlich können efferente Fasern aus dem Vorderhirn den Informationszustrom aus den Mitral- und Pinselzellen kontrollieren. Durch diese Schaltung wird eine Selbst- und Umfeldhemmung sowie Desinhibition durch höhere Zentren ermöglicht (Hatt, 1996; Kahle, 1991; Neuweiler, 2003; Shepherd, 1999; Silbernagel & Despopoulos, 1991; Smith & Shepherd, 1999; Storch & Welsch, 1991; Zilles & Rehkämper, 1994).



ORN: Rezeptorzellen	PG: Periglomerularzellen	M: Mitralzellen
GL: Glomeruli	T: Pinselzellen	GR: Körnerzellen

Abb. 89: Schematische Darstellung der neuronalen Verschaltungen im Bulbus olfactorius und Einordnung der zellulären Elemente des Bulbus olfactorius in Schichten (Nach Smith & Shepherd, 1999).

Die olfaktorischen Glomeruli

Zwischen den Geruchsrezeptoren und der Hirnrinde gibt es nur eine synaptische Schaltstelle. Diese liegt in den Glomeruli, an den Ästen der Hauptdendriten der Mitralzellen des Bulbus olfactorius. Hierbei kommt es zu einer deutlichen Reduktion der Duftinformationskanäle, das heißt, die afferente Verschaltung in die Glomeruli ist hochgradig konvergent. So projizieren zum Beispiel bei der Maus etwa 10 Millionen, beim Kaninchen sogar 50 Millionen Riechzellen auf circa 2000 Glomeruli (Allison, 1952; Meisami & Sendera, 1993). Die konvergente Verschaltung verbessert das Signal/Rauschverhältnis, wodurch die Empfindlichkeit erhöht wird. Diese hohe Konvergenzrate deutet darauf hin, dass nur ein kleiner Anteil von Geruchsrezeptorzellen, die auf ein Glomerulus projizieren, aktiviert werden müssen, um den Glomerulus und die mit ihm verbundenen Mitral- und Pinselzellen mit einem signifikanten „Input“ zu versorgen (van Drongelen et al., 1978). Mit Hilfe der *in situ* Hybridisierung fand man zudem Hinweise dafür, dass Axone von Sinneszellen des gleichen Rezeptortypus auf einen gemeinsamen Glomerulus beziehungsweise auf eine begrenzte Anzahl Glomeruli konvergieren (Axel, 1995). Auf der Output-Seite der Glomeruli zeigt sich dagegen eine starke Divergenz, indem zum Beispiel beim Kaninchen etwa 2000 Glomeruli auf ca. 50.000 Mitral- und ca. 100.000 Pinselzellen projizieren (Allison, 1952).

Unter den verschiedenen Säugetierarten ist die Anzahl der Glomeruli sehr variabel. So besitzt der Mensch ca. 1000, die Ratte ca. 1500 und der Hund ca. 5000 Glomeruli (Hildebrand & Shepherd, 1997). Verschiedene Untersuchungen deuten darauf hin, dass die Glomeruli die anatomischen und funktionellen Einheiten zur Verarbeitung von Geruchsinformationen darstellen. So konnten zum Beispiel von der glomerulären Schicht Alles- oder Nichts-Potentiale als Antwort auf verschiedene Duftqualitäten abgeleitet werden (Levetau & MacLeod, 1966). Ebenso ist die Aufnahme von radioaktiv markierter Glukose in die einzelnen Glomeruli abhängig vom dargebotenen Geruchsstimulus (Lancet et al., 1981). Ferner kann ein bestimmter Duftstoff eine reproduzierbare Aktivierung eines bestimmten Glomerulus oder einer definierten Gruppe von Glomeruli im *Bulbus olfactorius* auslösen (Coopersmith & Leon, 1984), wobei ein komplexes Erregungsmuster entsteht. Die durch den jeweiligen wahrgenommenen Duftreiz am stärksten aktivierten Glomeruli sind in bestimmten charakteristischen Domänen lokalisierbar, die sich bis zu einem bestimmten Grad für diverse Gerüche überlappen können. Die Gesamterregungsmuster bleiben dennoch individuell verschieden (Smith & Shepherd, 1999). Vermutlich wird hierbei die Duftqualität durch das Muster der glomerulären Erregung codiert (Stewart

et al., 1979; Jourdan et al., 1980). In experimentellen Untersuchungen an Kaninchen zeigten benachbarte Vertreter homologer Duftstoffreihen eine Tendenz dazu, benachbarte Bereiche der Mitralzellschicht und folglich vermutlich auch benachbarte Glomeruli zu erregen (Imamura et al., 1992; Mori et al., 1992; Katoh et al., 1993).

Aber auch die Konzentration eines Duftstoffes zeigt einen deutlichen Einfluss auf die neuronale Aktivität der Glomeruli. So beschränkt sich diese auf nur einen Glomerulus oder nur eine kleine Gruppe von Glomeruli, wenn der Duftstoff sehr stark verdünnt dargeboten wird (Stewart et al., 1979). Wahrscheinlich erhalten diese Glomeruli die neuronale Information von den Riechsinneszellen, die auf den dargebotenen Duftreiz am sensitivsten reagieren. Die Tatsache, dass die Anzahl aktivierter Glomeruli mit zunehmender Konzentration des Duftstimulus ansteigt, deutet darauf hin, dass diese Glomeruli ihren „Input“ von Riechzellen bekommen, deren Rezeptoren eine niedrigere Affinität zu diesem Duftstoff besitzen (Smith & Shepherd, 1999). Diese Vorgänge bilden wahrscheinlich die Basis für die Codierung der Duftstoffkonzentration (Coopersmith & Leon, 1984).

5.3.2.3 Der olfaktorische Cortex

Mitral- und Pinselzellen bilden den einzigen Ausgang für die Informationen aus dem *Bulbus olfactorius*. Als *Tractus olfactorius* ziehen ihre Axone zur olfaktorischen Großhirnrinde, dem olfaktorischen Cortex. Parallel dazu verläuft vom Vomeronasalorgan aus eine Bahn zum *Bulbus olfactorius accessorius* und von dort weiter zu einem spezifischen Cortexareal in der Amygdala.

Der olfaktorische Cortex wird, wie in Abbildung 90 dargestellt ist, von fünf Hauptarealen gebildet: dem *Nucleus olfactorius anterior*, dem *Cortex piriformis*, dem *Tuberculum olfactorium*, der Amygdala und der *Area entorhinalis*. Jedes dieser Areale besitzt ganz bestimmte eigene Verbindungen und Funktionen. So verbindet der *Nucleus olfactorius anterior* über die vordere Kommissur, die *Commissura anterior*, den rechten und linken Bulbus. Der *Cortex piriformis* sendet seine Informationen zum mediodorsalen Thalamus, der seinerseits zum Frontalhirn projiziert. Zusätzlich zu den Informationen aus dem Bulbus erhält das *Tuberculum olfactorium* aufsteigende dopaminerge Fasern aus dem Mittelhirn. Das *Tuberculum olfactorium* ist an verschiedenen Funktionen des limbischen Systems beteiligt und projiziert seinerseits zum posterioren Hypothalamus und dem Septum. Die corticomediale Teile der Amygdala erhalten Eingänge vom *Bulbus olfactorius* und dem

Bulbus olfactorius accessorius. Die Amygdala leitet die Informationen hauptsächlich zum Hypothalamus weiter. Auch ein Teil der *Area entorhinalis* erhält olfaktorische Eingänge und projiziert zum Hippocampus (Kahle, 1991; Shepherd, 1993; Smith & Shepherd, 1999; Zilles & Rehkämper, 1994).

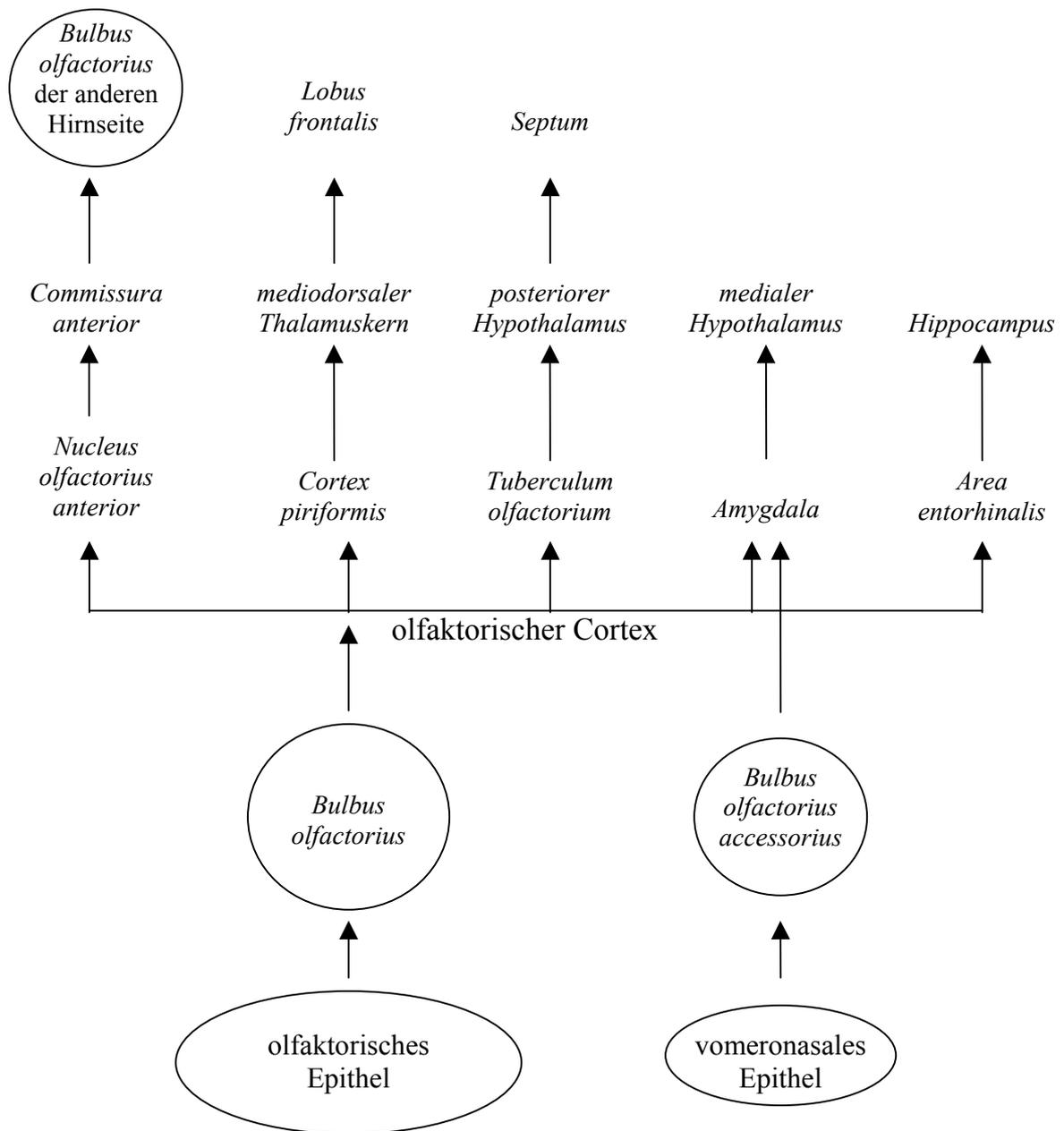


Abb. 90: Schematische Darstellung der neuronalen Verarbeitungswege des olfaktorischen und vomeronasalen Systems in Vertebraten (Nach Zilles & Rehkämper, 1994).

5.3.3 Die Wirkung von Duftstoffen auf molekularer Ebene

Mit der Atemluft gelangen die Geruchsmoleküle zum olfaktorischen Epithel in der Nasenhöhle, wo sie in der Schleimschicht (*Mucus*) absorbiert werden und weiter zu den Cilien der Riechsinneszellen diffundieren. Dort interagieren die Duftmoleküle mit den Geruchsrezeptoren, die zur Familie der 7-transmembranen, G-Protein-gekoppelten Rezeptoren gehören (Mac Leish et al., 1999).

Die molekular-rezeptive Bandbreite (MRR)

Die Rezeptormoleküle in der Sinneszellmembran können ein breites Spektrum von Geruchsstoffen binden. So sind sie für viele, aber nicht alle Duftstoffe empfindlich und besitzen jede für sich ein eigenes Spektrum, das sich nur teilweise mit dem anderer Riechsinneszellen überlappt (Malnic, 1999; Doleman & Lewis, 2001). Das stützt die Hypothese einer verteilten olfaktorischen Antwort auf Duftreize, als möglichen Mechanismus für die Wahrnehmung von Duftstoffen durch das Riechsystem (Lancet, 1986; Lancet & Pace, 1987; Lancet & Ben-Arie, 1993; Mori & Yoshihara, 1995; Hildebrand & Shepherd, 1997; Doleman & Lewis, 2001). Das für jede Sinneszelle eigene Reaktionsprofil wird auch als „*molecular receptive range*“ (MRR) bezeichnet (Mori et al., 1992; Mori & Shepherd, 1994; Mori & Yosihara, 1995; Smith & Shepherd, 1999). In vitro Versuche mit olfaktorischen Rezeptorzellen zeigten, dass strukturelle Eigenschaften der Geruchsstoffe, wie Länge der aliphatischen Kohlenstoffketten, Position funktioneller Gruppen im Molekül und Größe des Moleküls, sowie elektrische Ladung von den Sinneszellen erkannt werden können (Mac Leish et al., 1999; Smith & Shepherd, 1999). So reagiert eine bestimmte Riechzelle vermutlich mit einer molekular-rezeptiven Bandbreite, die von der Passform des Rezeptors zu den jeweiligen ausschlaggebenden Bereichen des Duftmoleküls ist (Sato et al., 1994).

In Abbildung 91 ist als Beispiel die Geruchsdifferenzierung von Aldehyden unterschiedlicher Kettenlänge durch laterale Inhibition im Bulbus olfactorius dargestellt.

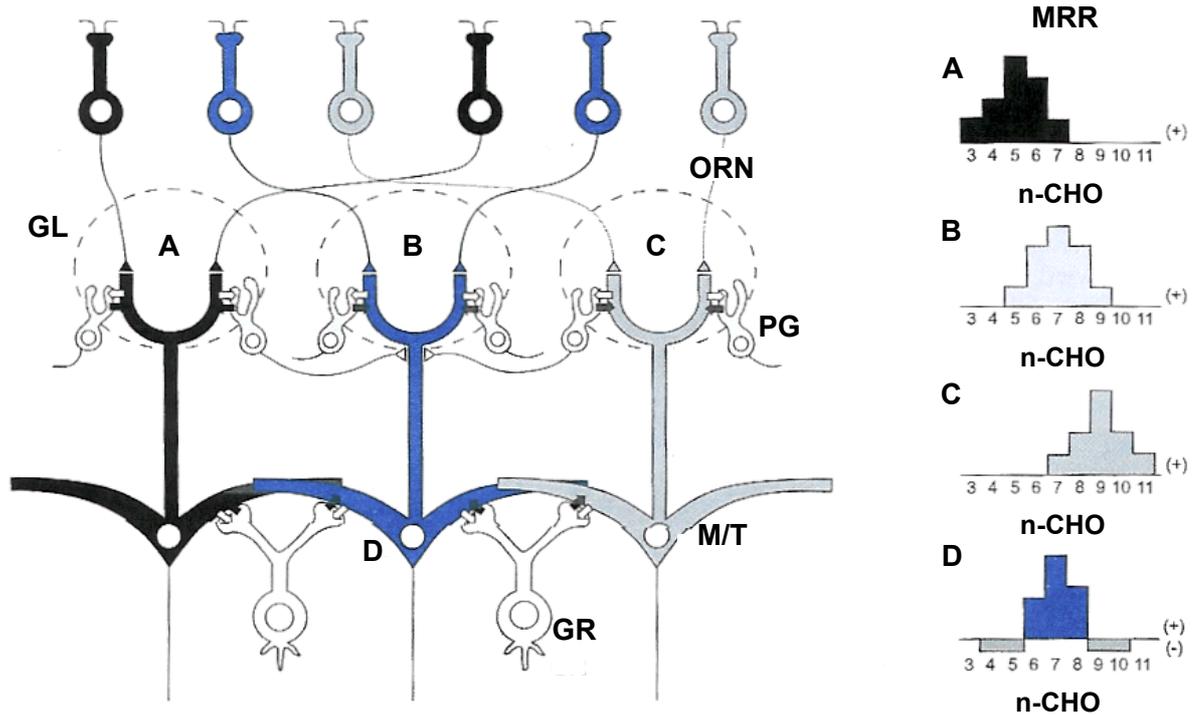


Abb. 91: Verschaltungsmodell der Geruchsdifferenzierung durch laterale Inhibition im Bulbus olfactorius. Die Glomeruli (GL) A, B und C erhalten Eingänge von rezeptorspezifischen Riechneuronen (ORN, schwarz, blau und grau). Die hellen Pfeile bezeichnen erregende Synapsen, die dunklen Pfeile hemmende Synapsen zwischen den Mitral-/Pinselzellen (M/T) und den Periglomerularzellen (PG) bzw. den Mitral-/Pinselzellen und den Körnerzellen (GR).

Rechts sind in Säule A-C jeweils die neuronalen Antworten auf Aldehyde (n-CHO) unterschiedlicher Kettenlängen dargestellt. Die Abszisse zeigt die Anzahl der Kohlenstoffatome. Durch die laterale inhibitorische Wirkung der Glomeruli A und C auf der Ebene der Körnerzellen und die der Periglomerularzellen wird die molekular-rezeptive Bandbreite (MRR) des M/T-Ausgangsneurons D von Glomerulus B auf Kettenlängen von 6-8 Kohlenstoffatomen (blaue Balken, +) eingeschränkt. Auf Aldehyde mit kürzeren oder längeren Kohlenstoffketten antwortet das Neuron D mit Hemmung (graue Balken, -) (Nach Neuweiler, 2003).

Spezialisten und Generalisten

Die klassischen Versuche am Seidenspinner zeigten, dass olfaktorische Rezeptorneurone in zwei Gruppen eingeteilt werden können (Boeckh et al., 1966). Riechsinneszellen, die nur auf ein enges Spektrum von Gerüchen ansprechen, werden als „Spezialisten“ bezeichnet. Sie reagieren vor allem auf Pheromone, wie das „sex-attractant“, das weibliche Tiere zum Anlocken der Männchen verwenden. Dagegen zählt man die Riechzellen, die auf ein breites Duftspektrum reagieren, zu den „Generalisten“. Diese olfaktorischen Sinneszellen sprechen zum Beispiel auf Düfte an, die in verschiedenen Nahrungstypen enthalten sind, wie Alkohole oder Ester (Smith & Shepherd, 1999). Da in der Regel auf den Dendritencilien einer Riechzelle nur ein Rezeptortyp exprimiert wird, bedeutet das, dass ein einzelner Rezeptortyp Affinitäten zu einer größeren Anzahl unterschiedlicher Molekültypen haben muss, um dieses breite Duftspektrum abdecken zu können (Smith & Shepherd, 1999). In Untersuchungen am Frosch (Gesteland et al., 1965) konnte beobachtet werden, dass die olfaktorischen Rezeptorzellen der Vertebraten auf ein breites Spektrum von Duftstimuli mit vielen verschiedenen Impulsentladungsmustern antworten. Seither vermutet man, dass die Riechsinneszellen der Vertebraten zu den „Generalisten“ gehören. Die Tatsache, dass bei Vertebraten keine spezialisierten Rezeptorzellen gefunden wurden, ist etwas verwirrend, denn es spricht immer mehr dafür, dass zum Beispiel Pheromone oder Pheromon-ähnliche Substanzen Verhaltensweisen wie Partnerwahl (Dorries et al., 1995) und Territorialverhalten beeinflussen. Eine mögliche Erklärung wäre, dass es spezialisierte olfaktorische Rezeptorzellen gibt, die auf Vertebratenpheromone abgestimmt sind (Smith & Shepherd, 1999).

5.3.3.1 Der olfaktorische Transduktionsmechanismus

Die Riechsinneszellen sind sogenannte primäre Sinneszellen, die von der Reizaufnahme bis hin zur Impulsfortleitung alle Funktionen selbst übernehmen. Vermutlich stellt die Bindung eines Duftmoleküls an das Rezeptormolekül in der Membran den ersten Transduktionsschritt in der olfaktorischen Sinneszelle (Primärprozess) dar. Der Kontakt zwischen Duftmolekül und Rezeptorprotein löst, wie in Abbildung 92 dargestellt ist, einen intrazellulären Signal-Verstärkungs-Mechanismus („*second messenger*“ Kaskade) aus (Breer, 1994; Mac Leish et al., 1999; Reed, 1994; Shepherd, 1993, 1994; Zufall et al., 1994).

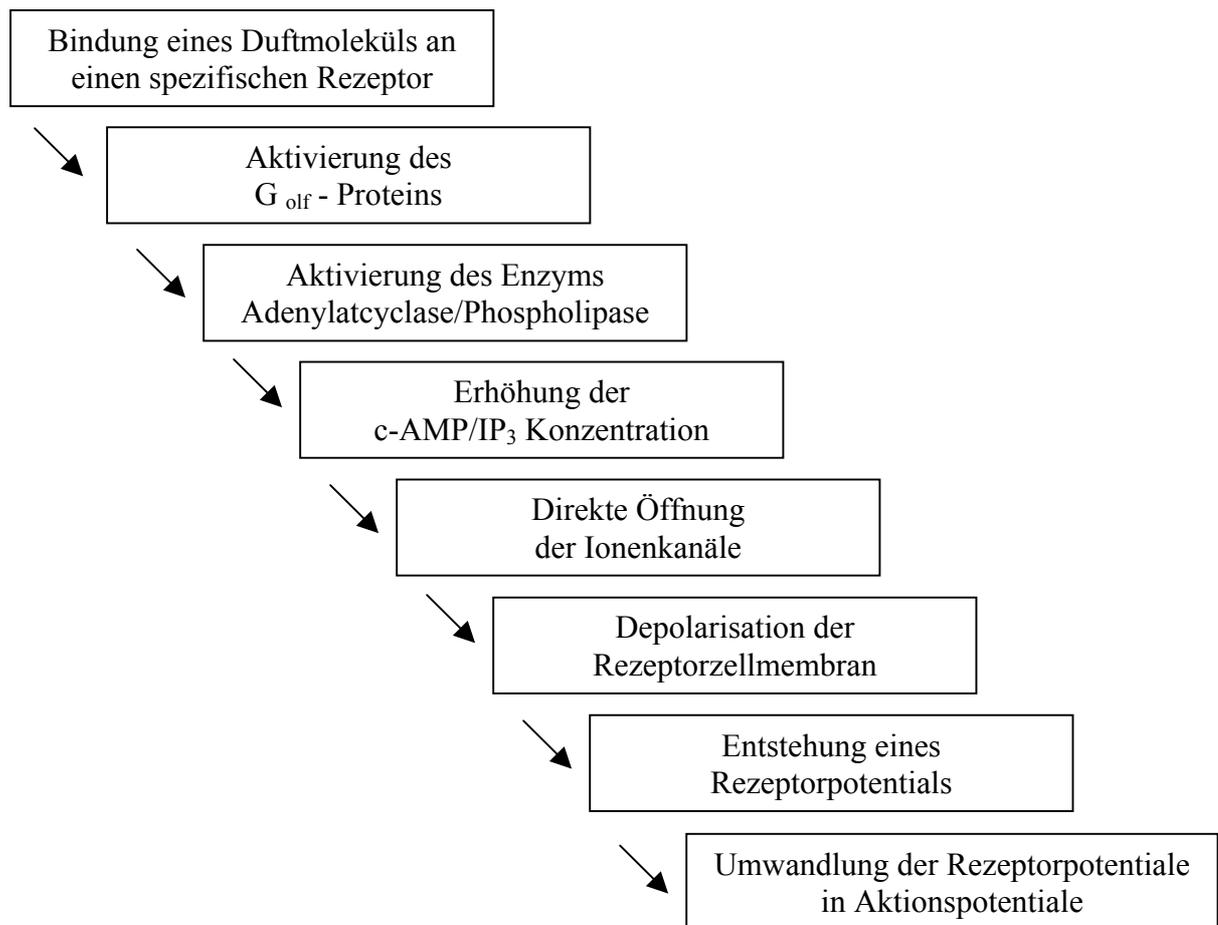


Abb.92: Schematischer Überblick über eine „second-messenger“-Kaskade.

Die Transduktion eines chemischen Duftreizes in ein elektrisches Signal der Zelle beinhaltet einen sehr effektiven intrazellulären Verstärkungsmechanismus. Die olfaktorischen Rezeptormoleküle steuern hierbei die Ionenkanäle der Rezeptormembran über zwei sekundäre Botenstoffketten, das cyclische Adenosinmonophosphat (cAMP) und das Inositoltriphosphat (IP₃). Beide Enzymketten können auf derselben Zilienmembran aktiv sein und werden vermutlich selektiv in Abhängigkeit vom jeweiligen Duftstoff aktiviert (Breer et al., 1992; Boekhoff et al., 1990; Huque & Bruch, 1986; Ronnett et al., 1993; Sklar et al., 1986). Man nimmt an, dass die zwei Botenstoffketten miteinander interagieren, das heißt, dass die IP₃ Aktivität von cAMP moduliert wird.

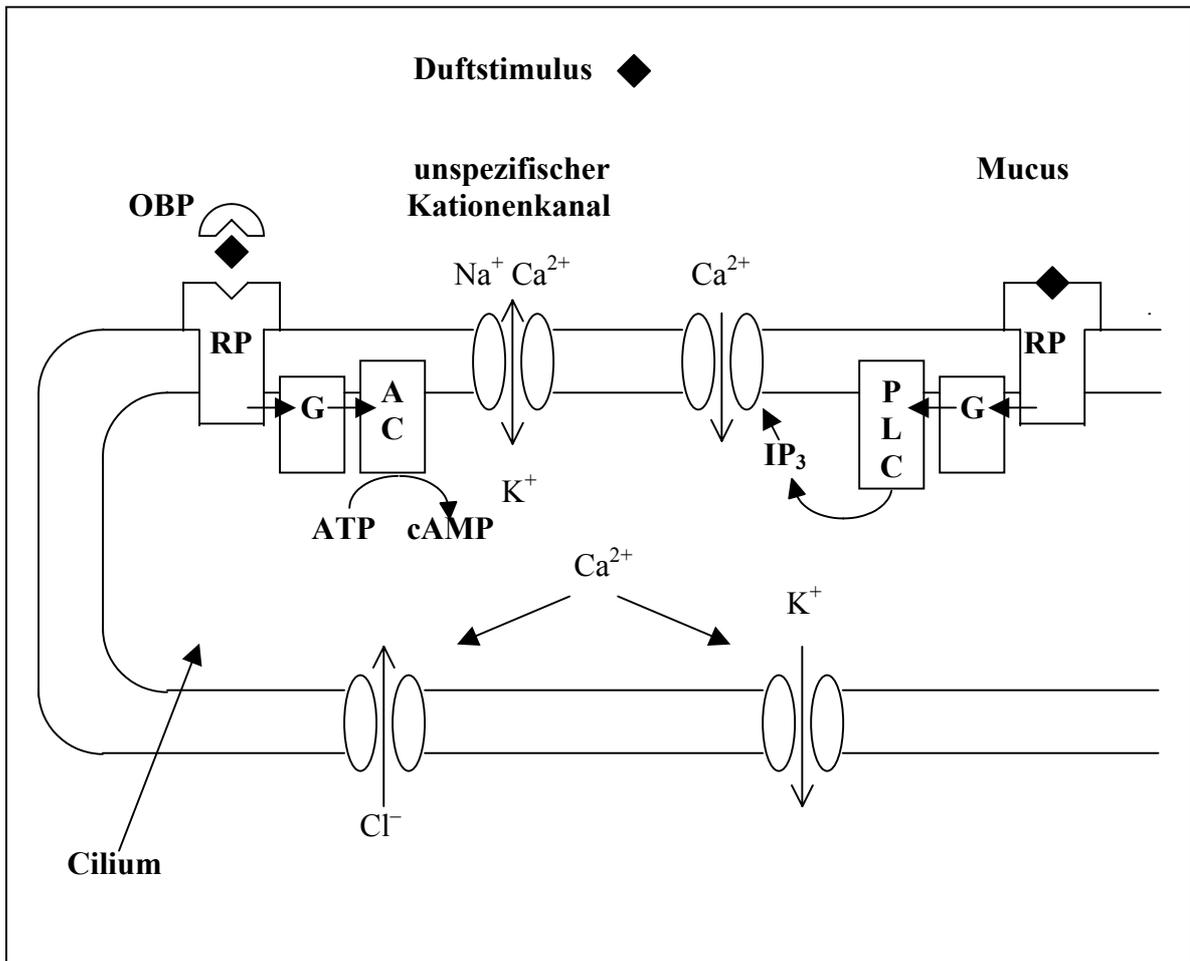


Abb.93: Schematischer Überblick über den in einer Riechsinneszelle ablaufenden Transduktionsmechanismus. OBP olfaktorisches Bindungsprotein; RP Rezeptorprotein; G olfaktorisches GTP-Bindungsprotein; AC Adenylatcyclase III; PLC Phospholipase C;

Das durch den Duftstoff angeregte Rezeptormolekül aktiviert, wie in Abbildung 93 zu sehen ist, ein olfaktorisches GTP-bindendes Protein, das wiederum seinerseits die Adenylatcyclase III zur Synthese von cyclischem Adenylmonophosphat (cAMP) anregt (Shepherd, 1993) beziehungsweise die Phospholipase C zur Synthese von IP₃. cAMP und IP₃ wirken als Second Messenger und Bindeglied zwischen den membranständigen Rezeptormolekülen für Geruchstoffe und den Ionenkanälen. Beide Enzymketten öffnen Kationenkanäle, durch die Na⁺- und Ca⁺⁺-Ionen einströmen. Die Aktivierung eines einzigen Rezeptorproteins durch ein Duftstoffmolekül kann 1.000 - 2.000 solcher c-AMP-Moleküle erzeugen und damit eine große Anzahl an Ionenkanäle öffnen (Hatt & Ache, 1994). Dies erklärt die ungewöhnlich niedrigen Schwellenwerte für bestimmte Duftstoffe. Die erhöhte Ca²⁺-Konzentration im Inneren der Sinneszelle führt wiederum zu einer

Öffnung der Cl^- -Kanäle. Durch die Kationenkanäle strömen die K^+ -Ionen dagegen durch die Sinneszellmembran nach außen, was zu einer Hyperpolarisation der Membran führt. Dadurch werden bei manchen Spezies inhibitorische Sinnesantworten generiert (Mac Leish et al., 1999).

Durch den Einstrom unspezifischer Kationen in die Zelle, kommt es zur Depolarisation der Rezeptorzellmembran und zur Entstehung eines Rezeptorpotentials. Dieses breitet sich elektrotonisch von der Cilienregion über die Dendriten bis hin zum Zellkörper aus. Unter dem Einfluss der Depolarisation werden dort Aktionspotentiale gebildet, die über das Axon zur ersten Umschaltstation, dem *Bulbus olfactorius* fortgeleitet werden (Firestein & Werblin, 1989; Mac Leish et al., 1999; Trotier, 1994). Das cAMP induziert auch eine negative Rückkopplung, die zusammen mit Ca^{2+} die Transduktion zeitlich und quantitativ begrenzt. Das ist unter anderem ein Grund dafür, dass Riecheindrücke schnell adaptieren, das heißt, man riecht einen Duft nach kurzer Zeit nicht mehr, obwohl die Konzentration in der Atemluft unverändert bleibt. Duftmoleküle können aber auch direkt an einem Ionenkanal-Molekül binden und dessen Leitfähigkeit beeinflussen (Neuweiler, 2003; Silbernagel & Despopoulos, 1991; Smith & Shepherd, 1999; Shepherd, 1993). Bei verschiedenen Tierarten gibt es unterschiedliche Kombinationen der „second messenger“-Kaskaden. Sie machen die olfaktorische Rezeptorzelle zu einer komplexen Einheit, die auf bestimmte Duftmoleküle abgestimmt ist, welche für die jeweilige Spezies relevant sind (Mac Leish et al., 1999).

Bulbus olfactorius und Glomeruli

Die kodierte Information wird von den Rezeptorzellen an die erste Verarbeitungsstelle, den *Bulbus olfactorius* weitergeleitet (Neuweiler, 2003; Smith & Shepherd, 1999). Mit Hilfe der ersten olfaktorischen Umschaltstelle, den Glomeruli, werden die Geruchsqualitäten sortiert und differenziert, das heißt, das neuronale Abbild des Geruchsstimulus entspricht dem differenzierten räumlichen und zeitlichen Aktivationsmuster der Glomeruli (Smith & Shepherd, 1999).

Das olfaktorische System muss in der Lage sein, bekannte und unbekannte Riechstoffe wahrzunehmen und zu unterscheiden. Unter Einbeziehung weiterer Neuronen und Interneuronen wie Mitralzellen, Pinselzellen, periglomerulären Zellen und Körnerzellen kommt es bereits in den Glomeruli zu Mechanismen, die die Grundlage der olfaktorischen Diskrimination bilden (Smith & Shepherd, 1999). So werden zum Beispiel Duftsignale

durch excitatorische Schaltkreise verstärkt, die inhibitorischen Schaltkreise dienen der Diskrimination der Duftstimuli (Smith & Shepherd, 1999).

Die vom olfaktorischen Bulbus zum primären olfaktorischen Cortex projizierte Information wird zu anderen cortikalen und subcortikalen Arealen weitergeleitet. Die Verschaltung vom *Cortex piriformis* zum mediodorsalen Thalamus und weiter zum *Lobus frontalis* ist wahrscheinlich für die bewusste olfaktorische Wahrnehmung zuständig. Das *Tuberculum olfactorium* gehört zum limbischen System, das kognitive Eindrücke mit der emotionalen Ebene verknüpft. Erregung von Düften, die auch ins Bewusstsein dringen und Emotion wie Motivation beeinflussen, werden über die Amygdala in den Hypothalamus und von dort in Assoziationscortices geführt. Der entorhinale Cortex projiziert zum Hippocampus und stellt so eine Verbindung zwischen Riechen und emotional/affektiv gesteuertem Handeln her. Die vielfältige Verschaltung des *Bulbus olfactorius* mit stammesgeschichtlich alten Kernen des Vorderhirns zeigt, dass der Geruch bei der Kontrolle von Emotionen und Körperfunktionen wie Stoffwechsel und Reproduktion durch Umweltfaktoren eine dominante Rolle spielt (Neuweiler, 2003; Silbernagel & Despopoulos, 1991).

5.3.4 Das Vomeronasalorgan (VNO)

Bei vielen Wirbeltieren existieren zwei getrennte Riechsysteme. Das Vomeronasalorgan, auch Jakobson-Organ genannt, ist ein zusätzliches Geruchsorgan, das bei manchen Vertebraten, wie zum Beispiel Eidechsen und Schlangen, hoch entwickelt ist und nur einigen Säugern, Schildkröten, Krokodilen und Vögeln fehlt (Smith & Shepherd, 1999).

Das Vomeronasalorgan besteht aus einem paarigen, blind endenden, flüssigkeitsgefüllten Raum, der sich über dem vorderen Gaumendach beziehungsweise in der Nasenscheidewand befindet und mit einem chemosensiblen Epithel ausgekleidet ist. Die Rezeptorgene des Vomeronasalsystems stammen von einer eigenen Gen-Familie, unabhängig von den Gen-Familien die für Riechzellen der Nasenschleimhaut codieren (Smith & Shepherd, 1999), und sprechen spezifisch schon auf geringste Konzentrationen eines Duftstoffes an.

Die Öffnung des akzessorische Riechorgans liegt bei Nagetieren in der Nasenhöhle, bei anderen Säugetieren und Reptilien hinter den Vorderzähnen im nasopalatinen Gang, dem *Ductus nasopalatinus*, der Mund- und Nasenhöhle verbindet, so dass die Geruchsstoffe mit

der Zunge zugeführt werden können (Shepherd, 1993, Storch & Welsch, 1991). Über Verengungen beziehungsweise Erweiterungen von Blutgefäßen, die das Vomeronasalorgan umgeben, wird die duftstoffbeladene Flüssigkeit aus dem Nasen- und/oder Mundraum (Wysocki & Meredith, 1987) in das Organ gesogen und wieder herausgedrückt (Neuweiler, 2003; Meredith & O'Connell, 1979). Durch diesen autonom gesteuerten Pumpmechanismus können nichtflüchtige Substanzen, die durch direkten Kontakt der Nase mit dem Substrat auf den feuchten Film der externalen Nase gelangen, in das Vomeronasalorgan hineingesogen werden. Manche Säuger weisen bezüglich ihres Vomeronasalorgans einen Geschlechtsdimorphismus auf. So ist das akzessorische Riechorgan bei Männchen in der Regel voluminöser und enthält mehr Neurone als bei weiblichen Tieren.

Die Nervenfortsätze der Riechzellen im Vomeronasalorgan ziehen als *Nervus vomeronasalis* zum akzessorischen Riechlappen, dem *Bulbus olfactorius accessorius*, der dem *Bulbus olfactorius* dorsokaudal aufliegt (Bhatnagar & Meisami, 1998; Smith & Shepherd, 1999). Im Gegensatz zum Hauptriechsystem konvergieren die ca. 250 VNO-Rezeptoren eines gleichen Typs nicht auf ein Glomerulus, sondern verteilen sich auf 10-30 Glomeruli des akzessorischen Bulbus. Von dort gelangen die Neurone weiter zu einem eng umgrenzten Gebiet in der Amygdala, das wiederum Verbindungen zum Hypothalamus und weiteren limbischen Gebieten herstellt, die das Sexualverhalten kontrollieren (Bhatnagar & Meisami, 1998; Smith & Shepherd, 1999).

Obwohl man allgemein annimmt, dass die Membranproteine im Vomeronasalorgan als Pheromonrezeptoren dienen, gibt es noch keine eindeutigen Beweise dafür, dass sie auch tatsächlich diese Funktion besitzen. Außerdem zeigte sich, dass die Wirkung des einzigen gut untersuchten Säugetierpheromons, Androstenon, beim Schwein durch das Hauptriechsystem vermittelt wird, und nicht durch das Vomeronasalorgan (Dorries et al., 1995, 1997).

5.3.5 Das trigeminale Riechsystem

Die Endigungen des *Nervus trigeminus* liegen unter anderem in der Riechschleimhaut und der Zungenoberfläche. Die Fasern können auf verschiedene Riechstoffe reagieren, wenn auch oft erst bei sehr hohen Konzentrationen. Typisch für das nasal-trigeminale System sind Empfindungen wie stechend und beißend (z.B. bei Salzsäure, Ammoniak, Chlor).

Empfindungen wie brennend-scharf (z.B. bei Piperidin, Capsaicin) sind typisch für das oral-trigeminale System. Auch bei relativ schwachen Duftreizen, wie Amylacetat und Eukalyptus, reagiert neben dem olfaktorischen auch das trigeminale System, allerdings mit einer längeren Latenzzeit und wenig ausgeprägter Adaptation. Ein trigeminale Riechsystem ist vermutlich bei allen Säugetieren vorhanden. Deshalb bleibt auch nach einer vollständigen Durchtrennung des *Nervus olfactorius* ein reduziertes Riechvermögen erhalten. Der Unterschied zwischen gewöhnlichen und reinen Riechstoffen (von Skramlik, 1948) liegt darin, dass gewöhnliche Riechstoffe gleichzeitig olfaktorische Sinneszellen und Endigungen des *Nervus trigeminus* erregen, wie es zum Beispiel bei Essig-, Propion- und Buttersäure der Fall ist. Reine Riechstoffe vermitteln allein olfaktorische Erregungen, so zum Beispiel Valerian-, Capryl- und Capronsäure. Da die Schwellen für die Trigeminusreizung wesentlich höher liegen und die Riechschwellenkonzentrationen für den *Nervus trigeminus* mithin unterschwellig sind (Gruch, 1957; Neuhaus, 1953), hat das trigeminale Riechsystem keinen Einfluss auf die Riechschwellenbestimmung.

5.4 Entwicklungs-Trends im Riechsystem der Vertebraten

Anatomische Merkmale bei Halbaffen und Neuweltaffen sowie allgemeine Verhaltensweisen der Primaten geben Hinweise dafür, dass der Geruchssinn auch bei diesen Tieren eine wichtige Rolle spielt. Der Vergleich verschiedener Merkmale, wie zum Beispiel Aufbau des Riechsystems und geruchsorientiertes Verhalten, der Primaten, einschließlich dem Mensch, und anderer Vertebraten, dient dazu, adaptative Entwicklungen und ökologische Zusammenhänge zu verstehen.

5.4.1 Pseudogene

Beim Menschen weisen von den ca. 1000 olfaktorischen Rezeptorgenen über 60% eine oder mehrere Störungen in ihrer Sequenz auf, was zu einer funktionellen Inaktivierung des codierten Proteins führt (Gilad et al., 2003; Glusman et al., 2001; Zozulya et al., 2001; Zhang & Firestein, 2002). Die Maus, die ein ähnlich großes Repertoire an Rezeptorgenen hat, besitzt dagegen nur ungefähr 20% solcher sogenannten Pseudogene (Gilad et al., 2003; Young et al., 2002; Young & Trask, 2002; Zhang & Firestein, 2002).

Eine Studie, in welcher die Sequenzen der Geruchsrezeptorprotein-codierenden Regionen von Menschen (*Homo sapiens*), Schimpansen (*Pan troglodytes*), Gorillas (*Gorilla gorilla*), Orang-Utans (*Pongo pygmaeus*) und Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) verglichen wurden, zeigte, dass der Anteil der olfaktorischen Rezeptor-Pseudogene im menschlichen Genom doppelt so hoch ist, wie bei den anderen getesteten Primatenspezies, deren Anteil wiederum signifikant höher liegt als bei der Maus (Gilad et al., 2003). Die Ergebnisse anderer genetischer Studien an Primaten zeigten, dass bei Altweltaffen wie den Makaken vermutlich noch etwa 700 funktionsfähige olfaktorische Rezeptorgene erhalten sind. Bei Neuweltaffen, wie zum Beispiel den Totenkopf- und Klammeraffen, sind wahrscheinlich sogar noch alle 1000 Rezeptorgene voll funktionsfähig (Glusman et al., 2001; Rouquier et al., 2000).

Gilad und Kollegen (2003) erklären sich dieses Phänomen wie folgt. Menschen besitzen olfaktorische Rezeptorgene (OR Gene), die in drei Gruppen eingeteilt werden können:

- 1) OR Gene, die für alle Primaten unbedingt erforderlich sind und deshalb auch beim Menschen auf Grund eines bestehenden Selektionsdrucks intakt bleiben;
- 2) OR Gene, die für Menschen nicht wichtig, aber für die anderen Primatenarten essentiell sind;
- 3) OR Pseudogene, die beim Menschen ihre Funktion verloren haben.

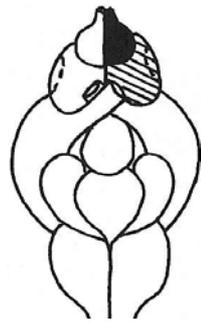
Die beiden letzten Gruppen könnten die hohe Rate nicht funktionsfähiger OR Gene erklären, die in der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Menschen beobachtet werden kann (Gilad et al., 2003). Diese Untersuchungen zeigten also einen sehr viel schnelleren funktionellen Verfall der größten Säugetier Genfamilie in der menschlichen Entwicklungsgeschichte im Vergleich zu den restlichen getesteten Primatenarten. Das Vorhandensein vieler OR Gene, die einen Polymorphismus aufweisen, bezüglich einer intakten beziehungsweise gestörten codierenden Region, deutet darauf hin, dass dieser Prozess beim Menschen vermutlich weiter anhält (Gilad & Lancet, 2003).

Wahrscheinlich ist der Mensch nicht mehr so stark auf seinen Geruchssinn angewiesen wie die Menschenaffen, deren bestimmte sozialen Verhaltensweisen und die Partnerwahl vermutlich durch das Riechsystem beeinflusst werden (Michael et al., 1982; Michael & Zumpe, 1982; Savic et al., 2001; Ferris et al., 2001). Allerdings ist es nicht bewiesen, dass die OR Gene für diese Funktion verantwortlich sind. Dennoch ist es verführerisch anzunehmen, dass das Nachlassen des evolutiven Drucks, zu einer höheren Rate von Störungen in den humanen Rezeptorgenen führt (Gilad et al., 2003).

Allgemein schließt man aus diesen Ergebnissen, dass die Abnahme der Anzahl funktionsfähiger olfaktorischer Rezeptorgene bei Menschen und Altweltaffen eine verminderte Leistungsfähigkeit des Riechsystems der Primaten gegenüber anderen Säugetieren, wie zum Beispiel Nagetiere oder Hunde, erklären könnte (Rouquier et al., 2000). Allerdings zeigen wiederum die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sowie andere Studien, dass Primaten im Vergleich zu diesen sogenannten „makrosmaten“ Tierarten durchaus zu sehr guten Riechleistungen fähig sind und diese für verschiedene Duftstoffe sogar in ihren Leistungen übertreffen (Laska et al., 2004; Laska & Seibt, 2002a, 2002b; Hernandez Salazar et. al, 2003). Diese Beobachtungen deuten darauf hin, dass die Anzahl funktionsfähiger olfaktorischer Rezeptorgene keine zuverlässigen Rückschlüsse auf die Leistungsfähigkeit des Riechsystems zulassen.

5.4.2 Vergleich der geruchsverarbeitenden Strukturen

Abbildung 94 und 95 zeigen, dass unter den Vertebraten die geruchsverarbeitenden Strukturen wie der *Bulbus olfactorius* und der olfaktorische Cortex unterschiedlich stark ausgeprägt sind. Bei Fischen und Amphibien nehmen sie ca. ein Sechstel des Gesamtgehirnvolumens ein. Einige Säugetiere haben einen, im Verhältnis zum restlichen Gehirn, relativ großen *Bulbus olfactorius*. So bei einer Gruppe kleiner, nachtaktiver, insektenfressender Säuger, für die der Geruchssinn von großer Bedeutung ist (Rogers, 1989). Zu diesen basalen Insectivoren gehört der Igel, dessen olfaktorischer Bulbus den größten Teil des Endhirns bildet. Seine Größe beträgt etwa 17% des gesamten Telencephalonvolumens. Somit besitzt dieser primitive Säuger ein Riechhirn, das sowohl im Verhältnis zu seinem Körpergewicht, wie auch im Verhältnis zu seinem Gesamtgehirnvolumen, größer ist als der Bulbus anderer Insectivoren und Halbaffen (Bretting, 1972). Aber auch beim Tupaja und den Halbaffen hat der *Bulbus olfactorius* noch eine beträchtliche Ausdehnung (Kahle, 1991). Das Riechhirn der Vögel, Meeressäuger und der echten Affen ist dagegen verhältnismäßig klein. Bei den Altweltaffen und Menschenaffen ist der *Bulbus olfactorius* mit einer Größe von ca. 0,12% beziehungsweise 0,07% des Gesamtgehirnvolumens, kleiner als bei den Halbaffen (ca. 1,75%) oder Neuweltaffen (ca. 0,18%) (Baron et al., 1983; Stephan et al. 1970). Der Mensch hat unter allen Simiern, mit einer Größe von ca. 0,01% des gesamten Gehirnvolumens, den kleinsten *Bulbus olfactorius* (Bretting, 1972; Stephan et al. 1970). Hier ist das Riechhirn, wie in Abbildung 95 zu sehen ist, an der Hirnbasis in die Tiefe abgedrängt worden, so dass es nicht mehr auf der Seitenansicht des Gehirns erscheint (Kahle, 1991).



Lachs
Salmo



Frosch
Rana



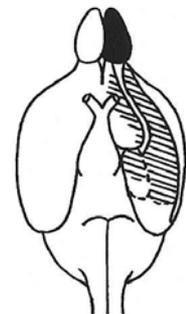
Alligator
Alligator



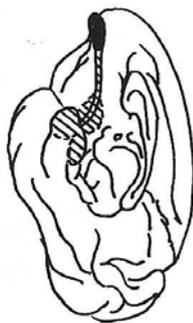
Taube
Columba



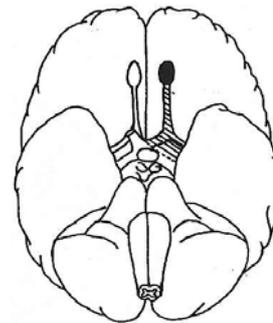
Igel
Erinaceus



Ratte
Rattus

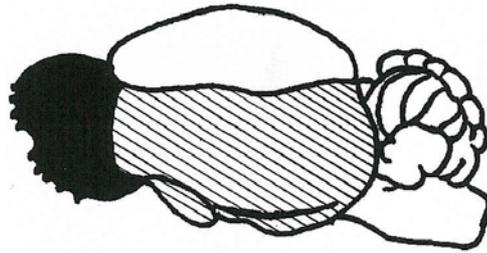


Rhesusaffe
Macaca

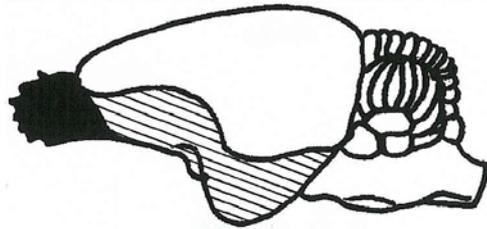


Mensch
Homo

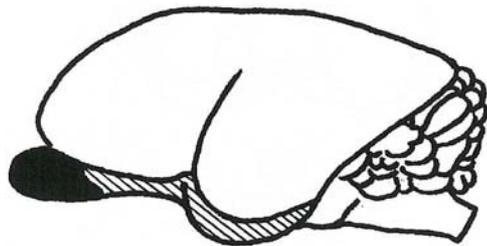
Abb. 94: Schematische Darstellung verschiedener Vertebratengehirne (ventrale Ansicht; Rhesusaffe: Sagittalschnitt). Die schwarzen Flächen bezeichnen die relative Größe des olfaktorischen Bulbus, die straffierten Flächen die Verbreitung der Projektionen vom olfaktorischen Bulbus (Nach Farbman, 1992; Kahle, 1991; Stoddart, 1980)



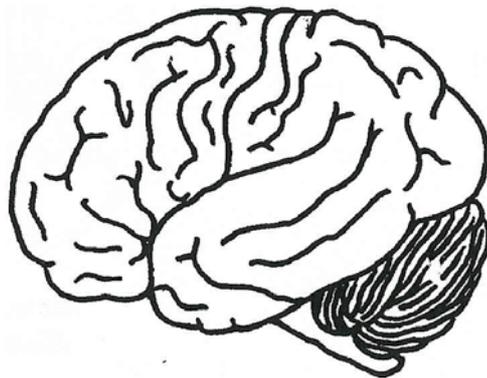
Igel
Erinaceus



Tupaja
Tupaia



Lemur
Lemur



Mensch
Homo

Abb.95: Vergleich des Riechhirns (Paleopallium) im Säugerhirn. Die schwarzen Flächen bezeichnen die relative Größe des Bulbus olfactorius, die straffierten Flächen den Lobus piriformis . Beim Menschen ist das Riechhirn an der Hirnbasis in die Tiefe abgedrängt worden und erscheint nicht mehr auf der Seitenansicht des Gehirns (Nach Kahle, 1991).

5.4.3 Einschätzung der olfaktorischen Leistungsfähigkeit anhand eines allometrischen Vergleichs der geruchsverarbeitenden Strukturen

Einige Autoren sind der Meinung, dass ein relativer Größenverlust einer bestimmten Gehirnstruktur vermutlich mit einer verminderten Bedeutung dieser Region korreliert (Baron et al., 1983; Farbman, 1992). So könnte zum Beispiel die Reduktion der relativen Größe des *Bulbus olfactorius* bei den Primaten darauf hindeuten, dass für sie der Geruchssinn im Laufe der Evolution immer unwichtiger wurde. Der Sehsinn gewann dagegen immer mehr an Bedeutung und der Gehirnteil, der visuelle Reize verarbeitet, wurde von den Halbaffen über die Neuweltaffen bis hin zu den Altweltaffen immer größer. Diese Hypothese wird durch verschiedene Beispiele aus dem Tierreich unterstützt. Frugivore Fledermäuse, die in der Lage sein müssen, den Reifegrad der Früchte zu erriechen, besitzen einen stärker entwickeltes Riechhirn als Fledermäuse, die ihre Beute mit Hilfe der Echoortung finden (Frahm, 1985; Laska & Schmidt, 1986). Ebenso hat der Truthahngeier, der sich von Aas ernährt und seine Beute durch den Verwesungsgeruch ortet, einen größeren olfaktorischen Bulbus als der schwarze Geier, der sein Futter mit Hilfe des optischen Sinns aufspürt (Bubien-Waluszewska, 1981). Auch bei der Bodenbewohnenden Spitzmaus sind der olfaktorische Bulbus und Cortex besser ausgeprägt als bei der Baumbewohnenden (Negus, 1958), deren Gehirnstrukturen zum Großteil für das visuelle System ausgerichtet sind.

Manche Autoren verwenden andere zum Riechsystem gehörende Strukturen, wie zum Beispiel die relative Größe der Nasenregion (Rogers, 1989), um die Bedeutung des Geruchssinnes für eine Spezies abzuschätzen. So gilt das Riechvermögen eines Tieres als um so sensibler und differenzierter, je größer und komplexer die Turbinalia gefaltet sind, was den langen Schnauzenschädel von Hunden und Füchsen erklärt, der hauptsächlich aus den Nasenhöhlen besteht. Dagegen werden Tiere mit relativ kleinen Nasenräumen, wie sie die meisten Fische, viele Fledermausarten und Primaten aufweisen, generell zu den „Schlechtriechern“ gezählt (Neuweiler, 2003).

Der allometrische Vergleich der olfaktorischen Gehirnstrukturvolumen oder der absoluten Größe der Riechschleimhäute als Grundlage zur Vorhersage der chemosensorischen Leistung einer Spezies ist allerdings nicht ganz unumstritten. So ist zum Beispiel die Bestimmung der Strukturen, die am olfaktorischen System beteiligt sind, häufig recht

schwierig. Besonders beim olfaktorischen Cortex und manchmal auch beim *Bulbus olfactorius* ist keine deutliche Abgrenzung zu den umgebenden Hirnbereichen möglich (Haberly, 1990). Außerdem können Spezialisierungen, wie die Anpassung an einen aquatischen Lebensraum, zu Verzerrungen der Beziehung zum Gesamtvolumen führen.

5.4.4 Abhängigkeit der olfaktorischen Leistungsfähigkeit von der biologischen Relevanz

„Wie gut ist der Geruchssinn von Hunden wirklich? Diese Frage wird immer wieder gestellt, aber sie lässt sich nicht beantworten. Es kommt darauf an, was ein Hund riecht. Hunde sind an manchen Duftstoffen wesentlich mehr interessiert als an anderen. Ein Weinkenner oder Parfümhersteller nimmt vermutlich Geruchsstoffe wahr, die einem Hund entgehen, weil letzterem dafür sowohl die Motivation als auch das Geschick (oder vielmehr das Interesse) fehlen. Wenn Hunde einen Rosengarten betreten, hält sich ihre Begeisterung in Grenzen. Aber was Hunde riechen müssen oder riechen möchten, das riechen sie um ein Vielfaches besser als wir.“ (Masson, 2004)

Sinnesleistungen spiegeln bekanntlich häufig eine Anpassung an die jeweilige ökologische Nische einer Spezies wieder. Experimentell belegte Beobachtungen zeigten, dass alle Tiere sämtliche ihnen gebotenen Sinnesreize nutzen, um in einer möglichst optimalen Weise auf ihre Umwelt zu reagieren. Wann immer es ihnen möglich ist, nutzen sie neben visuellen also auch akustische, taktile, olfaktorische und gustatorische Signale.

Dennoch werden heutzutage immer noch ganze Tiergruppen pauschal, zum Beispiel anhand der oben erwähnten anatomischen Merkmale, als „Makrosmaten“ oder als „Mikrosmaten“ eingeteilt, das heißt, Tiere mit einem sehr guten beziehungsweise einem schlecht entwickelten Geruchssinn. So zählt man zum Beispiel Raubtiere und Nagetiere generell zu den „Gutriechern“ und Primaten zu den „Schlechtriechern“, ohne zu berücksichtigen, dass einzelne Spezies zum Teil sehr unterschiedliche Lebensweisen entwickelt haben.

Eine Reihe von Beispielen zeigt, dass eine ökologische Sichtweise von olfaktorischen Fähigkeiten, welche die Sinnesleistungen mit der Verhaltensrelevanz von Duftstimuli in Verbindung bringt, eine vielversprechendere Annäherung in der Einschätzung der

Signifikanz des Geruchssinnes für eine bestimmte Spezies bietet, als etwa ein Vergleich der geruchsverarbeitenden Strukturen.

Bei Hunden ist zum Beispiel die Oberfläche des olfaktorischen Epithels um ein Vielfaches größer als beim Menschen. Gute Diskriminationsleistungen (Krestel et al., 1984) zeigen sie aber nur bei Duftstimuli, die für sie ökologisch relevant sind. Ökologisch nicht relevante Gerüche können sie schlechter oder gar nicht unterscheiden (Takagi, 1989; Onoda et al., 1981; Tanabe et al., 1975; Neuhaus, 1953, 1957). Ebenso besitzt die Ratte, die seit jeher zu den Makrosmaten gezählt wird, relativ zum Restgehirn, einen größeren Anteil geruchsverarbeitender Strukturen und eine größere Anzahl olfaktorischer Rezeptoren als der sogenannte Mikrosmat Mensch. Dennoch ist der Mensch der Ratte in der Wahrnehmung von Fettsäuren überlegen und erzielt deutlich bessere Geruchsschwellenwerte (Gruch, 1957; Laing, 1975). Und selbst die zu den Mikrosmaten gehörende Fledermaus ist für Duftstoffe wie Ethanol, Propanol und Essigsäure-Ester sensitiver als die Ratte (Laska, 1990b).

Der Igel, der gegenüber den Primaten einen extrem großen *Bulbus olfactorius* besitzt, zeigt für Essig-, Propion-, Butter- und n-Valeriansäure keine wesentlich besseren Geruchsschwellenwerte als der Mensch (Bretting 1972).

Der Vergleich von Riechschwellen für die Bestimmung der olfaktorischen Leistungsfähigkeit ist nicht ganz unproblematisch. Die Kategorisierung anhand hoher oder niedriger Schwellenwerte scheint insofern von begrenzter Aussagekraft, da von der immensen Vielzahl natürlich vorkommender Duftstoffe, auf die ein Organismus in seinem Leben trifft, nur jeweils ein, oft willkürlich herausgegriffener, Bruchteil getestet werden kann. Vielmehr ist es notwendig, eine ganze Reihe von Studien durchzuführen, die Wahrnehmungs- und Diskriminationsleistungen mit einbeziehen für biologisch relevante und weniger relevante Düfte. Dazu müssten für die Untersuchung der olfaktorischen Leistungsfähigkeit diverser Tierarten vergleichbare Meßmethoden eingesetzt werden und auch die tatsächliche Verhaltensrelevanz der Geruchsinformation für die jeweilige Spezies ermittelt werden. Außerdem darf man nicht vergessen, dass in der natürlichen Umwelt eines Tieres die Duftstimuli in der Regel nicht separat, sondern in Duftgemischen vorkommen (Albone, 1984).

5.4.5 Welche Bedeutung hat der Geruchssinn für Primaten?

Erst seit den letzten Jahren gibt es systematische Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes bei Primaten wie Totenkopffaffen, Schweinsaffen, Klammeraffen und Kapuzineraffen (Ueno, 1994a, 1994b, 1994c). Untersucht wurden unter anderem die Sensitivität des Geruchsvermögens für homologe Reihen (Laska et al., 2000; 2003a; 2003b; 2004; Laska & Hudson, 1993a; Laska & Seibt, 2002a, 2002b), Einzelsubstanzen (Laska et al., 2005a) und Duftgemische (Laska & Hudson, 1991). Ferner gibt es Studien über die Fähigkeit der Affen, Teile eines Duftgemisches von dem Gemisch selbst zu unterscheiden (Laska & Hudson, 1993b). Auch das geruchliche Diskriminationsvermögen für künstliche Duftgemische (Laska & Grimm, 2003; Laska & Hudson, 1992), arteigene Urindüfte (Laska & Hudson, 1995), Isomere, strukturell eng verwandte Duftstimuli (Laska et al., 1999a, 1999b, 2005b; Laska & Teubner, 1998, 1999; Teubner, 2004) und homologe Reihen verschiedener Substanzen (Laska & Freyer, 1997; Laska & Teubner, 1999; Teubner, 1997) war Gegenstand einiger Untersuchungen. Außerdem wurde das geruchliche Langzeitgedächtnis dieser Tiere (Laska et al., 1996) getestet. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen deuten auf eine hohe Leistungsfähigkeit des olfaktorischen Systems dieser Primaten hin. Außerdem zeigte sich, dass die Tiere für Substanzklassen mit einer hohen biologischen Relevanz, wie zum Beispiel Fettsäuren, die den größten Anteil in Körperdüften bilden und aliphatische Ester, die den Hauptbestandteil in Fruchtdüften darstellen, ein sehr gutes Diskriminations- und Wahrnehmungsvermögen besitzen. Für Substanzklassen mit geringer biologischer Bedeutung für die Affen, wie zum Beispiel Alkohole, die in der Natur nur selten in freier Form zu finden sind, erzielten die Tiere weniger gute Ergebnisse.

Durch solche Untersuchungen an Menschen und nicht-menschlichen Primaten wird zunehmend deutlicher, dass die olfaktorische Wahrnehmung in der Regulation vieler verschiedener Verhaltensweisen von Primaten tatsächlich eine signifikante Rolle spielt (Stoddart, 1990). Dies gilt für die Nahrungssuche und -auswahl (Bolen & Green, 1997; Krause, 2002; Ueno, 1994c) und vor allem im Bereich der innerartlichen Kommunikation, wo chemische Reize in Form von Gerüchen eine Reihe sozialrelevanter Verhaltensweisen beeinflussen. So erfüllt der Geruchssinn zum Beispiel wichtige Funktionen bei der Markierung eines Territoriums (Mertl-Millhollen, 1986a, 1986b), bei der Regulation von aggressiven Verhaltensweisen (Martin & Beauchamp, 1982), bei der Stabilisierung des Gruppenzusammenhaltes von sozialorientierten Affenarten (Halpin, 1986), bei der Findung

eines Sexualpartners (Keverne, 1983; Michael et al., 1977), bei der Ausbildung von temporären oder permanenten Paarbildungen zwischen den Geschlechtern (Epple, 1976) und bei Eltern-Kind-Beziehungen (Halpin, 1986). Allgemein kann man also sagen, dass Duftreize auf zahlreiche Bereiche wie das soziale und reproduktive Verhalten von Primaten regulierend einwirken (Epple & Moulton, 1978; Grammer, 1993; McClintock, 1971; Preti & Wysocki, 1999; Pollard, 1994; Weller & Weller, 1993; 1995).

Diese Beispiele stützen die Annahme, dass der Geruchssinn in vielen Spezies, und dazu gehören auch die Primaten, eine wichtige Rolle bei der Regulation verschiedenster Verhaltensweisen spielt. Weiter lassen sie vermuten, dass Vergleiche von neuroanatomischen Merkmalen zwischen Spezies unzureichende Vorhersagen über die olfaktorische Leistung zulassen und generelle Bezeichnungen wie „Mikrosmaten“ und „Makrosmaten“ inadequat sind, um die olfaktorische Fähigkeit einer Spezies zu beschreiben.

5.4.6 Die Beteiligung des Vomeronasalorgans bei der Wahrnehmung von Duftstoffen

Das akzessorische olfaktorische System der Vertebraten, auch Vomeronasalorgan genannt, weist in seinem Vorkommen und der jeweiligen morphologischen Entwicklung bei den einzelnen Spezies extreme Unterschiede auf. So besitzen zum Beispiel Krokodile, Vögel und aquatisch lebende Säugetiere, wie Wale, Tümmler und Seekühe vermutlich kein Vomeronasalorgan. Man nimmt an, dass es auch bei Fischen fehlt, aber bei den meisten am Land lebenden Tetrapoden, einschließlich den Amphibien, noch vorhanden ist. So besitzen Reptilien wie Schildkröten, Schlangen und einige Eidechsen einen akzessorischen olfaktorischen Bulbus (AOB), der zum Teil so groß ist wie der *Bulbus olfactorius* des Hauptriechsystems oder sogar noch größer sein kann. Selbst innerhalb einer Säugetierfamilie ist zum Beispiel bei Monotremata, Marsupialia und der Mehrzahl der Placentalia, wie Carnivora, Herbivora als auch Rodentia und Lagomorpha ein AOB vorhanden. Vor allem Nagetiere besitzen ein sehr gut entwickeltes Vomeronasalorgan (Mac Leish et al., 1999). Die Insektivoren zeigen markante Unterschiede in Vorkommen, Größe und morphologischer Entwicklung des AOBs. So ist er zum Beispiel bei Spitzmäusen und Maulwürfen klein, bei den Igel groß (Meisami & Bhatnagar, 1998). Untersuchungen an Fledermäusen zeigten, dass das Vorhandensein, die Größe und die morphologische

Entwicklung eines akzessorischen Riechorgans selbst unter Säugetierfamilien sehr variabel sein können. Die meisten Fledermausarten besitzen kein Vomeronasalorgan und auch im embryonalen Stadium wurde keines gefunden. Dagegen gibt es Chiropterenspezies mit einem sehr gut entwickelten und funktionsfähigen zusätzlichen Riechorgan, so zum Beispiel die Phyllostomidae (Bhatnagar & Meisami, 1998; Meisami & Bhatnagar, 1998).

Für Schlangen und Eidechsen, die bei der Nahrungssuche ständig „züngeln“ und auf diese Weise die Duftmoleküle direkt zum Vomeronasalorgan transportieren (Neuweiler, 2003; Smith & Shepherd, 1999) spielt das Jacobsonsche Organ beim Beutefang und für die Territorialität eine ausschlaggebende Rolle.

Neben dem allgemeinen Riechsystem, das für ein unbegrenztes Spektrum von Gerüchen zuständig ist, reagiert das Vomeronasalorgan hochempfindlich und spezifisch auf eine Auswahl an geringflüchtigen beziehungsweise nichtflüchtigen Duftstoffen (Smith & Shepherd, 1999). Dazu gehören vor allem arteigene Geruchssignale wie die Pheromone. So dient das Vomeronasalorgan unter anderem der Lokalisation von Sexualpartnern und der Stimulierung des Sexualverhaltens (Aujard, 1997; Barret et al., 1993; Wysocki & Meredith, 1987). Emotionen und Motivationen werden ebenso durch Erregungen aus dem Vomeronasalorgan beeinflusst.

Einige Säugetiere, vor allem Huftiere, beginnen zum Beispiel zu Flehmen, wenn sie sich in der Nähe ihres Geschlechtspartners aufhalten (Müller-Schwarze, 1979; O'Brien, 1982; Stoddart, 1980). Hierzu wird die Oberlippe hochgezogen und die Pheromon-beladene Luft durch die Vorderzähne zur Öffnung des Vomeronasalorgans, hinter den Schneidezähnen, gesogen. Auf diese Weise prüfen zum Beispiel männliche Pferde und Hirsche die Paarungsbereitschaft der Weibchen (Smith & Shepherd, 1999; Mac Leish et al., 1999). Bei Nagetieren gelangen die Pheromone zum Vomeronasalorgan, indem die Männchen direkt die Vaginalöffnung der weiblichen Tiere inspizieren (Smith & Shepherd, 1999).

In Versuchen mit Mäusen wurde durch Ableitungen von VNO-Neuronen, nachgewiesen, dass eine Neuronengruppe bevorzugt auf männlichen, eine andere auf weiblichen Mäuse-Urin antwortet (Holy et al., 2000). Einige Neuronen sind sogar in der Lage, zwischen dem Urin individueller Männchen zu differenzieren. Diese Ergebnisse zeigen, dass das Vomeronasalorgan für Fortpflanzungs- und Sozialverhalten differenzierte und präzise Informationen über den Status von potentiellen Geschlechtspartnern liefern kann.

Wie in Ausschaltversuchen gezeigt wurde, spielt das Vomeronasalorgan eine wichtige Rolle bei der Wahrnehmung von Pheromonen, die auf das Sexualverhalten einwirken, das

heißt zur Kopulation anregen, die Geschlechtsreife beschleunigen, die Ovulation auslösen, Fruchtbarkeitszyklen synchronisieren und die Trächtigkeit blockieren, aber auch Aggressivität und andere soziale Verhaltensweisen beeinflussen. So vermittelt das VNO zum Beispiel bei Hamstern die Reaktion des Männchens auf den Geruch eines fortpflanzungsfähigen Weibchens (Shepherd, 1993).

Weitere Experimente deuten darauf hin, dass durch Pheromone Verhaltensweisen wie das Sexualverhalten zwar verstärkt und der Reproduktionszustand beeinflusst werden, ein intaktes VNO aber nicht unbedingt Voraussetzung für dieses Verhalten ist. Die Wirkung von Pheromonen kann auch durch das Hauptriechsystem vermittelt werden (Kelliher et al., 2001).

5.4.6.1 Das Vomeronasalorgan bei Primaten

Neben der Abnahme der relativen Größe des *Bulbus olfactorius*, ist bei den Primaten auch eine Reduktion des Vomeronasalorgans und des akzessorischen olfaktorische Bulbus (AOB) zu beobachten (Farbman, 1992). Unter den Primaten wurden bislang nur sehr wenige Spezies gründlich auf das Vorhandensein eines funktionsfähigen Vomeronasalorgans untersucht. Dem zu Folge weiß man nicht viel über die Variabilität seiner Entwicklungsstufen bei Primaten. Außerdem werden die wenigen Untersuchungsergebnisse in der Forschung äußerst kontrovers diskutiert (Smith et al., 2001a).

Halbaffen und Neuweltaffen

In Untersuchungen an Strepsirhini und Plathyrrhini konnte ein Vomeronasalorgan nachgewiesen werden (Maier, 1981; Schilling, 1979), auch wenn das der Neuweltaffen im Vergleich zu dem der Halbaffen weniger gut entwickelt ist (Bhatnagar & Meisami, 1998; Evans & Grigorieva, 1994; Meisami & Bhatnagar, 1998; Stephan et al., 1981). Auch bei Primaten vermutet man einen Zusammenhang zwischen Duftstimuli, die über das Vomeronasalorgan aufgenommen werden und sozialen bzw. sexuellen Verhaltensweisen der Tiere (Barret et al., 1993). So führt zum Beispiel die Entfernung des Vomeronasalorgans oder eine Verletzung der vomeronasalen Nerven bei Lemuren (*Microcebus murinus*) zu einer verringerten Aggression zwischen den männlichen Tieren. Ferner

inspizieren die Tiere nicht mehr so häufig die anogenitalen Bereiche der Artgenossen und die Anzahl der Paarungsversuche reduziert sich (Aujard, 1997).

Experimentelle Beobachtungen zeigten, dass das Buschbaby (*Galago crassicaudatus*) unterschiedlich oft an den Duftmarken östrischer und nicht-östrischer Weibchen leckte, aber gleich oft daran roch (Clark, 1975). Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass bei der Informationsaufnahme das Vomeronasalorgan involviert ist, wobei es aber nicht auszuschließen ist, dass auch das Geschmackssystem beteiligt ist (Meredith, 1983).

Wie das Verhalten der Braunrückentamarine (*Saguinus oedipus*) deutlich macht, ist die Wahrnehmung von Sozialdüften aber auch hier nicht unbedingt an das Vomeronasalorgan gebunden. Sie können die peri-ovulatorische Periode einer Artgenossin erkennen, ohne an der Duftmarke zu Lecken. In diesem Fall muss es sich um flüchtige Duftstoffe als Informationsträger handeln, die im Gegensatz zu den nicht-flüchtigen Stoffen, auch über das olfaktorische Epithel vermittelt werden können (Ziegler et al., 1993).

Altweltaffen

Frühere Studien deuteten darauf hin, dass adulte Altweltaffen kein Vomeronasalorgan besitzen (Bhatnagar & Meisami, 1998; Meisami & Bhatnagar, 1998). Man vermutete, dass sich bei den Altweltaffen, wie bei vielen Spezies, die als adulte Tiere keinen akzessorischen olfaktorischen Bulbus besitzen, das Organ im Embryo und Fötus zwar entwickelt, sich aber in den späteren Entwicklungsstadien wieder zurückbildet.

Mit Hilfe neuer Untersuchungsmethoden konnte auch bei adulten Schimpansen und Menschen ein Vomeronasalorgan nachgewiesen werden, das dem anderer Säugetierarten homolog ist (Smith & Bhatnagar, 2000; Smith et al., 2000; Smith et al., 2001a, 2001b). Die Vomeronasalorgane dieser beiden Primatenspezies sind im Vergleich zu der der strepsirhinen Arten kleiner und liegen etwas nach oben verlagert, als bilaterale epitheliale Röhren, in der gleichen Ebene wie die paraseptalen Knorpel. Wegen ihres besonderen zellulären Aufbaus können sie sehr leicht mit anderen Strukturen der Riechschleimhaut verwechselt werden. Epithelstrukturen in dieser Form und Position wurden auch bei Orang-Utan- und Gorilla-Föten gefunden (Smith et al., 2002). Bei Makaken konnten bis jetzt noch keine Strukturen nachgewiesen werden, die dem Vomeronasalorgan der Menschen beziehungsweise der Halbaffen ähneln (Smith et al., 2001b).

Dass zuvor bei den wenigen untersuchten Altweltaffenarten, wie Rhesusaffen, Orang-Utans, Gorillas, Schimpansen sowie dem Menschen im adulten Stadium kein Vomeronasalorgan entdeckt wurde (Eliot et al., 1998; Evans, 1998; Loo, 1974; Monti-Bloch et al., 1994; Moran et al., 1995), könnte, abgesehen von den Untersuchungstechniken, vermutlich daran liegen, dass in den früheren Studien dieses Organ auf Grund seiner geringen Größe, seiner untypischen histologischen Struktur und anatomischen Lage einfach übersehen wurde (Smith et al., 2001 a, 2001 b). Ob und welche Funktion dieses Organ bei Altweltaffen und Menschen hat, muss noch in weiteren Studien überprüft werden.

Mora (1990) applizierte anästhesierten männlichen Rhesusaffen weiblichen Urin und Vaginalsekret in die Nasenhöhle. Die so behandelten Männchen zeigten eine geringere Testosteron-, Cortisol- und Prolaktinsekretion als die Tiere der unbehandelten Kontrollgruppe. Das Ergebnis bestärkt die Vermutung, dass Sozialdüfte eine aggressionshemmende Wirkung haben. Es zeigt sich aber auch, dass für die Wahrnehmung von Sozialdüften nicht unbedingt, wie häufig angenommen, ein Vomeronasalorgan nötig ist, (Hines, 1997). Pheromone werden ebenso durch die Rezeptoren des olfaktorischen Epithels vermittelt, auch wenn ein Vomeronasalorgan vorhanden ist, wie auch schon für Hamster, Kaninchen und Schweine (Dorries, 1997; Hudson & Distel, 1986; Johnston & Müller, 1990) gezeigt werden konnte.

5.5 Die biologische Bedeutung der chemosensorischen Wahrnehmung

Von den zahlreichen Umwelteinflüssen, die auf Tiere einwirken, spielen Geruchs- und Geschmacksreize eine besonders wichtige Rolle. Da vor allem für eine adäquate Nahrungswahl die Fähigkeit zur Chemoperzeption notwendig ist, gibt es kein Tier, das nicht für bestimmte chemische Reize empfänglich wäre (von Buddenbrock, 1952). Einzeller, wie Paramecien und Amöben, die meisten anderen Invertebraten und Vertebraten zeigen eine hohe Sensitivität gegenüber chemischen Substanzen. So können zum Beispiel schon Prokaryonten mit Hilfe von Rezeptorproteinen chemische Signalstoffe erkennen, die durch Kopplung an den Bewegungsapparat eine positive oder negative Chemotaxis bewirken.

Die biologische Bedeutung von Geruchsstoffen ist sehr mannigfaltig. Feldbiologische Beobachtungen geben häufig gute Hinweise auf eine mögliche Beteiligung der Chemoperzeption an der Wahrnehmung der Umwelt durch ein Tier. Aber erst Laborversuche können belegen, ob und in welchem Umfang der Geruchssinn Einfluss auf das Verhalten nimmt. Denn neben dem Geruchssinn spielen auch viele andere, nicht-olfaktorische Reizmodalitäten, eine wichtige Rolle, vor allem im Bereich der sexuellen Kommunikation. Eine Kopplung von olfaktorischen Reizen mit anderen sensorischen Modalitäten kann einem Tier zum Beispiel Aufschluss über die Quelle der wahrgenommenen Reize und deren Bedeutung für das jeweilige Individuum geben.

Der hauptsächliche Vorteil der olfaktorischen Signalübertragung gegenüber visuellen und akustischen Signalen wie zum Beispiel Drohgebärden oder Drohlauten ist, dass der Signalgeber nicht mehr an dem Ort anwesend sein muss, von wo aus das Signal gesendet wird. Für die Wahrnehmung eines Duftsignals ist es nur für den Signalempfänger wichtig, nah genug an der Duftquelle zu sein, so dass ein paar Duftmoleküle, die zu einem früheren Zeitpunkt vom Signalgeber dort hinterlassen wurden, in seine Nase gelangen können (Stoddart, 1980). Die Geruchssignale können über einen längeren Zeitraum (z.B. beim Goldhamster mindestens 25 Tage) und auch in Abwesenheit des „Senders“ ihre Wirksamkeit entfalten (Penzlin, 1991).

Duftsignale als Informationsträger

Tiere können schon einmalige Geruchseindrücke lang anhaltend, oft sogar lebenslang, im Gedächtnis speichern und mit speziellen Verhaltensweisen assoziieren (Neuweiler, 2003). Der Geruchssinn ermöglicht Tieren unter anderem, Informationen über den Zustand der Umwelt aufzunehmen, sich im Raum zu orientieren, ein Territorium abzugrenzen (Mertl-Millhollen, 1986a, b), soziale Kommunikation und Fortpflanzung. Hierbei dienen Duftstoffe als Informationsträger, die Auskunft über Spezies, Sozialgruppe, Individuum, Geschlecht, Alter, individuelle Identität, Fortpflanzungsstatus, sozialen Rang, genetische Verwandtschaft („kin recognition“) sowie emotionale Zustände, wie Stress, Angst und Aggressivität geben (Charles-Dominique, 1977a, 1977b; Doty, 1972; Epple, 1971, 1974a, 1986; Epple et al., 1990; Epple & Moulton, 1978; Evans & Goy, 1968; Glaser et al., 1994; Kappeler, 1998; Perret, 1992). Duftsignale können der Ausrichtung altruistischen Verhaltens auf nahe Verwandte und dem Zusammenhalt eines Sozialverbandes, zum Beispiel bei Staaten-bildenden Insekten, wie Bienen dienen (von Frisch, 1959). Manche Duftstoffe beeinflussen die allgemeine Affektlage wie Lust- und Unlustgefühle (Silbernagel & Despopoulos, 1991). Der Geruchssinn spielt aber auch eine wichtige Rolle bei der Warnung vor Gefahren, der Wahrnehmung von Feinden, bei der Nahrungssuche und der Nahrungswahl (Bolen & Green, 1997; Glaser et al., 1994; Silbernagel & Despopoulos, 1991; Ueno, 1994c).

Im Folgenden soll auf die verschiedenen Funktionskreise der Geruchswahrnehmung etwas genauer eingegangen werden.

5.5.1 Informationen über den Zustand der Umwelt

Bereits Einzeller können auf Grund ihrer Chemosensibilität zum Beispiel mit einer aktiven Veränderung ihrer Membranpermeabilität oder durch Exo-, beziehungsweise Endocytose-tätigkeit auf eine Veränderung ihres Außenmediums reagieren. Da der Geruchssinn, im Gegensatz zum Geschmackssinn, als Fernsinn dient, ist der Gewinn von Informationen über den Zustand der Umwelt wahrscheinlich auch bei höheren Organismen die primäre Funktion (Doty, 1975).

5.5.2 Orientierung im Raum

Es gibt eine Reihe von Tierarten, die sich mit Hilfe des Geruchssinnes in ihrem Lebensraum orientieren. So legen zum Beispiel Ameisen Duftspuren zum und vom Nest, die sogenannte Ameisenstraße. Bei verschiedenen Ameisenarten dienen Ameisensäure oder C_6/C_{12} -Fettsäuren als Spurenfolge-Pheromone (Falbe & Regitz, 1999). Termiten verwenden Spuren-bildende Sekrete aus den Sternaldrüsen (Penzlin, 1991). Auch Honigbienen benutzen Markierungs-Pheromone, zum Beispiel den Sterzelduft, der aus Geraniol, Citral und anderen Terpenen besteht.

Nachtaktive Spezies, wie Ratten, erkennen zum Beispiel ihre Laufwege anhand von Duftmarken. Aber auch tagaktive Tiere nutzen ihren Geruchssinn zur Orientierung. Ein Beispiel dafür bietet das Heimfinde-Verhalten der Lachse, die den langen Weg vom Meer zurück zum Laichplatz wandern und sich dabei geruchlich orientieren (Wisby & Hasler, 1964). Vermutlich werden die jungen Lachse in einer bestimmten sensiblen Phase auf den Duft ihres Heimatflusses „geprägt“ (Penzlin, 1991). In experimentellen Versuchen stellten Ornithologen fest, dass Brieftauben, neben ihrer Magnetkompass-geleiteten Orientierung, an Hand von Gerüchen aus unbekanntem Gebieten wieder zurück zu ihrem Heimatort finden, indem sie mit Hilfe atmosphärischer Spurenstoffe ihre Position in Bezug zu ihrem Heimatort ableiten. Weitere Untersuchungen deuten darauf hin, dass die olfaktorische Navigation auch eine unter Wildvögeln, wie Mauerseglern und Staren, verbreitet ist, die den Tieren möglicherweise zum Auffinden des Brut- beziehungsweise Überwinterungsareals dient (Wallraff et al., 1993; Wallraff, 2003).

5.5.3 Vermeidung von Fressfeinden

Viele Tiere bedienen sich olfaktorischer Signale zur Vermeidung von Fressfeinden. So werden zum Beispiel pazifische Lachse bei ihrer Laichwanderung durch den Geruch von Bärenhaut und anderen Säugetierhäuten zur Umkehr veranlasst (Brett & MacKinnon, 1954). Ebenso fliehen Elritzen oder lassen sich regungslos auf den Boden sinken, wenn sie den Geruch eines verletzten Artgenossen (von Frisch, 1969; Pfeiffer & Lemke, 1973) oder eines Hechts wahrnehmen (Chivers, 1996). Meerestiere verwenden Pheromone mit Alarmstoff-Funktion wie das Anthopleurin der Seeanemonen oder das Navon bestimmter Meeresschnecken. Honigbienen benutzen 2-Heptanon und iso-Pentylacetat als Alarm-

Pheromon. Durch letzteres werden andere Bienen erregt und zum Angriff stimuliert. Derartige Pheromone, die dem sie produzierenden Organismus einen Vorteil bringen, werden auch Allomone genannt (Albone, 1984).

Durch experimentelle Versuche konnte nachgewiesen werden, dass 2,4,5-Trimethylthiazol, eine flüchtige Komponente im Analdrüsensekret des Rotfuchses, bei Ratten und Mäusen Angst auslöst. Diese Nagetiere, die zu den Beutetieren des Fuchses zählen, zeigen bei Darbietung von 2,4,5-Trimethylthiazol Angstverhalten sowie Vermeidungsreaktionen und Immobilität (Hebb et al., 2003; Vernet-Maury, 1980; Vernet-Maury et al., 1984, 1992; Wallace & Jeffrey, 2000; Wallace & Rosen, 2000).

5.5.4 Frühe Entwicklung des Geruchssinnes

Bei zahlreichen Säugetieren wird das olfaktorische System unmittelbar nach der Geburt eingesetzt, um mit dessen Hilfe die Milchdrüsen des Muttertieres zu finden. Junge Placentatiere werden gewöhnlich in einem reiferen Entwicklungsstadium geboren als Beuteltiere. Dennoch haben eingehende Untersuchungen bei Beuteltieren gezeigt, dass während der ersten Lebenswochen auch bei diesen Tieren die geruchliche Wahrnehmung einen starken Einfluss auf das Fressverhalten hat. Das bedeutet, dass die Fähigkeit, bestimmten Duftreizen zu folgen, schon in einem sehr jungen Alter deutlich entwickelt ist (Stoddart, 1980).

Bei vielen Tierarten ist die Reaktion auf spezielle Futtergerüche angeboren. Das trifft vor allem für Spezies zu, die keine intensive Brutfürsorge betreiben und deren Jungtiere von Geburt an die gleiche Nahrung zu sich nehmen wie die Elterntiere (z.B. Schlangen). Andere Arten müssen das Erkennen von Gerüchen bestimmter Nahrungssorten erst erlernen, zum Beispiel durch geruchliches Vermeidungslernen unzuträglicher Nahrung beziehungsweise geruchliches Erlernen des nutritiv optimalen Reifegrades. Dies geschieht meist schon in einer sehr frühen Entwicklungsphase. Hierbei handelt es sich vor allem um Spezies mit einer stark ausgeprägten Brutfürsorge, deren Jungen zum Beispiel in den ersten Lebenswochen gesäugt werden. Die Jungtiere erlernen die charakteristischen Eigenschaften des Futters von ihren Eltern durch wiederholtes Vormachen bei der Futterwahl. Auch junge carnivore Säugetiere müssen, mit Hilfe vieler komplexer Verhaltensmuster, von ihren Eltern lernen, welche Tiere zu ihrer Beute zählen (Ewer, 1968).

5.5.5 Nahrungsaufnahme

Da Nahrung fast immer eine begrenzte Ressource darstellt, ist es für Tiere wichtig, Nahrungsquellen zu finden und die Genießbarkeit der Nahrung vor dem Verzehr festzustellen. Dazu dient vor allem der Geruchssinn, denn die Unterscheidungsfähigkeit der Geschmacksorgane ist nur gering ausgeprägt. Menschen, wie darauf untersuchte Säugetiere und Insekten können nur die fünf Hauptgeschmacksqualitäten süß, sauer, salzig, bitter und umami unterscheiden. Die vielfältigen, oft fein nuancierten Sinnesempfindungen beim Verzehr von Nahrung beruhen auf dem Zusammenwirken von Geschmacks- und Geruchsempfindungen, wobei Duftstoffe über die Choanen in die Nase gelangen. Die sehr differenzierten Nuancen, die das Aroma einer Speise bestimmen, können nur mit Hilfe des Geruchssinnes perzipiert werden. Das heißt, dass die sehr unterschiedlichen Eindrücke über den „Geschmack“ von Speisen weniger auf Informationen von den Geschmacksrezeptoren in der Mundhöhle als vielmehr auf die vielfältigen Leistungen des Riechsystems zurückzuführen sind (Czihak et al., 1992). So zeigten zum Beispiel Untersuchungen am Hund, dass eine Zerstörung der Geruchsnerve zu einer Art Aphagie führt. Das Tier kaut auf allen möglichen Objekten oder Futter und verschmäht diese wahllos. Eine solche Reaktion bleibt jedoch aus, wenn der Trigeminierv oder der *Nervus glossopharyngeus* zerstört werden. Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass die Wahl des Futters eher durch den Geruchssinn als durch den Geschmackssinn kontrolliert wird (Stoddart, 1980).

Der Einfluss, den ein Geruch auf das Verhalten eines Tieres ausübt, ist auch abhängig vom Ernährungszustand des Individuums (Pager, 1977). So wird zum Beispiel ein hungriges Raubtier der Witterung eines Beutetieres nachgehen, während ein gesättigtes Tier den Geruch zwar wahrnimmt, dem Beutetier jedoch nicht folgt.

5.5.5.1 Nahrungssuche und -auswahl

Der Geruchssinn spielt bei der Nahrungssuche und -auswahl eine dominante Rolle, da Tiere in der Lage sein müssen, neben der Lokalisation von Futterquellen, bekömmliche Futterarten zu erkennen und diese von anderen zu unterscheiden, die ungenießbar oder giftig sind (Bolen & Green, 1997; Pfeiffer, 1964; Stoddart, 1980; Ueno, 1994c). Hierbei ist das

Erkennen spezifischer Düfte besonders wichtig. Ebenso ist das qualitative und quantitative Unterscheidungsvermögen eine grundlegende Voraussetzung für eine räumliche Orientierung anhand von Duftgradienten. Man nimmt an, dass zum Beispiel frugivore Arten möglicherweise sogar den Reifegrad (Maarse, 1991) und Nährwert (Nagy & Shaw, 1980) einer Frucht anhand ihres Duftes beurteilen können.

Nachtaktive und Höhlenbewohnende Tiere

Nachtaktive, dämmerungsblinde, unterirdisch grabende und Höhlen bewohnende Tiere sind vor allem bei der Nahrungssuche und -auswahl auf die olfaktorische Wahrnehmung ihrer Umwelt angewiesen. So haben einige Spezies, die an lichtarmen Orten leben, gewöhnlich neben ihren Tast- und Hörwerkzeugen auch die Riechwerkzeuge stärker entwickelt. Für nachtaktive oder höhlengrabende Tiere, deren Sehvermögen weniger stark ausgeprägt ist, bietet sich der Geruchssinn, als im Fernfeld wirkender chemischer Sinn, zur Orientierung an. So kann zum Beispiel der Maulwurf (*Talpa europaea*) seine Beute in der Erde in einer Entfernung von 6 cm riechen (Penzlin, 1991). Auch die hohe Riechschärfe von Igel, Ratte und Meerschweinchen unterstützen diese Vermutung (Laska, 1990).

Einige bemerkenswerte Beispiele gibt es bei verschiedenen Fledermausarten. Südamerikanische, frugivore Fledermäuse der Spezies *Carollia perspicillata*, ernähren sich von reifen Früchten. Obwohl das Reifestadium der Früchte in der Nacht für die Fledermäuse nicht sichtbar ist, können sie diese geruchlich lokalisieren und von weniger reifen unterscheiden. Ähnlich verhält es sich bei den Blattnasen-Fledermäuse der Gattung *Artibeus*, die darauf spezialisiert sind, die Nüsse der Acromia-Bäume zu ernten. Sie nehmen nur die reifen Früchte, die sie anscheinend ebenso mit Hilfe des Geruchssinns auffinden, da sich die Nüsse nicht sichtbar voneinander unterscheiden (Stoddart, 1980).

Beobachtungen zeigten, dass auch nektarfressende Fledermäuse der Familie Glossophaginae die von ihnen besuchten Blüten durch deren Duft lokalisieren. Eine weitere bemerkenswerte Tatsache ist, dass Blüten, die von Fledermäusen aufgesucht werden, dazu tendieren, eine eintönige Färbung zu haben und sich sehr von den leuchtend gefärbten Arten unterscheiden, die von Vögeln, wie dem Kolibri aufgesucht werden. Diese Blüten besitzen weite, flache „Nektarien“ und eine stark ausgebildete Landefläche. Aber vor allem haben sie einen, für die menschliche Nase, strengen Geruch und blühen nachts, wenn keine Vögel fliegen (Stoddart, 1980).

Während insektivore Fledermäuse ihre Beute ausschließlich durch Echoortung lokalisieren, ist bei frugivoren Chiropteren eine Lokalisation, Erkennung und Auswahl der Nahrung anhand chemischer Reize eher wahrscheinlich. Das nur mäßig ausgebildete Formen-Unterscheidungsvermögen mit Hilfe der Echoortung, das Fledermäuse besitzen (Joermann, 1984) und die begrenzte Einsetzbarkeit des optischen Sinnes lassen eher auf eine olfaktorische Orientierung zur Nahrungsquelle schließen. Laska (1990) bestätigte diese Vermutung in seiner Studie über die Leistungsfähigkeit des Geruchssinnes bei der Brillenblattnase, *Carollia perspicillata*.

Tagaktive Tiere

Der Einsatz des Geruchssinnes bei der Nahrungssuche und -wahl, ist bei Vertebraten sehr verbreitet und beschränkt sich nicht nur auf Tiere, die nachtaktiv sind oder in einer dunklen Umgebung leben. Für Spezies mit gut ausgebildetem visuellem Sinn ist das olfaktorische Wahrnehmungsvermögen ebenso wichtig. Aasfresser wie Geier sind von Duftreizen abhängig, um versteckte Kadaver zu lokalisieren, da von diesen Futterquellen weder visuelle noch akustische Reize ausgehen. So reagieren zum Beispiel Truthahngerier nicht auf ein totes Tier, solange sie nicht den Geruch von Verwesung wahrnehmen (Stoddart, 1980). Außerdem gibt es einige Arten, wie Neunaugen, Schlangen, Kiwi und Spitzmäuse, die ihr Futter ausnahmslos durch das Verfolgen von Duftspuren finden.

Neben der Lokalisation von Futterquellen, müssen Tiere, sowohl Nahrungsspezialisten als auch Allesfresser, auch in der Lage sein, bekömmliche Futterarten zu erkennen und diese von anderen zu unterscheiden, die ungenießbar oder giftig sind (Doty, 1986; Pfeiffer, 1964; Stoddart, 1980). Eine Spezies wählt zum Beispiel immer die Nahrung, die am besten die Anforderungen ihres aktuellen Stoffwechselzustandes erfüllt. So nutzen zum Beispiel Ratten ihr Riechvermögen, um vitaminreiches und vitaminarmes Futter zu unterscheiden (Stoddart, 1980). Auf Grund von Erfahrungen lernen diese Tiere im Laufe ihres Lebens, bekömmliches oder ungenießbares Futter an bestimmten Duftmerkmalen zu erkennen. Auch Hirsche, Ratten und möglicherweise viele herbivore Spezies suchen anfänglich ihr Futter mit Hilfe von Duftreizen und lernen schließlich, schmackhafte Nahrung visuell zu erkennen (Stoddart, 1980).

Carnivora

Über die Bedeutung des Riechsystems bei räuberisch lebenden Säugetieren gibt es überraschend wenige Studien, obwohl das olfaktorische Wahrnehmungsvermögen, vor allem für nachts jagende Tiere, zweifellos eine wichtige Rolle spielt. Schon seit langem vermutet man, dass carnivore Säugetiere ihren Geruchssinn benützen, um ihre Beute zu lokalisieren, indem sie einer unsichtbaren, aber geruchsintensiven Fährte folgen. So nähern sich Raubtiere, wie Großkatzen, einem Beutetier immer entgegen dem Wind. Vermutlich wittern sie den Geruch des Beutetieres schon, bevor sie es sehen können. Gleichzeitig verhindern sie, dass das Beutetier den Geruch des Räubers wahrnimmt und vorzeitig flieht. Auch niedere carnivore Vertebraten, wie Amphibien und Reptilien benutzen ihren Geruchssinn, um ihre Beute zu lokalisieren (Stoddart, 1980).

Diese Beobachtungen bestärken die Annahme, dass die Duftwahrnehmung in diesem Verhalten eine Rolle spielt, auch wenn viele Arten olfaktorische mit visuellen oder anderen Reizen kombinieren, um effektiv anzugreifen. Wie wichtig dabei eine bestimmte Sinnesmodalität ist, ist von Spezies zu Spezies unterschiedlich.

Herbivora

Herbivore Tiere müssen ihre Nahrung weder verfolgen noch angreifen. Vielleicht wurden deshalb die Mechanismen kaum untersucht, die bestimmen, welche speziellen Pflanzenarten oder Teile einer einzelnen Futterpflanze diese Tiere auswählen. Verbreitung und Reifungszeiten der Pflanzen bestimmen die Nahrungssuche von herbivoren Tieren. Sie müssen deshalb, wie carnivore Tierarten, ihre Pflanzennahrung aktiv suchen und diese auf Reifegrad oder andere Qualitäten prüfen (Stoddart, 1980). Die arborealen, blattfressenden Koalabären (*Phascolarctos cinereus*) sind zum Beispiel in der Lage, unter den vielen verschiedenen Eukalyptusarten eine bestimmte bevorzugte Spezies an ihrem Duft zu erkennen. Auch grasende und weidende Wiederkäuer suchen sich ihre Futterpflanzen sorgfältig aus. Dabei wählen sie oft Arten mit einem hohem Nährwert. Wenn man ihnen eine Reihe unbekannter Futterpflanzen vorsetzt, schnuppern sie zuerst an den Alternativen, bevor sie das Futter auswählen und fressen. Wenn einmal eine bestimmte Futterart auf diese Weise für bekömmlich befunden wurde, wird diese in Zukunft visuell wiedererkannt und es erfolgt kein weiteres Schnüffeln an dem nun vertrauten Futter. Es ist unwahr-

scheinlich, dass der Hirsch die Nährstoffe im Futter riechen kann, eher reagieren diese Tiere auf flüchtige Komponenten, die als „Indikator“ dienen und die mit den erforderlichen Nährstoffen assoziiert werden. Viele flüchtige Substanzen in Pflanzen haben eine hemmende Wirkung auf die Pansen-Mikroflora. Experimente zeigten, dass die aromatischsten Substanzen und Pflanzen, die den Tieren anscheinend nicht schmecken, die Funktion der Mikroflora am stärksten hemmen (Stoddart, 1980). Da im Pansen das Futter mikrobiell abgebaut werden muss, beeinträchtigen solche Störungen die Energieversorgung und die Bildung lebenswichtiger Stoffe (Brockhaus, 1991).

5.5.6 Soziale Kommunikation

Aufgrund ihres Stoffwechsels produzieren Tiere allgemein zwangsläufig körpereigene Düfte. Diese Duftstoffe spielen häufig eine wichtige Rolle bei der innerartlichen Kommunikation der Tiere (Halpin, 1980; Storch & Welsch, 1991). Der Duft einer Fährte, zum Beispiel, enthält detaillierte Informationen über Art und Geschlecht des Tieres und relativ präzise über das Alter der Spur. Dies liegt an der komplexen chemischen Zusammensetzung des Duftes aus Substanzen mit unterschiedlicher Flüchtigkeit. Da meistens nicht ein Einzelduft, sondern ganze Duftkomplexe Träger der Geruchsinformation sind, ist die Analyse der verhaltenswirksamen chemischen Substanz äußerst schwierig. Solche Duftkomplexe können sowohl flüchtige als auch nicht-flüchtige Substanzen beinhalten (Epple, 1976; Epple et al., 1993). Sogenannte chemische Signale sind bei solitär und sozial lebenden Arten weit verbreitet (Halpin, 1986). Diese verwenden zum Beispiel Körperflüssigkeiten, wie Schweiß, Urin (Totenkopffaffen, *Saimiri sciureus*; Laska & Hudson, 1995), Vaginalsekret (Goldhamster, *Mesocricetus auratus*, Johnston et al., 1993), Kot (Kaninchen, *Oryctolagus cuniculus*, Mykytowycz, 1973) und andere Körperdüfte (Opossum, *Didelphis virginiana*, Holmes, 1992), um geruchlich zu kommunizieren (Smith et al., 2001c).

Duftdrüsen

Eine Reihe von Untersuchungen hat gezeigt, dass viele Säugetiere zusätzlich spezielle Hautdrüsen besitzen und zum Teil auffällige Duftmarkierungsverhalten zeigen (Adams,

1980; Albone, 1984; Epple et al., 1988, 1993; Hennessy et al., 1978; Mertl-Millhollen, 1986a, 1986b; Schilling, 1979; Schwartz & Rosenblum, 1980). Solche Duftdrüsen finden sich zum Beispiel am Kopf, um den After herum, an den Genitalorganen und an den Füßen (Storch & Welsch, 1991).

5.5.6.1 Körpereigene Düfte

Im Zusammenspiel bilden alle diese Duftquellen, das unverwechselbare individuelle „Gesamtgeruchsbild“ eines Tieres („odor image“, Albone, 1984; Neuweiler, 2003), das am einfachsten mit einem Fingerabdruck vergleichbar ist (Halpin, 1986). Dieser individuelle Eigengeruch ist das Resultat von Umwelteinflüssen und genetischen Faktoren. Zu den Umweltfaktoren zählt unter anderem die jeweilige Bakterienflora auf der Haut eines Tieres (Albone, 1984). Gorman (1976) fand zum Beispiel individuelle Unterschiede in der Bakterienflora der Analdrüsen der Mungos (*Herpestes auro punctatus*) und zeigte, dass sich, abhängig von der Art und der Anzahl der Bakterien, für jedes Tier ein eigener Geruch bildet. Ein weiterer Umweltfaktor, der den Eigengeruch prägt, ist das vom Tier aufgenommene Futter. So beeinflusst die Diät den Kotgeruch von Ratten (*Rattus norvegicus*) (Leon, 1975) und den Uringeruch bei Meerschweinchen (*Cavia porcellus*) (Beauchamp, 1976).

Die Existenz von Individualgerüchen wurde in zahlreichen Experimenten bei Nagetieren (Hausmäusen, *Mus musculus*, Bowers & Alexander, 1967; Goodrich et al., 1990a, 1990b; MacKintosh & Grant, 1966; Ratten, *Rattus norvegicus*, Carr et al., 1970; Krames, 1970), Huftieren (Schafen, *Ovis aries*, Baldwin & Meese, 1977; Schweinen, *Sus scrofa*, Meese et al., 1975), Karnivoren (Mungos, *Herpestes auro punctatus*, Rasa, 1973; Wölfen, *Canis lupus*, Brown & Johnston, 1983) und Primaten (*Homo sapiens*, Russell et al., 1983) untersucht. So können zum Beispiel Hunde (*Canis familiaris*) Gerüche von verschiedenen Menschen unterscheiden (Kalmus, 1955). Die Analsackausscheidungen des Indischen Mungo (*Herpestes auro punctatus*) enthalten sechs Fettsäuren, deren relative Konzentration für jedes Individuum einzigartig ist (Gorman, 1976; Smith et al., 2001c).

Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung von Körperdüften

Die chemische Zusammensetzung der Duftmarken verschiedener Individuen mancher Spezies wie Europäischer Dachs (*Meles meles*), Wolf (*Canis lupus*) und Maus (*Mus musculus*) unterscheidet sich durch quantitative und qualitative Parameter (Raymer et al., 1985; Novotny et al., 1990; Buesching & Macdonald, 2000). Bei anderen Tierarten, zum Beispiel der Spitzmaus (*Crocidura russula*), sind für eine individuelle Diskrimination nur qualitative Unterschiede ausschlaggebend (Cantoni et al., 1996; Smith et al., 2001c).

Die quantitativen Unterschiede zwischen den relativen Konzentrationen von chemischen Substanzen in Duftausscheidungen dienen nicht nur zur Erkennung der individuellen Identität. So unterscheidet sich der Duftstoff aus dem Analsack drei verschiedener Mungo Arten (*Helogale parvula*, *Crossarchus obscurus* und *Suricatta suricatta*) in seiner quantitativen und qualitativen Zusammensetzung (Decker et al., 1992). Ebenso kann der hormonelle Status eines Individuums durch eine quantitative Analyse (*Iguana iguana*; Alberts et al., 1992), oder einer quantitativen und qualitativen Analyse (*Canis lupus*, *Mus musculus*; Raymer et al., 1986; Schwende et al., 1986) der Duftausscheidung bestimmt werden. Quantitative Unterschiede der Duftstoffzusammensetzung dienen aber auch zur Erkennung des sozialen Status (Weißwedelhirsch, *Odocoileus virginianus*; Gasset et al., 1996; Smith et al., 2001c).

Markierungsverhalten

Eine mögliche Funktion dieser Informationen ist die Bildung und Aufrechterhaltung eines Territoriums (Maus, *Mus musculus*, Goodrich et al., 1990a, 1990b; MacKintosh & Grant, 1966; Smith et al., 2001c; Lemur, *Lemur catta* Mertl-Millhollen, 1986a, 1986b). Durch das Markieren der Reviere mit Duftmarken wie Kot, Urin oder Sekreten aus speziellen Drüsen wird zum Beispiel Eindringlingen angezeigt, dass sie sich in einem fremden Territorium befinden.

5.5.6.2 Das Erkennen von Artgenossen und einzelner Individuen

Ein weiterer Punkt ist das Erkennen von Artgenossen (Doty, 1971) und einzelner Individuen einer Gruppe, bei in sozialen Gruppen lebenden Tieren (Epple et al., 1989; Eisenberg & Kleiman, 1972; Halpin, 1986). Ein Schaf ist zum Beispiel in der Lage, mit Hilfe von Urin, Speichel, Inguinaldrüsen, Infraorbitaldrüsen und Interdigitaldrüsen (Baldwin & Meese, 1977) zwischen anderen Vertretern seiner Art zu unterscheiden. Mungos (Rasa, 1973) und Rotfüchse (*Vulpes vulpes*) können anhand der Analdrüsen-sekrete, Hunde und Wölfe durch Uringerüche (Brown & Johnston, 1983) Artgenossen olfaktorisch unterscheiden.

5.5.6.3 Mutter-Kind bzw. Kind-Mutter Erkennung

Auch in der Mutter-Kind-Beziehung spielt der Geruchssinn eine wichtige Rolle. Muttertiere zahlreicher Säugetierarten können ihre eigenen Jungtiere von denen anderer Mütter innerhalb ihrer sozialen Gruppe am Geruch unterscheiden (Ziegen, *Capra hircus*, Klopfer & Gamble, 1966; Meerschweinchen, *Cavia porcellus*, Porter et al., 1973; Schweine, *Sus scrofa*, Meese et al., 1975; Opossum, *Didelphis virginiana*, Smith et al., 2001c). Hausschafe (*Ovis aries*) sind ebenfalls in der Lage, die eigenen Jungtiere zu erkennen (Baldwin & Shillito, 1974). So akzeptieren die Mütter ihr eigenes Jungtier, während sie gegenüber Jungtieren anderer Mutterschafe ein ablehnendes Verhalten zeigen. Wird der Geruchssinn des Muttertieres experimentell ausgeschaltet, kann sie die Jungen nicht mehr unterscheiden.

Ebenso bedienen sich Jungtiere verschiedener Säugetierarten des Geruchssinnes, um ihre Mütter beziehungsweise ihre Nester zu identifizieren (Ratten, *Rattus norvegicus*, Gregory & Pfaff, 1971; Leon, 1975; Hausmäuse, *Mus musculus*, Breen & Leshner, 1977; Kaninchen, *Oryctolagus cuniculus*, Mykytowycz & Ward, 1971; Katzen, *Felis domesticus*, Rosenblatt et al., 1969). Die Jungtiere zeigen eine Präferenz gegenüber dem Geruch ihrer Mütter beziehungsweise Nester, wenn sie mit Gerüchen anderer nicht laktierender Weibchen oder dem Individualgeruch eines Männchens konfrontiert werden. Aber nur bei wenigen Arten konnte eine Diskriminationsfähigkeit der Jungtiere zwischen Individualgerüchen ihrer eigenen Mütter und denen anderer laktierender Mütter gezeigt werden.

5.5.6.4 Kundtun von Anwesenheit

Eine weitere soziale Funktion olfaktorischer Signale ist das einfache Kundtun von Anwesenheit. Dieses sogenannte "Advertising" ist vor allem für Spezies wichtig, die entweder weite Wanderungen unternehmen oder weit verstreut in einem Habitat leben und dieses mit Artgenossen teilen. Für viele Tiere besitzen eigene Duftmarken beziehungsweise der Eigengeruch eine beruhigende Wirkung und tragen zur Reduzierung der Angst bei (Eisenberg & Kleinman, 1972; Rasa, 1973). Der Eigengeruch der Nester zum Beispiel dient Jungtieren von Katzen nicht nur zur Orientierung, sondern hat auch eine beruhigende Wirkung auf sie. Werden die jungen Katzen einem nicht vertrauten oder neutralen Nestgeruch ausgesetzt, führt dies zu einem zunehmend unruhigen Verhalten und die Anzahl der Vokalisationen erhöht sich (Freeman & Rosenblatt, 1978).

5.5.6.5 Dominanz und Mitteilung von Emotionen

Über den Geruchssinn können auch Aggression und Dominanz (Epple, 1980) beeinflusst werden. Tiere lernen bestimmte Individualgerüche mit negativen oder positiven Ereignissen zu assoziieren. Wird zum Beispiel ein Tier bei einer aggressiven Auseinandersetzung mit einem Artgenossen unterworfen, wird es zukünftig gegenüber dem Rivalen eine Vermeidungsreaktion zeigen und dem überlegenen Tier entweder aus dem Weg gehen oder ihm mit Demutsgebärden begegnen. In Versuchen wurde gezeigt, dass Hausmäuse (*Mus musculus*) die Individualgerüche derjenigen Artgenossen meiden, denen sie im Kampf unterlegen waren (Jones & Nowell, 1973), was zur Minimierung von aggressiven Verhaltensweisen zwischen Artgenossen und zur Festigung von Dominanzstrukturen in Sozialgruppen dient.

Mit Hilfe von Körperdüften können auch Emotionen, wie Angst, Frust und Triumph mitgeteilt werden. Studien zeigten, dass Ratten bei Misserfolg die Gänge im Labyrinth mit einer Art „Frustgeruch“ markieren und diese, wie auch ihre Artgenossen, beim nächsten mal vermeiden und einen anderen Weg wählen (Brown & MacDonald, 1985).

5.5.7 Sexualverhalten

5.5.7.1 Pheromone

Bestimmte Signalstoffe zwischen Individuen einer Art bezeichnet man auch als Pheromone (vom griechischen: pherein = tragen, hormon = anregen). Diese chemischen Botenstoffe werden von einem Organismus (Tier oder Pflanze) über ein Medium abgegeben, wirken auf ein Empfängerindividuum der gleichen Art ein und rufen beim Partner eine Kette genetisch festgelegter Verhaltensweisen oder physiologischer Reaktionen hervor (Sorensen, 1996).

Bei einigen Tierarten werden Pheromone zum Beispiel von zwei Hautdrüsentypen produziert, apokrine Drüsen, die sich in Haarfollikel öffnen und holokrine Drüsen, die eine Art Fettgewebe bilden. Die apokrinen Drüsen scheiden wässrigen Schweiß sowie riechende Lipide aus und werden von Steroidhormonen kontrolliert. Sie entstehen aber auch durch Einwirkung von Mikroorganismen auf Sekrete der Hautdrüsen (Pollard, 1994).

Pheromone sind im allgemeinen in äußerst geringen Konzentrationen wirksam wie zum Beispiel Spurfolge- oder Wegmarkierungsstoffe schon in Mengen von 0,1 Pikogramm/cm³. Diese olfaktorischen Kommunikationssignale können eine Reihe unterschiedlicher Funktionen übernehmen, wie Auslösen von Aggression, Verteidigung, Revierabgrenzung, individuelle Identifikation, soziale Wechselwirkungen wie die Eltern-Kind-Beziehung, Erkennung des Reproduktionsstatus, sexuelle Anziehung oder Hervorrufen von Sexualverhalten. Schwarmbildende Fische wie Elritzen (*Phoxinus phoxinus*) werden zum Beispiel durch den arteigenen Duft angezogen (Penzlin, 1991). Ein weiteres Beispiel bietet der männliche Zwergfadenfisch (*Colisa lalia*), der erst mit dem Bau des Schaumnestes beginnt und sein Hochzeitskleid anlegt, wenn er chemischen Kontakt mit einem Weibchen hat. Der alleinige optische Kontakt bleibt dagegen wirkungslos (Penzlin, 1991). Die Acrasine der zellulären Schleimpilze, sogenannte soziale Amöben, wirken als Aggregations-Pheromone und initiieren als Chemotaxis-Reizstoffe die Ausbildung von Fruchtkörpern. Bestimmte Hefen setzen Paarungs-Pheromone (Tremmerogene und Rhodotorucine) bei der geschlechtlichen Vermehrung ein (Falbe & Regitz, 1999). Kairomone sind Pheromone, die dem Empfänger, aber auch Feinden der produzierenden Art, einen Vorteil bringen (Albone, 1984), wie zum Beispiel die Spurfolge-Pheromone und Insektenlockstoffe. Die Pheromone der Insekten wurden unter anderem wegen ihrer

praktischen Bedeutung für den integrierten Pflanzenschutz am intensivsten untersucht. Zu den Sexuallockstoffen weiblicher Schmetterlinge (*Lepidoptera*) zählt man die Polyene, mono- oder polyolefine Alkohole, deren Ester und Aldehyde (z.B. Bombykol der Seidenspinner). Die Männchen dieser Schmetterlingsarten benutzen verschiedene aromatische Verbindungen, Pyrrolizin-Derivate, aliphatische Aldehyde, Ketone, Alkohole und Säuren sowie Terpene als entsprechende Duftstoffe (Falbe & Regitz, 1999). Bei Musteliden und Waschbären werden Pheromone wegen ihrer vielfältigen Funktionen manchmal auch Ökomone genannt. Dabei handelt es sich um Naturstoffe, die als Signalstoffe zwischen Organismen verschiedener Arten wirken und zum Beispiel Flucht, Abwehr oder Nahrungserwerb ermöglichen oder erleichtern.

Je nach Wirkungsweise werden die Pheromone in zwei Gruppen eingeteilt:

- 1) Releaserpheromone (Signalpheromone) wirken direkt auf das Zentralnervensystem und führen zu einer raschen Veränderung des Verhaltens, zum Beispiel bei der Duldungsstarre der Sau, ausgelöst durch das Androstenon im Speichel des Ebers (Dorries et al., 1991, 1995, 1997). Zu den Releaserpheromonen zählen Sexuallockstoffe, Alarmpheromone, Pheromone zur Territorialmarkierung, Individualitäts- und Mutterschaftspheromone.
- 2) Primerpheromone lösen dagegen Veränderungen im nervösen und endokrinen System aus, wobei die Wirkung auf das Verhalten zeitlich verzögert und nicht immer sichtbar ist. Sie koordinieren Verhaltenweisen und physiologische Ereignisse, was zum Beispiel zur Sicherung der Anpassung und erfolgreicher Reproduktion dienen kann. Soziale Faktoren wie Populationsdichte oder Dominanz können diese Pheromone genauso beeinflussen wie nicht-soziale Faktoren wie Tageslänge und Ernährung (Pollard, 1994).

5.5.7.2 Erkennung von Sexualpartner und Partnerwahl

Eine sehr wichtige Rolle spielt die geruchliche Kommunikation bei der Erkennung von Sexualpartnern (Präriewühlmaus, *Microtus ochrogaster*; Smith et al., 2001c; Michael & Bonsall, 1977; Keverne, 1983) und der Partnerfindung und -auswahl (Lemming, *Lemmus*

trimucronatus; Smith et al., 2001c; Rasa, 1973; Epple, 1974a, 1974b; Brown, 1979; Johnston, 1983). Wirbeltiere bilden dazu oft pheromonartige Exkrete mit Sexuallockstoff-Charakter, wie das Vitellogenin bei Schlangen und das Methylparaben der läufigen Hündinnen. Diese Sexuallockstoffe können mit dem Urin abgegeben (Hund, Pferd, Rind u. a.) oder von bestimmten Drüsen (Präputialdrüsen bei der Maus und Ratte, Analdrüsen bei Hund und Fuchs) sezerniert werden.

Lemminge der Art *Dicrostonyx groenlandicus* zeigen gegenüber ihrem Sexualpartner ein stärkeres investigatorisches und friedfertiges Verhalten als gegenüber fremden Artgenossen (Huck & Banks, 1979). Bei Ratten (Carr et al., 1970) und Goldhamstern (*Mesocricetus auratus*, Johnston, 1983) bevorzugen Männchen, die mit einem Weibchen kopuliert haben, ein neues Weibchen aufgrund der unterschiedlichen Gerüche.

Einige Säugerarten nutzen Individualgerüche, um agonistische Verhaltensweisen zwischen potentiellen Sexualpartnern zu reduzieren, was die Wahrscheinlichkeit der Paarung erhöht. Werden weibliche Lemminge (*Lemmus trimucronatus*) wiederholt dem Geruch eines Männchens ausgesetzt, kommt es zu einer Steigerung des Sexualverhaltens, wenn ein Weibchen daraufhin mit dem Männchen in Kontakt gebracht wird. Außerdem verkürzen sich die Latenzzeiten zwischen dem ersten Kontakt und dem Auftreten von sexuellen Verhaltensweisen (Daly, 1977).

5.5.7.3 Sexualität und Fortpflanzung

Männliche Goldhamster (*Mesocricetus auratus*) können anhand geruchlicher Signale die Fortpflanzungsbereitschaft der Weibchen erkennen (Smith et al., 2001c). Untersuchungen zeigten, dass im Vaginalsekret der Goldhamsterweibchen das Protein Aphrodisin enthalten ist, ein Molekül, das bei Goldhamstermännchen Paarungsverhalten auslöst (Singer et al., 1986).

Das Schwein ist eines der wenigen Säugetiere, für das Substanzen identifiziert wurden, die als chemische Signale fungieren (Johnston 1983; Dorries et al., 1991). So modulieren Gerüche bei Schweinen proceptive und receptive Reizantworten der Sau (Signoret, 1970), beeinflussen die Induktion der Pubertät (Pearce & Hughes, 1987) und können aggressives Verhalten mäßigen (McGlone & Morrow, 1988). An all diesen Reizantworten sind 16-Androsten Steroide beteiligt, die in den Testes von Ebern gebildet, von den submaxillaren

Speicheldrüsen aufgenommen und in den Speichel der Eber abgegeben werden (Booth, 1980). Für das Einsetzen der Pubertät ist zum Beispiel das Steroid 5α -Androst-16-en-3 α -ol ausschlaggebend (Booth, 1987), für agonistische Interaktionen (McGlone & Morrow, 1988) und das Paarungsverhalten (Reed et al., 1974) 5α -Androst-16-en-3-on.

Vor einer Paarung „patscht“ der Eber, er produziert durch intensive Kaubewegungen einen schaumigen Speichel, mit dem Pheromon-Steroide ins Freie gelangen. Dieser „Geruchschub“ wirkt auf östrische Säue attraktiv, so dass sie ein proceptives Verhalten zeigen, das heißt, sie nähern sich direkt der Geruchsquelle. Befindet sich eine Sau in der Nähe eines Ebers, kommt es zu einem receptiven Verhalten und sie nimmt eine immobile Paarungshaltung mit der typischen Körperhaltung ein („Duldungsstarre“ oder Immobilisierungsreflex) (Signoret, 1970; Dorries et al., 1991). Obwohl zusätzlich zu den olfaktorischen Reizen auch visuelle und akustische Reize proceptives und receptives Verhalten bei der Sau beeinflussen, sind olfaktorische Reize für sich allein schon wirksam (Dorries et al., 1991; Penzlin, 1991).

5.5.7.4 Einfluss von Duftstoffen auf die Endokrinologie

Neben den erwähnten Punkten zur Fortpflanzung, besteht auch eine enge Verknüpfung von Geruchssinn und der Endokrinologie. Hierbei können Düfte Einfluss auf die Reproduktionsphysiologie nehmen. Umgekehrt kann die Reproduktionsphysiologie auch Einfluss auf die Riechwahrnehmung ausüben (Pfeiffer, 1964). Wie Untersuchungen an Mäusen zeigten, besitzen Mäuseweibchen im Oestrus eine höhere geruchliche Sensitivität als im Metoestrus (Schmidt et al., 1982; Schmidt & Schmidt, 1980).

In Versuchen an männlichen Ratten konnte man beobachten, dass Gerüche aus der Umgebung, in der sich ein Tier aufhält, einen wichtigen Einfluss auf den endokrinen Zustand der Männchen ausüben können. So verkümmerten zum Beispiel in einer Gruppe mit ausschließlich männlichen Tieren oder bei isoliert gehaltenen Tieren die reproduktiven Organe schneller als bei den Kontrollgruppen, die aus männlichen und weiblichen Ratten bestanden. Setzt man ein männliches Tier zu einem Weibchen, kann man bei dem Männchen eine Steigerung der Sekretion von Luteinisierendem Hormon und Testosteron nachweisen. Die Einflüsse der Rattenweibchen auf die Männchen deuten auf eine soziale Kommunikation des endokrinen Zustands hin.

Pubertät und Östrus

Weitere Studien an Nagetieren zeigten, dass art eigene Duftstoffe die verschiedensten Funktionen haben können (Doty, 1972). Die Darbietung von Männchenduft kann zum Beispiel eine Pubertätsinduktion bewirken oder diese beschleunigen (Czihak et al., 1992). Setzte man Rattenweibchen in einen Käfig mit Einstreu, in der sich zuvor ein Männchen aufgehalten hatte, kamen die Tiere zehn Tage vor der Kontrollgruppe in die Pubertät. Man vermutet im Urin des Männchens ein pubertätsauslösendes Pheromon, dessen Konzentration androgenabhängig ist.

In weiteren Versuchen konnte man beobachten, dass in einer Gruppe, in der ausschließlich weibliche Ratten lebten, die Pubertät zu einem späteren Zeitpunkt eintrat, als bei isolierten Weibchen mit gleichem Alter, was auf ein pubertätsverzögerndes Pheromon im Urin der Weibchen zurückzuführen ist.

Bei Mäuseweibchen, die in einer Gruppe mit ausschließlich weiblichen Tieren gehalten werden, ist eine Verlängerung des Ovarialzyklus zu beobachten. Der Weibchen-Duft kann auch eine Synchronisation des Oestrus hervorrufen. Der Vorteil einer solchen Synchronisation, liegt darin, dass die Nagetiere jahreszeitliche Ressourcen nutzen können und in der Gruppe ein größerer Schutz geboten ist, wenn sie im gleichen Zeitraum Junge bekommen.

Ebenso kann die Darbietung von Männchenduft den Oestrus beeinflussen (Czihak et al., 1992). Bei Anwesenheit männlicher Mäuse kommt es durch einen östrogensynchronisierenden Effekt, dem sogenannten Whitten Effekt, zu einer Verkürzung des Ovarialzyklus bei den weiblichen Tieren (Whitten, 1959; Bronson & Whitten, 1968).

Eine mögliche Funktion dieser chemischen Kommunikation ist zum Beispiel die Synchronisation der Paarungsbereitschaft beider Sexualpartner, die natürlich auch von anderen Faktoren wie soziale Wechselwirkung und Stellung zusätzlich beeinflusst wird.

Ein weiteres Beispiel dafür, dass Duftstoffe in manchen Fällen auch eine wichtige Rolle in der Populationskontrolle spielen, ist der sogenannte Bruce-Effekt (Bruce, 1959, 1960). In Versuchen wurden trächtige Mäuseweibchen, vor der Nidation, also vier Tage postcoitus, der Pheromongeruch eines fremden Männchens ausgesetzt. Diese Studien zeigten, dass der Uringeruch eines fremden Männchens bei trächtigen Mäuseweibchen zu einem spontanen Abort führen kann (Bruce, 1959; Blüm, 1986). Das weibliche Tier kommt schneller wieder

in Östrus und ist somit schneller wieder bereit, sich mit dem fremden Männchen zu paaren. Die Monopolisierung der Fortpflanzung durch Regulation der reproduktiven Physiologie („Reproduktive suppression“) der Artgenossen (Barrett et al., 1993; Smith & Abbott, 1995; Abbott et al., 1997; Smith et al., 2001c) kann ebenfalls über den Geruchssinn beeinflusst werden. So unterdrückt bei Murmeltieren (*Marmota*) der Geruch dominanter Weibchen die Ovulation bei subdominanten weiblichen Tieren.

5.5.7.5 Der Haupthistokompatibilitätskomplex (MHC)

Individualgerüche sind zum Teil genetisch determiniert. Sie basieren auf einer immunologischen Selbst-Fremd-Erkennung und sind mit dem Haupthistokompatibilitätskomplex (MHC) gekoppelt. Es existieren verschiedene Theorien darüber, wie der Haupthistokompatibilitätskomplex die Individualgerüche beeinflusst:

- 1.) Tiere mit verschiedenen MHC-Genen haben auch eine unterschiedliche Bakterienflora, die verschiedene chemische Abfallprodukte ausscheidet.
- 2.) Durch MHC-Varianten gibt es anatomische und physiologische Unterschiede, so dass von jedem Individuum ein anderes Gemisch von Duftstoffen produziert wird.
- 3.) Die MHC-Produkte werden im Urin ausgeschieden, wo sie in kleinere, flüchtige Fragmente zerfallen (Pollard, 1994).

Experimentelle Befunde zeigen, dass MHC-assoziierte Gerüche das Partnerwahlverhalten beeinflussen können oder als Inzuchtbarriere fungieren (Eggert et al., 1996). Untersuchungen an der Maus belegen, dass die individuellen Eigengerüche durch Unterschiede im H-2 Histokompatibilitätskomplex bestimmt werden und die Häufigkeit eines Schwangerschaftsblocks bei den untersuchten Mäusen um so höher ist, je stärker sich der H-2-Typ des zur Zucht verwendeten männlichen Tieres von dem des fremden Männchen unterscheidet (Yamazaki et al., 1980; Yamaguchi et al., 1981). Dadurch kann zum Beispiel Inzucht verhindert werden, was wegen der erhöhten Gefahr der Homozygotie wichtig ist. So bevorzugen Mäuseweibchen Männchen mit heterozygoten MHC-Genen. Die negative Prägung durch Pheromone geschieht bereits in der Kindheit: je enger die Verwandtschaft, umso strenger ist das biologische Tabu (Pollard, 1994).

5.6 Die biologische Bedeutung des Geruchssinns bei Primaten

Eine Reihe von Freilandstudien zeigte, dass auch bei Primaten verschiedene Verhaltensweisen in großem Ausmaß durch Duftstoffe kontrolliert werden. So spielt der Geruchssinn eine bedeutende Rolle bei der Nahrungsaufnahme (Bolen & Green, 1997; Ueno, 1994c), Orientierung in der Umwelt (Glaser et al., 1994), sowie bei sozialen Verhaltensweisen wie Revierverteidigung (Mertl-Millhollen, 1986a, 1986b), Rangordnung (Kappeler, 1998), Erkennen von Gruppenmitgliedern (Epple et al., 1993), Identifikation von Sexualpartnern (Heymann, 1998) und Reproduktionsverhalten (Smith & Abbott, 1998). Deshalb ist es erstaunlich, dass es kaum Laborstudien über die olfaktorische Sensitivität nicht-menschlicher Primaten gibt (Boinski, 1992).

Fälschlicher Weise wird der Geruchssinn häufig immer noch als „niederer Sinn“ bezeichnet. Trotz dieser Fehleinschätzung der biologischen Bedeutung dieser Sinnesmodalität ist der Geruchssinn auch für uns Menschen sehr wichtig. Zu seinen Aufgaben zählen zum Beispiel das Auslösen der Speichel- und Magensaftsekretion durch nahrungsassoziierte Gerüche, die Warnung vor verdorbenen Speisen, Hygieneüberwachung (Schweiß, Exkrememente), soziale Informationen (Heimische „Atmosphäre“ bzw. „Jemanden nicht riechen können“), Einflüsse auf das Sexualverhalten oder auf die allgemeine Affektlage (Lust- und Unlustgefühle u.ä.) (Grammer, 1993; McClintock, 2003; Pollard, 1994; Preti & Wysocki, 1999; Silbernagel & Despopoulos, 1991).

Erst seit der Entdeckung der Pheromone bei Insekten und der enormen Leistungsfähigkeit ihrer Geruchsrezeptoren (Blum & Brand, 1972) wird dem Geruchssinn wieder mehr Bedeutung beigemessen. Dabei wurde für die untersuchten Vertebraten und darunter auch die Primaten, einschließlich des Menschen, eine teilweise sehr hohe Riechempfindlichkeit nachgewiesen. Das Wissen über die biologische Bedeutung des Geruchssinnes bei der jeweiligen Spezies ist allerdings häufig noch sehr lückenhaft.

Im Folgenden soll auf die verschiedenen Funktionskreise der Geruchswahrnehmung bei Primaten etwas genauer eingegangen werden.

5.6.1 Vermeidung von Fressfeinden

Wie viele andere Tiere bedienen sich auch Primaten olfaktorischer Signale zur Vermeidung von Fressfeinden. In Untersuchungen mit Duftmarken aus Raubtierkot konnten zum Beispiel bei Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) entsprechende Verhaltensweisen wie Vermeidungsreaktionen nachgewiesen werden (Oberbeil, 1997).

5.6.2 Nahrungssuche und -auswahl

Der Einsatz des Geruchsinnes bei der Nahrungssuche und -auswahl ist unter Vertebraten sehr verbreitet. Verhaltensbeobachtungen zeigten, dass Primaten, bevor sie zu fressen beginnen, häufig erst an ihrem Futter riechen (Krause, 2002; Freist, 2004). Das könnte ein Hinweis darauf sein, dass Affen ihren Geruchssinn auch zur Prüfung der Futterqualität einsetzen (Bolen & Green, 1997; Glaser et al., 1994; Ueno, 1994c, 1999). Da vor allem die olfaktorische Sensitivität für die Zuordnung von Duftstoff und Duftquelle wichtig ist, stellte sich die Frage, ob zum Beispiel die Nase der Totenkopffaffen und der Schweinsaffen, die sich neben tierischer Nahrung, wie Schnecken, Spinnen, Insekten, Baumfröschen, jungen Vögeln und Vogeleiern, zu einem großen Teil auch von Früchten und Pflanzen (z.B. Blätter, Getreide, Nüsse) ernähren (Caldecott, 1986; Clutton-Brock & Harvey, 1977), hinreichend empfindlich ist, um eine Trophotaxis zu ermöglichen und eine geruchliche Erkennung und Auswahl des Futters zu leisten.

Die aus der vorliegenden Arbeit gewonnenen Daten lassen erkennen, dass das geruchliche Wahrnehmungsvermögen der Totenkopffaffen und Schweinsaffen nicht für jede Substanz gleich ist. Eine mögliche Erklärung für diese interspezifischen Unterschiede in der Sensitivität beruht eventuell auf der biologischen Relevanz dieser Duftstoffe für die Affen in Hinblick auf ihre Nahrungswahl. Vor dem Hintergrund der Biologie dieser Tiere erscheint es wahrscheinlich, dass ein Zusammenhang zwischen dem geruchlichen Sensitivitätsspektrum und der Ernährungsweise besteht.

5.6.3 Soziale Kommunikation

Anekdotische Beobachtungen von Forschern und Tierpflegern deuten darauf hin, dass sowohl Neuweltaffen als auch Altweltaffen Informationen über ihren reproduktiven oder emotionalen Zustand mittels Geruch weitergeben können (Hübener, 2000). So sind Menschen, die regelmäßig sehr engen Kontakt mit den Tieren haben, zum Beispiel in der Lage, den Geruch eines vor Aufregung schwitzenden oder in der Sonne schwitzenden Schimpansen zu unterscheiden (Goodall, 1986), den Geruch aggressiver Gorillamännchen (Schaller, 1963; Hübener, 2000) oder östrischer Totenkopffaffenweibchen (persönliche Mitteilung Laska), Gorilla- und Makakenweibchen (Hübener, 2000) zu erkennen. Angeblich kam es sogar zu einer Zyklussynchronisation zwischen Bonoboweibchen und den weiblichen Tierpflegern im Antwerpener Zoo in Belgien (Hübener, 2000). Ebenso lassen verschiedene beobachtbare Verhaltensweisen einiger Primaten, wie das Duftmarkierungsverhalten oder die olfaktorische Inspektion von Artgenossen, darauf schließen, dass Duftsignale auch für die soziale Kommunikation dieser Tiere eine wichtige Rolle spielen.

5.6.3.1 Körperdüfte und Markierungsverhalten

Halbaffen und Neuweltaffen

Die meisten darauf untersuchten Strepsirhini (Lemur, *Lemur catta*, Dugmore & Evans, 1990) und Platyrrhini besitzen spezielle Hautdrüsen und zeigen häufig auffällige Duftmarkierungsverhaltensweisen (Albone, 1984). Mit Hilfe dieser Duftsignale können zum Beispiel Halbaffen und Neuweltaffen Informationen über Art- und Gruppenzugehörigkeit, Geschlecht, Individuum, sozialen Status, reproduktiven Zustand oder den emotionalen Zustand (Stress, Angst, Aggressivität) „erriechen“ (Albone, 1984; Charles-Dominique, 1977a, 1977b; Charles-Dominique et al., 1980; Epple, 1971, 1974a, 1974b, 1975, 1976, 1980, 1985, 1986; Epple et al., 1989, 1990; 1993; Epple & Moulton, 1978; Kaplan & Russell, 1974; Laska & Hudson, 1995; Perret, 1992; Ueno, 1991, 1994a, 1994b). Mit häufig sehr auffälligen und daher gut beobachtbaren Verhaltensweisen, werden die Duftmarken von den Tieren, an verschiedenen Orten in ihrer Umgebung, platziert. Der Katta (*Lemur catta*) benutzt seinen Schwanz als Überträger von Duftstoffen. Die

Männchen markieren ihre Reviere durch Drüsensekrete, die sie an Äste und Baumstümpfe reiben oder sie reiben ihre Schwänze an den Duftdrüsen ihrer Unterarme und wedeln dann mit ihnen, um den Duft zu verteilen (Mertl-Millhollen, 1986a, b). Die weiblichen Tiere dieser Lemurenart markieren mit den Duftdrüsen der Genitalregion. Pottos (*Perodicticus potto*) und Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) markieren ihre Wohngebiete, indem sie Urin auf ihre Hände und Füße bringen (Albone, 1984; Candland et al., 1980) und auf den Äste verteilen, während sie darüber laufen. Außerdem konnte bei Totenkopffaffen Niesen, Reiben der Nase (Schwartz & Rosenblum, 1980) und des Rückens (Hennessy et al., 1978) sowie eine Inspektion des anogenitalen Bereiches beobachtet werden (Ploog et al., 1963). Dieses Verhalten lässt darauf schließen, dass Duftsignale für das soziale Verhalten dieser Primaten eine wichtige Rolle spielen (Albone, 1984; Baldwin, 1970).

Nachtaktive Halbaffen nutzen Urinmarken als olfaktorische Orientierungshilfen innerhalb des eigenen Territoriums. Sie verbinden hierbei Futterplätze und Schlafplätze durch Urin Spuren. Nicht nur Urinabgabe, sondern auch das Absetzen von Kot, Speichel und Sekreten aus spezialisierten Hautdrüsen dienen den Primaten zur Orientierung in der Umwelt (Seitz, 1969; Andrew & Klopman, 1974; Harrington, 1974; Manley, 1974; Schilling, 1974). Die geruchliche Orientierung ist bei Halbaffen weit verbreitet, aber auch bei echten Affen und Menschenaffen konnte sie nachgewiesen werden (Ilse, 1955; Marler, 1965; Petter, 1965; Jolly, 1966; Doyle et al., 1967; Epple, 1974a, 1974b; Glaser et al., 1994).

Altweltaffen

Bei Altweltaffen kommen Duftdrüsen selten vor (Glaser et al., 1994). Zwar fand man bei Mandrills, Drills, Gibbons und Orang-Utans Sternaldrüsen (Feistner, 1991; Geissmann & Hultegger, 1994; Hill, 1960; Schultz, 1921) und bei Brazzameerkatzen (*Cercopithecus neglectus*) drüsenartige Hautregionen, die möglicherweise olfaktorisch wirksame Substanzen absondern (Loireau & Gautier-Hion, 1988), deren Funktion ist aber bis heute noch nicht geklärt. Die Untersuchung der Hautsekrete von Gibbons, Orang-Utans und Schimpansen zeigten hohe Hormonkonzentrationen (Geissmann et al., 1992). Außerdem zeigen die Altweltaffen, die Menschenaffen mit eingeschlossen, ein großes olfaktorisches als auch gustatorisches Interesse an den Körperdüften ihrer Artgenossen (Albone, 1984). Auch das könnte ein Hinweis auf einen möglichen Informationsgehalt dieser Körperdüfte sein. Ein entsprechendes Duftmarkierungsverhalten konnte bis jetzt allerdings nur bei in

Gefangenschaft lebenden Drills, Mandrills und nur einigen Meerkatzenarten beobachtet werden (Feistner, 1991; Gautier & Gautier, 1977; Loireau & Gautier-Hion, 1988).

5.6.3.2 Das Erkennen von Artgenossen und einzelner Individuen

In phylogenetischen Untersuchungen von Duftmarken verschiedener Primaten-Subspezies (*Saguinus fuscicollis*; Smith et al., 1985) fand man quantitative Unterschiede der Geruchskompositionen, qualitativ sind sie vergleichbar.

Auch die relative Konzentration der flüchtigen Substanzen in den Duftmarken weiblicher Weißbüschelaffen (*Callithrix jacchus*) sind für jedes weibliche Individuum einzigartig. Das individuelle Duftprofil für jede Duftmarke eines Marmosettenweibchens bildet somit die Basis für eine individuelle Diskrimination.

5.6.3.3 Mutter-Kind Erkennung

Auch bei Primaten wurde nachgewiesen, dass das gegenseitige Erkennen von Muttertieren und Jungtieren mit Hilfe des Geruchssinnes erfolgen kann. Zum Beispiel können Jungtiere von Totenkopffaffen, *Saimiri sciureus*, anhand unterschiedlicher Individualgerüche zwischen dem Geruch eigener Mütter und dem anderer laktierender Weibchen diskriminieren (Kaplan et al., 1977).

Vergleichbares konnte auch für Menschen nachgewiesen werden (Schaal et al., 1986). Wie T-Shirt-Tests zeigten, sind auch hier die Mütter in der Lage, den Geruch des eigenen Kindes und umgekehrt zu erkennen (Porter et al., 1983; Russell et al., 1983). Bietet man Neugeborenen den Geruch von Stilleinlagen der eigenen Mutter dar, zeigen sie eine positive Orientierungsreaktion und Saugbewegungen. Bei Darbietung der Stilleinlagen fremder Mütter reagieren die Säuglinge hingegen mit Kopfabwenden oder ignorieren den Geruch (MacFarlane, 1975; Porter, 1992; Russell, 1976).

5.6.4 Sexualverhalten

Primaten nutzen zum Beispiel zur Erkennung von Sexualpartnern (Heymann, 1998) und der Fortpflanzungsbereitschaft (Smith & Abbott, 1998) unter anderem geruchliche Signale.

So können Braunrückentamarine (*Saguinus oedipus*) die peri-ovulatorische Phase einer Artgenossin an deren Duftmarke erkennen (Ziegler et al., 1993). Bei Schimpansen, Makaken, Pavianen, Mangaben, Orang-Utans, Gorillas und anderen Affenarten wurde beobachtet, dass die Affenmännchen mit ihrem Finger die Vulva der Weibchen inspizieren und anschließend daran riechen (Keverne, 1982a, 1982b; Stoddart, 1980). Dieses Verhalten deutet darauf hin, dass olfaktorische Informationen bei verschiedenen Primatenarten eine Rolle im Reproduktionsverhalten spielen könnte.

5.6.4.1 Pheromone

Aus den Vaginalsekreten von Menschen und nicht-menschlichen Primaten wurden Substanzen isoliert, die vermutlich als (Releaser-)Pheromone und sexuell anziehend auf männliche Artgenossen wirken (Michael & Bonsall, 1977; Michael et al., 1975). Bei weiblichen Rhesusaffen bestehen diese sogenannten Copuline oder „sex attractants“ (Curtis et al., 1971; Keverne & Michael, 1971; Michael & Keverne, 1970a, 1970b) aus einer Mischung von kurzkettigen Fettsäuren wie Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, iso-Buttersäure, iso-Valeriansäure und iso-Hexansäure. Die Konzentrationen dieser flüchtigen Fettsäuren variieren während des Ovarialzyklus, wobei sie am höchsten vor und während der Ovulation sind. So kann das Rhesusaffen Männchen vermutlich geruchlich den Östrusstatus eines Weibchens feststellen (Albone, 1984; Davis, 1973; Michael & Keverne, 1968; Michael et al., 1971) indem die kurzkettigen aliphatischen Fettsäuren, die in der Vagina sezerniert werden, die Ovulation verraten, den Zeitpunkt, an dem eine Paarung am erfolgreichsten ist. Die geringere Kopulationsfrequenz männlicher Affen nach einer Anosmie, trotz ausgeprägter Genitalschwellung der Weibchen, bestärkt diese Annahme. Bei Makaken, Schimpansen und vielen anderen Affenarten wurde beobachtet wie sie die anogenitale Region der Artgenossen geruchlich inspizieren. Man vermutet, dass die männlichen Tiere sich so über den reproduktiven Zustand der Weibchen informieren. Dennoch investieren sie viel Energie in die Etablierung von sexuellen Partnerschaften außerhalb der fertilen Phase (Goodall, 1986; Vervaecke et al., 1998).

Es gibt allerdings keine eindeutigen Beweise dafür, dass der Geruchssinn der Primaten bei der Fortpflanzung eine Rolle spielt. Anscheinend stimulieren diese verhaltenswirksamen Fettsäuren die Paarung, erhöhen die Häufigkeit von männlichen Kopulationsversuchen und

der Ejakulation (Curtis et al., 1971; Michael et al., 1971, 1972, 1975, 1976; Michael & Bonsall, 1977; Michael & Keverne, 1968). Goldfoot und Kollegen (1978) konnten in ihren Untersuchungen dagegen keinen solchen Effekt feststellen. Dennoch fanden sie Hinweise für eine mögliche Beteiligung des Geruchssinnes am reproduktiven Verhalten der Makaken. In Versuchen wurden den Rhesusaffenmännchen Vaginalsekret weiblicher Rhesusaffen aus verschiedenen Zyklusphasen dargeboten. Am Vaginalduft ovulierender Weibchen rochen die Männchen häufiger, wobei diese Präferenz aber nur bei sexuell erfahrenen Männchen festzustellen war. Vermutlich spielen Lernprozesse bei der Wahrnehmung von Sozialdüften eine wesentliche Rolle. Ähnliche Versuche an Makaken in Zoohaltung unter natürlichen Bedingungen zeigten keine Anzeichen von Einfluss der Vaginaldüfte auf das Reproduktionsverhalten (Goldfoot, 1982).

Die Zusammensetzung von Vaginalsekreten verschiedener Altweltaffen wurde von Fox (1986) gaschromatographisch untersucht. Hierbei konnte sie keinen Zusammenhang zwischen der Zusammensetzung und dem weiblichen Reproduktionszyklus finden, aber dafür einen deutlichen Unterschied zwischen den Arten. Vermutlich löst das Vaginalsekret bei Altweltaffen kein sexuelles Verhalten aus, sondern erhöht die innerartliche Attraktivität und wirkt so vielleicht auch aggressionshemmend (Keverne, 1976). Pheromone wirken selten in Abwesenheit anderer sensorischer Signale und nie ohne Verbindung mit der Umwelt. So wird auch die Fortpflanzung von Altweltaffen über viele sensorische Kanäle gesteuert, visuelle Reize, akustische Reize, soziale Erfahrungen, soziale Strategien, Partnervorlieben und anderes. Die Vermittlung von Attraktivität könnte im Laufe der Entwicklung zur Hauptfunktion der Pheromone geworden sein (Hübener, 2000). Die Beteiligung des Geruchssinnes hierbei ist noch nicht geklärt (Keverne, 1982a, 1982b, 1983).

5.6.4.2 Geruchsinn und Endokrinologie

Bei der Untersuchung von geruchswahnehmenden Strukturen stellte man fest, dass das olfaktorische Epithel von männlichen und weiblichen Rhesusaffen Unterschiede aufweist. Die Unterschiede sind am Größten, wenn das untersuchte Epithel des weiblichen Affen aus der periovulatorischen Phase stammt. Saini und Breipohl (1976) vermuten einen Zusammenhang zwischen den zyklusabhängigen Schwankungen der Riechschwellen, die bei Frauen festgestellt wurden (Doty et al., 1981, 1982; Kanamura & Takashima, 1991),

und den Veränderungen der Epithelstruktur, wobei die zyklusbedingten Unterschiede in der Geruchswahrnehmung nach wie vor umstritten sind (Hummel et al., 1991).

Pubertät und Östrus

Es gibt Hinweise dafür, dass bei Primaten vermutlich Primerpheromone eine frühzeitiges Einsetzen der Pubertät, eine Synchronisation der Menstruationszyklen und die Regulation des Menstruationszyklus bewirken können (Pollard, 1994). Eine Synchronisation und Regulation des Menstruationszyklus konnte auch bei Menschen beobachtet werden (Jacob & McClintock, 2000; McClintock, 1971; Weller & Weller, 1993, 1995).

Ebenso konnte man auch bei Primaten eine Monopolisierung der Fortpflanzung durch Regulation der reproduktiven Physiologie der Artgenossen (Barrett et al., 1990, 1993; Smith & Abbott, 1995; Abbott et al., 1997; Smith et al., 2001c) nachweisen. So unterdrückt bei Krallenäffchen (*Callithrichidae*) der Geruch dominanter weiblicher Tiere die Ovulation bei subdominanten Weibchen. Vermutlich dienen in dieser Familie Duftsignale auch der Markierung des Territoriums, der Unterdrückung von Aggressionen und der Vermittlung von Nahrungsressourcen.

5.6.5 Der körpereigene Geruch beim Menschen

Der Mensch hat viele Gewohnheiten entwickelt, durch die der Geruchssinn in normalen Situationen an Bedeutung verloren hat. Mit der Zunahme des Hygienestandards haben wir gelernt, Körpergerüche mit Unreinheit zu assoziieren und daher Methoden gefunden, um Körperdüfte zu überdecken. Wahrscheinlich schenkte man der kommunikativen Funktion der Körperdüfte bei Menschen deshalb vergleichsweise wenig Beachtung, bevor durch Studien an verschiedenen Tiergruppen das wissenschaftliche Interesse geweckt wurde. Ein erschwerender Faktor ist, dass die Reaktion auf Düfte unbewusst geschehen kann und es auch oft tut. Körperdüfte könnten, auch wenn heutzutage meist durch Kosmetika und Deodorants neutralisiert, ebenso in menschlichen Verhaltensweisen eine Rolle spielen (Amoore, 1977; Comfort, 1971; Doty, 1977). Menschen besitzen ein gutes Wahrnehmungsvermögen für Duftstoffe und viele menschliche Verhaltens- und Ausdrucks-

weisen, wie zum Beispiel das Nasenreiben und Küssen in Begrüßungszeremonien oder das „jemanden nicht riechen (leiden) können“, deuten auf eine wesentliche Beteiligung des Geruchssinnes im alltäglichem Leben hin (Pollard, 1994). Nicht nur blinde Menschen besitzen eine ausgezeichnete Fähigkeit, Personen an ihrem Duft zu erkennen. In zahlreichen Untersuchungen konnte mit Hilfe des T-Shirt-Tests gezeigt werden, dass Menschen allgemein in der Lage sind, zwischen Gerüchen verschiedener Personen zu unterscheiden (Russell, 1976; Schaal et al., 1986; Schaal & Porter, 1991; Schleidt, 1992). So können sie zum Beispiel das eigene T-Shirt von dem einer anderen Testperson unterscheiden oder einzelne Individuen am Geruch erkennen beziehungsweise Kinder, Mütter, Partner und Geschwister von fremden Personen unterscheiden. Häufig sind die Testpersonen sogar in der Lage, T-Shirts geruchlich zu unterscheiden, die von weiblichen beziehungsweise männlichen Individuen getragen wurden. Ferner sind Menschen ebenso in der Lage, zum Beispiel den Geruch ihres eigenen Hundes zu erkennen (Wells & Hepper, 2000).

Informationen, die meist von Psychologen, Psychiatern und Psychoanalytikern gesammelt wurden, zeigten, dass Düfte zum Beispiel wichtig in der sexuellen Entwicklung von Kindern sind und einen wichtigen Faktor für die Formung heterosexueller Empfänglichkeit darstellen (Pollard, 1994). Vermutlich erfolgt die Produktion und Wahrnehmung von menschlichen Pheromonen, wie bei den anderen Tierarten, je nach physiologischer Verfassung, in Abhängigkeit der sexuellen Entwicklung oder des Menstruationszyklus. Progesteron soll zum Beispiel die Geruchsqualität der Frau beeinflussen, so dass sie in jeder Phase des Zyklus einen eigenen Geruch hat. Außerdem besitzen verschiedene Völkergruppen charakteristische Körpergerüche, wie angeblich auch Personen mit unterschiedlichen Haarfarben (Pollard, 1994).

Alle diese Beispiele zeigen, dass der Geruchssinn in vielen Verhaltensweisen von Primaten eine große Rolle spielt (Halász, 1990). Umso erstaunlicher ist es, dass es nur wenige quantitative Untersuchungen zur olfaktorischen Sensitivität bei nicht-humanen Primaten gibt.

6. Kurzer Ausblick

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie lassen es sinnvoll erscheinen, das olfaktorische Wahrnehmungs- und Unterscheidungsvermögen nicht-menschlicher Primaten für weitere Substanzklassen zu testen. Vor allem wäre es interessant festzustellen, ob Totenkopffaffen auch bei anderen fruchtähnlichen Duftstoffen ähnlich gute Wahrnehmungsschwellen erreichen. Derartige Untersuchungen würden die Frage klären, ob es sich bei den bisher gefundenen Ergebnissen um ein allgemeingültiges Phänomen handelt und generell Duftstoffe, die biologisch relevant sind, wie zum Beispiel für die Nahrungssuche, besser wahrgenommen werden als Substanzen, die für das Tier weniger relevant sind. Dies gilt nicht nur für das olfaktorische Wahrnehmungsvermögen der Totenkopffaffen, sondern auch für den Vergleich der Leistungen von Menschen und Affen (und anderen Tieren) bezüglich der gestellten Aufgaben.

Weitere Untersuchungen mit neuen Duftstoffen würden den bisher gewonnenen Einblick, auch im Bezug auf den menschlichen Geruchssinn, erweitern und einen Beitrag zur experimentellen Prüfung der Hypothese liefern, wonach phylogenetisch nahestehende Spezies einen größeren Anteil gemeinsamer Geruchsrezeptoren besitzen als phylogenetisch weniger verwandte Arten (Strotmann et al., 1995).

7. Zusammenfassung

Untersucht wurde das geruchliche Wahrnehmungsvermögen von Totenkopffaffen und Schweinsaffen für folgende monomolekulare Duftstoffe: je eine homologe Reihe aliphatischer n-Acetat-Ester, 1-Alkohole und n-Fettsäuren, einige isomere Formen der Acetat-Ester und Alkohole, das Terpen 1,8-Cineol, das Aldehyd n-Heptanal, das Steroid 5α -Androst-16-en-3-on und das Thiazol 2,4,5-Trimethylthiazol.

Um die geruchlichen Wahrnehmungsleistungen zu testen, wurden verhaltensphysiologische Experimente durchgeführt. Bei diesen Versuchen wurden den Tieren simultan zwei Duftstimuli dargeboten, von denen der eine eine Futterbelohnung (S+) anzeigt, der andere dagegen zu verschmähen (S-) ist. Als belohnungsanzeigende (S+) Stimuli wurden jeweils verschiedene Konzentrationsstufen der getesteten Duftstoffe eingesetzt.

Das nahezu geruchlose Lösungsmittel Diethylphthalat diente als negativer (S-) Stimulus.

Die Totenkopffaffen und Schweinsaffen waren für die getesteten aliphatischen Acetat-Ester ausgesprochen sensitiv und konnten bestimmte Mitglieder dieser Substanzklasse noch in milliarden-facher Verdünnung geruchlich wahrnehmen. Bei einzelnen Vertretern dieser Duftstoffklasse schnitten die Schweinsaffen im Mittel etwas schlechter ab als die Totenkopffaffen.

Auch für aliphatische Alkohole zeigten die Totenkopffaffen und Schweinsaffen eine beachtliche Sensitivität und konnten einzelne Substanzen noch bis zu einer millionenfachen Verdünnung geruchlich detektieren. Die Schweinsaffen schnitten bei einigen Alkoholen etwas besser ab als die Totenkopffaffen.

Die Ergebnisse der Schweinsaffen für die n-Fettsäuren zeigten, dass diese Primatenart äußerst sensitiv für diese Substanzklasse ist und einzelne Vertreter noch in millionenfachen Verdünnung wahrnehmen kann.

Ebenso erzielten die Totenkopffaffen und Schweinsaffen für das aliphatische Aldehyd n-Heptanal sehr gute geruchliche Wahrnehmungsleistungen und konnten diesen Duftstoff noch in millionenfacher Verdünnung riechen.

Die geruchliche Sensitivität der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für das Terpen 1,8-Cineol ist mit einem Geruchsschwellenwert bei einer Verdünnung von bis zu 1:3 Millionen ebenfalls sehr hoch.

Die Totenkopffaffen und Schweinsaffen erzielten ihre olfaktorische Wahrnehmungsschwelle für 5 α -Androst-16-en-3-on bei jeweils einer Duftstoffkonzentration von 0,0067g/l.

Für 2,4,5-Trimethylthiazol zeigten Totenkopffaffen und Schweinsaffen eine hohe geruchliche Sensitivität, wobei die Schweinsaffen mit einem Schwellenwert bei einer 10 Millionen-facher Verdünnung etwas besser abschneiden, als die Totenkopffaffen, deren olfaktorische Wahrnehmungsschwelle bei einer Verdünnung von 1: 1 Million lag.

Die kurzkettigen aliphatischen Ester zählen zu den Hauptkomponenten im Duft reifer Früchte (Knudsen et al., 1993; Nursten, 1970; Rouseff & Leahy, 1995). Vermutlich sind diese Substanzen für frugivore Tierarten von größerer Relevanz als für carnivore oder sanguivore. Die Tatsache, dass die Früchte fressenden Affen für diese Ester generell sensitiver sind als der carnivore Hund und die granivore Ratte, stützt die Hypothese, dass geruchliche Sinnesleistungen eine evolutive Adaptation an die ökologische Nische einer Spezies widerspiegeln.

Da Alkohole bekanntlich durch mikrobielle Fermentationprozesse in Früchten entstehen und somit den Reifegrad der Früchte anzeigen scheint es plausibel zu sein, dass auch die aliphatischen Alkohole vermutlich relevanter für frugivore Tierarten sind, als für granivore Spezies wie die Ratte.

Die in dieser Studie gewonnenen Daten belegen, dass die Riechleistungen der Totenkopffaffen und Schweinsaffen für aliphatische Ester generell besser sind als für aliphatische Alkohole. Das passt ebenfalls zu der zu prüfenden Hypothese, denn Alkohole kommen in freier Form erheblich seltener vor und sind auch quantitativ in geringeren Mengen im Duft pflanzlicher Nahrung zu finden als Ester.

Ebenso sind aliphatische Aldehyde und Terpene wichtige Bestandteile von Früchten und Pflanzenteile und spielen somit möglicherweise eine Rolle bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl.

Die Ergebnisse dieser Arbeit deuten darauf hin, dass die ausgeprägte Sensitivität der getesteten nichtmenschlichen Primaten, für in Früchten vorkommende Duftstoffe, wahrscheinlich der optimierten Futtersuche dient und die olfaktorische Sensitivität in nichtmenschlichen Primaten tatsächlich eine evolutionäre Anpassung des Geruchssinnes an der ökologischen Nische einer Spezies widerspiegelt.

Dass die beiden Primatenarten für n-Fettsäuren und 5 α -Androst-16-en-3-on eine hohe Sensitivität zeigen, hängt möglicherweise damit zusammen, dass diesen Tieren die, in den Körperdüften enthaltenen, Substanzen zur sozialen Kommunikation dienen (Michael et al., 1971) und somit von biologischer Relevanz sind.

Für einige der getesteten Substanzgruppen kann sowohl für die Totenkopffaffen als auch für die Schweinsaffen die Korrelation der geruchlichen Wahrnehmungsleistung und der Kohlenstoffkettenlänge am besten als U-förmige beziehungsweise umgekehrte U-förmige Funktion beschrieben werden. Diese Tatsache deutet darauf hin, dass die olfaktorische Sensitivität für strukturverwandte Substanzen nicht einfach linear mit dem Dampfdruck dieser Duftstoffe, der mit zunehmender Kohlenstoffkettenlänge geringer wird, zu- oder abnimmt.

Der Vergleich der olfaktorischen Wahrnehmungsleistung für Substanzen die die gleiche Summenformel und funktionelle Gruppe besitzen, aber unterschiedliche Verzweigungen der Kohlenstoffketten haben, lässt keine regelhaften Zusammenhänge erkennen. Die Ergebnisse deutet vielmehr darauf hin, dass die Position der Funktionellen Gruppe für die olfaktorische Wahrnehmbarkeit eines Duftstoffes keine große Rolle spielt.

Verglichen mit den olfaktorischen Wahrnehmungsschwellen anderer Säugetierarten, verfügen Totenkopffaffen und Schweinsaffen für alle hier getesteten Duftstoffe über ein sehr gutes olfaktorisches Wahrnehmungsvermögen, das hinter dem der traditionell als „Makrosmaten“ bezeichneten Hunde und Ratten nicht zurücksteht beziehungsweise zum Teil sogar besser ist. Die Schweinsaffen erzielten außerdem für bestimmte n-Fettsäuren gleiche oder sogar bessere Schwellenwerte als der Igel, der im Vergleich zu seinem Körpergewicht einen auffallend großen *Bulbus olfactorius* besitzt. Ferner sind die Schweinsaffen, die nur etwa 700 funktionsfähige olfaktorische Rezeptorgene besitzen, für einige Vertreter der 1-Alkohole, n-Fettsäuren und das 2,4,5-Trimethylthiazol sensitiver,

als die Totenkopffaffen, welchen das volle Repertoire von 1.000 funktionsfähigen Rezeptorgenen zur Verfügung steht.

Diese Tatsache bestätigt, dass die absolute Größe der Riechschleimhäute, ein allometrischer Vergleich der olfaktorischen Gehirnstrukturen oder die Anzahl funktionsfähiger olfaktorischer Rezeptorgene keine zuverlässigen Vorhersagen über die olfaktorische Wahrnehmungsleistung erlaubt.

Weiter bestärken die Ergebnisse die Annahme, dass der Geruchsinn eine signifikante und oft unterschätzte Rolle in der Regulation des Verhaltens von Primaten spielt, und dass das Konzept, Primaten primär als Augentiere und „Mikrosmaten“ einzustufen, überdacht werden muss.

8. Literatur

- Abbott, D.H., Saltzman, W., Schultz-Darken, N.J. & Smith, T.E.** (1997) Specific neuroendocrine mechanisms not involving generalized stress mediate social regulation of female reproduction in cooperatively breeding marmosets monkeys. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 807: 219-238.
- Adams, M.G.** (1980) Odour-Producing organs of mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 45: 57-86.
- Adema, J.M. & Montserrat, J.M.** (1982) Olfacto-rhinomanometry. *Int. Rhinol.* 20: 21-28.
- Adrian, E.D.** (1950) The electrical activity of the mammalian olfactory bulb. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 2: 377-388.
- Alberts, A.C., Sharp, T.R., Werner, D.I. & Weldon, P.J.** (1992) Seasonal variation of lipids in femoral gland secretions of male green iguanas (*Iguana iguana*). *J. Chem. Ecol.* 5: 703-712.
- Albone, E.S.** (1984) Mammalian semiochemistry: The investigation of chemical signals between mammals. John Wiley & Sons Ltd.
- Albone, E.S. & Perry, G.C.** (1976) Anal sac secretion of the red fox, *Vulpes vulpes*. Volatile fatty acids and diamines. Implications for a fermentative hypothesis of chemical recognition. *J. Chem. Ecol.* 2: 101-111.
- Allison, A.C.** (1952) The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.* 28: 195-244.
- Allison, V.C. & Katz, S.H.** (1919) An investigation of stench and odours for industrial purposes. *J. Ind. Eng. Chem.* 11: 336-338.
- Amoore, J.E.** (1977) Specific anosmia and the concept of primary odors. *Chem. Senses and Flavor* 2: 267-281.
- Amoore, J.E. & Ollman, B.G.** (1983) Practical test kits for quantitatively evaluating the sense of smell. *Rhinology* 21: 49-54.
- Amoore, J.E., Pelosi, P. & Forrester, L.J.** (1977) Specific anosmias to 5 α -androst-16-en-3-one and ω -Pentadecalactone: The urinous and musky primary odors. *Chem. Senses Flavour* 2: 401-425.
- Andrew, R.T. & Klopman, R.B.** (1974) Urine washing: comparative notes. In: *Prosimian Behaviour*. R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (Eds.), London: Gerald

Duckworth, pp. 303-312.

- Annor-Frempong, I.E., Nute, G.R., Whittington, F.W. & Wood, J.D.** (1997) The problem of taint in pork. I. Detection thresholds and odour profiles of androstenone and skatole in a model system. *Meat Sci.* 46: 45-55.
- Appel, L.** (1969) Physical foundation in perfumery VIII. The minimum perceptible. *Am. Perfum. Cosmet.* 84: 45-50.
- Archilei, G. & Moretti, E.** (1958) Olfattometria ed elettoencefalografia. *Valsalva* 34: 201-207.
- Arctander, S.** (Ed.) (1969) *Perfume and flavor chemicals*. N.J. (USA): Montclair.
- Ashton, E.H., Eayrs, J.T. & Moulton, D.G.** (1957) Olfactory acuity in the dog. *Nature* 179: 1069-1070.
- Aujard, F.** (1997) Effect of vomeronasal organ removal on male socio-sexual responses to female in a prosimian primate (*Microcebus murinus*). *Physiol. Behav.* 62: 1003-1008.
- Auld, J.S.M.** (1923) Psycho-galvanic measurement of smell. *J. Inst. Petroleum Technol.* 9: 389-391.
- Axel, R.** (1995) The molecular logic of smell. *Sci. Am.* 1273: 54-159.
- Baldus, C.** (1936) *Untersuchung über Geruchsschwellen*. Thesis. Universität Würzburg.
- Baldwin, B.A. & Meese, G.B.** (1977) The ability of sheep to distinguish between conspecifics by means of olfaction. *Physiol. Behav.* 19: 803-808.
- Baldwin, J.D.** (1970) Reproductive synchronization in squirrel monkeys (*Saimiri*). *Primates* 11: 317-326.
- Baldwin, J.D. & Shillito, E.E.** (1974) The effects of ablation of the olfactory bulb on parturition and maternal behavior in Soay sheep. *Anim. Behav.* 22: 220-223.
- Barnett, S.A. & Spencer, M.M.** (1953) Responses of wild rats to offensive smells and tastes. *Brit. J. Anim. Behav.* 1: 32-37.
- Baron, G., Frahm, H.D., Bhatnager, K.P. & Stephan, H.** (1983) Comparison of brain structure volumes in insectivora and primates. III. Main olfactory bulb. *J. Hirnforsch.* 24: 551-568.
- Barrett, J., Abbott, D.H. & George, L.M.** (1990) Extension of reproductive suppression by pheromonal cues in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. *J. Reprod. Fertil.* 90: 411-418.
- Barrett, J., Abott, D.H. & George, L.M.** (1993) Sensory cues and the suppression of

- reproduction in subordinate female marmoset monkeys, *Callithrix jacchus*. J. Reprod. Fertil. 97: 301-310.
- BASF** (1999a) Isobutylacetat. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (1999b) n-Butanol. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (1999c) n-Butylacetat. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (1999d) n-Pentylacetat. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (1999e) n-Propanol. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (1999f) n-Propylacetat. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (2001) Pentanol. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- BASF** (2003) Palatinol® A. Technisches Merkblatt: Technische Information der BASF Aktiengesellschaft.
- Beauchamp, G.K.** (1976) Diet influences attractiveness of urine in guinea pigs. Nature 263: 587-589.
- Beets, M.G.J.** (1975) Pharmacological aspects of olfaction. In: Methods in olfactory research. D.G. Moulton, A. Turk & J.W. Johnston (Eds.), London: Academic Press, pp. 445-472.
- Beets, M.G.J. & Theimer, E.T** (1970) Odour similarity between structurally unrelated odorants. In: Taste and smell in vertebrates. G.E.W. Wolstenholme & J. Knight (Eds.), London: Churchill, pp. 313-323.
- Bennett, M.H.** (1968) The role of the anterior limb of the anterior commissure in olfaction. Physiol. Behav. 3: 507-515.
- Berglund, B. & Lindvall, T.** (1982) Olfaction. In: The nose - upper airway physiology and the atmospheric environment. D.F. Proctor & I.B. Anderson (Eds.), Amsterdam: Elsevier, pp. 279-305.
- Berkley, M.A. & Stebbins, W.C.** (1990) Comparative perception, Vol. I Basic mechanisms. New York: John Wiley & Sons.

- Bestmann, H.J. & Vostrowsky, O.** (1993) Chemische Informationssysteme der Natur: Insektenpheromone. *Chemie in unserer Zeit* 27: 123-133.
- Beyer, H.** (1901) Athemreflexe auf Olfactoriusreize. Leipzig: *Arch. Physiol.*, pp. 261-275.
- Bhatnagar, K.P. & Meisami, E.** (1998) Vomeronasal organ in bats and primates: Extremes of structural variability and its phylogenetic implications. *Microsc. Res. Tech.* 43: 465-475.
- Bijtel, J. & van Iterson, V.J.A.** (1925) Recherches sur le reflexe psychogalvanique, en particulier comme reaction aux excitations olfactives. *Arch. Neerland. Physiol.* 10: 447.
- Bird S. & Gower, D.B.** (1982) Axillary 5 α -androst-16-en-3-one, cholesterol and squalene in men; preliminary evidence for 5 α -androst-16-en-3-one being a product of bacterial action. *J. Steroid Biochem.* 17: 517-522.
- Blackwell, H.R.** (1953) Psychophysical thresholds: experimental studies of methods of measurement. Bull. Engin. Res. Inst. No. 36, Ann Arbor, University of Michigan Press.
- Blank, I., Sen, A. & Grosch, W.** (1992) Potent odorants of the roasted powder and brew of Arabica coffee. *Z. Lebensm. Unters. Forsch.* 195: 239-245.
- Blum, M.S. & Brand, J.M.** (1972) Social insect pheromones: Their chemistry and function. *Amer. Zool.* 12: 553-576.
- Blüm, V.** (1986) Vertebrate reproduction. Springer, Berlin.
- Bodyak, N. & Slotnick, B.** (1999) Performance of mice in an automated olfactometer: odor detection, discrimination and odor memory. *Chem. Senses* 24: 637-645.
- Boeckh, J., Kaissling, K.E. & Schneider, D.** (1965) Insect olfactory receptors. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30: 263-280.
- Boekhoff, I., Tareilus, E., Strottmann, J. & Breer, H.** (1990) Rapid activation of alternative second messenger pathways in olfactory cilia from rats by different odorants. *EMBO J.* 9: 2453-2458.
- Boinski, S.** (1992) Olfactory communication among Costa Rican squirrel monkeys – a field study. *Folia Primatol.* 59: 127-136.
- Bolen, R.H. & Green, S.M.** (1997) Use of olfactory cues in foraging by owl monkeys (*Aotus nancymai*) and capucin monkeys (*Cebus apella*). *J. Comp. Psychol.* 111: 152-158.
- Booth, W.D.** (1980) Endocrine and exocrine factors in the reproductive behaviour of the

- pig. Symp. Zool. Soc. Lond. 45: 289-311.
- Booth, W.D.** (1987) A note on the influence of a Göttingen miniature boar on puberty attainment in large white gilts. *Anim. Prod.* 44: 165-168.
- Bowers, J.M. & Alexander, B.K.** (1967) Mice: Individual recognition by olfactory cues. *Science* 158: 1208-1210.
- Breen, N.F. & Leshner, A.I.** (1977) Maternal pheromone: A demonstration of its existence in the mouse (*Mus musculus*). *Physiol. Behav.* 18: 527-529.
- Breer, H.** (1994) Odor recognition and second messenger signaling in olfactory receptor neurons. *Semin. Cell Biol.* 5: 25-32.
- Breer, H., Klemm, T. & Boekhoff, I.** (1992) Nitric oxide mediated formation of cyclic GMP in the olfactory system. *NeuroReport* 3: 1030-1032.
- Brett, J.R. & MacKinnon, D.** (1954). Some aspects of olfactory perception in migrating adult coho and spring salmon. *J. Fish. Res. Bd. Cand.* 11: 310.
- Bretting, H.** (1972) Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igel (*Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. *Z. Säugetierkunde* 37: 286-311.
- Breuninger, H.** (1966) Zum objektiven Nachweis einer Geruchswahrnehmung bei vorgetäuschter Anosmie. *HNO* 14: 370-371.
- Brockhaus** (1986a) 19. Auflage, Mannheim: F.A. Brockhaus 1: 373-374.
- Brockhaus** (1986b) 19. Auflage, Mannheim: F.A. Brockhaus 1: 331.
- Brockhaus** (1988) 19. Auflage, Mannheim: F.A. Brockhaus 7: 244.
- Brockhaus** (1991) 19. Auflage, Mannheim: F.A. Brockhaus 16: 484.
- Brockhaus** (1993) 19. Auflage, Mannheim: F.A. Brockhaus 22: 15.
- Bronson, F.H. & Whitten, W.K.** (1968) Oestrus-accelerating pheromone of mice; assay, androgen-dependency and presence in bladder urine. *J. Reprod. Fert.* 15: 131-134.
- Brooksbank, B.W.L. & Haslewood, G.A.D.** (1961) The estimation of androst-16-en-3-alpha-ol in human urine. *Biochem. J.* 80: 488-496.
- Brooksbank, B.W.L., Brown, R. & Gustafsson, J.A.** (1974) The detection of 5 α -androst-16-en-3-ol in human male axillary sweat. *Experientia* 30: 864-865.
- Brown, D.S. & Johnston, R.E.** (1983) Individual discrimination on the basis of urine in dogs and wolves. In: *Chemical Signals in vertebrates 3*. D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 343-346.
- Brown, R.E.** (1979) Mammalian social odors: A critical review. *Adv. Study Behav.* 10: 103-162.

- Brown, R.E. & MacDonald, D.W.** (1985) Social odours in mammals. Oxford: Oxford Univ. Press, Vol. 1 and 2.
- Brown, W.M.** (2001) Natural selection of mammalian brain components. *Trends Ecol. Evol.* 16: 471-473.
- Bruce, H.M.** (1959) An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature* 184: 105.
- Bruce, H.M.** (1960) A block to pregnancy in the mouse caused by the proximity of strange males. *J. Reprod. Fertil.* 1: 96-103.
- Bubien-Waluszewka, A.** (1981) The cranial nerves. In: *Form and function in birds*. A.S. King & J. McLelland (Eds.), London: Academic Press, pp. 385-438.
- Buck, L. & Axel, R.** (1991) A novel multigene family may encode odorant receptors. *Cell* 65: 175-187.
- Buesching, C.D. & Macdonald, D.W.** (2000) Faeces and subcaudal gland secretions – the smell of the European badger (*Meles meles*). Abstract book, *Chemical Signals in Vertebrates IX*. Kraków, Poland: Jagiellonian University, p.26.
- Burdock, G.A.** (Ed.) (2001). *Fenaroli's handbook of flavor ingredients*. Boca Raton: CRC Press.
- Buttery, R.G., Guadagni, D.G. & Ling, L.C.** (1973) Flavor compounds: Volatiles in vegetable oil and oil-water mixtures. Estimation of odor thresholds. *J. Agric. Food Chem.* 21: 198-201.
- Byrne, R.W.** (1995) *The thinking ape*. New York: Oxford University Press.
- Cain, W.S., Cometto-Muniz, J.E., Babbitt, R.R. & Gent, J.F.** (1994) Sensitivity to warning agents for natural gas. *Chem. Senses* 19: 450.
- Cain, W.S., Gent, J.P., Goodspeed, R.B. & Leonard, G.** (1988) Evaluation of olfactory dysfunction in the Connecticut Chemosensory Clinical Research Center. *Laryngoscope* 98: 83-88.
- Caldecott, J.O.** (1986) *An Ecological and Behavioural Study of the Pig-Tailed Macaque*. In: *Contributions to Primatology*. F.S. Szalay (Ed.), New York: Karger, Vol. 21.
- Candland, D.K., Blumer, E.S. & Mumford, M.D.** (1980) Urine as a communicator in a New World primate, *Saimiri sciureus*. *Anim. Learn. Behav.* 8: 468-480.
- Cantoni, D., Favre, L., Tencalla, F., Croset, P., Morgenthaler, F., Camarda, G., Ruchet, C., Rivier, L. & Vogel, P.** (1996) Intra- and interindividual variation in flank gland secretions of free-ranging shrews *Crocidura russula*. *J. Chem. Ecol.* 9:

- 1669-1688.
- Carr, W.J., Martorano, R.D. & Krames, L.** (1970) Responses of mice to odors associated with stress. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 71: 228-238.
- Charles-Dominique, P.** (1977a) *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. London: Duckworth.
- Charles-Dominique, P.** (1977b) Urine marking and territoriality in *Galago alleni* (Waterhouse, 1837 – Lorisidae, Primates) – a field study by radio-telemetry. *Z. Tierpsychol.* 43: 113-138.
- Charles-Dominique, P., Cooper, H.M., Hladik, A., Hladik, C.M., Pages, E., Pariente, G.F., Petter-Rousseaux, A. & Schilling, A.** (1980) *Nocturnal Malagasy Primates*. New York: Academic Press.
- Cheesman, G.H. & Townsend, M.J.** (1956) Further experiments on the olfactory thresholds of pure chemical substances, using the „sniff-bottle method“. *Q. J. Exp. Psychol.* 8: 8-14.
- Chivers, D. P., Brown, G.E. & Smith, R.J.** (1996) The evolution of chemical alarm signals: Attracting predators benefits alarm signal senders. *The American Naturalist* 148: 649-659.
- Clark, A.S.** (1975) Olfactory communication by scent-marking in a prosimian primate, *Galago crassicaudatus*. Dissertation, University of Chicago.
- Claus, R. & Alsing, W.** (1976) Occurrence of 5 α -androst-16-en-3-one, a boar pheromone, in man and its relationship to testosterone. *J. Endocrinol.* 68: 483-484.
- Clutton-Brock, T.H. & Harvey, P.H.** (1977) Species Differences in Feeding and Ranging Behaviour in Primates. In: *Primate ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. Clutton-Brock (Ed.), New York: Academic Press, pp. 557-584.
- Clutton-Brock, T.H.** (1980) Primates, brains and ecology. *J. Zool.* 190: 309-323
- Cometto-Muniz, J.E. & Cain, W.S.** (1990) Thresholds for odor and nasal pungency. *Physiol. Behav.* 48: 719-725.
- Cometto-Muniz, J.E. & Cain, W.S.** (1991) Nasal pungency, odor, and eye irritation thresholds for homologous acetates. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 39: 983-989.
- Cometto-Muniz, J.E. & Cain, W.S.** (1995) Relative sensitivity of the ocular trigeminal, nasal trigeminal and olfactory systems to airborne chemicals. *Chem. Senses* 20: 191-198.

- Cometto-Muniz, J.E., Cain, W.S. & Abraham, M.H.** (1998) Nasal pungency and odor of homologous aldehydes and carboxylic acids. *Experimental Brain Research* 118: 180-188.
- Comfort, A.** (1971) Likelihood of human pheromones. *Nature* 230: 432-433.
- Coopersmith, R. & Leon, M.** (1984) Enhanced neuronal responses to familiar olfactory cues. *Science* 225: 849-851.
- Curtis, R.F., Ballantine, J.A., Keverne, E.B., Bonsall, R.W. & Michael, R.P.** (1971) Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic attractants. *Nature* 232: 396-398.
- Czihak, G., Langer, H. & Ziegler, H.** (1992) *Biologie*. 5. Auflage, Berlin: Springer.
- Daly, M.** (1977) Some experimental tests of the functional significance of scent marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*). *J. Comp. Physiol. Psychol.* 91: 1082-1094.
- Davis, R.G.** (1973) Olfactory psychophysical parameters in man, rat, dog, and pigeon. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 85: 221-232.
- De Winter, W. & Oxnard, C.E.** (2001) Evolutionary radiations and convergences in the structural organization of mammalian brains. *Nature* 409: 710-714.
- Decker, D.M., Ringelberg, D. & White, D.C.** (1992) Lipid components in the anal sacs of three mongoose species (*Helogale parvula*, *Crossarchus obscurus*, *Suricatta suricatta*). *J. Chem. Ecol.* 9: 1511-1524.
- Devos, M., Patte, F., Rouault, J., Laffort, P. & Van Gemert, L.J.** (1990) Standardized human olfactory thresholds. New York: IRL Press at Oxford University Press.
- Doleman, B.J. & Lewis, N.S.** (2001) Comparison of odor detection thresholds and odor discriminabilities of a conducting polymer composite electronic nose versus mammalian olfaction. *Sensors and Actuators B* 72: 41-50.
- Dorries, K.M.** (1997) Olfactory "consciousness"? *Science* 278: 1550.
- Dorries, K.M., Schmidt, H.J., Beauchamp, G.K. & Wysocki, C.J.** (1989) Changes in sensitivity to the odor of androstenone during adolescence. *Dev. Psychobiol.* 22: 423-435.
- Dorries, K.M., Adkins-Regan, E. & Halpern, B.P.** (1991) Sex differences in olfactory sensitivity to the boar chemosignal, androstenone, in the domestic pig. *Anim. Behav.* 42: 403-411.
- Dorries, K.M., Adkins-Regan, E. & Halpern, B.P.** (1995) Olfactory sensitivity to the pheromone, androstenone, is sexually dimorphic in the pig. *Physiol. Behav.* 57:

255-259.

- Dorries, K.M., Adkins-Regan, E. & Halpern, B.P.** (1997) Sensitivity and behavioral responses to the pheromone androstenone are not mediated by the vomeronasal organ in domestic pigs. *Brain Behav. Evol.* 49: 53-62.
- Doty, R.L.** (1971) Homospecific and heterospecific odour preferences in sexually-naive *Peromyscus maniculatus bairdi* and *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Unpublished doctoral dissertation, Michigan State University.
- Doty, R.L.** (1972) The role of olfaction in man: sense or nonsense? In: Perception in everyday life. S.H. Bartley (Ed.), New York: Harper & Row, pp. 143-157.
- Doty, R.L.** (1975) Determination of odour preferences in rodents: A methodological review. In: Methods in olfactory research. D.G. Moulton, A. Turk & J.W. Johnston (Eds.), London: Acad. Press, pp. 395-406.
- Doty, R.L.** (1977) A review of recent psychophysical studies examining the possibility of chemical communication of sex and reproductive state in humans. In: Chemical Signals in Vertebrates. D. Müller-Schwarze & M.M. Mozell (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 273-286.
- Doty, R.L.** (1986) Odor-guided behavior in mammals. *Experientia* 42: 257-271.
- Doty, R.L., Deems, D.A., Frye, R., Pelberg, R. & Shapiro, A.** (1988) Olfactory sensitivity, nasal resistance, and autonomic function in the multiple chemical sensitivities (MCS) syndrome. *Arch.Otolaryngol. Head Neck Surg.* 114: 1422-1427.
- Doty, R.L., Gregor, T. & Settle, R.G.** (1986) Influences of intertrial interval and sniff bottle volume on the phenyl ethyl alcohol olfactory detection threshold. *Chem. Senses* 11: 259-264.
- Doty, R.L., Hall, J.W., Flickinger, G.L. & Sondheimer, S.J.** (1982) Cyclical changes in olfactory and auditory sensitivity during the menstrual cycle: no attenuation by oral contraceptive medication. In: Olfaction and endocrine regulation. W. Breipohl (Ed.), London: IRL Press, pp. 35-42.
- Doty, R.L. & Kobal, G.** (1995) Current trends in the measurement of olfactory function. In: Handbook of olfaction and gustation. R.L. Doty (Ed.), New York: Marcel Dekker, pp. 191-225.
- Doty, R.L., Shaman, P. & Dann, M.** (1984) Development of the University of Pennsylvania Smell Identification Test: a standardized microencapsulated test of

- olfactory function. *Physiol. Behav.* 32: 489-502.
- Doty, R.L., Snyder, P.J., Huggins, G.R. & Lowry, L.D.** (1981) Endocrine, cardiovascular and psychological correlates of olfactory sensitivity changes during the human menstrual cycle. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 95: 45-60.
- Doyle, G.A., Pelletier, A. & Bekker, T.** (1967) Courtship, mating and parturition in the lesser bushbaby (*Galago senegalensis moholi*) under semi-natural conditions. *Folia Primatol.* 7: 169-197.
- Drickamer, L.C.** (1972) Experience and selection behavior in the food habits of *Peromyscus*: Use of olfaction. *Behaviour*, 41: 269-287.
- Dugmore, S.J. & Evans, C.S.** (1990) Discrimination of conspecific chemosignals by female ringtailed lemurs, *Lemur catta* L. . In: *Chemical signals in vertebrates V*. D.W. Macdonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 360-366.
- Dusenbery, D.B.** (1992) *Sensory Ecology. How organisms acquire and respond to information.* New York: Freeman.
- Eayrs, J.T. & Moulton, D.G.** (1960) Studies in olfactory acuity. I. Measurement of olfactory thresholds in the rat. *Q. J. Exp. Psychol.* 12: 90-98.
- Eggert, F., Holler, C., Luszyk, C., Muller-Ruchholtz, W. & Ferstl, R.** (1996) MHC-associated and MHC-independent urinary chemosignals in mice. *Physiol. Behav.* 59: 57-62.
- Eibl-Eibesfeldt, I.** (1970) *Ethology: The biology of behavior.* New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Eisenberg, J.F. & Kleinman, D.G.** (1972) Olfactory communication in mammals. *Ann. Rev. of Ecol. Syst.* 3: 1-32.
- Eliot, C., Wassef, M., Ferrand, J., Bensimon, J.L. & Trotier, D.** (1998) Observations on adult human vomeronasal organs. *Chem. Senses* 24: 64.
- Elsberg, C.A. & Levy, I.** (1935) The sense of smell: I. A new and simple method of quantitative olfactometry. *Bull. Neurol. Inst. NY* 4: 4-19.
- Engen, T.** (1982) *The perception of odors.* New York: Academic Press.
- Epple, G.** (1971) Discrimination of the odor of males and females by the marmoset *Saguinus fuscicollis ssp.* 3rd Int. Congr. Primat., Zürich; Basel: Karger 3: 166-171.
- Epple, G.** (1974a) Olfactory communication in South American Primates. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 237: 261-278.

- Epple, G.** (1974b) Primate pheromones. In: Pheromones. M.C. Birch (Ed.), New York: American Elsevier, pp. 366-385.
- Epple, G.** (1975) The behavior of marmoset monkeys (*Callithricidae*). In: Primate Behavior. L.A. Rosenblum (Ed.), New York: Academic Press 4: 195-239.
- Epple, G.** (1976) Chemical communication and reproductive processes in nonhuman primates. In: Mammalian olfaction, reproductive processes and behavior. R.L. Doty (Ed.), New York: Acad. Press, pp. 257-282.
- Epple, G.** (1980) Relationships between aggression, scent marking and gonadal state in a primate, the tamarin *Saguinus fuscicollis*. In: Chemical signals - Vertebrates and aquatic invertebrates. D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 87-105.
- Epple, G.** (1985) The primates 1: order Anthropeida. In: Social Odours in Mammals. R.E. Brown & D.W. MacDonald (Eds.), Oxford: Clarendon Press, pp. 739-769.
- Epple, G.** (1986) Communication by chemical signals. In: Comparative primate biology. G. Mitchell & J. Erwin (Eds.), New York: Alan R. Liss., pp. 530-580.
- Epple, G., Belcher, A., Greenfield, K.L., Küderling, I., Nordstrom, K. & Smith, A.B.** (1989) Scent mixtures used as social signals in two primate species: *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus o. oedipus*. In: Perception of complex tastes and smells. D.G. Laing, W.S. Cain, R.L. McBride & B.W. Ache (Eds.), Sydney: Academic Press, pp. 1-25.
- Epple, G., Belcher, A.M., Greenfield, K., Küderling, I. & Smith, A.B.** (1990) Chemical signals in the social environment of a primate, *Saguinus fuscicollis*: Fractionation studies of complex scent mixtures. In: Olfaction and Taste X. K.B. Døving (ed.), GCS A.S., Oslo, pp. 36-44.
- Epple, G., Belcher, A.M., Küderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K.L., Smith, A.B.** (1993) Making sense out of scent: species differences in scent glands, scent-behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. In: Marmosets and tamarins, systematics and ecology. A.B. Rylands (Ed.), Oxford: Oxford University Press, pp. 123-151.
- Epple, G., Küderling, I. & Belcher, A.** (1988) Some communicatory functions of scent marking in the cotton top tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). J. Chem. Ecol. 14: 503-515.
- Epple, G. & Moulton, D.** (1978) Structural organization and communicatory functions of

- olfaction in nonhuman primates. In: Sensory systems of Primates. Ch.R. Noback (Ed.), New York: Plenum Press, pp.1-22.
- Evans, C.S. & Goy, R.W.** (1968) Social behaviour and reproductive cycles in captive ring-tailed lemurs, *Lemur catta*. J. Zool. 156: 181-197.
- Evans, C.S. & Grigorieva, E.F.** (1994) Morphology of the vomeronasal organ in two south american monkeys (*Saguinus labiatus* and *Cebuella pygmaea*, Callitrichidae): Histology and Lectin Histochemistry. Adv. Biosci. 93: 31-42.
- Evans, C.S.** (1998) Vomeronasal-like structures in the great apes. Madagascar: XVIIth Congress of the International Primatological Society, Abstract 290.
- Ewer, R.F.** (1968) Ethology of mammals. London: Elek Press.
- Falbe, J. & Regitz, M.** (Eds.) (1999) Römpf Basislexikon Chemie. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Farbman, A.I.** (1992). Cell biology of olfaction. Cambridge: Cambridge University Press.
- Feistner, A.T.C.** (1991) Scent marking in mandrills, *Mandrillus sphinx*. Folia Primatol. 57: 42-47.
- Ferris, C.F., Snowdon, C.T., King, J.A., Duong, T.Q., Ziegler, T.E., Ugurbil, K., Ludwig, R., Schultz-Darken, N.J., Wu, Z.J., Olson, D.P., Sullivan, J.M., Tannenbaum, P.L. & Vaughan, J.T.** (2001) Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues. Neuro Report 12, 2231-2236.
- Firestein, S. & Werblin, F.** (1989) Odor-induced membrane currents in vertebrate olfactory receptor neurons. Science 244: 79-82.
- Firestein, S., Shepherd, G.M. & Werblin, F.** (1990) Time course of the membrane current underlying sensory transduction in salamander olfactory receptor neurones. J. Physiol., London 430:135-158.
- Fleischl von Marxow, E.** (1890) Mittheilung, betreffend die Physiologie der Hirnrinde. Zentralbl. Physiol. 4: 537- 540.
- Fobes, J.L. & King, J.E.** (1982) Vision: The dominant primate modality. In: Primate behavior. J.L. Fobes & J.E. King (Eds.), New York: Acad. Press, pp. 220-224.
- Fox, G.J.** (1986) Evolution of sex pheromones in higher primates. In: Current perspectives in primate biology. D.M. Taub & F.A. King (Eds.), New York: Van Nostrand, pp. 13-23.
- Frahm, H. D.** (1985). Comparison of main olfactory bulb size in mammals. Fortschr.

Zool. 30: 691-694.

- Freeman, N.C.G. & Rosenblatt, J.S.** (1978) Specificity of litter odors in the control of home orientation among kittens. *Dev. Psychobiol.* 11: 459-468.
- Freeman, W.J., Diprisco, G.V., Davis, G.W. & Whitney, T.M.** (1983) Conditioning of relative frequency of sniffing by rabbits to odours. *J. Comp. Psychol.* 97: 12-23.
- Freist, P.** (2004) Welche Sinne spielen bei der Nahrungswahl von Klammeraffen eine Rolle? Verhaltensbeobachtungen mit „vertrautem“, „verändertem“ und „neuem“ Futter. Zulassungsarbeit zum Staatsexamen an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Furuta, S., Tateyama, T., Deguchi, K. & Dokiya, F.** (1995) Clinical usefulness of olfactory detection threshold test. *Chem. Senses* 20: 379-380.
- Gaillard, I., Rouquier, S., Pin, J.P., Mollard, P., Richard, S., Barnabé, C., Demaille, J. & Giorgi, D.** (2002) A single olfactory receptor specifically binds a set of odorant molecules. *Eur. J. Neurosci.* 15: 409-418.
- Garcia, J. & Koelling, R.** (1966) Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychon. Sci.* 4: 123-124.
- Gasser, U. & Grosch, W.** (1990) Primary odorants of chicken broth. *Z. Lebensm. Unters. Forsch.* 190: 3-8.
- Gassett, J.W., Wiesler, D.P., Baker, A.G., Osborn, D.A., Miller, K.V., Marchinton, R.L. & Novotny, M.** (1996) Volatile compounds from interdigital gland of male white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *J. Chem. Ecol.* 22: 1689-1696.
- Gautier, J.P. & Gautier, A.** (1977) Communication in Old World monkeys. In: How animals communicate. T.A. Sebeok (Ed.), London: University of Indiana Press, pp. 890-964.
- Geissmann, T. & Hulftegger, A.M.** (1994) Olfactory communication in gibbons? In: Current Primatology, Vol. 2: Social development, learning and behavior. J. Roeder (Ed.), Strasbourg: ULP, pp.199-206.
- Geissmann, T., Manella, B. & Zachmann, M.** (1992) Skin glands and steroid hormones in gibbons and the great apes. *Chem. Senses* 17: 834.
- Gesteland, R.C., Lettvin, J.Y. & Pitts, W.H.** (1965) Chemical transmission in the nose of the frog. *J. Physiol. London* 181: 525-559.
- Getz, W.M. & Smith, K.B.** (1987) Olfactory sensitivity and discrimination of mixtures in the honeybee *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A* 160: 239-245.

- Gevins, A.S. & Rémond, A.** (Eds.) (1987) Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology, Vol. 1: Methods of analysis of brain electrical and magnetic signals. Amsterdam: Elsevier.
- Gijs, L., Piraprez, G., Perpète, P., Spinnler, E. & Collin, S.** (2000) Retention of sulfur flavours by food matrix and determination of sensorial data independent of the medium composition. *Food Chem.* 69: 319-330.
- Gilad, Y., Lancet, D.** (2003) Population differences in the human functional olfactory repertoire. *Mol. Biol. Evol.* 20: 307-314.
- Gilad, Y., Man, O., Pääbo, S. & Lancet, D.** (2003) Human specific loss of olfactory receptor genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 3324-3327.
- Gilbert, A.N. & Wysocki, C.J.** (1987) Results of the National Geographic smell survey. *Nat. Geog.* 172: 514-525.
- Glaser, D., Etzweiler, F., Graf, R., Neuner-Jehle, N., Calame, J.-P. & Mueller, P.M.** (1994) The first odor threshold measurement in a non-human primate (*Cebuella pygmaea*; Callitrichidae) with a computerized olfactometer. *Adv. Biosci.* 93: 445-455.
- Glusman, G., Yanai, I., Rubin, I. & Lancet, D.** (2001) The complete human olfactory subgenome. *Genome Res.* 11: 685-702.
- Goldfoot, D.A.** (1982) Multiple channels of sexual communication in rhesus monkeys: Role of olfactory cues. In: *Primate communication*. C.T. Snowdon, C.H. Brown & M.R. Petersen (Eds.), Cambridge, Cambridge University Press, pp. 413-428.
- Goldfoot, D.A., Essock-Vitale, S.M., Asa, C.S., Thornton, J.E. & Leshner, A.I.** (1978) Anosmia in male rhesus monkeys does not alter copulatory activity with cycling females. *Science* 199: 1095-1096.
- Goodall, J.** (1986) *The chimpanzees of Gombe*. Cambridge: Harvard University Press.
- Goodrich, B.S., Gambale, S., Pennycuik, P.R. & Redhead, T.D.** (1990a) Volatiles compounds from excreta of laboratory mice (*Mus musculus*): preliminary examination of composition and effects on behavior. *J. Chem. Ecol.* 16: 2107-2120.
- Goodrich, B.S., Gambale, S., Pennycuik, P.R. & Redhead, T.D.** (1990b) Volatiles from feces of wild male house mice: chemistry and effects on behavior and heart rate. *J. Chem. Ecol.* 16: 2091-2106.
- Goodrich, B.S., Hesterman, E.R., Murray, K.E., Mykytowycz, R., Stanley & G., Sugowdz** (1978) Identification of behaviorally significant volatile compounds in

- the anal gland of the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. J. Chem. Ecol. 4: 581-594.
- Gorman, M.L.** (1976) A mechanism for individual recognition by odour in *Herpestes auro punctatus* (Carnivora: Viverridae). Anim. Behav. 24: 141-146.
- Gorman, M.L., Nedwell, D.B. & Smith, R.M.** (1974) An analysis of the contents of the anal scent pockets of *Herpestes auro punctatus*. J. Zool. 172: 389-399.
- Gower, D.B.** (1972) 16-unsaturated C19 steroids. A review of their chemistry, biochemistry and possible physiological significance. J. Steroid Biochem. 3: 45-103.
- Gower, D.B. & Bird, S.** (1983) Estimation of the odorous steroid 5 α -androst-16-en-3-one in human saliva. Experientia 39: 790-792.
- Gower, D.B., Holland, K.T., Mallet, A.I. & Rennie, P.J.** (1994) Comparison of 16-androstene steroid concentrations in sterile apocrine sweat and axillary secretions: Interconversions of 16-androstenes by the axillary microflora – A mechanism for axillary odor production in man? J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 48: 409-418.
- Grammer, K.** (1993) 5-alpha-androst-16-en-3-alpha-one: a male pheromone? Ethol. Sociobiol. 14: 201-208.
- Gregor, A.** (1913) Die hautelektrischen Erscheinungen in ihrer Beziehung zu den Bewusstseinsprozessen. Arch. Ges. Psychol. 27: 240-284.
- Gregory, E.H. & Pfaff, D.W.** (1971) Development of olfactory guided behavior in infant rats. Physiol. Behav. 6: 573-576.
- Grijns, G.** (1919) Y-a-t-il une relation entre le pouvoir absorbant à l'égard de la chaleur rayonnante et le pouvoir odorant des substances? Arch. Neerl. Physiol. 3: 377-390.
- Gross-Isseroff, R., Ophir, D., Bartana, A., Voet, H. & Lancet, D.** (1992) Evidence for genetic determination in human twins of olfactory thresholds for a standard odorant. Neurosci. Lett. 141: 115-118.
- Gruch, W.** (1957) Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. Zool. Jahrb. 67: 66-80.
- Gudziol, H. & Gramowski, K.H.** (1987) Respirations-Olfaktometrie - eine objektivierende Methode zur quantitativen Bewertung einer Hyposmie. Laryngol. Rhinol. Otol. 66: 570-572.
- Haberly, L.B.** (1990) Comparative aspects of olfactory cortex. Cerebral Cortex 8: 137-166.
- Halász, N.** (1990) The Vertebrate Olfactory System. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Halpin, Z.T.** (1980) Individual odors and individual recognition; Review and

- commentary. *Biol. Behav.* 5: 233-248.
- Halpin, Z.T.** (1986) Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv. Study Behav.* 16: 39-70.
- Harrington, J.** (1974) Olfactory communication in *Lemur fulvus*. In: *Prosimian Behavior*. R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (Eds.), London: Gerald Duckworth, pp. 331-346.
- Harrington, J.** (1976) Discrimination between individuals by scent in *Lemur fulvus*. *Anim. Behav.* 24: 207-212.
- Hatt, H.** (1996) Chemosensibilität, Geruch und Geschmack. In: *Neurowissenschaft*. J. Dudel, R. Menzel & R.F. Schmidt (Eds.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 297-316.
- Hatt, H. & Ache, B.** (1994) Cyclic nucleotide and inositol phosphate-gated channels in lobster olfactory receptor neurons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6264-6270.
- Hebb, A.L.O., Zacharko, R.M., Gauthier, M. & Drolet, G.** (2003) Exposure of mice to a predator odor increases acoustic startle but does not disrupt the rewarding properties of VTA intracranial self-stimulation. *Brain Res.* 982: 195-210.
- Henke, W. & Rothe, H.** (1994) *Paläoanthropologie*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hennessy, M.B., Coe, C.L., Mendoza, S.P., Lowe, E.L. & Levine, S.** (1978) Scent-marking and olfactory investigating in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Behav. Biol.* 24: 57-67.
- Hernandez Salazar, L.T., Laska, M. & Rodriguez Luna, E.** (2003) Olfactory sensitivity for aliphatic esters in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behav. Neurosci.* 117: 1142-1149.
- Heymann, E.W.** (1998) Sex differences in olfactory communication in a primate, the moustached tamarin, *Saguinus mystax* (Callitrichidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 37-45.
- Hildebrand, J.G. & Shepherd, G.M.** (1997) Mechanisms of olfactory discrimination: converging evidence for common principles across phyla. *Ann. Rev. Neurosci.* 20: 595-631.
- Hill, W.C.O.** (1960) *Primates. IV. Cebidae*. New York: Interscience.
- Hines, P.J.** (1997) Nota bene: neurobiology – unconscious odor. *Science* 279: 97-98.
- Holmes, D.J.** (1992) Odors as cues for orientation to mothers by weanling Virginia opossums. *J. Chem. Ecol.* 18: 2251-2259.
- Holy, T.E., Dulac, C. & Meister, M.** (2000) Responses of vomeronasal neurons to natural

- stimuli. *Science* 289: 1569-1572.
- Hübener, F.** (1994) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Kapazität des Geruchsgedächtnisses bei Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Hübener, F.** (2000) Kognitive und sensorische Aspekte der Geruchswahrnehmung bei Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*). Dissertation an der Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Hübener, F. & Laska, M.** (2001) A two-choice discrimination method to assess olfactory performance in pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Physiol. Behav.* 72: 511-519.
- Huck, U.W. & Banks, E.M.** (1979) Behavioral components of individual recognition in the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 85-90.
- Hudson, R. & Distel, H.** (1986) Pheromonal release of suckling in rabbits does not depend on the vomeronasal organ. *Physiol. Behav.* 37: 123-129.
- Hughes, J.C.** (1957) Olfactory stimulation of tsetse flies and blowflies. *Bull. Ent. Res.* 48: 561-579.
- Hummel, T., Forster, S., Pauli, E. & Kobal, G.** (1989) Are there correlates of hedonic estimates in the power spectra of the human EEG? *Chem. Senses* 14: 711-712.
- Hummel, T., Gollisch, R. Wildt, G. & Kobal, G.** (1991) Changes in olfactory perception during the menstrual cycle. *Experientia* 47: 712-715.
- Huque, R. & Bruch, R.C.** (1986) Odorant- and guanine nucleotide-stimulated phosphoinositide turnover in olfactory cilia. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 137: 37-42.
- Ichihara, M., Komatsu, A., Ichihara, F., Asaga, H. & Hirayoshi, K.** (1967) Test of smell based on the wink response. *Jibiinkoka* 39: 947-953.
- Ilse, D.R.** (1955) Olfactory marking of territory in two young male Lori, *Loris tardigradus lydekkerianus*, kept in captivity in Poona. *Brit. J. Anim. Behav.* 3: 118-120.
- Imamura, K., Mataga, N. & Mori, K.** (1992) Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. I. Aliphatic Compounds. *J. Neurophysiol.* 68: 1986-2002.
- Issel-Tarver, L. & Rine, J.** (1997) The evolution of mammalian olfactory receptor genes. *Genetics* 145: 185-195.

- Jacob, S. & McClintock, M.K.** (2000) Physiological state and mood effects of steroidal chemosignals in women and men. *Horm. Behav.* 37: 57-78.
- Joermann, G.** (1984) Recognition of spatial parameters by echolocation in the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *J. Comp. Physiol.* 155 A: 67-74.
- Johnson, B. & Leon, M.** (2000) Odorant molecular length: One aspect of the olfactory code. *J. Comp. Neurol.* 426: 330-338.
- Johnston, R.E.** (1983) Chemical signals and reproductive behavior. In: Pheromones and reproduction in mammals. J.G. Vandenbergh (Ed.), New York: Academic Press, pp. 3-37.
- Johnston, R.E., Derzie, A., Chiang, G., Jernigan, P. & Lee, H.** (1993) Individual scent signatures in golden hamsters: evidence for specialization of function. *Anim. Behav.* 45: 1061-1070.
- Johnston, R.E. & Müller, U.G.** (1990) Olfactory but not vomeronasal mediation of scent marking by male golden hamster. *Physiol. Behav.* 48: 701-706.
- Jolly, A.** (1966) *Lemur Behavior: a Madagascar field study*. Chicago: Chicago University Press, III.
- Jones, R.B. & Nowell, N.W.** (1973) The coagulating glands as a source of aversive and aggression-inhibiting pheromone(s) in the male albino mouse. *Physiol. Behav.* 11: 455-462.
- Jourdan, F., Duveau, A., Astic, L. & Holley, A.** (1980) Spatial patterns of 2-deoxyglucose uptake in the olfactory bulb of rats stimulated with two different odors. *Brain Res.* 188: 139-154.
- Kahle, W.** (1991) Nervensystem und Sinnesorgane. In: Taschenatlas der Anatomie. Band 3. W. Kahle, H. Leonhardt & W. Platzer (Eds.), Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Kalmus, H.** (1955) The discrimination by the nose of the dog of individual human odours and in particular of the odours of twins. *Br. J. Anim. Behav.* 11: 25-31.
- Kaluza, J.F. & Breer, H.** (2000) Responsiveness of olfactory neurons to distinct aliphatic aldehydes. *J. Exp. Biol.* 203: 927-933.
- Kanamura, S. & Takashima, Y.** (1991) Effect of the menstrual cycle on olfactory sensitivity. *Chem. Senses* 16: 202-203.
- Kaplan, J., Cubicciotti, D. & Redican, W.K.** (1977) Olfactory discrimination of squirrel monkey mothers by their infants. *Dev. Psychobiol.* 10: 447-453.
- Kaplan, J. & Russel, M.** (1974) Olfactory recognition in the infant squirrel monkey. *Dev.*

Psychobiol. 7: 15-19.

- Kappeler, P.** (1998) To whom it may concern: the transmission and function of chemical signals in *Lemur catta*. Behav. Ecol. Sociobiol. 42: 411-421.
- Katoh, K., Koshimoto, H., Tani, A. & Mori, K.** (1993) Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. II. Aromatic compounds. J. Neurophysiol. 70: 2161-2175.
- Kelliher, K.R., Baum, M.J. & Meredith, M.** (2001) The ferret's vomeronasal organ and accessory olfactory bulb: effect of hormone manipulation in adult males and females. Anat. Rec. 263: 280-288.
- Keverne, E.B.** (1976) Sexual attractants in primates. J. Cosmet. Chem. 27: 257-269.
- Keverne, E.B.** (1982a) Chemical Communication in Primate Reproduction. In: Pheromones and Reproduction in Mammals. J.G. Vandenberg (Ed.), New York: Academic Press, pp. 79-91.
- Keverne, E.B.** (1982b) Olfaction and the reproductive behavior of nonhuman primates. In: Primate communication. C.T. Snowdon, C.H. Brown & M.R. Petersen (Eds.), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 396-412.
- Keverne, E.B.** (1983) Pheromonal influences on the endocrine regulation of reproduction. Trends Neurosci. 9: 381-384.
- Keverne, E.B. & Michael, R.P.** (1971) Sex-attractant properties of ether extracts of vaginal secretions from rhesus monkeys. J. Endocrinol. 51: 313-322.
- Klemm, W.R., Lutes, S.D., Hendrix, D.V. & Warrenburg, S.** (1992) Topographical EEG maps of human responses to odors. Chem. Senses 17: 347-361.
- Klopfer, P.H. & Gamble, J.** (1966) Maternal „imprinting“ in goats: The role of chemical senses. Z. Tierpsychol. 23: 588-592.
- Knecht, M., Witt, M., Hüttenbrink, K. & Hummel, T.** (2002) Assessment of olfactory function and androstenone odor thresholds in man with or without covering the vomeronasal duct. Chem. Senses 27: A111 (abstract).
- Knudsen, J.T., Tollsten, L. & Gunnar Bergström, L.** (1993) Floral scents - a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. Phytochemistry 33: 253-280.
- Kobal, G.** (1985) Pain-related electrical potentials of the human nasal mucosa elicited by chemical stimulation. Pain 22: 151-163.
- Krames, L.** (1970) Responses of female rats to the individual body odours of male rats.

Psychonomic Sci. 20: 274-275.

- Krause, Stephanie** (2002) Welche Sinne spielen bei der Nahrungswahl von Totenkopffaffen eine Rolle? Verhaltensbeobachtungen mit „vertrautem“, „verändertem“ und „neuem“ Futter. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Krestel, D., Passe, D., Smith, I.C. & Johnsson, L.** (1984) Behavioral determination of olfactory thresholds to amyl acetate in dogs. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 8: 169-174.
- Krestel, D.H.** (1978) Dog olfactory thresholds using conditioned suppression. Unpublished thesis, Florida State University, pp. 1-55.
- Laing, D.G.** (1975) A comparative study of the olfactory sensitivity of humans and rats. *Chem. Senses Flavour* 1: 257-269.
- Laing, D.G. & Mackay-Sim, A.** (1975) Olfactory adaptation in the rat. In: *Olfaction and taste*, V. D.A. Denton (Ed.) New York: Academic Press.
- Lancet D.** (1986) Vertebrate olfactory reception. *Ann. Rev. Neurosci.* 9: 329-355.
- Lancet, D. & Ben-Arie, N.** (1993) Olfactory receptors. *Curr. Biol.* 3: 668-674.
- Lancet, D., Greer, C.A., Kauer, J.S. & Shepherd, G.M.** (1981) Mapping of odor-related neuronal activity in the olfactory bulb by high-resolution 2-deoxyglucose autoradiography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 79: 670-674.
- Lancet, D. & Pace, U.** (1987) The molecular basis of odor recognition. *Trends Biochem. Sci.* 7: 1-4.
- Larsen, M. & Poll, L.** (1992) Odour thresholds of some important aroma compounds in strawberries. *Z. Lebensm.-Unters. Forsch.* 195: 120-123.
- Laska, M.** (1990a) Olfactory discrimination ability in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *J. Chem. Ecol.* 16: 3291-3299.
- Laska, M.** (1990b) Olfactory sensitivity to food odor components in the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae, Chiroptera). *J. Comp. Physiol. A.* 166: 395-399.
- Laska, M., Alicke, T. & Hudson, R.** (1996) A Study of long-term odor memory in squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *J. Comp. Psychol.* 110: 125-130.
- Laska, M., Fendt, M., Wieser, A., Endres, T., Hernandez Salazar, L.T. & Apfelbach, R.** (2005a) Detecting danger – or just another odorant? Olfactory sensitivity for the fox odor component 2,4,5- trimethylthiazoline in four species of mammals. *Physiol. Behav.* 84: 211-215.

- Laska, M. & Freyer, D.** (1997) Olfactory discrimination ability for aliphatic esters in squirrel monkeys and humans. *Chem. Senses* 22: 457-465.
- Laska, M., Genzel, D. & Wieser, A.** (2005b) The number of functional olfactory receptor genes and the relative size of olfactory brain structures are poor predictors of olfactory discrimination performance with enantiomers. *Chem. Senses* 30: 171-175.
- Laska, M. & Grimm, N.** (2003) SURE, why not? The Substitution-Reciprocity method for measurement of odor quality discrimination thresholds: replication and extension to nonhuman primates. *Chem. Senses* 28: 105-111.
- Laska, M., Hofmann, M. & Simon, Y.** (2003a) Olfactory sensitivity for aliphatic aldehydes in squirrel monkeys and pigtail macaques. *J. Comp. Physiol. A* 189, 263-271.
- Laska, M. & Hübener, F.** (2001) Olfactory discrimination ability for homologous series of aliphatic ketones and acetic esters. *Behav. Brain Res.* 119: 193-201.
- Laska, M. & Hudson, R.** (1991) A comparison of the detection thresholds of odor mixtures and their components. *Chem. Senses* 16: 651-662.
- Laska, M. & Hudson, R.** (1992) Ability to discriminate between related odor mixtures: *Chem. Senses* 17: 403-415.
- Laska, M. & Hudson, R.** (1993a) Assessing olfactory performance in a New World primate, *Saimiri sciureus*. *Physiol. Behav.* 53: 89-95.
- Laska, M. & Hudson, R.** (1993b) Discriminating parts from the whole: determinants of odor mixture perception in squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *J. Comp. Physiol. A.* 173: 249-256.
- Laska, M. & Hudson, R.** (1995) Ability of female squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) to discriminate between conspecific urine odours. *Ethology* 99: 39-52.
- Laska, M., Liesen & A., Teubner, P.** (1999a) Enantioselectivity of odor perception in squirrel monkey and humans. *Am. J. Physiol.* 363: R1098-R1103.
- Laska, M. & Schmidt, U.** (1986) Untersuchungen zur olfaktorischen Orientierung bei der Brillenblatt Nase, *Carollia perspicillata* (Chiroptera). *Z. Säugetierkd.* 51: 129-138.
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002a) Olfactory sensitivity for aliphatic alcohols in squirrel monkeys and pigtail macaques. *J. Exp. Biol.* 205: 1633-1643.
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002b) Olfactory sensitivity for aliphatic esters in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Behav. Brain Res.* 134: 165-174.
- Laska, M., Seibt, A. & Weber, A.** (2000) „Microsmatic“ primates revisited – Olfactory

- sensitivity in the squirrel monkey. *Chem. Senses* 25: 47-53.
- Laska, M. & Teubner, P.** (1998) Odor structure-activity relationships of carboxylic acids correspond between squirrel monkeys and humans. *Am. J. Physiol.* 274: R1639-R1645.
- Laska, M. & Teubner, P.** (1999) Olfactory discrimination ability for homologous series of aliphatic alcohols and aldehydes. *Chem. Senses* 24: 263-270.
- Laska, M., Trolp, S. & Teubner, P.** (1999b) Odor structure-activity relationships compared in human and non-human primates. *Behav. Neurosci.* 113: 998-1007.
- Laska, M., Wieser, A. & Hernandez Salazar, L.T.** (2003b) Olfactory sensitivity for androstenone in three species of nonhuman primates. *Chem. Senses* 28: A115-A116.
- Laska, M., Wieser, A., Rivas Bautista, R.M. & Hernandez Salazar, L.T.** (2004) Olfactory sensitivity for carboxylic acids in spider monkeys and pigtail macaques. *Chem. Senses* 29: 101-109.
- Laska, M., Wieser, A., Simon, Y., Rieck, C. & Miethe, V.** (2003c) Challenging the dogma of „microsmatic“ primates – olfactory performance in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Folia Primatol.* 74: 203.
- Leon, M.** (1975) Dietary control of the maternal pheromone in the lactating rat. *Physiol. Behav.* 14: 311-319.
- Leveteau, J. & MacLeod, P.** (1966) Olfactory discrimination in the rabbit olfactory glomerulus. *Science* 175: 170-178.
- Linster, C. & Hasselmo, M.E.** (1999) Behavioral responses to aliphatic aldehydes can be predicted from known electrophysiological responses of mitral cells in the olfactory bulb. *Physiol. Behav.* 66: 497-502.
- Loireau, I.N. & Gautier-Hion, A.** (1988) Olfactory marking behavior in guenons and its implications. In: *A primate radiation: evolutionary biology of the African guenons.* A. Gautier-Hion, F. Bourlière & I.P. Gautier (Eds.), Cambridge: Cambridge University Press, pp. 246-254.
- Long, C.J. & Tapp, J.T.** (1967) Reinforcing properties of odors for the albino rat. *Psychonom. Sci.* 7: 17-18.
- Loo, S.K.** (1974) Comparative study of the nasal fossa in four primates. *Folia primatol.* 21: 290-303.
- Lorig, T.S., Huffman, E., DeMartino, A. & DeMarco, J.** (1991) The effects of low

- concentration odors on EEG activity and behavior. *J. Psychophysiol.* 5: 69-77.
- Luchsinger, R.** (1945) Objektiver Nachweis des Geruchsvermögens (Olfacto-Pupillarreflex). *Basel: Pract. Oto-Rhino-Laryngol.* 7: 155-165.
- Lydell, K. & Doty, R.L.** (1972) Male rat odour preferences for female urine as a function of sexual experience, urine age, and urine source. *Horm. Behav.* 3: 205-212.
- Maarse H.** (1991) Volatile compounds in foods and beverages. New York: Marcel Dekker.
- Mac Leish, P.R., Shepherd, G.M., Kinnamon, S.C. & Santos-Sacchi, J.** (1999) Sensory Transduction. In: *Fundamental neuroscience.* M.J. Zigmond, F.E. Bloom, S.C. Landis, J.L. Roberts & L.R. Squire. New York: Academic Press, pp. 671-717.
- MacFarlane, A.** (1975) Olfaction in the development of social preferences in the neonate. In: *The human neonate in parent-infant interaction.* Ciba Found. Symp. 33: 103-113.
- MacKintosh, J.H. & Grant, E.C.** (1966) The effect of olfactory stimuli on agonistic behavior of laboratory mice. *Z. Tierpsychol.* 23: 584-587.
- Maier, W.** (1981) Nasal structures in Old and New World primates. In: *Evolutionary biology of the New World monkeys and continental drift.* R.L. Ciochon & A.B. Chiarelli (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 219-241.
- Malnic, B., Hirono, J., Sato, T. & Buck, L.** (1999) Combinatorial receptor codes for odors. *Cell* 96: 713-723.
- Manley, G.H.** (1974) Functions of the external genital glands of *Perodicticus* and *Arctocebus*. In: *Prosimian Behaviour.* R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (Eds.), London: Gerald Duckworth, pp. 313-329.
- Marler, P.** (1965) Communication in monkeys and apes. In: *Primate Behavior: Field studies of Monkeys and Apes.* I. DeVore (Ed.) New York: Holt, pp. 544-584.
- Marshall, D.A., Blumer, L. & Moulton, D.G.** (1981) Odor detection curves for n-pentanoic acid in dogs and humans. *Chem. Senses* 6: 445-453.
- Martin, I.G. & Beauchamp, G.K.** (1982) Olfactory recognition of individuals by male cavies (*Cavia aperea*). *J. Chem. Ecol.* 8: 1241-1249.
- Masson, J. M.** (2004) Hunde lügen nicht. Die großen Gefühle unserer Vierbeiner. Weltbild
- Mathews, D.F.** (1974) Rat olfactory nerve responses to odor. *Chem. Senses Flavour* 1: 69-76.

- May, J.** (1966) Geruchsschwellen von Lösemitteln zur Bewertung von Lösemittelgerüchen in der Luft. Staub-Reinhalt. Luft 26: 385-388.
- McClintock, M.K.** (1971) Menstrual synchrony and suppression. Nature 229: 244-245.
- McClintock, M.K.** (2003) Emotional olfactory stimuli: from unconscious to conscious processing. Chem. Senses 28: A45.
- McGlone, J.J. & Morrow, J.L.** (1988) Reduction of pig agonistic behavior by androstenone. J. Anim. Sci. 66: 880-884.
- Meese, G.B., Conner, D.J. & Baldwin, B.A.** (1975) Ability of the pig to distinguish between conspecific urine samples using olfaction. Physiol. Behav. 15: 121-125.
- Meisami, E. & Bhatnagar K.P.** (1998) Structure and diversity in mammalian accessory olfactory bulb. Microsc. Res. Tech. 43: 476-499.
- Meisami, E. & Sendera, T.J.** (1993) Morphometry of rat olfactory bulbs stained for cytochrome oxidase reveals that the entire population of glomeruli forms early in the neonatal period. Brain Res. Dev. Brain Res. 71: 253-257.
- Meredith, M.** (1983) Sensory physiology of pheromone communication. New York: Academic Press.
- Meredith, M. & O'Connell, R.J.** (1979) Efferent control of stimulus access to the hamster vomeronasal organ. J. Physiol. 286: 301-316.
- Mertl-Millhollen, A.S.** (1986a) Olfactory demarcation of territorial but not home range boundaries by *Lemur catta*. Folia Primatol. 50: 175-187.
- Mertl-Millhollen, A.S.** (1986b) Territorial scent marking by two sympatric lemur species. In: Chemical signals in vertebrates. D. Duvall, D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (eds.), New York: Plenum Press, Vol. 4. pp. 647- 652.
- Michael, R.P. & Bonsall, R.W.** (1977) Chemical signals and primate behavior. In: Chemical signals in vertebrates 1. D. Müller-Schwarze & M.M. Mozell (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 251-272.
- Michael, R.P., Bonsall, R.W. & Kutner, M.** (1975) Volatile fatty acids, "copulins", in human vaginal secretions. Psychoneuroendocrinology 1: 15-163.
- Michael, R.P., Bonsall, R.W. & Warner, P.** (1974) Human vaginal secretions: Volatile fatty acid content. Science 186: 1217-1219.
- Michael, R.P., Bonsall, R.W. & Zumpe, D.** (1976) Evidence for chemical communication in primates. Vit. Horm. 34: 137-184.
- Michael, R.P. & Keverne, E.B.** (1968) Pheromones and the communication of sexual

- status in primates. *Nature* 218: 746-749.
- Michael, R.P. & Keverne, E.B.** (1970a) A male sex-attractant pheromone in rhesus monkey vaginal secretions. *J. Endocrinol.* 46: 20-21.
- Michael, R.P. & Keverne, E.B.** (1970b) Primate sex pheromones of vaginal origin. *Nature* 225: 84-85.
- Michael, R.P., Keverne, E.B. & Bonsall, R.W.** (1971) Pheromones: Isolation of male sex attractants from a female primate. *Science* 172: 964- 966.
- Michael, R.P. & Zumpe, D.** (1982) Influence of olfactory signals on the reproductive behaviour of social groups of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *J. Endocrinol.* 95: 189-205.
- Michael, R.P., Zumpe, D. & Bonsall, R.W.** (1982) Behaviour of rhesus monkeys during artificial menstrual cycles. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 96: 875-885.
- Michael, R.P., Zumpe, D., Keverne, E.B. & Bonsall, R.W.** (1972) Neuroendocrine factors in the control of primate behavior. *Rec. Progr. Horm. Res.* 28: 665-705.
- Michael, R.P., Zumpe, D., Richter, M. & Bonsall, R.W.** (1977) Behavioral effects of a synthetic mixture of aliphatic acids in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Horm. Behav.* 9: 296-308.
- Millman, B.** (1968) Odour preferences and aversions in the rat. Unpublished master thesis, Canada: University of Calgary.
- Mombarts, P.** (1999) Seven-transmembrane proteins as odorant and chemosensory receptors. *Science* 286: 707-711.
- Moncrieff, R.W.** (1962) Effect of odours on EEG records. *Perfum. Essent. Oil Rec.* 53: 757-760.
- Monti-Bloch, L., Jennings-White, C., Dolberg, D.S. & Berliner, D.L.** (1994) The human vomeronasal system. *Psychoneuroendocrinology* 19: 673-686.
- Mora, O.A., Garcia Castineiras, S., Guisado, S. & Ezquerro, C.** (1990) Effect of nasal instillation of female urine or vaginal exudate on testosterone secretion in isolated and anesthetized male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Life Sciences* 46: 1359-1365.
- Moran, D.T., Monti-Bloch, L., Stensaas, L.J. & Berliner, D.L.** (1995) Structure and function of the human vomeronasal organ. In: *Handbook of olfaction and gustation*. R.L. Doty (Ed.), New York: Marcel Dekker, pp. 793-820.
- Morgan, C.D., Nordin, S. & Murphy, C.** (1995) Odor identification as an early marker

- for Alzheimer's disease: impact of lexical functioning and detection sensitivity. *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 17: 793-803.
- Mori, K., Mataga, N. & Imamura, K.** (1992) Differential specificities of single mitral cells in rabbit olfactory bulb for a homologous series of fatty acid odor molecules. *J. Neurophysiol.* 67: 786-789.
- Mori, K. & Shepherd, G.M.** (1994) Emerging principles of molecular signal processing by mitral/tufted cells in the olfactory bulb. *Semin. Cell Biol.* 5: 65-74.
- Mori, K. & Yoshihara, Y.** (1995) Molecular recognition and olfactory processing in the mammalian olfactory system. *Prog. Neurobiol.* 45: 585-619.
- Mortimer, C.E.** (1987) *Chemie. Das Basiswissen der Chemie.* 5. Auflage. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Motokizawa, F. & Furuya, N.** (1973) Neural pathways associated with the EEG arousal response by olfactory stimulation. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 35: 83-91.
- Moulton, D.G.** (1960) Studies in olfactory acuity III. Relative detectability of n-aliphatic acetates by the rat. *J. Exp. Psychol.* 12: 203-213.
- Moulton, D.G.** (1968a) Electrophysiological and behavioral responses to odor stimulation and their correlation. *Olfactologia* 1: 69-75.
- Moulton, D.G.** (1968b) Telemetering of spike activity during behavioral response to odorants. In: *Theories of odor and odor measurement.* N.N. Tanyolac (Ed.) Istanbul: Robert College Bebek, pp. 483-492.
- Moulton, D.G., Ashton, E. H. & Eayrs, J. T.** (1960) Studies in olfactory acuity. 4. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. *Anim. Behav.* 8: 117-128.
- Moulton, D.G., Celebi, G. & Fink, R.P.** (1970) Olfaction in mammals – Two aspects: Proliferation of cells in the olfactory epithelium and sensitivity to odours. In: *Ciba Foundation Symposium on taste and smell in Vertebrates.* G.E.W. Wolstenholme & J. Knight (Eds.) London: J. & A. Churchill.
- Moulton, D.G. & Eayrs, J. T.** (1960) Studies in olfactory acuity. II. Relative detectability of n-aliphatic alcohols by the rat. *J. Exp. Psychol.* 12: 99-109.
- Mozell, M.M.** (1958) Electrophysiology of the olfactory bulb. *J. Neurophysiol.* 21: 183-196.
- Müller-Schwarze, D.** (1979) Flehmen in the context of mammalian urine communication. In: *Chemical Ecology: Odour communication in animals.* F.J. Ritter (Ed.) Amsterdam: Elsevier, pp. 85-96.

- Mykytowycz, R.** (1973) Reproduction of mammals in relation to environmental odours. *J. Reprod. Fertil.* 19: 433-446.
- Mykytowycz, R. & Ward, M.M.** (1971) Some reactions of nestlings of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, when exposed to natural rabbit odors. *Forma Functio* 4: 137-148.
- Nagy, S. & Shaw, P.E.** (1980) Tropical and subtropical fruits: composition, nutritive values, properties, and uses. Westport: Avi Pub Co.
- Negus, V.** (1958) The comparative anatomy and physiology of the nose and paranasal sinuses. Edinburgh: Livingston Ltd.
- Neuhaus, W.** (1953) Unterschiede in der Riechschärfe bei Hunden. *Z. Vergl. Physiol.* 40: 65-72.
- Neuweiler, G.** (2003). Neuro- und Sinnesphysiologie. In: Vergleichende Tierphysiologie. G. Heldmaier & G. Neuweiler (Eds.), Berlin: Springer-Verlag, Band 1.
- Nishida, H., Kumagami, H. & Jinnouchi, H.** (1973) Pupillary reaction following olfactory stimulation - use in objective olfactometry. *Nippon Jibiinkoka Gakkai Kaiho* 76: 1449-1458.
- Noback, C.E.** (Ed.) (1978) Sensory systems of primates. New York: Plenum Press.
- Noller, C.R.** (1965) Chemistry of organic compounds. Philadelphia: W.B. Saunders Company.
- Novotny, N., Jemiolo, B. & Harvey, S.** (1990) Chemistry of rodent pheromones. Molecular insights into chemical signalling in mammals. In: Chemical signals in Vertebrates V. D.W. Macdonald, D. Müller-Schwarze & S.E. Natynczuk (Eds.), New York: Plenum Press, pp. 1-22.
- Nursten, H.E.** (1970) Volatile Compounds: The aroma of fruits. In: The biochemistry of fruits and their products. A.C. Hulme (Ed.), London: Acad. Press 1: 239-268.
- O'Connell, R.J., Walker, J.C., Parker, S. & Healy, K.** (1983) Detection thresholds in mice. Fifth Annual Meeting of the Association for Chemoreception Sciences, Sarasota, FL.
- O'Brien, P.H.** (1982) Flehmen: its occurrence and possible functions in feral goats. *Anim. Behav.* 30: 1015-1019.
- Oberbeil, I.** (1997) Verhaltensreaktionen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) auf die Darbietung arteigener und artfremder Duftstoffe. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München.

- Obst C. & Schmidt, U.** (1976) Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis* (Chiroptera). Z. Säugetierk. 41: 101-108.
- Ohloff, G.** (1986) Chemistry of odor stimuli. *Experientia* 42: 271-279.
- Ohloff, G.** (1990) Riechstoffe und Geruchssinn. Berlin: Springer-Verlag.
- Ohma, S.** (1922) La classification des odeurs aromatiques en sous-classes. *Arch. Neerl. Physiol.* 6: 567-590.
- Onoda, N., Imamura, K., Ariki, T. & Iino, M.** (1981) Neocortical responses to odors in the dog. *Proceedings of the Japanese Academy*, 57: 355-358.
- Ottoson, D.** (1956) Analysis of the electrical activity of the olfactory epithelium. *Acta Physiol. Scand.* 35 (Suppl 122): 1-83.
- Ottoson, D.** (1958) Studies on the relationship between olfactory stimulating effectiveness and physicochemical properties of odorous compounds. *Acta. Physiol. Scand.* 43: 167-181.
- Pager, J.** (1977) Nutritional states, food odors, and olfactory function. In: *The chemical senses and nutrition*. M.R. Kare & O. Maller (Eds). New York: Acad. Press, pp. 51-68.
- Pahlow, M.** (1982). *Das große Buch der Heilpflanzen*. Gräfe und Unzer.
- Pangborn, R.M., Berg, H.W., Roessler, E.B. & Webb, A.D.** (1964) Influence of methodology on olfactory response. *Percept. Motor Skills* 18: 91-103.
- Passe, D. H. & Walker, J. C.** (1985) Odor psychophysics in vertebrates. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 9: 431-467.
- Patterson, R.L.S.** (1968a) 5 α -androst-16-en-3-one: compound responsible for taint in boar fat. *J. Sci. Food Agric.* 19: 31-38.
- Patterson, R.L.S.** (1968b) Identification of 3 α -Hydroxy-5 α -androst-16-ene as the musk odour component of boar submaxillary salivary gland and its relationship to the sex odour taint in pork meat. *J. Sci. Food Agric.* 19: 434-438.
- Pearce, G.P. & Hughes, P.E.** (1987) The influence of boar component stimulation on puberty attainment in the gilt. *Anim. Prod.* 44: 293-302.
- Pelosi, P., Baldaccini, N.E. & Pisanelli, A.M.** (1982) Identification of a specific olfactory receptor for 2-isobutyl-3-methoxypyrazine. *Biochem. J.* 201: 245-248.
- Penzlin, H.** (1991). *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Perbellini, D. & Scolari, R.** (1966) L'elettencephalo-olfattometria. *Ann. Laryngol. Otol. Rin. Far.* 65: 421-429.

- Perret, M.** (1992) Environmental and social determinants of sexual function in the male lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatol.* 59: 1-25.
- Petter, J.J.** (1965) The Lemurs of Madagascar. In: *Primate Behavior. I.* DeVore (Ed.), New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Pevsner, J. & Snyder, S.H.** (1990) Odorant binding protein: odorant transport function in the vertebrate nasal epithelium. *Chem. Senses* 15: 217-222.
- Pevsner, J., Trifiletti, R., Strittmatter, S.M. & Snyder, S.H.** (1985) Isolation and characterization of an olfactory receptor protein for odorant pyrazines. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82: 3050-3054.
- Pfeiffer, W.** (1963) Alarm substances. *Experientia* 19: 113-123.
- Pfeiffer, W.** (1964) Geruchs- und Geschmacksstoffe im Leben der Tiere. *Naturwiss. Rundschau* 17: 5-11.
- Pfeiffer, W. & Lemke, J.** (1973) Untersuchungen zur Isolierung und Identifizierung des Schreckstoffes aus der Haut der Elritze, *Phoxinus phoxinus* (L) (Cyprinidae, Ostariophysis, Pisces). *J. Comp. Physiol.* 82: 407-410.
- Pierson, S.** (1974) Conditioned suppression to odorous stimuli in the rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 86: 708-717.
- Ploog, D., Blitz, J. & Ploog, F.** (1963) Studies on social and sexual behavior of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatol.* 1: 29-66.
- Pollard, I.** (1994). A guide to reproduction: social issues and human concerns. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 94-112.
- Porter, R.H.** (1992) Ontogeny of infants' responses to maternal odors. *Chem. Senses* 17: 872.
- Porter, R.H., Cernoch, J.M. & McLaughlin, F.J.** (1983) Maternal recognition of neonates through olfactory cues. *Physiol. Behav.* 30: 151-154.
- Porter, R.H., Fullerton, C. & Berryman, J.C.** (1973) Guinea-pig maternal-young attachment behavior. *Z. Tierpsychol.* 32: 489-495.
- Preti, G., Muetterties, E.L., Furman, J.M., Kennelly, J.J. & Bradford, E.J.** (1976) Volatile constituents of dog (*Canis familiaris*) and coyote (*Canis latrans*) anal sacs. *J. Chem. Ecol.* 2: 177-186.
- Preti G. & Wysocki, C.J.** (1999) Human pheromones: releasers or primers. In: *Advances in chemical signals in vertebrates.* R.E. Johnston, D. Müller-Schwarze & P.W. Sorensen (Eds.), New York: Kluwer, pp. 563-571.

- Pschyrembel, W.** (1998) Pschyrembel Klinisches Wörterbuch. 258. Auflage. Berlin: de Gruyter, pp. 1504-1505.
- Punter, P.H.** (1983) Measurement of human olfactory thresholds for several groups of structurally related compounds. *Chemical Senses* 7: 215-235.
- Randebrock, E.M.** (1971) Molecular theory of odor with the α -helix as potential perceptor. In: Gustation and olfaction. G. Ohloff & A.F. Thomas (Eds.), London: Academic Press., pp. 111-125.
- Rasa, A.E.** (1973) Marking behaviour and its social significance in the African dwarf mongoose *Helogale undulata rufula*. *Z. Tierpsychol.* 32: 293-318.
- Raymer, J., Wiesler, D., Novotny, M., Asa, C., Seal, U.S. & Mech, L.D.** (1985) Chemical investigations of wolf (*Canis lupus*) anal-sac secretion in relation to breeding season. *J. Chem. Ecol.* 5: 593-608.
- Raymer, J., Wiesler, D., Novotny, M., Asa, C., Seal, U.S. & Mech, L.D.** (1986) Chemical scent constituents in urine of wolf (*Canis lupus*) and their dependence on reproductive hormones. *J. Chem. Ecol.* 12: 297-314.
- Reed, H.C., Melrose, D.R. & Patterson, R.L.S.** (1974) Androgen steroids as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. *Br. Vet. J.* 130: 61-67.
- Reed, R.R.** (1992) Signal pathways in odorant detection. *Neuron* 8: 205-211.
- Reed, R.R.** (1994) The molecular basis of sensitivity and specificity in olfaction. *Semin. Cell Biol.* 5: 33-38.
- Richman, R.A., Post, E.M., Sheehe, P.R. & Wright, H.N.** (1992) Olfactory performance during childhood. I. Development of an odorant identification test for children. *J. Pediatr.* 121: 908-911.
- Rogers, E.** (1989) Wirbeltiere im Überblick. Heidelberg: Quelle & Meyer Verlag.
- Römpp, H.** (1962) Chemie Lexikon. 5. Auflage, Stuttgart: Franckh'sche Verlagshandlung.
- Ronnett, G.V., Cho, H., Hester, L.D., Wood, S.F. & Snyder, S.H.** (1993) Odorants differentially enhance phosphoinositide turnover and adenylyl cyclase in olfactory receptor neuronal cultures. *J. Neurosci.* 13: 1751-1758.
- Rosenblatt, J.S., Turkewitz, G. & Schneirla, T.C.** (1969) Development of home orientation in newly born kittens. *Trans. N.Y. Acad. Sci.* 31: 231-250.
- Ross, C.** (1992) Basal metabolic rate, body weight and diet in primates: An evaluation of the evidence. *Folia Primatol.* 58: 7-23.
- Roth, L. & Kormann, K.** (1996) Duftpflanzen, Pflanzendüfte: ätherische Öle und

Riechstoffe. Landsberg: ecomed Verlagsgesellschaft.

- Rouquier, S., Blancher, A. & Giorgi, D.** (2000) The olfactory receptor gene repertoire in primates and mouse: evidence for reduction of the functional fraction in primates. USA: Proc. Natl Acad. Sci. 97: 2870-2874.
- Rouseff, R.L. & Leahy, M.L.** (1995) Fruit flavors: Biogenesis, characterization, and authentication. American Chemical Society, Washington, DC.
- Russell, M.J.** (1976) Human olfactory communication. London: Nature 260: 520-522.
- Russell, M.J., Mendelson, T. & Peeke, H.V.S.** (1983) Mother's identification of their infant's odors. Ethol. Sociobiol. 4: 29-31.
- Rychlik, M., Schieberle, P. & Grosch, W.** (1998) Compilation of odor thresholds, odor qualities and retention indices of key food odorants. Deutsche Forschungsanstalt für Lebensmittelchemie, Garching.
- Saini, K.D. & Breipohl, W.** (1976) Surface Morphology in the olfactory epithelium of normal male and female rhesus monkeys. Am. J. Anat. 147: 433-446.
- Sato, T., Hirono, J., Tonoike, M. & Takebayashi, M.** (1994) Tuning specificities to aliphatic odorants in mouse olfactory receptor neurons and their local distributions. J. Neurophysiol. 72: 2980-2989.
- Savic, I., Berglund, H., Gulyas, B., Roland, P.** (2001) Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans. Neuron 31: 661-668.
- Schaal, B. & Porter, R.** (1991) "Microsmatic humans" revisited: the generation and perception of chemical signals. In: Advances in the study of behavior. P.J.B. Slater, J.S. Rosenblatt, C. Beer & M. Milinski (eds.), New York: Academic Press, pp. 135-199.
- Schaal, B., Rochefort, A. & Cismaresco, A.S.** (1986) Mothers's olfactory recognition of her newborn: relations to mother's olfactory detection threshold and to infant's sebum excretion level. 5th Int. Conf. On Human Ethology, Tutzing, Juli 1986.
- Schaller, G.B.** (1963) The mountain gorilla: ecology and behavior. Chicago: Chicago University Press.
- Schilling, A.** (1974) A study of marking behaviour in *Lemur catta*. In: Prosimian Behavior. R.D. Martin, G.A. Doyle & A.C. Walker (Eds.), London: Gerald Duckworth, pp. 347-362.
- Schilling, A.** (1979) Olfactory communication in prosimians. In: The study of Prosimian

- behavior. G.A. Doyle & R.D. Martin (Eds.), New York: Academic Press, pp. 461-542.
- Schleidt, M.** (1992) The semiotic relevance of human olfaction: a biological approach. In: Fragrance, the psychology and biology of perfume. S. van Toller & G.H. Dodd (Eds.), London: Elsevier, pp. 37-50.
- Schmidt, C.** (1982) Behavioral and neurophysiological studies on the olfactory sensitivity in the albino mouse. *Z. Säugetierk.* 47: 162-168.
- Schmidt, C. & Schmidt, U.** (1980) Changes of olfactory sensitivity during the estrous cycle in female laboratory mice. *Chem. Senses* 5: 359-365.
- Schmidt, U.** (1975) Vergleichende Riechschwellenbestimmungen bei neotropischen Chiropteren (*Desmodus rotundus*, *Artibeus lituratus*, *Phyllostomus discolor*). *Z. Säugetierk.* 40: 269-298.
- Schmidt, U. & Schmidt, C.** (1978) Olfactory thresholds in four microchiropteran bat species. In: Proceedings of the Fourth International Bat research Conference. R.J. Olembo, J.B. Castelino & F.A. Mutere (Eds.), Nairobi: Kenya Literature Bureau, pp. 7-13.
- Schmidt, U., Schmidt, C. & Breipohl, W.** (1982) Olfactory sensitivity changes during estrous cycle, gestation and lactation in mice. In: Olfaction and endocrine regulation. W. Breipohl (Ed.), London: IRL Press, pp. 323-332.
- Schoenemann, P.T.** (2001) Brain scaling, behavioral ability and human evolution. *Behav. Brain Sci.* 24: 293-295.
- Schultz, A.H.** (1921) The occurrence of a sternal gland in orang-utan. *J. Mamm.* 2: 194-196.
- Schwartz, G.G. & Rosenblum, L.A.** (1980) Novelty, arousal, and nasal marking in the squirrel monkey. *Behav. Neural Biol.* 28: 116-122.
- Schwende, F.J., Wiesler, D., Jorfenson, J.W., Carmack, M. & Novotny, M.** (1986) Urinary volatile constituents of the house mouse, *Mus musculus*, and their endocrine dependency. *J. Chem. Ecol.* 12: 277-296.
- Segovia, S. & Guillamón, A.** (1986) Effects of sex steroids on the development of the vomeronasal system in the rat. In: Ontogeny of olfaction. W. Breipohl (Ed.), Berlin: Springer, pp. 35-41.
- Seitz, E.** (1969) Die Bedeutung geruchlicher Orientierung beim Plumplori *Nycticebus coucang*. *Z. Tierpsychol.* 26: 73-103.

- Seligman, M.E.P.** (1970) On the generality of the laws of learning. *Psychol. Rev.* 77: 406-418.
- Semb, G.** (1968) The detectability of the odor of butanol. *Percept. Psychophys.* 4: 335-340.
- Shepherd, G.M.** (1993) *Neurobiologie*. Berlin: Springer-Verlag.
- Shepherd, G.M.** (1994) Discrimination of molecular signals by the olfactory receptor neuron. *Neuron* 13: 771-790.
- Shepherd, G.M.** (1999) Information processing in dendrites. In: *Fundamental neuroscience*. M.J. Zigmond, F.E. Bloom, S.C. Landis, J.L. Roberts & L.R. Squire. New York: Academic Press, pp. 363-388.
- Siegel, S.** (1997) *Nichtparametrische statistische Methoden*. 4. Auflage, Eschborn: Verlag Dietmar Klotz.
- Signoret, J.P.** (1970) Reproductive behaviour of pigs. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 11: 105-117.
- Silbernagel, S. & Despopoulos, A.** (1991). *Taschenatlas der Physiologie*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, pp 296-297.
- Simerly, R.B.** (1990) Hormonal control of neuropeptide gene expression in sexually dimorphic olfactory pathways. *Trends Neurosci.* 13: 104-110.
- Singer, A.G., Macrides, F., Clancy, A.N. & Agosta & W.C.** (1986) Purification and analysis of a proteinaceous aphrodisiac pheromone from hamster vaginal discharge. *J. Biol. Chem.* 261: 13323-13326.
- Sirota, P., Davidson, B., Mosheva, T., Benhatov, R. Zohar, J. & Gross-Isseroff, R.** (1999) Increased olfactory sensitivity in first episode psychosis and the effect of neuroleptic treatment on olfactory sensitivity in schizophrenia. *Psychiat. Res.* 86: 143-153.
- Sklar, P.B., Anholt, R.R.H. & Snyder, S.H.** (1986) The odorant-sensitive adenylate cyclase of olfactory receptor cells: differential stimulation by distinct classes of odorants. *J. Biol. Chem.* 261: 15538-15543.
- Slotnick, B.M.** (1981) Absolute olfactory thresholds in rats and humans. Third annual meeting program. The Association of Chemoreception Science. Abstract volume.
- Slotnick, B.M.** (1990) Olfactory perception. In: *Comparative perception, Vol.1, Basic mechanisms*. M. Berkley & W. Stebbins (Eds.), New York: Wiley, pp. 155-214.
- Slotnick, B.M. & Schoonover, F.W.** (1984) Olfactory thresholds in unilaterally bulbectomized rats. *Chem. Senses* 9: 325-340.

- Smith, A.B., Belcher, A.M. Epple, E., Jurs, P.C. & Lavine, B.** (1985) Computerized pattern recognition: a new technique for the analysis of chemical communication. *Science* 228: 175-176.
- Smith, D.V. & Shepherd, G. M.** (1999). Chemical Senses: Taste and Olfaction. In: *Fundamental Neuroscience*. M.J. Zigmond, F.E. Bloom, S.C. Landis, J.L. Roberts & L.R. Squire (Eds.), New York, Academic Press, pp. 719 – 759.
- Smith, T.D. & Bhatnagar, K.W.** (2000) The human vomeronasal organ. Part II: prenatal development. *J. Anat.* 197: 421-436.
- Smith, T.D., Bhatnagar, K.P., Shimp, K.L., Kinzinger, J.H., Bonar, C.J., Burrows, A.M., Mooney, M.P. & Siegel, M.I.** (2002) Histological definition of the vomeronasal organ in humans and chimpanzees, with a comparison to other primates. *Anat. Rec.* 267: 166-176.
- Smith, T.D., Siegel, M.I. & Bhatnagar, K.W.** (2001a) Reappraisal of the vomeronasal system of catarrhine primates: ontogeny, morphology, functionality, and persisting questions. *Anat Rec (New Anat)* 265: 176-192.
- Smith, T.D., Siegel, M.I., Bonar, C.J., Bhatnagar, K.W., Mooney, M.P., Burrows, A.M., Smith, M.A. & Maico, L.M.** (2001b) The existence of the vomeronasal organ in postnatal chimpanzees and evidence for its homology with that of humans. *J. Anat.* 198: 77-82.
- Smith, T.E. & Abbott, D.H.** (1995) Olfactory cues from unfamiliar dominant female common marmosets fail to maintain ovarian suppression in singly housed subordinates. *Am. J. Primatol. Abstr. Ser.* 36: 131.
- Smith, T.E. & Abbott, D.H.** (1998) Behavioral discrimination between circumgenital odor from peri-ovulatory dominant and anovulatory female common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.* 46: 265-284.
- Smith, T.E., Tomlinson, A.J., Mlotkiewicz, J.A. & Abbott, D.H.** (2001c) Female marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*) can be identified from the chemical composition of their scent marks. *Chem. Senses* 26: 449-458.
- Snyder, S.H., Sklar, P.B., Hwang, P.M. & Pevsner, J.** (1989) Molecular mechanisms of olfaction. *Trends Neurosci.* 12: 35-38.
- Sorensen, P.W.** (1996) Biological responsiveness to pheromones provides fundamental and unique insight into olfactory function. *Chem. Senses* 21: 245-256.
- Steklis, H.D. & Erwin, J.** (Eds.) (1988) *Comparative primate biology*. New York: Alan R.

Liss, Neuroscience 4.

- Stephan, H., Baron, G. & Frahm, H.** (1988) Comparative size of brains and brain structures. In: Comparative primate biology. H. Steklis & J. Erwin (Eds.), New York: Alan R. Liss, Neuroscience 4: 1-38.
- Stephan, H., Bauchot, R. & Andy, O.J.** (1970) Data on size of the brain and of various brain parts in insectivores and primates. In: The Primate Brain. C. Noback, W. Montagna (Eds.), New York: Appleton-Century-Crofts, pp. 289-297.
- Stephan, H., Frahm, H. & Baron, G.** (1981) New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. *Folia Primatol.* 35: 1-29.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R.** (1986) Foraging theory. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Stevens, D.A.** (1975) Laboratory methods for obtaining olfactory discrimination in rodents. In: Methods in olfactory research. D.G. Moulton, A. Turk & J.W. Johnston (Eds.), London: Acad. Press, pp. 375-394.
- Stevens, J.C., Cain, W.S. & Burke, R.J.** (1988) Variability of olfactory thresholds. *Chem. Senses* 13: 643-653.
- Stewart, W.B., Kauer, J.S. & Shephard, G.M.** (1979) Functional organisation of rat olfactory bulb analysed by the 2-deoxyglucose method. *J. Comp. Neurol.* 185: 715-734.
- Stoddart, D.M.** (1980) The ecology of vertebrate olfaction. London: Chapman and Hall.
- Stoddart, D.M.** (1990) The Scented Ape. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Storch, V. & Welsch, U.** (1991) Systematische Zoologie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- Strotmann, J., Beck, A., Kubick, S. & Breer, H.** (1995) Topographic patterns of odorant receptor expression in mammals: a comparative study. *J. Comp. Physiol. A* 177: 659-666.
- Sullivan, S.L., Adamson, M.C., Ressler, K.J., Kozak, C.A. & Buck, L.B.** (1996) The chromosomal distribution of mouse odorant receptor genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 93: 884-888.
- Takagi, S.F.** (1978) Biophysics of smell. In: Handbook of perception. Vol. 6A, Tasting and smelling. E.C. Carterette & M.P. Friedman (Eds.), New York: Academic Press, pp. 233-243.
- Takagi, S.F.** (1989) Human Olfaction. Tokyo: Tokyo University Press.

- Tanabe, T., Iino, M. & Takagi, S.F.** (1975) Discriminations of odors in olfactory bulb, pyriform-amygdaloid areas, and orbitofrontal cortex of the monkey. *J. Neurophysiol.* 38: 1284-1296.
- Tapp, J.T. & Long, C.J.** (1968) A comparison of the reinforcing properties of stimulus onset for several sense modalities. *Can. J. Psychol.* 22: 449-455.
- Teichner, W.H.** (1966) A method for studying olfaction in the unrestrained rat. *J. Psychol.* 63: 291-297.
- Tempelaar, H.C.G.** (1913) Over den invloed van licht op reukstoffen. Thesis. University of Utrecht.
- Teubner, P.** (1997) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum geruchlichen Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) für kurzkettige Fettsäuren. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Teubner, P.** (2004) Vergleichende Untersuchungen zum geruchlichen Diskriminationsvermögen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Menschen für strukturell verwandte Duftstoffe. Dissertation an der Fakultät für Biologie, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Toyota, B., Kitamura, T. & Takagi, S.F.** (1978) Olfactory Disorders - Olfactometry and therapy. Tokyo: Igaku-Shoin.
- Trotier, D.** (1994) Intensity coding in olfactory receptor cells. *Semin. Cell Biol.* 5: 47-54.
- Uchida, N., Takahashi, Y.K., Tanifuji, M. & Mori, K.** (2000) Odor maps in the mammalian olfactory bulb: domain organisation and odorant structural features. *Nat. Neurosci.* 3: 1035-1043.
- Ueno, Y.** (1991) Does olfaction play no role in communication in primates? *Chem. Senses* 16: 197.
- Ueno, Y.** (1994a) Olfactory discrimination of urine odors from five species by tufted capuchin. *Primates* 35: 311-323.
- Ueno, Y.** (1994b) Responses to urine odor in the tufted capuchin (*Cebus apella*). *J. Ethol.* 12: 81-87.
- Ueno, Y.** (1994c) Olfactory discrimination of eight food flavors in the capuchin monkey (*Cebus apella*): Comparison between fruity and fishy odors. *Primates* 35: 301-310.
- Ueno, Y.** (1999) Phylogenetic comparison of the dependency on olfactory and visual cues among primates. *Chem. Senses* 24: 218.

- van Drongelen, W., Holley, A. & Doving, K.B.** (1978) Convergence in the olfactory system: Quantitative aspects of odour sensitivity. *J. Theor. Biol.* 71: 39-48.
- van Gemert, L.J.** (1992) A compilation of odour, flavour and taste threshold values in air, water and other media. *Chem. Senses* 17: 889-890.
- van Iterson, V.J.A.** (1923) Psychogalvanische reflex en reukorgaan (translation: psychogalvanic reflex in the sense of smell). *Nederland Tijdsch. Geneesk.* 67-II (2nd ser 59): 1985-1986 (abstract).
- Vernet-Maury, E.** (1980) Trimethyl-thiazoline in fox feces: a natural alarming substance for the rat. In: *Olfaction and taste*. H. van der Starre (Ed.), Washington DC: IRL Press 7: 407.
- Vernet-Maury, E., Constant, B. & Chanel, J.** (1992) Repellent effect of trimethyl thiazoline in the wild rat *Rattus norvegicus* Berkenhout. In: *Chemical signals in vertebrates VI*. R.L. Doty & D. Müller-Schwarze (eds.), New York: Plenum Press, pp. 305-310.
- Vernet-Maury, E., Polak, E.H. & Demael, A.** (1984) Structure-activity relationship of stress-inducing odorants in the rat. *J. Chem. Ecol.* 10: 1007- 1018.
- Vervaecke, H., Van Elsacker, L., Heistermann, M. & Verheyen, R.F.** (1998) The most sexy of the great apes does not waste its copulatory sex. XVIIth Congress of the International Primatological Society, Madagascar, Abstract 301.
- Vogt, R.G. & Riddiford, L.M.** (1981) Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* 293: 161-163.
- von Buddenbrock, W.** (1952) *Vergleichende Physiologie*. Band 1: Sinnesphysiologie. Basel: Birkhäuser 1: 504.
- von Frisch, K.** (1959) *Aus dem Leben der Bienen*. 6. Auflage, Springer.
- von Frisch, K.** (1969) Düfte als Lock- und Schreckmittel bei Tieren. *Z. f. Wissenschaft, Kunst und Literatur*, 24. Jahrgang, Heft 6, Seite 641-650.
- von Skramlik, E.** (1948) Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 249: 702-716.
- Voznessenskaya, V.V., Wysocki, C.J., Chukhrai, E.S., Poltorack, O.M. & Atyaksheva, L.F.** (1999) Long-lasting effects of chemical exposures in mice. R.E. Johnston, D., Müller-Schwarze & Sorenses, P.W. (Eds.), New York: Kluwer, pp. 563-571.
- Walker, J.C. & Jennings, R.A.** (1991) Comparison of odor perception in humans and

- animals. In: The human sense of smell. D.G. Laing, R.L. Doty & W. Breipohl (Eds.), Berlin: Springer, pp. 261-280.
- Walker, J.C., Kurtz, D.B., Shore, F.M., Ogden, M.W. & Reynolds, J.H.** (1990) Apparatus for the automated measurement of the responses of humans to odorants. *Chem. Senses* 15: 165-177.
- Wallace, K.J. & Jeffrey, B.R.** (2000) Predator odor as an unconditioned fear stimulus in rats: elicitation of freezing by trimethylthiazoline, a component of fox feces. *Behav. Neurosci.* 114: 912-922.
- Wallace, K.J. & Rosen, J.B.** (2000) Predator odor as an unconditioned fear stimulus in rats: elicitation of freezing by trimethylthiazoline, a component of fox feces. *Behav. Neurosci.* 114: 912-922.
- Wallraff, H.G.** (2003) Olfactory navigation by birds. *J. Ornithol.* 144: 1-32.
- Wallraff, H.G., Kiepenheuer, J. & Streng, A.** (1993) Further experiments on olfactory navigation and non-olfactory pilotage by homing pigeons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 387-390.
- Wehner, R. & Gehring, W.** (1990) *Zoologie*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Weller, A. & Weller, L.** (1993) Menstrual synchrony between mothers and daughters and between roommates. *Physiol. Behav.* 53: 943-949.
- Weller, L. & Weller, A.** (1995) Menstrual synchrony: Agenda for future research. *Psychoneuroendocrinology* 20: 377-383.
- Wells, D.L. & Hepper, P.G.** (2000) The discrimination of dog odours by humans. *Perception* 29: 111-115.
- White, S.W. & McRitchie, R.J.** (1973) Nasopharyngeal reflexes: integrative analysis of evoked respiratory and cardiovascular effects. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.* 51: 17-31.
- Whitten, W.K.** (1959) Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. *J. Endocrinol.* 18, 102-107.
- Wisby, W.J. & Hasler, A.D.** (1964) Effect of occlusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Bd. Cand.* 11: 472.
- Wysocki, C.J. & Beauchamp, G.K.** (1984) Ability to smell androstenone is genetically determined. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 4899-4902.
- Wysocki, C.J. & Meredith, M.** (1987) The vomeronasal system. In: *Neurobiology of taste and smell*. T.E. Finger (Ed.), New York: John Wiley & Sons, pp. 125-150.

- Xi, J., Huang, T.-C. & Ho, C.-T.** (1999) Characterization of volatile compounds from the reaction of 3-hydroxy-2-butanone and ammonium sulfide model system. *J. Agric. Food Chem.* 47: 245-248.
- Yamaguchi, M., Yamazaki, K., Beauchamp, G.K., Bard, J., Thomas, L. & Boyse, E.A.** (1981) Distinctive urinary odors governed by the major histocompatibility locus of the mouse. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 5817-5820.
- Yamazaki, K., Yamaguchi, M., Boyse, E.A. & Thomas, L.** (1980) The major histocompatibility complex as a source of odors imparting individuality among mice. In: *Chemical Signals: Vertebrates and Aquatic Invertebrates*. D. Müller-Schwarze & R.M. Silverstein (Eds.), New York: Plenum, pp. 267-273.
- Yee, K.K. & Wysocki, C.J.** (2001) Odorant exposure increases olfactory sensitivity: olfactory epithelium is implicated. *Physiol. Behav.* 72: 705-711.
- Young, J.M., Friedman, C., Williams, E.M., Ross, J.A., Tonnes-Priddy, L. & Trask, B.J.** (2002) Different evolutionary processes shaped the mouse and human olfactory receptor gene families. *Hum. Mol. Genet.* 11, 535-546.
- Young, J.M. & Trask, B.J.** (2002) The sense of smell: genomics of vertebrate odorant receptors. *Hum. Mol. Genet.* 11: 1153-1160.
- Zhang, X. & Firestein, S.** (2002) The olfactory receptor gene superfamily of the mouse. *Nat. Neurosci.* 5: 124-133.
- Ziegler, T.E., Epple, G., Snowdon, C.T., Porter, T.A., Belcher, A.M. & Küderling, I.** (1993) Detection of the chemical signals of ovulation in the cotton-top tamarin *Saguinus oedipus*. *Anim. Behav.* 45: 313-322.
- Zilles, K. & Rehkämper, G.** (1994) *Funktionelle Neuroanatomie*. Berlin: Springer-Verlag.
- Zozulya, S., Echeverri, F. & Nguyen, T.** (2001) The human olfactory receptor repertoire. *Genome Biol.* 2: 1-12.
- Zufall, F., Firestein, S. & Sheperd, G.M.** (1994) Cyclic nucleotide-gated ion channels and sensory transduction in olfactory receptor neurons. *Annu. Rev. Biophys. Biomolec. Struct.* 23: 577-607.
- Zwaardemaker, H.** (1925) *L'Odorat*. Paris: Doin.
- Zwaardemaker, H.** (1927) The sense of smell. *Acta Oto-Laryngol.* 11: 3-15.

Danksagung

Mein besonderer Dank richtet sich an Herrn Prof. Dr. Matthias Laska für die hervorragende Betreuung und Unterstützung meiner Doktorarbeit. Bei Angela Meckl möchte ich mich für die ausgezeichnete Betreuung und Pflege der Affen bedanken. Meiner Familie danke ich vor allem für die Unterstützung während meiner gesamten Ausbildung.

Curriculum vitae

Persönliche Daten

Name: Alexandra Wieser, geborene Seibt
Geburtstag: 02.01.1972
Geburtsort: München
Familienstand: verheiratet seit dem 20.02.2002

Schulbildung

09.1978 – 07.1981 Grundsule an der Gotzmannstrasse, München
09.1981 – 07.1982 Grundsule an der Fürstenriederstrasse, München
09.1982 – 07.1991 mathematisch-naturwissenschaftliches
Max-Planck-Gymnasium, München
Abschluss: Abitur

Studium

13.10.1992 Immatrikulation für das Fach Diplom Biologie an der
Ludwig-Maximilians-Universität München
15.05.1995 Vordiplom
01.06.1999 Erlangung des akademischen Grades einer Diplom Biologin,
Ludwig-Maximilians-Universität München
Notendurchschnitt 1,3
01.07.1999 Beginn der Promotion am Institut für medizinische
Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München

Ausgeübte Tätigkeiten

- 01.09.1991 – 31.08.1992 Praktikantin im Katholischen Kindergarten und Hort St. Ulrich in München (Betreuung von Kindern im Alter zwischen vier und zwölf Jahren)
- 04.1994 – 11.1997 Tätigkeit als studentische Hilfskraft am Institut für Genetik und Mikrobiologie der Ludwig-Maximilians-Universität München (Lehrstuhl für Genetik) für insgesamt 16 Monate (Isolierung von Pathogenitätsmutanten bei *Ustilago maydis*)
- 11.1996 – 02.1997 und 11.1997 – 02.1998 Tätigkeit als studentische Hilfskraft am Zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München (Betreuung von Studenten des 1. Semesters im Praktikum und in den Tutorienstunden im Rahmen der Zoologischen Übungen für Anfänger)
- 22.05.2000 – 21.05.2004 wissenschaftliche Angestellte am Institut für medizinische Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität München
- 28.06.2004 – 31.07.2005 über Bauer und Wollny Personalmanagement GmbH als kaufmännisch Angestellte bei Fujisawa Deutschland GmbH tätig
- seit 01.08.2005 Manager Maschinelle Verpackung bei Astellas Pharma GmbH (vormals Fujisawa Deutschland GmbH)

Bisherige wissenschaftliche Publikationen

- Laska, M., Seibt, A. & Weber, A.** (2000) „Microsmatic“ primates revisited – Olfactory sensitivity in the squirrel monkey. *Chem. Senses* 25: 47-53.*
- Laska, M., Seibt, A. & Weber, A.** (2000) Olfactory detection thresholds in the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatol.* 71: 234.*
- Laska, M. & Seibt, A.** (2001) „Microsmatic“ primates revisited: Olfactory sensitivity in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Chem. Senses* 26: 1052.*
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002) Olfactory sensitivity for aliphatic alcohols in squirrel monkeys and pigtail macaques. *J. Exp. Biol.* 205: 1633-1643.*
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002) Olfactory sensitivity for aliphatic esters in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Behav. Brain Res.* 134: 165-174.*
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002) „Microsmatic“ primates revisited: Olfactory sensitivity in squirrel monkeys and pigtail macaques. Vortrag auf der 95. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 20.-24.05.2002 in Halle.*
- Laska, M. & Seibt, A.** (2002) „Microsmatic“ primates revisited: Olfactory performance in squirrel monkeys and pigtail macaques. Vortrag auf dem 19th Congress of the International Primatological Society (IPS-19), 04.-09.08.2002 in Beijing, China.*
- Laska, M., Wieser, A. & Hernandez Salazar, L.T.** (2003) Olfactory sensitivity for androstenone in three species of nonhuman primates. *Chem. Senses* 28: A115-A116.*
- Laska, M., Wieser, A., Simon, Y., Rieck, C. & Miethe, V.** (2003) Challenging the dogma of „microsmatic“ primates – olfactory performance in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Folia Primatol.* 74: 203.*
- Laska, M., Wieser, A. & Hernandez Salazar, L.T.** (2003) Olfactory sensitivity for androstenone in three species of nonhuman primates. Posterpräsentation auf dem 25. Annual Meeting der Association for Chemoreception Sciences (AchemS XXV), 09.-13.04.2003 in Sarasota, Florida.*
- Laska, M., Wieser, A. & Hernandez Salazar, L.T.** (2003) Olfactory sensitivity for androstenone in three species of nonhuman primates. Posterpräsentation auf der 96. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 09.-13.06.2003 in Berlin.*

- Laska, M., Wieser, A., Rivas Bautista, R.M. & Hernandez Salazar, L.T.** (2004) Olfactory sensitivity for carboxylic acids in spider monkeys and pigtail macaques. *Chem. Senses* 29: 101-109.*
- Laska, M. & Wieser, A.** (2004) Challenging the dogma of „microsmatic“ primates – olfactory performance in squirrel monkeys and pigtail macaques. XX. Congress of the International Primatological Society, 22.-28.08.2004 in Torino, Italy.*
- Laska, M., Fendt, M., Wieser, A., Endres, T., Hernandez Salazar, L.T. & Apfelbach, R.** (2005) Detecting danger – or just another odorant? Olfactory sensitivity for the fox odor component 2,4,5- trimethylthiazoline in four species of mammals. *Physiol. Behav.* 84: 211-215.*
- Laska, M., Genzel, D. & Wieser, A.** (2005) The number of functional olfactory receptor genes and the relative size of olfactory brain structures are poor predictors of olfactory discrimination performance with enantiomers. *Chem. Senses* 30: 171-175.
- Seibt, A.** (1998) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Sensitivität des Geruchssinnes von Totenkopffaffen, *Saimiri sciureus*, für 1,8-Cineol, n-Pentanol und n-Heptanal. Diplomarbeit an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München.*
- Seibt, A. & Laska, M.** (2001) „Microsmatic“ primates revisited: Olfactory sensitivity in squirrel monkeys and pigtail macaques. Vortrag auf dem 7. Kongress der Gesellschaft für Primatologie, 30.09.-04.10.2001 in Zürich, Schweiz. *Folia Primatol.* 72: 183.*
- Wieser, A., Laska, M. & Hernandez Salazar, L.T.** (2003) Olfactory Sensitivity for Androstenone in Three Species of Non-Human Primates. *Folia Primatol.* 74: 229.*

Die mit einem * gekennzeichneten Veröffentlichungen beinhalten Teilergebnisse der vorgelegten Dissertation.

Ehrenwörtliche Versicherung

Ich versichere hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Benutzung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe. – Wörtlich übernommene Sätze oder Satzteile sind als Zitat belegt, andere Anlehnung hinsichtlich Aussage und Umfang unter Quellenangabe kenntlich gemacht. – Die Arbeit hat in gleicher oder ähnlicher Form noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegen.

München, September 2005

Alexandra Wieser