

Vergleichende Untersuchungen zum geruchlichen Diskriminationsvermögen  
von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und Menschen  
für strukturell verwandte Duftstoffe

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

vorgelegt am 06.05.2004

von

Peter Martin Teubner

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Matthias Laska
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Gerd Schuller

Tag der mündlichen Prüfung: 28. September 2004

für meine Frau Morag

---

## Inhaltsverzeichnis

I.	Einleitung	4
II.	Material und Methoden	6
<b>A.</b>	<b>Untersuchungen an Totenkopffaffen</b>	<b>6</b>
1.	Die Versuchstiere	6
2.	Die Methode	7
3.	Andressur der Tiere auf die Versuchsmethode	7
4.	Der Versuchsaufbau	9
5.	Der Versuchsablauf	11
6.	Die Wahl der Duftstoffe	11
6.1.	Homologe Reihen von Duftstoffen	12
6.1.1.	Aldehyde	12
	<i>Die Wahl der Verdünnungen</i>	14
	<i>Die Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben</i>	15
6.1.2.	Die Ketone	16
	<i>Die Wahl der Verdünnungen</i>	18
	<i>Die Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben</i>	18
6.2.	Die Enantiomere	19
6.2.1.	Die Wahl der Verdünnungen	21
6.2.2.	Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben	21
7.	Die Auswertung der Daten	22
<b>B.</b>	<b>Untersuchungen am Menschen</b>	<b>24</b>
1.	Die Versuchspersonen	24
2.	Die Methode	24
3.	Der Versuchsaufbau	24
4.	Der Versuchsablauf	25
5.	Die Wahl der Verdünnungen	26
5.1.	Die Verdünnungen der Aldehyde	26
5.2.	Die Verdünnungen der Ketone	27
5.3.	Die Verdünnungen der Enantiomere	27
6.	Die Auswertung der Daten	28
III.	Ergebnisse	29
<b>A.</b>	<b>Untersuchungen an Totenkopffaffen</b>	<b>29</b>
1.	Die olfaktorischen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen bei der Andressur	29
1.1.	Erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe	29
1.2.	Übergang vom Dolden- auf den Randombaum und erster (S-)–Stimulustransfer	30
1.3.	Erster Transfer des positiven Duftstimulus (S+)	32
1.4.	Nochmaliger Versuch eines Transfers des positiven Duftstimulus	33
1.5.	Gleichzeitige (S+)– und (S-)–Transfers	35
2.	Die olfaktorischen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen in den Hauptversuchen	37
2.1.	Aldehyd-Diskrimination	37
2.1.1.	Andressur auf den neuen positiven Duftstimulus Heptanal (S+)	37
2.1.2.	Die olfaktorische Diskriminierungsleistung	38
	<i>Das prinzipielle Diskriminierungsvermögen für die verschiedenen Duftpaare</i>	38
	<i>Vergleich der gestellten Diskriminationsaufgaben untereinander</i>	39
	<i>Interindividuelle Unterschiede in der Diskriminationsleistung</i>	43
	<i>Vergleich der erzielten Diskriminationsergebnisse mit der Standardaufgabe</i>	45
	<i>Vergleich der Standardaufgabe mit den besten Ergebnissen</i>	46

	<i>Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome</i>	46
	<i>Überprüfung der Ergebnisse auf einen möglichen Lernerfolg</i>	48
	<i>Das 80 % Richtigwahlen-Niveau</i>	50
2.2.	Keton-Diskrimination	52
2.2.1.	Andressur auf den neuen positiven Duftstimulus 2-Heptanon (S+)	52
2.2.2.	Die olfaktorische Diskriminationsleistung	53
	<i>Das prinzipielle Diskriminationsvermögen für die verschiedenen Duftpaare</i>	53
	<i>Vergleich der gestellten Diskriminationsaufgaben untereinander</i>	53
	<i>Interindividuelle Unterschiede in der Diskriminationsleistung</i>	57
	<i>Vergleich der erzielten Diskriminationsergebnisse mit der Standardaufgabe</i>	59
	<i>Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome</i>	60
	<i>Überprüfung der Ergebnisse auf einen möglichen Lernerfolg</i>	62
	<i>Das 80 % Richtigwahlen-Niveau</i>	63
2.3.	Enantiomer-Diskrimination	65
2.3.1.	Geruchliche Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen	65
2.3.2.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Limonen versus (-)-Limonen	67
2.3.3.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Carvon versus (-)-Carvon	69
2.3.4.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon	71
2.3.5.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Menthol versus (-)-Menthol	73
2.3.6.	Geruchliche Diskrimination von (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol	75
2.3.7.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid	77
2.3.8.	Geruchliche Diskrimination von (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol	79
2.3.9.	Geruchliche Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol	81
2.3.10.	Geruchliche Diskrimination von (+)-Campher versus (-)-Campher	83
2.3.11.	Vergleich der einzelnen Enantiomer-Diskriminationsaufgaben untereinander	85
<b>B.</b>	<b>Untersuchungen am Menschen</b>	<b>86</b>
1.	Die olfaktorische Diskriminationsleistung: „allgemeine Betrachtungsweise“	86
2.	Aldehyd-Diskrimination	86
2.1.	Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome	88
2.2.	Die Wahl des Unterscheidungskriteriums	90
3.	Keton-Diskrimination	91
3.1.	Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome	94
3.2.	Die Wahl des Unterscheidungskriteriums	96
4.	Enantiomer-Diskrimination	97
4.1.	Diskriminationsleistung des Humankollektives	97
4.2.	Vergleich der Diskriminationsleistungen des Humankollektivs und der Totenkopffaffen	99
4.3.	Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt	100
4.4.	Auswahlkriterium „Intensität“	101
5.	Die geruchliche Diskriminationsleistung des Humankollektivs: „spezielle Betrachtungsweise“	102
5.1.	Aldehyd-Diskrimination: „alle gegen alle“	102
5.1.1.	Untersuchung der 21 Aldehyd-Paare auf ihre Diskriminierbarkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome	104
5.1.2.	Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt	107
5.1.3.	Die Wahl des Unterscheidungskriteriums	108
5.2.	Keton-Diskrimination: „alle gegen alle“	109
5.2.1.	Untersuchung der 21 Keton-Paare auf ihre Diskriminierbarkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome	111
5.2.2.	Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt	114
5.2.3.	Die Wahl des Unterscheidungskriteriums	115

---

IV. Diskussion	117
<b>A. Diskussion der Methode</b>	<b>117</b>
1. Methoden zur Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Menschen	117
2. Methoden zur Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Tieren	119
<b>B. Diskussion der Ergebnisse</b>	<b>123</b>
1. Aldehyd- und Ketondiskrimination	123
1.1. Vorkommen von Aldehyden und Ketonen in pflanzlichen Düften und Aromen	123
1.2. Vergleich mit anderen Studien	126
1.3. Unterstützende Ergebnisse aus der molekularen Zellbiologie	129
2. Diskussion der Ergebnisse zur Enantiomer-Diskrimination	133
<b>C. Frühe Geruchsforschung</b>	<b>141</b>
1. Historie	141
2. Einteilung der Duftqualität in Klassen	142
<b>D. Das olfaktorische System nach heutigem Wissensstand</b>	<b>144</b>
1. Riechsinneszellen	146
1.1. Die Genfamilie der Geruchsrezeptoren	147
1.2. Verarbeitung von Geruchsreizen	148
1.3. Interaktion zwischen Duftstimulus und Rezeptor	148
2. Bulbus olfactorius und olfaktorische Glomeruli	152
2.1. Topographische Organisation der Glomeruli	153
2.2. Odotopisches Erregungsmuster der Glomeruli	153
3. Zusammenfassender Überblick über die Riechbahn	154
<b>E. Besonderheiten des Geruchsinnes</b>	<b>155</b>
1. Adaptation	155
2. Anosmien	155
3. Hyposmie, Hyperosmie, Dysosmie und Agnosie	156
4. Reaktionen des <i>Nervus Trigemini</i> auf bestimmte Duftstimuli	156
V. Zusammenfassung	158
VI. Literatur	160

## I. EINLEITUNG

Eine der zentralen Fragen der experimentellen Geruchsforschung besteht in der Suche nach einem regelhaften Zusammenhang zwischen den physikochemischen Eigenschaften eines Moleküls und seiner Duftqualität. Während man im visuellen System jeder Wellenlänge elektromagnetischer Strahlung eine Farbe zuordnen kann und im auditorischen System jeder Frequenz von Longitudinalwellen eine Tonhöhe entspricht, ist es im olfaktorischen System bis heute nicht gelungen, eine allgemeingültige Korrelation zwischen den Eigenschaften einer chemischen Substanz und ihrem Geruch zu finden (Ohloff et al., 1991; Ohloff, 1994).

So ist es bis heute nur in sehr begrenztem Maße möglich, anhand der Struktur eines Duftmoleküls eine Vorhersage über die von ihm hervorgerufene geruchliche Empfindung zu machen. Immerhin konnten psychophysische Studien sowohl an menschlichen Probanden als auch an verschiedenen Säugetieren zeigen, daß es innerhalb einiger Klassen von chemisch-strukturell verwandten Substanzen regelhafte Zusammenhänge zwischen der Kohlenstoffkettenlänge und der Wahrnehmbarkeit, also der sensorischen Empfindlichkeit für diese Substanzen gibt (Moulton, 1960; Punter, 1983; Christoph und Drawert, 1985; Laska, 1990; Cometto-Muniz und Cain, 1991, 1994). Für die chemischen Klassen der Ester, Fettsäuren und Alkohole, konnte in den letzten Jahren darüber hinaus gezeigt werden, daß strukturell eng verwandte Substanzen - die sich z.B. nur um ein C-Atom unterscheiden - in ihrer Duftqualität einander ähnlicher sind als strukturell weniger nahe verwandte (Laska und Freyer, 1997; Laska und Teubner, 1998; Laska, Trolp und Teubner, 1999). Es stellt sich die Frage, ob dies ein generell gültiges Phänomen darstellt - was bedeutende Implikationen für die bis heute nur bruchstückhaft verstandene Wechselwirkung zwischen Duftstimulus und Geruchsrezeptor hätte - oder ob die bislang beobachteten Zusammenhänge lediglich auf diese Substanzgruppen beschränkt sind.

Eine erfolgversprechende methodische Möglichkeit, um die Existenz von Korrelationen zwischen Molekülstruktur und Duftqualität zu prüfen, besteht in der Untersuchung des geruchlichen Unterscheidungsvermögens für strukturell verwandte Duftstoffe. Diese Methode hat gegenüber anderen psychophysischen Verfahren, wie z.B. der Verwendung von verbalen oder numerischen Ähnlichkeitsmaßen (Schiffman, 1981; Dravnieks, 1985; Lawless, 1986), den großen Vorteil, daß sie objektiv und weitgehend unabhängig von individuellen Erfahrungen und Vorlieben ist. Darüber hinaus ist sie als einzige Methode auch bei nicht-menschlichen Spezies anwendbar und die jüngsten molekularbiologischen Befunde zum olfaktorischen Primärprozeß lassen einen vergleichenden Ansatz zur Untersuchung dieser Frage als besonders sinnvoll erscheinen.

So wurde festgestellt, daß Säugetiere ca. 1000 verschiedene molekulare Rezeptoren für die Wahrnehmung von Duftstoffen besitzen (Buck und Axel, 1991). Diese lassen sich gemäß dem Ausmaß ihrer Nukleotidsequenz-Ähnlichkeit in Unterfamilien einteilen. Man nimmt an, daß die Mitglieder einer solchen Unterfamilie von Rezeptoren, die sich ja in ihrer jeweiligen Aminosäure-Sequenz ähneln, auch strukturell ähnliche Liganden, also Duftstoffe erkennen (Ngai et al., 1993). Vergleichende Untersuchungen zur Rezeptorausstattung verschiedener Wirbeltiere (Strotmann et al., 1995; Issel-Tarver und Rine, 1997) wiederum legen nun die Vermutung nahe, daß phylogenetisch nahe verwandte Spezies möglicherweise einen größeren gemeinsamen Pool

an übereinstimmenden molekularen Geruchsrezeptoren besitzen als stammesgeschichtlich fernerstehende Arten. Diese molekularevolutionäre Hypothese ließe sich durch die vergleichende Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens für strukturell nahe verwandte Duftstoffe prüfen.

Es wäre dabei zu erwarten, daß stammesgeschichtlich nahe verwandte Spezies deutliche Übereinstimmungen in ihrem geruchlichen Diskriminationsvermögen für strukturell verwandte Düfte zeigen sollten. Das heißt, daß Duftpaare, die für die eine Spezies schwierig zu unterscheiden sind, auch für die andere, nahe verwandte Art schwierig zu differenzieren sein sollten, und umgekehrt sollten die für eine Tierart leicht zu diskriminierenden Duftpaare auch der anderen, nahe verwandten Spezies keine Schwierigkeiten bei der Unterscheidung bereiten.

Mit der erfolgreichen Entwicklung eines Verhaltenstests, der die Prüfung des geruchlichen Unterscheidungsvermögens von Totenkopffaffen erlaubt (Laska und Hudson, 1993a), ist erstmals die methodische Voraussetzung für eine vergleichende Prüfung der oben erwähnten Hypothese am Menschen und einer nicht-menschlichen Primatenart, also zwei phylogenetisch nahe verwandten Spezies gegeben.

Die vorliegende Dissertation hat daher folgendes Ziel:

Das geruchliche Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen und Menschen soll für jeweils eine homologe Reihe von Aldehyden, beziehungsweise Ketonen, sowie für ausgewählte chiral gebaute Duftstoffe vergleichend untersucht werden a) um zu prüfen, ob es auch für bislang noch nicht untersuchte Substanzklassen regelhafte - und damit eventuell verallgemeinerbare – Zusammenhänge zwischen der geruchlichen Diskriminierbarkeit und der strukturellen Ähnlichkeit von Duftreizen gibt, und b) um auf verhaltensphysiologischer Ebene die molekularevolutionäre Hypothese von Strotmann (et al., 1995) zu prüfen, wonach stammesgeschichtlich eng verwandte Arten wie Affe und Mensch aufgrund eines wahrscheinlich großen gemeinsamen Pools an Geruchsrezeptoren deutliche Übereinstimmungen in ihrem olfaktorischen Diskriminationsvermögen aufweisen sollten.



## II. MATERIAL UND METHODEN

### A. UNTERSUCHUNGEN AN TOTENKOPFAFFEN

#### 1. Die Versuchstiere

Das Institut für Medizinische Psychologie in München verfügt über zwei, räumlich voneinander getrennt gehaltene Gruppen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*). Bei der sogenannten „großen Gruppe“ handelt es sich um einen Sozialverband von 13 Tieren, die „kleine Gruppe“ besteht dagegen nur aus sechs männlichen Tieren. Von diesen sechs Tieren der kleinen Gruppe wurden zu Beginn der Dissertation drei ausgewählt (Fuzzy, 7 Jahre alt; Sting, 5 Jahre alt; Merlin, 4 Jahre alt) und auf die weiter unten beschriebene Versuchsmethode adressiert.

Die Totenkopffaffen der kleinen Gruppe waren in zwei Gehegen von jeweils 3,7 m<sup>3</sup> Größe, die durch Schieber in jeweils fünf gleichgroße Einheiten unterteilt werden konnten, untergebracht. Beide Gehege konnten mittels zweier Tunnel miteinander verbunden werden.

Während der Versuchsphase galten folgende Haltungsbedingungen: die Tiere wurden in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von jeweils 12 Stunden gehalten. Die Raumtemperatur betrug 24°C, die relative Luftfeuchte 80 %. Futter (Marmoset-Pellets (Ssniff®), frische Früchte, Gemüse) und Wasser standen zur freien Verfügung. In bestimmten Abständen bekamen die Tiere zusätzlich Mehlwürmer, um eine ausreichende Versorgung mit tierischem Eiweiß sicherzustellen.



Abbildung 1: Totenkopffaffe Nofi

## 2. Die Methode

Ziel der vorliegenden Dissertation war die Untersuchung der geruchlichen Diskriminationsfähigkeit von Totenkopffaffen und Menschen für strukturell verwandte Substanzen. Die diesbezügliche Grundlage für die Tierversuche bildete eine von Laska und Hudson 1993 (a) entwickelte und schon mehrfach erfolgreich angewandte Methode.

Diese Methode basiert auf dem natürlichen Nahrungssuche- und Manipulationsverhalten der Totenkopffaffen. Im Versuch werden den Tieren jeweils zwei verschiedene Duftreize geboten, wobei der eine als positiver (belohnter, S+), der andere als negativer (nicht belohnter, S-) Stimulus dient. Den Versuchstieren werden diese Stimuli auf „künstlichen Nüssen“, die auf einem künstlichen Kletterbaum angebracht werden, dargeboten. Pro Versuchsdurchgang erhalten die Tiere eine Minute Zeit, die künstlichen Nüsse geruchlich zu inspizieren und sich anhand des Duftes, den ein Cup verströmt, zu entscheiden, ob dieser eine Futterbelohnung enthält oder ob er zu verschmähen ist.

## 3. Andressur der Tiere auf die Versuchsmethode

Seit 1993 wurden bisher sechs Totenkopffaffen auf die den Versuchen zugrundeliegende Methode adressiert. Im Laufe der letzten Jahre verstarben aber drei dieser Tiere. Zwei der verbliebenen drei Totenkopffaffen hatten ein für diese Affenart hohes Alter erreicht und so war zu Beginn der Testphase nicht abzusehen, wie lange diese Tiere noch für die Versuche zu Verfügung stehen würden. Daher bestand die erste Aufgabe darin, drei jüngere Affen aus der kleinen Gruppe auf die bewährte Methode anzudressieren.

Den ersten Schritt bildet dabei die Auswahl der für die Versuche tauglichen Tiere. Hierfür bekam jeder der sechs Totenkopffaffen der kleinen Gruppe mehrere künstliche Nüsse, bestehend aus Plastikcontainern (schwarze, undurchsichtige 1,5 ml Eppendorf®-Cups), die mit einer Belohnung (kleine Erdnußstücke) bestückt waren. Alle sechs Totenkopffaffen zeigten dabei ein großes Interesse an den ihnen dargebotenen künstlichen Nüssen und begannen spontan diese mittels Händen, Füßen und Zähnen zu explorieren. Bei entsprechender Geschicklichkeit gelang es einigen Tieren alsbald, die ersten Cups zu öffnen. Nach zahlreichen Wiederholungen dieses Vorganges wurde anhand der Geschicklichkeit und Geschwindigkeit, mit der das jeweilige Tier zum „Knacken“ der künstlichen Nüsse in der Lage war, eine Auswahl getroffen: von den sechs Totenkopffaffen, erwiesen sich Fuzzy, Sting und Merlin als am geschicktesten im Öffnen der Nüsse. Die anderen drei Affen konnten diese Aufgabe nur sehr langsam, beziehungsweise überhaupt nicht bewältigen und wurden somit von den Versuchen ausgeschlossen.

Im nächsten Schritt werden die Cups (= künstliche Nüsse) mit Zellstoffstreifen (Sugi-Saugstreifen, 35 x 7 mm, Kettenbach) bestückt.

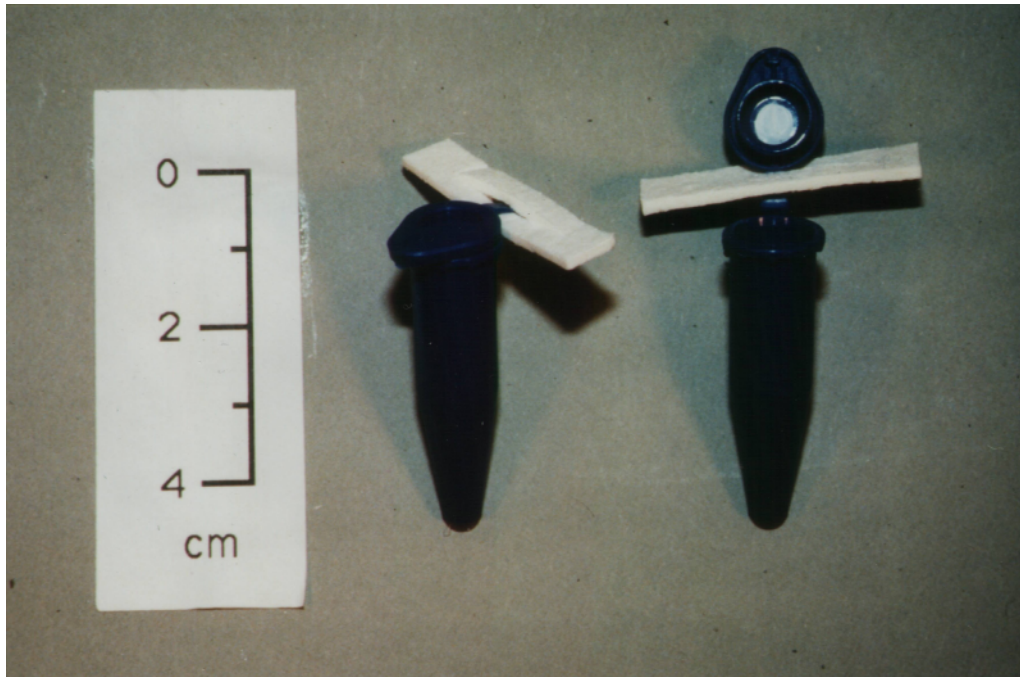


Abbildung 2: Die in den Versuchen verwendeten „künstlichen Nüsse“ bestehen aus Eppendorf®-Cups, die mit Zellstoffstreifen (Sugi-Saugstreifen) bestückt sind.

Auf diese Streifen werden die Düfte aufgetragen, von denen jeweils einer eine belohnungsanzeigende (positive, „S+“), ein anderer eine nicht belohnende (negative, „S-“) olfaktorische Assoziation bei den Versuchstieren hervorrufen soll.

Pro Versuchsdurchgang (= Trial) werden 18 (je neun „S+“ und neun „S-“) Cups auf einen künstlichen Kletterbaum gesteckt. Um den Tieren das Erlernen ihrer Aufgabe leichter zu machen, fand anfangs der sogenannte „Doldenbaum“ als künstlicher Kletterbaum Verwendung. Dieser besteht aus drei Querstangen („Äste“). Jede dieser Stangen besitzt sechs Bohrungen, in die die künstlichen Nüsse eingesteckt werden. Jeweils drei dieser Bohrungen liegen eng benachbart in Form von Dolden. Jeder Ast besitzt eine derartige Dreierdolge jeweils an seinem linken und an seinem rechten Ende. Die zwei Dreierdolden pro Ast sind also räumlich deutlich voneinander getrennt. Die drei künstlichen Nüsse jeder Dolde werden mit dem gleichen Duft, also entweder mit dem (S+), beziehungsweise mit dem (S-) Stimulus imprägniert. Insgesamt finden sich auf diesem Kletterbaum sechs Dolden, von denen in pseudorandomisierter Weise jeweils drei mit dem belohnten Duft und drei mit dem unbelohnten Duft versehen werden. Diese räumliche Anordnung erleichtert es am Anfang der Dressurphase, die Aufmerksamkeit der Tiere auf den Hinweisreiz Duft zu lenken. Gleichzeitig erleichterte sie die Unterscheidung der beiden Duftstimuli (S+) und (S-).

Da die Versuchstiere anfangs natürlich dazu tendieren, wahllos alle ihnen gebotenen künstlichen Nüsse ohne die Beachtung des Hinweisreizes Duft zu öffnen, erhalten sie jeweils nur eine Minute Zeit, um so viele Nüsse wie möglich zu inspizieren. Die Kombination aus Zeitdruck, dem manipulativen Kraft- und Geschicklichkeitsaufwand, sowie der Motivation, futterbelohnte Cups zu finden, sorgt dafür, daß die Affen schließlich erlernen, den jeweiligen olfaktorischen Hinweisreiz zu beachten. Auf diese Weise haben die drei neuen Versuchstiere innerhalb weniger

Wochen damit begonnen, die künstlichen Nüsse erst geruchlich zu prüfen, bevor sie sich für das Öffnen oder Verschmähen eines Cups entscheiden.

Als die Tiere mit ihrer Aufgabe vollends vertraut waren, erfolgte als letzter Schritt der Andressur die Umstellung vom Doldenbaum auf den sogenannten Randombaum. Dieser künstliche Kletterbaum besteht ebenfalls aus drei Ästen mit insgesamt 18 Bohrungen. Die sechs Bohrungen jedes Astes sind aber nun nicht mehr in Dolden angeordnet, sondern in gleichmäßigen Abständen auf den Ästen verteilt (siehe Abbildung 4, Seite 10). In pseudorandomisierter Weise werden nun die 18 künstlichen Nüsse (jeweils neun mit dem S+ und neun mit dem S-) Duftstimulus imprägnierte Cups) auf den Randombaum aufgesteckt. Ein wichtiger Unterschied zum vorher verwendeten Doldenbaum lag also darin, daß räumlich benachbarte Cups nun auch unterschiedlich beduftet sein konnten.

Die Versuchstiere erhielten auch bei dieser Anordnung nur eine Minute zur geruchlichen Inspektion der Cups.

In mehreren Vorversuchen bekamen die Totenkopffaffen die Gelegenheit, sich an den Randombaum zu gewöhnen und sobald sie das Prinzip erlernt hatten, ermöglichte das Paradigma die Untersuchung des olfaktorischen Diskriminationsvermögens und der Sensitivität für beliebige Duftreize.

#### 4. Der Versuchsaufbau

Im Raum der sechs männlichen Totenkopffaffen befanden sich, wie beschrieben, zwei Gehege, die jeweils mit Kunststoffschiebern in bis zu fünf Einheiten unterteilt werden konnten. Zwischen beiden Gehegen verliefen zwei Verbindungstunnels, die vor jedem Versuch entfernt wurden. Dadurch wurde erreicht, daß die drei Versuchstiere sich vom Rest ihrer Gruppe räumlich, aber weder akustisch noch visuell getrennt, in dem Gehege mit dem Versuchsaufbau befanden, während sich die anderen Tiere im gegenüberliegenden Gehege aufhielten.

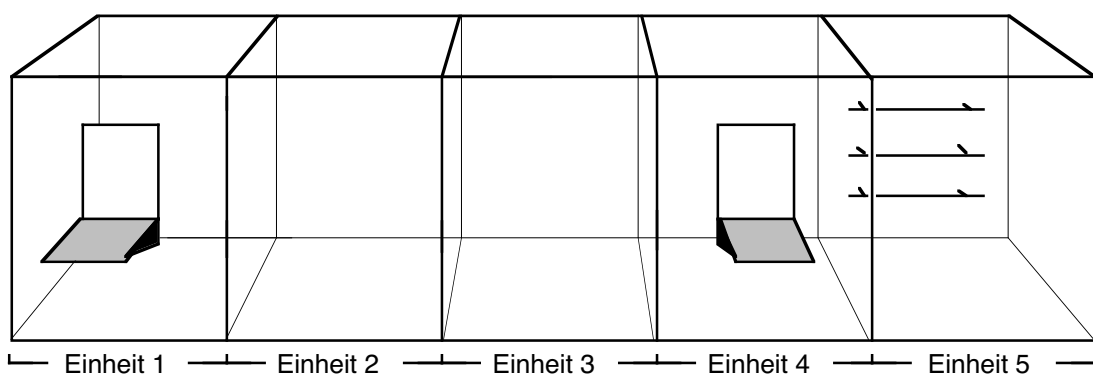


Abbildung 3: Grundriß des Testgeheges der Totenkopffaffengruppe

Das aus fünf Einheiten bestehende Testgehege wurde zu Versuchsbeginn mittels Schiebern in drei Kompartimente unterteilt. Im ersten Kompartiment (bestehend aus den Einheiten 1 bis 3) befanden sich die wartenden Versuchstiere. In das zweite Kompartiment (Einheit 4) wurde das Tier eingelassen, das als nächstes getestet werden sollte. Durch das Öffnen des Schiebers gelangte dieses Tier zu Versuchsbeginn in das dritte Kompartiment (Einheit 5), in dem sich der Versuchsaufbau befand. Nach Versuchsende gelangte das Tier aus dem Kompartiment 3 über

das Kompartiment 2 zu den anderen Versuchstieren im Kompartiment 1 zurück. Die ebenfalls in die Abbildung eingezeichneten Schiebetüren in Einheit 1 und 4 dienten nach Beendigung der Versuchsreihe zum Einhängen zweier Tunell. Diese führten in einen zweiten Gehege, in dem sich die restlichen, nicht an den Versuchen teilnehmenden Totenkopffaffen aufhielten.

Der Versuchsaufbau im Kompartiment 3 bestand aus dem künstlichen Kletterbaum („Dolden-“, beziehungsweise „Randombaum“), der mittels Verschraubungen an die rückwärtige Gehegewand im Abstand von 8,5 cm angebracht war. Der Kletterbaum setzte sich aus drei horizontalen PVC-Rohren zusammen (Länge jeweils 75 cm;  $\varnothing$  2 cm). Die drei Rohre hatten einen Abstand von 30 cm zueinander. Jedes Rohr besaß sechs konische Bohrlöcher ( $\varnothing$  1 cm) mit einem konstanten Abstand von 13 cm zueinander. Folglich betrug die Gesamtzahl der zur Fixierung der künstlichen Nüsse benötigten Bohrungen wiederum 18.

Die Front des Kompartimentes 3 bestand aus einer durchsichtigen Plexiglastür. Im Abstand von 1,5 m war ein Gestell angebracht, auf das eine Videokamera montiert wurde. Der Versuchsleiter saß seitlich versetzt zur Kamera und hatte während der Versuche freien Einblick in das Testgehege.

Das folgende Bild zeigt ein Versuchstier in Kompartiment 3 (Einheit 5) beim Abernten des Randombaumes.



Abbildung 4: Versuchstier beim „Abernten“ des Kletterbaums

## 5. Der Versuchsablauf

Zu Beginn jedes Versuchstages wurden die an den künstlichen Nüssen angebrachten Zellstoffstreifen mit jeweils 10  $\mu$ l der jeweiligen Duftstofflösung imprägniert. Danach wurden diese Nüsse auf den künstlichen Kletterbaum nach einem pseudorandomisierten Schema aufgesteckt.

Zu diesem Zeitpunkt befanden sich alle drei Versuchstiere im Kompartiment 1. Dann wurde durch Zuruf das betreffende Tier in das Kompartiment 2 gelockt. Mittels eines Schiebers wurden die Kompartimente 1 und 2 wieder voneinander abgetrennt. Als nächstes wurde die Videokamera gestartet, der Zugang zu Kompartiment 3 geöffnet und das Tier mit dem Kommando „und hopp“ in das Testgehege geschickt. Der Zugang wurde wieder verschlossen. Nun hatte das Tier eine Minute Zeit, um die künstlichen Nüsse zu inspizieren. Nach Ablauf dieser Minute wurde dem Affen das Schlußkommando in Form eines langgezogenen Pfiffs gegeben und der Zugang zum Kompartiment 2 wieder geöffnet. Sobald das Tier das Testgehege wieder verlassen hatte, wurde der Zugang geschlossen und die Videoaufzeichnung gestoppt. Danach erhielt das Versuchstier als Belohnung eine Rosine und wurde in das Kompartiment 1 entlassen.

Begrifflich wurde ein einminütiger Versuchsdurchgang als „Trial“ bezeichnet. Fünf Trials ergaben jeweils eine „Session“. In der Regel führte jedes Tier an einem Versuchstag zwei Sessions, das heißt 10 Trials aus. Jeder Trial wurde während des Versuchs vom Versuchsleiter auf vorbereiteten Formblättern, auf denen die jeweilige pseudorandomisierte Anordnung der Cups verzeichnet war, mitprotokolliert.

## 6. Die Wahl der Duftstoffe

Mittels der oben beschriebenen Methode wurden in den letzten Jahren schon Vertreter mehrerer Duftstoffklassen auf ihre olfaktorische Diskriminierbarkeit hin untersucht.

Für die vorliegende Dissertation wurden sowohl die homologe Reihe der Aldehyde und die der Ketone, als auch 10 verschiedene Enantiomerpaare ausgewählt, um sie auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin zu untersuchen. Dabei waren diese drei Substanzklassen von besonderem Interesse, weil sie von biologischer Relevanz sind und bisher noch nicht auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit bei Primaten getestet wurden. Weiterhin sollte bezüglich der zwei homologen Reihen untersucht werden, ob ein Zusammenhang zwischen dem strukturellen Aufbau eines Duftstoffes und seiner Duftqualität besteht.

## 6.1. Homologe Reihen von Duftstoffen

### 6.1.1. Aldehyde

Die auf ihre geruchliche Diskriminierbarkeit hin untersuchte homologe Reihe von Aldehyden erstreckte sich vom Propanal bis hin zum Undecanal. Dabei wurden die Versuchstiere darauf dressiert, Heptanal als positiven Duft (S+) zu erkennen, das heißt als einen olfaktorischen Stimulus, der ihnen anzeigte, daß sich in einem inspizierten Cup eine Erdnußbelohnung befand. Gleichzeitig wurden sie im Versuch mit anderen Aldehyden konfrontiert, die anzeigten, daß ein derart riechender Cup keine Belohnung enthielt, also zu verschmähen war (S-).

In der folgenden Tabelle sind die in den Versuchen verwendeten Aldehyde - gemäß ihrer Kohlenstoffkettenlänge - aufgeführt:

Name	Abk.	Strukturformel
Propanal (S-)	Prop	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Butanal (S-)	But	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Pentanal (S-)	Pent	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Hexanal (S-)	Hex	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Heptanal (S+)	--	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Octanal (S-)	Oct	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Nonanal (S-)	Non	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Decanal (S-)	Dec	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Undecanal (S-)	Undec	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$
Methylvaleraldehyd (S-)	Mva	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\underset{\text{CH}_3}{\text{CH}}-\text{C} \begin{array}{l} \text{// O} \\ \backslash \text{H} \end{array}$

Tabelle 1: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Aldehyde. In der Spalte ‚Abk.‘ ist das in dieser Arbeit verwendeten Namenskürzel für den jeweiligen Aldehyd angegeben.



### *Die Wahl der Verdünnungen*

Für alle drei hier auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit untersuchten Duftstoffklassen - also den Aldehyden, Ketonen und Enantiomeren - wurden vor Versuchsbeginn bestimmte Verdünnungen angesetzt. Diese wurden angesichts zweier Kriterien bestimmt: einerseits mußten die Verdünnungen derart gewählt werden, daß der Duft eindeutig von den Tieren wahrgenommen werden konnte. Andererseits mußte darauf geachtet werden, daß die verwendeten Konzentrationen der Duftstoffe auch nicht zu hoch waren, damit der jeweilige Duft nur bei nahem Beschnüffeln wahrgenommen werden konnte und sich somit keine - sich möglicherweise vermischenden - Duftwolken über den Nüssen bildeten, die eine Unterscheidung von (S+)- und (S-)-Stimuli erschwert hätten.

Da in den Versuchen die Wahlentscheidungen der Tiere aufgrund von Unterschieden in der Duft*qualität* und nicht aufgrund von Unterschieden in der Duft*intensität* getroffen werden sollten, mußte weiterhin sichergestellt werden, daß sich belohnter (S+) und unbelohnter Duftstimulus (S-) in ihrer Intensität glichen, also als subjektiv gleich intensiv riechend wahrgenommen wurden.

Für die Angleichung der Duftintensitäten bildete bei den Aldehyden eine 1 : 300 Verdünnung des Heptanals (= (S+) Duftstimulus) den Ausgangspunkt. Diese entsprach den oben genannten Anforderungen. Von allen anderen, als (S-) Duftstimuli verwendeten Aldehyden wurden mehrere verschiedene Verdünnungsstufen bereitgestellt. Diese Verdünnungen wurden auf die gleichen Zellstoffstreifen aufgebracht, die später auch in den Versuchen verwendet wurden. Damit wurde gewährleistet, daß die selben Bedingungen wie auch später in den Versuchen herrschten und somit zum Beispiel die unterschiedliche Flüchtigkeit der Substanzen berücksichtigt wurde. Danach wurde in einem standardisierten psychophysischen Verfahren (ASTM, 1975), das als „intensity-matching“ bezeichnet wird, von mehreren Testpersonen die Standardverdünnung des Heptanals (1 : 300; dies entspricht einer Duftstoffkonzentration von 2,7 g/l) mit den Verdünnungen der anderen Düfte verglichen. Ausgewählt wurde für jeden Duft diejenige Verdünnung, bei der keine Intensitätsunterschiede mehr wahrgenommen werden konnten. In gewissen zeitlichen Abständen wurde nochmals an den Streifen gerochen, um festzustellen, ob die Düfte noch gut wahrnehmbar waren. Dadurch wurde ermittelt, wie lange in den Tierversuchen die Zeitspanne war, bis die Cups neu beduftet werden mußten.

Die Verdünnung erfolgte mit Diethylphthalat, einem Lösungsmittel, das kaum Eigengeruch besitzt. Die Duftlösungen wurden in gasdichten Schnappdeckelgefäßen aus Glas aufbewahrt.

Von den als Duftstimuli verwendeten Aldehyden wurden in den Versuchen folgende Duftstoffkonzentrationen verwendet:

Aldehyd	Konzentration (g/l)
1. Propanal (S-)	16,2
2. Butanal (S-)	2,7
3. Pentanal (S-)	2,7
4. Hexanal (S-)	2,7
5. <b>Heptanal (S+)</b>	2,7
6. Octanal (S-)	2,7
7. Nonanal (S-)	2,8
8. Decanal (S-)	2,8
9. Undecanal (S-)	0,8
10. Methylvaleraldehyd (S-)	8,1

Tabelle 2: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Aldehyd-Konzentrationen

### *Die Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben*

In den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Aldehyden diente stets das Heptanal als positiver Duftstimulus (S+). Alle anderen oben aufgeführten Aldehyde dienten als negative Duftstimuli (S-) und wurden von Versuch zu Versuch variiert.

Über mehrere Versuchstage wurden die Totenkopffaffen mit dem (S+)-Stimulus Heptanal vertraut gemacht. Dabei wurde Anethol (Verdünnung 1:50; dies entspricht einer Konzentration von 19,8 g/l) als negativer Duftstimulus (S-) gewählt, weil diese Substanz sich vom Heptanal (S+) strukturell und qualitativ deutlich unterscheidet.

Sobald die Tiere bei dieser Standardaufgabe zuverlässig mehr als 80 % Richtigwahlen erreichten, begannen die eigentlichen Versuche.

Jeweils zwei Versuchstage (= 4 Sessions) wurde das Heptanal (S+) und einer der anderen Aldehyde (S-) als Testpaar verwendet. Danach folgte stets ein Versuchstag (= 2 Sessions) mit der Standardaufgabe (Heptanal (S+) versus Anethol, S-).

Folgende drei Punkte machten die Durchführung der Standardaufgabe in regelmäßigen Abständen nötig:

- Die Gefahr einer Abtastur: Eine Abfolge von schwierig zu lösenden Diskriminationsaufgaben könnte bei den Versuchstieren zu einer Art von Frustration führen. Diese äußert sich darin, daß sie beginnen, den Hinweisreiz Duft immer weniger zu beachten. Dagegen tendieren sie immer mehr dazu, die Cups wahllos zu öffnen und fallen somit immer mehr dem Prinzip „Versuch und Irrtum“ anheim. Um dies zu verhindern und somit die Motivation der Tiere zur geregelten Teilnahme an den Versuchen aufrecht zu erhalten, wird die Standardaufgabe in den Versuchsablauf eingeschoben und ermöglicht den Tieren die notwendige Selbstbestätigung durch Erfolgserlebnisse.
- Ergebnisse der Standardaufgaben als Referenzwerte: Die Leistung, die ein Tier in den Vorversuchen erbringt, kann man als Referenzwert ansehen. So konnte ich einerseits das grundsätzliche Leistungsniveau der Tiere und dessen Schwankungsbreite ermitteln, andererseits erlaubte dieser Referenzwert auch Rückschlüsse auf den Schwierigkeitsgrad der kritischen Versuche.

- Kontrolle des Leistungsniveaus der Versuchstiere: Die Standardaufgabe gab Hinweise auf die Tagesform der Tiere und sie ermöglichte die Erkennung von etwaigen Abweichungen der Tiere von ihrem Leistungsniveau aufgrund von äußeren Einflüssen (z.B. ungewohnte akustische beziehungsweise visuelle Reize; Unruhe in der Sozialgruppe) oder aufgrund einer Erkrankung des Tieres.

Die Standardaufgabe diente also der Aufrechterhaltung der Motivation der Tiere und der Kontrolle ihres Leistungsniveaus.

Die Abfolge der geruchlichen Diskriminationsaufgaben war bei den Aldehyden wie folgt festgelegt:

1. Heptanal (S+) versus Decanal (S-);
2. Heptanal (S+) versus Butanal (S-);
3. Heptanal (S+) versus Nonanal (S-);
4. Heptanal (S+) versus Pentanal (S-);
5. Heptanal (S+) versus Octanal (S-);
6. Heptanal (S+) versus Hexanal (S-);
7. Heptanal (S+) versus Methylvaleraldehyd (S-);
8. Heptanal (S+) versus Undecanal (S-);
9. Heptanal (S+) versus Propanal (S-);

Für die Versuchsdurchführung wurde diese Reihenfolge der Aufgaben und nicht die homologe Abfolge der Aldehyde gemäß der Zunahme ihrer Kohlenstoffatome gewählt, um zu verhindern, daß sich innerhalb der homologen Serie kontinuierlich verändernde Parameter - wie zum Beispiel die Flüchtigkeit der Aldehyde - die Versuchsergebnisse systematisch beeinflussen. Daher wechselte im Versuchsschema immer ein längererkettiger Aldehyd mit einem kürzererkettigen Aldehyd als (S-)-Stimulus ab.

#### 6.1.2. Die Ketone

Nach Beendigung der Aldehydversuche, bildeten die Ketone die nächste zu untersuchende Substanzgruppe. Auch hierbei handelte es sich um eine homologe Reihe von chemischen Substanzen, ausgehend vom 2-Butanon bis hin zum 2-Undecanon. Darüber hinaus wurden hier mehrere isomere Formen einiger Ketone auf ihre geruchliche Diskriminierbarkeit untersucht.

Bei dieser Versuchsreihe diente diesmal eine 1 : 100 Verdünnung des 2-Heptanons (entsprechend einer Duftstoffkonzentration von 8,2 g/l) als positiver Duftstimulus (S+). Wiederum wurden die Tiere in den Vorversuchen auf eine Standardaufgabe - diesmal 2-Heptanon versus Anethol - adressiert und die Versuchphase begann, sobald die Tiere auch diese Aufgabe mit konstanten Richtigwahlleistungen (über 80 % Richtigwahlen) beherrschten.

Bei den Untersuchungen diente also das 2-Heptanon als (S+) Stimulus, alle anderen Ketone wurden dagegen als negative Duftstimuli (S-) eingesetzt.

In der folgenden Tabelle sind die in den Versuchen verwendeten Ketone aufgeführt:

Name	Abk.	Strukturformel
2-Butanon (S-)	2-But	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Pentanon (S-)	2-Pent	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Hexanon (S-)	2-Hex	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Heptanon (S+)	2-Hept	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Octanon (S-)	2-Oct	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Nonanon (S-)	2-Non	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Decanon (S-)	2-Dec	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
2-Undecanon (S-)	2-Und	$\text{H}_3\text{C}-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
3-Pentanon	3-Pent	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
3-Hexanon	3-Hex	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
3-Heptanon	3-Hept	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
3-Octanon	3-Oct	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
4-Heptanon	4-Hept	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$
5-Nonanon	5-Non	$\text{H}_3\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\parallel}{\text{C}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_3$

Tabelle 3: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Ketone. In der Spalte ‚Abk.‘ ist das in dieser Arbeit verwendeten Namenskürzel für den jeweiligen Keton angegeben.

### Die Wahl der Verdünnungen

Die Festlegung der einzelnen Verdünnungen der Ketone erfolgte nach den gleichen Kriterien, die auch schon bei den Aldehyden Anwendung fanden. Von den als Duftstimuli dienenden Ketonen wurden in den Versuchen folgende Verdünnungen verwendet:

Keton	Konzentration (g/l)
1. 2-Butanon (S-)	80,0
2. 2-Pentanon (S-)	81,0
3. 2-Hexanon (S-)	8,1
4. <b>2-Heptanon (S+)</b>	8,2
5. 2-Octanon (S-)	16,4
6. 2-Nonanon (S-)	27,3
7. 2-Decanon (S-)	82,0
8. 2-Undecanon (S-)	83,0
9. 3-Pentanon (S-)	16,2
10. 3-Hexanon (S-)	16,2
11. 3-Heptanon (S-)	16,4
12. 3-Octanon (S-)	8,2
13. 4-Heptanon (S-)	16,2
14. 5-Nonanon (S-)	27,3

Tabelle 4: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Keton-Konzentrationen

### Die Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben

Bei der homologen Reihe der Ketonen war die Abfolge der geruchlichen Diskriminationsaufgaben wie folgt festgelegt:

1. 2-Heptanon (S+) versus 2-Undecanon (S-);
2. 2-Heptanon (S+) versus 2-Butanon (S-);
3. 2-Heptanon (S+) versus 2-Decanon (S-);
4. 2-Heptanon (S+) versus 2-Pentanon (S-);
5. 2-Heptanon (S+) versus 2-Nonanon (S-);
6. 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-);
7. 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-);
8. 2-Heptanon (S+) versus 3-Octanon (S-);
9. 2-Heptanon (S+) versus 3-Pentanon (S-);
10. 2-Heptanon (S+) versus 3-Heptanon (S-);
11. 2-Heptanon (S+) versus 3-Hexanon (S-);
12. 2-Heptanon (S+) versus 4-Heptanon (S-);
13. 2-Heptanon (S+) versus 5-Nonanon (S-);

## 6.2. Die Enantiomere

Die Isomerie ist in der anorganischen und organischen Chemie ein weit verbreitetes Phänomen, wobei sich mehrere Erscheinungsformen der Isomerie finden. Die Enantiomere stehen begrifflich mit der sogenannten Stereoisomerie („Raumisomerie“) in Verbindung. Diese Stereoisomerie tritt hauptsächlich bei optisch aktiven Verbindungen auf, deren Moleküle spiegelbildlich identisch sind. Man nennt dies optische Isomerie oder auch Spiegelbildisomerie, wobei die beiden beteiligten Molekülformen nicht deckungsgleich sind, unsymmetrischen Molekülaufbau besitzen und sich dadurch unterscheiden, daß sie die Ebene des polarisierten Lichtes in einander entgegengesetzter Richtung drehen. Diese Art von Isomerie ist bei organischen wie auch bei anorganischen Verbindungen häufig. Beispielsweise ist das (+) Carvon das Enantiomer des (–) Carvons; die beiden Moleküle verhalten sich zueinander wie Bild und Spiegelbild.

Bei den Versuchen diente stets die (+)-Form des jeweiligen Enantiomerpaares als positiver Duftstimulus (S+)- und die (–)-Form als negativer Duftstimulus (S–).

Zu Beginn jeder Versuchsreihe wurden die Tiere auf eine Standardaufgabe adressiert. Diese bestand aus der geruchlichen Diskrimination der (+)-Form des jeweiligen Enantiomers (S+) versus Lavendel (Verdünnung: 1:50) als negativen Duftstimulus (S–). Die Adressurphase auf die Standardaufgabe betrug bei allen Enantiomeren 10 Sessions.

Die Hauptversuche gestalteten sich wie folgt: Jeweils zwei Versuchstage (= 4 Sessions) wurden die (+)- und die (–)-Form jedes Enantiomers gegeneinander getestet. Danach folgte ein Versuchstag (= 2 Sessions) mit der Standardaufgabe ((+)-Form versus Lavendel). Daran schlossen sich nochmals zwei Versuchstage (= 4 Session) mit der Aufgabe (+)- versus (–)-Form des jeweiligen Enantiomers an.

Die in der folgenden Abbildung 5 aufgeführten Enantiomere wurden von aus zweierlei Gründen ausgewählt: Erstens sind jeweils beide Formen in hoher Reinheit kommerziell erhältlich, und zweitens besagen deskriptive Humanstudien, daß die qualitative Ähnlichkeit dieser Paare von „ganz verschieden riechend“ bis „ununterscheidbar“ reichen soll.

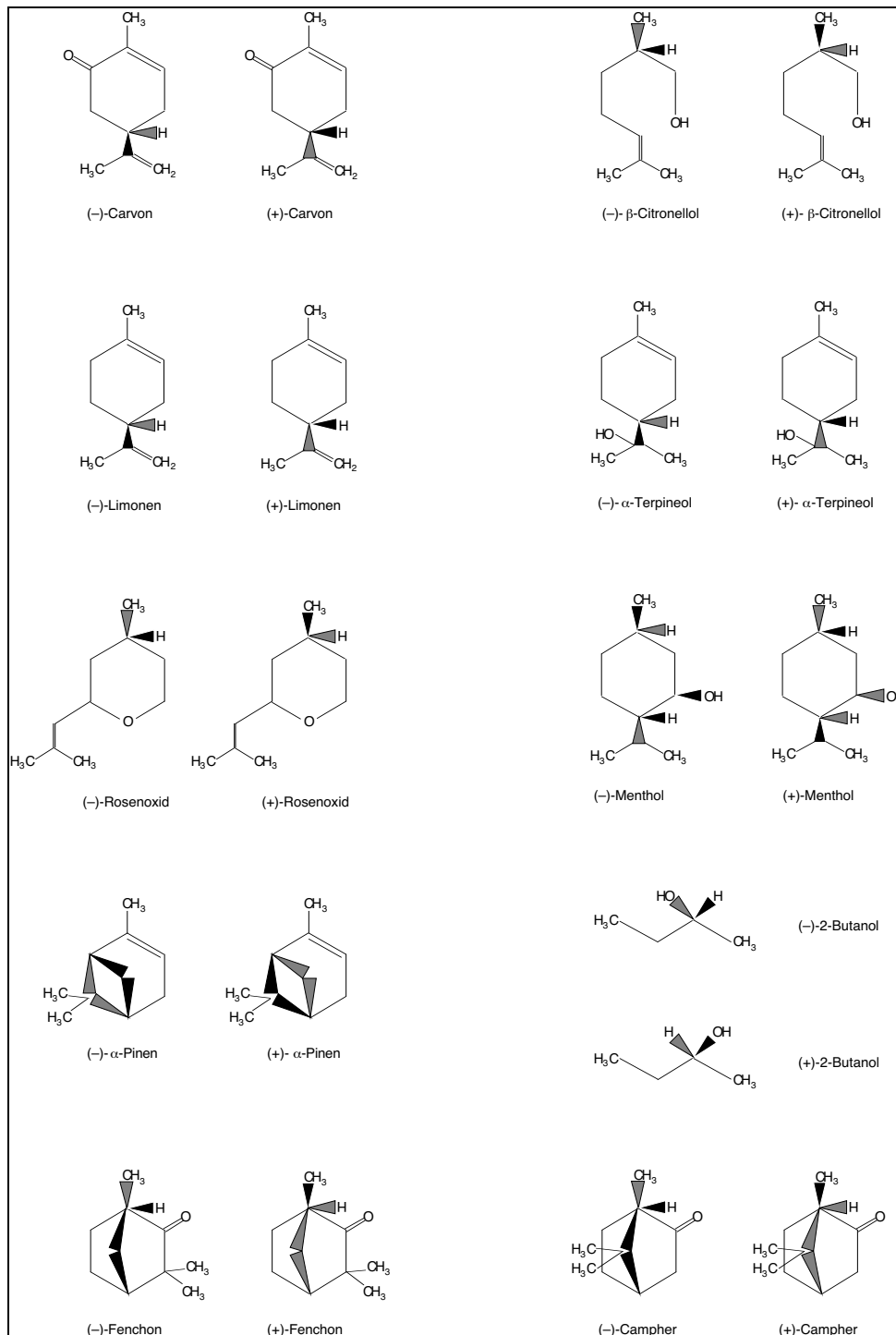


Abbildung 5: Darstellung der in den Versuchen verwendeten Enantiomere.

### 6.2.1. Die Wahl der Verdünnungen

Die Festlegung der einzelnen Verdünnungen der Enantiomere erfolgte nach den gleichen Kriterien, die auch schon bei den Aldehyden und den Ketonen Anwendung fanden. Grundsätzlich wurde den Tieren die (+)-Form und die (-)-Form eines jeden Enantiomerpaares in der gleichen Verdünnung dargeboten.

In der folgenden Tabelle sind Enantiomere, deren hier gebrauchte Namens Kürzel und die in den Versuchen verwendete Konzentrationen aufgeführt:

Name	Abk.	Konzentration (g/l)
(+/-) $\alpha$ -Pinen	Pin	17,2
(+/-) Limonen	Lim	16,8
(+/-) Fenchon	Fen	9,5
(+/-) Rosenoxid	Ros	8,7
(+/-) $\beta$ -Citronellol	Cit	17,1
(+/-) 2-Butanol	But	80,6
(+/-) Campher	Cam	26,7
(+/-) Menthol	Men	13,3
(+/-) $\alpha$ -Terpineol	Ter	187
(+/-) Carvon	Car	96,0

Tabelle 5: Name, Namenkürzel und Konzentration der in dieser Studie verwendeten Enantiomere

### 6.2.2. Reihenfolge der Diskriminationsaufgaben

Die Reihenfolge der geruchlichen Diskriminationsaufgaben bei den Enantiomeren war wie folgt festgelegt:

1. (+)  $\alpha$ -Pinen (S+) versus (-)  $\alpha$ -Pinen (S-);
2. (+) Limonen (S+) versus (-) Limonen (S-);
3. (+) Fenchon (S+) versus (-) Fenchon (S-);
4. (+) Rosenoxid (S+) versus (-) Rosenoxid (S-);
5. (+)  $\beta$ -Citronellol (S+) versus (-)  $\beta$ -Citronellol (S-);
6. (+) 2-Butanol (S+) versus (-) 2-Butanol (S-);
7. (+) Campher (S+) versus (-) Campher (S-);
8. (+) Menthol (S+) versus (-) Menthol (S-);
9. (+)  $\alpha$ -Terpineol (S+) versus (-)  $\alpha$ -Terpineol (S-);
10. (+) Carvon (S+) versus (-) Carvon (S-);



## 7. Die Auswertung der Daten

Das Diskriminationsvermögen der Totenkopffaffen für ein bestimmtes Duftpaar wird durch das Verhältnis von Richtig- zu Falschwahlen wiedergegeben.

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

Kategorie A: „korrekte Entscheidungen“:

„*Richtig positive Entscheidung*“ das Tier erkannte einen mit dem positiven Duft imprägnierten Cup und öffnete ihn zur Entnahme der Erdnußbelohnung.

„*Richtig negative Entscheidung*“: das Tier erkannte einen mit einem negativen Duft imprägnierten Cup und verschmähte ihn.

Kategorie B: „nicht korrekte Entscheidungen“:

„*Falsch positive Entscheidung*“: das Tier inspizierte einen mit einem negativen Duft imprägnierten Cup und öffnete ihn.

„*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 Analyse der Daten soll an folgendem Beispiel (Tabelle 6) aufgezeigt werden

Beispiel: Heptanal versus Propanal; Versuchstier Sting;

Session	richtig : falsch	% Richtigwahlen
1	68 : 9	88,3
2	81 : 4	95,3
3	72 : 4	94,7
4	76 : 6	92,7
<b>Summe alle</b>	<b>297 : 23</b>	<b>92,8</b>
<b>Summe 2-best</b>	<b>153 : 8</b>	<b>95,0</b>

Tabelle 6: Beispiel für die Analyse der in den Tierversuchen gewonnenen Daten

Die Tabelle zeigt die Ergebnisse der vier Sessions die pro Duftpaar durchgeführt wurden. Die Spalte „richtig : falsch“ zeigt die Anzahl der in den fünf Trials der betreffenden Session erfolgten Richtig- bzw. Falschwahlen. In der rechts angrenzenden Spalte wird dieses Ergebnis in % Richtigwahlen ausgedrückt. Die Zeile „Summe alle“ stellt die Zusammenfassung aller Richtig- bzw. Falschwahlen, die in den 4 Sessions (20 Trials) erreicht wurden, und den sich daraus ergebenden %- Wert der Richtigwahlen dar. In der untersten Zeile, „Summe 2- best“, wurden nur die Ergebnisse der zwei besten Sessions berücksichtigt.

Die Auswertung der *Enantiomer*-Versuche erfolgte ähnlich. Wiederum wurden die Ergebnisse in der Zeile „Summe alle“ zusammengefaßt. Bei den Enantiomeren wurde diese Zeile aber statt aus vier Sessions - wie bei den Aldehyden und Ketonen - aus den acht pro Enantiomerpaar durchgeführten Sessions gebildet. Weiterhin wurde die Zeile „Summe 2-best“ durch die Zeile

„Summe Sessions 3 bis 8“ ersetzt. In das Ergebnis dieser Zeile wurden die Resultate der ersten zwei Sessions also nicht miteinbezogen. Dies geschah, weil es sich bei der geruchlichen Diskrimination der Enantiomere grundsätzlich um schwierig zu lösende Aufgaben handelte und somit die ersten zwei Sessions jedes Enantiomerpaars als eine Art „Anlaufphase“ für die Tiere dienten.

Die Signifikanz der Ergebnisse wurde mit dem Binomialtest überprüft ( $p < 0,01$ ).

Dabei wurden bei den homologen Reihen (Aldehyde und Ketone) die Ergebnisse der zwei besten Sessions statistisch auf ihre Signifikanz geprüft.

Bei den Enantiomeren wurden hingegen jeweils die Sessions drei bis acht auf die Signifikanz der Ergebnisse geprüft. Dabei wurde ein Tier nur dann als fähig zur geruchlichen Diskrimination eines Enantiomerpaars angesehen, wenn es mindestens fünf der sechs Sessions überzufällig richtig gewählt hatte ( $p < 0,05$ ).

## B. UNTERSUCHUNGEN AM MENSCHEN

Ein weiteres Ziel der vorliegenden Dissertation war der Vergleich der olfaktorischen Diskriminationsleistungen von menschlichen und nichtmenschlichen Primaten. Daher wurden die schon in den Tierversuchen verwendeten Duftstoffe, also die Aldehyde, Ketone und Enantiomere, auch an einem Humankollektiv auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit überprüft. Dadurch sollen mögliche Parallelen beziehungsweise Unterschiede zwischen den sensorischen Leistungen von Affen und Menschen aufgezeigt werden.

### 1. Die Versuchspersonen

Das Alter der getesteten Versuchspersonen lag zwischen 22 und 37 Jahren. Bei keiner Versuchsperson lag eine Riechstörung vor.

An den Versuchsreihen zur geruchlichen Diskrimination von Aldehyden, Ketonen und Enantiomeren nahmen - je nach Verfügbarkeit der Probanden - jeweils 10 bis 20 Versuchspersonen teil.

### 2. Die Methode

In den Humanversuchen wurden dieselben Duftpaare, die auch bei den Tierversuchen Verwendung fanden, auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit getestet. Unterschiede ergaben sich natürlich in der Versuchsmethode. Die Untersuchungen am Humankollektiv wurden mittels des sogenannten „Triadenvergleichs“ (z.B. Woskow, 1968; Polak, 1983; MacRae et al., 1990; Laska und Teubner, 1998; Laska, Trolp und Teubner 1999) durchgeführt. Bei dieser Methode werden die Versuchspersonen mit drei Duftstimuli konfrontiert. Dabei können sich je nach der zur untersuchenden Fragestellung alle drei, oder aber nur zwei der gemeinsam dargebotenen Duftstimuli in ihrem Geruch unterscheiden. Bei der hier vorliegenden Studie enthielten jeweils zwei der drei Dufträger den identischen Stimulus und ein Dufträger einen anderen Duft.

Geprüft wurde die Fähigkeit der Probanden, aus den drei Alternativen die „anders riechende“ herauszufinden.

### 3. Der Versuchsaufbau

Getestet wurde das geruchliche Unterscheidungsvermögen der Probanden für Aldehyde, Ketone und Enantiomere. Jede Substanzgruppe wurde in einer eigenen Versuchsreihe getestet, das heißt, erst nach Abschluß der Untersuchungen einer Substanzklasse wurden die Versuche mit der Nächsten durchgeführt.

Die Duftlösungen, bestehend aus dem jeweiligen Duftstimulus und dem Lösungsmittel Diethylphthalat, wurden in flexible 250 ml Polyethylenflaschen („Dufträger“) abgefüllt. Jeder

Dufträger enthielt 20 ml Duftlösung. Auf diese Flaschen wurden Spritztüllen aufgeschraubt, deren oberes Ende bei jedem Versuch mit einem durchbohrten Teflonaufsatz versehen wurde. Während des Versuches hielten sich die Testpersonen das oben offene Ende dieses Dufträgers unmittelbar vor die Nase. Durch leichten Druck auf die elastische Plastikflasche strömte die gesättigte Gasphase, die sich über der Duftlösung gebildet hatte, direkt in die Nasenhöhlen.

#### 4. Der Versuchsablauf

Zu Beginn der Versuche wurde jeder der Versuchsteilnehmer mit der ihm bevorstehenden Aufgabe und mit der Handhabung der Duftstoffträger vertraut gemacht. Die vom Versuchsleiter benötigten Protokollblätter, sowie die Kisten, in denen sich die Duftflaschen befanden, waren derart angeordnet, daß sie sich nicht im Blickfeld der Kandidaten befanden. Pro Versuch entnahm der Versuchsleiter eine auf den Protokollblättern verzeichnete Kombination von drei Flaschen und gab sie in zufälliger Anordnung der jeweiligen Versuchsperson.

Pro Triade war es den Versuchspersonen nur zweimal erlaubt, an ein und derselben Flasche zu riechen, danach *mußten* sie entscheiden („forced choice“), welcher der drei Duftstimuli sich von den anderen zwei geruchlich unterschied. Danach mußten sie angeben, ob sie ihre Entscheidung aufgrund von Unterschieden in der Duft*qualität* oder in der Duft*intensität* getroffen hatten. Auch wenn in diesen Versuchen die geruchliche Unterscheidungsfähigkeit basierend auf verschiedenen Duft*qualitäten* untersucht wurde, war die Frage nach *Intensitäts*unterschieden ein wichtiger Bestandteil, da sie Aufschluß über die Effektivität des „intensity-matchings“ geben konnte.

Bei den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidungsfähigkeit von Menschen für Aldehyde und Ketone wurde, im Unterschied zu den mit den Totenkopffaffen durchgeführten Diskriminationsstudien, nicht nur die geruchliche Unterscheidungsfähigkeit der Probanden für Heptanal versus den anderen Aldehyden, beziehungsweise 2-Heptanon versus den anderen Ketonen getestet, sondern alle Vertreter der jeweiligen Substanzklasse auch untereinander getestet. Dadurch ergaben sich für die Humanversuche pro Substanzklasse jeweils 21 Duftpaare. Jedes dieser Paare wurde den Probanden einmal pro Session geboten. Insgesamt wurden pro Substanzklasse zehn Sessions durchgeführt. Es ergaben sich also zehn Wahlentscheidungen pro Duftpaar und Proband.

Weiterhin wurden insgesamt 10 Enantiomerpaare (= 20 Enantiomere; jeweils die (+)-Form und die (-)-Form gegeneinander) auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit getestet. Die chemische Reinheit der verwendeten Enantiomere betrug mindestens 99 %. In den Versuchen wurde die (+) und die (-)-Form des jeweiligen Enantiomers in der gleichen Konzentration dargeboten.

Die Probanden wurden pro Session zweimal mit den zehn Duftstoffpaaren konfrontiert. Insgesamt wurden fünf Sessions durchgeführt. Somit ergaben sich auch hier zehn Wahlentscheidungen pro Duftpaar und Proband.

## 5. Die Wahl der Verdünnungen

Die bei den Tierversuchen verwendeten Konzentrationen der Aldehyde, Ketone und Enantiomere konnten nicht ohne weiteres auf die Humanversuche übertragen werden. Der Grund dafür liegt an den unterschiedlichen Duftträgern, die bei den jeweiligen Versuchen verwendet wurden. Bei den Humanversuchen befanden sich die Duftlösungen in den oben beschriebenen Kunststoffflaschen, die ein beschränktes Volumen besitzen. Diese Flaschen sind die meiste Zeit dicht verschlossen, es handelt sich also hierbei um ein „geschlossenes System“. Dies bedeutet, daß sich zwischen den Duftmolekülen in der Lösung und denen in der darüber befindlichen Gasphase ein stabiles Gleichgewicht ausbildet.

Eine vollkommen andere Ausgangssituation ergibt sich dagegen für die Zellstoffstreifen, die bei den Versuchen mit den Totenkopffaffen als Duftträger verwendet wurden. Die auf diese Streifen aufgetragenen Duftstofflösungen stehen in freiem Kontakt mit der Umgebung, das heißt, die Duftstoffmoleküle können frei in den Raum abdiffundieren. Hier handelt es sich also um ein „offenes System“.

### 5.1. Die Verdünnungen der Aldehyde

Ausgangspunkt für das ‚intensity-matching‘ bei den Aldehyden war eine Konzentration des Heptanals von 8,2 g/l. Diese entsprach der subjektiv wahrgenommenen Intensität einer 1:100 Verdünnung von iso-Amylacetat, die als Referenzkonzentration eines standardisierten psychophysischen Verfahrens zur Intensitätsabgleichung von Düften verwendet wird (ASTM, 1975).

Für die anderen Aldehyde ergaben sich folgende Verdünnungen:

Aldehyd	Konzentration (g/l)
1. Propanal (S-)	8,1
2. Butanal (S-)	2,7
3. Pentanal (S-)	8,1
4. Hexanal (S-)	2,7
5. <b>Heptanal (S+)</b>	8,2
6. Octanal (S-)	2,7
7. Nonanal (S-)	2,8
8. Decanal (S-)	2,8
9. Undecanal (S-)	8,3
10. Methylvaleraldehyd (S-)	2,7

Tabelle 7: Darstellung der in den Humanversuchen verwendeten Aldehyd-Konzentrationen

## 5.2. Die Verdünnungen der Ketone

Ausgangspunkt für das ‚intensity-matching‘ bei den Ketonen war eine Konzentration des Heptanons von 8,2 g/l. Diese entsprach wiederum der subjektiv wahrgenommenen Intensität einer 1:100 Verdünnung von iso-Amylacetat, die als Referenzkonzentration eines standardisierten psychophysischen Verfahrens zur Intensitätsabgleichung von Düften verwendet wird (ASTM, 1975).

Für die anderen Ketone ergaben sich folgende Verdünnungen:

Keton	Konzentration (g/l)
1. 2-Butanon (S-)	16,0
2. 2-Pentanon (S-)	16,2
3. 2-Hexanon (S-)	8,1
4. <b>2-Heptanon (S+)</b>	8,2
5. 2-Octanon (S-)	16,4
6. 2-Nonanon (S-)	27,3
7. 2-Decanon (S-)	82,0
8. 2-Undecanon (S-)	83,0
9. 3-Pentanon (S-)	16,2
10. 3-Hexanon (S-)	2,7
11. 3-Heptanon (S-)	16,4
12. 3-Octanon (S-)	8,2
13. 4-Heptanon (S-)	16,2
14. 5-Nonanon (S-)	27,3

Tabelle 8: Darstellung der in den Humanversuchen verwendeten Keton-Konzentrationen

## 5.3. Die Verdünnungen der Enantiomere

Bei den Enantiomeren wurden die (+) und die (-)-Form der jeweiligen Verbindung stets in der gleichen Verdünnungsstufe den Probanden dargeboten.

Es wurden folgende Verdünnungen verwendet:

Name	Abk.	Konzentration (g/l)
(+/-) $\alpha$ -Pinen	Pin	86,0
(+/-) Limonen	Lim	421,5
(+/-) Fenchon	Fen	94,5
(+/-) Rosenoxid	Ros	87,3
(+/-) $\beta$ -Citronellol	Cit	85,4
(+/-) 2-Butanol	But	268,6
(+/-) Campher	Cam	133,3
(+/-) Menthol	Men	66,7
(+/-) $\alpha$ -Terpineol	Ter	311,6
(+/-) Carvon	Car	96,0

Tabelle 9: Name, Namenkürzel und Konzentration der in den Humanversuchen verwendeten Enantiomere

## 6. Die Auswertung der Daten

Das geruchliche Diskriminationsvermögen der Testpersonen - basierend auf den Unterschieden in der Duftqualität der einzelnen Stimuli - wurde wie bei den Totenkopffaffen in %-Richtigwahlen wiedergegeben.

### *Signifikanz auf Individualniveau*

Statistisch gesehen war ein Versuchsteilnehmer in der Lage, eine ihm gestellte Diskriminationsaufgabe signifikant richtig zu lösen, wenn mindestens sieben der insgesamt zehn von ihm pro Duftpaar zu treffenden Wahlentscheidungen korrekt waren (zweiseitiger Binomialtest,  $P < 0.05$ ).

### *Signifikanz auf Gruppenniveau*

- Bei den Versuchen mit 20 Probanden galt eine Diskriminationsaufgabe als richtig gelöst, wenn mindestens 13 Probanden in der Lage waren, das jeweilige Duftpaar richtig zu diskriminieren (zweiseitiger Binomialtest,  $P < 0.01$ ).
- Bei den Versuchen mit 10 Probanden galt eine Diskriminationsaufgabe als richtig gelöst, wenn mindestens 7 Probanden in der Lage waren, das jeweilige Duftpaar richtig zu diskriminieren (zweiseitiger Binomialtest,  $P < 0.05$ ).

Es sei angemerkt, daß an den meisten Versuchen 20 Probanden teilgenommen haben. Nur zehn Teilnehmer konnten für die folgenden Versuche rekrutiert werden:

2-Heptanon versus
3-Pentanon
3-Hexanon
3-Heptanon
4-Heptanon
3-Octanon
5-Nonanon
Undecanon

Heptanal versus
Propanal
Undecanal
Methylvaleraldehyd

### *Auswahlkriterium*

Nach jedem Duftpaar mußten die Probanden angeben, ob sie ihre Entscheidung aufgrund von Unterschieden in der Duftqualität oder der Duftintensität getroffen haben. Die Frage nach diesem Unterscheidungskriterium wurde ausgewertet, indem angegeben wurde, wie häufig das Kriterium „Intensität“ (in Prozent der getroffenen Entscheidungen insgesamt) genannt wurde.

### III. ERGEBNISSE

#### A. UNTERSUCHUNGEN AN TOTENKOPFAFFEN

##### 1. Die olfaktorischen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen bei der Andressur

###### 1.1. Erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe

Zu Beginn der Dissertation mußten die Totenkopffaffen mit der den Diskriminationsversuchen zugrundeliegenden Methode vertraut gemacht werden.

Die ersten elf Versuchstage dienten der Feststellung, welche der sechs Affen in der Lage waren, die künstlichen Nüsse zuverlässig zu öffnen und die Erdnußbelohnung zu entnehmen. Dabei zeigte sich, daß nur Fuzzy, Sting, Merlin und Zappa diese grundlegende Aufgabe lösen konnten. Die anderen beiden Affen lernten nicht, die künstlichen Nüsse zu knacken und nahmen daher an den weiteren Versuchen nicht mehr teil.

Im nächsten Schritt wurden die mit Duftstimuli imprägnierten Cups auf den sogenannten Doldenbaum aufgesteckt, und die Tiere sollten nun erlernen, belohnte von unbelohnten Cups anhand des Hinweisreizes Duft zu unterscheiden.

Anfangs nahm noch das Versuchstier Zappa an diesen Versuchen teil, aber aufgrund seiner unzuverlässigen Mitarbeit, wurde er nach kurzer Zeit von den Diskriminationsversuchen ausgeschlossen (die von ihm erbrachten Daten fanden in den Versuchsauswertungen keine Berücksichtigung).

Von grundlegender Bedeutung für alle nachfolgenden olfaktorischen Diskriminationsaufgaben war es, den verbliebenen drei Versuchstieren zu vermitteln, daß sie den Hinweisreiz Duft zu beachten hatten, um die ihnen gestellten Aufgaben mit Erfolg (Belohnung) lösen zu können.

Der anfangs zur Andressur verwendete Doldenbaum (siehe Seite 8) war mit seiner Anordnung der künstlichen Nüsse deshalb so konzipiert, daß erstens die Aufmerksamkeit der Tiere auf den Hinweisreiz Duft gelenkt, und zweitens ihnen die korrekte Zuordnung des (S+), beziehungsweise des (S-) Duftstimulus erleichtert wurde.

Die erste den Versuchstieren gestellte Aufgabe bestand aus der olfaktorischen Diskrimination von Erdnuß (S+) versus Anethol (S-). Wie schon weiter oben ausgeführt, sind diese beiden Duftstoffe geruchlich sowohl für Menschen als auch für Totenkopffaffen deutlich voneinander zu unterscheiden. In der Abbildung 6 sind die Ergebnisse jedes Tieres dargestellt, wobei auf der Abszisse die numerische Abfolge der Sessions, und auf der Ordinate die erzielten %-Werte an Richtigwahlen aufgetragen sind.



Um die folgende Abbildung übersichtlicher zu gestalten, sind die Sessions 11 bis 26 und 37 bis 39 nicht dargestellt.

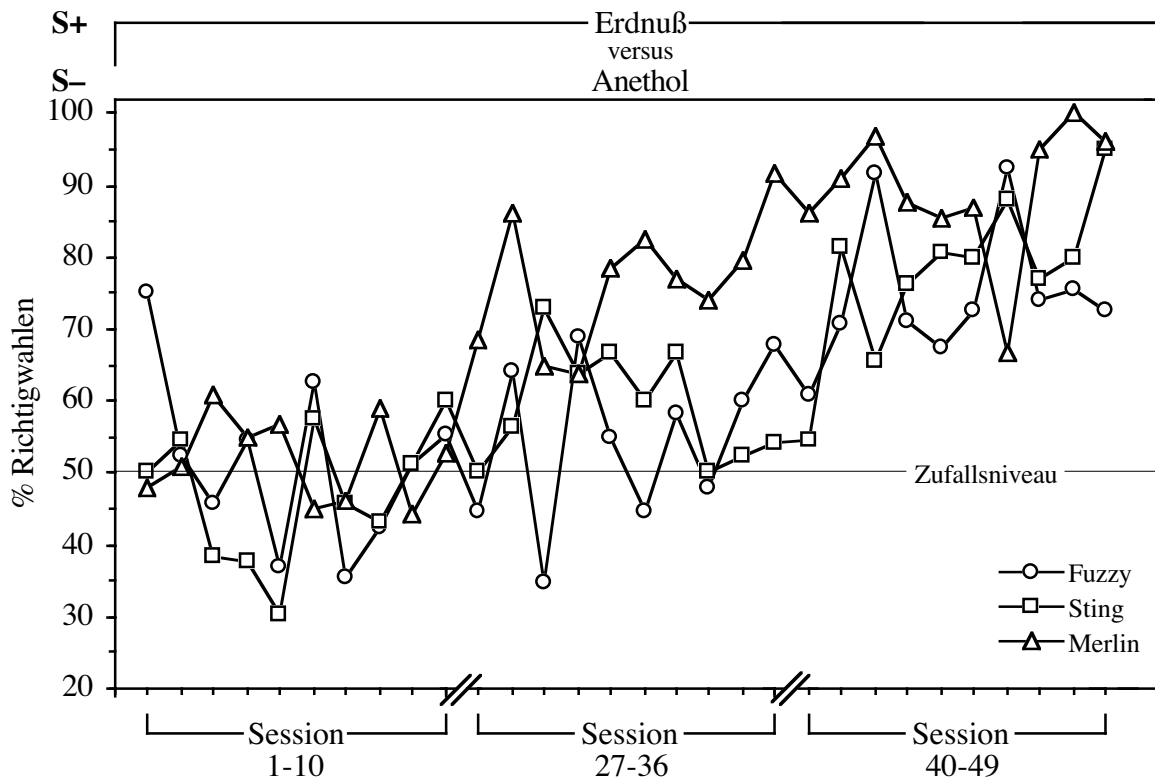


Abbildung 6: Andressur der drei Versuchstiere Fuzzy, Sting und Merlin auf die erste olfaktorische Diskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Anethol (S-). Diese Andressur (Session 1-49) erfolgte auf dem sogenannten Doldenbaum.

Wie aus der Abbildung 6 zu entnehmen ist, lagen die geruchlichen Diskriminationsleistungen aller drei Tiere in den ersten zehn Sessions um das Zufallsniveau. Ab Session 27 ist zu erkennen, daß die Leistungen der Tiere sich mehr und mehr oberhalb des Zufallniveaus befinden. Nach Session 40 liegen sämtliche Resultate der Tiere über 60 % Richtigwahlen und entfernen sich immer mehr vom Zufallsniveau. Fuzzy, Sting und Merlin erreichten dabei Diskriminationsleistungen um oder oberhalb von 80 % Richtigwahlen. In Session 48 erreichte Merlin erstmals 100 % Richtigwahlen.

Die Dressurergebnisse der Tiere rechtfertigten nach Session 49 somit den Übergang vom Dolden- auf den Randobaum.

## 1.2. Übergang vom Dolden- auf den Randobaum und erster (S-)-Stimulustransfer

Beim sogenannten Randobaum (siehe Seite 9) waren die Cups nun nicht mehr - wie bei dem zuerst verwendeten Doldenbaum - in Dreiergruppen (= jeweils drei Cups mit dem (S+), beziehungsweise (S-) Duftstimulus versehen) angeordnet, sondern alle 18 Cups wurden in gleichmäßigen Abständen auf den drei Ästen des künstlichen Kletterbaumes verteilt. Das Aufstecken der mit dem positiven (S+), beziehungsweise negativen Duftstimulus (S-) imprägnierten Cups erfolgte in pseudorandomisierter Weise.

In Abbildung 7 ist der Übergang vom Dolden- auf den Randombaum graphisch dargestellt. Dieser Übergang erfolgte von Session 49 zu Session 50. Auf der Ordinate sind wiederum die %-Werte an erzielten Richtigwahlen aufgetragen. Die Sessions 60 bis 78 sind in der folgenden Abbildung nicht dargestellt.

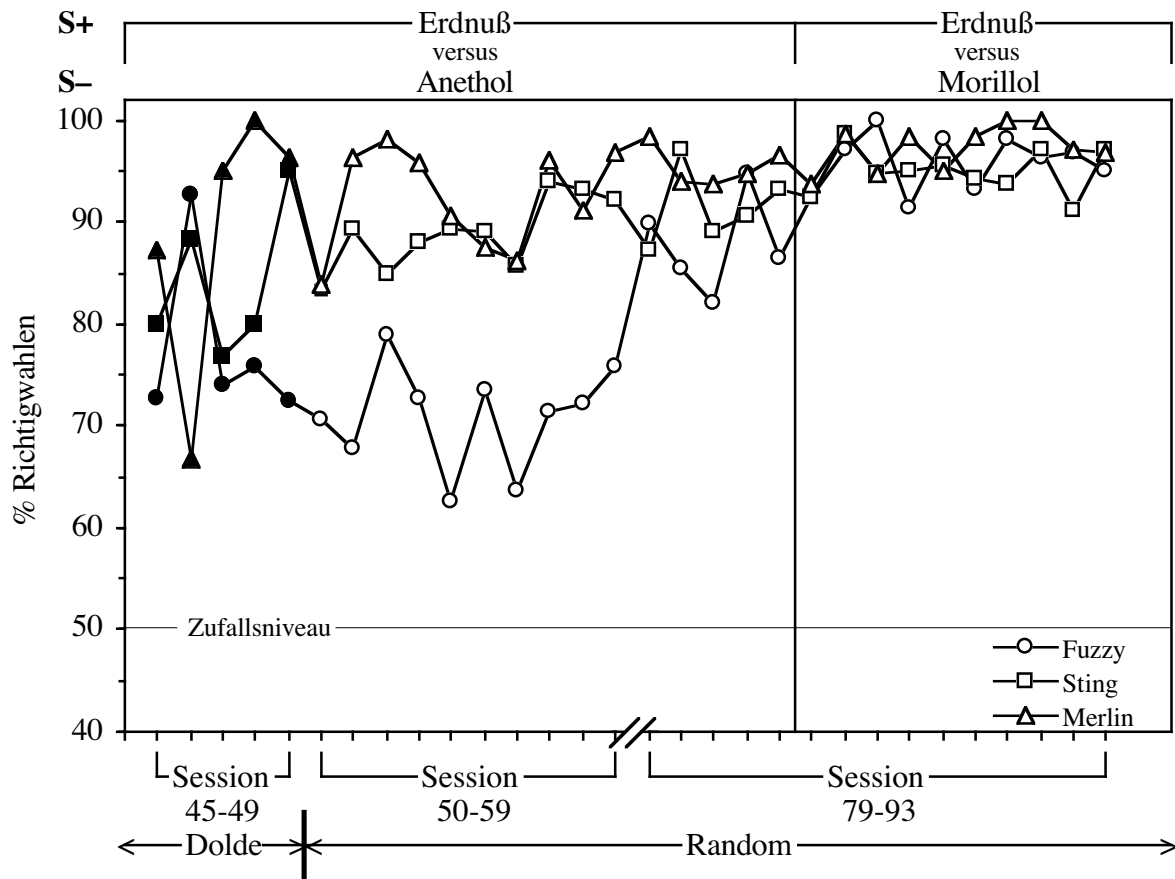


Abbildung 7: Übergang vom Dolden- auf den Randombaum. Dieser Übergang erfolgte von Session 49 zu Session 50. Weiterhin ist der erste Austausch des negativen Duftstimulus (S-, Anethol) gegen einen neuen, den Tieren noch unbekanntem negativen Duftstimulus (S-, Morillol) dargestellt. Dieser sogenannte (S-)-Transfer erfolgte von Session 83 zu Session 84.

Ein erster genereller Blick auf die Abbildung 7 zeigt, daß alle Leistungen der drei Tiere trotz des Wechsels vom Dolden- auf den Randombaum oberhalb des Zufallsniveaus verblieben. Nur für Fuzzy gestaltete sich dieser Übergang in den ersten Sessions etwas schwieriger. Die Leistungen von Sting und Merlin verblieben trotz des für sie noch neuen Randombaumes oberhalb von 80 % Richtigwahlen.

Ab Session 79 konnte auch Fuzzy die Diskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Anethol (S-) konstant über dem 80 %-Richtigwahlen-Niveau auf dem Randombaum lösen.

Nachdem sowohl die geruchliche Unterscheidung von Erdnuß (S+) versus Anethol (S-), als auch der Übergang vom Dolden- auf den Randombaum für die Tiere kein Problem mehr darstellte, wurde als nächstes ein sogenannter (S-)-Transfer durchgeführt. Bei einem derartigen Transfer bleibt der positive Duftstimulus (S+, hier: Erdnuß) konstant, dagegen wird der gewohnte negative Duft (S-, hier: Anethol) durch einen neuen, den Tieren noch unbekanntem Stimulus (in diesem Fall Morillol) ersetzt.

Dieser Vorgang ist ebenfalls in Abbildung 7 dargestellt. Ab Session 84 wurden die Tiere mit Morillol, einer nach frischen Champignons riechenden Verbindung, als neuem negativen Duftstimulus (S-) konfrontiert. Die neue olfaktorische Diskriminationsaufgabe lautete also folglich: Erdnuß (S+) versus Morillol (S-). Beide Substanzen waren strukturell und qualitativ wiederum deutlich voneinander verschieden. Weiterhin ist aus der Abbildung 7 ersichtlich, daß dieser (S-)-Transfer für alle drei Tiere keinerlei Problem darstellte. Fuzzys Leistungsniveau erhöhte sich sogar noch weiter und in Session 86 erreichte er erstmals 100 % Richtigwahlen. Insgesamt betrachtet, lagen die Ergebnisse der drei Tiere bei der Diskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Morillol (S-) durchweg über 90 % Richtigwahlen.

### 1.3. Erster Transfer des positiven Duftstimulus (S+)

Nachdem der Transfer des negativen Stimulus (S-) für die Tiere kein Problem darstellte, wurde als nächstes ein sogenannter (S+)-Stimulustransfer durchgeführt. Hierbei wurde nun der den Tieren vertraute positive Duftstimulus (S+) Erdnuß gegen einen ihnen noch unbekanntem positiven Duft (S+) - in diesem Fall iso-Amylacetat (kurz: iAA) - ausgetauscht. Der ihnen vertraute negative Duftstimulus (S-) Morillol wurde beibehalten. Die neue olfaktorische Diskriminationsaufgabe lautete also iso-Amylacetat (S+) versus Morillol (S-). Beide Substanzen waren wiederum strukturell und qualitativ deutlich voneinander verschieden.

In Abbildung 8 sind die Ergebnisse der drei Tiere für diesen ersten Transfer des positiven Stimulus (S+) dargestellt.

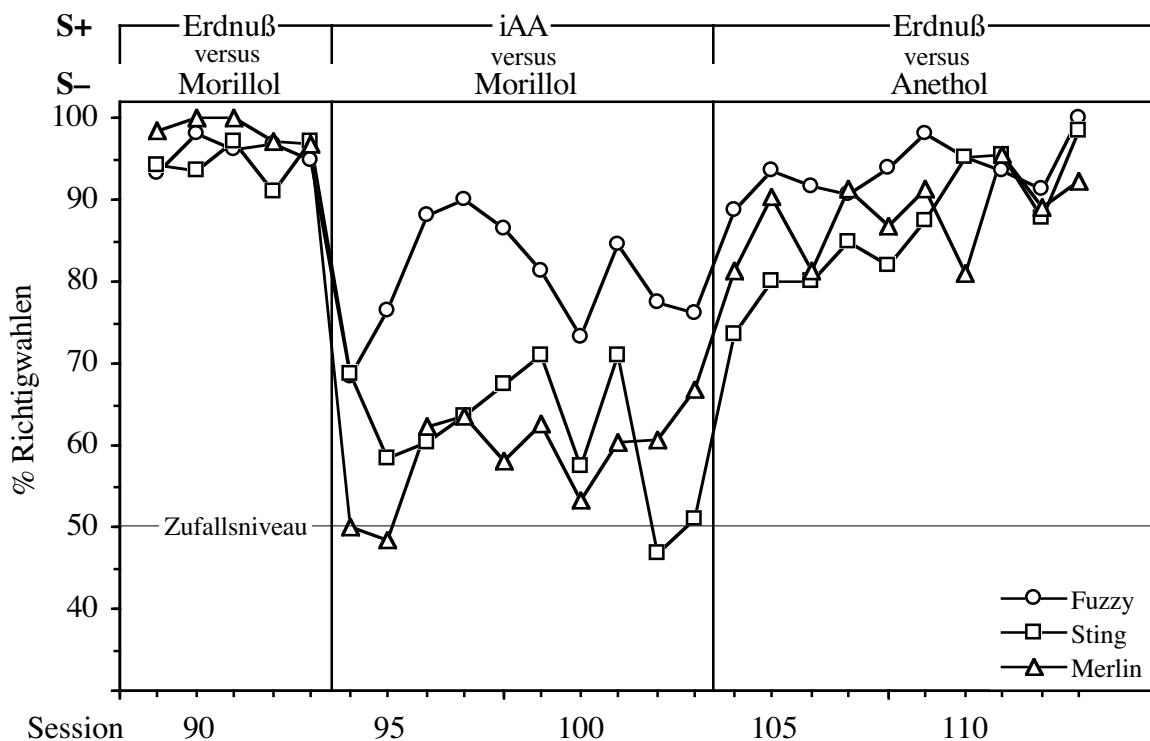


Abbildung 8: Erster Versuch eines (S+)-Stimulustransfers. Der gewohnte positive Duft (S+) Erdnuß wurde in Session 94 gegen den neuen positiven Duftstimulus (S+) iso-Amylacetat (iAA) ausgetauscht. Ab Session 104 wurden die drei Versuchstiere wieder mit der Standarddiskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Anethol (S-) konfrontiert.

Der Austausch des bekannten positiven Duftes (S+) Erdnuß gegen den, den Tieren noch unbekanntem positiven Stimulus (S+) iso-Amylacetat, wurde von Session 93 zu Session 94 vollzogen. Dabei ist bei allen drei Tieren ein deutliches Absinken der Diskriminationsleistungen zu erkennen. Die Leistungen von Merlin (Maximum 66,7 %, Minimum 48,3 % Richtigwahlen) und von Sting (Maximum 71,0 %, Minimum 46 % Richtigwahlen) verblieb während den zehn durchgeführten Sessions (iso-Amylacetat (S+) versus Morillo (S-)) auf niedrigem Niveau. Bei Fuzzy war zu Anfang ein Anstieg seiner Leistungen zu erkennen (Maximum Session 97 = 90,0 % Richtigwahlen). Danach kam es aber wiederum zu einem Absinken seiner Diskriminationsergebnisse.

Fuzzy zeigte bei der geruchlichen Diskrimination von iso-Amylacetat (S+) versus Morillo (S-) zwar ein höheres Leistungsniveau als die anderen beiden Affen, doch auch er konnte nicht an die sehr guten Diskriminationsergebnisse der vorhergehenden Aufgabe Erdnuß (S+) versus Morillo (S-) anknüpfen.

Da nach der Durchführung von zehn Sessions keinerlei Verbesserung der drei Tiere für die olfaktorische Diskrimination von iso-Amylacetat (S+) versus Morillo (S-) zu erkennen war und die Gefahr einer Abdressur bestand, wurden die Tiere ab Session 104 wieder mit der ihnen vertrauten Standard-Diskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Anethol (S-) konfrontiert.

Wie aus der Abbildung 8 hervorgeht, stellte sich bei der Rückkehr zur dieser Standardaufgabe (ab Session 104), wie erhofft, wieder das gewohnt hohe Leistungsniveau der drei Versuchstiere ein.

#### 1.4. Nochmaliger Versuch eines Transfers des positiven Duftstimulus

Für das Absinken des Leistungsniveaus der Versuchstiere bei der Diskriminationsaufgabe iso-Amylacetat (S+) versus Morillo (S-) könnte es zwei Gründe geben: entweder sind die Affen einfach nicht in der Lage, diese beiden Duftstoffe zuverlässig voneinander geruchlich zu unterscheiden, oder aber der erstmalige Austausch des ihnen vertrauten positiven Duftstoffes (S+) Erdnuß verunsicherte die Tiere bei ihren Wahlentscheidungen.

Um diesen Sachverhalt zu untersuchen, wurden die Tiere - wie oben schon erwähnt - mit der ihnen vertrauten Standard-Diskriminationsaufgabe Erdnuß (S+) versus Anethol (S-) wieder auf ihr normalerweise hohes Leistungsniveau gebracht. Danach erfolgte wiederum der Austausch des positiven Duftstimulus Erdnuß (S+) gegen iso-Amylacetat (S+). Der (S-) Stimulus Anethol aus der vorhergehenden Standardaufgabe wurde beibehalten. Die olfaktorische Diskriminationsaufgabe lautete für den (S+)-Transfer diesmal also iso-Amylacetat (S+) versus Anethol (S-) und nicht wie beim ersten, gescheiterten (S+)-Transfer iso-Amylacetat (S+) versus Morillo (S-). In Abbildung 9 ist dieser (S+)-Transfer dargestellt.

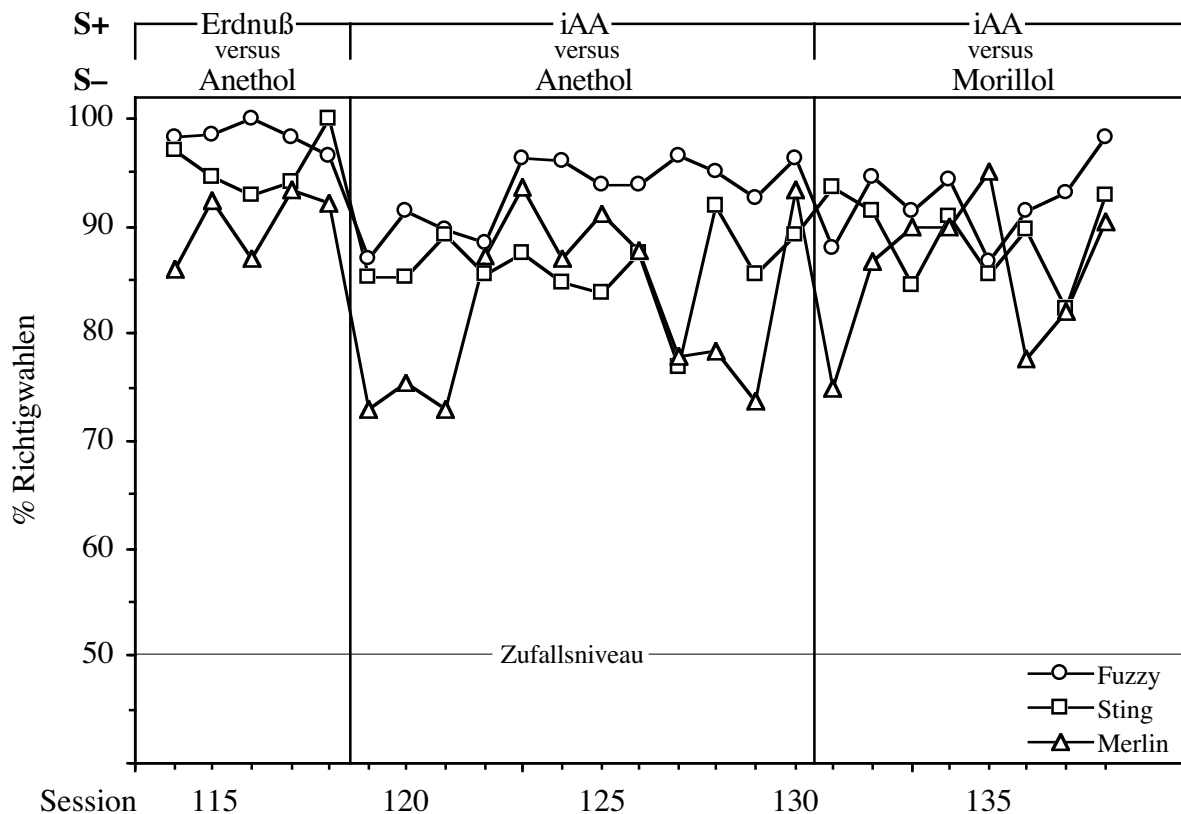


Abbildung 9: Zweiter Versuch eines (S+)-Stimulustransfers, gefolgt von einem (S-) Stimulustransfer. Ab Session 119 wurde der positive Duftstimulus (S+) Erdnuß gegen den positiven Duftstimulus (S+) iso-Amylacetat (iAA) ausgetauscht. In Session 131 wurde der negative Duftstimulus (S-) Anethol durch den negativen Duftstimulus (S-) Morillol ersetzt.

Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, kam es diesmal bei dem Austausch von Erdnuß (S+) gegen iso-Amylacetat (S+) nicht zu einem so deutlichen Abfall der Diskriminationsleistungen, wie es beim ersten (S+)-Transfer der Fall war. Diesmal blieben die Leistungen aller drei Tiere oberhalb von 70 % Richtigwahlen. Sie lagen also deutlich über dem Zufallsniveau.

In Session 130 lagen die Diskriminationsleistungen aller drei Tiere um das 90 % Richtigwahlen-Niveau herum. Die Tiere waren also mit dem iso-Amylacetat als positivem Duftstimulus vertraut. Deshalb konnte nun ein Transfer des negativen Duftstimulus Anethol (S-) zu Morillol (S-) durchgeführt werden.

Aus der Abbildung 9 geht hervor, daß dieser Transfer das Leistungsniveau der Tiere kaum beeinflusste. Die Tiere lösten die ihnen gestellte olfaktorische Diskriminationsaufgabe iso-Amylacetat (S+) versus Morillol diesmal deutlich über dem Zufallsniveau. Nur in zwei Fällen blieb ein Tier (Merlin, Session 131 und 136) unter 80 % Richtigwahlen. Alle anderen Ergebnisse der drei Tiere lagen - oft sogar deutlich - über 80 % Richtigwahlen.

Es zeigte sich also, daß den drei Affen die geruchliche Unterscheidung von iso-Amylacetat (S+) versus Morillol (S-) sehr wohl möglich war. Daß sie diese Aufgabe beim ersten Versuch nicht eindeutig lösen konnten, dürfte also auf die noch ungewohnte Anforderung eines (S+)-Stimulustransfers zurückzuführen sein.

### 1.5. Gleichzeitige (S+)- und (S-)-Transfers

Auf die Diskriminationsaufgabe iso-Amylacetat (S+) versus Morillol (S-) folgte ein nochmaliger (S+)-Stimulustransfer. Die Aufgabe lautete diesmal Cineol (S+) versus Morillol (S-). Wie aus Abbildung 10 hervorgeht, stellte dieser Wechsel des positiven Duftstimulus (S+) kein Problem für die Tiere dar.

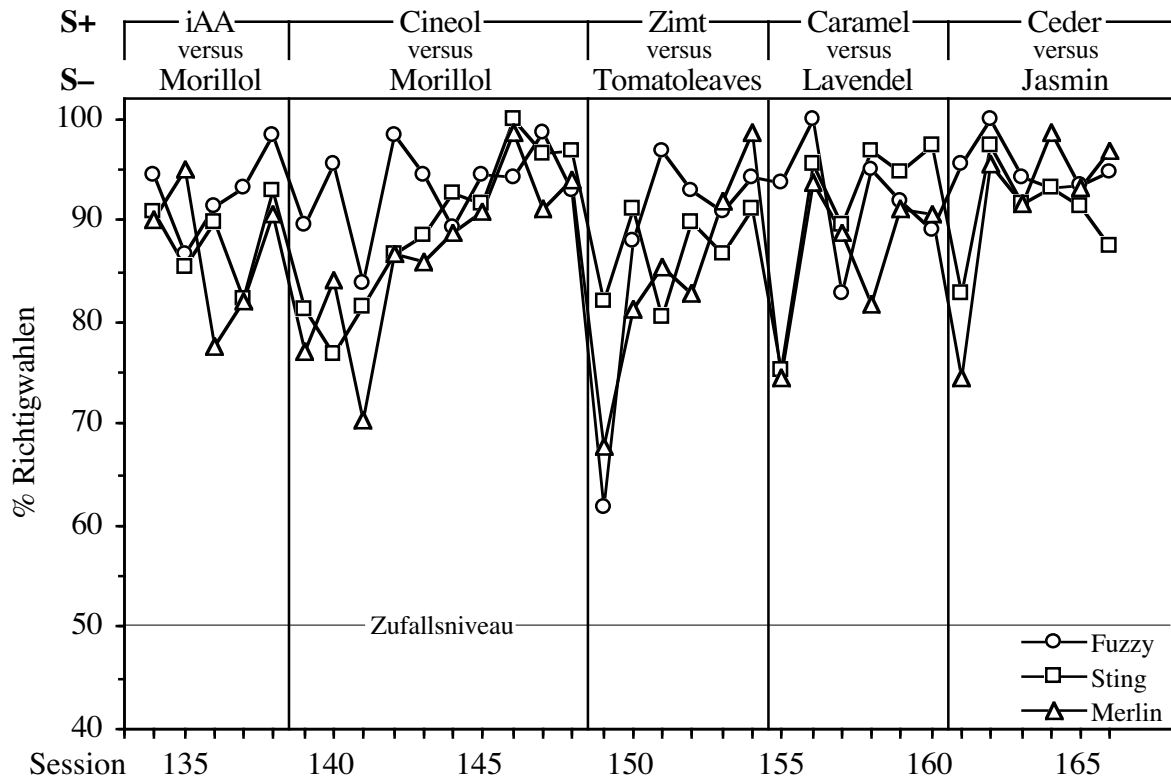


Abbildung 10: Gleichzeitiger Wechsel des positiven (S+) und des negativen (S-) Duftstimulus. Ab Session 149 wurden die drei Versuchstiere mit geruchlichen Diskriminationsaufgaben konfrontiert, bei denen nicht wie bisher jeweils nur der positive (S+), oder der negative (S-) Duftstimulus, sondern beide Düfte simultan ausgetauscht wurden.

In allen bisherigen Versuchen zeigten die Tiere, daß sie sowohl zur Lösung von Diskriminationsaufgaben in der Lage waren, bei denen entweder der positive (S+) oder der negative Duftstimulus (S-) verändert wurde. Um die geruchliche Leistungsfähigkeit der Tiere und ihre Vertrautheit mit der Versuchsmethode auf einem noch höheren „Schwierigkeitsniveau“ zu testen, wurde bei den drei folgenden geruchlichen Diskriminationsaufgaben ein gleichzeitiger Transfer des positiven (S+) und des negativen Duftstimulus (S-) durchgeführt.

Beim ersten derartigen „Doppeltransfer“, wurde Cineol (S+) gegen Zimt (S+) und Morillol (S-) gegen den Duftstoff „Tomatoleaves“ (S-) ausgetauscht.

Wie aus der Abbildung 10 hervorgeht, war dieser Doppeltransfer für die Tiere unproblematisch. Zwar fielen die Leistungen der Tiere bei der geruchlichen Diskrimination von Zimt (S+) versus

Tomatoleaves (S-) in der ersten Session (Session 149) kurzzeitig ab, dennoch lagen alle erbrachten Ergebnisse deutlich über dem Zufallsniveau. Nach dieser ersten Session mit dem neuen Duftpaar lagen sämtliche weiteren Ergebnisse oberhalb von 80 % Richtigwahlen. In knapp 45 % der Fälle erreichten die Tiere sogar mehr als 90 % Richtigwahlen.

Beim nächsten Doppeltransfer wurde der Duftstoff Zimt (S+) gegen Caramel (S+), und Tomatoleaves (S-) gegen Lavendel (S-) ausgetauscht.

Bei diesem zweiten Doppeltransfer (Session 155-160) ergab sich ein Kurvenverlauf, der dem des ersten Doppeltransfers sehr ähnlich war. Auch hier lagen sämtliche olfaktorischen Diskriminationsergebnisse deutlich über dem Zufallsniveau. Darüber hinaus zeigte sich - jedenfalls bei zwei Tieren - wiederum ein kurzes Absinken der Leistungen in der ersten, mit dem neuen Duftstoffpaar (Caramel (S+) versus Lavendel (S-)) durchgeführten Session (Session 155). Wie auch schon beim ersten Doppeltransfer, lagen auch hier alle weiteren Ergebnisse der Tiere nach der ersten Session durchweg über 80 % Richtigwahlen. In über 60 % der Fälle erreichten die Totenkopffaffen mehr als 90 % Richtigwahlen.

Im dritten Doppeltransfer wurde Caramel (S+) gegen Ceder (S+) und Lavendel (S-) gegen Jasmin (S-) ausgetauscht. Wie der Abbildung 10 (Session 161-166) zu entnehmen ist, stellte die geruchliche Unterscheidung von Ceder (S+) und Jasmin (S-) für die drei Tiere ebenfalls kein Problem dar. Sämtliche Ergebnisse aller drei Versuchstiere lagen deutlich über dem Zufallsniveau. Bei Merlin und Sting kam es in der ersten Session (Session 161), die mit dem neuen Duftpaar durchgeführt wurde, erneut zu einem leichten Absinken der Diskriminationsleistungen. Alle weiteren Ergebnisse der Totenkopffaffen lagen über dem 80 % Richtigwahlen-Niveau. In über 80 % der Fälle erreichten sie mehr als 90 % Richtigwahlen.

Nachdem Fuzzy, Sting und Merlin nun sowohl bei den „Einzeltransfer-Aufgaben“ (nur einer der beiden Duftstimuli (S+, beziehungsweise S-) wird pro Aufgabenstellung verändert), als auch bei den „Doppeltransfer- Aufgaben“ (S+ und S- werden gleichzeitig ausgewechselt) konstant gute und zügige geruchliche Diskriminationsleistungen erbrachten, begann ich mit der Durchführung der eigentlichen Hauptversuche.

## 2. Die olfaktorischen Diskriminationsleistungen der Totenkopffaffen in den Hauptversuchen

In der Hauptversuchsphase wurden drei Ziele verfolgt:

1. Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens der Versuchstiere für Aldehyde.
2. Untersuchung des geruchlichen Unterscheidungsvermögens der Versuchstiere für Ketone.
3. Untersuchung des geruchlichen Unterscheidungsvermögens der Versuchstiere für eine Auswahl an verschiedenen enantiomeren Verbindungen.

### 2.1. Aldehyd-Diskrimination

#### 2.1.1. Andressur auf den neuen positiven Duftstimulus Heptanal (S+)

Nach Beendigung der oben dargestellten Anfangsphase begannen die Hauptversuche. Dabei wurde als erstes das geruchliche Unterscheidungsvermögen der Totenkopffaffen für die homologe Reihe der aliphatischen Aldehyde untersucht. Dazu mußten die Tiere auf den neuen, für sie noch unbekanntem positiven Duftstimulus Heptanal (S+) adressiert werden. Folgende vier geruchliche Diskriminationsaufgaben wurden den drei Versuchstieren gestellt:

1. Erdnuß (S+) versus Anethol (S-); (8 Sessions);
2. Transfer auf den neuen positiven Duft: Heptanal (S+) versus Anethol (S-); (6 Sessions);
3. Transfer auf einen bekannten negativen Duft: Heptanal (S+) versus Lavendel (S-); (6 Sessions);
4. Transfer auf die in den Versuchen verwendete „Standardaufgabe“: Heptanal (S+) versus Anethol (S-); (6 Sessions);

Diese Abfolge von geruchlichen Diskriminationsaufgaben stellte sicher, daß alle drei Versuchstiere mit dem Heptanal als neuem (S+) Stimulus gut vertraut waren.

Wie aus Abbildung 11 hervorgeht, stellte dieser Transfer auf den neuen positiven Duftstimulus für die Tiere kein Problem dar. Lediglich in den ersten zwei Sessions (Session 9 und 10) mit dem den Tieren noch unbekanntem Heptanal kam es zu einem kurzen Absinken der Diskriminationsleistungen, wobei selbst hier die Ergebnisse (% Richtigwahlen) noch deutlich über dem Zufallsniveau lagen. Auch die nachfolgenden (S-) Transfers bereiteten den Versuchstieren keinerlei Probleme.



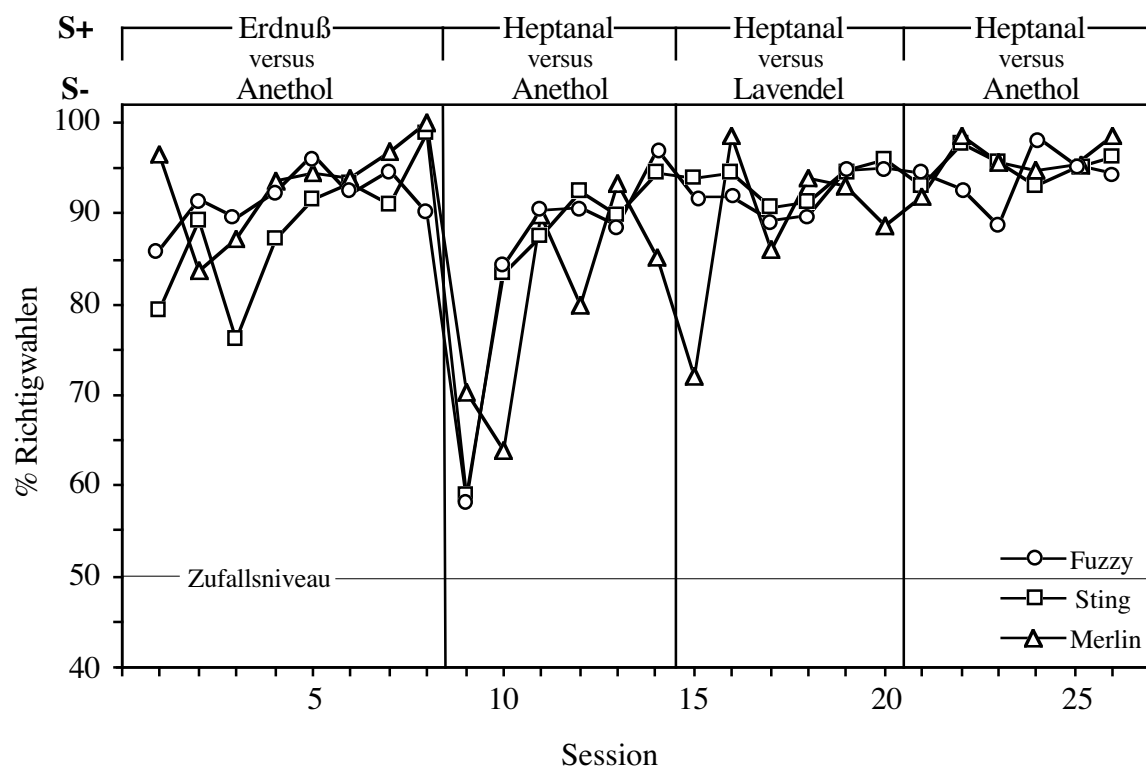


Abbildung 11: Andressur der drei Totenkopffaffen auf den neuen, belohnungsanzeigenden Duft Heptanal (S+). Von Session 9 an wurde dieser neue (S+)-Stimulus eingeführt.

### 2.1.2. Die olfaktorische Diskriminierungsleistung

Im Folgenden soll das grundlegende geruchliche Diskriminationsvermögen der Versuchstiere für die untersuchten Aldehydpaafe aufgezeigt werden und die in diesen Aufgaben erzielten Ergebnisse untereinander und mit der Standardaufgabe verglichen werden.

#### *Das prinzipielle Diskriminierungsvermögen für die verschiedenen Duftpaare*

In den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Aldehyden (ausgehend vom Propanal bis hin zum Undecanal) wurden 10 Duftstoffe in neun Paaren getestet. Dabei diente das Heptanal bei allen neun Duftpaaren stets als positiver Duftstimulus (S+), wohingegen die verbleibenden neun Aldehyde von Duftpaar zu Duftpaar variierten und als negative Duftstimuli (S-) Verwendung fanden.

Ein erster genereller Blick auf Abbildung 12 zeigt, daß die drei Tiere alle ihnen gestellten Diskriminationsaufgaben signifikant über dem Zufallsniveau lösen konnten (Binomialtest,  $p < 0,01$ ). Alle erbrachten Leistungen (bezogen auf das Gesamtergebnis pro Duftpaar und Tier) lagen über 80 % Richtigwahlen. In über 70 % der Fälle wurden sogar mehr als 90 % Richtigwahlen erzielt. Weiterhin zeigte sich, daß sich die Leistungen von Fuzzy, Sting und Merlin einander stets sehr ähnelten. Dies findet seinen Ausdruck darin, daß die Unterschiede zwischen dem „besten“ und dem „schwächsten Tier“ meist weniger als 10 % Richtigwahlen betragen.

Vergleich der gestellten Diskriminationsaufgaben untereinander

In der Abbildung 12 und Abbildung 13 sind die Ergebnisse der drei Versuchstiere Fuzzy, Sting und Merlin für die Aldehyd-Diskrimination dargestellt. Dabei zeigt die Abbildung 12 die Diskriminationsleistung jedes Tieres über vier Sessions (20 Trials) gemittelt. In die Abbildung 13 sind dagegen nur die zwei besten Sessions jedes Tieres eingegangen.

Auf der Ordinate dieser Abbildungen sind die erzielten Ergebnisse in % Richtigwahlen, und auf der Abszisse die als negative (S-) Duftstimuli verwendeten Aldehyde gemäß ihrer Zunahme an Kohlenstoffatomen aufgetragen.

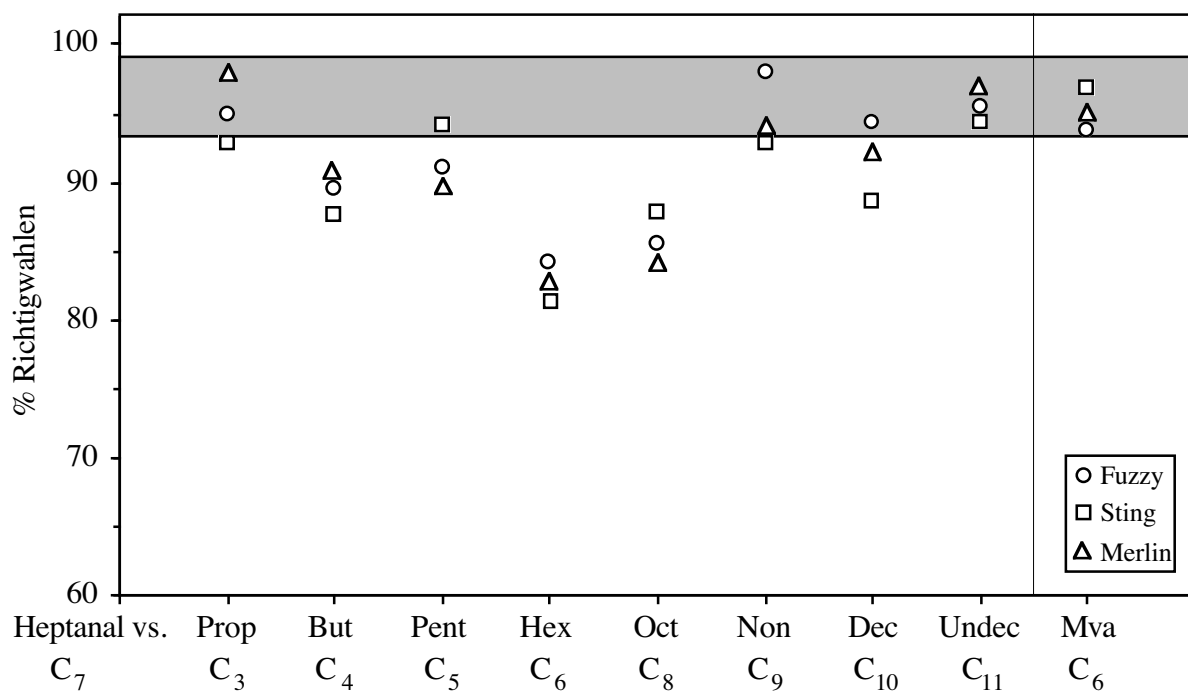


Abbildung 12: „Gesamtergebnisse“ für die geruchliche Diskrimination von Heptanal (S+) versus dem jeweiligen Aldehyd (S-). Dargestellt sind die individuellen Leistungen der drei Tiere in % Richtigwahlen, gemittelt über vier Sessions (= 20 Trials). Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe (Heptanal versus Anethol) erbrachten Ergebnisse dar. Unter den Aldehydnamen ist die zugehörige Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

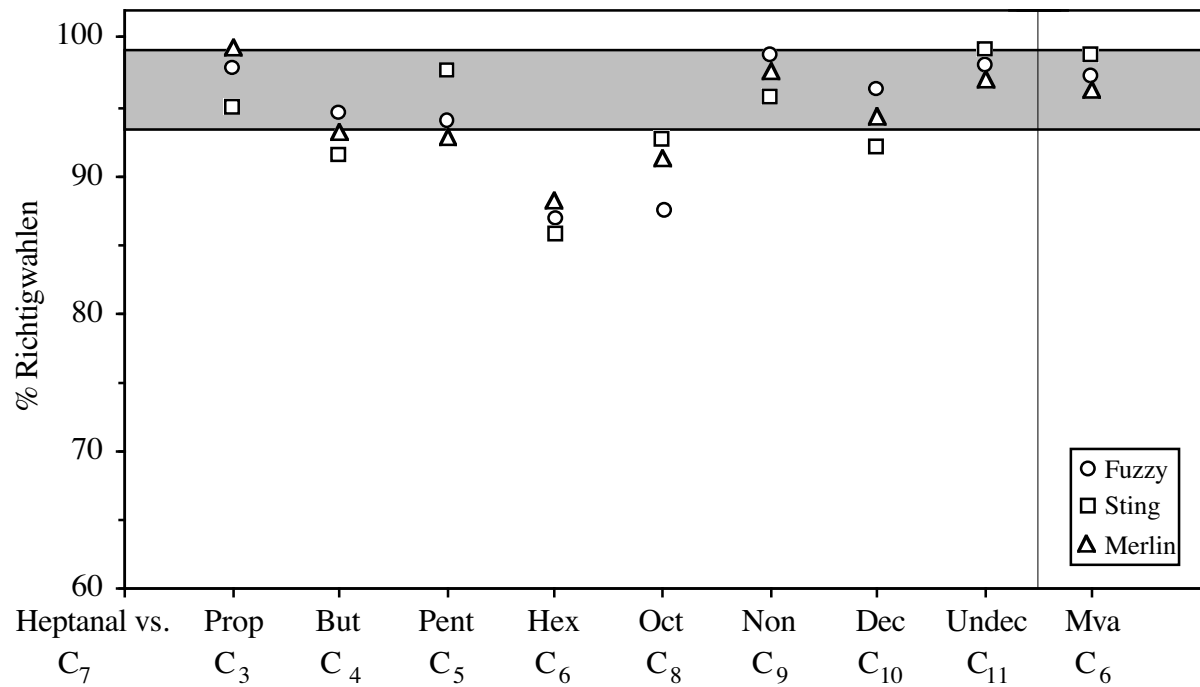


Abbildung 13: „Beste Ergebnisse“ für die geruchliche Diskrimination von Heptanal (S+) versus dem jeweiligen Aldehyd (S-). Dargestellt sind die individuellen Leistungen der drei Tiere in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials). Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe (Heptanal versus Anethol) erbrachten Ergebnisse dar. Unter den Aldehydnamen ist die zugehörige Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

Vergleicht man die Graphen der „Gesamtergebnisse“ und der „besten Ergebnisse“, so kann man bei deren Verlauf nur geringfügige Unterschiede erkennen, wobei der Graph für die „besten Ergebnisse“ natürlich auf einem etwas höheren Niveau verläuft als der der „Gesamtergebnisse“.

Folgende Abbildung soll einen genaueren Überblick über die Unterschiede zwischen den zwei Kategorien „Gesamtergebnisse“ und „beste Ergebnisse“ ermöglichen:

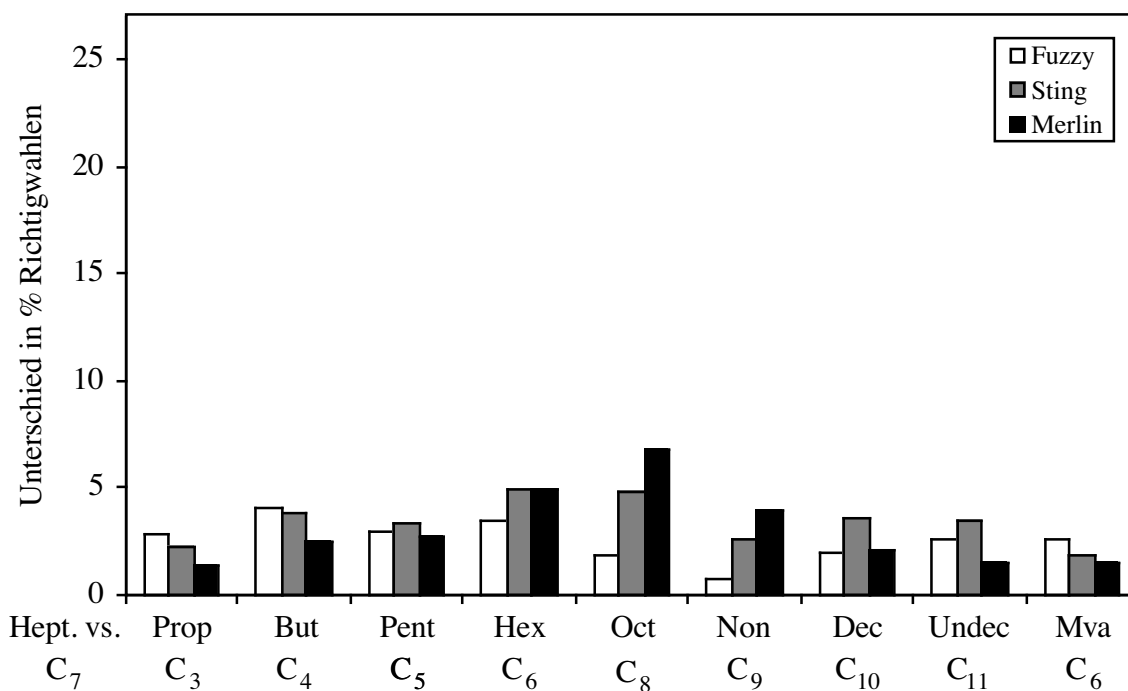


Abbildung 14: Darstellung der Unterschiede (in % Richtigwahlen) zwischen den Gesamtergebnissen (4 Sessions) und den besten Ergebnissen (2 Sessions) jedes Tieres. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

Aus Abbildung 14 geht hervor, daß die Unterschiede zwischen den Gesamtergebnissen und den besten Ergebnissen pro Tier und Duftpaar geringfügig sind. Bei Fuzzy betragen diese Unterschiede im Mittel (= gemittelt über alle neun Duftpaare) nur  $2,6 \pm 0,9$  % Richtigwahlen, bei Sting  $3,4 \pm 1,0$  % Richtigwahlen und bei Merlin  $3,0 \pm 1,8$  % Richtigwahlen.

Insgesamt finden sich also hinsichtlich der zwei unterschiedlichen Betrachtungsweisen der Ergebnisse nur geringe prozentuale Unterschiede zwischen den Leistungen der Tiere. Dies ist ein Zeichen dafür, daß den Tieren in der Regel die geruchliche Unterscheidung zwischen positivem (S+) und negativem Duftstimulus (S-) bereits bei den ersten Kontakten mit einem neuen Duft leicht fiel.

Weiterhin machen die geringen Unterschiede zwischen den beiden Kategorien „Gesamtergebnisse“ und „beste Ergebnisse“ deutlich, daß die geruchlichen Diskriminationsleistungen aller drei Tiere auf einem konstant hohen Leistungsniveau erfolgten. Aufgrund dieses Sachverhalts und um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, werden im Folgenden nur noch die Daten der „besten Ergebnisse“ bei der Darstellung der Diskriminationsleistungen der Versuchstiere verwendet. Die Kategorie „Gesamtergebnisse“ findet bei der weiteren Darstellung der Diskriminationsleistungen also keine Beachtung mehr.

Vergleicht man nun die „besten Ergebnisse“ der einzelnen Aufgaben untereinander, so ist ein Absinken der Diskriminationsleistungen (in % Richtigwahlen) der Tiere vom Propanal, beziehungsweise Undecanal bis hin zum Hexanal zu erkennen. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die zwei Diskriminationsaufgaben Heptanal (S+) versus Pentanal (S-) und Heptanal (S+) versus Nonanal (S-).

Weiterhin zeigt sich ein regelhafter Verlauf der Diskriminationsleistungen: Je strukturell ähnlicher (in Bezug auf die Anzahl der Kohlenstoffatome) die als negative Duftstimuli (S-)

verwendeten Aldehyde dem belohnungsanzeigenden Stimulus Heptanal (S+) waren, desto schwieriger gestaltete sich für die Tiere die geruchliche Unterscheidung des jeweiligen Duftpaares. Für die Tiere leicht zu lösende Aufgaben bestanden also jeweils aus der geruchlichen Diskrimination des Heptanals (S+) versus eines von diesem strukturell (bezüglich der Anzahl der Kohlenstoffatome) deutlich unterschiedlichen Aldehydes (S-), wie zum Beispiel die Diskrimination Heptanal (S+) versus Propanal (S-) oder Undecanal (S-).

Der in der Abbildung 13 eingezeichnete graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe erbrachten Resultate dar. Dabei zeigt sich, daß die Ergebnisse der oben beschriebenen „leicht zu lösenden“ Aufgaben im Bereich dieses grauen Balkens zu finden sind, wohingegen die Ergebnisse der „schwieriger zu lösenden“ Aufgaben unterhalb dieses Balkens liegen.

Eine Sonderstellung bei der Betrachtung der hier vorliegenden Ergebnisse nimmt der 2-Methyl-Valeraldehyd (Mva) ein. In der Abbildung 13 sind auf der Abszisse die einzelnen Aldehyde gemäß der Zunahme an Kohlenstoffatomen von links nach rechts aufgetragen. Der ganz rechts abgebildete 2-Methyl-Valeraldehyd folgt mit seinen sechs Kohlenstoffatomen nicht dieser Anordnung, denn dieser Aldehyd unterscheidet sich von den anderen untersuchten Aldehyden nicht nur in der Anzahl seiner Kohlenstoffatome (Ausnahme: Hexanal), sondern auch in seiner Struktur. Bei ihm handelt es sich um kein lineares, sondern um ein verzweigtes Molekül (Methylgruppe am zweiten Kohlenstoffatom). Obwohl der 2-Methyl-Valeraldehyd genauso wie das Hexanal aus insgesamt sechs Kohlenstoffatomen aufgebaut ist, gestaltete sich die geruchliche Unterscheidung von Heptanal (S+) versus 2-Methyl-Valeraldehyd (S-) für die Tiere deutlich einfacher als die von Heptanal (S+) versus Hexanal (S-).

Insgesamt betrachtet gehörte die olfaktorische Unterscheidung von Heptanal (S+) versus 2-Methyl-Valeraldehyd (S-) zu den für die Tiere leicht zu lösenden Aufgaben. Dies zeigt, daß nicht nur die Anzahl an Kohlenstoffatomen eines Aldehydes, sondern auch die sterische Anordnung dieser Atome einen Einfluß auf die Geruchsqualität der jeweiligen Substanz hat.

*Interindividuelle Unterschiede in der Diskriminationsleistung*

Da jedes der drei Versuchstiere sein eigenes Leistungsniveau bei den Diskriminationsaufgaben zeigte, sollen im Folgenden die individuell erzielten Ergebnisse der Affen für jede gestellte Aufgabe verglichen werden. Dazu dient die Tabelle 10. Hierfür wurden den individuellen Leistungen für die jeweilige Diskriminationsaufgabe Punkte zugeteilt. Das Tier, das bei der jeweils untersuchten Aufgabe den höchsten Prozentsatz an Richtigwahlen erreichte, erhielt drei, das Zweitbeste zwei und das Tier mit dem schlechtesten Ergebnis nur einen Punkt:

Heptanal versus	Fuzzy		Sting		Merlin	
	% RW	Punkte	% RW	Punkte	% RW	Punkte
Propanal	97,8	2	95,0	1	99,3	3
Butanal	94,5	3	91,5	1	93,1	2
Pentanal	93,8	2	97,5	3	92,9	1
Hexanal	86,8	2	86,3	1	87,7	3
Octanal	87,5	1	92,6	3	91,2	2
Nonanal	98,7	3	95,7	1	97,8	2
Decanal	96,3	3	92,1	1	94,3	2
Undecanal	98,0	2	98,6	3	97,8	1
Mva	96,8	2	98,8	3	96,4	1
<i>Punktsumme</i>		20		17		17
<b>Rangplatz</b>		<b>1</b>		<b>2</b>		<b>2</b>

Tabelle 10: Darstellung der „Rangplätze“ der einzelnen Tiere. Die Leistungen (in % Richtigwahlen = „% RW“) der Tiere für jedes Duftpaar wurden untereinander verglichen und mittels einer Punkteskala (siehe Text) bewertet. Grundlage für diese Tabelle waren die unter dem Begriff „beste Ergebnisse“ zusammengefaßten Daten.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die drei Tiere alle ihnen gestellten olfaktorischen Diskriminationsaufgaben auf hohem Leistungsniveau, nämlich mit durchwegs mehr als 85 % Richtigwahlen, lösen konnten. Dabei erreichte Fuzzy im Mittel die besten Ergebnisse. Auch Sting und Merlin zeigte bei allen Aufgaben gute Leistungen, schnitten aber geringfügig schlechter als Fuzzy ab.

Untersucht man die Diskriminationsergebnisse genauer, ist festzustellen, daß das Absinken, beziehungsweise Ansteigen der Richtigwahlleistungen der drei Tiere fast immer parallel zueinander erfolgte. Geringfügige Abweichungen bezüglich dieser Tatsache finden sich nur beim Übergang von Heptanal (S+) versus Butanal (S-) zu Heptanal (S+) versus Pentanal (S-) (die Diskriminationsleistungen von Fuzzy und Merlin nehmen geringfügig ab, wohingegen die von Sting ansteigen).

Die folgende Abbildung 15 zeigt eine Zusammenfassung der Diskriminationsergebnisse der drei Totenkopffaffen für die einzelnen Versuche. Hierzu wurden die Ergebnisse aller Tiere für das jeweilige Aldehydpaar einbezogen und der Mittelwert für die zwei besten Sessions pro Duftpaar gebildet.

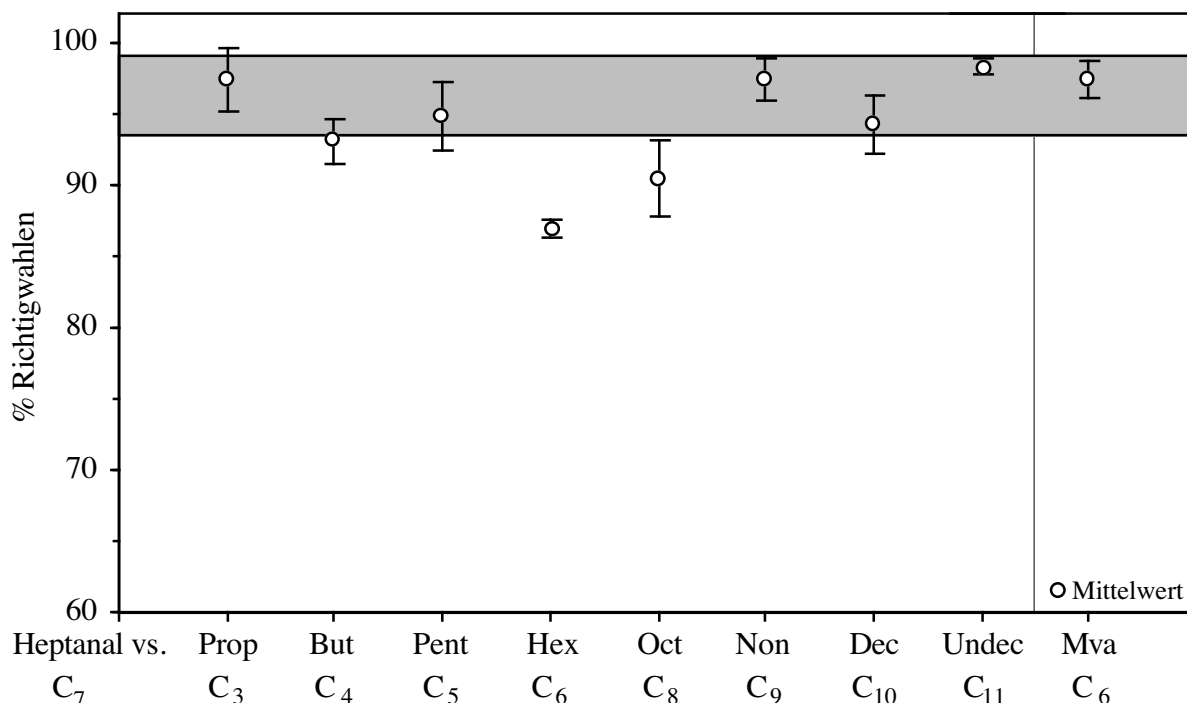


Abbildung 15: Mittelwert der "besten Ergebnisse" für die Diskrimination von Heptanal (S+) versus dem jeweiligen Aldehyd (S-). Dargestellt ist der statistische Mittelwert und die Standardabweichung der zwei besten Ergebnisse jedes der drei Tiere für das jeweilige Duftpaar (3 Tiere á 2 Sessions = 30 Trials). Unter den Aldehydnamen ist die zugehörige Kohlenstoffatomanzahl des jeweiligen Moleküls angegeben. Der graue Balken stellt den Mittelwert ± Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe (Heptanal versus Anethol) erbrachten Ergebnisse dar. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

Die in der Abbildung 15 eingezeichneten Standardabweichungen geben Auskunft über die Ähnlichkeit der Leistungen der Tiere bei den verschiedenen Diskriminationsaufgaben. Diese Standardabweichungen erreichen bei den Mittelwerten der „besten Ergebnisse“ maximal  $\pm 2,6$  % Richtigwahlen (Heptanal (S+) versus Octanal (S-)). Aufgrund der geringen Standardabweichungen läßt sich feststellen, daß alle drei Versuchstiere ein ähnlich hohes Leistungsniveau bei der Bewältigung der neun verschiedenen Diskriminationsaufgaben zeigten.

In der Abbildung nehmen die % Werte an erzielten Richtigwahlen vom Propanal, beziehungsweise Undecanal zum Hexanal hin ab. Das heißt, je strukturell ähnlicher die einzelnen Duftpaare (bezüglich der Anzahl an Kohlenstoffatomen) einander waren, desto schwieriger gestaltete sich ihre geruchliche Unterscheidung. Ausnahmen hiervon ergaben sich nur in zwei Fällen:

1. Beim Übergang von der Diskriminationsaufgabe Heptanal (S+) versus Butanal (S-) zu Heptanal (S+) versus Pentanal (S-). Hierbei kam es zu einem leichten Anstieg der Diskriminationsleistungen. Dennoch lagen im Mittel die Ergebnisse der Diskrimination von Heptanal (S+) versus Pentanal (S-) unterhalb der von Heptanal (S+) versus Propanal (S-) und oberhalb von Heptanal (S+) versus Hexanal (S-).

2. Beim Übergang von der Diskriminationsaufgabe Heptanal (S+) versus Decanal (S-) zu Heptanal (S+) versus Nonanal (S-). Hierbei kam es ebenfalls zu einem leichten Anstieg der Diskriminationsleistungen. Dennoch lagen im Mittel die Ergebnisse der Diskrimination von Heptanal (S+) versus Nonanal (S-) unterhalb der von Heptanal (S+) versus Undecanal (S-) und oberhalb von Heptanal (S+) versus Octanal (S-).

Wenn man sich nochmals den „wannenförmigen“ Verlauf des Graphen (ausgehend vom Propanal und vom Undecanal hin zum Hexanal) genauer betrachtet, ist es interessant festzustellen, daß gerade die beiden Aldehyde (S-), die sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um zwei Kohlenstoffatome unterscheiden (Pentanal, beziehungsweise Nonanal), diesem Verlauf nicht entsprechen. Durch den Anstieg der Leistungen (Mittelwerte) der Tiere bei diesen zwei Diskriminationsaufgaben, wird der wannenförmige Verlauf des Graphen unterbrochen.

#### *Vergleich der erzielten Diskriminationsergebnisse mit der Standardaufgabe*

Wie schon im Material- und Methodenteil dargestellt, wurden die Tiere während der Hauptdresurphase in festen Intervallen mit der sogenannten Standardaufgabe - also mit einer ihnen hoch vertrauten geruchlichen Diskriminationsaufgabe - konfrontiert. Vor der Durchführung der drei verschiedenen Testreihen wurden die Totenkopffaffen auf die jeweilige Standardaufgabe adressiert. Diese bestand bei den Aldehydversuchen aus der geruchlichen Diskrimination von Heptanal (S+) versus Anethol (S-).

Die Standardaufgabe wurde jeweils nach Beendigung der Versuche mit einem Duftpaar - also nach vier Sessions - durchgeführt. Aus allen in der Standardaufgabe erzielten Ergebnissen wurde der Mittelwert und die zugehörige Standardabweichung errechnet. Dabei ergab sich für die Standardaufgabe der Aldehydversuchsreihe ein statistischer Mittelwert von  $96,2 \pm 2,8$  % Richtigwahlen. Diese Daten bilden die Grundlage für den in die Abbildung 12, Abbildung 13 und Abbildung 15 eingezeichneten grauen Balken.



### *Vergleich der Standardaufgabe mit den besten Ergebnissen*

Grundlage für diesen Vergleich ist die Abbildung 13 (Seite 40).

Anhand der Tabelle 11 soll das Standardaufgabenniveau mit den in den Versuchen zur Aldehyd-Diskrimination erbrachten besten Ergebnissen (2 Sessions pro Tier) verglichen werden.

Heptanal versus	Anzahl C-Atome	Fuzzy	Sting	Merlin
Propanal	3			
Butanal	4			
Pentanal	5			
Hexanal	6			
Octanal	8			
Nonanal	9			
Decanal	10			
Undecanal	11			
2-Methylvaleraldehyd	6			

Tabelle 11: Vergleich des Standardaufgabenniveaus mit den „besten Ergebnissen“. Graue Tabellenzellen kennzeichnen Aufgaben, bei denen die Tiere das Standardaufgabenniveau erreichten. In die Spalte „Anzahl C“ ist die Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls eingetragen.

Die Tabelle verdeutlicht, welche der von den drei Tieren erbrachten besten olfaktorischen Diskriminationsleistungen im Bereich des Standardaufgabenniveaus (93,4 % bis 99 % Richtigwahlen) liegen.

Die Leistungen Merlins liegen bei der Diskriminationsaufgabe Heptanal (S+) versus Propanal (S-) oberhalb des grauen Balkens. Der Grund hierfür ist, daß für die Tabelle 11 nur die zwei besten Sessions jedes Tieres berücksichtigt wurden, aber bei der Berechnung des Standardaufgabenniveaus alle vorliegenden Daten mit einbezogen wurden.

Insgesamt findet sich folgende Tendenz: für die Tiere „leicht“ zu lösende olfaktorische Diskriminationsaufgaben (z.B. Heptanal (S+) versus Undecanal (S-), oder Heptanal (S+) versus 2-Methylvaleraldehyd, S-) liegen innerhalb des Standardaufgabenniveaus, „schwieriger“ zu lösende Aufgaben ( z.B. Heptanal (S+) versus Hexanal (S-), oder Heptanal (S+) versus Octanal, S-) finden sich dagegen unterhalb.

### *Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome*

Die in meiner Dissertation verwendeten Aldehyde unterschieden sich voneinander in der Anzahl ihrer Kohlenstoffatome und - im Falle des 2-Methylvaleraldehyds - in deren Anordnung. Mittels der Abbildung 16 soll das geruchliche Unterscheidungsvermögen der drei Totenkopffaffen nur bezüglich der Unterschiede in der Länge der Kohlenstoff-Ketten untersucht werden. Die Diskriminationsaufgabe Heptanal (S+) versus dem 2-Methylvaleraldehyd (S-) fand in diesem Fall also keine Beachtung.

Geht man vom Heptanal (S+), das aus sieben Kohlenstoffatomen aufgebaut ist, aus, unterscheiden sich die anderen, als negative Duftstimuli (S-) verwendeten Aldehyde, von ihm um ein, zwei, drei oder vier Kohlenstoffatome. Es lassen sich also vier diskrete Gruppe bilden:

1. Hexanal (S-) und Octanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um ein Kohlenstoffatom:  $\Delta C$  1;
2. Pentanal (S-) und Nonanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um zwei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  2;
3. Butanal (S-) und Decanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um drei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  3;
4. Propanal (S-) und Undecanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um vier Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  4.

Jede dieser vier Gruppen besteht also aus zwei Aldehyden.

Für die folgende Abbildung 16 wurde aus den Versuchsergebnissen (Mittelwerte in % Richtigwahlen) der zwei Aldehyde jeder Gruppe - jeweils versus dem Heptanal (S+) - der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

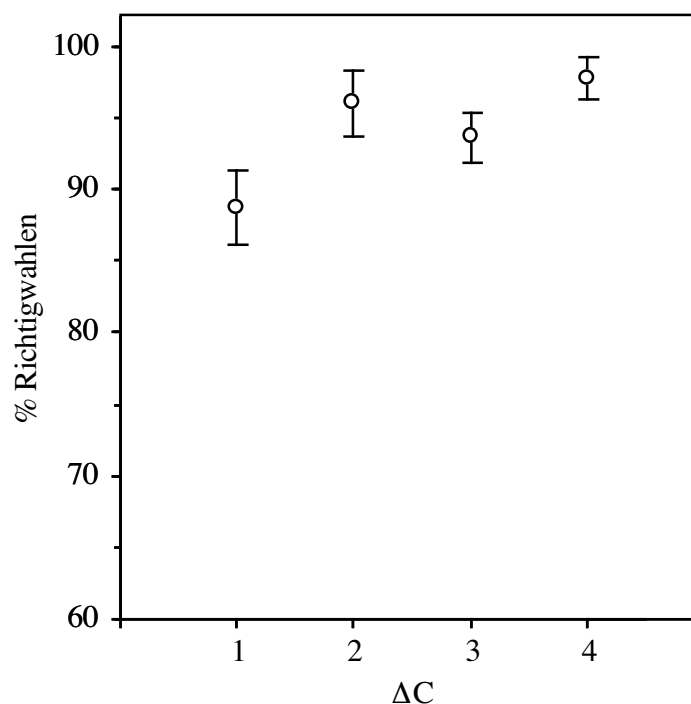


Abbildung 16: Darstellung der Diskriminationsleistungen in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung. Weitere Erläuterungen siehe Text.

Aus der Abbildung läßt sich entnehmen, daß sich für die drei Versuchstiere diejenigen Diskriminationsaufgaben am schwierigsten gestalteten, bei denen sich das Heptanal (S+) von den anderen, als negativen Stimuli verwendeten Aldehyden, nur um ein Kohlenstoffatom unterschied ( $\Delta C$  1). Am einfachsten zu lösen war für die Tiere dagegen die geruchliche Unterscheidung von Heptanal (S+) versus den Aldehyden der  $\Delta C$  4-Gruppe (S-).

Weiterhin ist eine Abnahme der Diskriminationsergebnisse von der  $\Delta C$  4-Gruppe hin zur  $\Delta C$  3-Gruppe zu erkennen. Ein deutlicher Unterschied im Sinne einer Abnahme der Richtigwahlleistungen findet man auch zwischen den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und denen der  $\Delta C$  1-Gruppe. Unterbrochen wird das Absinken der Diskriminationsleistungen von der  $\Delta C$  4-Gruppe zu der  $\Delta C$  1-Gruppe nur durch die Ergebnisse der  $\Delta C$  2-Gruppe. Dabei liegen die Resultate der  $\Delta C$  2-Gruppe oberhalb derer der  $\Delta C$  3-Gruppe, aber auch noch unterhalb derer der  $\Delta C$  4-Gruppe. Weiterhin finden sich die Diskriminationsleistungen der  $\Delta C$  2-Gruppe deutlich oberhalb derer der  $\Delta C$  1-Gruppe.

Die statistische Untersuchung der einzelnen Gruppen ergab folgende Zusammenhänge:

Die Ergebnisse der  $\Delta C$  1-Gruppe (MW= 88,7  $\pm$  2,6 % RW) unterscheiden sich auf dem 1 %-Niveau (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ) signifikant von denen aller anderen Gruppen. Dagegen unterscheiden sich - ebenfalls auf dem 1 %-Niveau - die Resultate der  $\Delta C$  2- (MW= 96,1  $\pm$  2,3 % RW),  $\Delta C$  3- (MW= 93,6  $\pm$  1,8 % RW) und  $\Delta C$  4- (MW= 97,8  $\pm$  1,5 % RW) Gruppen untereinander *nicht* signifikant.

#### *Überprüfung der Ergebnisse auf einen möglichen Lernerfolg*

In der weiter oben dargestellten Abbildung 14, Seite 41, sind die Unterschiede (in % Richtigwahlen) zwischen den Gesamtergebnissen und den zwei besten Ergebnissen pro Duftpaar und Tier dargestellt. Aus dieser Abbildung geht hervor, daß die Unterschiede zwischen den Gesamtergebnissen und den besten Ergebnissen pro Tier und Duftpaar nur gering sind. Insgesamt finden sich hinsichtlich dieser zwei verschiedenen Betrachtungsweisen nur geringe prozentuale Unterschiede in den Leistungen der Tiere. Anders ausgedrückt kann man also sagen, daß bei der Aldehyd-Diskrimination den Tieren in der Regel die geruchliche Unterscheidung zwischen positivem (S+) und negativem (S-) Duftstimulus bereits bei den ersten Kontakten mit einem neuen Duft leicht fiel.

Dieser Sachverhalt läßt sich mittels Abbildung 17 noch weiter verdeutlichen. Dargestellt sind die über alle neun Diskriminationsaufgaben gemittelten Ergebnisse der jeweils ersten, zweiten, dritten und vierten Session jedes Versuchstieres.

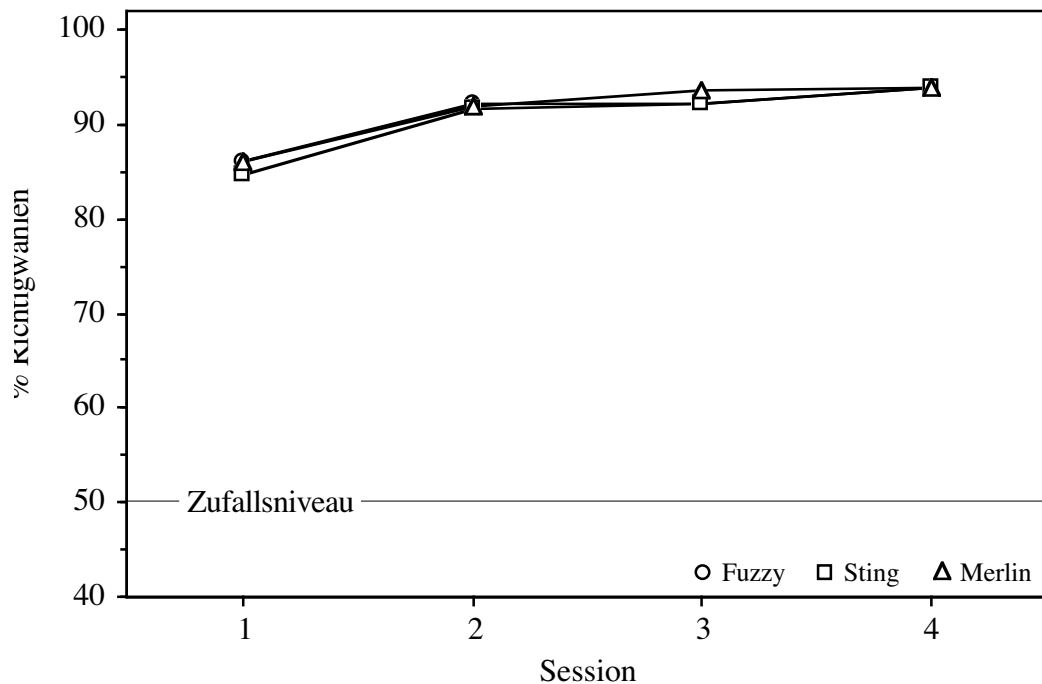


Abbildung 17: Lernkurve für die durchschnittliche Diskriminationsleistung pro Session. Dargestellt sind die über alle neun Duftpaare gemittelten individuellen Dressurergebnisse in % Richtigwahlen, die pro Session erreicht wurden.

Auffällig an Abbildung 17 ist die hohe Übereinstimmung der „Lernkurven“ aller drei Tiere. Bei Fuzzy liegen die Werte zwischen 86,1 (1. Session) und 93,9 % Richtigwahlen (4. Session), bei Sting zwischen 84,8 (1. Session) und 94,0 % Richtigwahlen (4. Session) und bei Merlin zwischen 86,1 (1. Session) und 93,9 % Richtigwahlen (4. Session).

Bei allen drei Versuchstieren kommt es nach der ersten Session zu einem geringfügigen Anstieg der Diskriminationsleistungen. Dieser leichte Anstieg ist aber weniger auf etwaige Lerneffekte, sondern vielmehr auf die „Neugier“, die eine mit einem neuen Duft imprägnierte künstliche Nuß hervorruft und damit zu ein paar „falsch positiven Entscheidungen“ führt, zurückzuführen. Da diese „Neugierde“ nur von kurzer Dauer ist, bleiben die Diskriminationsleistungen aller drei Tiere ab der zweiten Session weitestgehend konstant.

Die Diskriminationsfähigkeit der Versuchstiere beruht also hauptsächlich auf ihrem guten geruchlichen Unterscheidungsvermögen und nicht etwa auf einem Auswahlverfahren, das zuerst auf „Versuch und Irrtum“ basiert und in der Folge durch Lernvorgänge verbessert wird. Wären Mechanismen wie „Lernen“ an dem Auswahlverfahren beteiligt, so müßten sich die Resultate von Session zu Session und nicht nur von der ersten zur zweiten Session deutlich verbessern.

Das 80 % Richtigwahlen-Niveau

Wie schon bei früheren Untersuchungen zur geruchlichen Unterscheidungsfähigkeit der Totenkopffaffen, wurde als ein weiteres Maß für die Schwierigkeit einer zu lösenden Aufgabe gewählt, in welcher der vier pro Duftpaar durchgeführten Sessions ein Tier erstmals das 80 % Richtigwahlen-Niveau erreichte. Die Abbildung 18 gibt diesen Sachverhalt für die Aldehydstudie wieder.

	nie									
S e s s i o n	4.									
	3.									
	2.		□		○ □ △	△		□		
	1.	○ □ △	○ △	○ □ △		○ □	○ □ △	○ △	○ □ △	○ □ △
	Hept vs	Prop	But	Pent	Hex	Oct	Non	Dec	Undec	Mva
	C <sub>7</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>	C <sub>11</sub>	C <sub>6</sub>
	○ Fuzzy   □ Sting   △ Merlin									

Abbildung 18: Leistungsniveau für die Diskrimination der im Versuch verwendeten neun Duftpaare. Dargestellt ist, in der wievielten Session ein Versuchstier erstmals 80 % Richtigwahlen erreichte. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

Es ist ersichtlich, daß alle drei Versuchstiere spätestens in der zweiten Session in der Lage waren, die ihnen gestellten Aufgaben mit über 80 % Richtigwahlen zu lösen. Bei denjenigen Aufgaben, bei denen sich die als negative Duftstimuli (S-) verwendeten Aldehyde deutlich vom Heptanal (S+) unterschieden (= Heptanal (S+) versus Propanal (S-), Heptanal (S+) versus Undecanal (S-) und Heptanal (S+) versus dem Methylvaleraldehyd, S-), erreichten alle Tiere schon in der ersten Session mehr als 80 % Richtigwahlen. Das gleiche gilt für die Diskrimination von Heptanal (S+) versus Pentanal (S-) und Heptanal (S+) versus Nonanal (S-).

Bei den Diskriminationsaufgaben Heptanal (S+) versus Butanal (S-) und Heptanal (S+) versus Decanal (S-) erreichten Fuzzy und Merlin in der ersten, Sting in der zweiten Session das 80 % Niveau. Dagegen lagen die Leistungen von Fuzzy und Sting bei der Diskrimination von Heptanal (S+) versus Octanal (S-) schon in der ersten, die von Merlin erst in der zweiten Session über 80 % Richtigwahlen.

Wie weiter oben schon dargestellt, erzielten die Tiere bei der Diskrimination vom Heptanal (S+) versus Hexanal (S-) die niedrigsten Richtigwahlleistungen. Parallel dazu findet sich, daß alle drei Totenkopffaffen gerade bei dieser Aufgabe das 80 % Richtigwahlen-Niveau erst in der zweiten Session erreichten.

Bezüglich des Schwierigkeitsgrades der gestellten Aufgaben ist festzustellen, daß obwohl die als negative Duftstimuli (S-) verwendeten Aldehyde den Versuchstieren zu Beginn der Versuche unbekannt waren, die Tiere bei allen neun Diskriminationsaufgaben das 80 % Niveau erreichten. In mehr als drei Viertel aller Fälle (77,7 %) geschah dieses schon in der ersten, in den restlichen Fällen in der zweiten Session.

## 2.2. Keton-Diskrimination

Nach Beendigung der Aldehyd-Versuchsreihe, wurde als nächstes das geruchliche Unterscheidungsvermögen der Totenkopffaffen für Ketone untersucht.

### 2.2.1. Andressur auf den neuen positiven Duftstimulus 2-Heptanon (S+)

Zu Beginn der zweiten Versuchsreihe wurden die drei Versuchstiere auf den neuen positiven Duftstimulus 2-Heptanon (S+) adressiert werden. Hierzu wurden folgende zwei Diskriminationsaufgaben gestellt:

1. 2-Heptanon (S+) versus Anethol (S-); (10 Sessions);
2. 2-Heptanon (S+) versus Lavendel (S-); (6 Sessions);

In Abbildung 19 sind die Ergebnisse dieser zwei Diskriminationsaufgaben graphisch dargestellt:

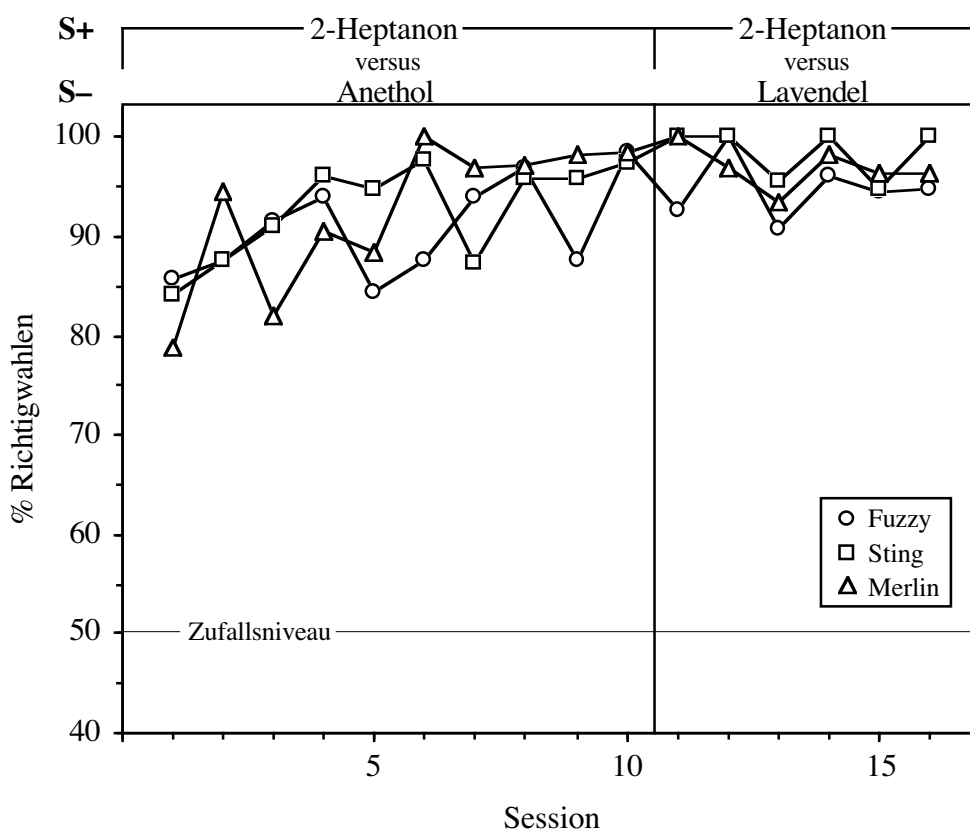


Abbildung 19: Andressur der drei Totenkopffaffen auf den neuen, belohnungsanzeigenden Duft 2-Heptanon (S+).

Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, war der Transfer auf den neuen positiven Duftstimulus 2-Heptanon (S+) für die Totenkopffaffen unproblematisch. Alle von den drei Versuchstieren erzielten Leistungen lagen von Anfang an deutlich oberhalb des Zufallsniveaus. Nur in den ersten Sessions mit dem, den Tieren noch unbekanntem 2-Heptanon (S+) lagen die Resultate noch etwas niedriger als im weiterem Verlauf. Spätestens bei der Diskriminationsaufgabe 2-Heptanon (S+) versus Lavendel (S-) lagen die Leistungen aller drei Tiere konstant oberhalb von 90 % Richtigwahlen. Somit konnte mit den Hauptversuchen zur Keton-Diskrimination begonnen werden.

### 2.2.2. Die olfaktorische Diskriminationsleistung

Im Folgenden soll das geruchliche Diskriminationsvermögen der Versuchstiere für die untersuchten Keton-Duftpaare aufgezeigt werden und die in diesen Aufgaben erzielten Ergebnisse untereinander und mit der Standardaufgabe verglichen werden.

#### *Das prinzipielle Diskriminationsvermögen für die verschiedenen Duftpaare*

In den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Ketonen wurden insgesamt 14 verschiedene Duftstoffe in 13 Paaren getestet. Neben der homologen Reihe von Ketonen ausgehend vom 2-Butanon bis hin zum 2-Undecanon, fanden dabei auch die dazu isomeren Ketonformen 3-Pentanon, 3-Hexanon, 3-Heptanon, 3-Octanon, 4-Heptanon sowie 5-Nonanon als negative Duftstimuli (S-) Verwendung. Bei allen Duftpaaren bildete das 2-Heptanon stets den positiven Duftstimulus (S+).

Ein erster, genereller Blick auf die Abbildung 20 (Seite 54) zeigt, daß die drei Versuchstiere alle ihnen gestellten Aufgaben signifikant über dem Zufallsniveau zu lösen vermochten (Binomialtest,  $p < 0,01$ ). Alle erbrachten Leistungen (bezogen auf das Gesamtergebnis pro Duftpaar und Tier) lagen über 80 % Richtigwahlen. In über vier Fünftel der Fälle wurden sogar mehr als 90 % Richtigwahlen erzielt.

Darüber hinaus läßt sich bei einem Vergleich der individuellen Diskriminationsleistungen der drei Versuchstiere erkennen, daß nur geringe Unterschiede zwischen den erreichten Ergebnissen bestehen. So betragen die Unterschiede zwischen den Leistungen des „besten“ und des „schlechtesten“ Tieres maximal 7,3 % Richtigwahlen.

#### *Vergleich der gestellten Diskriminationsaufgaben untereinander*

In den Abbildung 20 und Abbildung 21 sind die Ergebnisse der drei Versuchstiere Fuzzy, Sting und Merlin für die Keton-Diskrimination dargestellt. Dabei zeigt die Abbildung 20 (Gesamtergebnisse) die Ergebnisse (% Richtigwahlen) jedes Tieres über vier Sessions (20 Trials) gemittelt. In die Abbildung 21 sind dagegen nur die zwei besten Sessions (10 Trials) eingegangen.

Auf der Ordinate dieser Abbildungen sind die erzielten Ergebnisse in % Richtigwahlen, auf der Abszisse die als negative Duftstimuli (S-) verwendeten Ketone gemäß ihrer Zunahme an Kohlenstoffatomen aufgetragen.



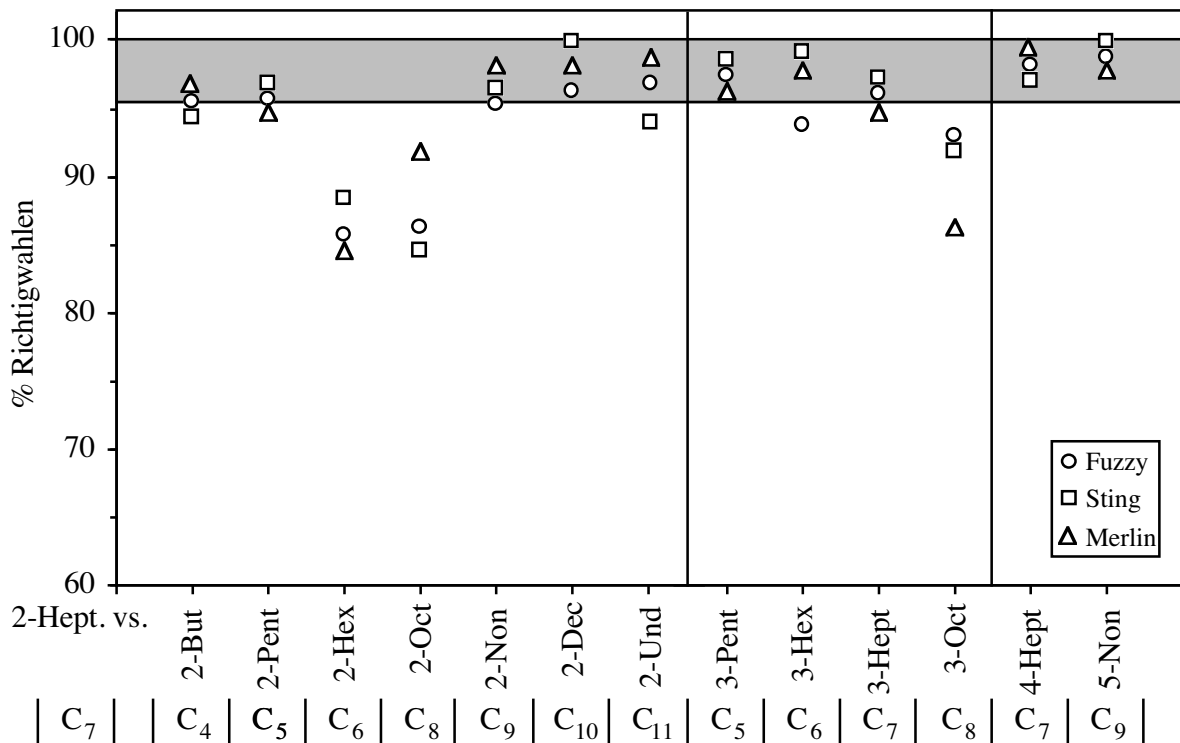


Abbildung 20: „Gesamtergebnisse“ für die geruchliche Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus dem jeweiligen Keton (S-). Dargestellt sind die individuellen Leistungen der drei Tiere in % Richtigwahlen, gemittelt über vier Sessions (= 20 Trials). Unter den Keton-Namen ist die Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17)

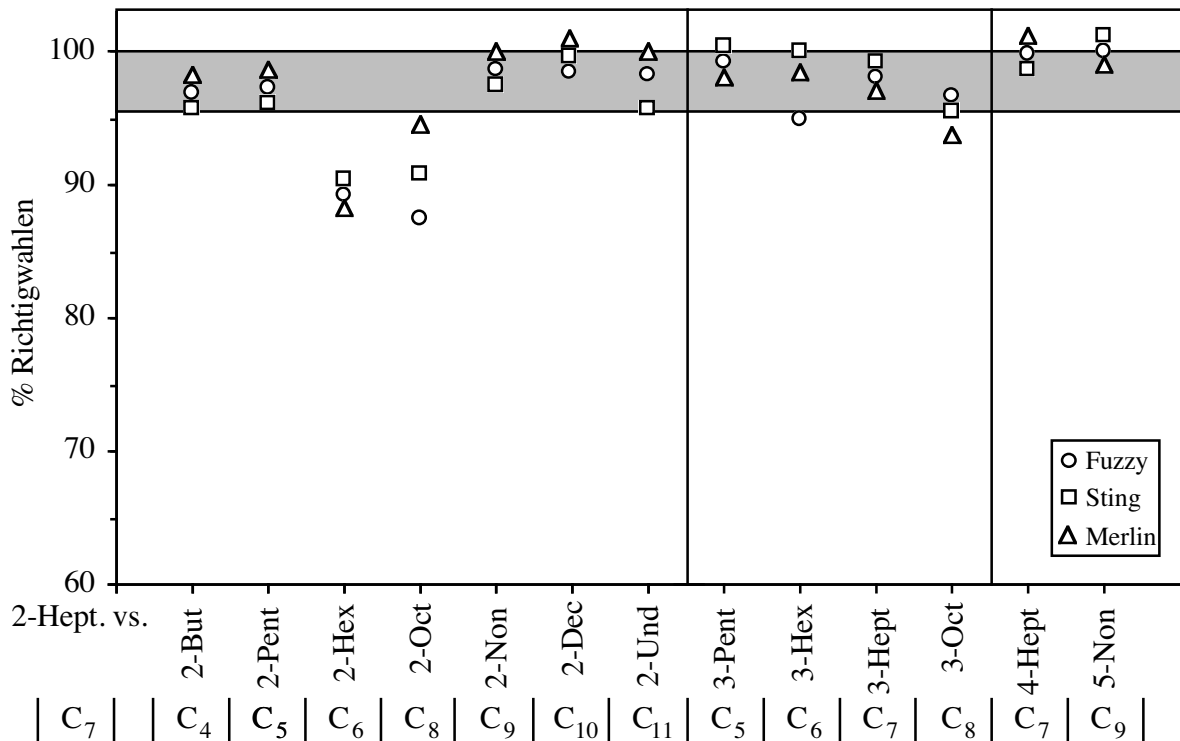


Abbildung 21: „Beste Ergebnisse“ für die geruchliche Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus dem jeweiligen Keton (S-). Dargestellt sind die individuellen Leistungen der drei Tiere in % Richtigwahlen, gemittelt über die zwei besten Sessions (= 10 Trials). Unter den Keton-Namen ist die Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17)

Der in die Abbildungen Abbildung 20 und Abbildung 21 eingezeichnete graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe (2-Heptanon vs. Anethol) erbrachten Ergebnisse dar.

Betrachtet man beide Abbildungen, so ist zu erkennen, daß der Kurvenverlauf beider Graphen weitgehend identisch ist, wobei der Graph der „besten Ergebnisse“ natürlich auf einem etwas höheren Niveau verläuft als der der „Gesamtergebnisse“.

Folgende Abbildung soll einen genaueren Vergleich der beiden Kategorien „Gesamtergebnisse“ und „beste Ergebnisse“ für die individuellen Diskriminationsleistungen der drei Versuchstiere ermöglichen.

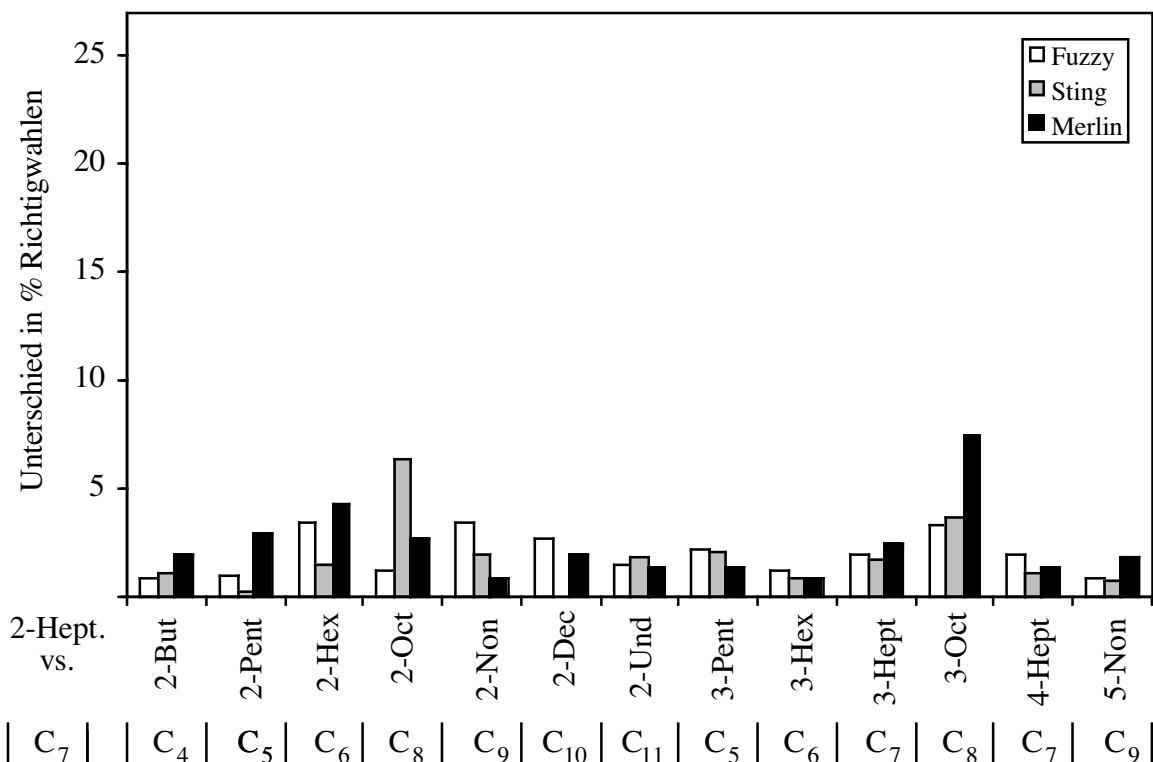


Abbildung 22: Darstellung der Unterschiede (in % Richtigwahlen) zwischen den Gesamtergebnissen (4 Sessions pro Tier und Duftpaar) und den besten Ergebnissen (2 Sessions pro Tier und Duftpaar). Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17)

Aus der Abbildung 22 läßt sich entnehmen, daß die Unterschiede hinsichtlich der zwei Kategorien „Gesamtergebnisse“ und „beste Ergebnisse“ nur geringfügig sind. Bei Fuzzy betragen diese Unterschiede im Mittel (= gemittelt über alle 13 Duftpaare)  $2,0 \pm 1,0$  % Richtigwahlen, bei Sting  $1,8 \pm 1,7$  % Richtigwahlen und bei Merlin  $2,4 \pm 1,8$  % Richtigwahlen.

Diese geringen Unterschiede machen deutlich, daß die geruchlichen Diskriminationsleistungen aller drei Versuchstiere auf einem konstant hohen Leistungsniveau erfolgten. Aufgrund dieses Sachverhalts und um unnötige Wiederholungen zu vermeiden, werden im Folgenden nur noch die Daten der „besten Ergebnisse“ bei der Darstellung der Diskriminationsleistungen der drei Tiere verwendet. Die Kategorie „Gesamtergebnisse“ findet also keine weitere Beachtung mehr.

Vergleicht man nun die „besten Ergebnisse“ der einzelnen Aufgaben untereinander, zeigen sich für den Bereich der homologen Reihe der Ketone, ausgehend vom 2-Butanon bis hin zum 2-Undecanon, folgende zwei Gesichtspunkte:

1. Die Diskriminationsaufgaben 2-Heptanon (S+) versus 2-Butanon (S-), 2-Heptanon (S+) versus 2-Pentanon (S-), 2-Heptanon (S+) versus 2-Nonanon (S-), 2-Heptanon (S+) versus 2-Decanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 2-Undecanon (S-) wurden von allen drei Tieren auf fast identisch hohem Niveau (> 90 % Richtigwahlen) gelöst. Die geruchliche Diskrimination zwischen diesen Duftpaaren, bei denen sich der positive (S+) und der jeweilige negative Duftstimulus (S-) um **zwei oder mehr** Kohlenstoffatome voneinander unterschieden, war für die Tiere also ein Leichtes.
2. Die Diskriminationsaufgaben 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-) wurden von allen drei Tieren ebenfalls deutlich oberhalb des Zufallsniveaus gelöst. Im Vergleich zu den oben aufgeführten Aufgaben waren ihre Leistungen bei diesen zwei Aufgaben jedoch deutlich niedriger. 2-Hexanon (S-) und 2-Octanon (S-) unterscheiden sich vom 2-Heptanon (S+) nur um **ein** Kohlenstoffatom. Diese strukturelle Ähnlichkeit der in diesen zwei Duftpaaren verwendeten Ketone erschwert anscheinend ihre geruchliche Unterscheidung.

Bezüglich der Diskriminationsaufgaben mit den isomeren Ketonformen ist festzustellen, daß ihre korrekte Lösung für alle drei Versuchstiere unproblematisch war. Hierbei lagen sämtliche „besten Ergebnisse“ der Tiere über 90 % Richtigwahlen. Selbst bei den zwei Aufgaben, bei denen beide Duftstimuli des jeweiligen Duftpaares die gleiche Anzahl an Kohlenstoffatomen besitzen (2-Heptanon versus 3-Heptanon und 2-Heptanon versus 4-Heptanon) kommt es zu keinem Absinken der Diskriminationsleistungen. Es zeigt sich also ein deutlicher Effekt der sterischen Anordnung der Ketogruppe auf die geruchliche Qualität von Duftstoffen.

Der in die Abbildung 21 eingezeichnete graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe (2-Heptanon versus Anethol) erbrachten Leistungen dar. Es zeigt sich, daß fast alle Ergebnisse innerhalb oder nahe an diesem grauen Balken liegen. Ausnahmen hiervon finden sich nur bei der geruchlichen Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-), 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-), und für Merlin bei 2-Heptanon (S+) versus 3-Octanon (S-). Alle anderen Aufgaben waren für die Tiere so leicht zu lösen, daß sie das Standardaufgabenniveau fast immer erreichen konnten.

### *Interindividuelle Unterschiede in der Diskriminationsleistung*

In diesem Unterpunkt sollen die individuell erzielten Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der Keton-Diskrimination für jede gestellte Aufgabe untereinander verglichen werden. Hierzu dient Tabelle 12, für die den individuellen Leistungen der Tiere für die jeweilige Diskriminationsaufgabe Punkte zugeteilt wurden. Das Tier, das bei der jeweils zu untersuchenden Aufgabe den höchsten Prozentsatz an Richtigwahlen erreichte, erhielt drei, das zweitbeste zwei und das Tier mit dem schlechtesten Ergebnis nur einen Punkt (bei einer Übereinstimmung der jeweiligen Prozentwerte, war die Gesamtzahl an erfolgten Richtigwahlen für die Punkteverteilung ausschlaggebend).

2-Heptanon versus	Fuzzy		Sting		Merlin	
	% RW	Punkte	% RW	Punkte	% RW	Punkte
2-Butanon	96,5	2	95,9	1	97,8	3
2-Pentanon	97,3	2	96,7	1	98,2	3
2-Hexanon	89,1	2	89,9	3	88,9	1
2-Octanon	87,5	1	90,8	2	94,5	3
2-Nonanon	99,0	2	98,2	1	99,1	3
2-Decanon	99,0	1	100,0	3	100,0	2
2-Undecanon	98,3	2	95,8	1	100,0	3
3-Pentanon	99,3	2	100,0	3	98,2	1
3-Hexanon	95,0	1	100,0	3	98,5	2
3-Heptanon	98,1	2	99,0	3	97,2	1
3-Octanon	96,2	3	95,5	2	93,7	1
4-Heptanon	100,0	3	98,6	1	100,0	2
5-Nonanon	100,0	2	100,0	3	100,0	1
<i>Punktsumme</i>		25		27		26
<b>Rangplatz</b>		<b>3</b>		<b>1</b>		<b>2</b>

Tabelle 12: Darstellung der „Rangplätze“ der einzelnen Tiere. Die Leistungen (in %-Richtigwahlen = „% RW“) der Tiere für jedes Duftpaar wurden untereinander verglichen und mittels einer Punkteskala (siehe Text) bewertet. Grundlage für diese Tabelle waren die unter dem Begriff „beste Ergebnisse“ zusammengefaßten Daten.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die drei Tiere alle ihnen gestellten olfaktorischen Diskriminationsaufgaben auf hohem Leistungsniveau, nämlich mit durchwegs mehr als 80 % Richtigwahlen, lösen konnten. In mehr als vier Fünftel der Fälle lagen die Ergebnisse sogar oberhalb von 90 % Richtigwahlen. Zusätzlich ist darauf hinzuweisen, daß das Leistungsniveau der drei Versuchstiere Sting, Merlin und Fuzzy mit 27, 26, beziehungsweise 25 Punkten fast identisch war. Das bedeutet, daß es bei der Substanzgruppe der Ketone keine ausgeprägten Unterschiede in den individuellen Riechleistungen der drei Totenkopffaffen gab.

Die folgende Abbildung 23 zeigt eine Zusammenfassung der Diskriminationsergebnisse der drei Totenkopffaffen für die einzelnen Duftpaare. Hierzu wurden die Ergebnisse der zwei besten Sessions pro Duftpaar aller drei Tiere für das jeweilige Ketonpaar einbezogen und dann der Mittelwert gebildet.

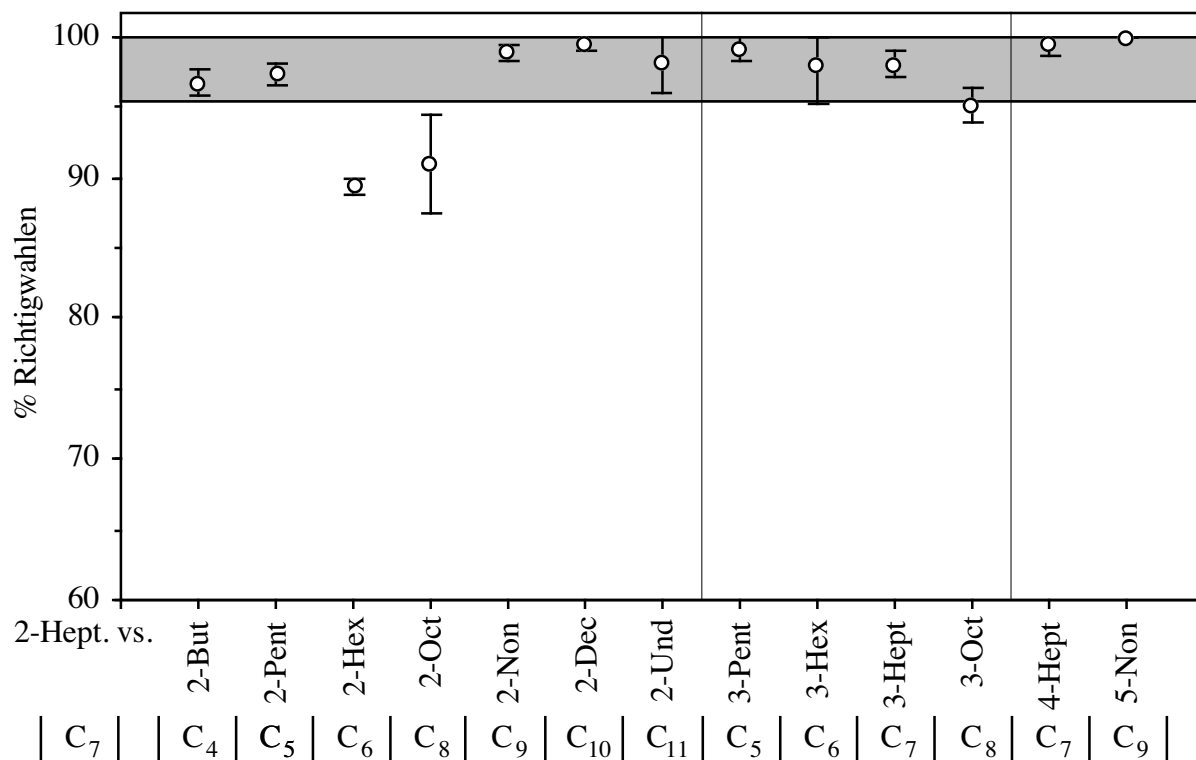


Abbildung 23: Mittelwert der "besten Ergebnisse" für die Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus dem jeweiligen Keton (S-). Dargestellt ist der statistische Mittelwert und die Standardabweichung der zwei besten Ergebnisse jedes der drei Tiere für das jeweilige Duftpaar (3 Tiere á 2 Sessions = 30 Trials). Unter den Keton-Namen ist die zugehörige Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17)

Die in der Abbildung eingezeichneten Standardabweichungen geben Auskunft über die Ähnlichkeit der Leistungen der Tiere in den verschiedenen Diskriminationsaufgaben. Diese Standardabweichungen erreichten bei den Mittelwerten der besten Ergebnisse maximal  $\pm 3,5$  % Richtigwahlen (2-Heptanon versus 2-Octanon). Aufgrund der geringen Standardabweichungen läßt sich feststellen, daß alle drei Versuchstiere bei der Bewältigung der 13 verschiedenen Diskriminationsaufgaben ein ähnlich hohes Leistungsniveau zeigten.

Bezüglich der in der Abbildung 23 dargestellten Mittelwerte der besten Ergebnisse zeigt sich für den Bereich der homologen Reihe vom 2-Butanon (S-) bis hin zum 2-Undecanon (S-), daß fünf der insgesamt sieben Mittelwerte über 96 % Richtigwahlen liegen. Nur die Mittelwerte der zwei Aufgaben 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-) liegen mit 89,3 %, beziehungsweise 90,9 % Richtigwahlen etwas niedriger. Die Tatsache, daß sich das 2-Hexanon (S-) und das 2-Octanon (S-) vom 2-Heptanon (S+) nur jeweils um ein Kohlenstoffatom unterscheiden und somit eine hohe strukturelle Übereinstimmung besteht, findet seinen Ausdruck also im Absinken der Richtigwahlleistungen der drei Versuchstiere.

Weitere Diskriminationsaufgaben wurden mit sechs Duftstoffpaaren durchgeführt, die zum einen wiederum das 2-Heptanon als positiven Duftstimulus und zum anderen jeweils ein zur getesteten homologen Reihe isomeres Keton als negativen Stimulus enthielten. Dabei zeigte sich, daß alle sechs Aufgaben im Mittel mit mehr als 95 % Richtigwahlen gelöst wurden. Im Bereich der homologen Reihe waren es die zwei Aufgaben 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-), die für die Tiere am schwierigsten zu lösen waren. Interessant ist, daß die Duftpaare mit den entsprechenden isomeren Ketonformen, also dem 3-Hexanon (S-) und dem 3-Octanon (S-), im Mittel mit höheren Richtigwahlleistungen unterschieden wurden.

Besonders hervorzuheben sind weiterhin die zwei Diskriminationsaufgaben 2-Heptanon (S+) versus 3-Heptanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 4-Heptanon (S-). Bei diesen Aufgaben stimmten die zwei Stimuli des jeweiligen Duftpaares in der Anzahl ihrer Kohlenstoffatome überein. Der Unterschied zwischen den Molekülen beruht lediglich auf der sterischen Anordnung ihrer Ketogruppen. Wie der Abbildung 23 zu entnehmen ist, stellte die korrekte Lösung dieser zwei Diskriminationsaufgaben für die Tiere keinerlei Problem dar. Bei beiden Aufgaben erreichten die Totenkopffaffen im Mittel mehr als 98 % Richtigwahlen.

Insgesamt betrachtet zeigt sich also, daß sowohl die Anzahl der in einem Molekül enthaltenen Kohlenstoffatome, als auch die sterische Anordnung der Keto-Gruppe einen deutlichen Einfluß auf die geruchliche Unterscheidbarkeit von aliphatischen Ketonen haben.

#### *Vergleich der erzielten Diskriminationsergebnisse mit der Standardaufgabe*

Die Standardaufgabe bei der Ketonversuchsreihe bestand aus der geruchlichen Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus Anethol (S-). Wie schon bei den Aldehyd-Versuchen wurden zwei Sessions (10 Trials) mit der Standardaufgabe jeweils nach Beendigung der Versuche mit einem Duftpaar - also nach vier Sessions (20 Trials) - durchgeführt. Aus allen in der Standardaufgabe erzielten Ergebnissen wurde der Mittelwert und die zugehörige Standardabweichung errechnet. Dabei ergab sich für die Standardaufgabe der Ketonversuche ein statistischer Mittelwert von  $97,7 \pm 2,3$  % Richtigwahlen. Diese Daten bilden die Grundlage für den in den Abbildung 20, Abbildung 21 und Abbildung 23 eingezeichneten grauen Balken.

Da die Tiere mit der Standardaufgabe vollends vertraut waren und ihre korrekte Lösung für sie einfach war, kann man davon ausgehen, daß alle anderen Ergebnisse der Keton-Diskrimination, die im Bereich des Balkens liegen, auf ebenfalls „leicht“ zu lösende geruchliche Diskriminationsaufgaben zurückzuführen sind. Ergebnisse, die unterhalb des grauen Balkens verzeichnet sind, stehen dagegen für „schwieriger“ zu lösende Aufgaben.

Im Folgenden sollen nun die Ergebnisse der Standardaufgabe mit den besten Ergebnissen der Keton-Diskrimination verglichen werden. Ausgangspunkt hierfür ist die Abbildung 21, Seite 54.

Die folgende Tabelle soll den Vergleich der Standardaufgabe mit den besten Ergebnissen erleichtern:

2-Heptanon versus	Anzahl C-Atome	Fuzzy	Sting	Merlin
2-Butanon	4			
2-Pentanon	5			
2-Hexanon	6			
2-Octanon	8			
2-Nonanon	9			
2-Decanon	10			
2-Undecanon	11			
3-Pentanon	5			
3-Hexanon	6			
3-Heptanon	7			
3-Octanon	8			
4-Heptanon	7			
5-Nonanon	9			

Tabelle 13: Vergleich des Standardaufgabenniveaus mit den „besten Ergebnissen“. Graue Tabellenzellen kennzeichnen Aufgaben, bei denen die Tiere das Standardaufgabenniveau erreichten. In die Spalte „Anzahl C“ ist die Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls eingetragen.

Aus Tabelle 13 geht hervor, daß die Ergebnisse der Tiere bei der Keton-Diskrimination in 31 von 39 Fällen im Bereich des Standardaufgabenniveaus (= 95,4 % bis 100 % Richtigwahlen) lagen. Nur bei den zwei geruchlichen Diskriminationsaufgaben 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-) lagen alle drei Tiere unterhalb des Standardaufgabenniveaus. Jeweils ein Tier konnte bei der Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus 3-Hexanon (S-), beziehungsweise 2-Heptanon (S+) versus 3-Octanon (S-) das Standardaufgabenniveau - wenn auch nur knapp - nicht erreichen.

Insgesamt betrachtet, lag also die deutliche Mehrzahl an Ergebnissen im Bereich des Standardaufgabenniveaus, wobei die darunter liegenden Resultate dieses Niveau nur knapp (maximal um 7,9 % Richtigwahlen) unterschritten.

Anders ausgedrückt: die meisten geruchlichen Diskriminationsaufgaben waren für die Tiere leicht zu lösen. Nur bei den oben erwähnten Aufgaben, bei denen die Ergebnisse unterhalb des Standardaufgabenniveaus lagen, gestaltete sich diese Unterscheidung für die Tiere etwas schwieriger.

#### *Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome*

Die hier verwendeten Ketone unterscheiden sich in der Anzahl ihrer Kohlenstoffatome und/oder in der sterischen Anordnung der Ketogruppe am Molekül. Mittels der Abbildung 24 soll das geruchliche Unterscheidungsvermögen der drei Totenkopffaffen für Ketone nur bezüglich der Unterschiede der Kohlenstoff-Kettenlänge untersucht werden. Die insgesamt sechs Diskriminationsaufgaben, die mit isomeren Ketonformen durchgeführt wurden, fanden dabei keine Beachtung.

Geht man vom 2-Heptanon (S+), das aus sieben Kohlenstoffatomen aufgebaut ist, aus, unterscheiden sich die anderen, als negative Duftstimuli (S-) verwendeten Ketone, von diesem um ein, zwei, drei oder vier Kohlenstoffatome. Es lassen sich also vier diskrete Gruppen bilden:

1. 2-Hexanon (S-) und 2-Octanon (S-) unterscheiden sich vom 2-Heptanon (S+) in ihrer Kettenlänge um ein Kohlenstoffatom:  $\Delta C$  1;
2. 2-Pentanon (S-) und 2-Nonanon (S-) unterscheiden sich vom 2-Heptanon (S+) in ihrer Kettenlänge um zwei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  2;
3. 2-Butanon (S-) und 2-Decanon (S-) unterscheiden sich vom 2-Heptanon (S+) in ihrer Kettenlänge um drei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  3;
4. 2-Undecanon (S-) unterscheidet sich vom 2-Heptanon (S+) in seiner Kettenlänge um vier Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  4;

Die Gruppen  $\Delta C$  1,  $\Delta C$  2 und  $\Delta C$  3 bestehen also aus jeweils *zwei* Ketonen. Für die Abbildung 24 wurde aus den Versuchsergebnissen der zwei Ketone (Mittelwerte in % Richtigwahlen) jeder dieser drei Gruppen - jeweils versus 2-Heptanon (S+) - der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

Bezüglich der  $\Delta C$  4 Gruppe ist darauf hinzuweisen, daß für ihre Untersuchung nur das 2-Undecanon zu Verfügung stand. Daher sind die Versuchsergebnisse der Diskriminationsaufgabe 2-Heptanon (S+) versus 2-Undecanon (S-) direkt in die folgende Abbildung eingegangen.

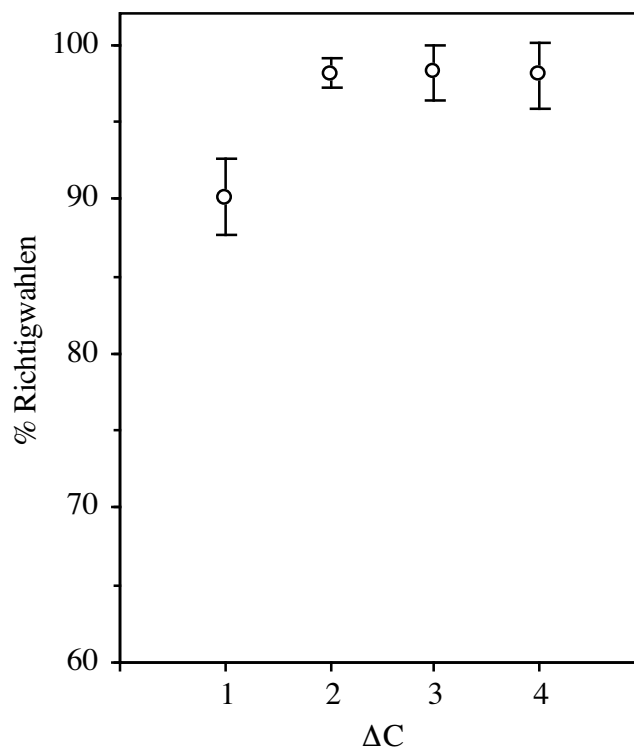


Abbildung 24: Darstellung der Diskriminationsleistungen in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der besten Ergebnisse (2 Sessions pro Tier und Duftpaar).



In Abbildung 24 ist zu erkennen, daß die drei Gruppen  $\Delta C$  2 (MW= 98,1 % RW),  $\Delta C$  3 (MW= 98,2 % RW) und  $\Delta C$  4 (MW= 98,0 % RW) fast auf identisch hohem Niveau liegen. Auch eine statistische Überprüfung (Wilcoxon;  $p > 0,05$ , für alle Paare) zeigt, daß diese drei Gruppen sich nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Darüber hinaus ergab die statistische Überprüfung aber, daß sich die Ergebnisse der eben genannten drei Gruppen signifikant von denen der  $\Delta C$  1-Gruppe (MW= 90,1 % RW) unterscheiden (Wilcoxon;  $p < 0,01$ , für alle Paare). Das heißt, die Ketone der  $\Delta C$  2,  $\Delta C$  3 und  $\Delta C$  4-Gruppen waren vom 2-Heptanon (S+) signifikant leichter zu unterscheiden als die beiden Ketone der  $\Delta C$  1-Gruppe.

#### *Überprüfung der Ergebnisse auf einen möglichen Lernerfolg*

Aus der weiter oben dargestellten Abbildung 22 (Seite 55) geht hervor, daß die Unterschiede zwischen den Gesamtergebnissen und den besten Ergebnissen pro Tier und Duftpaar nur gering sind. Insgesamt finden sich hinsichtlich dieser zwei verschiedenen Betrachtungsweisen nur geringe prozentuale Unterschiede in den Leistungen der Tiere. Wie auch schon bei der Aldehyd-Versuchsreihe kann man auch bei der Keton-Diskrimination daher davon ausgehen, daß den Tieren in der Regel die geruchliche Unterscheidung zwischen positivem (S+) und negativem (S-) Duftstimulus bereits bei den ersten Kontakten mit einem neuen Duft leicht fiel.

Dieser Sachverhalt läßt sich mittels Abbildung 25 noch verdeutlichen. Dargestellt sind die über alle 13 Diskriminationsaufgaben gemittelten Ergebnisse der jeweils ersten, zweiten, dritten und vierten Session jedes Versuchstieres.

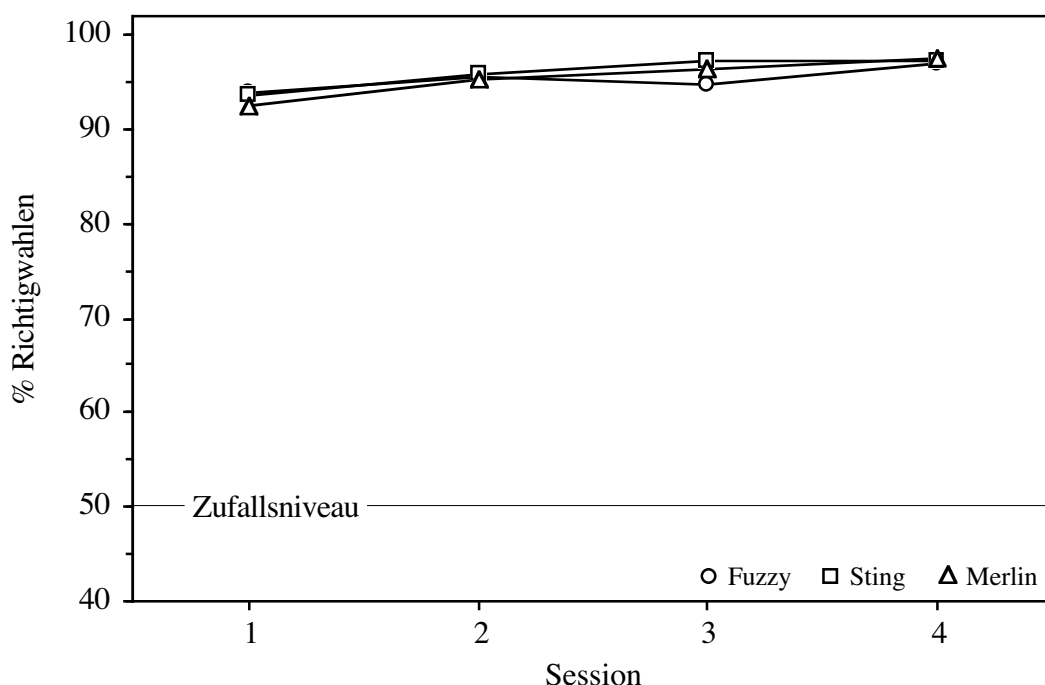


Abbildung 25: Lernkurve für die durchschnittliche Diskriminationsleistung pro Session. Dargestellt sind die über alle neun Duftpaare gemittelten individuellen Dressurergebnisse in % Richtigwahlen, die pro Session erreicht wurden.

Aus der Abbildung geht hervor, daß der Lernkurvenverlauf aller drei Tiere von der ersten Session bis hin zur vierten Session ein hohes Maß an Übereinstimmung aufweist. Bei Fuzzy liegen die Werte zwischen 93,9 (1. Session) und 97,1 % Richtigwahlen (4. Session), bei Sting zwischen 93,6 (1. Session) und 97,3 % Richtigwahlen (4. Session) und bei Merlin zwischen 92,5 (1. Session) und 97,5 % Richtigwahlen (4. Session).

Insgesamt betrachtet, erreichten die drei Versuchstiere schon von der ersten Session an ein hohes Leistungsniveau, das stets oberhalb von 90 % Richtigwahlen lag. Bis hin zur 4. Session war nur noch ein geringer Anstieg der Leistungen zu beobachten. Diese beiden Tatsachen sprechen nochmals dafür, daß die Fähigkeit der Tiere zur olfaktorischen Diskrimination von Ketonen also hauptsächlich auf ihrem guten geruchlichen Unterscheidungsvermögen und nicht etwa auf einem Auswahlverfahren, das auf „Versuch und Irrtum“ basiert und in der Folge durch Lernvorgänge verbessert wird, beruht. Wären Mechanismen wie „Lernen“ an dem Auswahlverfahren ausschlaggebend beteiligt, so würden zum einen die Diskriminationsleistungen nicht schon in der ersten Session ein so hohes Niveau erreichen, und zum anderen sollten dann deutliche Verbesserungen der Richtigwahlleistungen von Session zu Session zu erwarten sein.

### Das 80 % Richtigwahlen-Niveau

Wie schon vorher bei der Aldehyd-Versuchsreihe, wurde als ein weiteres Maß für die Schwierigkeit einer zu lösenden Aufgabe gewählt, in welcher der vier pro Duftpaar durchgeführten Sessions ein Tier erstmals das 80 % Richtigwahlen-Niveau erreichte. Dieser Gesichtspunkt soll mittels folgender Abbildung verdeutlicht werden.

	nie																	
S e s s i o n	4.																	
	3.																	
	2.			△	□							△						
	1.	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △	○ △
	2-Hept vs. C <sub>7</sub>	2-But C <sub>4</sub>	2-Pent C <sub>5</sub>	2-Hex C <sub>6</sub>	2-Oct C <sub>8</sub>	2-Non C <sub>9</sub>	2-Dec C <sub>10</sub>	2-Und C <sub>11</sub>	3-Pent C <sub>5</sub>	3-Hex C <sub>6</sub>	3-Hept C <sub>7</sub>	3-Oct C <sub>8</sub>	4-Hept C <sub>7</sub>	5-Non C <sub>9</sub>				
	○ Fuzzy   □ Sting   △ Merlin																	

Abbildung 26: Leistungsniveau für die Diskrimination der im Versuch verwendeten 13 Duftpaare. Dargestellt ist, in der wievielten Session ein Versuchstier erstmals 80 % Richtigwahlen erreichte. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17)

Wie aus der Abbildung hervorgeht, läßt sich hinsichtlich des 80 %-Kriteriums zuerst feststellen, daß alle drei Versuchstiere bei allen 13 Diskriminationsaufgaben das 80 % Richtigwahlen-Niveau erreichten. Dies geschah in der großen Mehrzahl der Fälle sogar schon in der ersten Session, spätestens aber in der zweiten Session.

So wurde nur in drei der 39 Fälle jeweils von einem Tier die 80 % Richtigwahlen erst in der zweiten Session erreicht. Dies gilt für Merlin bei der geruchlichen Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus 2-Hexanon (S-) und 2-Heptanon (S+) versus 3-Octanon (S-), und für Sting bei der Diskrimination von 2-Heptanon (S+) versus 2-Octanon (S-).

Insgesamt betrachtet, erreichten die drei Tiere das 80 % Richtigwahlen-Niveau zuverlässig und sehr schnell. Die korrekte Lösung jeder der 13 Diskriminationsaufgaben, die zur Untersuchung des geruchlichen Unterscheidungsvermögens der Totenkopffaffen für Ketone gestellt wurden, gestaltete sich für alle drei Versuchstiere unproblematisch.

### 2.3. Enantiomer-Diskrimination

Als dritte und letzte Substanzgruppe wurden zehn Enantiomer-Paare auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin untersucht. Jedes dieser Paare bestand jeweils zum einen aus der (+)-Form und zum anderen aus der (-)-Form der betreffenden Verbindung. Dabei diente die (+)-Form stets als positiver (S+) und die (-)-Form als negativer Duftstimulus (S-).

In den ersten zehn Sessions wurden die Tiere mittels einer Standardaufgabe auf den jeweils neuen belohnungsanzeigenden Duftstimulus (S+) adressiert. Bei allen zehn Enantiomer-Paaren bestand diese Standardaufgabe aus der geruchlichen Diskrimination der (+)-Form des jeweiligen Enantiomers versus dem den Tieren vertrauten negativen Duftstimulus (S-) Lavendel.

Danach erfolgten die eigentlichen Hauptversuche, das heißt die geruchliche Unterscheidung der (+)-Form (als belohnter Stimulus) versus der (-)-Form (als unbelohnter Stimulus) des jeweiligen Enantiomer-Paares. An vier Sessions mit dieser Hauptaufgabe schlossen sich zwei Sessions mit der Standardaufgabe an, danach folgten nochmals vier Sessions mit der Hauptaufgabe.

#### 2.3.1. Geruchliche Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)- $\alpha$ -Pinen (S+) versus Lavendel (S-) erzielten Ergebnisse dar.

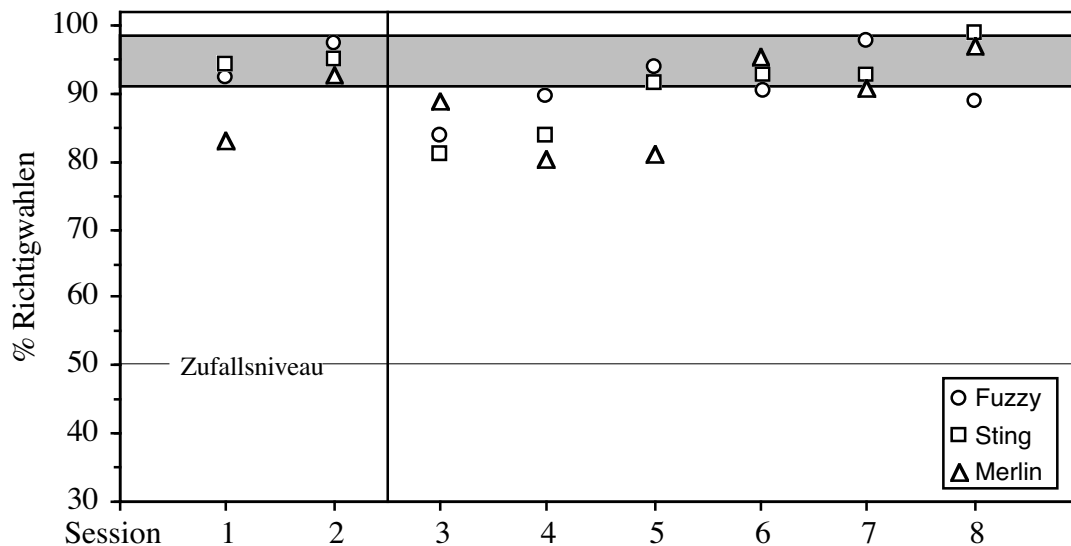


Abbildung 27: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\alpha$ -Pinen versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Ein erster genereller Blick auf die Abbildung zeigt, daß alle drei Affen die ihnen gestellte geruchliche Diskriminationsaufgabe deutlich über dem Zufallsniveau lösen konnten. Darüber hinaus lag die Mehrzahl der Diskriminationsergebnisse innerhalb oder nur knapp unterhalb des

Standardaufgabenniveaus, das den Bereich von 91,0 % bis 98,2 % Richtigwahlen einschließt.

Für eine weitere Diskussion der Diskriminationsergebnisse wurden für jedes Tier aus den Sessions drei bis acht der Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung in % Richtigwahlen gebildet. Dargestellt ist dies in folgender Abbildung:

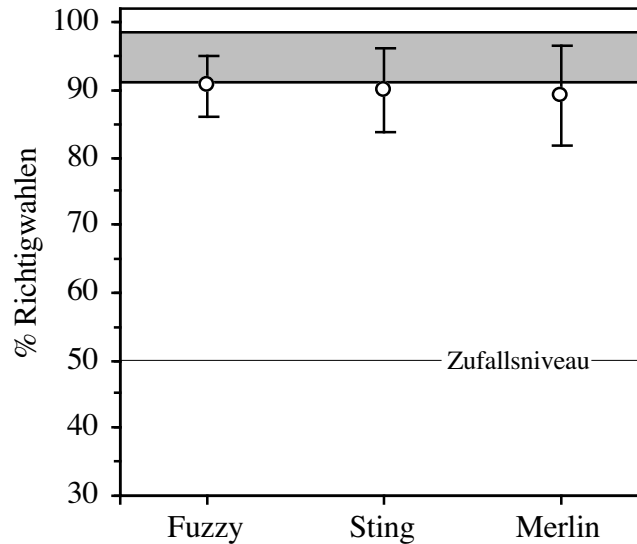


Abbildung 28: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\alpha$ -Pinen versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Auch im Mittel betrachtet lagen - wie aus der Abbildung 28 hervorgeht - die Leistungen der drei Tiere deutlich über dem Zufallsniveau. Weiterhin ist ersichtlich, daß die Mittelwerte der drei Versuchstiere mit  $90,6 \pm 4,5$  % Richtigwahlen bei Fuzzy,  $89,9 \pm 6,3$  % Richtigwahlen bei Sting und  $89,2 \pm 7,3$  % Richtigwahlen bei Merlin sehr dicht beieinander liegen. Alle diese Werte befinden sich darüber hinaus nur geringfügig unter dem Standardaufgabenniveau. Wenn man davon ausgeht, daß die richtige Lösung der Standardaufgabe für die Tiere ein Leichtes war, zeigen die nur unwesentlich niedriger liegenden Mittelwerte der geruchlichen Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Pinen versus (-)- $\alpha$ -Pinen, daß diese Unterscheidung für die Tiere ebenfalls leicht zu bewältigen war.

### 2.3.2. Geruchliche Diskrimination von (+)-Limonen versus (-)-Limonen

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-Limonen als positiver (S+) und das (-)-Limonen als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Limonen (S+) versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-Limonen versus (-)-Limonen für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt wiederum den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Limonen versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

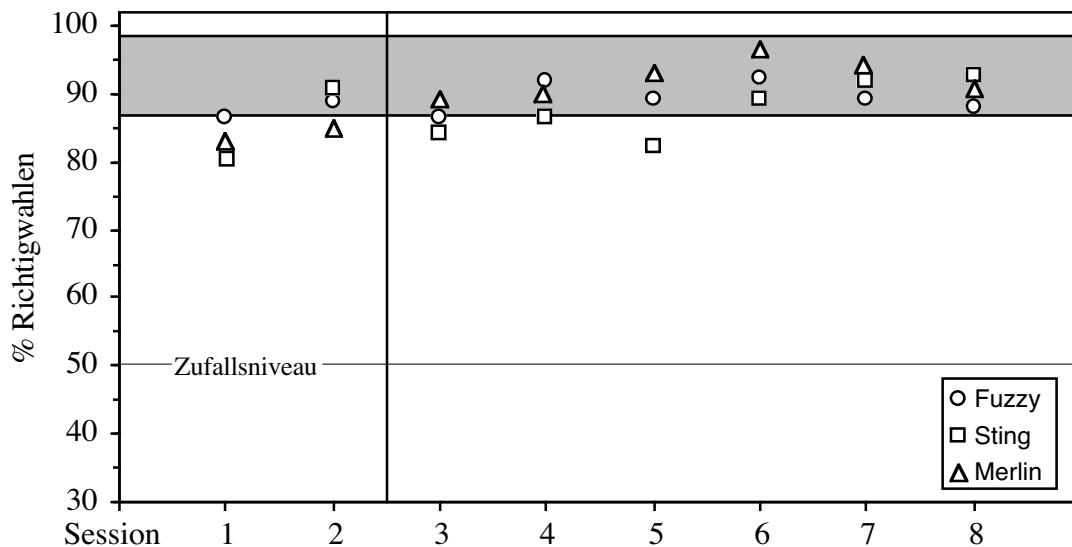


Abbildung 29: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Limonen versus (-)-Limonen erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Limonen versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Aus der Abbildung ergibt sich, daß alle drei Versuchstiere die geruchliche Diskriminationsaufgabe (+)-Limonen versus (-)-Limonen durchweg über dem Zufallsniveau lösen konnten. Darüber hinaus lagen die erzielten Ergebnisse fast immer im Bereich, beziehungsweise nur knapp unterhalb des Standardaufgabenniveaus, das den Bereich von 86,9 bis 98,3 % Richtigwahlen einschließt.

In der nächsten Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die geruchliche Diskrimination von (+)-Limonen versus (-)-Limonen dargestellt. In die Mittelwerte gingen wiederum nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

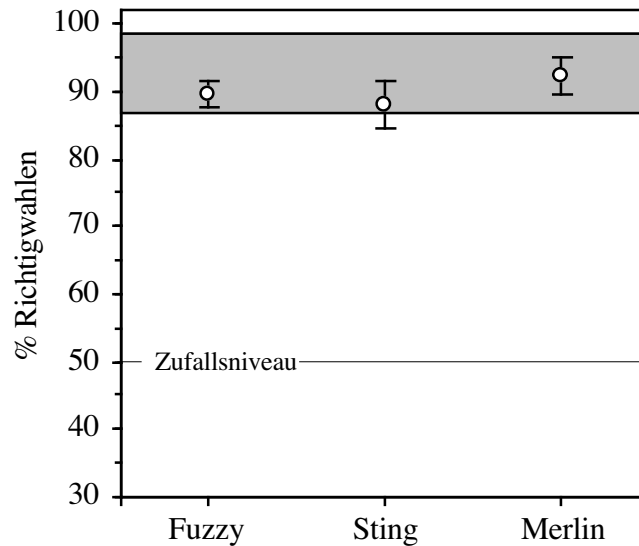


Abbildung 30: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Limonen versus (-)-Limonen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Limonen versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Anhand der Abbildung 30 zeigt sich, daß auch die Mittelwerte der Dressurergebnisse für die Aufgabe (+)-Limonen (S+) versus (-)-Limonen (S-) nicht nur deutlich über dem Zufallsniveau, sondern darüber hinaus allesamt im Bereich des Standardaufgabenniveaus liegen. Dies steht dafür, daß sich die geruchliche Unterscheidung von (+)-Limonen (S+) versus (-)-Limonen (S-) für die drei Versuchstiere einfach gestaltete.

### 2.3.3. Geruchliche Diskrimination von (+)-Carvon versus (-)-Carvon

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-Carvon als positiver (S+) und das (-)-Carvon als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Carvon versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung 31 sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+) Carvon versus (-)-Carvon für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Carvon (S+) versus Lavendel (S-) erzielten Ergebnisse dar.

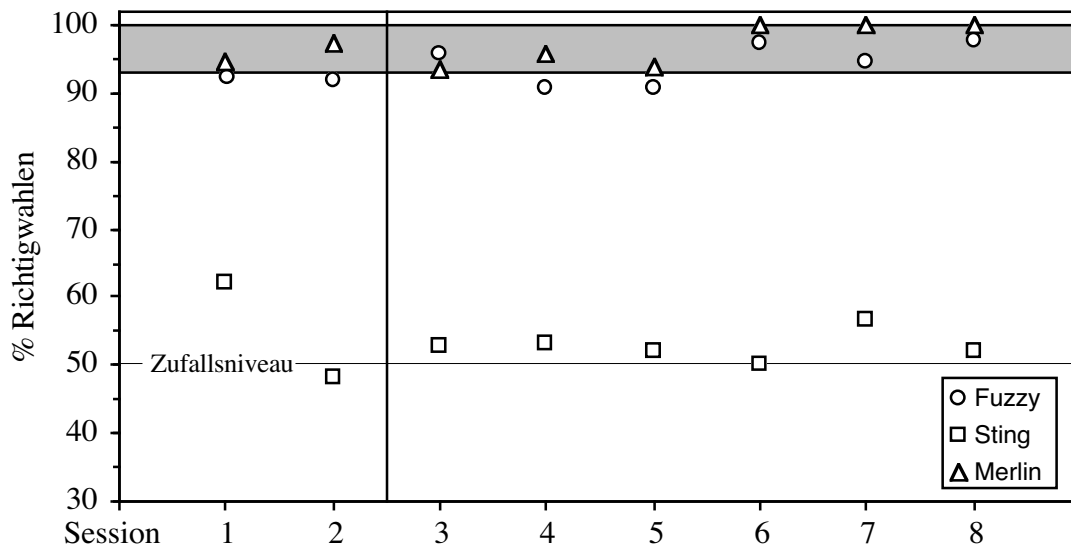


Abbildung 31: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Carvon versus (-)-Carvon erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Carvon versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Aus der Abbildung geht hervor, daß nur zwei der drei Versuchstiere in der Lage waren, die geruchliche Diskrimination von (+)-Carvon (S+) versus (-)-Carvon (S-) deutlich über dem Zufallsniveau zu bewältigen. Fuzzy und Merlins Diskriminationsleistungen lagen in der Regel sogar innerhalb, beziehungsweise knapp unterhalb des Standardaufgabeniveaus von 92,3 bis 100 % Richtigwahlen. Die von Sting erzielten Ergebnisse finden sich dagegen nur um den Bereich des Zufallsniveaus, also deutlich unterhalb des Standardaufgabeniveaus.

In der folgenden Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die geruchliche Diskrimination von (+)-Carvon versus (-)-Carvon dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.



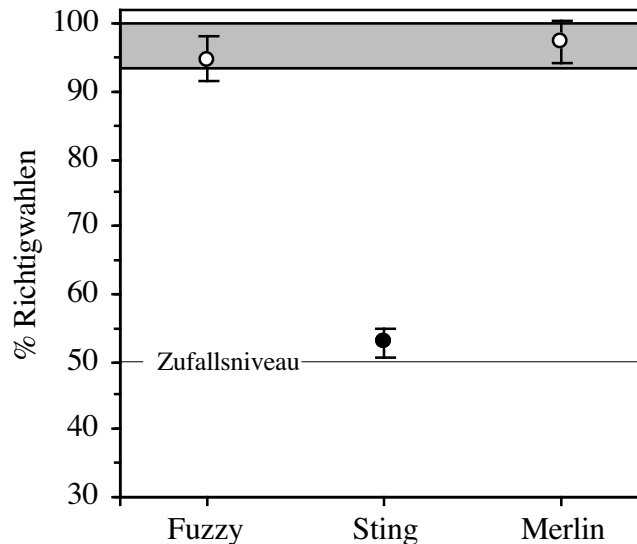


Abbildung 32: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Carvon versus (-)-Carvon. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Carvon versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Wie in Abbildung 32 ersichtlich ist, zeigten Fuzzy mit 94,6 %  $\pm$  3,3 % Richtigwahlen und Merlin mit 97,4 %  $\pm$  3,0 % Richtigwahlen eine erheblich bessere geruchliche Diskriminationsleistung als Sting, der im Mittel nur 52,8 %  $\pm$  2,3 % Richtigwahlen erreichte.

Dabei waren die Ergebnisse von Fuzzy und Merlin nicht nur deutlich über dem Zufallsniveau, sondern sie erreichten beide darüber hinaus auch den Standardaufgabenbereich. Die geruchliche Diskrimination von (+)-Carvon versus (-)-Carvon gestaltete sich also für diese beiden Versuchstiere einfach.

Die Diskriminationsleistung von Sting lag im Mittel nicht nur deutlich unter dem Standardaufgabenbereich, sondern auch nur knapp oberhalb des Zufallsniveaus. Statistisch betrachtet zeigt sich, daß Sting die geruchliche Diskriminationsaufgabe (+)-Carvon versus (-)-Carvon nicht lösen konnte, da nach Überprüfung der Ergebnisse mittels des Binomialtests seine Ergebnisse in weniger als fünf der sechs Sessions überzufällig waren.

#### 2.3.4. Geruchliche Diskrimination von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-Fenchon als positiver (S+) und das (-)-Fenchon als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Fenchon (S+) versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Fenchon versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

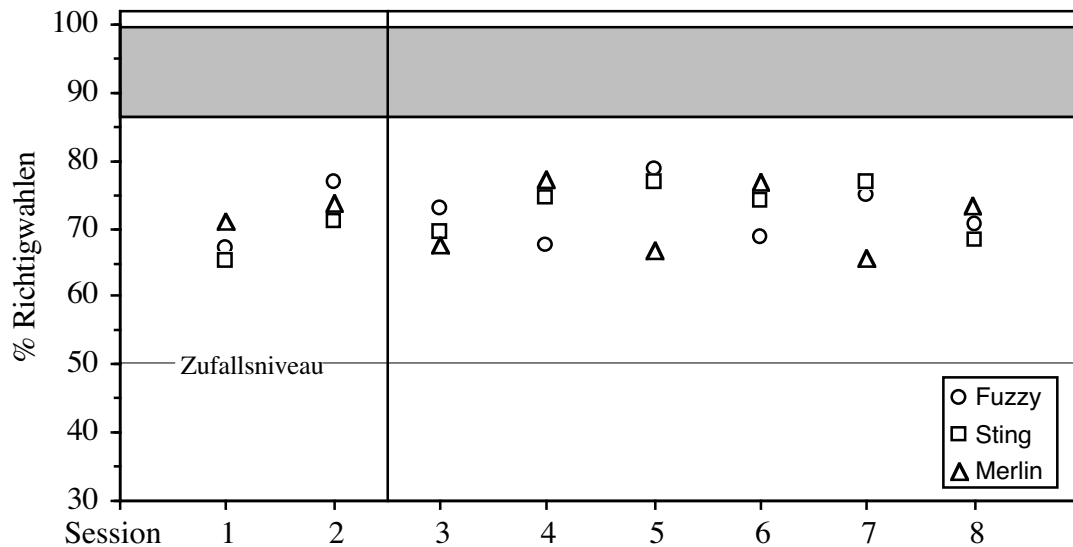


Abbildung 33: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Fenchon versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Wie aus Abbildung 33 hervorgeht, lagen sämtliche Ergebnisse der drei Tiere bei der geruchlichen Unterscheidung von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon oberhalb des Zufallsniveaus, aber keines der drei Tiere konnte in den jeweils acht durchgeführten Sessions den Standardaufgabenbereich von 86,4 bis 99,8 % Richtigwahlen erreichen.

In der folgenden Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

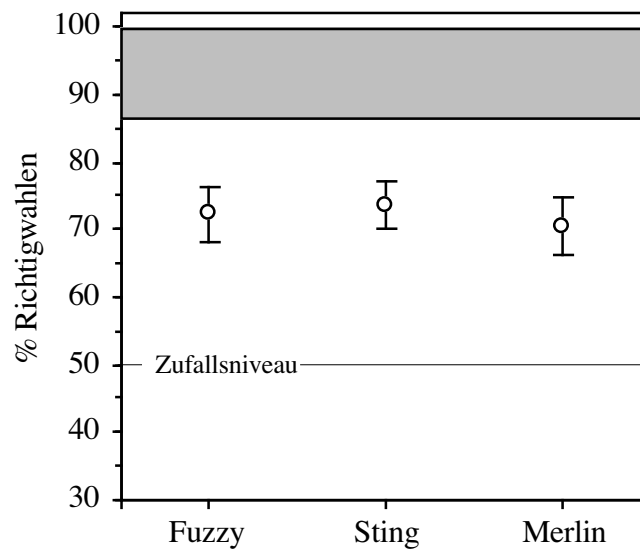


Abbildung 34: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Fenchon versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Anhand der Abbildung 34 kann man erkennen, daß die Diskriminationsleistungen aller drei Versuchstiere bei der geruchlichen Unterscheidung von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon im Mittel sehr ähnlich waren. Alle drei Mittelwerte liegen über dem Zufallsniveau, aber auch unter dem Standardaufgabenbereich. Die statistische Überprüfung der einzelnen Ergebnisse mittels Binomialtest ergab, daß Fuzzy mit 72,3 %  $\pm$  4,1 % Richtigwahlen, Sting mit 73,6 %  $\pm$  3,6 % Richtigwahlen und Merlin mit 70,4 %  $\pm$  4,2 % Richtigwahlen die ihnen gestellte Aufgabe überzufällig richtig lösen konnten. Die Tatsache, daß den Tieren zum einen die geruchliche Diskrimination von (+)-Fenchon versus (-)-Fenchon möglich war, zum anderen aber ihre Ergebnisse im Mittel unter dem Standardaufgabeniveau lagen, zeigt, daß es sich hier für sie um eine schwierigere, aber dennoch lösbare Aufgabe handelte.

### 2.3.5. Geruchliche Diskrimination von (+)-Menthol versus (-)-Menthol

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-Menthol als positiver (S+) und das (-)-Menthol als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Menthol (S+) versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-Menthol versus (-)-Menthol für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Menthol versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

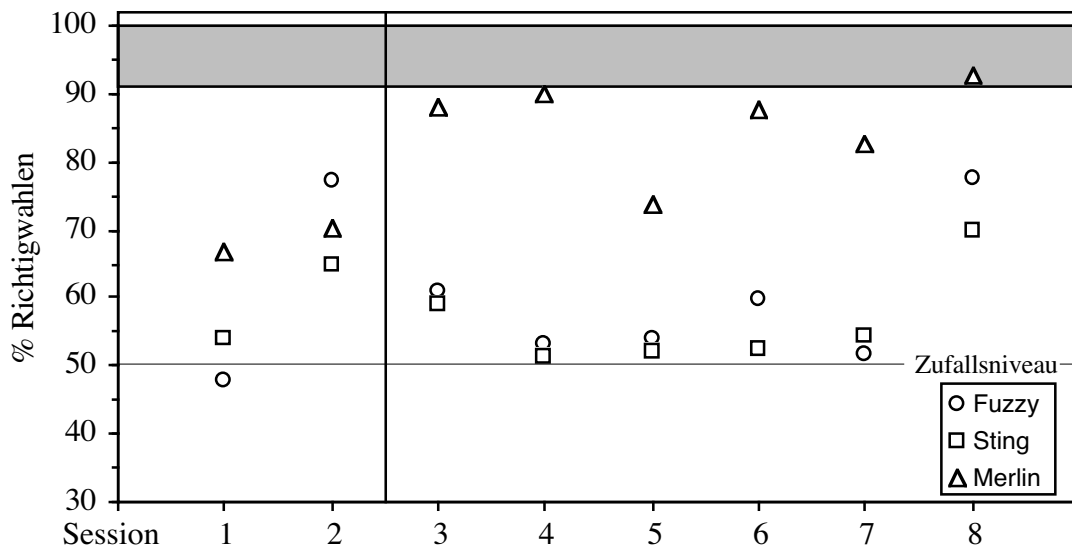


Abbildung 35: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Menthol versus (-)-Menthol erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Menthol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Auffällig an der Abbildung 35 ist die breite Streuung der Datenpunkte. Während die Ergebnisse bei Fuzzy und Sting in der Regel im Bereich des Zufallsniveaus liegen, erreichte Merlin deutlich bessere Diskriminationsergebnisse, die sich in einigen Fällen sehr dicht am und einmal sogar innerhalb des Standardaufgabenniveaus, dessen Bereich zwischen 91,1 % und 100 % Richtigwahlen liegt, befinden.

In der nächsten Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)-Menthol versus (-)-Menthol dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

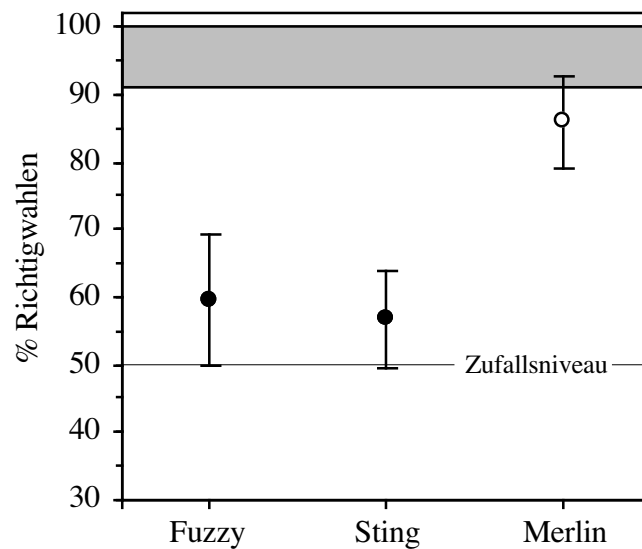


Abbildung 36: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Menthol versus (-)-Menthol. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Menthol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Wie in der Abbildung ersichtlich ist, lagen die Diskriminationsergebnisse für die geruchliche Unterscheidung von (+)-Menthol versus (-)-Menthol bei Merlin im Mittel deutlich über denen von Fuzzy und Sting. Statistisch betrachtet konnte Merlin mit im Mittel  $85,9 \% \pm 6,8 \%$  Richtigwahlen diese Diskriminationsaufgabe signifikant überzufällig richtig lösen. Fuzzy mit  $59,5 \% \pm 9,6 \%$  und Sting mit  $56,7 \% \pm 7,0 \%$  Richtigwahlen konnten die Aufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau lösen (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

### 2.3.6. Geruchliche Diskrimination von (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-2-Butanol als positiver (S+) und das (-)-2-Butanol als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+) 2-Butanol (S+) versus Lavendel (S-).

In Abbildung 37 sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-2-Butanol versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

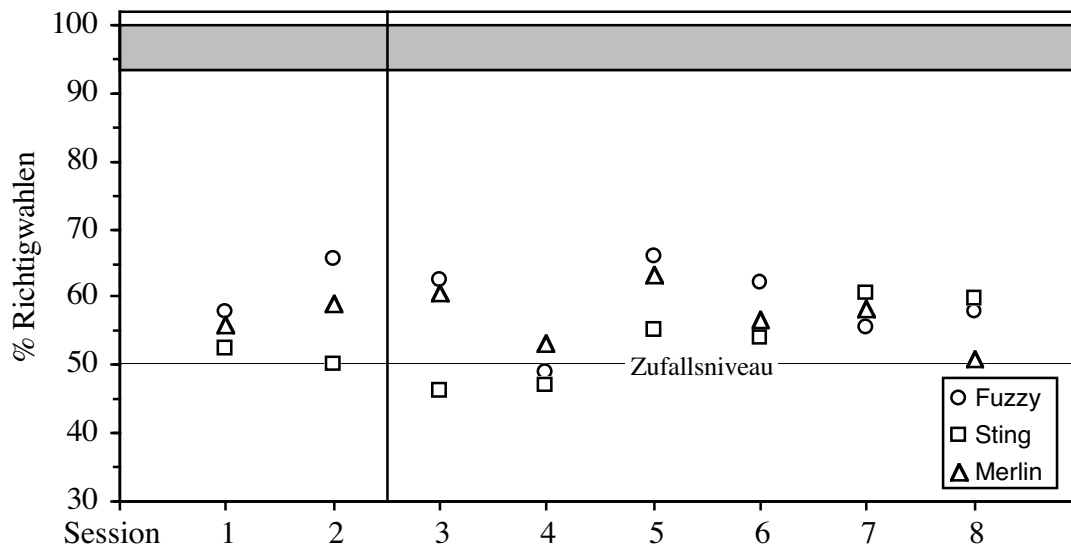


Abbildung 37: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-2-Butanol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Aus der Abbildung geht hervor, daß sich die geruchliche Unterscheidung von (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol für alle drei Versuchstiere als schwierig herausstellte. Sämtliche erbrachten Leistungen lagen unter 70 % Richtigwahlen. In den meisten Fällen befanden sich die Ergebnisse sogar nur im Bereich des Zufallsniveaus. Der Standardaufgabenbereich von 93,5 % bis 100 % Richtigwahlen wurde von keinem der Tiere erreicht.

In der folgenden Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

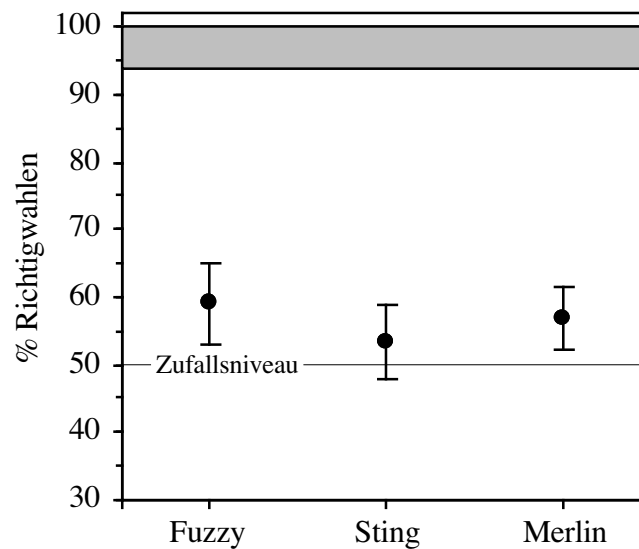


Abbildung 38: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Butanol versus (-)-Butanol. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Butanol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Die Abbildung 38 spiegelt das im Mittel schlechte Abschneiden der drei Versuchstiere deutlich wider. Die Mittelwerte liegen alle nur knapp über dem Zufallsniveau. Bei der statistischen Überprüfung der Ergebnisse zeigte sich, daß Fuzzy mit  $59,1 \% \pm 5,9 \%$  Richtigwahlen, Sting mit  $53,5 \% \pm 5,5 \%$  Richtigwahlen und Merlin mit  $56,9 \% \pm 4,7 \%$  Richtigwahlen die geruchliche Unterscheidung von (+)-2-Butanol versus (-)-2-Butanol nicht überzufällig richtig leisten konnten (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

2.3.7. Geruchliche Diskrimination von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)-Rosenoxid als positiver (S+) und das (-)-Rosenoxid als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Rosenoxid (S+) versus Lavendel (S-).

Abbildung 39 zeigt alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid für das jeweilige Tier. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Rosenoxid versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

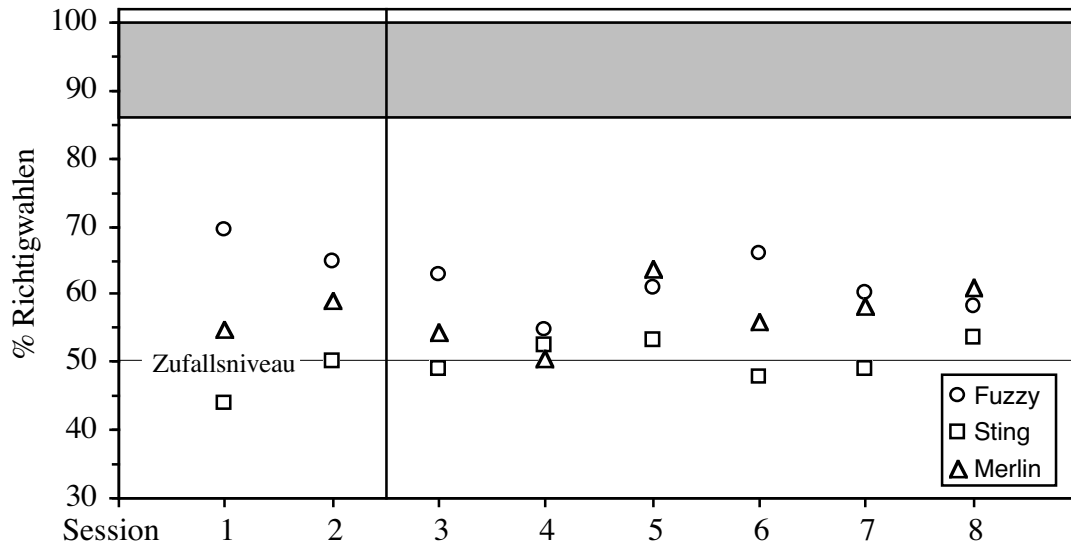


Abbildung 39: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Rosenoxid versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Aus der Abbildung geht hervor, daß keines der drei Tiere weder in der Lage war, den Standardaufgabenbereich von 86,2 % bis 100 % Richtigwahlen, noch wenigstens 70 % Richtigwahlen zu erreichen. Die Mehrzahl der erzielten Ergebnisse lagen zwischen dem Zufallsniveau und 69,6 % Richtigwahlen, wobei Sting sogar in vier der acht Sessions weniger als 50 % Richtigwahlen erzielte.

In der folgenden Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.



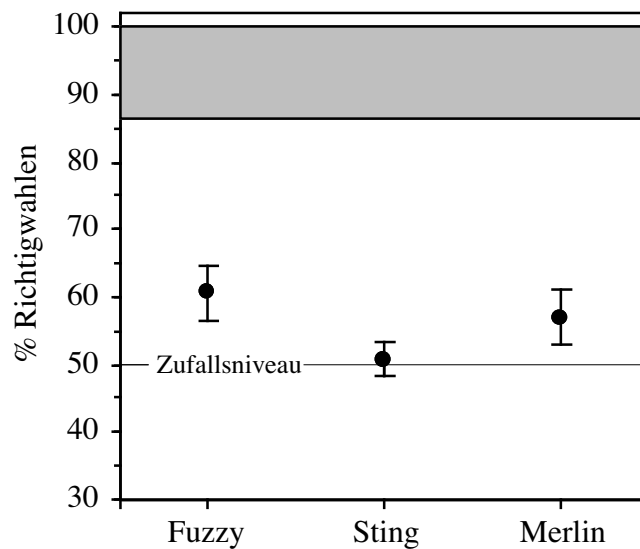


Abbildung 40: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Rosenoxid versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Die in Abbildung 40 dargestellten drei Mittelwerte für die geruchliche Diskrimination von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid liegen alle mehr oder weniger knapp über dem Zufallsniveau. Die statistische Untersuchung zeigte, daß weder Fuzzy mit 60,6 %  $\pm$  4,1 % Richtigwahlen, noch Merlin mit 56,9 %  $\pm$  4,0 % Richtigwahlen und Sting mit 50,8 %  $\pm$  2,4 % Richtigwahlen die geruchliche Unterscheidung von (+)-Rosenoxid versus (-)-Rosenoxid überzufällig richtig lösen konnten (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

### 2.3.8. Geruchliche Diskrimination von (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)- $\beta$ -Citronellol als positiver (S+) und das (-)- $\beta$ -Citronellol als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)- $\beta$ -Citronellol (S+) versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)- $\beta$ -Citronellol versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

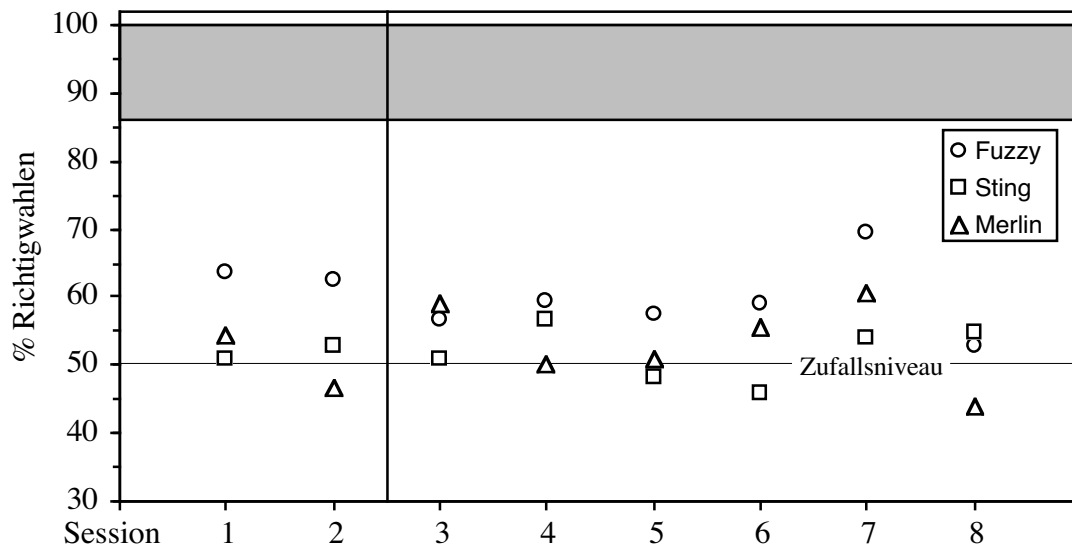


Abbildung 41: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\beta$ -Citronellol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Der Abbildung läßt sich entnehmen, daß - wie schon bei den zwei vorher diskutierten Diskriminationsaufgaben - die Mehrzahl der von den drei Versuchstieren bei der geruchlichen Unterscheidung von (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol erbrachten Ergebnisse mehr oder weniger um das Zufallsniveau herumlagen. Die noch beste Leistung erbrachte Fuzzy in Session sieben mit 69,4 % Richtigwahlen. Den Standardaufgabenbereich von 86,0 % bis 100 % Richtigwahlen erreichte somit keines der Tiere.

In der nächsten Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

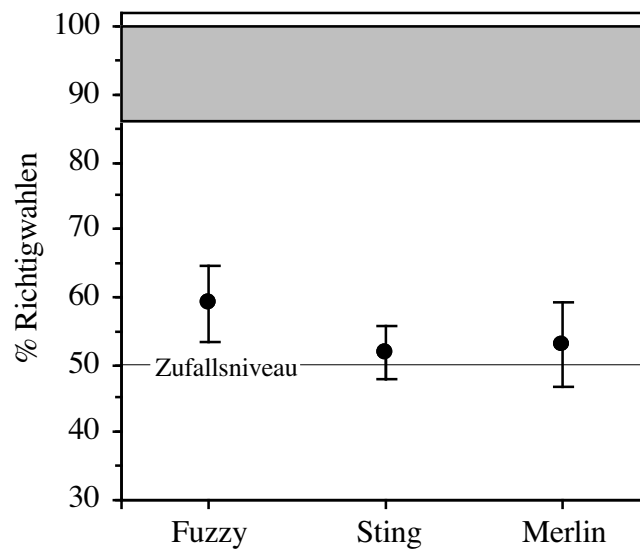


Abbildung 42: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\beta$ -Citronellol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Die Abbildung zeigt, daß die Leistungen der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Unterscheidung vom (+)- $\beta$ -Citronellol versus (-)- $\beta$ -Citronellol im Mittel nur knapp über 50 % Richtigwahlen lagen. Die statistische Überprüfung ergab wiederum, daß Fuzzy mit 59,1 %  $\pm$  5,6 % Richtigwahlen, Merlin mit 53,1 %  $\pm$  6,2 % Richtigwahlen und Sting mit 51,8 %  $\pm$  4,0 % Richtigwahlen nicht in der Lage waren, diese Diskriminationsaufgabe mit überzufälligem Erfolg zu lösen (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

### 2.3.9. Geruchliche Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente das (+)- $\alpha$ -Terpineol als positiver (S+) und das (-)- $\alpha$ -Terpineol als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)- $\alpha$ -Terpineol (S+) versus Lavendel (S-).

In der Abbildung 43 sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)- $\alpha$ -Terpineol versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

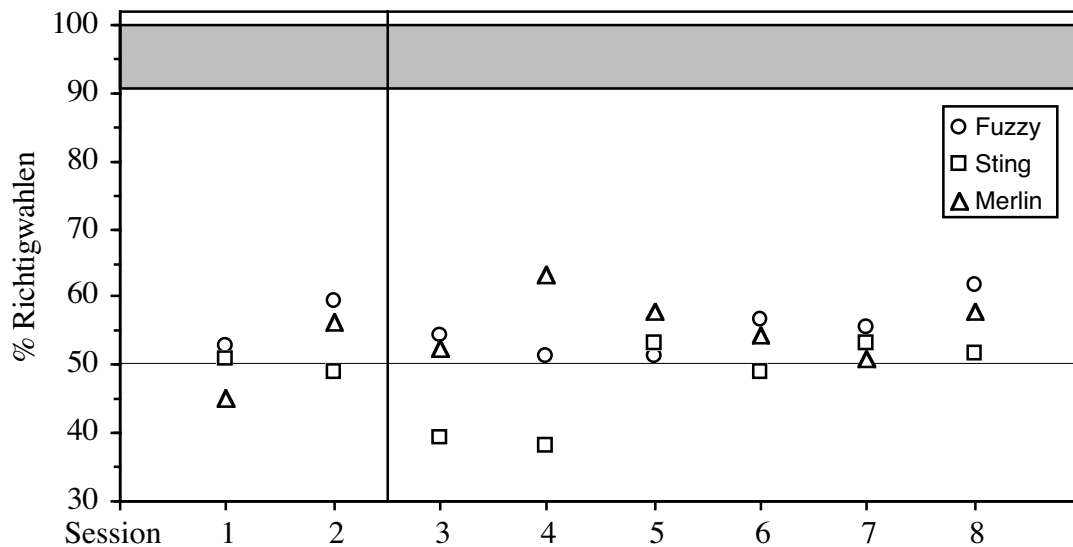


Abbildung 43: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\alpha$ -Terpineol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Wie die Abbildung zeigt, lagen die Diskriminationsergebnisse aller drei Tiere bei der geruchlichen Unterscheidung von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol deutlich unterhalb des Standardaufgabenbereichs von 90,5 % bis 100 % Richtigwahlen. Im Allgemeinen finden sich die Leistungen wieder um das 50 % Niveau herum, wobei Merlin in der vierten Session mit 63,2 % Richtigwahlen noch das beste Ergebnis erzielte. Sting dagegen lag sogar zwei mal unter 40 % Richtigwahlen.

In der nächste Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol dargestellt. In die Mittelwerte gingen wiederum nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

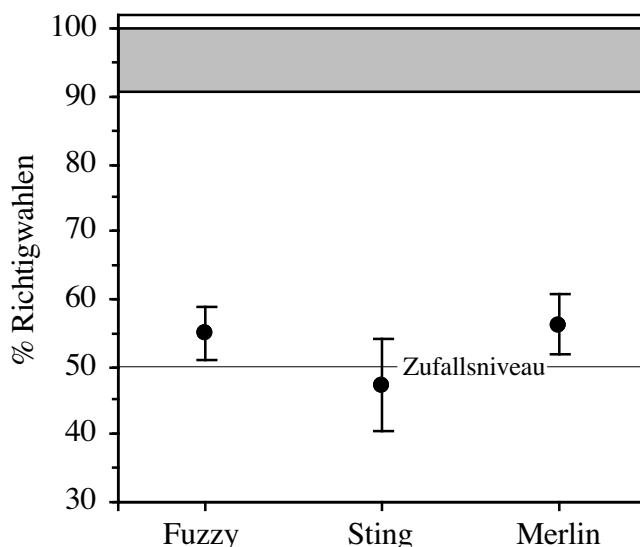


Abbildung 44: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)- $\alpha$ -Terpineol versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Bei den in der Abbildung dargestellten Mittelwerten der drei Tiere für die geruchliche Unterscheidung von (+)- $\alpha$ -Terpineol versus (-)- $\alpha$ -Terpineol fällt auf, daß zum ersten mal in der Enantiomerversuchsreihe ein Tier (Sting) mit  $47,3 \% \pm 6,9 \%$  Richtigwahlen im Mittel unter dem  $50 \%$  Niveau lag. Fuzzy mit  $55,0 \% \pm 4,0 \%$  Richtigwahlen und Merlin mit  $56,2 \% \pm 4,4 \%$  Richtigwahlen lagen zwar über dem  $50 \%$  Niveau, die statistische Überprüfung ergab aber, daß auch ihre Ergebnisse nicht signifikant über dem Zufallsniveau lagen. Also konnte keines der drei Versuchstiere die Aufgabe signifikant überzufällig richtig lösen (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

### 2.3.10. Geruchliche Diskrimination von (+)-Campher versus (-)-Campher

Bei dieser Diskriminationsaufgabe diente der (+)-Campher als positiver (S+) und der (-)-Campher als negativer Duftstimulus (S-). Die in zehn Sessions vorab durchgeführte Standardaufgabe lautete (+)-Campher (S+) versus Lavendel (S-).

In der folgenden Abbildung sind alle acht Sessions der Diskriminationsaufgabe (+)-Campher versus (-)-Campher für jedes Tier aufgetragen. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung der von den drei Totenkopffaffen in der Standardaufgabe (+)-Campher versus Lavendel erzielten Ergebnisse dar.

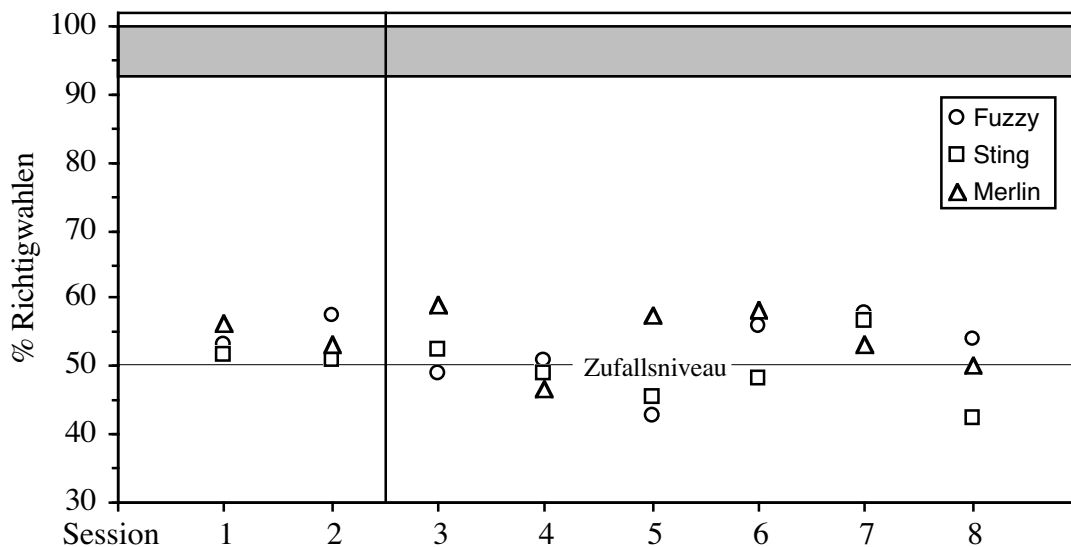


Abbildung 45: Graphische Darstellung der von den drei Tieren in den acht Sessions (40 Trials) der Diskriminationsaufgabe (+)-Campher versus (-)-Campher erbrachten Ergebnisse. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Campher versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar. Der vertikale Strich zwischen den Sessions zwei und drei veranschaulicht, daß in die Auswertung der Diskriminationsleistungen nur die Daten der Sessions drei bis acht eingehen.

Wie man aus der Abbildung 45 erkennen kann, war auch bei der geruchlichen Diskrimination (+)-Campher versus (-)-Campher keines der drei Tiere in der Lage, den Standardaufgabenbereich von 92,8 % bis 100 % Richtigwahlen auch nur annähernd zu erreichen. Mit 58,9 % Richtigwahlen erreichte Merlin (dritte Session) noch das beste Resultat. Alle anderen Ergebnisse lagen knapp oberhalb, beziehungsweise unterhalb des 50 % Niveaus.

In der nächsten Abbildung sind die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung der drei Versuchstiere für die Diskrimination von (+)-Campher versus (-)-Campher dargestellt. In die Mittelwerte gingen nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht ein.

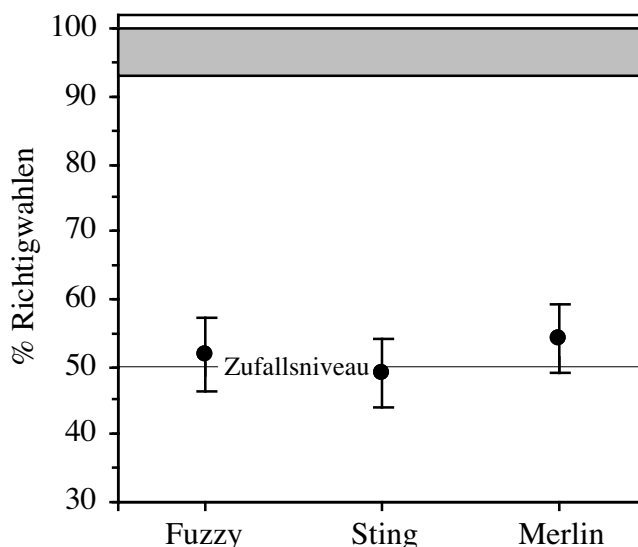


Abbildung 46: Darstellung der Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination von (+)-Campher versus (-)-Campher. Der graue Balken stellt den Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung aller von den drei Tieren in der Standardaufgabe ((+)-Campher versus Lavendel) erbrachten Leistungen dar.

Die in Abbildung 46 dargestellten Mittelwerte der Diskriminationsleistungen der drei Versuchstiere für die geruchliche Unterscheidung von (+)-Campher versus (-)-Campher liegen nur knapp ober-, beziehungsweise unterhalb des 50 % Richtigwahlen-Niveaus. Die statistische Überprüfung ergab dann auch, daß weder Fuzzy mit 51,8 %  $\pm$  5,6 % Richtigwahlen, Sting mit 49,1 %  $\pm$  5,1 % Richtigwahlen, noch Merlin mit 54,1 %  $\pm$  4,9 % Richtigwahlen die beiden Enantiomerformen des Camphers signifikant überzufällig richtig voneinander unterscheiden konnten (Binomialtest,  $p > 0,05$ ).

## 2.3.11. Vergleich der einzelnen Enantiomer-Diskriminationsaufgaben untereinander

Die nun folgende Abbildung 47 soll einen zusammenfassenden Überblick auf die zehn mit Enantiomerpaaren durchgeführten Versuchsreihen geben. Dabei sind jeweils die Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung von den erzielten Diskriminationsleistungen der drei Versuchstiere für jedes Enantiomerpaar dargestellt. In die Mittelwerte gingen wiederum nur die Ergebnisse der Sessions drei bis acht (pro Enantiomerpaar) ein.

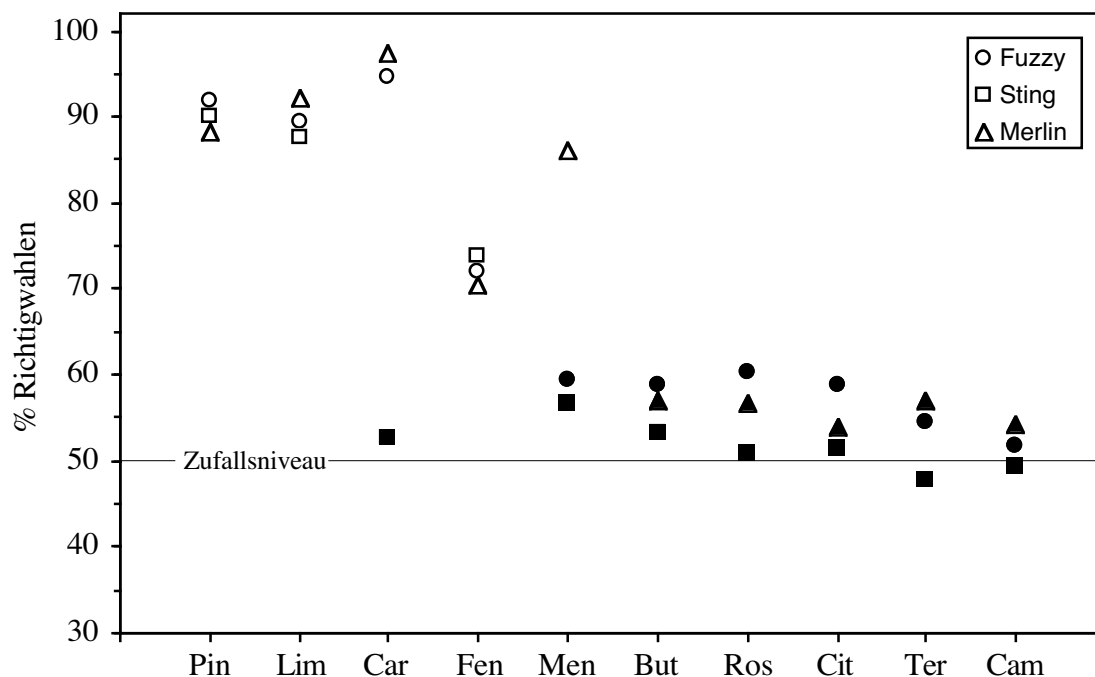


Abbildung 47: Darstellung der Mittelwerte (aus den Sessions drei bis acht) für die Ergebnisse der drei Versuchstiere bei der geruchlichen Diskrimination des jeweiligen Enantiomer-Duftpaares. Die weißen Datenpunkte stehen für Aufgaben, die von dem jeweiligen Tier signifikant über dem Zufallsniveau gelöst werden konnten, die schwarzen hingegen für Ergebnisse, die nicht überzufällig richtig gelöst werden konnten. Abkürzungen siehe Tabelle 5 (Seite 21)

Es zeigt sich, daß drei von den zehn Duftpaaren, nämlich (+/-)- $\alpha$ -Pinen, (+/-)-Limonen und (+/-)-Fenchon von allen drei Versuchstieren signifikant über dem Zufallsniveau gelöst werden konnten. Bei der geruchlichen Diskriminationsaufgabe (+)-Carvon versus (-)-Carvon erzielten Fuzzy mit im Mittel 94,6 % Richtigwahlen und Merlin mit 97,4 % sehr gute Ergebnisse, wohingegen Sting mit nur 52,7 % Richtigwahlen diese Aufgabe nicht überzufällig richtig lösen konnte.

Bei der Diskriminationsaufgabe (+)-Menthol versus (-)-Menthol war - im Gegensatz zu Fuzzy und Sting - nur Merlin mit im Mittel 86,2 % Richtigwahlen in der Lage, diese zwei Substanzen signifikant über dem Zufallsniveau voneinander zu unterscheiden.

Die restlichen fünf Enantiomer-Paare, also (+/-)-2-Butanol, (+/-)-Rosenoxid, (+/-)- $\beta$ -Citronellol, (+/-)- $\alpha$ -Terpineol und (+/-)-Campher konnte keines der drei Versuchstiere signifikant überzufällig richtig lösen.



## B. UNTERSUCHUNGEN AM MENSCHEN

### 1. Die olfaktorische Diskriminationsleistung: „allgemeine Betrachtungsweise“

Wie schon weiter oben angeführt, sollten die gleichen Duftstoffe, mit denen die drei Totenkopffaffen konfrontiert wurden - also Vertreter der Aldehyde, Ketone und Enantiomere - auch beim Menschen auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin untersucht werden. Als Untersuchungsmethode diente hierzu der sogenannte Triadenvergleich (siehe Seite 24).

### 2. Aldehyd-Diskrimination

Bei den Humanversuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Aldehyden wurden zum einen die Vertreter der homologen Reihe vom Propanal bis hin zum Undecanal, und zum anderen der Methylvaleraldehyd (isomerer Aldehyd) als Duftstoffe verwendet. Wie aus Abbildung 48 ersichtlich ist, waren die Probanden in der Lage, alle ihnen gestellten geruchlichen Diskriminationsaufgaben im Mittel deutlich über dem Zufallsniveau von 33,3 % Richtigwahlen zu lösen.

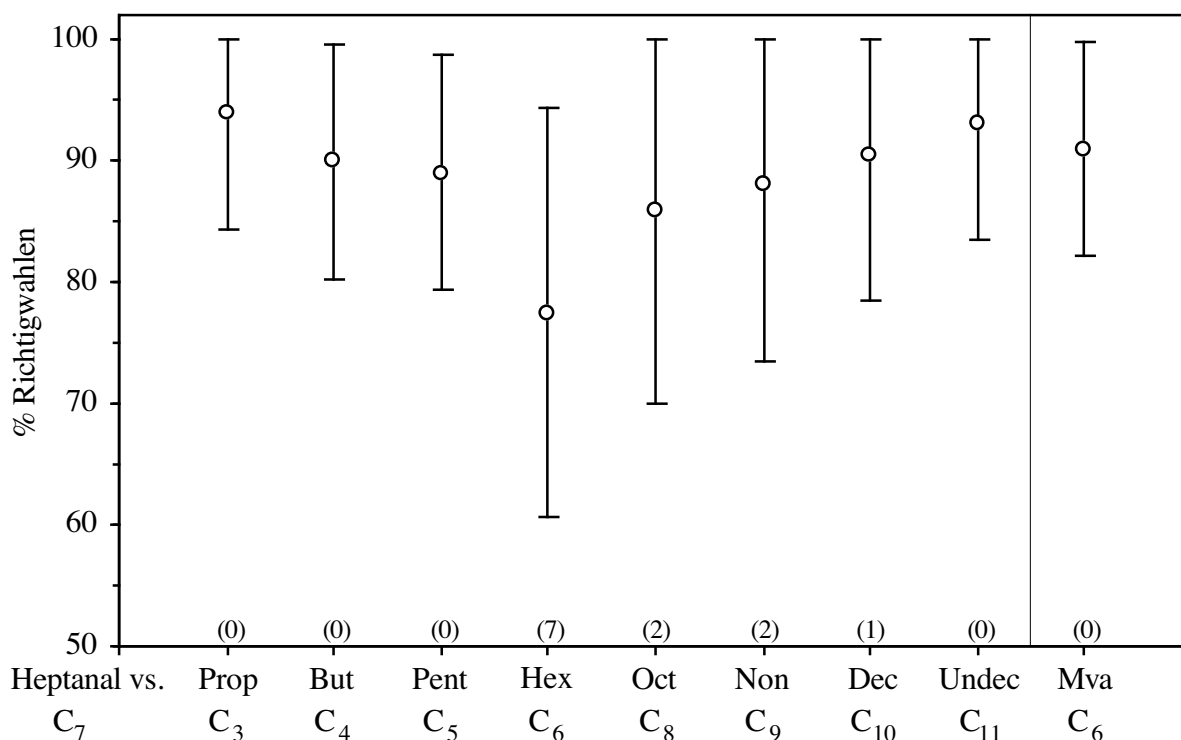


Abbildung 48: Mittelwerte für die Diskrimination von Heptanal versus dem jeweiligen Aldehyd. Dargestellt ist der aus den zehn durchgeführten Sessions gebildete Mittelwert in % Richtigwahlen  $\pm$  Standardabweichung der Versuchspersonen. Die über der Abszisse in Klammern gesetzten Ziffern geben an, wieviele der Probanden die jeweilige Diskriminationsaufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnten. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13)

Weiterhin zeigt sich in Abbildung 48 ein deutlicher wannenförmiger Verlauf des Graphen: ausgehend vom Propanal, beziehungsweise Undecanal bis hin zum Hexanal. Anders ausgedrückt: je mehr die anderen verwendeten Aldehyde in ihrer Kohlenstoff-Kettenlänge dem Heptanal mit seinen sieben Kohlenstoffatomen strukturell ähnlich waren, desto schwieriger gestaltete sich für die Probanden im Mittel die geruchliche Unterscheidung des jeweiligen Duftpaares. Beim Vergleich dieser Ergebnisse mit denen der Totenkopffaffen - die ebenfalls alle diese Diskriminationsaufgaben deutlich über dem Zufallsniveau lösen konnten - zeigen sich bei den Menschen jedoch deutliche interindividuelle Leistungsunterschiede, was in den relativ großen Standardabweichungen seinen Ausdruck findet.

Speziesübergreifend betrachtet ergab sich bei den Probanden und bei den Totenkopffaffen eine gute Übereinstimmung im Verlauf des „Diskriminationsgraphen“ (die Diskriminationsaufgaben Heptanal versus Pentanal, beziehungsweise versus Nonanal bilden dabei eine gewisse Ausnahme).

Die folgende Abbildung soll einen direkten Vergleich der Leistungen des Humankollektivs und der Totenkopffaffen bei der Aldehyd-Diskrimination ermöglichen.

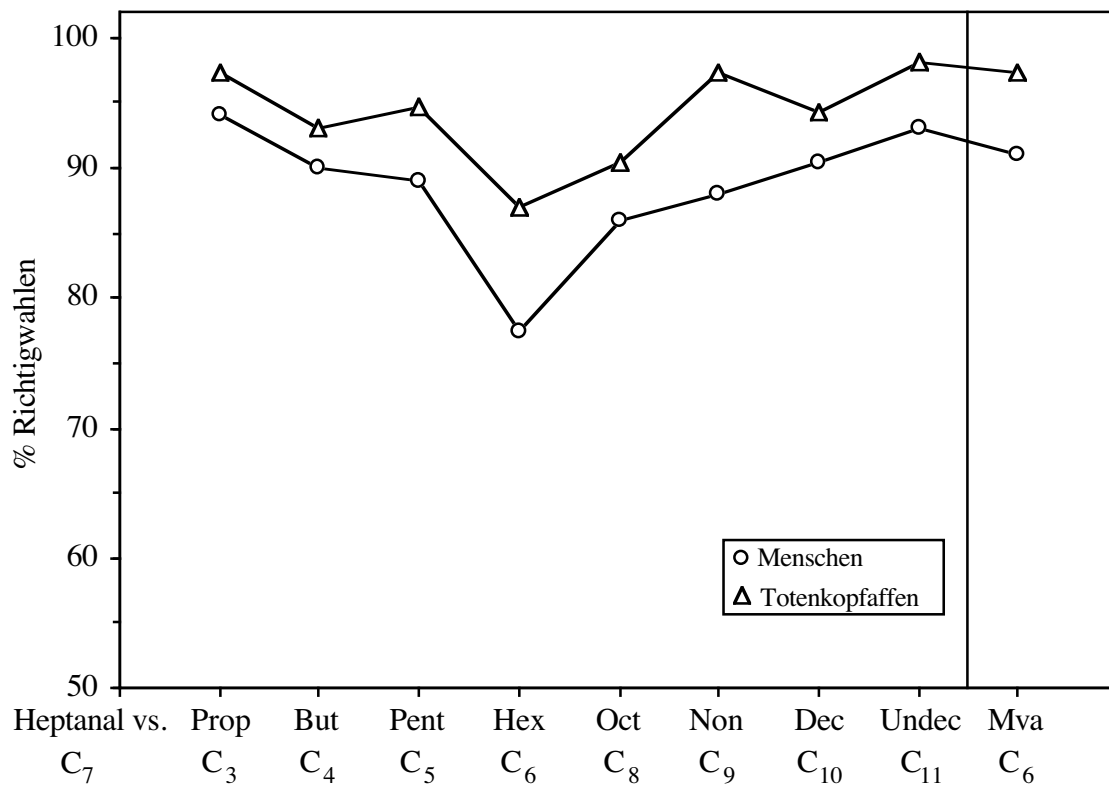


Abbildung 49: Vergleich der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektivs mit denen der Totenkopffaffen. Eingezeichnet ist jeweils der prozentuale Mittelwert an erzielten Richtigwahlen (%). Unter den Aldehydnamen ist die zugehörige Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13).

Zur Abbildung 49 ist anzumerken, daß nur die Kurvenverläufe miteinander vergleichbar sind und nicht die Absolutwerte in % Richtigwahlen, da den Tierversuchen eine andere Methode zugrunde lag als den Humanversuchen: so waren im Mittel sowohl die Menschen als auch die Affen in der Lage alle ihnen gestellten Diskriminationsaufgaben deutlich über dem Zufallsniveau zu lösen. Dabei zeigt sich ein sehr ähnlicher Verlauf der beiden Graphen: vom Propanal, beziehungsweise Undecanal ausgehend, nehmen die Diskriminationsleistungen beider Spezies bis hin zum Hexanal ab. Eine gewisse Ausnahme von dieser Tendenz findet sich nur bei den Totenkopffaffen für die Diskrimination von Heptanal versus Pentanal und Heptanal versus Nonanal.

Die geruchliche Unterscheidung von Heptanal und Hexanal war sowohl für die Affen als auch für das Humankollektiv am schwierigsten.

Insgesamt betrachtet ergibt sich für die geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives und der Totenkopffaffen folgender regelhafter Zusammenhang: je geringer die strukturellen Unterschiede (im Bezug auf die Anzahl der Kohlenstoffatome) zwischen dem Heptanal und den anderen Aldehyden waren, desto schwieriger gestaltete sich die geruchliche Unterscheidung des jeweiligen Duftpaares.

Bezüglich der einen getesteten isomeren Aldehydform, dem Methylvaleraldehyd, ist festzustellen, daß sowohl die Totenkopffaffen als auch das Humankollektiv in der Lage waren, die geruchliche Diskrimination von Heptanal versus dem Methylvaleraldehyd deutlich über dem Zufallsniveau zu bewerkstelligen.

#### 2.1. Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome

Wie schon bei den Totenkopffaffen wurden für die diesbezügliche Betrachtung der Ergebnisse des Humankollektivs die untersuchten Aldehyd-Duftpaare der homologen Reihe in vier Gruppen eingeteilt:

1. Hexanal (S-) und Octanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um ein Kohlenstoffatom: **ΔC 1**;
2. Pentanal (S-) und Nonanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um zwei Kohlenstoffatome: **ΔC 2**;
3. Butanal (S-) und Decanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um drei Kohlenstoffatome: **ΔC 3**;
4. Propanal (S-) und Undecanal (S-) unterscheiden sich vom Heptanal (S+) in ihrer Kettenlänge um vier Kohlenstoffatome: **ΔC 4**.

Jede dieser vier Gruppen besteht also aus *zwei* Aldehyden.

Für die folgende Abbildung wurde aus den Versuchsergebnissen der zwei Aldehyde jeder Gruppe - jeweils versus dem Heptanal - der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

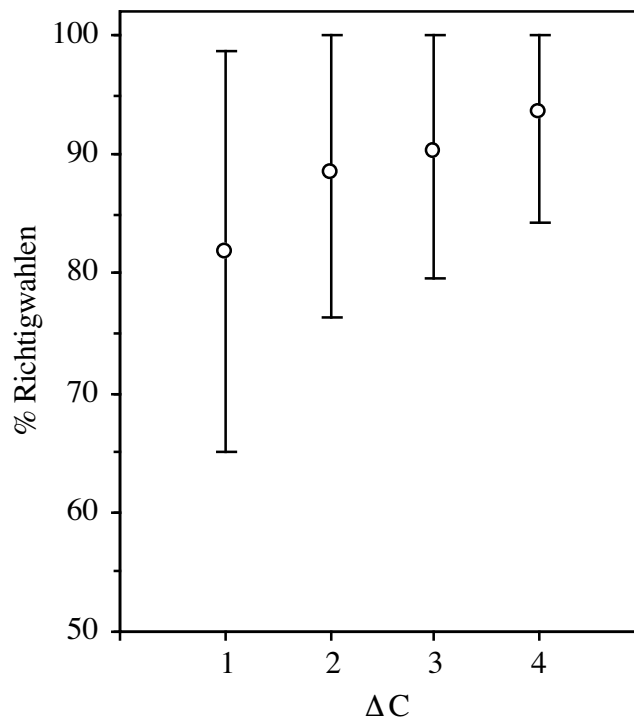


Abbildung 50: Darstellung der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektivs in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die jeweiligen Mittelwerte in % Richtigwahlen und die zugehörige Standardabweichung.

Mittels obiger Abbildung ist ein deutlicher Zusammenhang zwischen der strukturellen Ähnlichkeit der Aldehyde und ihrer geruchlichen Unterscheidbarkeit erkennbar: je größer der Unterschied in der Kohlenstoff-Kettenlänge zwischen dem Heptanal und den jeweils zwei Aldehyden jeder Gruppe war, desto mehr Richtigwahlen wurden von den Probanden erzielt.

Bei der statistischen Prüfung der Daten mittels der Varianzanalyse zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den Ergebnissen der  $\Delta C$  Gruppen (Friedman,  $p < 0,01$ ). Der darauffolgende Wilcoxon-Test erbrachte folgende Resultate:

1. *Signifikante* Unterschiede fanden sich zwischen (Wilcoxon,  $p < 0,01$ )

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  3-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe.

2. *Nicht signifikant* waren dagegen die Unterschiede zwischen (Wilcoxon,  $p > 0,01$ ):

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  2-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und der  $\Delta C$  3-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe.

Nicht signifikant waren also nur die Unterschiede in der Diskriminationsleistung bei denjenigen  $\Delta C$ -Gruppen, bei denen sich die Kettenlängen der jeweiligen Aldehyde nur um ein Kohlenstoffatom unterschieden.

## 2.2. Die Wahl des Unterscheidungskriteriums

Wie schon im Material und Methodenteil ausgeführt, mußten die Probanden nach jeder einzelnen Diskriminationsaufgabe angeben, ob sie ihre Wahl zwischen den drei Flaschen aufgrund von Unterschieden in der *Duftqualität* oder der *Duftintensität* getroffen haben.

In Abbildung 51 ist dargestellt, wie oft insgesamt bei den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Aldehyden die *Intensität* bei jedem Duftpaar als Auswahlkriterium genannt wurde.

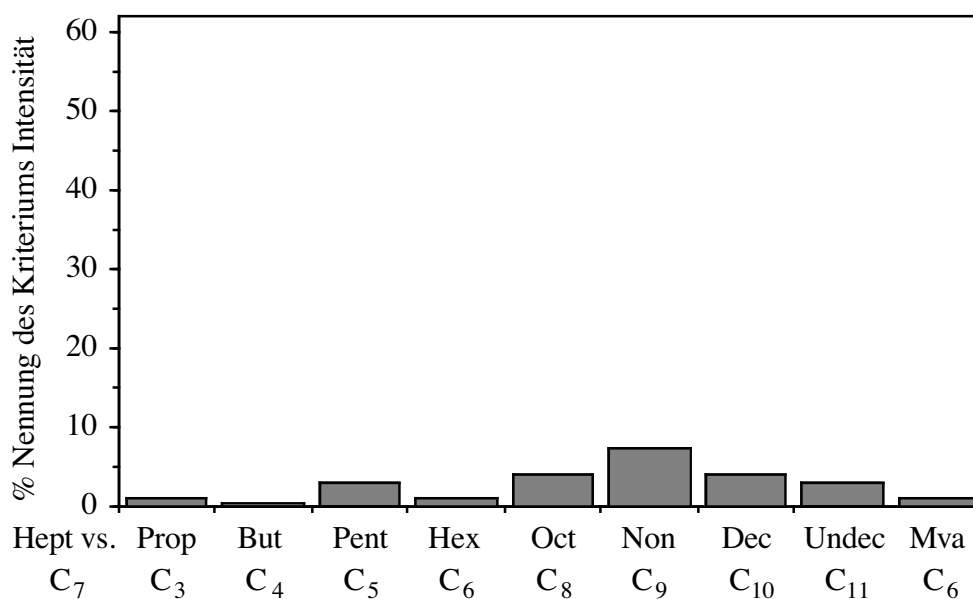


Abbildung 51: Auswahlkriterium „Intensität“: Dargestellt ist für die neun gegen das Heptanal getesteten Aldehyde (aufsummiert über alle Sessions), wie häufig die Probanden die Duftintensität als Unterscheidungskriterium nannten. Abkürzungen siehe Tabelle 1 (Seite 13).

Wie aus der Abbildung hervorgeht, wurde bei allen neun Diskriminationsaufgaben die *Duftintensität* von den Testpersonen nur selten als Kriterium für ihre Wahlentscheidung genannt. In nur maximal 7,5 % der Fälle waren Unterschiede in der *Intensität* der dargebotenen Duftstoffe für die Entscheidungen der Probanden ausschlaggebend, wobei dieser Prozentsatz in der Regel aber noch deutlich geringer war.

Dieser Sachverhalt zeigt, daß die Duftstoffpaare zu über 90 % als „gleich intensiv“ riechend wahrgenommen wurden. Somit wurde also die große Mehrzahl der Entscheidungen nicht aufgrund von *Intensitätsunterschieden*, sondern auf *Qualitätsunterschieden* basierend, gefällt.

Diese Tatsache belegt, daß durch das „intensity matching“ eine gute Übereinstimmung der Duftintensitäten der verschiedenen Duftstofflösungen sichergestellt werden konnte.

### 3. Keton-Diskrimination

In den Humanversuchen fanden dieselben Ketone Verwendung wie zuvor schon bei den Totenkopffaffen. Zum einem wurde die homologe Reihe ausgehend vom 2-Butanon bis hin zum 2-Undecanon, zum anderen die sechs isomeren Ketonformen 3-Pentanon, 3-Hexanon, 3-Heptanon, 3-Octanon, 4-Heptanon und schließlich 5-Nonanon auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin untersucht.

Folgende Abbildung gibt den Mittelwert der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives pro Duftpaar wieder.

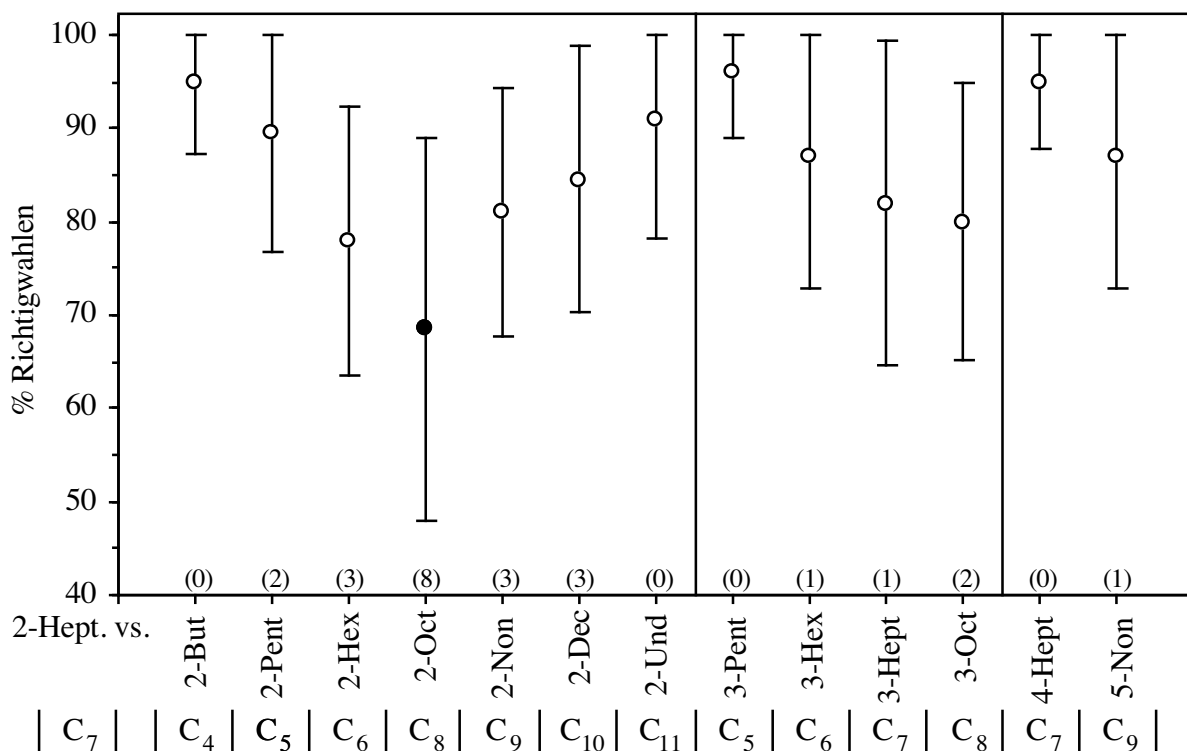


Abbildung 52: Mittelwerte für die Diskrimination von 2-Heptanon versus dem jeweiligen Keton. Dargestellt ist der aus den zehn durchgeführten Sessions gebildete Mittelwert in % Richtigwahlen  $\pm$  Standardabweichung der Versuchsteilnehmer. Die über der Abszisse in Klammern gesetzten Ziffern geben an, wieviele der Probanden die jeweilige Diskriminationsaufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnten. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17).

Wie der Abbildung zu entnehmen ist, konnten die Menschen im Mittel alle ihnen gestellten Diskriminationsaufgaben deutlich über dem Zufallsniveau von 33,3 % Richtigwahlen lösen. Bezüglich der Diskriminationsaufgabe 2-Heptanon versus 2-Octanon ist darauf hinzuweisen, daß der abgebildete Mittelwert zwar über dem besagten Zufallsniveau liegt, die Diskriminationsaufgabe auf Gruppenniveau aber nicht gelöst werden konnte, da 8 der 20 Probanden nicht in der Lage waren, die beiden Duftstoffe geruchlich signifikant richtig voneinander zu unterscheiden.

Weiterhin zeigt sich für den Bereich der homologen Keton-Reihe ein ausgeprägter wannen-förmiger Verlauf des Diskriminationsgraphen ausgehend vom Butanon, beziehungsweise vom 2-Undecanon bis hin zum 2-Octanon. Die geruchliche Diskriminationsaufgabe 2-Heptanon versus 2-Octanon - gefolgt von der Aufgabe 2-Heptanon versus 2-Hexanon – war für das Humankollektiv im Mittel also am schwierigsten. Dabei ist zu beachten, daß sich 2-Octanon und 2-Hexanon vom 2-Heptanon jeweils nur um ein Kohlenstoffatom unterscheiden und somit die größte strukturelle Ähnlichkeit mit ihm aufweisen. Damit gilt auch für die untersuchte homologe Reihe von Ketonen - wie auch schon bei den Aldehyden - folgender regelhafter Zusammenhang: je größer die strukturelle Übereinstimmung (bezüglich der Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls) zwischen dem 2-Heptanon und den anderen Ketonen wurde, desto schwieriger gestaltete sich für die Probanden im Mittel die geruchliche Unterscheidung des jeweiligen Duftpaares.

Bezüglich der untersuchten isomeren Ketonformen ist eine kontinuierliche Abnahme der olfaktorischen Diskriminationsleistungen vom 3-Pentanon über das 3-Hexanon und das 3-Heptanon bis hin zum 3-Octanon festzustellen. Die Ergebnisse der geruchlichen Diskrimination von 3-Pentanon, beziehungsweise 3-Hexanon und 3-Octanon versus dem 2-Heptanon lagen aber durchweg über denen der Diskriminationsaufgaben mit 2-Pentanon, 2-Hexanon und 2-Octanon versus dem 2-Heptanon. Interessant beim Vergleich der Diskriminationsleistungen ist, daß jeweils die geruchliche Unterscheidung der zwei isomeren Formen des Octanons den Menschen am schwierigsten fiel.

Weiterhin ist festzustellen, daß die geruchliche Unterscheidung von 2-Heptanon versus dem 3-Heptanon, also zweier Ketone mit identischer Anzahl an Kohlenstoffatomen, aber mit unterschiedlicher sterischer Anordnung der Ketogruppe im Molekül, für das Humankollektiv mit im Mittel 82,0 % Richtigwahlen keinerlei Problem darstellte. Dies zeigt sich in noch stärkeren Maße bei der geruchlichen Diskrimination vom 2-Heptanon versus dem 4-Heptanon. Bei dieser Aufgabe erreichten die Menschen im Mittel 95,0 % Richtigwahlen, obwohl bei beiden Verbindungen wiederum die gleiche Anzahl an Kohlenstoffatomen gegeben war. Bei diesem Duftpaar war der Unterschied in der sterischen Anordnung der Ketogruppe aber noch deutlicher ausgeprägt als bei der Diskrimination von 2-Heptanon versus 3-Heptanon.

Als letzte isomere Ketonform wurde das 5-Nonanon getestet. Auch diese Aufgabe war für das Humankollektiv problemlos (87,0 % Richtigwahlen) zu lösen. Bei der geruchlichen Unterscheidung von 2-Heptanon versus dem 2-Nonanon kamen die Probanden mit 81,0 % Richtigwahlen auf etwas niedrigere Ergebnisse.

Zusammenfassend zeigt sich für die Keton-Diskrimination also ein deutlicher Effekt der Molekülstruktur (Anzahl der enthaltenen Kohlenstoffatome, aber auch deren sterischer Anordnung im Molekül) auf die geruchliche Qualität des jeweiligen Duftstoffes.

In der nächsten Abbildung sind - um einen direkten Vergleich zu erleichtern - die Ergebnisse des Humankollektivs und der Totenkopfpaffen für die Keton-Diskrimination zusammen dargestellt.

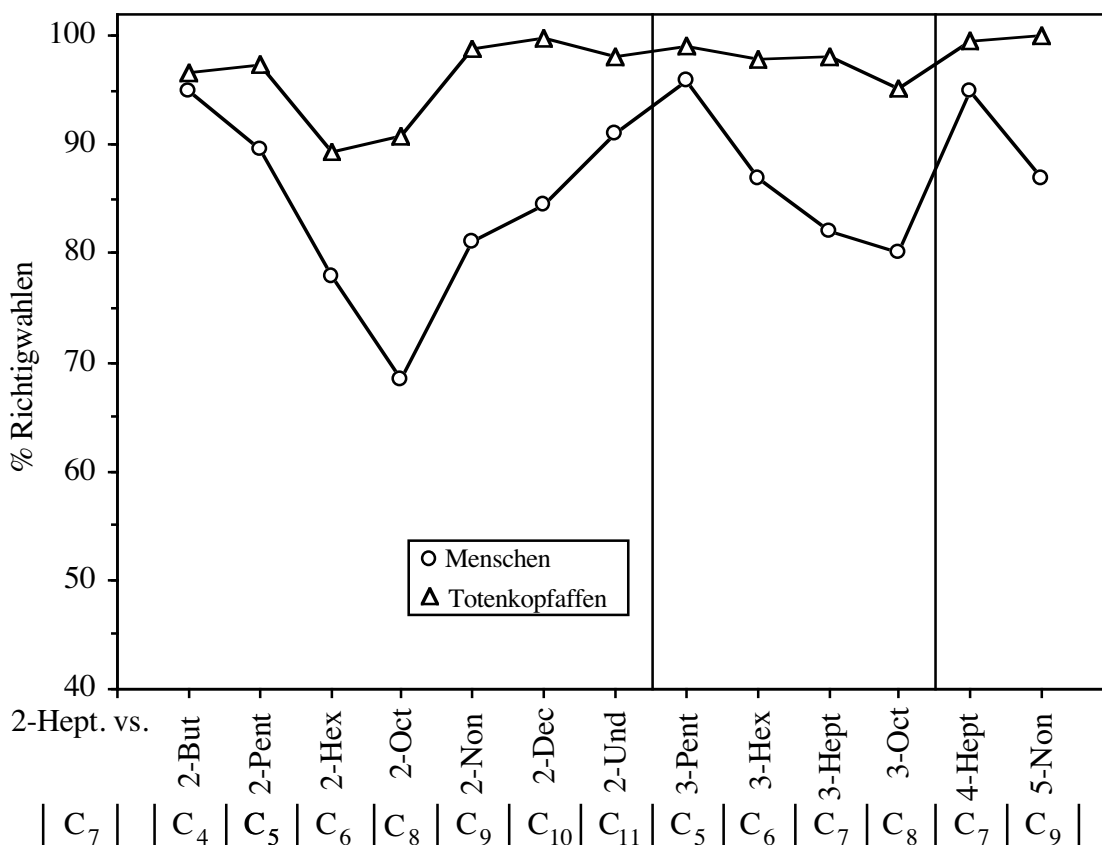


Abbildung 53: Vergleich der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives mit denen der Totenkopffaffen. Eingezeichnet ist jeweils der prozentuale Mittelwert an erzielten Richtigwahlen. Unter den Keton-Namen ist die zugehörige Anzahl an Kohlenstoffatomen des jeweiligen Moleküls angegeben. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17).

Zur Abbildung 53 ist anzumerken, daß nur die Kurvenverläufe miteinander vergleichbar sind und nicht die Absolutwerte in % Richtigwahlen, da den Tierversuchen eine andere Methode zugrunde lag als den Humanversuchen: so waren im Mittel sowohl die Menschen als auch die Affen in der Lage alle ihnen gestellten Diskriminationsaufgaben deutlich über dem Zufallsniveau zu lösen.

Für den Bereich der homologen Reihe vom 2-Butanon bis hin zum 2-Undecanon ergibt sich bei beiden Spezies ein wannenförmiger Verlauf des Diskriminationsgraphen, wobei dieser beim Humankollektiv weitaus deutlicher ausgeprägt ist als bei den Affen.

Bezüglich der für die jeweilige Spezies am schwierigsten zu lösende Diskriminationsaufgabe läßt sich feststellen, daß für das Humankollektiv die geruchliche Unterscheidung von 2-Heptanon versus 2-Octanon, für die Totenkopffaffen dagegen die Aufgabe 2-Heptanon versus 2-Hexanon als am problematischsten erwies.



### 3.1. Diskriminationsfähigkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome

Wie schon bei den Versuchen zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Aldehyden wurden für die diesbezügliche Betrachtung der Ergebnisse des Humankollektivs die untersuchten Keton-Duftpaare in vier Gruppen eingeteilt:

1. 2-Hexanon und 2-Octanon unterscheiden sich vom 2-Heptanon in ihrer Kettenlänge um ein Kohlenstoffatom:  $\Delta C$  1;
2. 2-Pentanon und 2-Nonanon unterscheiden sich vom 2-Heptanon in ihrer Kettenlänge um zwei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  2;
3. 2-Butanon und 2-Decanon unterscheiden sich vom 2-Heptanon in ihrer Kettenlänge um drei Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  3;
4. 2-Undecanon unterscheidet sich vom 2-Heptanon in seiner Kettenlänge um vier Kohlenstoffatome:  $\Delta C$  4.

Die Gruppen  $\Delta C$  1,  $\Delta C$  2 und  $\Delta C$  3 bestehen also aus jeweils *zwei* Ketonen.

Für die folgende Abbildung wurde aus den Versuchsergebnissen der zwei Aldehyde jeder Gruppe - jeweils versus dem Heptanal - der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

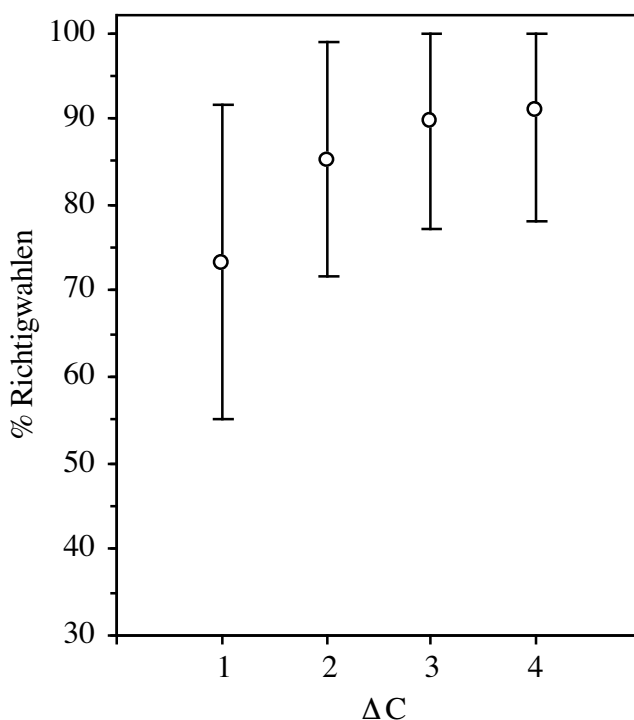


Abbildung 54: Darstellung der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektivs in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die jeweiligen Mittelwerte in % Richtigwahlen und die zugehörige Standardabweichung (senkrechte Linien).

Anhand der Abbildung 54 läßt sich folgender regelhafter Zusammenhang erkennen: je größer der Unterschied in der Kohlenstoff-Kettenlänge zwischen dem 2-Heptanon und den anderen Ketonen der betreffenden  $\Delta C$ -Gruppe ist, desto einfacher gestaltete sich für die Probanden die geruchliche Diskrimination der jeweiligen Duftpaare.

Bei der statistischen Analyse der Daten mittels der Varianzanalyse zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den Ergebnissen der  $\Delta C$ -Gruppen (Friedman,  $p < 0,01$ ). Der darauf folgende Wilcoxon-Test erbrachte folgende Resultate:

1. *Signifikante* Unterschiede fanden sich zwischen (Wilcoxon:  $p < 0,05$ ):
  - a) den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  2-Gruppe;
  - b) den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  3-Gruppe;
  - c) den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe.
  
2. *Nicht signifikante* Unterschiede fanden sich dagegen zwischen (Wilcoxon:  $p > 0,05$ ):
  - a) den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und der  $\Delta C$  3-Gruppe;
  - b) den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe;
  - c) den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe.

Die Diskriminationsaufgaben mit den beiden Ketonen der  $\Delta C$  1-Gruppe waren also signifikant schwieriger zu lösen als die der anderen drei  $\Delta C$ -Gruppen, deren Ergebnisse sich ihrerseits dagegen nicht signifikant voneinander unterschieden.

### 3.2. Die Wahl des Unterscheidungskriteriums

Nach jeder Diskriminationsaufgabe mußten die Testpersonen wiederum angeben, ob sie ihre Wahl zwischen den drei Flaschen aufgrund von Unterschieden in der Duft*qualität* oder der Duft*intensität* getroffen haben. In der Abbildung 55 ist dargestellt, wie oft bei der Keton-Diskrimination insgesamt die Intensität bei jedem Duftpaar als Auswahlkriterium genannt wurde.

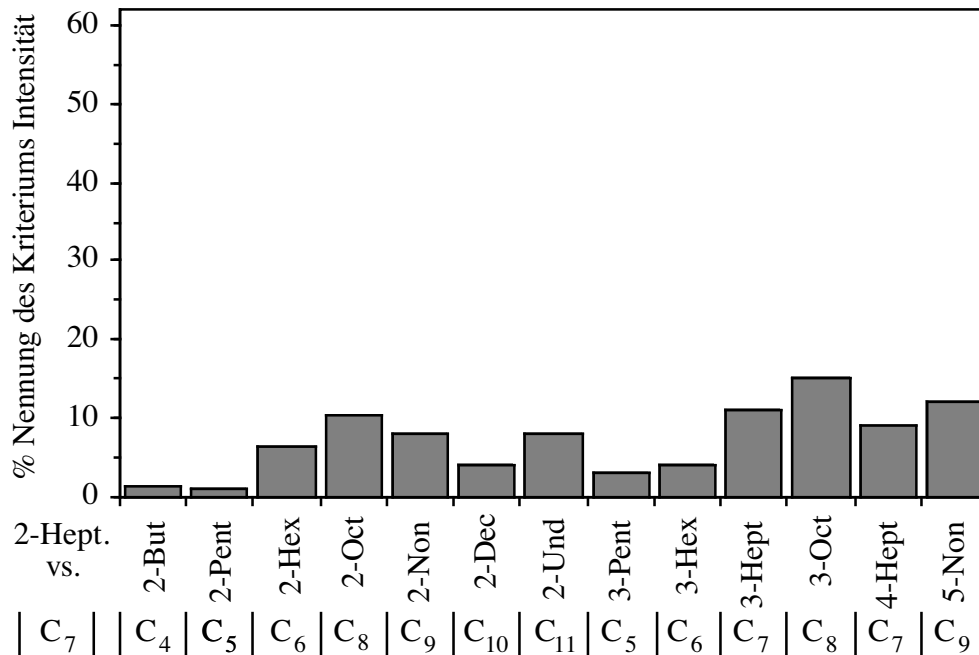


Abbildung 55: Auswahlkriterium „Intensität“: Dargestellt ist für die 13 gegen das 2-Heptanon getesteten Ketone (aufsummiert über alle Sessions), wie häufig die Probanden die Duftintensität als Unterscheidungskriterium nannten. Abkürzungen siehe Tabelle 3 (Seite 17).

Wie der Abbildung zu entnehmen ist, wurde auch bei den Diskriminationsaufgaben zur geruchlichen Unterscheidbarkeit von Ketonen in der deutlichen Mehrzahl der Fälle die Duft*qualität* und nicht die Duft*intensität* als Kriterium für die getroffene Wahlentscheidung von den Probanden genannt. Dabei wurde die Intensität nur bei vier der insgesamt 13 Diskriminationsaufgaben mit mehr als 10 Prozent als ausschlaggebendes Kriterium für die Entscheidung genannt.

In aller Regel wurden die Düfte also aufgrund der Tatsache, daß sie als anders riechend wahrgenommen wurden, voneinander unterschieden. Dies spricht wiederum für eine gute Abgleichung der Duft*intensitäten* beim „intensity matching“.

## 4. Enantiomer-Diskrimination

### 4.1. Diskriminationsleistung des Humankollektives

Im Folgenden sollen die Ergebnisse der Humanversuche zur geruchlichen Unterscheidung von enantiomeren Verbindungen dargestellt werden. Bei diesen Versuchen fanden die gleichen zehn Enantiomer-Paare Verwendung, die schon vorher bei den Totenkopffaffen auf ihre geruchliche Diskriminierbarkeit hin untersucht wurden.

Mit jedem der 20 Probanden wurden fünf Sessions, bei denen jedes Enantiomer-Paar jeweils zwei mal dargeboten wurde, durchgeführt (= 10 Wahlentscheidungen pro Duftpaar und Proband). Folgende Abbildung faßt die Diskriminationsleistung aller zwanzig Probanden pro Enantiomerpaar auf Gruppenniveau zusammen. Diejenigen Diskriminationsaufgaben, die im Mittel von den Probanden signifikant über dem Zufallsniveau gelöst wurden, sind mittels weißer Datenpunkte dargestellt.

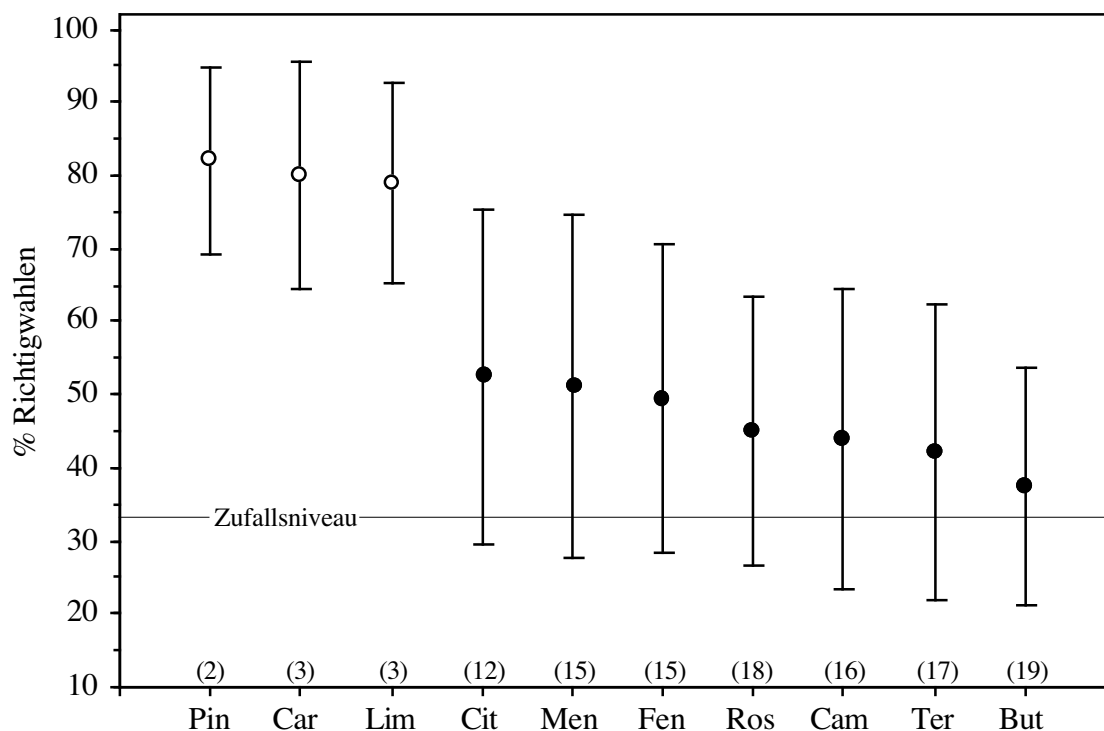


Abbildung 56: Diskriminationsleistung der Probanden für die zehn getesteten Enantiomer-Paare. Dargestellt sind die Mittelwerte (%Richtigwahlen)  $\pm$  Standardabweichungen für jeweils zehn Wahlentscheidungen pro Proband und Enantiomerpaar. Die über der Abszisse in Klammern gesetzten Ziffern geben an, wieviele der Probanden die jeweilige Diskriminationsaufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnten. Abkürzungen siehe Tabelle 5 (Seite 21).

Die in der Abbildung für jedes Enantiomerpaar zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß das Humankollektiv nur die drei Diskriminationsaufgaben (+)- versus (-)- $\alpha$ -Pinen, (+)- versus (-)-Carvon und (+)- versus (-)-Limonen signifikant über dem Zufallsniveau zu lösen in der Lage waren (Binomialtest  $p < 0,05$ ). Bei allen anderen sieben Enantiomerpaaren ergab die

statistische Überprüfung, daß diese Diskriminationsergebnisse auf Gruppenniveau unterhalb des Zufallsniveaus lagen.

Weiterhin zeigte sich, daß die Enantiomer-Paare (+/-)-2-Butanol, (+/-)- $\alpha$ -Terpineol, (+/-)-Campher, (+/-)-Rosenoxid, (+/-)-Fenchon, (+/-)-Menthol und (+/-)- $\beta$ -Citronellol signifikant schwieriger geruchlich voneinander zu unterscheiden waren, als die drei Enantiomer-Paare (+/-)-Limonen, (+/-)-Carvon und (+/-)- $\alpha$ -Pinen (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ).

Die ebenfalls in die Abbildung 56 eingetragenen Standardabweichungen weisen auf deutliche interindividuelle Unterschiede in den geruchlichen Diskriminationsleistungen der einzelnen Probanden hin. Daher soll mittels der folgenden Abbildung die Verteilung der Fehlerrate der 20 Versuchsteilnehmer dargestellt werden.

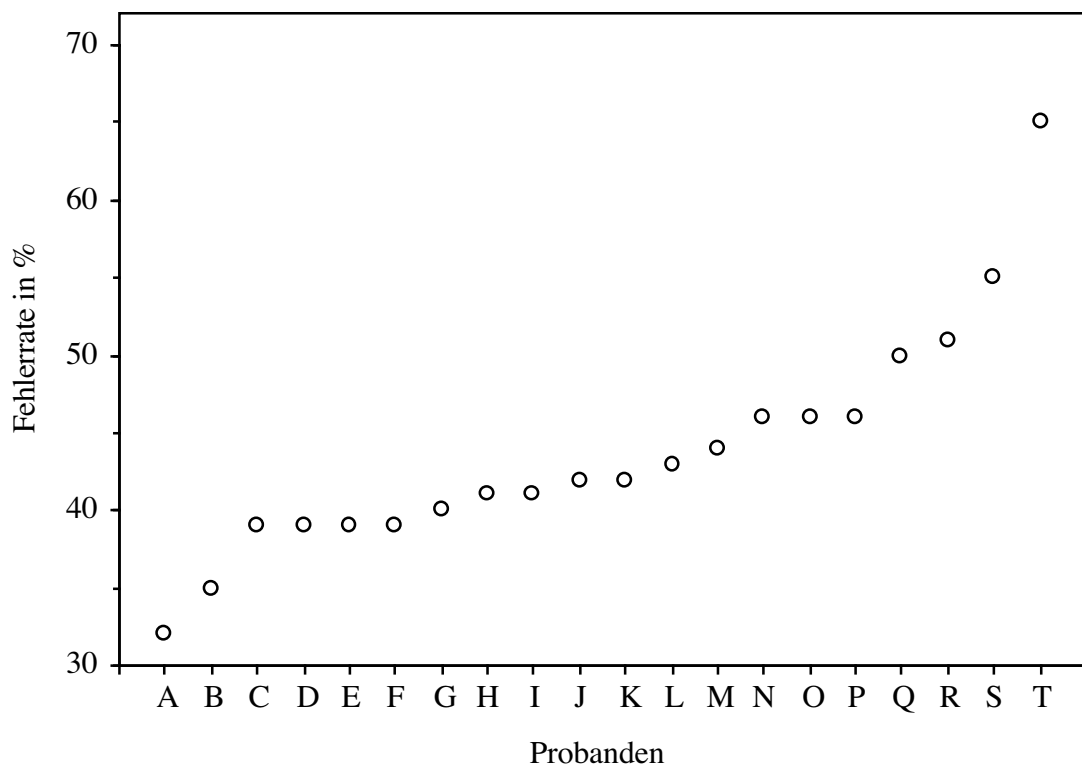


Abbildung 57: Darstellung der jeweiligen prozentualen Gesamtfehlerzahl der 20 Probanden bei der geruchlichen Diskrimination der insgesamt 10 Enantiomer-Paare. Die einzelnen Versuchspersonen sind mittels Buchstaben auf der Abszisse gekennzeichnet.

Wie der Abbildung zu entnehmen ist, liegt die Spannweite der Gesamtfehlerzahl der einzelnen Probanden zwischen 32 % und 65 % Fehlerquote, das heißt, Versuchsperson „T“ hat insgesamt mehr als doppelt so viele Fehler bei der Enantiomer-Diskrimination gemacht als Proband „A“. Dabei war der beste Versuchsteilnehmer („A“) in der Lage, sechs der zehn Duftpaare signifikant über dem Zufallsniveau geruchlich voneinander zu unterscheiden, wohingegen dies der schlechteste Proband („T“) nur bei einem der zehn Duftpaare schaffte.

Betrachtet man zusammenfassend die Diskriminationsergebnisse der 20 Probanden in ihrer Gesamtheit, zeigt sich ein sehr ähnliches Muster in den individuellen Unterscheidungsleistungen, nämlich daß alle Testpersonen bei den drei Diskriminationsaufgaben mit  $\alpha$ -Pinen, Carvon und Limonen deutlich besser abschnitten als bei den restlichen sieben Aufgaben.

#### 4.2. Vergleich der Diskriminationsleistungen des Humankollektivs und der Totenkopffaffen

Einen Vergleich der Diskriminationsleistungen von Menschen und Totenkopffaffen bei der geruchlichen Diskrimination der zehn Enantiomer-Paare ermöglicht die folgende Abbildung.

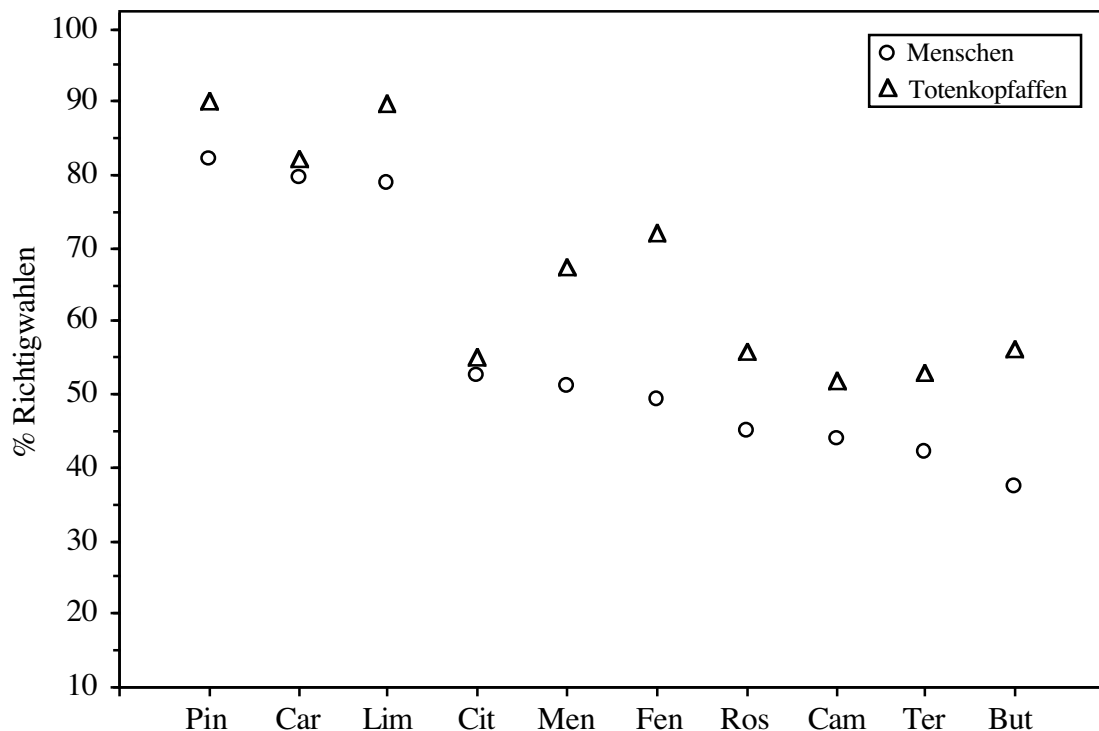


Abbildung 58: Vergleich der Diskriminationsleistungen des Humankollektivs und der drei Totenkopffaffen bei der geruchlichen Unterscheidung der zehn Enantiomer-Duftpaare. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Spezies in % Richtigwahlen. Abkürzungen siehe Tabelle 5 (Seite 21).

Vergleicht man anhand der Abbildung die Reihenfolge der einzelnen Enantiomer-Paare bezüglich der erzielten Richtigwahlleistungen zeigen sich folgende Zusammenhänge:

1. Gute Übereinstimmung bei den drei Enantiomerpaaren (+)- versus (-)- $\alpha$ -Pinen, (+)- versus (-)-Carvon und (+)- versus (-)-Limonen. Diese Aufgaben wurden vom Humankollektiv und, von einer Ausnahme abgesehen, von allen drei Totenkopffaffen signifikant über Zufallsniveau richtig gelöst. Am leichtesten fiel beiden Spezies die geruchliche Diskrimination der Antipoden des  $\alpha$ -Pinsens.
2. Im Gegensatz zum Humankollektiv, waren alle drei Totenkopffaffen in der Lage, die Diskriminationsaufgabe (+)- versus (-)-Fenchon signifikant über Zufallsniveau richtig zu lösen.
3. Bei den restlichen sechs Enantiomerpaaren, die weder vom Humankollektiv noch von den drei Totenkopffaffen (abgesehen von einer einzigen Ausnahme bei einem Versuchstier) signifikant über dem Zufallsniveau voneinander geruchlich unterschieden werden konnten, kommt es zum einen zu Übereinstimmungen in den Rangplätzen, wie zum Beispiel bei der geruchlichen Unterscheidung von (+)- versus (-)-Menthol, (+)- versus (-)-Rosenoxid und (+)- versus (-)- $\alpha$ -Terpineol. Zum anderen finden sich aber auch deutliche Unterschiede, wie zum Beispiel bei den Aufgaben (+)- versus (-)- $\beta$ -Citronellol und (+)- versus (-)-2-Butanol.

### 4.3. Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt

In der folgenden Abbildung ist der Mittelwert an erzielten Richtigwahlen (%) des Humankollektives für jede der fünf durchgeführten Sessions, bezogen auf die jeweils zehn Duftpaare dargestellt.

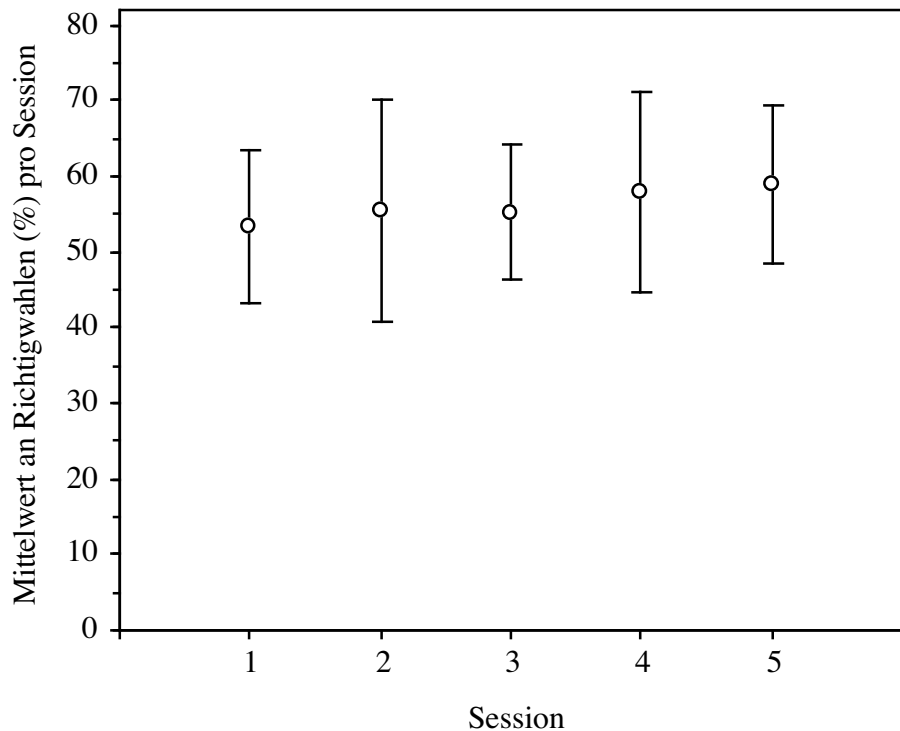


Abbildung 59: Gemittelte Diskriminationsleistung des Humankollektives pro Session. Dargestellt sind die über alle 10 Duftpaare gemittelten Diskriminationsergebnisse ( $\pm$  Standardabweichung) in % Richtigwahlen, die pro Session erreicht wurden.

Betrachtet man Abbildung 59, so erkennt man nur geringe Schwankungen in den geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives von Session zu Session. Die statistische Untersuchung zeigt dann auch, daß sich die Leistungen zwischen den einzelnen Sessions nicht signifikant voneinander unterscheiden (Friedman,  $p > 0,05$ ). Dies bedeutet, daß es zu keinen „Trainingseffekten“ aufgrund wiederholter Konfrontation mit den einzelnen Duftpaaren gekommen ist. Das geruchliche Leistungsniveau der Probanden wurde also nicht durch Lernprozesse beeinflusst.

#### 4.4. Auswahlkriterium „Intensität“

Wie auch schon bei den beiden vorangegangenen Diskriminationsstudien, stellte sich auch für die geruchliche Diskrimination der Enantiomere die Frage, ob die Probanden ihre einzelnen Wahlentscheidungen aufgrund von Unterschieden in der Duftqualität oder aufgrund der Duftintensität getroffen haben.

Die folgende Abbildung stellt diesen Sachverhalt graphisch dar.

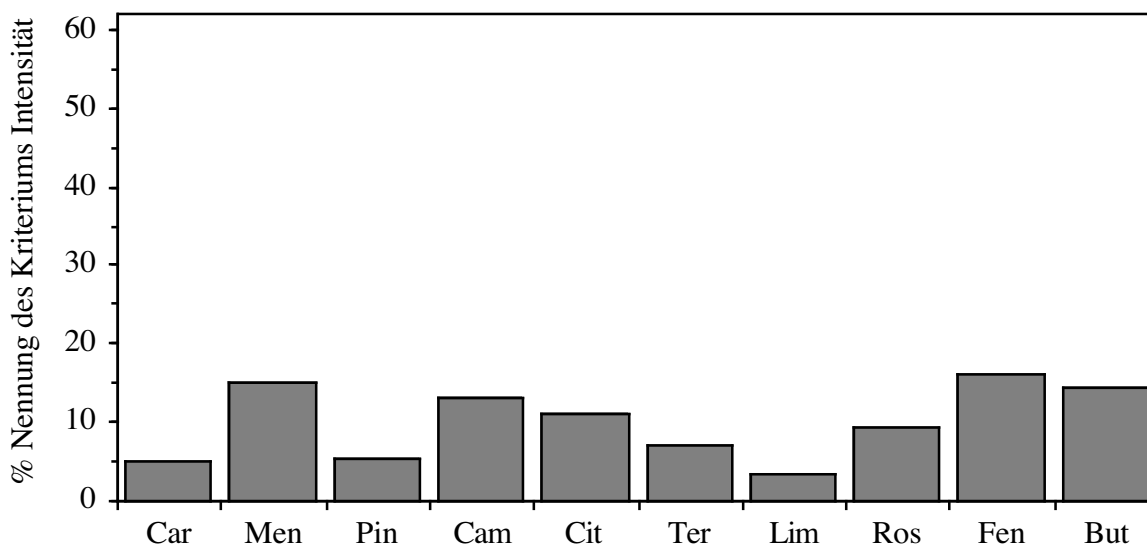


Abbildung 60: Auswahlkriterium „Intensität“: Dargestellt ist für die zehn auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin getesteten Enantiomer-Paare (aufsummiert über alle Sessions), wie häufig die Probanden die Duftintensität als Unterscheidungskriterium nannten. Abkürzungen siehe Tabelle 5 (Seite 21).

Wie aus der Abbildung hervorgeht, diente die Duftintensität nur in maximal 16 % der Wahlentscheidungen (Fenchon) zur Entscheidungsfindung. Das heißt, die große Mehrzahl der Wahlentscheidungen wurde aufgrund von Unterschieden in der Duftqualität und nicht aufgrund von Intensitätsunterschieden getroffen.

Festzustellen ist außerdem noch, daß gerade bei den drei Enantiomerpaaren, bei denen die geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives signifikant über dem Zufallsniveau lag, das Auswahlkriterium *Intensität* am wenigstens zur Entscheidung der Probanden beigetragen hat ( $\alpha$ -Pinen: 5,0 %; Carvon: 5,0 %; Limonen: 3,5 %).

Bei den anderen sieben Enantiomer-Paaren - die nicht signifikant über dem Zufallsniveau gelöst werden konnten - wurde die *Intensität* durchwegs häufiger als Auswahlkriterium angeführt. Es findet sich also eine negative Korrelation zwischen der geruchlichen Unterscheidbarkeit der einzelnen Enantiomer-Paare und der Häufigkeit mit der die Duftintensität als Auswahlkriterium genannt wurde.



5. Die geruchliche Diskriminationsleistung des Humankollektives:  
„spezielle Betrachtungsweise“

Im folgenden Abschnitt sollen die Diskriminationsergebnisse des Humankollektivs unter einem weiteren Aspekt dargestellt werden. Man kann diesen Aspekt mit dem Begriff „alle gegen alle“ umschreiben, da es mit dem Humankollektiv möglich war, alle verwendeten Duftstimuli einer Geruchsstoffklasse (Aldehyde, bzw. Ketone) gegeneinander zu testen. Bei den Totenkopffaffen ist eine derartige Vermischung von für die Tiere belohnungsanzeigenden (S+) und nicht-belohnungsanzeigenden (S-) Duftstimuli versuchs- und verhaltensbedingt nicht möglich.

5.1. Aldehyd-Diskrimination: „alle gegen alle“

Unter dem Gesichtspunkt „alle gegen alle“ wurden sieben Vertreter der homologen Aldehydreihe (Butanal bis Decanal) in insgesamt 21 Duftpaaren gegeneinander auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin getestet. Die Ergebnisse sind in Abbildung 61 dargestellt.

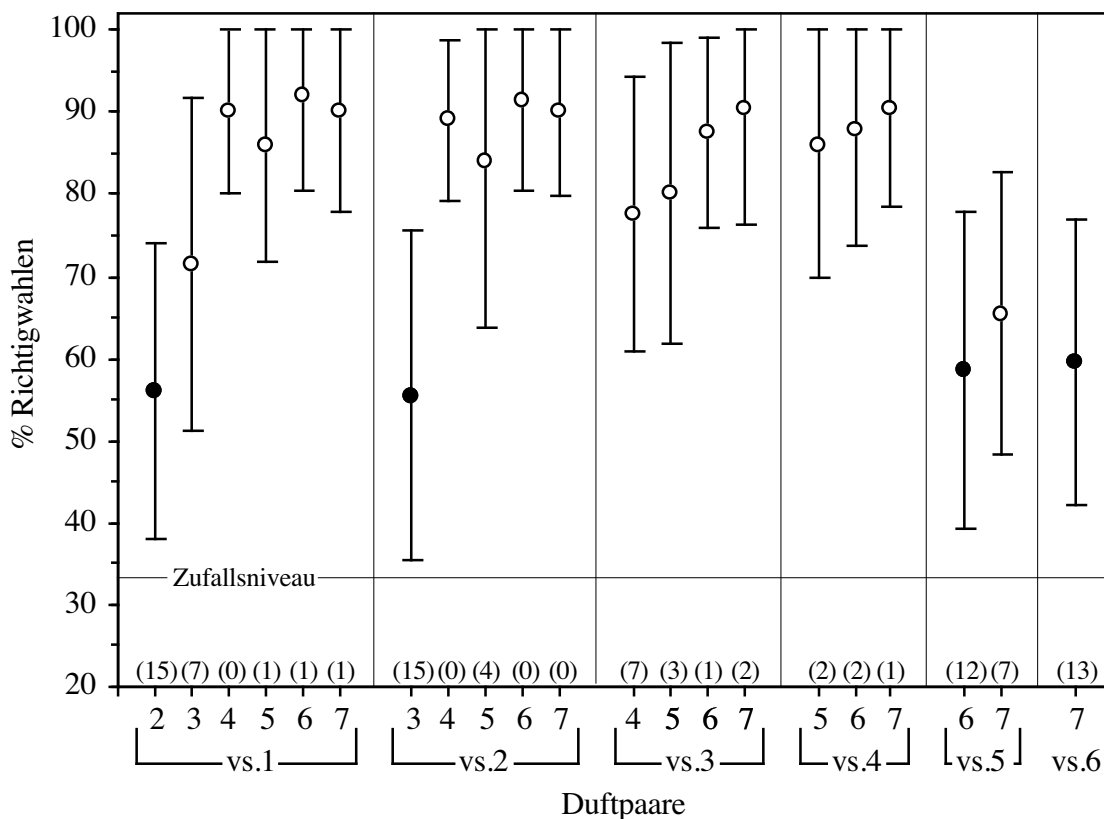


Abbildung 61: Geruchliche Diskriminationsleistung der 20 Probanden für die sieben Aldehyde der untersuchten homologen Reihe. Dargestellt ist jeweils der aus den zehn pro Duftstoff durchgeführten Sessions gebildete Mittelwert in %-Richtigwahlen aller Probanden. Die schwarz gefüllten Datenpunkte stehen für die Diskriminationsaufgaben, deren Ergebnisse statistisch nicht über dem Zufallsniveau liegen. Die über der Abszisse in Klammern gesetzten Ziffern geben an, wieviele der Probanden die jeweilige Diskriminationsaufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnten. Zahlenschlüssel: 1 = Butanal, 2 = Pentanal, 3 = Hexanal, 4 = Heptanal, 5 = Octanal, 6 = Nonanal, 7 = Decanal

Wie der Abbildung 61 zu entnehmen ist, konnten fast alle Aldehyd-Duftpaare von dem Humankollektiv signifikant über dem Zufallsniveau geruchlich voneinander unterschieden werden. Ausnahmen davon bildeten nur die Diskriminationsaufgaben Butanal versus Pentanal, Pentanal versus Hexanal, Octanal versus Nonanal und schließlich Nonanal versus Decanal. Bei diesen vier Stimuluspaaren handelt es sich ausschließlich um direkte Nachbarn in der homologen Reihe, das heißt, um Substanzen die sich nur um ein Kohlenstoffatom in ihrer Kettenlänge voneinander unterscheiden. Nur Hexanal und Heptanal konnten als einziges „Nachbarduftpaar“ signifikant über dem Zufallsniveau geruchlich voneinander unterschieden werden.

Die in der Abbildung 61 durch senkrechte Linien graphisch voneinander getrennten „Duftpaar-Gruppen“, zeigen einen fast durchwegs regelhaften Verlauf, der nur in drei Fällen geringfügig unterbrochen wird: mit Zunahme der Unterschiede in der Kohlenstoff-Kettenlänge zwischen den Aldehyden jedes Duftpaares, steigt die Anzahl der vom Humankollektiv erzielten Richtigwahlen. Es besteht also eine eindeutige Korrelation zwischen der geruchlichen Diskriminierbarkeit der einzelnen Duftpaare und der Ähnlichkeit in der Struktur der jeweiligen Aldehyde.

Bei allen gestellten Diskriminationsaufgaben waren die interindividuellen Leistungsunterschiede zwischen den einzelnen Probanden groß. Dieser Sachverhalt findet in den deutlichen Standardabweichungen (siehe Abbildung 61) seinen Ausdruck.

Die folgende Abbildung gibt einen Überblick über die individuellen Diskriminationsleistungen der einzelnen Probanden bei der Aldehyd-Diskrimination.

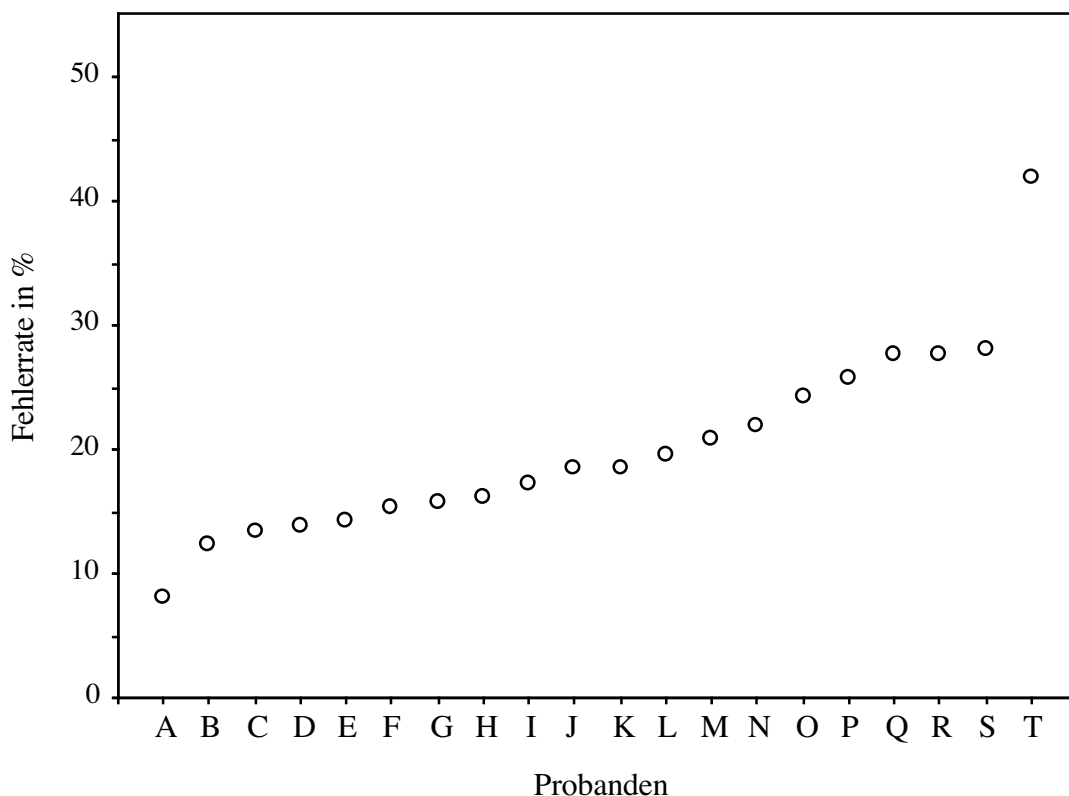


Abbildung 62: Darstellung der jeweiligen prozentualen Gesamtfehlerzahl der 20 Probanden bei der geruchlichen Diskrimination der insgesamt 21 Aldehyd-Paare. Die Namen der einzelnen Versuchspersonen sind mittels Buchstaben auf der Abszisse aufgetragen.

Abbildung 62 zeigt, daß die Spannweite der prozentualen Fehlerrate pro Testperson zwischen 8 % („A“) und 42 % („T“) liegt, wobei der Wert 42 % einen deutlichen „Ausreißer“ von den anderen Fehlerwerten darstellt. Der überwiegende Teil der Probanden liegt also mit seiner Fehlerzahl zwischen 8-28 %, wobei jede Testperson insgesamt 210 Wahlentscheidungen treffen mußte (10 Sessions á 21 Duftpaare).

5.1.1. Untersuchung der 21 Aldehyd-Paare auf ihre Diskriminierbarkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome

Die 21 Aldehydpaare wurden bezüglich ihrer Unterschiede in der Anzahl der enthaltenen Kohlenstoffatome in die folgenden sechs Gruppen eingeteilt:

<b>Gruppe ΔC 1</b>		
Butanal	versus	Pentanal
Pentanal	versus	Hexanal
Hexanal	versus	Heptanal
Heptanal	versus	Octanal
Octanal	versus	Nonanal
Nonanal	versus	Decanal
Die sechs Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>ein</i> Kohlenstoffatom.		

<b>Gruppe ΔC 2</b>		
Butanal	versus	Hexanal
Pentanal	versus	Heptanal
Hexanal	versus	Octanal
Heptanal	versus	Nonanal
Octanal	versus	Decanal
Die fünf Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>zwei</i> Kohlenstoffatome.		

<b>Gruppe ΔC 3:</b>		
Butanal	versus	Heptanal
Pentanal	versus	Octanal
Hexanal	versus	Nonanal
Heptanal	versus	Decanal
Die vier Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>drei</i> Kohlenstoffatome		

Gruppe $\Delta C$ 4		
Butanal	versus	Octanal
Pentanal	versus	Nonanal
Hexanal	versus	Decanal
Die drei Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <b>vier</b> Kohlenstoffatome.		

Gruppe $\Delta C$ 5		
Butanal	versus	Nonanal
Pentanal	versus	Decanal
Die zwei Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <b>fünf</b> Kohlenstoffatome.		

Gruppe $\Delta C$ 6		
Butanal	versus	Decanal
Die zwei Aldehyde dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge um <b>sechs</b> Kohlenstoffatome		

Für die folgende Abbildung wurde aus den Versuchsergebnissen der Vertreter jeder Gruppe der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

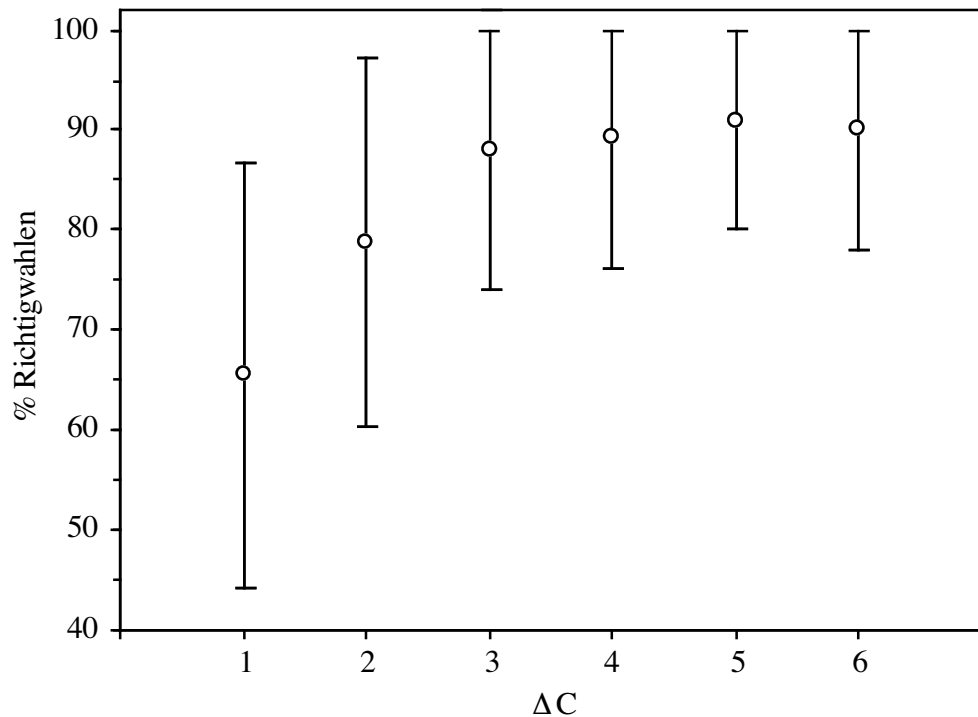


Abbildung 63: Darstellung der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektivs für die geruchliche Unterscheidung der 21 Aldehyd-Paare in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die jeweiligen Mittelwerte (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung (senkrechte Linien).

Die in Abbildung 63 dargestellten Datenpunkte zeigen einen fast asymptotischen Verlauf der Diskriminationsleistung ausgehend von der  $\Delta C$  1-Gruppe bis hin zur  $\Delta C$  6-Gruppe. Es zeigt sich daher folgender regelhafter Zusammenhang: je größer der Unterschied an Kohlenstoffatomen zwischen den Vertretern der einzelnen Duftpaare war, desto höher war der Prozentsatz an Richtigwahlen, den das Humankollektiv bei den Diskriminationsaufgaben erreichte.

Die statistische Auswertung der Daten mittels der Varianzanalyse zeigte signifikante Unterschiede (Friedman,  $p < 0.01$ ) zwischen den einzelnen Gruppen. Beim nachfolgenden Wilcoxon-Test ergaben sich folgende Zusammenhänge:

1. *Signifikante* Unterschiede (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ) fanden sich zwischen:

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und allen anderen  $\Delta C$ -Gruppen;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und allen anderen  $\Delta C$ -Gruppen;

2. *Nicht signifikante* Unterschiede (Wilcoxon,  $p > 0,01$ ) fanden sich dagegen zwischen:

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und der  $\Delta C$  4-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und der  $\Delta C$  5-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und der  $\Delta C$  6-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  4-Gruppe und der  $\Delta C$  5-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  4-Gruppe und der  $\Delta C$  6-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  5-Gruppe und der  $\Delta C$  6-Gruppe.

Festzustellen ist also, daß sich nur signifikante Unterschiede zwischen den Ergebnissen der Vertreter der  $\Delta C$  1-Gruppe und der  $\Delta C$  2-Gruppe versus allen anderen Gruppen ergaben. Das heißt, die Duftpaare der  $\Delta C$  1-Gruppe und  $\Delta C$  2-Gruppe waren geruchlich signifikant schwieriger zu unterscheiden, als die der anderen Gruppen.

Die Ergebnisse der Gruppen, bei denen der Unterschied in der Kettenlänge drei oder mehr Kohlenstoffatome beträgt, unterscheiden sich dagegen nicht signifikant. Anders ausgedrückt: die Duftpaare der  $\Delta C$  3-,  $\Delta C$  4-,  $\Delta C$  5- und der  $\Delta C$  6-Gruppe waren statistisch gesehen gleich einfach voneinander zu diskriminieren.

### 5.1.2. Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt

In der folgenden Abbildung ist der Mittelwert an erzielten Richtigwahlen (%) des Humankollektives für jede der zehn durchgeführten Sessions, bezogen auf die jeweils 21 Aldehyd-Duftpaare dargestellt.

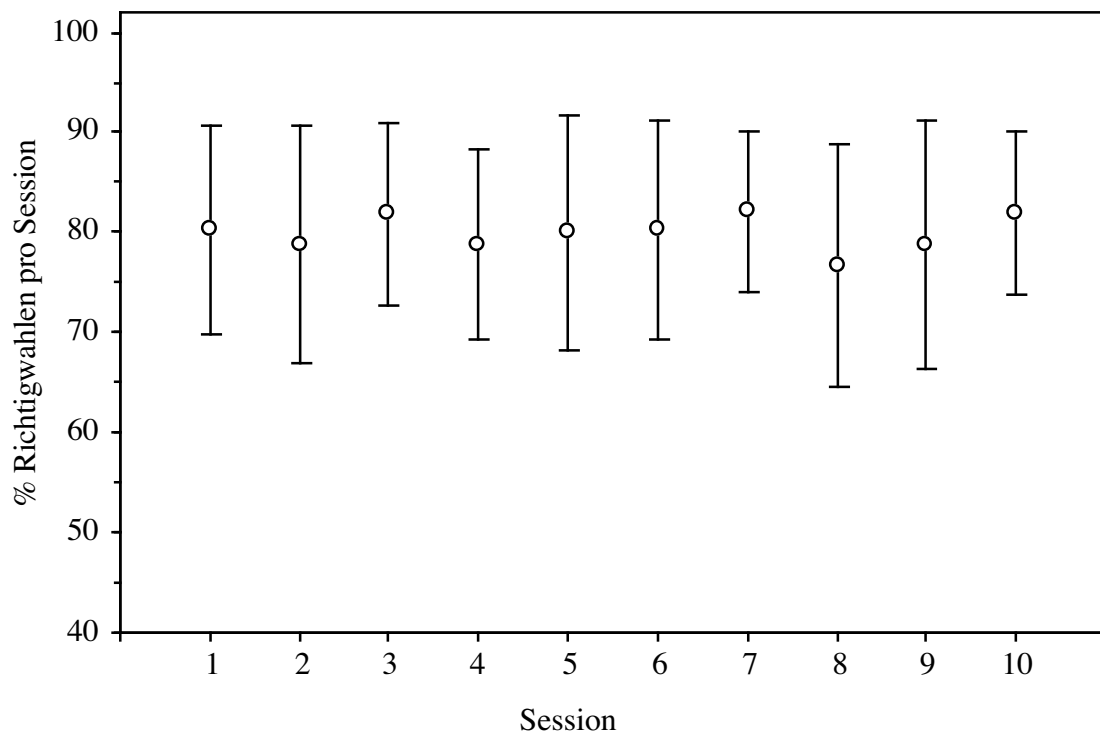


Abbildung 64: Lernkurve für die durchschnittliche Diskriminationsleistung des Humankollektives pro Session. Dargestellt sind die über alle 21 Duftpaare gemittelten Diskriminationsergebnisse ( $\pm$  Standardabweichung) in % Richtigwahlen, die pro Session erreicht wurden.

Betrachtet man Abbildung 64, so erkennt man nur geringe Schwankungen in den geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives von Session zu Session. Die statistische Untersuchung zeigte dann auch, daß sich die Leistungen zwischen den einzelnen Sessions nicht signifikant voneinander unterscheiden (Friedman,  $p > 0,05$ ). Dies bedeutet, daß es zu keinen „Trainingseffekten“ aufgrund wiederholter Konfrontation mit den einzelnen Aldehyd-Duftpaaren gekommen ist. Das geruchliche Leistungsniveau der Probanden wurde also nicht durch Lernprozesse beeinflusst.

### 5.1.3. Die Wahl des Unterscheidungskriteriums

Auch bei der geruchlichen Diskrimination der 21 Aldehyd-Paare mußten die insgesamt 20 Probanden nach jeder Wahlentscheidung angeben, ob sie diese aufgrund von Unterschieden in der Duftqualität oder aufgrund von Unterschieden in der Duftintensität getroffen haben.

Die Ergebnisse dieses Sachverhaltes sind in der folgenden Abbildung graphisch dargestellt.

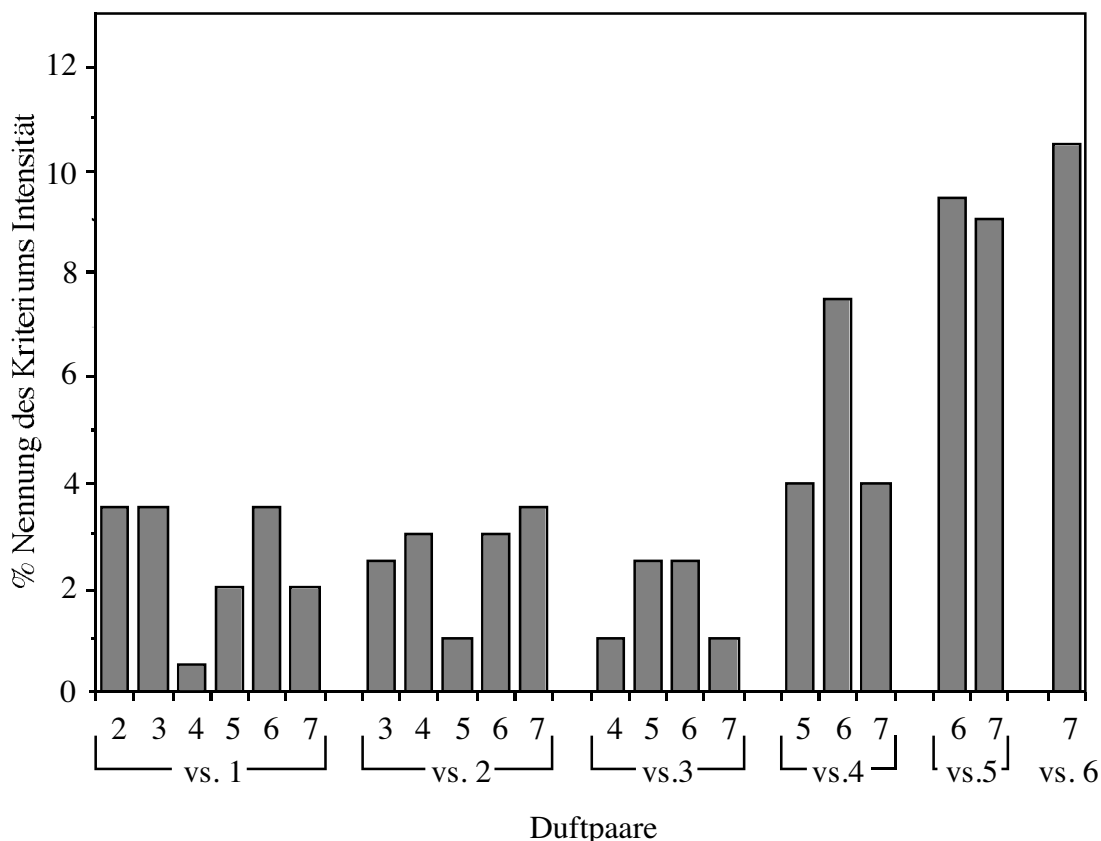


Abbildung 65: Auswahlkriterium „Intensität“: Dargestellt ist für die insgesamt 21 auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin getesteten Aldehyd-Paare (aufsummiert über alle Sessions), wie häufig die Probanden die Duftintensität als Unterscheidungskriterium nannten. „Zahlenschlüssel“ siehe Abbildung 61 (Seite 102).

Wie der Abbildung 65 zu entnehmen ist, lag die Nennung der Duftintensität als Hauptunterscheidungskriterium bei 15 der insgesamt 21 Duftpaare unter vier Prozent. Nur bei den Duftpaaren, bei denen die Kettenlänge der Aldehyde sieben und mehr Kohlenstoffatome betrug, stieg die Häufigkeit der Intensitäts-Nennungen an. Dabei wurde der diesbezüglich höchste Wert mit 10,5 % bei der geruchlichen Unterscheidung von Nonanal versus Decanal erreicht, also einem Duftpaar, das vom Humankollektiv - wie weiter oben schon dargestellt - nicht signifikant über dem Zufallsniveau diskriminiert werden konnte. Letzteres gilt auch für das Duftpaar mit der zweithöchsten Intensitäts-Nennung (9,5 %): Octanal versus Nonanal.

In Bezug auf das „intensity matching“ der einzelnen Düfte, läßt sich somit feststellen, daß in der deutlich überwiegenden Mehrzahl der Wahlentscheidungen der Probanden die Duftqualität und nicht die Duftintensität der ausschlaggebende Entscheidungsfaktor gewesen ist und somit das „intensity matching“ eine hohe Effektivität besaß.

## 5.2. Keton-Diskrimination: „alle gegen alle“

Unter dem Gesichtspunkt „alle gegen alle“ wurden auch sieben Vertreter der homologen Ketonreihe vom 2-Butanon bis hin zum 2-Decanon gegeneinander auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin getestet. Die Ergebnisse dieser Diskriminationsaufgaben sind in der folgenden Abbildung graphisch dargestellt.

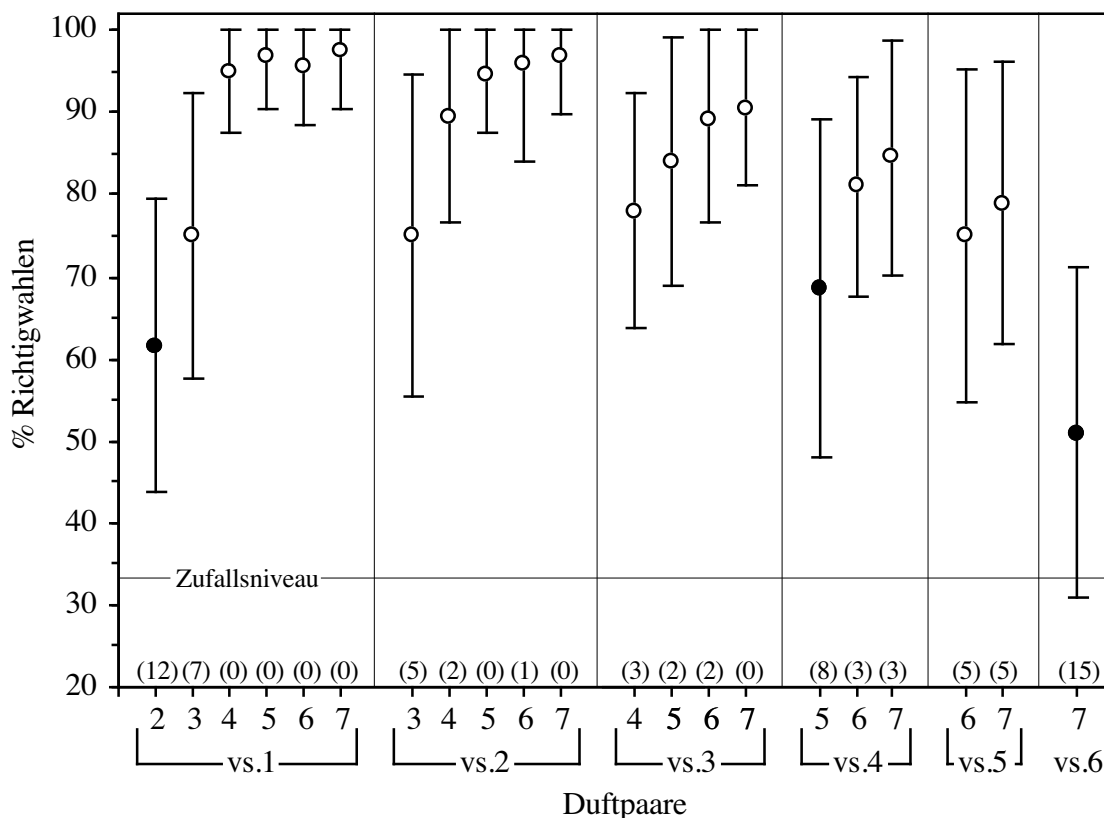


Abbildung 66: Darstellung der geruchlichen Diskriminationsleistung der 20 Probanden des Humankollektives für die sieben Duftstimuli der untersuchten homologen Reihe von Ketonen. Dargestellt ist jeweils der aus den zehn pro Duftstoff durchgeführten Sessions gebildete Mittelwert in %-Richtigwahlen aller Probanden. Die schwarz ausgefüllten Datenpunkte stehen für diejenigen Diskriminationsaufgaben, deren Ergebnisse statistisch nicht über dem Zufallsniveau liegen. Die über der Abszisse in Klammern gesetzten Ziffern geben an, wieviele der Probanden die jeweilige Diskriminationsaufgabe nicht signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnten. Zahlenschlüssel: 1 = 2-Butanon, 2 = 2-Pentanon, 3 = 2-Hexanon, 4 = 2-Heptanon, 5 = 2-Octanon, 6 = 2-Nonanon, 7 = 2-Decanon.

Mittels Abbildung 66 läßt sich feststellen, daß das Humankollektiv, bestehend aus zwanzig Probanden, 18 der insgesamt 21 gestellten Diskriminationsaufgaben signifikant über dem Zufallsniveau richtig lösen konnte. Nur in den Fällen 2-Butanon versus 2-Pentanon, 2-Heptanon versus 2-Octanon und 2-Nonanon versus 2-Decanon verfehlte das Humankollektiv das Signifikanzniveau. Die Ketone dieser Duftpaare unterscheiden sich jeweils nur um ein Kohlenstoffatom voneinander, sind also nächste Nachbarn in der homologen Reihe.



Weiterhin zeigt sich in Bezug auf die einzelnen „Duftpaargruppen“ (in Abbildung 66 sind diese durch senkrechte Linien graphisch voneinander getrennt), daß in aller Regel der vom Human-kollektiv pro Duftpaar erzielte Prozentsatz an Richtigwahlen um so höher ausfiel, je größer der Unterschied in der Kohlenstoff-Kettenlänge der jeweiligen Ketone eines Duftpaares war.

Bei allen gestellten Diskriminationsaufgaben waren wiederum die interindividuellen Leistungsunterschiede zwischen den einzelnen Probanden groß. Dieser Sachverhalt findet in den deutlichen Standardabweichungen seinen Ausdruck.

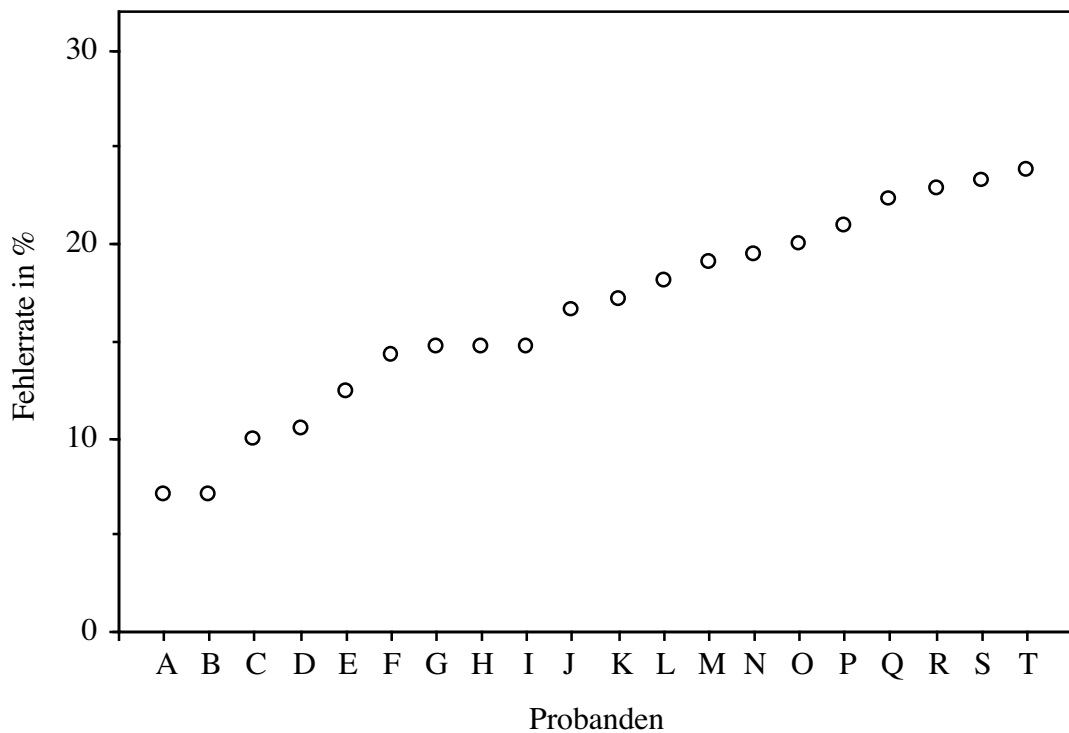


Abbildung 67: Darstellung der jeweiligen prozentualen Gesamtfehlerzahl der 20 Probanden bei der geruchlichen Diskrimination der insgesamt 21 Keton-Paare. Die einzelnen Versuchspersonen sind mittels Buchstaben auf der Abszisse gekennzeichnet.

Wie der Abbildung 67 zu entnehmen ist, lag die prozentuale Gesamtfehlerzahl pro Proband in einem Bereich zwischen 7 % (Proband „A“) und 24 % (Proband „T“). Im Gegensatz zu den bei der Aldehyd-Diskrimination gemachten Beobachtung, kam es bei der Keton-Diskrimination nicht zu deutlichen „Ausreißerwerten“, sondern die Gesamtfehlerzahlen pro Proband verteilen sich relativ homogen auf den dargestellten Bereich.

5.2.1. Untersuchung der 21 Keton-Paare auf ihre Diskriminierbarkeit in Abhängigkeit von Unterschieden in der Anzahl der Kohlenstoffatome

Die 21 Keton-Paare wurden bezüglich ihrer Unterschiede in der Anzahl der enthaltenen Kohlenstoffatome in die folgenden sechs Gruppen eingeteilt:

Gruppe ΔC1		
2-Butanon	versus	2-Pentanon
2-Pentanon	versus	2-Hexanon
2-Hexanon	versus	2-Heptanon
2-Heptanon	versus	2-Octanon
2-Octanon	versus	2-Nonanon
2-Nonanon	versus	2-Decanon
Die sechs Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>ein</i> Kohlenstoffatom.		

Gruppe ΔC 2		
2-Butanon	versus	2-Hexanon
2-Pentanon	versus	2-Heptanon
2-Hexanon	versus	2-Octanon
2-Heptanon	versus	2-Nonanon
2-Octanon	versus	2-Decanon
Die fünf Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>zwei</i> Kohlenstoffatome.		

Gruppe ΔC 3		
2-Butanon	versus	2-Heptanon
2-Pentanon	versus	2-Octanon
2-Hexanon	versus	2-Nonanon
2-Heptanon	versus	2-Decanon
Die vier Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>drei</i> Kohlenstoffatome.		

Gruppe $\Delta C$ 4		
2-Butanon	versus	2-Octanon
2-Pentanon	versus	2-Nonanon
2-Hexanon	versus	2-Decanon
Die drei Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>vier</i> Kohlenstoffatome.		

Gruppe $\Delta C$ 5		
2-Butanon	versus	2-Nonanon
2-Pentanon	versus	2-Decanon
Die zwei Vertreter dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge jeweils um <i>fünf</i> Kohlenstoffatome.		

Gruppe $\Delta C$ 6		
2-Butanon	versus	2-Decanon
Die zwei Ketone dieser Gruppe unterscheiden sich in ihrer Kettenlänge um <i>sechs</i> Kohlenstoffatome		

Für die folgende Abbildung wurde aus den Versuchsergebnissen der Vertreter jeder Gruppe der Mittelwert (% Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung gebildet.

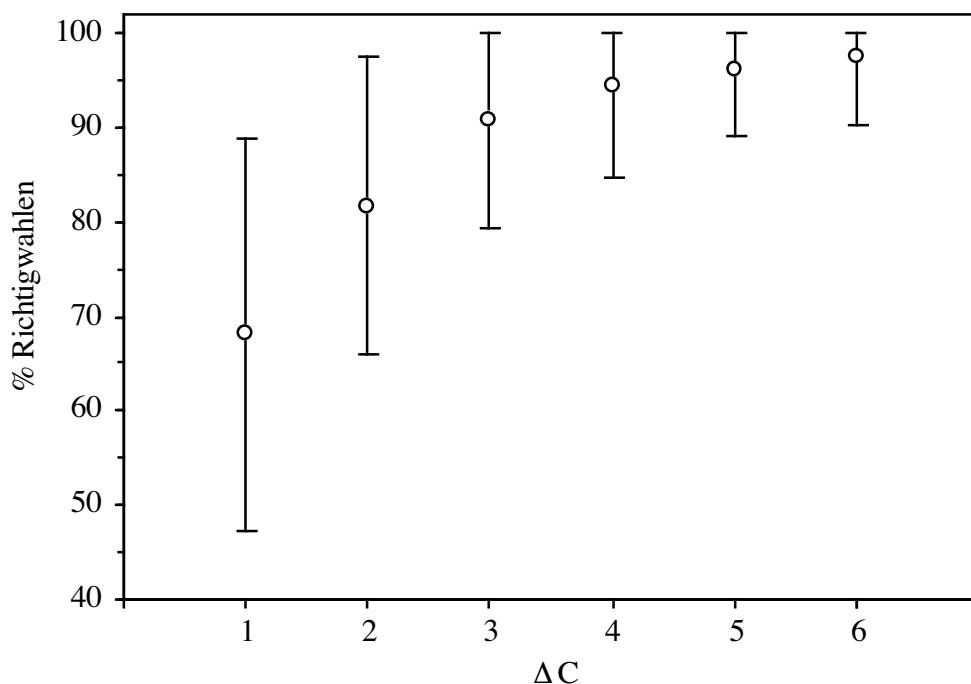


Abbildung 68: Darstellung der geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektivs für die geruchliche Unterscheidung der 21 Keton-Paare in Abhängigkeit von den Unterschieden der Kohlenstoff-Kettenlänge. Eingezeichnet sind die jeweiligen Mittelwerte (%-Richtigwahlen) und die zugehörige Standardabweichung (senkrechte Linien).

Die in Abbildung 68 dargestellten Datenpunkte zeigen einen nahezu asymptotischen Verlauf der Diskriminationsleistung ausgehen von der  $\Delta C$  1-Gruppe bis hin zur  $\Delta C$  6-Gruppe. Es zeigt sich also folgender regelhafter Zusammenhang: je größer der Unterschied an Kohlenstoffatomen zwischen den Vertretern der einzelnen Duftpaaren war, desto höher war der Prozentsatz an Richtigwahlen, den das Humankollektiv bei den Diskriminationsaufgaben erreichte.

Die statistische Auswertung der Daten mittels der Varianzanalyse zeigte signifikante Unterschiede (Friedman,  $p < 0.01$ ) zwischen den einzelnen Gruppen. Beim nachfolgenden Wilcoxon-Test ergaben sich folgende Zusammenhänge:

1. *Signifikante* Unterschiede (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ) fanden sich zwischen:

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  1-Gruppe und allen anderen  $\Delta C$ -Gruppen;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  2-Gruppe und allen anderen  $\Delta C$ -Gruppen;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  3-Gruppe und allen anderen  $\Delta C$ -Gruppen;

2. *Nicht signifikante* Unterschiede (Wilcoxon,  $p > 0,01$ ) fanden sich dagegen zwischen:

- den Ergebnissen der  $\Delta C$  4-Gruppe und der  $\Delta C$  5-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  4-Gruppe und der  $\Delta C$  6-Gruppe;
- den Ergebnissen der  $\Delta C$  5-Gruppe und der  $\Delta C$  6-Gruppe.

Festzustellen ist also, daß sich signifikante Unterschiede zwischen den Ergebnissen der Vertreter der  $\Delta C$  1-,  $\Delta C$  2- und der  $\Delta C$  3-Gruppe versus allen anderen Gruppen ergaben. Das heißt, die Ketone der Duftpaare der  $\Delta C$  1-Gruppe, der  $\Delta C$  2-Gruppe und der  $\Delta C$  3-Gruppe waren geruchlich schwieriger voneinander zu unterscheiden, als die der anderen Gruppen.

Die Ergebnisse der Gruppen, bei denen der Unterschied in der Kettenlänge vier oder mehr Kohlenstoffatome beträgt, unterscheiden sich dagegen nicht signifikant. Anders ausgedrückt: die Duftpaare der  $\Delta C$  4-,  $\Delta C$  5- und der  $\Delta C$  6-Gruppe waren statistisch gesehen gleich schwierig voneinander zu diskriminieren.

### 5.2.2. Untersuchung auf einen möglichen Trainingseffekt

In der folgenden Abbildung ist der Mittelwert an erzielten Richtigwahlen (%) des Humankollektives für jede der zehn durchgeführten Sessions (à 21 Keton-Duftpaare) dargestellt.

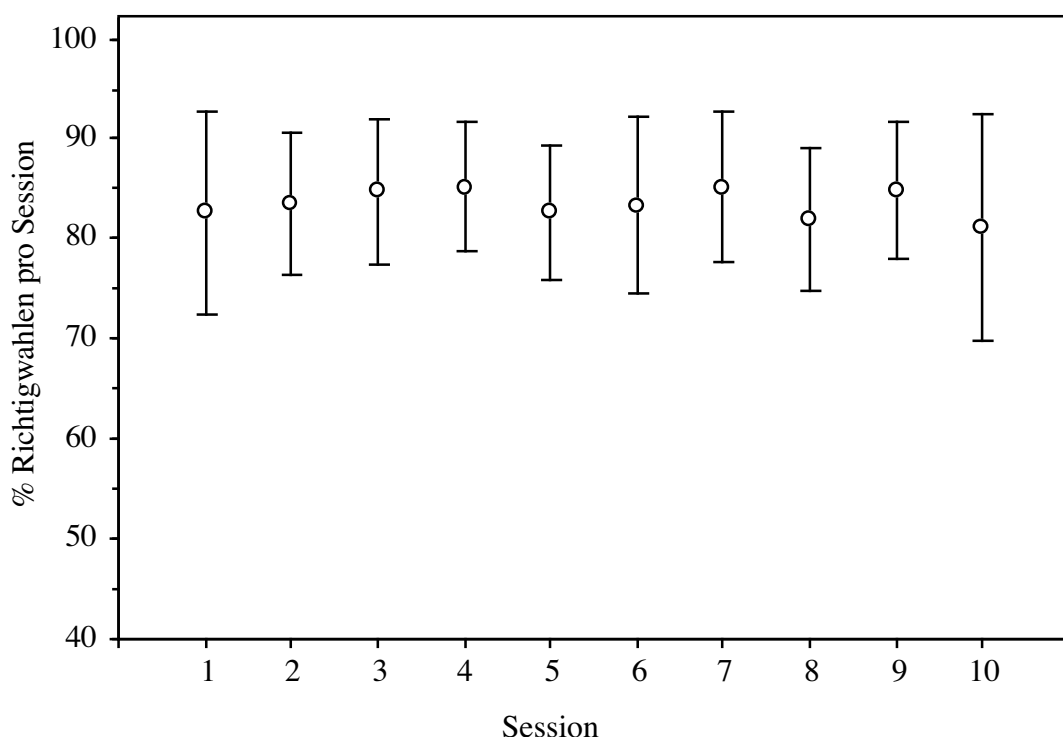


Abbildung 69: Lernkurve für die durchschnittliche Diskriminationsleistung des Humankollektives pro Session. Dargestellt sind die über alle 21 Duftpaare gemittelten Diskriminationsergebnisse ( $\pm$  Standardabweichung) in % Richtigwahlen, die pro Session erreicht wurden.

Betrachtet man die Abbildung, so erkennt man nur geringe Schwankungen in den geruchlichen Diskriminationsleistungen des Humankollektives von Session zu Session. Die statistische Untersuchung zeigte dann auch, daß sich die Leistungen zwischen den einzelnen Sessions nicht signifikant voneinander unterscheiden (Friedman,  $p > 0,05$ ). Dies bedeutet, daß es - wie zuvor schon bei der Aldehyd-Diskrimination - zu keinen „Trainingseffekten“ aufgrund wiederholter Konfrontation mit den einzelnen Keton-Duftpaaren gekommen ist. Das geruchliche Leistungsniveau der Probanden wurde also nicht durch Lernprozesse beeinflusst.

### 5.2.3. Die Wahl des Unterscheidungskriteriums

Bei der geruchlichen Diskrimination der 21 Keton-Paare mußten die insgesamt 20 Probanden nach jeder Wahlentscheidung wiederum angeben, ob sie diese aufgrund von Unterschieden in der Duftqualität oder aufgrund von Unterschieden in der Duftintensität getroffen haben.

Die Ergebnisse dieses Sachverhaltes sind graphisch in der folgenden Abbildung dargestellt.

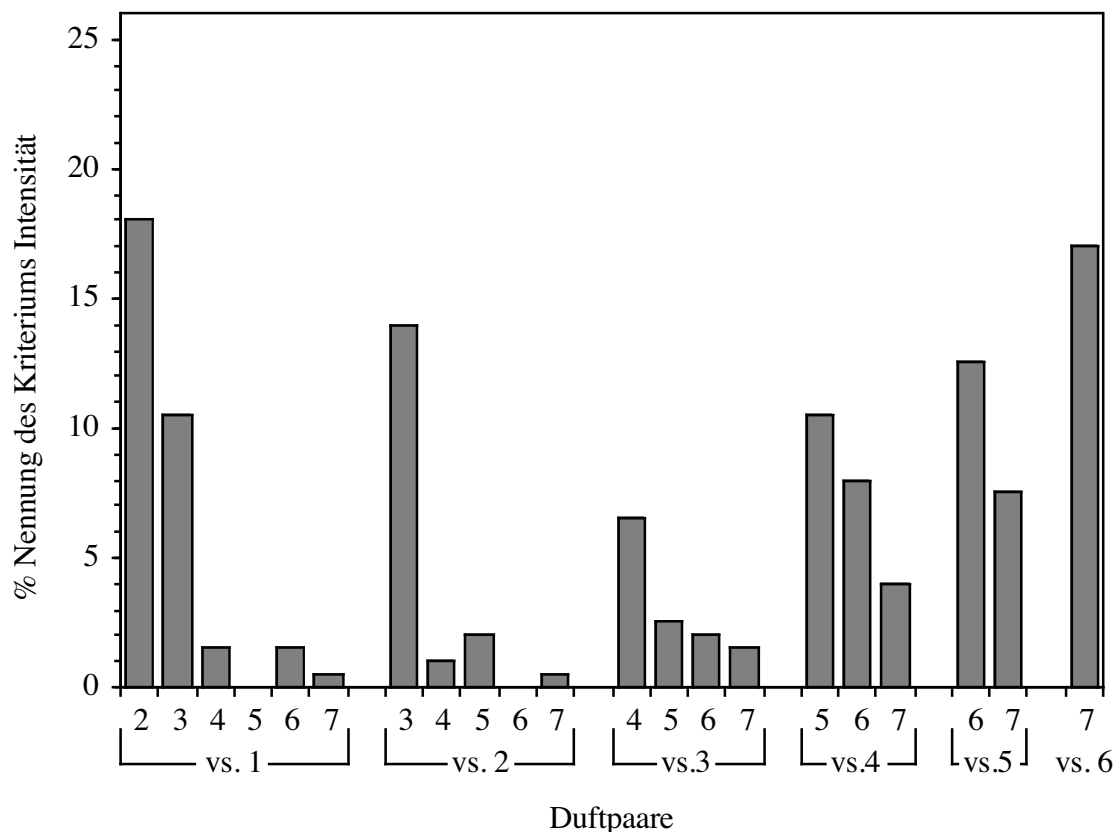


Abbildung 70: Auswahlkriterium „Intensität“: Dargestellt ist für die insgesamt 21 auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin getesteten Keton-Paare (aufsummiert über alle Sessions), wie häufig die Probanden die Duftintensität als Unterscheidungskriterium nannten. „Zahlenschlüssel“ siehe Abbildung 66 (Seite 109).

Wie aus der Abbildung hervorgeht, lag die prozentuale Nennung der Duftintensität als ausschlaggebendes Unterscheidungskriterium bei der Keton-Diskrimination in einem Bereich von 0 % (Duftpaar 1-5 = 2-Butanon versus 2-Octanon und Duftpaar 2-6 = 2-Pentanon versus 2-Nonanon) und 18 % (Duftpaar 1-2 = 2-Butanon versus 2-Pentanon). Bei 15 der insgesamt 21 untersuchten Duftpaare lag dieser Wert unter 10 %. Einen höheren Anteil an Nennungen erreicht das Auswahlkriterium Intensität in der Regel nur bei denjenigen Diskriminationsaufgaben, bei denen die zu unterscheidenden Ketone des jeweiligen Duftpaares nächste Nachbarn, also bezüglich der Anzahl an enthaltenen Kohlenstoffatomen strukturell eng verwandt waren (Ausnahme : Duftpaar 1-3= 2-Butanon versus 2-Hexanon).

Es läßt sich also feststellen, daß die Probanden bei den schwierigeren Diskriminationsaufgaben, das heißt bei denjenigen Duftpaaren, bei denen sich die Duftstimuli strukturell nur geringfügig voneinander unterscheiden, dazu tendieren, vermehrt die *Duftintensität* als Hauptunterscheidungskriterium zu nennen.

Alles in allem dienten aber den Probanden bei der deutlichen Mehrzahl der geruchlichen Diskriminationsentscheidungen Unterschiede in der *Duftqualität* und nicht in der *Duftintensität* als Hauptunterscheidungskriterium. Diese Tatsache spricht wiederum für eine effektive Abgleichung der *Duftintensitäten* beim „intensity-matching“.

## IV. DISKUSSION

Vor einer Diskussion der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stellt sich zunächst die Frage, ob die hier verwendeten Methoden adäquat zur Untersuchung der gegebenen Fragestellungen sind. Daher sollen an dieser Stelle zunächst einige methodische Alternativen vorgestellt werden.

### A. DISKUSSION DER METHODE

#### 1. Methoden zur Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Menschen

Bei Untersuchungen der olfaktorischen Wahrnehmung des Menschen werden oft deskriptive Methoden, wie zum Beispiel das sogenannte „odor profiling“ (z.B. Beets und Theimer, 1970; Dravnieks, 1983; Polak, 1983) verwendet. Dabei beschreibt die Testperson verbal den ihr gebotenen Duftstoff mittels eigener Assoziationen oder mit Hilfe einer Liste von zuvor definierten Attributen. Um Ähnlichkeiten zwischen den untersuchten Düften festzustellen, werden die genannten Beschreibungen miteinander verglichen. Diese Methode ermöglicht eine Klassifikation der Duftstoffe anhand der wahrgenommenen Duftqualitäten.

Problematisch bei dieser Methode ist der Einfluß von semantischen Faktoren auf die Beschreibungen und die Findung einer adäquaten Terminologie.

Als Beispiel für eine nonverbale Methode sei hier die sogenannte „multidimensionale Skalierung“ genannt (Lawless, 1986; Schiffman, 1974, 1977, 1981). Den Testpersonen wird hierbei eine Reihe von Duftstoffpaaren geboten, deren Ähnlichkeit sie subjektiv beurteilen sollen. Da diese Aufgabe ohne eine verbale Beschreibung der wahrgenommenen Düfte ablaufen soll, ordnen die Kandidaten den zwei zu vergleichenden Düften einen Wert auf einer Zahlenskala zu, der ein Maß für ihre Ähnlichkeit darstellt. Dann erfolgt eine mathematische Bearbeitung dieser Werte und die Darstellung der Ergebnisse in einem multidimensionalen Ähnlichkeitsraum. Die Ähnlichkeit in der geruchlichen Qualitätsempfindung der einzelnen Duftstoffe untereinander, läßt sich abschließend durch den Vergleich der Entfernung der einzelnen Punkte voneinander feststellen.

Die sogenannte „Konfusions-Matrix“ (Köster, 1972, 1975) ist eine weitere Methode zur Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Menschen für Duftqualitäten. Sie ist relativ kompliziert, da sie nicht nur auf dem geruchlichen Wahrnehmungsvermögen basiert, sondern auch von weiteren Parametern, wie dem Lernvermögen und dem Erinnerungsvermögen der Testpersonen für Düfte und deren Namen, abhängig ist. So müssen die Versuchspersonen sich zunächst in einer Lernphase mit einem definierten Set an Düften und deren Codenamen vertraut machen. Im eigentlichen Versuch werden den Kandidaten die einzelnen Düfte dann in randomisierter Weise geboten, wobei ihre Aufgabe darin liegt, jedem



dieser Däfte seinen richtigen Codenamen zuzuordnen. Als Maß für die Ähnlichkeit zweier Duftstoffe dient dabei die Häufigkeit, mit der eine Duftstoff fälschlicherweise mit dem Codenamen des anderen benannt wird

Das sogenannte „cross-adaptation paradigm“ (Ohma, 1922; Cheeseman und Townsend, 1956; Köster, 1972; Pierce und Wysocki, 1991) basiert auf dem natürlich auftretenden Phänomen, daß ein Duftstoff die geruchliche Wahrnehmung eines zweiten, darauffolgend gebotenen Duftstoffes beeinträchtigen kann. Der Grad einer derartigen Kreuzadaptation ist dabei ein Maß für die Ähnlichkeit zweier Duftstoffe. Ein ähnlicher Gedankengang findet sich auch bei Untersuchungen mit Patienten, die an einer partiellen Anosmie leiden (Amoore, 1977). Diese Menschen sind nicht in der Lage, bestimmte Däfte wahrzunehmen, während sie für die meisten anderen Däfte normal sensitiv sind. Man geht davon aus, daß das gestörte geruchliche Wahrnehmungsvermögen dieser Personen für bestimmte Substanzen sich auch auf die Perzeption anderer, ähnlich riechender Duftstoffe auswirkt.

Die bisher vorgestellten Untersuchungsmethoden haben den Nachteil, daß sie von mehreren Faktoren beeinflußt werden können, die nicht direkt in Bezug zum Geruchssinn stehen. Derartige Faktoren können je nach Art der gewählten Methode, zum Beispiel die Motivation, die Erwartungshaltung oder die Lernfähigkeit der Testperson, sowie hedonische und kulturelle Aspekte, beziehungsweise subjektive Präferenzen und persönliche Erfahrungen sein.

Der hier zur Untersuchung der menschlichen Wahrnehmung von Geruchsqualitäten verwendete Triadenvergleich beruht alleine auf der Messung des sensorischen Unterscheidungsvermögens. Er gehört zu der Art von Methoden, die so gestaltet sind, daß die oben genannten, nicht zu kalkulierenden Beeinflussungen der Versuchsergebnisse auf ein Minimum reduziert werden. Der Vorteil hierbei ist, daß das Diskriminationsvermögen für verschiedene Duftqualitäten direkt bestimmt wird, das heißt, die Testperson muß eine eindeutige Wahl treffen. Dadurch ergibt sich ein auf nur zwei Möglichkeiten („richtig“ oder „falsch“) beschränktes, binäres Ergebnisspektrum.

Bei dieser direkten Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens für Duftqualitäten geht man davon aus, daß Duftstimuli, die nicht voneinander unterschieden werden können, letztendlich mit den selben peripheren Rezeptoren interagieren, dabei ähnliche neuronale Erregungsmuster generieren und über gemeinsame Eigenschaften verfügen, die die Duftqualität bestimmen (Polak, 1983).

## 2. Methoden zur Untersuchung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Tieren

Das Problem bei den Untersuchungen zur olfaktorischen Diskriminationsfähigkeit bei Tieren liegt darin, daß diese ihre Wahrnehmungen nicht verbal äußern können. Natürlich sind Methoden wie die oben genannte multidimensionale Skalierung mit Tieren ebenfalls nicht durchführbar, deshalb muß man bei den Experimenten auf direkte Untersuchungen des geruchlichen Diskriminationsvermögens zurückgreifen, um einen Einblick in die Wahrnehmung von Geruchsqualitäten bei Tieren zu erhalten.

Dazu wurden mehrere Methoden entwickelt, auf die im folgenden nur kurz eingegangen werden soll:

### a) approach paradigm („Präferenztest“, Doty, 1975)

Dieses Verfahren ist das am häufigsten verwendete, wenn es um die Untersuchung von Duftpräferenzen unter Testbedingungen geht.

Der Testraum kann aus einem einfachen Gehege, aus verschiedenen Kammern, aus Y-mazes oder aus einer runden Arena bestehen. In diesem Testraum werden zwei oder mehr Duftreize an verschiedenen Stellen präsentiert. Gemessen wird die Dauer und/oder die Häufigkeit, mit der das Versuchstier die jeweiligen Duftreize inspiziert.

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 als unterschiedlich wahrnimmt.

#### *Vorteile dieser Methode:*

- Die benötigte Versuchsanordnung ist vergleichsweise einfach und kann in manchen Fällen sogar in dem Gehege aufgebaut werden, in dem das Tier gehalten wird. Dies hat den Vorteil, daß mögliche Einflüsse einer dem Tier unbekanntem Umgebung vermieden werden können.
- Es können mehrere Duftstoffe gleichzeitig getestet werden.
- Da diese Methode auf dem natürlichen Erkundungsverhalten der Tiere beruht, bedarf es keiner langwierigen Dressurphasen.

#### *Nachteile dieser Methode:*

- In Abhängigkeit von der Größe und der Konstruktion der Versuchsanordnung kann es bei zu geringen Abständen der einzelnen Duftquellen zueinander zur Vermischung der einzelnen Düfte („Duftwolken“) kommen.
- Oft treten Positionspräferenzen während der Versuchsdurchführung auf (z.B. Barnett und Spencer, 1953). Derartige Präferenzen könnten die Ergebnisse gerade bei Versuchen, die mehrfach wiederholt werden, verfälschen.
- Beim Ausbleiben einer spontanen Präferenz für eine der dargebotenen Alternativen kann nicht auf ein sensorisches Unvermögen zur Diskrimination der Düfte geschlossen werden.

#### b) forced approach-avoidance paradigm

Bei dieser Methode kann das Versuchstier zwischen zwei unterschiedlich bedufteten Räumen wählen. Gemessen wird, wie lange sich ein Tier in jedem der Räume aufhält. Befindet sich ein Tier mehr als 50 % der Versuchszeit in einem der Räume, so gilt der dort dargebotene Duft als bevorzugt. Ein Verweilen unter 50 % der Zeit gilt dagegen als ein Vermeiden dieses Duftes. Um die absolute Präferenz für einen Duftstoff zu untersuchen, wird dieser gegen eine Leerprobe getestet.

Nachteilig an dieser Methode ist, daß erstens die Wahl des Aufenthaltsortes eines Tieres nicht ausschließlich und andauernd vom Geruchsstimulus bestimmt wird und zweitens, daß externe Faktoren, wie zum Beispiel Beleuchtung oder akustische Reize, das Verhalten der Tiere beeinflussen könnten.

#### c) 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 eine plötzliche Darbietung eines olfaktorischen Reizes erfolgen. Gemessen werden zum Beispiel Veränderungen der Herzschlagrate, der Atemfrequenz, des Blutdrucks oder des Hautwiderstandes.

Bei der Untersuchung des olfaktorischen Systems kann eine Messung der Anzahl, Dauer und Intensität des Schnüffeln eines Versuchstiers gemessen werden (Teicher, 1966).

Die Probleme dieser Methode liegen im hohen technischen Aufwand und darin, daß jeder wahrnehmbare Duftstoff bei einem Tier eine Schnüffelreaktion auslöst, was wiederum kaum als ein Beweis für das qualitative Diskriminierungsvermögen des Tieres gewertet werden kann.

#### d) habituation/dishabituation paradigm (Shepherd, 1993)

Diese Methode ist mit einer Form des nichtassoziativen Lernens verbunden. Dem Versuchstier werden wiederholt für eine definierte Zeit Duftreize geboten. Sind die Düfte für das Tier „neu“, so wird es eine Reaktion zeigen. Im Laufe des Versuches wird das Tier immer wieder mit dem selben Duft konfrontiert, was zur Folge hat, daß sein Interesse an diesem Stimulus immer geringer wird und schließlich keine, beziehungsweise nur noch eine sehr schwache Reaktion des Tieres zu beobachten ist. Hat sich das Tier schließlich an den Reiz gewöhnt und zeigt auf ihn keine Reaktion mehr, wird es mit einem neuen Duft konfrontiert; schenkt es diesem wieder mehr Beachtung, kann man davon ausgehen, daß sich die beiden Düfte für das Tier geruchlich voneinander unterscheiden.

Nachteilig an dieser Methode ist, daß sie extrem zeitaufwendig und anfällig gegen Schwankungen des allgemeinen Aktivitätsniveaus der Versuchstiere ist.

#### e) 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-Eibesfeld, 1970).

Nachteile dieser Methode sind, daß sie zum einen nur für Spezies geeignet ist, die eine Prädisposition zur Verfolgung von Duftspuren besitzen. Zum anderen können bei Versuchen mit derartigen Tierarten nur bestimmte, biologisch relevante Duftreize verwendet werden.

#### f) bar-press stimulus presentation paradigm

Diese Methode gehört zu einer Gruppe von Verfahren, die auf dem Prinzip der operanten Konditionierung fußt.

Bei dieser Methode bedient man sich einer abgewandelten Skinner-Box. Das Versuchstier, zum Beispiel eine Ratte (Slotnick, 1990), löst durch Drücken eines Hebels einen bedufteten Luftstrom, der in der Regel nur eine Sekunde andauert, aus (z.B. Long und Tapp, 1967; Tapp und Long, 1968) und die verstärkenden Eigenschaften der verwendeten Düfte können leicht gemessen werden. Durch Hinzufügen von weiteren Hebeln können mehrere Düfte nebeneinander getestet werden.

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.

In der vorliegenden Arbeit zum geruchlichen Diskriminationsvermögen der Totenkopffaffen für aliphatische Aldehyde und Ketone, sowie für enantiomere Substanzen wurde eine von Hudson und Laska (1992) entwickelte Untersuchungsmethode verwendet, die ebenfalls auf einer operanten Konditionierung beruht. Dabei wird das angeborene Explorations- und Manipulationsverhalten der Totenkopffaffen 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 Tiere 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, welche für die Tiere von geringem biologischem Interesse sind.

Mittels dieser Methode wurden schon viele interessante und gut nachvollziehbare Ergebnisse, zum Beispiel zur Sensitivität des Geruchsvermögens (Laska und Hudson, 1993a; Laska et al. 2000, Laska und Seibt, 2002a, 2002b), zum Diskriminationsvermögen für künstliche Duftgemische (Laska und Hudson, 1993b), zum Diskriminationsvermögen für arteigene Urindüfte (Laska und Hudson, 1995) und zum geruchlichen Langzeitgedächtnis (Laska et al., 1996), herausgearbeitet. Weitere Studien befaßten sich mit dem geruchlichen Diskriminationsvermögen der Totenkopffaffen für aliphatische Acetat-Ester (Laska und Freyer, 1997), kurzkettige Fettsäuren (Laska und Teubner, 1998) und aliphatische Alkohole (Laska, Trolp und Teubner, 1999).

## B. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

### 1. Aldehyd- und Ketondiskrimination

In dieser Studie wurde das geruchliche Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen und Menschen zum einem für jeweils eine homologe Reihe von aliphatischen Aldehyden und Ketonen, zum anderen für ausgewählte Vertreter enantiomerer Duftstoffe untersucht.

Dabei ergab sich für den Bereich der aliphatischen Aldehyde und Ketone folgendes Bild:

Menschen und Totenkopffaffen verfügen über ein sehr gutes geruchliches Unterscheidungsvermögen bezüglich der hier verwendeten homologen Reihen von aliphatischen Aldehyden und Ketonen.

Bei beiden Spezies zeigte sich eine signifikante negative Korrelation zwischen der Diskriminationsleistung und der strukturellen Ähnlichkeit (bezogen auf die Kohlenstoffkettenlänge) der Stimuli. Diese Feststellung gilt für beide untersuchten Duftstoffklassen.

Die Position der funktionellen Gruppe im Stimulismolekül hatte ebenfalls Auswirkungen auf die geruchliche Qualität und somit auf die Diskriminierbarkeit des jeweiligen Duftstoffes.

Wenn auch aufgrund der unterschiedlichen Versuchsanordnungen kein direkter Vergleich der Diskriminationsleistungen von Menschen und Totenkopffaffen möglich ist, kann dennoch festgestellt werden, daß die relativen Diskriminationsleistungen von Mensch und Totenkopffaffen bei den einzelnen Duftpaaren sehr ähnlich waren.

#### 1.1. Vorkommen von Aldehyden und Ketonen in pflanzlichen Düften und Aromen

Der Duft von Blütenpflanzen besteht fast durchwegs aus einem komplexen Gemisch von Substanzen. Dabei signalisieren die Blütendüfte meist eine Futterquelle, können aber auch nur den Hinweis auf eine Futterquelle vortäuschen oder sogar die Struktur von Sexualpheromonen bestimmter Insekten nachahmen. Im Regelfall dienen die Blütendüfte der Anlockung von Bestäubern, obwohl in manchen Fällen das angelockte Individuum der Pflanze auch als Beute dienen kann.

Knudsen und Mitarbeiter (1993) haben in einer Meta-Analyse die Ergebnisse von insgesamt 118 Einzelstudien über pflanzliche Duftstoffkomponenten zusammengefaßt. Dabei kamen sie auf mehr als 700 verschiedene Duftstoffgemische bei insgesamt 441 untersuchten Pflanzenarten. Die beschriebenen Komponenten lassen sich grob in drei Hauptgruppen unterteilen:

- Fettsäure-Derivate
- Benzoide
- Isoprenoide

Unter den Fettsäurederivaten sind dabei Aldehyde und Ketone weit verbreitet. Freie Fettsäuren finden sich dagegen relativ selten, wohingegen deren Ester in großer Vielfalt vorkommen.

In der folgenden Tabelle sind diejenigen Aldehyde und Ketone aufgeführt, die in der vorliegenden Studie Verwendung fanden und von Knudsen auch als pflanzliche Duftstoffkomponenten beschrieben wurden.

Duftstoff	Pflanzenart
Propanal	Hydnora
Butanal	Hydnora
2-Butanon	Actinidia, Cymbidium, Jasminum, Zygopetalum
Pentanal	Aglaia, Cymbidium, Rosa
2-Pentanon	Actinidia, Cycas, Dendrobium, Jasminum
3-Pentanon	Actinidia, Chloranthus, Jasminum
Hexanal	Actinidia, Aglaia, Cymbidium, Hydnora, Ophrys
2-Hexanon	Trifolium
Heptanal	Aglaia, Cymbidium, Hydnora, Ophrys
2-Heptanon	Cycas, Dendrobium, Ophrys, Rosa, Trifolium
Octanal	Aglaia, Cymbidium, Hydnora, Ophrys, Rebutia, Sulcorebutia
2-Octanon	Ophrys
3-Octanon	Medicago, Victoria
Nonanal	Actaea, Aglaia, Cymbidium, Cyripedium, Hydnora, Ophrys, Orchis, Rebutia, Sulcorebutia, Theobroma
2-Nonanon	Dendrobium, Ophrys, Rosa
Decanal	Cymbidium, Dolichothele, Fritillaria, Hydnora, Ophrys, Orchis, Rebutia, Sulcorebutia, Theobroma, Victoria
Undecanal	Cymbidium, Hydnora, Ophrys
2-Undecanon	Dendrobium, Ophrys, Rosa

Tabelle 14: Auswahl an Aldehyden und Ketonen, die als pflanzliche Duftstoffkomponenten identifiziert werden konnten

Aldehyde und Ketone sind aber nicht nur Bestandteile von Blütendüften, sondern werden auch oft in pflanzlichen Früchten gefunden, wo sie zur Aromabildung beitragen. Dabei wird der Geschmack einer Frucht durch die Mischung der in ihr enthaltenen volatilen Komponenten geprägt. Die Art der beteiligten Komponenten sowie deren Mischungsverhältnis ändern sich aber während des Reifungsprozesses.

Die volatilen Bestandteile der meisten Früchte umfassen eine große Anzahl an verschiedenen Komponenten, von denen bisher über 200 identifiziert werden konnten, darunter Lactone, Alkohole, Acetale und andere Hydrocarbonbestandteile wie Aldehyde und Ketone. Letztere finden sich in Früchten sehr häufig in Form von 2-Alkanonen, wie zum Beispiel das 2-Heptanon. Auch 3-Alkanone konnten schon isoliert werden.

Für den Bereich der Aldehyde ist insbesondere das 2-Hexenal als so genanntes „Verletzungshormon“ (Nursten, 1970) hervorzuheben. Diese Bezeichnung beschreibt die Beobachtung, daß die Produktion von 2-Hexenal bei Zellschäden deutlich ansteigt.

In der folgenden Tabelle ist das Auftreten von Aldehyden beziehungsweise Ketonen, die in der vorliegenden Studie Verwendung fanden, exemplarisch für die vier Früchte Apfel, Banane, Orange und Erdbeere aufgeführt.

Duftstoff	Apfel	Banane	Orange	Erdbeere
Propanal	X	--	--	X
Butanal	X	--	--	X
Pentanal	X	--	X	--
Hexanal	X	--	X	X
Heptanal	X	--	X	X
Octanal	--	--	X	--
Nonanal	X	--	X	--
Decanal	--	--	X	--
Undecanal	--	--	X	--
2-Butanon	X	X	X	X
2-Pentanon	X	--	--	X
2-Hexanon	X	--	--	--
2-Heptanon	X	X	--	X
2-Octanon	--	X	--	--
2-Decanon	--	--	X	--
3-Pentanon	X	X	--	--
3-Heptanon	X	--	--	--
4-Heptanon	X	--	--	--

Tabelle 15: Vorkommen von in der vorliegenden Studie verwendeten Aldehyden und Ketonen in einer Auswahl an Früchten (gemäß Nursten, 1970).

Allgemein ist anzumerken, daß der Anteil einer einzelnen volatilen Komponente am Gesamtaroma nur im ppm oder sogar im *parts per thousand million* Bereich liegt.



## 1.2. Vergleich mit anderen Studien

Die geruchliche Unterscheidbarkeit von Mitgliedern verschiedener Duftstoffklassen in Abhängigkeit von ihrem strukturellen Verwandtschaftsgrad wurde von der Arbeitsgruppe um Laska in mehreren Studien untersucht. Diesbezüglich sollen im Folgenden einige Studien hervorgehoben werden:

Bei der Studie zum geruchlichen Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen für eine homologe Reihe von aliphatischen Acetat-Estern (Laska und Freyer, 1997) stellte sich heraus, daß die Totenkopffaffen sehr gut in der Lage waren, zwischen dem positiven Duftstimulus (S+) iso-Amylacetat und den anderen, als negative Duftstimuli verwendeten aliphatischen Acetat-Estern, geruchlich zu diskriminieren. Desweiteren ergab sich – wie auch bei der vorliegenden Studie – eine negative Korrelation zwischen der geruchlichen Diskriminationsleistung der Totenkopffaffen und dem strukturellen Verwandtschaftsgrad der untersuchten Duftstimuli: je strukturell ähnlicher sich die Acetat-Ester waren, desto problematischer war die geruchliche Unterscheidung.

In einer anderen Studie (Laska und Hudson, 1993b) wurden künstliche Duftstoffgemische als Stimuli verwendet. Die Aufgabe der Tiere war hierbei, ein aus zwölf Komponenten bestehendes Duftstoffgemisch von Teilgemischen, die nur drei, sechs, neun oder elf dieser Komponenten enthielten, geruchlich voneinander zu unterscheiden. Es zeigte sich, daß die geruchliche Diskrimination des ‚Zwölfkomponenten-Gemisches‘ von den jeweiligen Teilgemischen um so schwieriger war, je größer die Anzahl an übereinstimmenden Komponenten wurde. Darüber hinaus konnte festgestellt werden, daß die Wechselwirkungen von mehreren Komponenten in einem Duftstoffgemisch komplex sein können, und daß anscheinend schon geringfügige Variationen in der Zusammensetzung der Gemische einen starken Einfluß auf den wahrnehmbaren Geruch haben können. Es läßt sich folgern, daß es bei der Geruchsempfindung nicht allein auf die Molekülstruktur eines Duftstoffes, sondern auch auf das Zusammenspiel der einzelnen Komponenten eines Duftstoffgemisches ankommt. Ausschlaggebend für ein derartiges Zusammenspiel der Einzelkomponenten könnten mögliche Interaktionen, wie zum Beispiel gegenseitige Hemmung, beziehungsweise Verstärkung, oder auch das relative Konzentrationsverhältnis der Inhaltstoffe zueinander sein.

In einer weiteren Versuchsreihe (Laska und Teubner, 1998) wurde mit der selben Methode auf der auch die vorliegende Studie basiert, das olfaktorische Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen für kurzkettige, volatile Fettsäuren untersucht. Die dazu verwendeten Duftstimuli waren Vertreter einer homologen Reihe von aliphatischen Fettsäuren, ausgehend von der Essigsäure bis hin zur n-Octansäure. Den positiven Duftstimulus (S+) bildete die n-Valeriansäure, die anderen Fettsäuren dienten dagegen als negative Stimuli (S–). Bei den Diskriminationsversuchen zeigte sich, daß die Totenkopffaffen ein sehr gutes geruchliches Unterscheidungsvermögen für die ihnen paarweise dargebotenen Fettsäuren besitzen. Weiterhin zeigte sich auch bei den verwendeten Fettsäuren eine negative Korrelation zwischen der olfaktorischen Diskriminationsleistung und dem strukturellen Ähnlichkeitsgrad der zu unterscheidenden Stimuli, das heißt je ähnlicher sich die molekularen Strukturen der Fettsäuren eines Duftstoffpaares waren, desto schwieriger gestaltete sich für die Tiere die geruchliche Diskrimination. Diese Feststellung steht wiederum in Übereinstimmung zu den Ergebnissen der Aldehyd- und der Ketondiskrimination der vorliegenden Studie.

Neben gradkettigen ‚n-Fettsäuren‘, wurden auch isomere Formen einiger Fettsäuren auf ihre geruchliche Unterscheidbarkeit hin untersucht. Diese wiesen also nicht nur Unterschiede bezüglich der Anzahl an Kohlenstoffatomen auf, sondern differierten darüber hinaus auch in deren sterischer Anordnung. Es stellte sich heraus, daß diese Anordnung ebenfalls einen deutlichen Einfluß auf die Duftqualität und damit auf die geruchliche Unterscheidbarkeit der Fettsäuren hat: die Diskriminationsleistung (% Richtigwahlen) der Tiere lag bei denjenigen Aufgaben höher, bei denen das jeweilige Duftpaar aus der n-Valeriansäure (S+) und der iso-Form einer Fettsäure bestand. Die Totenkopffaffen erreichten also im Mittel einen höheren Prozentsatz an Richtigwahlen bei diesen ‚gemischten‘ Duftpaaren, als bei den Paaren, die nur aus n-Formen bestanden. Auch diese Feststellungen stehen mit den Ergebnissen der Aldehyd- und der Ketondiskrimination im Einklang.

Basierend auf der gleichen Methode, wurde in einer weiteren Studie das geruchliche Unterscheidungsvermögen der Totenkopffaffen für eine homologe Reihe von aliphatischen Alkoholen (Laska, Trolp und Teubner, 1999), ausgehend vom Ethanol bis hin zum 1-Octanol, untersucht. Als positiver Duftstimulus (S+) diente in diesem Fall 1-Pentanol. Es stellte sich heraus, daß die vier Versuchstiere nur drei der insgesamt sechs gestellten Diskriminationsaufgaben signifikant richtig über dem Zufallsniveau lösen konnten. Zwei der Versuchstiere waren nicht in der Lage, zwischen den anderen drei Duftpaaren signifikant überzufällig korrekt zu unterscheiden. Insgesamt betrachtet ergab sich aber auch für die untersuchte homologe Reihe von Alkoholen die schon bekannte negative Korrelation zwischen dem strukturellen Ähnlichkeitsgrad der untersuchten Duftstoffe und ihrer geruchlichen Diskriminierbarkeit. Bei dieser Versuchsreihe wurden auch aliphatische Alkohole mit gleicher Summenformel, aber unterschiedlicher sterischer Anordnung der funktionellen Gruppe auf ihre olfaktorische Diskriminierbarkeit hin untersucht. Dabei zeigte sich sowohl in den Versuchen mit Totenkopffaffen, als auch denen mit Menschen, daß das 1-Pentanol leicht von der isomeren Form 2-Pentanol und auch vom 3-Pentanol geruchlich zu unterscheiden war. Somit liegt die Vermutung nahe, daß die sterische Anordnung der funktionellen Gruppe auch bei aliphatischen Alkoholen eine wichtige Determinante der Duftqualität bildet und somit einen deutlichen Einfluß auf die Diskriminierbarkeit dieser Substanzgruppe für Mensch und Tier besitzt.

In Studien mit Vertretern einer weiteren homologen Reihe von Alkoholen fanden Pilgrim und Schutz (1957), aber auch Engen (1964) beim Menschen eine zunehmende Ähnlichkeit in der perzipierten Duftqualität der dargebotenen Stimuli, je höher der Grad der strukturellen Übereinstimmung der Kettenlänge der miteinander verglichenen Alkohole war. Weiterhin stellte Engen fest, daß die untersuchten Alkohole mit zunehmender Kettenlänge mehr als ‚schwer‘ und ‚ölig‘, und weniger als ‚frisch‘ und ‚kühl‘ wahrgenommen werden. Er folgerte daraus, daß diese Attribute sehr wahrscheinlich mit den physikalischen Eigenschaften dieser Alkohole in Verbindung stehen. So nimmt beispielsweise die Viskosität und die Dichte von Alkoholen mit steigender Kettenlänge zu, wohingegen Wasserlöslichkeit und Dampfdruck abnehmen. Eine Zunahme an Kohlenstoffatomen bei gradkettigen aliphatischen Substanzen ist also mit einer fortschreitenden Veränderung einiger physikalischer Parameter, wie zum Beispiel der Moleküllänge, dem molekularen Volumen und der Hydrophobizität assoziiert. Diese Parameter haben ihrerseits wieder Einfluß auf die Bindungsaffinität zwischen molekularen Geruchsrezeptoren und dem jeweiligen Liganden. Engen folgert, daß nicht nur eine der Variablen alleine, sondern erst eine Kombination von physikalischen Eigenschaften in die psychophysische Spezifikation eines Duftstoffes involviert ist.

Bei einer Untersuchung der unterschiedlichen Duftqualitäten von zyklischen Alkoholen stellte Polak (et al., 1978) fest, daß diejenigen Alkohole, die als ‚erdig-riechend‘ beschrieben wurden, bestimmte gemeinsame Strukturmerkmale besitzen: es findet sich jeweils eine axiale Hydroxygruppe und ein spezifisch aufgebauter Kohlenstoffring, auf dessen genauere Struktur hier aber nicht eingegangen werden soll.

Der bei den Experimenten mit den Totenkopffaffen gefundene Zusammenhang zwischen dem geruchlichen Diskriminationsvermögen und der molekularen Struktur eines Duftstoffes trifft im vollen Maße auch auf die Ergebnisse der Humanversuche zu: auch für die Menschen gestaltete sich die Diskrimination der Duftpaare um so schwieriger, je weniger sich die verwendeten Stimuli in ihrer Struktur voneinander unterschieden. Dies gilt nicht nur für die in der vorliegenden Studie verwendeten Aldehyde, beziehungsweise Ketone, sondern auch für die schon erwähnten Versuche mit aliphatischen Acetat-Estern (Laska und Freyer, 1997), Fettsäuren (Laska und Teubner, 1998) und Alkoholen (Laska, Trolp und Teubner, 1999). Bezüglich der Fähigkeit zur geruchlichen Diskrimination konnten Linster und Hasselmo (1999) bei Ratten zeigen, daß diese zwischen Aldehyden, die sich um ein oder mehr Kohlenstoffatome in ihrer Kettenlänge unterschieden, problemlos diskriminieren konnten.

Ein Zusammenhang zwischen Duftwahrnehmung und Kohlenstoffkettenlänge eines Duftstoffmoleküls findet sich aber nicht nur für die empfundene Duft*qualität*, sondern auch für die Duft*intensität*. So zeigten Studien bezüglich der wahrgenommenen Duft*intensität* (Wahrnehmungsschwelle) einer homologen Reihe von Fettsäuren, ausgehend von der Ameisensäure, beim Menschen (Passy, 1893; Backman, 1917; Hesse, 1926; Skramlik, 1948), bei Hunden, *Canis familiaris* (Neuhaus, 1953), bei Ratten, *Rattus norvegicus* (Gruch, 1957) und bei Fröschen (Ottoson, 1958), daß die Sensitivität mit steigender Anzahl an Kohlenstoffatomen bis hin zur Valeriansäure zu- und danach wieder abnimmt. Dabei ist aber anzumerken, daß andere Studien mit den selben Stimuli anders geartete Ergebnisse erbrachten: beispielsweise nimmt die Sensitivität von Schmeißfliegen und Tsetsefliegen mit steigender Anzahl von Kohlenstoffatomen progressiv zu (Hughes, 1957). Diese Tendenz ergab sich - zumindest teilweise - auch in den von Moulton (et al., 1960) mit Hunden, *Canis familiaris*, durchgeführten Experimenten, denen dieselbe Thematik zugrunde lag.

Neben den Ergebnissen zum geruchlichen Unterscheidungsvermögen von Menschen und Totenkopffaffen, untersuchte Laska (et al., 1999) auch das Diskriminationsvermögen von Insekten für die homologe Reihe von Aldehyden, beziehungsweise Ketonen, die auch in der vorliegenden Studie Verwendung fand. Als Versuchstiere dienten Honigbienen, *Apis mellifera carnica*. Schon 1919 untersuchte von Frisch das geruchliche Leistungsvermögen dieser Spezies. Dabei wurden freifliegenden Honigbienen mehrere Düfte simultan dargeboten, von denen aber nur einer mit einer Zuckerbelohnung verbunden war. Damals stellte sich heraus, daß die Versuchstiere 28 von insgesamt 32 dargebotenen Duftpaaren geruchlich voneinander unterscheiden konnten. Nur vier dieser Duftpaare, deren Duft*qualitäten* von menschlichen Probanden zuvor schon als ähnlich beschrieben worden waren, waren für die Bienen teilweise nicht geruchlich unterscheidbar. Die Versuche von Laska et al. mit *Apis mellifera* zeigten, daß diese Spezies ein ausgezeichnetes geruchliches Unterscheidungsvermögen für Aldehyde und Ketone besitzt, wobei eine signifikante negative Korrelation zwischen der Diskriminationsleistung der Tiere und der strukturellen Ähnlichkeit (Kohlenstoffkettenlänge) der verwendeten Duftstimuli bestand. Insgesamt ergab sich auch bei den Bienenversuchen, daß sowohl die Kettenlänge, als auch der Typ und die Position von funktionellen Gruppen die Duft*qualität* beeinflussen. Somit besteht zwischen Menschen, nichtmenschlichen Primaten und Insekten eine

deutliche Übereinstimmung in der Beziehung zwischen der Struktur eines Duftstimulus und wahrgenommener Qualität. Im Einklang damit steht auch, daß Sakura et al. (2002) in ihren Versuchen mit Küchenschaben feststellten, daß diese ebenso wie Menschen, Totenkopffaffen und Bienen, die Substanzen 1-Pentanol, 1-Hexanol, 2-Hexanol und 1-Octanol geruchlich voneinander unterscheiden können.

Von besonderer Bedeutung bei der vorliegenden Studie sind auch die Ergebnisse der „alle gegen alle“ Versuche des Humankollektivs. Hierbei zeigte sich in beeindruckender Weise die negative Korrelation zwischen den Längenunterschieden in den Kohlenstoffketten der verwendeten Stimuli und der geruchlichen Unterscheidbarkeit der jeweils gegeneinander getesteten Substanzen. Der Zusammenhang zwischen der molekularen Struktur einer Substanz (Anzahl der enthaltenen Kohlenstoffatome und/oder deren sterische Anordnung) und der durch sie hervorgerufenen olfaktorischen Empfindung wurde beim Menschen (Punter, 1983; Christoph und Drawert, 1985) und Tieren (Laska, 1990) für einige wenige Duftstoffklassen untersucht. Bei den meisten dieser Untersuchungen stand aber nicht die wahrgenommene *Duftqualität*, sondern viel mehr die *Duftintensität* im Vordergrund des Interesses. Aber auch für den Bereich der *Intensitäten* ergab sich ein regelhafter Zusammenhang zwischen der molekularen Struktur von Duftstoffen und - in diesem Fall - ihrer Wahrnehmungsschwelle (Cometto-Muniz und Cain, 1991, 1994; Furuta und Doty, 1991; Christoph und Drawert, 1985; Moulton et al., 1960; Schnabel et al., 1988). So zeigte sich bei Versuchen mit Ratten (Moulton et al., 1960) und Menschen (Cometto-Muniz und Cain, 1991, 1996), daß die geruchliche Sensitivität beider Spezies innerhalb einer homologen Reihe von Acetat-Estern bis hin zum iso-Amylacetat mit steigender Anzahl von Kohlenstoffatomen zu und danach wieder abnimmt.

### 1.3. Unterstützende Ergebnisse aus der molekularen Zellbiologie

Die im vorhergehenden Abschnitt dargestellten Ergebnisse basieren auf verhaltensphysiologischen Experimenten. Wissenschaftlich untermauert werden diese Resultate aber zunehmend auch von Ergebnissen zellbiologischer Versuche. Elektrophysiologische Ableitungen an Nervenzellen auf molekularer Ebene zeigen, daß bei Mäusen die Abstimmung („tuning“) von olfaktorischen Rezeptorneuronen mit der Kohlenstoffkettenlänge der verwendeten aliphatischen Substanzen korreliert (Sato et al., 1997). Als Testsubstanzen dienen dabei beispielsweise homologe Reihen von Fettsäuren oder auch n-aliphatischen Alkoholen. Es zeigte sich, daß individuelle Rezeptorneurone ein Sensitivitätsmaximum für einen oder zwei Duftstoffe mit der gleichen Kohlenstoffkettenlänge besitzen. Dies legt die Vermutung nahe, daß die aktiven Zentren der Rezeptoren von Riechsinneszellen genau auf bestimmte stereochemische Strukturen von Duftstoffen ‚zugeschnitten‘ sind.

Eine weitere Erkenntnis dieser Versuche ist, daß eine Austausch von funktionellen Gruppen einen merklichen Effekt auf die Duftqualität eines olfaktorischen Stimulus besitzt. Beispielsweise führte der Austausch der Carboxylgruppe bei einer n-Fettsäure gegen Brom, beziehungsweise eine Amin- oder Hydroxylgruppe zu einer Herabsetzung der Rezeptor-Sensitivität in folgender Reihenfolge: Br > Amin > Hydroxylgruppe. Diese Ergebnisse legen also ebenfalls die Vermutung nahe, daß die stereochemische Struktur (= Kohlenstoffkettenlänge und funktionelle Gruppen) zur Aktivierung des jeweils adäquaten Rezeptortypus führt (Sato et al., 1997).

In einer anderen Versuchsreihe, bei welcher wiederum Mäuse als Versuchstiere dienten, wurde der durch eine Geruchsempfindung induzierte Anstieg der intrazellulären Kalziumionenkonzentration in olfaktorischen Rezeptorneuronen gemessen (Sato et al., 1994). Dabei zeigte sich:

1. Ein Drittel der olfaktorischen Rezeptorneurone waren entweder für n-Fettsäuren oder für n-aliphatische Alkohole sensitiv, wobei sich jeweils für einen oder zwei Duftstoffe ein Sensitivitätsmaximum zeigte. Ferner ergab sich eine systematische Verminderung der Sensitivität, wenn die Länge der Kohlenstoffkette verändert wurde.
2. Zwei Drittel der olfaktorischen Rezeptorneurone reagierten dagegen auf n-Fettsäuren und auf n-aliphatische Alkohole, wobei die meisten dieser Sinneszellen ihre größte Sensitivität für einen oder zwei Duftstimuli mit gleicher Kohlenstoffkettenlänge aus einer Reihe von dargebotenen Düften besaßen. Die Sensitivität verringerte sich um so stärker, je größer die Veränderung der Kohlenstoffkettenlänge war.

Die deutlichen Unterschiede in den individuellen Sensitivitäten und Spezifitäten der einzelnen olfaktorischen Sinneszellen legt die Vermutung nahe, daß individuelle Rezeptoren auf die jeweiligen stereochemischen Eigenschaften von Duftstoffen abgestimmt sind. Molekulare Eigenschaften, die einen Einfluß auf diese rezeptorspezifische Sensitivität haben, sind beispielsweise die dreidimensionale Molekülgröße oder auch die intramolekulare Position von hydrophoben Bereichen. So konnten Gillard und ihre Mitarbeiter (2002) einen olfaktorischen Rezeptortypus, genannt OR912-93 bei Mäusen isolieren, der in den Versuchen spezifisch auf aliphatische Ketone reagierte. Dabei beschreibt sie drei strukturelle Determinanten, die für die Interaktion zwischen Stimulusmolekül und Rezeptor benötigt werden, um eine adäquate Bindung zu ermöglichen:

1. OR912-93 regiert nur auf aliphatische Duftstoffe mit einer Carbonylgruppe;
2. die Kettenlänge der Stimuli muß 4 bis maximal 7 Kohlenstoffatome betragen;
3. die Carbonylgruppe sitzt bevorzugter Weise an der Position C2 oder C3 der Hauptkette.

In seinen Experimenten untersuchte Mori (1995) die nächste Station der Riechbahn nach den olfaktorischen Rezeptorzellen, also den *Bulbus olfactorius* und dort insbesondere die Mitral- und Büschelzellen. Er konnte mittels Einzelzellableitungen zeigen, daß auch im *Bulbus olfactorius* individuelle Mitral- beziehungsweise Büschelzellen durch eine Reihe von Duftstoffmolekülen mit gleichen stereochemischen Eigenschaften (Struktur, Konformation) aktiviert werden (Mori und Yoshihara, 1995; Mori und Shepherd, 1994; Mori et al., 1992; Imamura et al., 1992; Katoh et al., 1993). Dabei stellte sich bei denjenigen Versuchen, bei denen aliphatische Duftstoffe als Stimuli dienten, heraus, daß individuelle Neurone durch Duftstoffmoleküle der gleichen Kohlenstoffkettenlänge, mit gleichen funktionellen Gruppen und mit gleich positionierten funktionellen Gruppen selektiv aktiviert werden (Mori und Yoshihara, 1995; Imamura et al., 1992). Die sogenannte „*excitatory molecular receptive range*“, kurz EMRR, von individuellen Mitral- oder Büschelzellen setzt sich folglich aus einer Reihe von Duftstoffmolekülen zusammen, welche die gleiche, beziehungsweise eine sehr ähnliche Konformation besitzen. Diese Zellen vermitteln also Informationen über Moleküle mit verwandter molekularer Struktur („*Odotope*“; Mori und Shepherd, 1994).

Für den Bereich des *Bulbus olfactorius* zeigt sich, daß reine Duftstoffe, die eine unterschiedliche Struktur besitzen und als unterschiedlich riechend wahrgenommen werden, auch unterschiedliche Erregungsmuster im *Bulbus* erzeugen (Johnson und Leon, 2000a; Stewart et al., 1979;

Jourdan et al., 1980; Royet et al., 1987). Die Bereiche der Erregung lassen sich zu glomerulären Modulen zusammenfassen, von denen jedes anscheinend auf eine spezifische chemische Eigenschaft des jeweiligen Duftstoffes reagiert (Johnson et al., 1998; Johnson und Leon, 2000a). Diese Duftstoffspezifität spiegelt wahrscheinlich die Bindungsspezifität der Duftstoffrezeptoren, die ihre Projektionen in die Glomeruli aussenden, wider (Ressler et al., 1994; Vassar et al., 1994; Mombaerts et al., 1996). Duftstoffe, die in ihrer chemischen Struktur eng verwandt sind, stimulieren eng benachbarte Glomeruli innerhalb eines derartigen Moduls. Dies läßt vermuten, daß in den Glomeruli ein chemotopisches Arrangement besteht (Johnson und Leon, 2000b). Diesbezüglich wurde bei Ratten eine Aggregation („clustering“) von Glomeruli gefunden, die auf gradkettige aliphatische Duftstoffe reagierten, welche entweder die gleiche Anzahl an C-Atomen (Johnson und Leon, 2000a) oder die gleiche funktionelle Gruppe, aber eine zunehmend unterschiedliche Anzahl an Kohlenstoffatomen besitzen (Johnson et al., 1998, 1999; Rubin und Katz, 1999). Johnson und seine Mitarbeiter stellten diesbezüglich (1999) fest, daß eine Beziehung zwischen der räumlichen Lokalisation eines Erregungsmusters und der Anzahl der in gradkettigen, gesättigten aliphatischen Säuren vorkommenden Kohlenstoffatome besteht. Die vordere dorsomediale Region des Bulbus bezeichnet er als ‚Modul A‘: die Erregungsmuster innerhalb dieser Region (= „*carboxylic acid response module*“) korrelieren direkt mit der molekularen Länge von organischen Säure-Duftstimuli (Johnson und Leon, 2000b). Weiterhin ergab sich für Fettsäuren, daß schon geringfügige Veränderungen der Hydrocarbonstruktur zu sehr unterschiedlichen Erregungsmustern im hinteren Teil des *Bulbus olfactorius* führen: auch kleine Differenzen in der Anzahl an Kohlenstoffatomen riefen deutliche Unterschiede in den Erregungsmustern hervor (Johnson et al., 1999). Insgesamt zeigte sich, daß unterschiedliche chemische Eigenschaften von Duftstoffmolekülen in voneinander getrennten Bereichen des Bulbus codiert werden (Johnson et al. 1998; Johnson and Leon, 2000a).

Kaluza und Breer (2000) führten in ihren Versuchen Messungen der Aktivität von isolierten olfaktorischen Rezeptorneuronen auf aliphatische Aldehyde mittels  $\text{Ca}^{2+}$ -Imaging durch, wobei sich die Teststimuli nur in ihrer Kettenlänge ( $\text{C}_5$ - $\text{C}_{10}$ ), aber nicht in ihren funktionellen Gruppen voneinander unterschieden. Dabei stellten Sie fest, daß die meisten Zellen auf Octanal reagierten und schon geringe Unterschiede in der Anzahl der im Stimulismolekül enthaltenen Kohlenstoffatome meßtechnisch festzustellen waren. Dabei konnten die Neurone um so besser zwischen zwei Aldehyden unterscheiden, je größer der Unterschied in der Kohlenstoffkettenlänge war. Bezüglich dem Reizantwortverhalten von olfaktorischen Rezeptorzellen folgert Malnic (1999): wenn individuelle olfaktorische Rezeptorzellen nur einen Duftstoffrezeptor-Typ exprimieren, dann repräsentiert das Antwortverhalten des Rezeptorneurons die rezeptiven Eigenschaften dieses Rezeptors. So würde ein bestimmter Rezeptorsubtyp durch einen bestimmten Aldehyd aktiviert, der die passende Kohlenstoffkettenlänge besitzt; Aldehyde mit längerer, beziehungsweise kürzerer Kettenlänge könnten den Rezeptor dagegen nicht aktivieren. Das Problem dabei ist aber, daß 53 % der getesteten olfaktorischen Neurone auf aliphatische Aldehyde reagierten. Dies ist laut Kaluza und Breer (2000) damit zu begründen, daß aliphatische Moleküle flexibel in ihrer Struktur sind und daher verschiedene Konformationen annehmen können (Amoore, 1970). Damit können sie mehr Rezeptorsubtypen aktivieren als weniger flexible Duftstoffmoleküle. Diese Annahme würde auch das Phänomen erklären, daß die Diskriminationsfähigkeit mit zunehmender Kohlenstoffkettenlänge abnimmt, da längere Duftstoffmoleküle mehr Konformationen und damit mehr Paßformen für Rezeptoren annehmen können als kürzere Moleküle.

Linster und Hasselmo (1999) untersuchten das elektrophysiologische Antwortverhalten von Mitralzellen des Riechkolbens von Ratten. Dabei stellten sie bei Versuchen mit aliphatischen Aldehyden ebenfalls fest, daß im Bulbus olfactorius Mitralzellen eines bestimmten Bereiches bevorzugt auf Duftstoffe mit gleicher Kohlenstoffkettenlänge reagieren. Diese Mitralzellen erhöhen ihre neuronale Feuerrate, je näher die Kohlenstoffkettenlänge der verwendeten Stimulsmoleküle an der ihres „besten“ Duftreizes liegt (Imamura et. al., 1992; Motokizawa, 1996; Yokoi et al., 1995). Dabei ist zu erwähnen, daß Riechsinneszellen noch auf ein breiteres Spektrum von strukturell verwandten Duftstoffen reagieren als die ihnen nachgeschalteten Mitralzellen des Bulbus. Das relativ enge Antwortspektrum individueller Mitralzellen auf Stimuli, die einer Gruppe von verwandten Duftstoffen entstammen, wird also wahrscheinlich - zumindest teilweise - von inhibitorischen Verschaltungen innerhalb des Riechkolbens beeinflußt: wird diese Inhibition im Bulbus olfactorius unterdrückt, reagieren Mitralzellen mit einer gesteigerten Feuerrate auf ein breiteres Spektrum von Duftstimuli (Linster und Hasselmo, 1999; Sato et al., 1994).

In Übereinstimmung damit zeigten Einzelzelleitungen vom Bulbus olfactorius des Kaninchens, daß die ‚*Molecular Receptive Range*‘ für die Erregung, beziehungsweise Inhibition einzelner Mitralzellen entscheidend von der Kohlenstoffkettenlänge bei der geruchlichen Wahrnehmung von Alkoholen (Imamura et al., 1992), Aldehyden (Mori, 1995; Yokoi et al., 1995) und Ketonen (Mori und Yoshihara, 1995) beeinflußt wird.

Zusammenfassend betrachtet, weisen sowohl die Ergebnisse der Elektrophysiologie, wie auch die der Verhaltensphysiologie darauf hin, daß die Kohlenstoffkettenlänge von aliphatischen Duftstoffen – unabhängig von ihrer chemischen Klasse – eine der ausschlaggebenden Determinanten der Interaktion zwischen Stimulsmolekül und dem jeweiligen Rezeptor-Subtypus ist. Die ‚*Molecular Receptive Range*‘ von individuellen Mitral-, beziehungsweise Büschelzellen umfaßt dabei anscheinend eine Reihe von Duftstoffmolekülen, die jeweils charakteristische Struktureigenschaften gemeinsam haben.

## 2. Diskussion der Ergebnisse zur Enantiomer-Diskrimination

Zwei Verbindungen mit gleicher Summenformel, aber unterschiedlichem Aufbau nennt man Isomere. Solche Verbindungen unterscheiden sich in ihrer chemischen Struktur. Stereoisomere oder Konfigurationsisomere bilden eine Untergruppe der Isomere. Bei ihnen haben alle Atome die gleichen Bindungspartner, unterscheiden sich aber in ihrer räumlichen Anordnung. Die Stereoisomerie wird ihrerseits unterteilt in die Diastereoisomerie (geometrische Isomerie, *cis-trans*-Isomerie) und in die Enantiomerie (optische Isomerie, Spiegelbild-Isomerie).

Bei der Enantiomerie sind Moleküle trotz eines gleichartigen Aufbaus verschieden, indem sie sich so unterscheiden, wie die rechte von der linken Hand. Zwei Hände sind nicht deckungsgleich, man kann aber die eine Hand als Spiegelbild der anderen ansehen. Moleküle von denen es zwei nicht deckungsgleiche, aber spiegelbildliche Formen gibt, nennt man chiral (,Chiralität' = Händigkeit, vom griechischen Wort ,cheir' = Hand) oder dissymmetrisch; die beiden Formen nennt man Enantiomere.

Enantiomere besitzen identische physikalische Eigenschaften mit Ausnahme von ihrem Verhalten gegenüber polarisiertem Licht, also von Licht, das nur in einer Ebene schwingt. Das eine Enantiomer, die *Dextro*-Form, dreht die Schwingungsebene des polarisierten Lichtes im Uhrzeigersinn (rechts herum; *dextro* = lat. Rechts), die *Laevo*-Form dreht die Ebene dagegen um den selben Betrag links herum (gegen den Uhrzeigersinn). Wegen dieses Verhaltens werden Enantiomere auch als *optische Antipoden* bezeichnet (Mortimer, 1987) .

Das Phänomen der Chiralität begegnet uns im täglichen Leben überall, denn die Mehrzahl der natürlich vorkommenden Substanzen, sowie aber auch eine Vielzahl ,künstlich' hergestellter Substanzen (z. B. Pharmaka) sind chiral, also in ihren Eigenschaften (z. B. Längen, Winkel, etc.) völlig identisch, aber dennoch nicht gleich, sondern nur spiegelbildlich (wie eben die rechte und die linke Hand). Dies gilt insbesondere auch bei Molekülen: allein aus der Werbung kennt heute fast jeder Verbraucher die links- und die rechts drehende Milchsäure im Joghurt, zwei Substanzen, die strukturell betrachtet wiederum zueinander spiegelbildlich, aber nicht identisch sind.

Für den lebenden Organismus ist die molekulare Asymmetrie und damit das Auftreten von Enantiomeren auf molekularer Ebene von essentieller Bedeutung. Das zugrunde liegende Phänomen der Chiralität erweist sich daher für alle Bereiche der modernen Natur- und Biowissenschaften, wie zum Beispiel Chemie, Biologie, Pharmazie, Medizin, Biotechnologie sowie angrenzende Forschungsgebiete (Material- und Polymerwissenschaften) als besonders wichtig. Diesbezüglich sei darauf hingewiesen, daß der Nobelpreis für Chemie im Jahre 2001 an die Forscher William Knowles, Ryoji Noyori und Barry Sharpless verliehen wurde, deren Forschungsgebiet im Bereich der asymmetrischen Katalyse zur Darstellung der reinen Form eines Enantiomers, ohne daß die andere Form – wie früher unumgänglich – im gleichen Maße beim Syntheseprozess anfiel, ist.



Im Bezug auf die Händigkeit ist die ‚Natur‘ sehr einseitig – beim menschlichen, tierischen, aber auch pflanzlichen Organismus gibt es von jeder chiralen Substanz zumeist nur eine Form: Aminosäuren sind zum Beispiel immer linksdrehend, wohingegen Zucker immer als Rechts-Form vorkommen. Ähnlich wie die rechte Hand „ihren“ rechten Handschuh erkennt, so macht sich auch die Natur die Chiralität zur Erkennung hochspezifischer Wirkstoffe zunutze. Diese Tatsache spielt beispielsweise im Bereich der klinischen Pharmakologie eine entscheidende Rolle: so wurde im Jahr 1954 ein neuartiges Beruhigungsmittel mit dem Wirkstoff *Thalidomid* entwickelt und unter dem Namen *Contergan* vermarktet. 1961 stellte sich dann heraus, daß dieses Medikament, welches beide enantiomeren Formen des Thalidomids enthielt, eine fötus-schädigende Wirkung besaß: Mütter, die das Medikament in der 25. und 26. Schwangerschaftswoche eingenommen hatten, gebaren mißgebildete Kinder. Die Ursache hierfür war, daß das ‚richtige‘ Enantiomer des Medikaments mit bestimmten Rezeptoren im Körper interagiert und beruhigend wirkt, die ‚falsche‘ Form aber dagegen ein Enzym, welches für die Knochen- und die Knorpelbildung wichtig ist, blockiert.

Weitere Beispiele aus dem Bereich der Pharmakologie, bei denen der enantiomere Charakter von Substanzen eine wichtige Rolle spielt, bilden das L-Dopa oder das Gossypol. Ersteres ist eine Arznei, die bei der Behandlung der Parkinson-Krankheit eingesetzt wird, letzteres eine Substanz, deren (–)-Form die Spermienbildung hemmt und daher schon als Wirkstoff für eine ‚Pille für den Mann‘ diskutiert wurde, während ihr Spiegelbild, das (+)-Gossypol nur einfach giftig ist.

Beispiele für die biologische Bedeutung von Enantiomeren gibt es auch außerhalb der Pharmakologie.

Zahlreiche Studien haben sich bisher mit der Bedeutung der Chiralität bei der Pheromonwahrnehmung von Insekten beschäftigt. Dabei zeigt es sich, daß bei dieser Art der geruchlichen Kommunikation zwischen Vertretern einer Spezies die molekulare Asymmetrie dieser speziellen Duftstoffe sowohl chemisch als auch biologisch von großer Relevanz ist (Mori, 1996) Im Jahre 1959 gelang es Butenandt, die molekulare Struktur des ersten bekannten Pheromons, dem Bombykol, aufzuklären (Butenandt et al., 1961) . Bei dieser Substanz handelt es sich um einen chiral gebauten Alkohol, der als Sexuallockstoff von den Weibchen der Mottenart *Bombyx mori* produziert und an die Umwelt abgegeben wird. Bei den darauffolgenden Untersuchungen wurde die absolute Konfiguration von chiral gebauten Pheromonen untersucht, um so neben dem strukturellen Aufbau auch die Beziehung zwischen der Stereochemie und der biologischen Aktivität dieser Lockstoffe aufzuklären.

Aber auch bei vielen Käferarten spielen chirale Pheromone eine wichtige Rolle bei der chemischen Kommunikation über weite Distanzen zur Auffindung eines Sexualpartners (Borden, 1985; Leal, 1998; Larsson et al., 1999). Oftmals haben diese Sexuallockstoffe die Wirkung von Aggregations-Pheromonen, wobei sie sowohl von den männlichen als auch von den weiblichen Tieren abgegeben werden. Zur Wahrnehmung dieser Duftstoffe besitzen beide Geschlechter eine große Anzahl von Pheromon-Rezeptorneuronen in ihren Antennen.

Die Pheromone der bisher untersuchten Käferarten besitzen eine höhere Diversität in ihrer molekularen Struktur als die der Motten. Der chirale Aufbau der Käfer-Pheromone ist oftmals strikt spezies-spezifisch (Birch et al. 1980; Lanier et al. 1980; Mori et al. 1986; Levinson und Levinson 1987). Dies geht sogar soweit, daß die enantiomeren Pheromone zweier Skarabäus-Arten in einer gegenseitigen agonistisch-antagonistischen Beeinflussung des Verhaltens resultieren (Leal, 1996).

Als Beispiel für ein sehr stark spezifisch arbeitendes Pheromonsystem bei Käfern sei hier das der Skarabäus-Art, *Anomala cupera* (Coleoptera: Scarabaeidea), erwähnt. Die Pheromon-Rezeptorneurone dieser Käferart zeichnen sich durch eine enorm hohe Enantiomer-Selektivität aus. Die weiblichen Vertreter von *A. cupera* geben ein aus zwei Komponenten bestehendes Pheromon an die Umwelt ab, bei dem das (R)-Buibuilacton die Haupt- und das (R)-Japonilur die Nebenkomponekte darstellt. (Leal and Mochizuki, 1993). Mittels elektrophysiologischer Ableitungen (Larsson et al., 1999) konnten zwei verschiedene Arten von olfaktorischen Rezeptor neuronen, von denen jede spezifisch für eine der Komponenten ist, identifiziert werden. Diese Rezeptoren finden sich bei weiblichen und männlichen Individuen in hoher Dichte auf den Antennen, und dort jeweils nach Rezeptorart getrennt auf unterschiedlichen Sensillen. Dabei wurden *nur* Rezeptoren gefunden, die auf die jeweilige (R)-Form der zwei Pheromonkomponenten in sehr spezifischer und selektiver Weise reagieren, wohingegen Rezeptoren für die jeweilige (S)-Form nicht identifiziert werden konnten. Weiterhin zeigte sich, daß die Antwortschwellen der (R)- und der (S)-Formen sich um fast drei Zehnerpotenzen voneinander unterschieden. Daß es trotz fehlender Rezeptoren für die (S)-Formen überhaupt zu Reaktionen auf dieses Enantiomer gekommen ist, läßt sich wahrscheinlich durch eine ‚Überbelastung‘ der Pheromonrezeptoren mittels überhöhter Stimulusgaben in den Experimenten erklären.

Es ist noch anzumerken, daß die Enantio-Selektivität für die Pheromonkomponenten bei beiden Geschlechtern gleich ist, aber die Enantio-Sensitivität bei den weiblichen Tieren geringer als bei den männlichen Individuen ist. Die Tatsache, daß die Weibchen überhaupt Rezeptoren für den von ihnen selbst abgegebenen Sexuallockstoff besitzen, wurde auch bei der Mottenart *Spodoptera littoralis* (Ljungberg et al., 1993) beschrieben. Wahrscheinlich steht dieses Phänomen in Verbindung mit einem aktiven Aggregations- und/oder räumlichen Verteilungsverhalten.

Wie aus dem Ergebnisteil hervorgeht, unterscheidet sich das geruchliche Unterscheidungsvermögen von Mensch und Totenkopffaffen für die hier verwendeten Enantiomere nur unwesentlich. Darüber hinaus zeigte sich, daß die Fähigkeit beider Spezies, zwischen den optischen Antipoden einer chiralen Verbindung geruchlich diskriminieren zu können, substanzspezifisch ist. Eine allzu augenscheinliche Verbindung zwischen der Molekülstruktur und der wahrnehmbaren Duftqualität, wie sie bei den Versuchen mit den Aldehyden und Ketonen festzustellen war, läßt sich für die Enantiomere nicht finden.

Will man nun die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit denen anderer Studien vergleichen, so wird man feststellen, daß Veröffentlichungen zu diesem Forschungsgebiet nur sporadisch zu finden sind. Darüber hinaus basieren diese wenigen Veröffentlichungen zumeist auf einer verbalen Beschreibung der empfundenen Duftqualität, und nur selten auf Diskriminationsversuchen, die mit den hier durchgeführten methodisch vergleichbar wären (Cowart, 1990; Hormann und Cowart 1993; Jones und Elliot, 1975; Jones und Velasques, 1974). Zu diesen wenigen Veröffentlichungen gehören die Versuche von Hormann und Cowart (1993), die sich mit der geruchlichen Diskrimination der zwei Carvon-Antipoden befaßten. Ausgehend von der weitestgehend akzeptierten Feststellung, daß Menschen S-(+)- und R-(-)-Carvon aufgrund von *qualitativen* Unterschieden geruchlich voneinander unterscheiden können, führten sie Triadenvergleiche, wie sie auch für die vorliegende Studie verwendet wurden, mit diesen beiden Substanzen durch. Dabei zeigte sich, daß in Triadenvergleichen, bei denen die *Stimulusintensitäten* absichtlich geändert wurden, rund 50 % der Probanden nun nicht mehr zwischen den beiden Enantiomeren geruchlich unterscheiden konnten. Weiterhin lag die Wahrnehmungsschwelle für R-Carvon signifikant unter der der S-Form und es zeigte sich, daß diejenigen Probanden, die zur qualitativen Diskrimination der zwei Enantiomere in der Lage

waren, konzentriertes S-Carvon als mehr intensiv riechend beschrieben als die konzentrierte R-Form.

Auch wenn es nur relativ wenig Literatur gibt, die Vergleiche zwischen den hier dargestellten Ergebnissen im Bereich der geruchlichen Diskrimination von Enantiomeren und denen anderer Studien zuläßt, findet sich in einem Punkt doch immer wieder eine Übereinstimmung: die Fähigkeit, geruchlich zwischen den Antipoden einer enantiomeren Substanz zu unterscheiden, ist substanzspezifisch. Es läßt sich also nicht ohne weiteres auf einen regelhaften Zusammenhang zwischen der Struktur eines Enantiomers und der von ihm vermittelten Duftqualität – wie er zum Beispiel im Falle der homologen Reihen der Ketone und Aldehyde zu finden war – schließen.

Neben dieser generellen Übereinstimmung finden sich aber auch Unterschiede zwischen den hier dargestellten Ergebnissen und denen anderer Enantiomer-Studien. Testet man die zwei Antipoden einer bestimmten chiral gebauten Substanz auf ihre geruchliche Qualität, und die (-)-Form wird als ‚anders riechend‘ als die (+)-Form beschrieben, so sollte man davon ausgehen, daß bei unseren Diskriminationsversuchen die Totenkopffaffen, beziehungsweise das Humankollektiv, aufgrund dieser *qualitativen* Unterschiede zwischen den Antipoden hätten unterscheiden können müssen. Beispielsweise wird die Duftqualität des (-)- $\alpha$ -Terpineol in einer Veröffentlichung von Ohloff (1994) als teerartig („kalter Pfeifenrauch“) beschrieben, wohingegen der (+)-Form ein blumiger (fliederartiger) Duft zugeschrieben wird. Schon anhand dieser verbalen Beschreibung würde man davon ausgehen, daß beide Formen des  $\alpha$ -Terpineol leicht voneinander zu unterscheiden sind. Wie die im Ergebnisteil dargestellten Resultate der Diskriminationsversuche zeigen, waren aber weder die Totenkopffaffen, noch die Versuchspersonen in der Lage, überzufällig richtig zwischen (+)- $\alpha$ -Terpineol und (-)- $\alpha$ -Terpineol geruchlich zu diskriminieren. Diese Feststellung gilt auch für die Diskriminationsaufgaben mit den Enantiomeren Menthol,  $\alpha$ -Pinen,  $\beta$ -Citronellol und Rosenoxid.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über die Diskriminationsleistungen von Totenkopffaffen und Menschen, und über die von Ohloff gegebene, verbale Beschreibung der geruchlichen Qualität des jeweiligen Duftstoffes.

Substanz	Diskriminationsleistung signifikant über Zufallsniveau [Ja / Nein]		Verbale Beschreibung des Duftstoffes**
	Totenkopffaffen*	Humankollektiv	
(1R, 2S, 5R)-(-)-Menthol	Nein	Nein	Pfefferminz, stark kühl
(1S, 2R, 5S)-(+)-Menthol			Pfefferminz, weniger stark kühl
(1R)-(-)- $\alpha$ -Pinen	Ja	Ja	pinienartig
(1S)-(+)- $\alpha$ -Pinen			pinienartig
R-(-)-Carvon	Ja	Ja	pfefferminzartig
S-(+)-Carvon			kümmelartig
S-(-)-Limonen	Ja	Ja	terpentinartig
R-(+)-Limonen			orangenartig
(-)-Kampfer	Nein	Nein	kampferartig
(+)-Kampfer			kampferartig
(-)- $\beta$ -Citronellol	Nein	Nein	geranienölartig
(+)- $\beta$ -Citronellol			zitonnellaölartig
(-)-Fenchon	Ja	Nein	kampferartig, süß
(+)-Fenchon			kampferartig, süß
(-)- $\alpha$ -Terpineol	Nein	Nein	teerartig, kalter Pfeifenrauch
(+)- $\alpha$ -Terpineol			blumig, fliederartig
(-)-Rosenoxid	Nein	Nein	grün, kräuterartig
(+)-Rosenoxid			grün, süß
R-(-)-2-Butanol	Nein	Nein	ölig-weinartig
S-(+)-2-Butanol			ölig-weinartig

Tabelle 16: Überblick über die Diskriminationsleistungen von Totenkopffaffen und Menschen, und über die von Ohloff (1994) gegebene, verbale Beschreibung der geruchlichen Qualität des jeweiligen Duftstoffes.

\* Da die Aussage „signifikant über Zufallsniveau Ja / Nein“ mittels des Binomialtests auf den Daten von mindestens fünf Versuchstieren basieren muß, wurden für diese Aufstellung nicht nur die Daten der vorliegenden Studie, sondern auch die von weiteren drei Totenkopffaffen, welche die gleichen 10 Enantiomer-Duftpaare zu diskriminieren hatten, verwendet (Laska, Liesen und Teubner, 1999).

\*\* Verbale Beschreibungen entnommen aus Ohloff, 1994

Wie der Tabelle zu entnehmen ist, konnten die Versuchstiere und die Probanden die Enantiomerpaaire des  $\alpha$ -Pinsens, Carvons und des Limonens signifikant über Zufallsniveau diskriminieren. Diese Ergebnisse stehen in Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen, bei denen unterschiedliche verbale Beschreibungen bezüglich der Enantiomere des Carvons (Russel und Hills, 1971; Friedman und Miller, 1971; Leitereg et al., 1971 a, b; Pickenhagen, 1989; Koppenhoefer et al., 1994; Ohloff, 1994), des Limonens (Koppenhoefer et al., 1994; Ohloff, 1994) und des  $\alpha$ -Pinsens (Beets, 1978) gegeben wurden. Im Falle der Enantiomere des Carvons und des Limonens erscheint dies auch verständlich, da die verbale Beschreibung der jeweiligen Antipoden dieser Substanzen voneinander verschieden sind. Dagegen wird der Geruch der zwei enantiomeren Formen des  $\alpha$ -Pinsens bei Ohloff (1994) verbal als gleich beschrieben. Beets dagegen beschreibt (1978) diese beiden Formen als qualitativ verschieden riechend.

Menschen und Versuchstiere hatten dagegen Probleme bei der geruchlichen Unterscheidung der (+) und der (-) Form des  $\beta$ -Citronellols, Menthols, Rosenoxids, Kampfer,  $\alpha$ -Terpineols und des 2-Butanols. Im Falle des Fenchons läßt sich feststellen, daß die Totenkopffaffen, im Gegensatz zum Humankollektiv, in der Lage waren, die zwei Antipoden geruchlich zu unterscheiden. Die Ergebnisse dieser Diskriminationsaufgaben werden von Studien unterstützt, bei denen den Antipoden des Menthols (Doll und Bournot, 1949; Beets, 1978; Eccles, 1990), des Citronellols (Maas et al. 1993), des Kampfers (Theimer et al., 1977; Simmons et al., 1992; Ohloff, 1994), des Fenchons (Ohloff, 1994) und des 2-Butanols (Ohloff, 1994) jeweils die gleichen verbalen Beschreibungen zugeordnet worden sind.

Aber es finden sich in der Literatur auch Berichte, die im Gegensatz zu den hier vorliegenden Versuchsergebnissen stehen: so wurden den Enantiomeren des Menthols und des  $\alpha$ -Terpineols (Beets, 1978; Koppenhoefer et al., 1994), des Citronellols (Ohloff, 1972, 1994) und des Rosenoxids (Ohloff, 1972; Pickenhagen, 1989) unterschiedliche verbale Beschreibungen zugeordnet.

Die Tatsache, daß verschiedene Autoren zu gegensätzlichen Schlußfolgerungen bezüglich der Ähnlichkeit der den verschiedenen Enantiomeren gegebenen qualitativen Beschreibungen kommen, weist auf das fundamentale Problem der ‚semantischen Unwägbarkeiten‘ bei einer verbalen Definition einer empfundenen Duftqualität hin. Dies legt die Vermutung nahe, daß Diskriminationsversuche wohl besser zur Auffindung von qualitativen Unterschieden geeignet sind, als Prozeduren, die auf einer verbalen Beschreibung von Duftqualitäten beruhen, da letztere besonders von semantischen Unwägbarkeiten betroffen sein können.

Ein weiterer Erklärungsansatz für die Unterschiede zwischen den hier vorliegenden Ergebnissen und denen anderer, in diesem Fall aber älteren Studien, liegt wohl darin, daß die experimentelle Olfaktometrie eine sehr „empfindliche“ Wissenschaft ist und daher die verwendeten Testsubstanzen einen hohen Reinheitsgrad besitzen müssen. Über Jahrzehnte hinweg wurde die Frage diskutiert, ob Enantiomere überhaupt in ihrer geruchlichen Qualität verschieden sein können, was wohl zu einem guten Teil darauf beruhte, daß noch bis in die siebziger Jahre hinein die Produktion der (+)-, beziehungsweise (–)-Form eines Enantiomers in hohen Reinheitsgraden kaum möglich war. Die Problematik hierbei ist, daß bei der Synthese einer enantiomeren Substanz immer beide Formen des Enantiomers anfallen und deswegen anschließend ein aufwendiges Trennungsverfahren durchlaufen werden muß (Theimer und McDaniel, 1970). Erst in den letzten Jahren wurden diese Trennungsverfahren derart verfeinert, daß die (+) und die (–) Form eines Racemates praktisch vollständig voneinander getrennt werden können.

Heutzutage werden höchste Reinheitsgrade mittels der sogenannten ‚asymmetrischen Synthese‘ erreicht. Erst seit diesem Zeitpunkt beziehen sich die Ergebnisse der olfaktometrischen Forschung auf das reine Enantiomer. Je länger diesbezügliche Studien zurückliegen, desto weniger rein waren die Testsubstanzen, was wiederum erklärt, warum zwischen den heutigen und den älteren Forschungsergebnissen oftmals deutliche Unterschiede zu finden sind. Zur modernen, sogenannten ‚asymmetrischen Synthese‘ sei hier nur auf den Sonderforschungsbereich 380 „asymmetrische Synthesen mit chemischen und biologischen Methoden“ der Deutschen Forschungsgemeinschaft hingewiesen (Sonderforschungsbereich 380: Asymmetrische Synthesen mit chemischen und biologischen Methoden; [http://www.oc.rwth-aachen.de/akenders/SFB2\\_D.HTM](http://www.oc.rwth-aachen.de/akenders/SFB2_D.HTM))

Wie schon weiter oben ausgeführt, spielt die Chiralität von Duftstoffen bei zahlreichen Insektenarten im Bereich der Pheromonwahrnehmung eine entscheidende Rolle. Dieses Phänomen wurde dagegen bisher nur bei wenigen nicht-menschlichen Wirbeltierarten untersucht. Müller-Schwarze (et al., 1978) stellten bei Untersuchungen mit Schwarzwedelhirschen fest, daß die (–)-Form des in dem Sekret der Tarsaldrüse dieser Spezies auftretenden Hirschlakton zu etwas stärkeren Verhaltensreaktionen führt als die (+) Form. Desweiteren konnte Heth (et al., 1992) feststellen, daß Nacktmulle, *Heterocephalus glaber*, unterschiedlich auf den Geruch der Enantiomere Carvon, Citronellol und Fenchon reagierten. Dabei war nicht festzustellen war, ob diese Verhaltensunterschiede auf Unterschieden in der Duftqualität oder auf einer spezifischen Anosmie für eine Form der jeweiligen enantiomeren Substanz basieren.

Die Pheromonrezeptoren von Insekten sind, wie eingangs schon erwähnt, extrem sensitiv für spezifische Bestandteile dieser Lockstoffe, einschließlich einiger Enantiomere (Larsson et al., 1999). Und tatsächlich konnte bis heute kein enantiomeres Pheromon gefunden werden, zwischen dessen Antipoden die ihm zuzuordnende Insektenart nicht unterscheiden konnte. Dies ist nicht weiter verwunderlich, da die gängige wissenschaftliche Theorie die Vorhersage wagt, daß die Rezeptoren des Geruchsinnes enantioselektiv sein müssen, da diese Proteine sind und somit ebenfalls chiral gebaut sind (Buck und Axel, 1991). Letzteres bedeutet folglich, daß die Antipoden eines enantiomeren Duftstoffes ihrerseits zu Unterschieden in der wahrgenommenen Duftqualität und/oder Duftintensität führen (Pickenhagen, 1989). Wie aber unter anderem auch aus der vorliegenden Studie hervorgeht, sind weder Menschen noch Totenkopffaffen in der Lage, alle Enantiomere geruchlich voneinander zu unterscheiden. Somit kann die Annahme, daß das olfaktorische System schon allein aufgrund seiner chiral gebauten Rezeptoren von sich aus enantioselektiv ist, so nicht stimmen (Theimer et al., 1977). Diesbezüglich ist für die olfaktorische Leistungsfähigkeit von Insekten festzustellen, daß diese zwar beeindruckend, aber auch nicht perfekt ist. So waren Honigbienen, *Apis mellifera carnica*, bei Versuchen mit den nicht-enantiomeren Duftstoffen (Laska et al., 1999) nicht in der Lage Ketone, beziehungsweise Aldehyde mit ähnlicher Kettenlänge geruchlich voneinander zu unterscheiden.

Die meisten bis heute veröffentlichten Daten über die Enantioselektivität des Insektengeruchsinnes beziehen sich auf die Pheromonwahrnehmung. Nur wenig erforscht ist dagegen die Enantioselektivität bezüglich anderer Duftstoffe. Diesbezüglich berichteten Lensky und Blum (1974), daß Arbeitsbienen zwischen den optischen Isomeren des Carvons und des 2-Octanols geruchlich diskriminieren können. Weiterhin können Drohnen die Antipoden der 4-Methyl-Hexansäure unterscheiden (Kafka et al., 1973). Schließlich fanden Wibe et al. (1998) heraus, daß der Kiefern-Rüsselkäfer ('pine weevil') die enantiomeren Monoterpene seiner Wirtspflanze zu unterscheiden vermag.

Weiteren Aufschluß über die Leistungsfähigkeit des Geruchsinnes von Honigbienen, *Apis mellifera carnica*, bezüglich der Diskrimination von Enantiomeren liefert eine Studie von Laska und Galizia (2001). Als Testsubstanzen dienten wiederum die gleichen 10 Enantiomere, die auch in der vorliegenden Studie verwendet wurden. Dabei zeigte sich, daß die Bienen fünf der zehn dargebotenen Enantiomerpaare geruchlich voneinander unterscheiden konnten: die Antipoden des Limonens,  $\alpha$ -Pinens, Carvons, Menthols und des  $\beta$ -Citronellols wurden von den Bienen in den Versuchen signifikant richtig voneinander unterschieden. Dagegen konnten sie die Antipoden des  $\alpha$ -Terpineols, Kampfers, Rosen-Oxids, 2-Butanols und des Fenchons nicht überzufällig richtig diskriminieren. Zum Vergleich: a) Menschen und Totenkopffaffen konnten die Diskriminationsaufgaben mit Menthol und mit  $\beta$ -Citronellol nicht richtig lösen. b) Menschen und Bienen konnten die Enantiomere des Fenchons nicht voneinander unterscheiden, wohingegen die Affen dazu in der Lage waren.

Insgesamt betrachtet besitzen Honigbienen ein ausgezeichnetes olfaktorisches Diskriminationsvermögen, wobei für den Bereich der Enantiomere festzustellen ist, daß es sich hierbei – wie auch bei Menschen und Totenkopffaffen – um ein substanzspezifisches, nicht generalisierbares Phänomen zu handeln scheint.

Interessanter Weise zeigen sich also einige Ähnlichkeiten in der geruchlichen Leistungsfähigkeit von Menschen, Totenkopffaffen und Honigbienen, wobei diese Übereinstimmungen zwischen Menschen und Totenkopffaffen durch ihre relativ enge phylogenetische Verwandtschaft gut zu begründen ist. Dies findet seinen Ausdruck auch in dem relativ großen Anteil an gemeinsamen molekularen Duftstoffrezeptoren beider Spezies (Issel-Traver und Rhine, 1977; Rouquier et al., 2000). Im Gegensatz dazu sind die Ähnlichkeiten im Diskriminationsvermögen zwischen Insekten und Säugetieren schon aufgrund der deutlichen phylogenetischen Distanz eher verwunderlich. Es ist anzunehmen, daß sich beide sensorischen Systeme vollkommen in ihrem Repertoire an olfaktorischen Rezeptortypen unterscheiden (Clyne et al., 1999; Freitag et al., 1998).

Die Resultate der Versuche mit Menschen, Affen und nicht zuletzt mit Honigbienen weisen darauf hin, daß die Fähigkeit, zwischen den Antipoden einer enantiomeren Substanz diskriminieren zu können, ein substanzspezifisches Phänomen ist. Dies unterstützt die Annahme, daß enantioselektive Geruchsrezeptoren nur für einige, aber nicht für alle volatilen Stimuli existieren. Dabei könnte das Auftreten beider Enantiomere eines Duftstoffes in der natürlichen Umgebung eines Tieres eine Voraussetzung zur Entwicklung der chiralen Wahrnehmung sein. Weiterhin liegt die Vermutung nahe, daß Säugetiere und Insekten gemeinsame Prinzipien bei der Codierung von Duftqualitäten verwenden, auch wenn sie, phylogenetisch gesehen, weit voneinander entfernt sind.

## C. FRÜHE GERUCHSFORSCHUNG

### 1. Historie

Eine der ersten erhaltenen Abhandlungen zum Thema Geruchssinn stammt von Theophrast, einem Schüler des Aristoteles, und läßt sich auf das Jahr 320 vor Christi Geburt datieren. Er stellte fest, daß der Geruchssinn zum einen eine Art Fernsinn, also ein Überträger von Informationen über weitere Distanzen, aber auch ein Kontaktsinn ist. So sagt man heutzutage beispielsweise, daß man ‚Gefahr riechen‘ kann: Brandgeruch alarmiert beispielsweise Mensch und Tier schon lange bevor ein erster Feuerschein zu sehen ist.

Als Kontaktsinn hingegen spielt der Geruchssinn eine wichtige Rolle bei der Nahrungsaufnahme: zum einen gibt er über den Zustand (z.B. den Reifegrad) und die Verträglichkeit einer potentiellen Nahrungsquelle Auskunft, zum anderen aktiviert er beispielsweise auch schon vor der eigentlichen Nahrungsaufnahme bestimmte Verdauungsvorgänge.

Beim Menschen findet sich eine weitere Eigenschaft des Geruchssinnes, nämlich sein Einfluß auf die Psyche. So kann ein Duft eine sehr angenehme Wahrnehmung sein: der Geruch einer Blüte beispielsweise erweckt in der Regel eine positive Stimmung, zumindest bei Personen, die nicht an Heuschnupfen leiden, ohne daß er für den Menschen unmittelbar mit der Nahrungsaufnahme in Verbindung steht oder einen tieferen Sinn bei der olfaktorischen Kommunikation mit der Umwelt in sich birgt. So stellte schon Aristoteles (ca. 330 v. Chr.) seinerseits fest, daß Menschen bestimmte Düfte als angenehm empfinden können, ohne daß diese in Beziehung zu irgendwelchen physiologischen Bedürfnissen stehen müssen.

Im Bereich der Physiologie des Riechapparates hielt sich über Jahrhunderte die Vorstellung eines Naturforschers namens Galen (ca. 180 n. Chr.), daß die Endigungen der Geruchsorgane innerhalb des Schädels und dort insbesondere im Bereich der Ventrikel liegen würden. Bis im Jahre 1658 Conrad Schneider als einer der ersten diese Theorie verwarf, galt die Nase an sich nur als eine Röhre, die vom Gehirn ihren Ausgang nimmt. Circa ein Jahrhundert später beschrieb Wrisberg (Haller's First Lines of Physiol., 1786) den Geruchsnerven als nicht hohl, sondern als solide.

Ein weiteres Gerücht, welches sich über lange Zeit hin hielt, war die Ansicht, Gerüche könnten Krankheiten heilen, natürlich aber auch auslösen, was – laut damaligem Volksglauben – in besonders schweren Fällen bis hin zum Tode führen konnte. Auch war der Geruch ein probates Mittel der medizinischen Diagnose und Behandlung von Krankheiten: *„according to physicians the urine of sick persons never has the same odour as the urine of healthy persons“* (Avicenna, 1025).

Es sollte noch bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts dauern, bis erkannt wurde, daß nicht irgendwelche ominösen, durch die Luft verbreiteten Chemikalien, sondern vielmehr Mikroorganismen die Auslöser für Krankheit sind (LeRiche und Milner, 1971).



## 2. Einteilung der Duftqualität in Klassen

Die Klassifikation von Düften, also die Anwendung von normierten Klassen auf distinkte Gerüche, war und ist in Anbetracht der zahllosen Duftqualitäten ein sehr komplexes Unterfangen. Die einfachste, aber unter Umständen schon von individuellen Vorzügen (Vorlieben) deutlich beeinflusste Einteilung von Geruchsqualitäten ist diejenige, die darauf basiert, ob ein dargebotener Duftstimulus als angenehm oder aber als unangenehm empfunden wird. Eine derartige Einteilung wurde beispielsweise schon von Platon (Beare, 1906) vorgenommen und von Aristoteles mehr im Bezug zu den physiologischen Bedürfnissen eines Individuums gesetzt. Er beschrieb Gerüche als „süß, stechend, scharf, sauer und anregend (Beare, 1906).

Theoprast entwickelte seinerseits ein Klassifikationssystem bestehend aus sieben Duft-Gruppen, deren genaue Einteilung leider nicht mehr überliefert ist (Stratton, 1917). Linné, bekannt als herausragender Naturwissenschaftler seiner Zeit, stellte 1752 seine Einteilung der Düfte vor; diese ist uns erhalten geblieben und besteht aus den folgenden Klassen (Zwaardemaker, 1925):

1. aromatisch
2. wohlriechend
3. moschusartig
4. knoblauchähnlich
5. ziegenartig
6. abstoßend
7. ekel-/übelkeitserregend

Zwar folgten auf Linnés Klassifikationssystem zahlreiche abgeänderte Schemata, beziehungsweise auch neue Klassifikationssysteme, aber nur seines überlebte ‚unbeschadet‘ bis ins 20. Jahrhundert. Zwaardemaker (1895) entwickelte zwar eine eigene Einteilung, kehrte jedoch wieder zu der Klassifikation von Linné zurück, wobei er diese aber um zwei Gruppen erweiterte. Zwaardemakers Schema lautete wie folgt (Subgruppen sind hier nicht dargestellt):

1. Ätherische Düfte (z.B. Apfel)
2. Aromatische Gerüche (z.B. Anis)
3. Pflanzliche und balsamische Gerüche (z.B. Jasmin)
4. moschusartige Düfte (z.B. Patschuli)
5. lauchartige Gerüche (z.B. Zwiebel)
6. brenzlige Gerüche (z.B. Tabak)
7. Kaprylgerüche (z.B. Käse)
8. betäubende Gerüche (z.B. Opium)
9. gestankähnliche Gerüche (z.B. Fäulnis)

Zwaardemakers Einteilung fand in der Folgezeit aber kaum Beachtung, wohingegen das aus sechs Klassen bestehende System von Henning (1916) mehr Anklang fand: seine Einteilung beruhte weitgehend auf experimentellen Beobachtungen bezüglich der von Versuchspersonen beschriebenen geruchlichen Ähnlichkeit von Düften und beruhte somit weniger auf den subjektiven Eindrücken seines Verfassers. Dargestellt ist im folgenden Hennings Schema in seiner finalisierten Form:

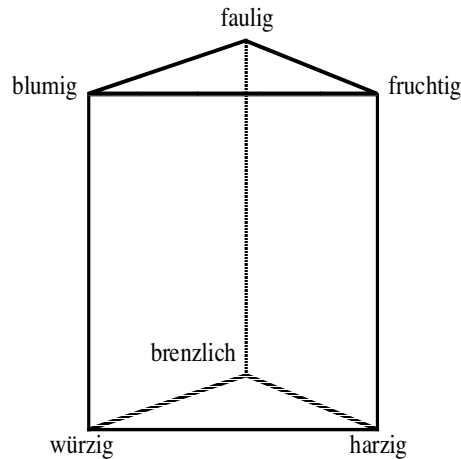


Abbildung 71: Geruchsprisma nach Henning (weitere Erläuterung im Text)

In den darauffolgenden Jahren beschränkte sich die Geruchsforschung weitgehend auf die Auseinandersetzung mit Hennings Modell. Boring schrieb 1928 bezüglich des Prismas: „The prism is neither wholly right nor wholly wrong“ (p. 345).

Bei der gesamten wissenschaftlichen Diskussion kristallisierten sich schließlich zwei Hauptkritikpunkte an Hennings Prisma heraus:

1. Einige Gerüche würden genügend Ähnlichkeiten zu allen Ecken des Prismas zeigen, so daß sie eigentlich eher im Innenraum als an der Oberfläche des Prismas liegen müßten.
2. Einige Gerüche konnten einfach nirgendwo im Hennings Schema untergebracht werden.

Die Kritik an Hennings Modell wurde immer stärker; so schrieb Dimmick (1927): „It seems, then, that the particular similarities or classes among odors that stand at the corners of the prism are based not upon any sort of statistical proof but upon some general trend that appeared to Henning in qualitative descriptions of his two trained Os (subjects).“ Ausgangspunkt für diese Kritik war das Bekanntwerden der Tatsache, daß Henning zwar 15 Probanden getestet hatte, aber über die Hälfte der getroffenen Aussagen bezüglich der Duftqualitäten nur von zwei Probanden stammten.

Die „Henning Ära“ endete im Jahre 1930. Damals verstummte aus unbekanntem Gründen die Kritik der Gegner seines Prisma-Modells und die psychologische Forschung im Bereich der Wahrnehmung von Duftqualitäten kam für viele Jahre fast gänzlich zum Stillstand. Erst 1962, als John Amoore (1962 a, b) seine Theorie der Duftqualitäten, welche auf einem umstrittenen Klassifikationssystem und einer Aneinanderreihung von Vermutungen basierte, stieg das Interesse an dem Thema wieder.

Amoore stützte sein Klassifikationssystem auf die Ergebnisse seiner Untersuchungen von

Geruchsstoffen und ihrer zugehörigen qualitativen Beschreibungen. Dabei ging er davon aus, daß die sieben am häufigsten gebrauchten Oberbegriffe (kampferartig, moschusartig, blumig, minzig, ätherisch, stechend, faulig) die primären Dufttypen darstellten.

Für diejenigen Duftstoffe, auf die fünf dieser sieben Klassen zutrafen, mußte der kleinste gemeinsame Nenner ihre dreidimensionale Molekülstruktur sein. Aus dieser Vermutung heraus ergab sich die These, daß es für jeden der sieben „Primär-Düfte“ einen zugehörigen Rezeptorsubtyp geben müßte. Laut dieser Vorstellung würde eine Geruchsempfindung immer dann hervorgerufen werden, wenn ein Duftstoffmolekül den passenden Rezeptor besetzt. Dabei ging man bei stechend und faulig riechenden Gerüchen davon aus, daß mehr ihr elektrischer Ladungszustand als ihre molekulare Größe und Form das entscheidende Kriterium für die erzeugte Wahrnehmung war. Problematisch dabei war, daß Amoore's Klassifikation keinerlei quantitative Grundlage besaß. Dies machte seine Theorie schon von Beginn an leicht angreifbar, wobei sich die eigentliche Kritik nicht gegen das zerbrechliche Fundament der Theorie, sondern darauf bezog, daß sie bestimmte psychophysische (Köster, 1965), beziehungsweise psychologische Tests (Döving, 1965, 1966) nicht überstand. In psychophysischen Experimenten fand Amoore dann selbst heraus (Amoore und Venstrom, 1967), daß die Existenz der von ihm postulierten „Primärdüfte“ und den sogenannten „prototypischen Bereichen“ nicht zu beweisen war.

#### D. DAS OLFAKTORISCHE SYSTEM NACH HEUTIGEM WISSENSSTAND

Bevor Lebewesen empfindlich für Licht oder Schall waren, konnten sie schon chemische Substanzen registrieren und zwischen ihnen unterscheiden. Dieser chemische Sinn differenzierte sich bei höheren Organismen in zwei Komponenten: dem Geschmackssinn und dem Geruchssinn. Da das frühe Leben auf der Erde aquatisch war, wurden die jeweiligen chemischen Stimuli mit Hilfe des Wassers transportiert und direkt auf die Chemorezeptoren eines Organismus gespült. Reizstoffe und Rezeptoren traten somit in direkten Kontakt. Dieser Rezeptortypus, der beispielsweise im Bereich des menschlichen Geschmackssinns zu finden ist, nennt man ‚Kontaktchemorezeptoren‘.

Im Laufe der Evolution verließen immer mehr Tierarten das Wasser. Daher dient an Land die Umgebungsluft als Transportmittel für chemische Reize, was dazu führte, daß der Geruchssinn als Mittel der Fernwahrnehmung im Laufe der Evolution immer mehr an Bedeutung gewonnen hat. Bei den Säugetieren erreicht das Riechorgan den physiologischen Höhepunkt der Entwicklung, mit der Ausnahme von Walen, Fledermäusen und höheren Primaten, bei denen wieder eine deutliche Größenabnahme der beteiligten Strukturen zu beobachten ist. Das breite Spektrum von unterschiedlichen Duftqualitäten, deren subjektive Beurteilung (angenehme oder unangenehme olfaktorische Wahrnehmung) wird unter dem Begriff Hedonik zusammengefaßt. Eine Besonderheit des olfaktorischen Systems ist dabei das Bestehen einer Korrelation zwischen Duftqualität und Duftstoffkonzentration: steigt die Konzentration an, ändert sich häufig nicht nur die „Empfindungsintensität“, sondern auch die „Empfindungs-Qualität“. Als Beispiel hierfür sei der Duftstoff Ionon aufgeführt, dessen Geruch in niedriger Konzentration als „veilchenartig“, in hoher Konzentration dagegen als „holzartig“ beschrieben wird (Ohloff, 1990). Ebenfalls konzentrationsabhängig ist die durch Moschus oder auch Zibet hervorgerufenen

Duftempfindung: obwohl beide Stoffe in höherer Konzentration als ekelerregend riechend eingestuft werden, sind sie dennoch in geringen Konzentrationen ( $\mu\text{M}$ -Bereich) wichtige Bestandteile zahlreicher Parfums.

Physiologisch betrachtet wird beim Einatmen die Luft in die zwei durch das Septum getrennten Nasenhöhlen geführt. Jede Nasenhöhle besitzt beim Menschen drei übereinanderliegende wulstartige Gebilde, die sogenannten *Conchen*, die zur Gänze mit Schleimhaut ausgekleidet sind (respiratorisches und olfaktorisches Epithel). Das Riechepithel selbst ist auf ein kleines Areal von 2 mal 5 cm<sup>2</sup> auf der obersten Conche beschränkt. Ein wahrgenommener Reiz wird von den olfaktorischen Nervenzellen dieses Bereichs über ihre Axone durch das Siebbein zum Riechkolben, dem *Bulbus olfactorius*, weitergeleitet, wobei die Axone schließlich in den sogenannten *Glomeruli* enden.

## 1. Riechsinneszellen

Das eigentliche Riechepithel baut sich aus drei grundlegenden Zelltypen auf: Riechzellen, Stützzellen und Basalzellen (= undifferenzierte Riechzellen).

Die olfaktorischen Sinneszellen der Riechschleimhaut stellen das primäre Bindeglied zwischen der Umwelt mit ihren Duftreizen und den neuronalen Mechanismen der Geruchswahrnehmung dar. Jede Sinneszelle der Riechschleimhaut ist bipolar aufgebaut. Sie besitzt an ihrem apikalen Ende ein Bündel feiner Cilien. Diese Cilienbündel sind in eine mucöse, die volatilen Duftstoffe absorbierende Schicht von 10 - 60  $\mu\text{m}$  Dicke, deren Ursprung die Bowman-Drüsen sind, eingebettet. Am anderen Ende jeder Nervenzelle befindet sich jeweils ein Axon pro Sinneszelle. Dieses lagert sich mit tausenden anderer Axone zum *Nervus olfactorius* zusammen, der durch die Siebbeinplatte verläuft und schließlich im Bulbus olfactorius terminiert. Eine Besonderheit der olfaktorischen Sinneszellen ist, daß sie im Gegensatz zu den meisten anderen Neuronen des menschlichen Organismus, einem kontinuierlichen „turn-over“, also einem ständigen Prozeß aus Absterben der alten Sinneszellen und Neubildung aus neuronalen Stammzellen, unterliegen.

Die folgende Abbildung stellt den schematisierten Aufbau einer Riechsinneszelle dar:

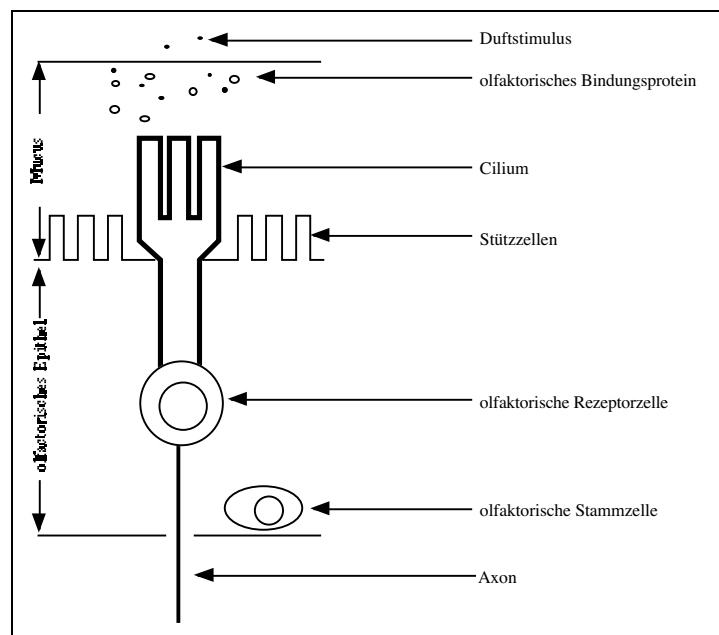


Abbildung 72: schematisierte Darstellung des Aufbaus einer Riechsinneszelle (nach Hildebrand und Shepherd, 1997)

Neben den eigentlichen Riechsinneszellen finden sich im Mucus der Nasenschleimhaut auch sogenannte olfaktorische Bindungsproteine (Pelosi et al., 1982; Pevsner et al. 1985; Pevsner und Snyder, 1990). Dabei handelt es sich um kleine lösliche Proteine, die von spezialisierten Drüsen der Nasenschleimhaut sezerniert werden. Bei Vertebraten tragen diese Bindungsproteine - auch wenn sie nicht unbedingt für den Prozeß des Riechens notwendig sind - mit ihrer ausgeprägten Geruchs-Liganden-Affinität durch eine Konzentrationserhöhung der Duftmoleküle im Mucus zur Verstärkung der neuronalen Antwort auf einen Geruchsstimulus bei.

## 1.1. Die Genfamilie der Geruchsrezeptoren

1986 formulierte Lancet die Eigenschaften des olfaktorischen Systems und seiner Geruchsrezeptoren wie folgt:

- Das olfaktorische System kann auf ein breites Spektrum von Duft-Molekülen reagieren.
- Die jeweilige Reaktion auf eine bestimmte Art von Molekül ist in vielen, wenn auch nicht in allen Fällen vorhersagbar.
- Die einzelnen Riechsinneszellen reagieren mit einem unterschiedlichen Grad der Erregung auf ein jeweils definiertes Spektrum von Duftstimuli.
- Gruppen oder Klassen von Düften sind nicht voneinander abgegrenzt.
- Vierzig oder mehr Arten von Anosmie sind beim Menschen bekannt. Dies bedeutet, daß es mindestens genauso viele Rezeptorproteine geben muß.

Anhand dieser von Lancet definierten Eigenschaften wurden die folgenden Postulate aufgestellt:

- es gibt eine große Familie von Rezeptormolekülen
- ein Geruchsrezeptor besitzt eine variable Region zur Bindung der Duftstoffmoleküle und einen kontinuierlichen Bereich, in dem das Second-Messenger-System liegt.
- die Geruchsrezeptoren gehören zu den sogenannten „G-Protein gekoppelten Zelloberflächenrezeptoren“.

Insgesamt betrachtet, werden die Geruchsrezeptoren der Säugetiere durch eine immens große Familie von Genen kodiert. Diese Tatsache spricht für ein hohes Maß an Diversität unter den Geruchsrezeptoren und trägt somit der großen Vielfalt an möglichen Duftstoffen Rechnung.

Bisher wurden bei Säugetieren mit molekularen Untersuchungsmethoden, wie zum Beispiel der molekularen Hybridisierung, ca. 1000 für Geruchsrezeptoren codierende Gene identifiziert, deren grundlegender Aufbau sehr ähnlich ist. Geht man davon aus, daß ein „durchschnittliches“ Säugetier-Genom über etwa 100.000 Gene verfügt, so codiert ein Prozent dieses Genoms alleine für duftstoffbindende Proteine.

Die Frage dabei ist, ob jede Riechsinneszelle mehrere Arten oder nur eine Art von Rezeptortypus trägt?

- Möglichkeit 1: ein Neuron trägt alle 1000 Rezeptortypen. Die Konsequenz wäre, daß alle Geruchssinneszellen auf jeden erdenklichen Duftreiz mit Erregung reagieren würden. In diesem Fall müßte der jeweilige Rezeptor aber eine für ihn spezifische „Komponente“ mitliefern, damit das Gehirn die jeweilige Art des Geruchs bestimmen könnte.
- Möglichkeit 2: jedes Neuron besitzt nur einen Rezeptortypus. In diesem Fall muß das Gehirn nur erkennen, welche Sinneszelle jeweils gerade aktiviert worden ist. Das heißt, daß die einzelnen Rezeptorzellen zwar den gleichen Grundbauplan besitzen, sich aber in einer bestimmten Region, der Bindungsregion für den Stimulus, strukturell voneinander unterscheiden.

Molekularbiologische Untersuchungen bei Säugetieren weisen darauf hin, daß jedes olfaktorische Neuron sehr wahrscheinlich nur jeweils einen Rezeptortyp trägt und somit in geruchsspezifischer Weise reagiert (Buck und Axel, 1991; Reed, 1992).

Desweiteren konnte bei Ratten mittels in-situ Hybridisierung gezeigt werden, daß Rezeptoren, die jeweils für spezifische Duftstoffmoleküle sensitiv sind, nur in definierten Bereichen des Riechepithels - symmetrisch für beide Nasenhälften - zu finden sind. Diese Tatsache bildet die Grundlage der sogenannten „Chemotopie“ des olfaktorischen Systems, welche dabei wahrscheinlich nicht nur für die Riechschleimhaut gilt, sondern auch für die Ebene des *Bulbus olfactorius* (Breer et al., 1992).

## 1.2. Verarbeitung von Geruchsreizen

Der Vollständigkeit halber sei vorab darauf hingewiesen, daß bei Vertebraten nicht nur die Riechschleimhaut zur adäquaten Verarbeitung von Duftreizen befähigt ist, denn neben der olfaktorischen Geruchswahrnehmung findet sich bei zahlreichen Vertebraten die Möglichkeit einer Duftwahrnehmung mittels des Vomeronasalorgans (VNO). Dies gilt insbesondere für den Bereich der sexuellen Kommunikation mittels volatiler Sexuallockstoffe. Dabei sind die Neurone des VNO hauptsächlich auf die Perzeption von Pheromonen eingestellt, aber, ebenso wie der olfaktorische „Hauptpfad“ über die Riechschleimhaut auf pheromonartige Duftreize reagieren kann, werden auch nicht pheromonbezogene Reaktionen vom VNO vermittelt (Dorries et al., 1997).

## 1.3. Interaktion zwischen Duftstimulus und Rezeptor

Die folgende Abbildung gibt einen schematischen Überblick über die Signalverstärkungs-Kette („second-messenger“-Kaskade), die durch Kontakt zwischen einem Duftstimulus und einem olfaktorischen Rezeptor ausgelöst wird. Die Aktivierung eines einzigen Rezeptorproteins durch ein Duftstoffmolekül kann die Freisetzung von 1000 bis 2000 cAMP-Molekülen, und somit eine Öffnung einer großen Anzahl an Ionenkanälen zur Folge haben (Hatt und Ache, 1994).

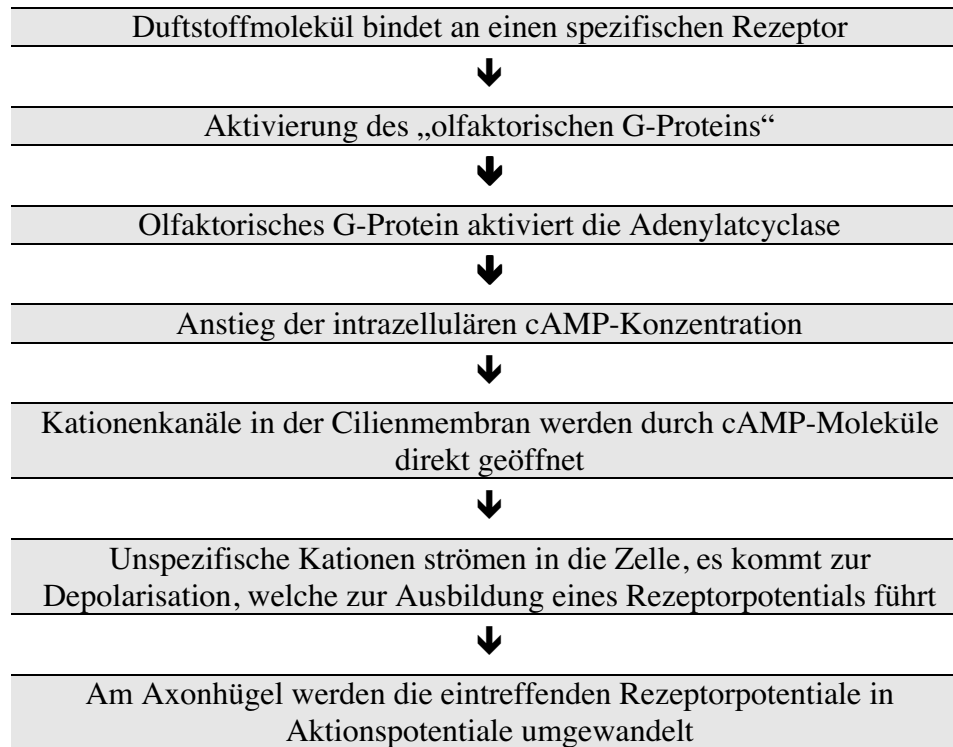


Abbildung 73: schematischer Überblick über die Signalverstärkungs-Kette („second-messenger“-Kaskade), die durch eine Interaktion von Duftstimulus und olfaktorischem Rezeptor in einer Riechsinneszelle ausgelöst wird.

Im Folgenden sollen die in der Abbildung dargestellten Vorgänge genauer ausgeführt werden:

Die neuronalen Mechanismen der Geruchswahrnehmung beginnen mit der Interaktion von Duftstoffmolekülen und Geruchsrezeptoren. Diese Interaktionen sind durchaus mit denen anderer Bereiche des Nervensystems, bei denen beispielsweise Neurotransmitter mit Rezeptoren der postsynaptischen Membran in Kontakt treten, vergleichbar (Lancet, 1986; Shepherd, 1987, 1990, 1991). Bei der Interaktion zwischen Reiz und Rezeptor dient das Duftstoffmolekül als Ligand. Die spezifische Zusammensetzung an funktionellen Gruppen eines Duftes, welche auch als Determinanten bezeichnet werden, definiert das sogenannte Olfaktophor. Die bisherigen Untersuchungen unterstützen dabei die Hypothese, daß die Determinanten die ausschlaggebenden Informationseinheiten eines Duftstoffmoleküls darstellen, welche mit spezifischen Aminosäure-Teilbereichen des Rezeptors interagieren.

Kommt es nun zu einer adaequaten Interaktion zwischen Reiz und Rezeptor gemäß dem Schlüssel-Schloß-Prinzip, so reagiert die Sinneszelle mit Rezeptorpotentialen, die ihrerseits bei genügender Reizstärke ein Aktionspotential auslösen. Dieser Vorgang wird über eine G-Protein gekoppelte „Second-Messenger Kaskade“, die ihren Ursprung bei der Bildung des Reizmolekül-Rezeptor-Komplexes hat, ermöglicht.



In der folgenden Abbildung (nach Hildebrand and Shepherd, 1997) wird ein schematischer Überblick über den Transduktionsmechanismus vom Duftstimulus bis hin zu einem Rezeptorpotential gegeben:

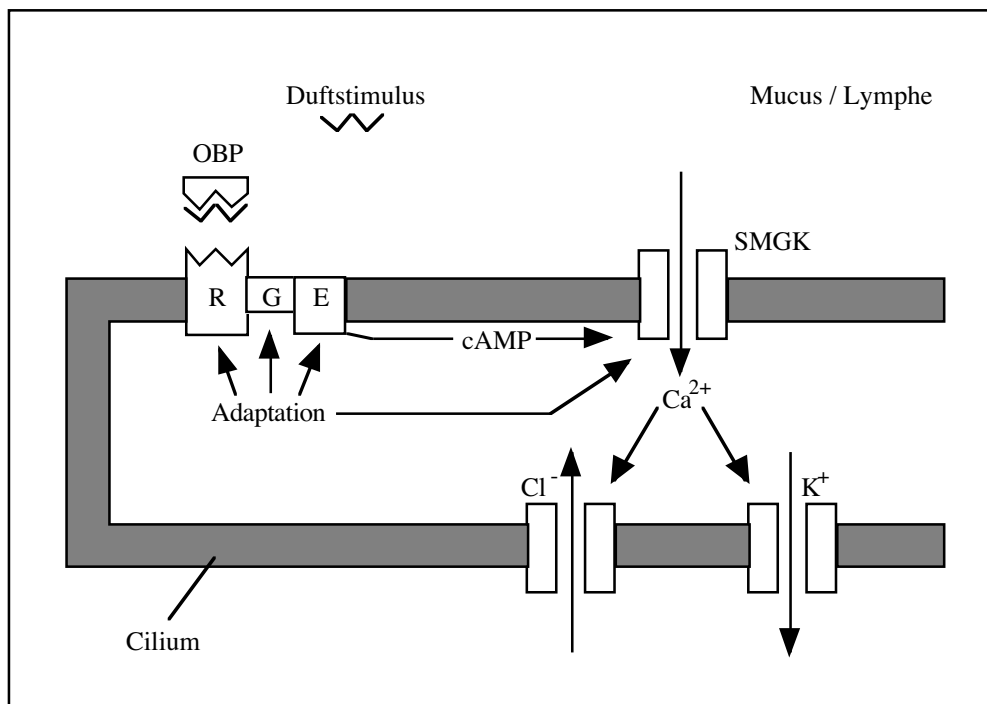


Abbildung 74: schematischer Überblick über den in einer Riechsinneszelle ablaufenden Transduktionsmechanismus vom Duftstimulus bis hin zu einem Rezeptorpotential. Abkürzungen: OBP = olfaktorisches Bindungsprotein, R = Rezeptor, G= GTP-Bindungsprotein, E = Effektor (Adenylat-Cyclase), SMGK = Second Messenger abhängiger Ionenkanal

Die involvierte Second-Messenger-Kaskade wurde in den letzten Jahren intensiv untersucht (Breer 1994; Reed, 1994; Zufall et al., 1994; Shepherd, 1994): generell betrachtet, ist die wohl bekannteste Antwort auf einen adäquaten Stimulus die Aktivierung von unspezifischen Kationen-Kanälen durch cAMP. Hierdurch wird ein depolarisierender Einwärtsstrom von Ionen erzeugt. Für den Bereich der olfaktorischen Wahrnehmung bei Vertebraten werden die folgenden zwei Second-Messenger-Kaskaden diskutiert:

1. Von unterschiedlichen Duftstoffen werden verschiedene Second-Messenger-Kaskaden aktiviert. Einige Wissenschaftler favorisieren dabei zum Beispiel eine selektive Aktivierung von cAMP- und  $IP_3$ -Kaskaden in Abhängigkeit vom jeweiligen Duftstoff (Sklar et al., 1986; Huque und Bruch, 1986; Boekhoff et al., 1990, Ronnett et al., 1993), wobei eine mögliche Interaktion zwischen den zahlreichen Komponenten der verschiedenen Kaskaden durchaus denkbar wäre.
2. Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß unterschiedliche Membranleitfähigkeiten die sensorischen Reaktionen der Nervenzellen beeinflussen (z.B.  $IP_3$ -gesteuerte  $Ca^{2+}$ -Kanäle;  $Cl^-$  Kanäle die zum excitatorischen Ionen-Einstrom beitragen {Kleene, 1993} und schließlich  $K^+$ -Kanäle, die einen auswärtsgerichteten Ionenstrom kontrollieren und somit die sensorischen Reaktionen der Sinnesnervenzellen unterdrücken könnten {Dionne, 1994}).

Bei Vertebraten basiert die neuronale Antwort auf einen Duftreiz fast ausschließlich auf einwärtsgerichteten Ionenströmen. Diese erzeugen - wie schon weiter oben erwähnt - depolarisierende Rezeptorpotentiale, die, wenn sie stark genug sind, ihrerseits Aktionspotentiale auslösen, die entlang der Axone der Neurone weitergeleitet werden (Firestein und Werblin, 1989; Trotier, 1994). Wichtig dabei ist, daß jede Sinnesnervenzelle nur auf ein bestimmtes Spektrum von Duftreizen und damit nicht auf jeden Geruchsstimulus reagiert. Damit hat jede Sinneszelle ihr eigenes Reaktionsprofil, das auch als „*molecular receptive range*“ (MRR) bezeichnet wird (Mori et al., 1992; Mori und Shepherd, 1994, Mori und Yosihara, 1995). So werden Riechsinneszellen, die auf ein breites Spektrum von Gerüchen reagieren, als „Generalisten“, diejenigen, die dagegen nur auf ein enges Spektrum reagieren, als „Spezialisten“ bezeichnet.

Diesbezüglich führten Sato et al. (1994) in-vitro Versuche mit olfaktorischen Rezeptorzellen durch, deren Reaktionen auf homologe Reihen von Duftstoffen sie anhand der  $Ca^{2+}$  Ströme bestimmten. Dabei zeigten sich jeweils reproduzierbare Antwortmuster von Riechsinneszellen auf bestimmte Duftstoffmoleküle, die über eine übereinstimmende Anordnung ihrer Kohlenstoffatome und ihrer funktionellen Gruppen verfügten. Sato schließt daraus, daß die molekular-rezeptive Bandbreite (MRR), mit der ein bestimmtes olfaktorisches Neuron auf einen Stimulus reagiert, abhängig von der Paßform des Rezeptors zu den jeweils ausschlaggebenden Bereichen eines Duftstoffmoleküls ist

Jede Riechsinneszelle besitzt demnach ein für sie typisches Reaktionsprofil bezüglich ihres Antwortverhaltens auf unterschiedliche Duftstoffe. Wie wird nun aber das Erregungsmuster dieser Sinneszelle von den ihr nachgeschalteten Neuronen und Verarbeitungszentren entschlüsselt und damit richtig zugeordnet?

Im auditorischen, visuellen und somatosensorischen System kodieren die Rezeptorzellen die Eigenschaften des sensorischen Stimulus (das heißt die akustische Frequenz, die visuellen bzw. somatosensorischen Raum-Muster) über ihre genaue Position im sensorischen Epithel. Eine derartige topographische Abbildung („Landkarte“) der sensorisch wahrgenommenen Umwelt findet sich beim Geruchssinn dagegen nicht. Bei dieser Sinnesmodalität geht die Spezifität einer olfaktorischen Sinneszelle vielmehr von der Affinität ihrer Rezeptoren für den jeweiligen Duftliganden aus. Eine zusätzliche räumliche Aufteilung der Rezeptorzellen in der Riechschleimhaut in Abhängigkeit von ihrer Duftstoffspezifität ist anscheinend nicht sehr ausgeprägt. So zeigten Untersuchungen (Strotmann et al., 1992; Ressler et al., 1993; Vassar et al., 1993), daß die olfaktorischen Sinneszellen in nur wenige Bereiche unterteilt sind. Es fanden sich diesbezüglich bisher 3 verschiedene Regionen im olfaktorischen Epithel mit anterior-posteriorer Ausdehnung. Diese drei überlappen mit einer vierten, kleineren Region.

Eine weitere Möglichkeit der Einflußnahme auf die Reizübertragung von der Sinneszelle zu höheren Schaltstellen, wäre eine Interaktion zwischen den einzelnen Neuronen selbst. Es hat sich aber herausgestellt, daß im allgemeinen die olfaktorischen Nervenzellen nicht über dendrodendritische Kontakte oder Axonkollateralen miteinander verschaltet sind (Halász, 1990; Farbman, 1994). Immerhin weisen aber neuere Experimente darauf hin, daß im Bereich der Kurzstrecken-Interaktionen Second-Messenger-Mechanismen, basierend auf gasförmigen Transmittern (z.B.: CO oder NO), bestehen könnten (Leinders-Zufall et al., 1995; Ingi et al. 1996; Breer et al., 1992; Breer und Shepherd, 1993). Gasförmige Substanzen können dabei frei durch die Zellmembranen diffundieren und auf diesem Wege auf Nachbarzellen einwirken. Die Details dieser Kommunikation bedürfen aber noch weiterer Untersuchungen.

## 2. Bulbus olfactorius und olfaktorische Glomeruli

Die Riechsinneszellen senden ihre neuronalen Fortsätze zum Riechkolben (*Bulbus olfactorius*). Die zellulären Elemente des Riechkolbens sind schichtweise aufgebaut: Glomerulischicht → Mitralzellschicht („äußere plexiforme Schicht“) → Körnerzellschicht („innere plexiforme Schicht“). Der Bulbus stellt also die erste Schaltstelle des Geruchssinnes dar, wohingegen die weitere Beurteilung eines Geruches erst in höheren Gehirnbereichen stattfindet.

Bei den eben schon erwähnten Glomeruli handelt es sich um spheroidale, neuropile Strukturen, bestehend aus den präterminalen Axonen, den terminalen Endigungen der Riechsinneszellen und den dendritischen Endigungen von Mitral-, Büschel und Periglomerulär-Zellen. Eingebettet sind diese Glomeruli, deren Durchmesser bei Säugetieren etwa 50-200  $\mu\text{m}$  pro Glomerulus beträgt, in einige Schichten von Glia-Fortsätzen und einem Ring von periglomerulären Zellen. Die Anzahl an Glomeruli variiert zwischen den verschiedenen Säugerspezies deutlich. So finden sich beispielsweise beim Hund ca. 5000, beim Kaninchen ca. 2000, bei der Ratte ca. 1500 und schließlich beim Menschen etwa 1000 Glomeruli (Hildebrand und Shepherd, 1997).

Kennzeichnend für die den Riechsinneszellen nachgeschalteten Glomeruli ist zum einen eine starke Tendenz zur Konvergenz, da die Anzahl der existierenden olfaktorischen Sinneszellen deutlich die der vorhandenen Glomeruli überschreitet (beim Kaninchen beträgt das diesbezügliche Verhältnis ca. 25000:1). Zum anderen zeigt sich aber auch eine ausgeprägte Divergenz auf der Output-Seite der Glomeruli: so finden sich zum Beispiel beim Kaninchen etwa 50000 Mitral- und ca. 100000 Büschelzellen (Allison, 1952); daraus resultiert ein Verhältnis von 1:25 und 1:50.

Die Annahme, daß die Glomeruli die anatomischen und funktionellen Einheiten zur Verarbeitung von Geruchsinformationen sind, werden durch die folgenden Forschungsergebnisse untermauert:

- Es können Alles- oder Nichts-Potentiale als Antwort auf unterschiedliche Düfte von der glomerulären Schicht abgeleitet werden (Leveteau und MacLeod, 1966).
- Die Aufnahme von radioaktiv markierter Glucose in individuellen Glomeruli geschieht in Abhängigkeit von dem jeweils wahrgenommenen Duft (Lancet et al., 1981).
- Wird ein Duftreiz in einer starken Verdünnung dargeboten, ist die neuronale Aktivität nur auf einen oder nur auf eine kleine Gruppe von Glomeruli beschränkt (Stewart et al., 1979).
- Coopersmith und Leon (1984) konnten zeigen, daß es möglich ist, einen bestimmten Geruchsstimulus in Verbindung zu einem bestimmten Glomerulus zu bringen: mittels eines Geruch-Lern-Paradigmas (Duftstoff: Pfefferminze) in Säugungsexperimenten bei Ratten, konnten sie nachweisen, daß die Darbietung des olfaktorischen Duftreizes „Pfefferminze“ zu einer reproduzierbaren Aktivierung eines bestimmten Glomerulus im lateralen olfaktorischen Bulbus führte.

Jede glomeruläre Einheit wird somit zum einen durch die Geruchssinneszellen, die zu ihr projizieren strukturell, und zum anderen durch ihr gemeinsames Spektrum von Gerüchen, die das Subset und somit die glomeruläre Einheit aktiviert, funktionell charakterisiert.

Darüber hinaus konnte Axel (1995) mittels in-situ Hybridisierung zeigen, daß individuelle olfaktorische Sinneszellen nicht nur jeweils einen bestimmten Rezeptortypus ausbilden, sondern

auch daß Axone der Sinneszellen gleichen Rezeptortyps auf einen gemeinsamen Glomerulus (oder eine begrenzte Anzahl von Glomeruli) konvergieren. Daher kann folglich ein annäherndes eins-zu-eins Verhältnis zwischen Glomeruli-Subsets und Rezeptortypen vermutet werden (Lancet, 1986; Ressler et al., 1994; Vassar et al. 1994).

## 2.1. Topographische Organisation der Glomeruli

Schon 1950 stellte Adrian fest, daß sich im Bulbus olfactorius ein gerichtetes Erregungsmuster in Abhängigkeit vom gebotenen Duftstimulus aufbaut. Clark (1951, 1957) erklärte einen derartigen Erregungsgradienten mit dem Vorhandensein einer topographischen Organisation der neuronalen Projektionen, die den Bulbus erreichen; Clark selbst beschrieb das Ausmaß der topographischen Organisation von „*rather precise to the dorsal bulb*“ bis hin zu „*coarse to the ventral bulb*“.

Trotz der Tatsache, daß das olfaktorische System der Vertebraten keine räumliche Information über wahrgenommene Gerüche gibt, finden sich dennoch immer mehr Hinweise auf eine topographische Organisation der von den olfaktorischen Sinnesnervenzellen ausgehenden neuronalen Projektionen (Shepherd, 1994). Die Subgruppen dieser Sinneszellen können dabei räumlich deutlich voneinander getrennt und ohne größere Interaktionen untereinander im Riechepithel lokalisiert sein. Dagegen müssen in den Glomeruli ihre synaptischen Outputs eng miteinander in Verbindung stehen. Diesbezüglich konnte Axel (1995) nachweisen, daß ein fester Zusammenhang zwischen der topographischen Anordnung der Glomeruli und der Expression von Rezeptorsubtypen in den Sinneszellen besteht: die Zellkörper einer bestimmten Expressionszone (bezüglich eines Rezeptortypus) senden ihre Axone zu einem definierten Glomerulus, in dem sie schließlich konvergieren.

Die olfaktorischen Projektionen der einzelnen Subgruppen von Riechsinneszellen, welche jeweils einen bestimmten Rezeptortypus ausbilden, laufen folglich in einem gemeinsamen Glomerulus, beziehungsweise einer Einheit bestehend aus einigen wenigen Glomeruli zusammen. Der Grad der räumlichen Organisation im Bereich des Riechepithels ist also nur sehr gering, wohingegen er auf der Ebene der ersten olfaktorischen Schaltstelle, den Glomeruli, sehr präzise zu sein scheint.

## 2.2. Odotopisches Erregungsmuster der Glomeruli

Dargebotene Geruchsstimuli aktivieren individuelle Glomeruli oder definierte Gruppen von Glomeruli. Bei dieser Aktivierung entsteht ein komplexes Erregungsmuster, wobei aber für den jeweils dargebotenen Duftstimulus die am stärksten aktivierten Glomeruli in bestimmten charakteristischen Domänen lokalisierbar sind. Diese Domänen können sich zwar bis zu einem bestimmten Grad für verschiedene Düfte überlappen, die Gesamterregungsmuster bleiben aber individuell verschieden. Das Muster der glomerulären Erregung dient dabei wahrscheinlich der Codierung der Duftqualität (Stewart et al., 1979; Jourdan et al., 1980). Darüber hinaus konnte beobachtet werden, daß ein Duft mit zunehmender Konzentration eine steigende Anzahl von Glomeruli aktiviert. Dieser Vorgang könnte seinerseits die Grundlage für die Codierung der Duftstoffkonzentration bilden (Coopersmith und Leon, 1984).

Dahingehend wurde in mehreren Experimenten mit Kaninchen beobachtet, daß benachbarte Vertreter von homologen Duftstoffreihen dazu tendieren, benachbarte Bereiche der Mitralzellschicht - und damit auch sehr wahrscheinlich benachbarte Glomeruli - zu erregen (Mori et al., 1992; Imamura et al., 1992; Katoh et al. 1993).

Insgesamt betrachtet ruft eine Stimulation mit verschiedenen Düften unterschiedliche Erregungsmuster im *Bulbus olfactorius* hervor. Weiterhin berichtet Stewart (1979), daß bei niedriger Duftstoffkonzentration nur ein einziger Glomerulus, beziehungsweise eine eng begrenzte Anzahl von Glomeruli, aktiv ist. Den neuronalen Input erhält dieser Glomerulus wahrscheinlich von denjenigen olfaktorischen Rezeptorzellen, die am sensitivsten auf den gebotenen Stimulus reagieren. Man nimmt an, daß mit steigender Duftstoffkonzentration weitere Glomeruli reagieren, die aber eine geringere Affinität zum Stimulus besitzen als die vor ihm aktivierten. Ein bestimmter Glomerulus hat somit die Aufgabe, alle Reizantworten von denjenigen Rezeptoren zu sammeln, die am sensitivsten auf einen Duftreiz reagieren.

### 3. Zusammenfassender Überblick über die Riechbahn

Die Axone der Riechsinneszellen terminieren im *Bulbus olfactorius* und werden dort auf weiterführende Neurone, die Mitralzellen, verschaltet. Die Riechinformation erreicht vom *Bulbus* aus den *Thalamus* und von dort den *orbifrontalen Cortex* (Hirnrinde, *Sitz des Bewußtseins*), wo die bewußte Wahrnehmung von Duftstimuli verarbeitet wird.

Parallel zur Projektion in Richtung *Cortex* gelangt die Geruchsinformation aber in Strukturen des Limbischen Systems, wo vor allem Verbindungen zu *Hippocampus* (Ammonshorn), *Amygdala* (Mandelkern) und *Hypothalamus* hergestellt werden. Das Limbische System spielt eine zentrale Rolle bei der Entstehung von Emotion, Motivation, Trieb und deren Ausdruck (Wut, Freude, Unlust, etc.). Insbesondere sind der *Hippocampus* an der Gedächtnisbildung, die *Amygdala* an der Entstehung von Angst und Aggression und der Hypothalamus an der neuronalen Regulation des Hormonhaushaltes beteiligt. Da alle drei Strukturen vom Riechsystem innerviert werden, sind Zusammenhänge von Geruch und Gedächtnis, von Geruch und Stimmung sowie von Geruch und Sozialverhalten verständlich (nach Frings, 2003).

## E. BESONDERHEITEN DES GERUCHSINNES

### 1. Adaptation

Der Begriff der sensorischen Adaption beschreibt die Tatsache, daß der anfänglichen Reaktion der Sinneszellen auf einen adäquaten Stimulus bei andauerndem Reiz, beziehungsweise mehrfach wiederholtem Reiz, eine Phase herabgesetzter Erregbarkeit folgt. Das heißt, daß wir nach einer gewissen Zeit, in der wir einem bestimmten Duft ausgesetzt waren, diesen nicht mehr oder nur noch schwach wahrnehmen. Eine Adaptation des Geruchssinnes beschränkt sich dabei jeweils immer auf eine reproduzierbare Gruppe von Düften. Riechen wir beispielsweise nach einer gewissen Zeit den Geruch von Zigarettenqualm nicht mehr, kann ein neuer Duftstimulus, wie zum Beispiel Kaffeeduft, dennoch normal wahrgenommen werden.

Diese sensorische Adaptation bei der Geruchswahrnehmung wird über Second-messenger-Kaskaden kontrolliert. An diesem Prozeß sind wahrscheinlich die folgenden drei Mechanismen beteiligt:

1. Interne  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen, die über Calcium-Calmodulin (Kramer und Siegelbaum, 1993; Chen und Yau, 1994) die Öffnungswahrscheinlichkeit von einzelnen Ionenkanälen reduzieren (Zufall et al., 1991).
2. Einwirken von Kinasen auf bestimmte Second-Messenger-Komponenten, um deren Aktivität zu vermindern.
3. Beeinflussung der Membranleitfähigkeit durch CO, wobei CO die sogenannte Guanylat-Cyclase aktiviert; wodurch wiederum die Bildung von zyklischem GMP, das eine höhere Affinität als cAMP zu den Ionenkanälen besitzt, forciert wird.

### 2. Anosmien

Dieses auch als „Geruchsblindheit“ bezeichnete Phänomen läßt sich in folgende Subgruppen unterteilen (Snow et al., 1991):

1. Generelle (oder totale) Anosmie: keinerlei olfaktorische Wahrnehmung von Duftqualitäten.
2. Partielle Anosmie: die Fähigkeit zur olfaktorischen Geruchswahrnehmung besteht, wenn auch nicht für alle ‚normalerweise‘ wahrnehmbaren Düfte.
3. Spezifische Anosmie: Subtyp der partiellen Anosmie, die sich in diesem Fall aber nur auf einen oder einige wenige Duftstoffe bezieht.

Zu den „partiellen Anosmien“ ist zu sagen, daß beispielsweise ca. 2 % der Bevölkerung keinen Schweißgeruch und 33 % der Menschen keinen Kampfer (*Cineol*) geruchlich wahrnehmen können, da ihnen die für dem jeweiligen Stimulus benötigten Rezeptoren fehlen (Hatt, 1996).

Im Folgenden sind die acht „bekanntesten“ Anosmien aufgeführt.

Haupt-Duftkomponente	Vorkommen	Häufigkeit in der Bevölkerung*
Androstenon	Urin	40 %
Isobutanal	Malz	36 %
1,8-Cineol	Campher	33 %
1-Pyrrolin	Sperma	20 %
Pentadecanolid	Moschus	7 %
Trimethylamin	Fisch	7 %
Isovaleriansäure	Schweiß	2 %

Tabelle 17: Liste der acht bekanntesten Anosmien. \*Daten aus H. Hatt, Seite 303 (1996)

### 3. Hyposmie, Hyperosmie, Dysosmie und Agnosie

Der Begriff Hyposmie beschreibt den Zustand einer verminderten geruchlichen Sensitivität gegenüber allen (generelle Hyposmie) oder gegenüber bestimmten Duftstoffen (partielle Hyposmie, beziehungsweise spezifische Hyposmie). Dagegen steht der Begriff Hyperosmie für eine erhöhte geruchliche Sensitivität gegenüber Duftstoffen. Auch hier findet sich eine Einteilung in generelle, partielle und spezifische Hyperosmie.

Dysosmie, auch als Parosmie oder Cacosmie bezeichnet, stellt eine pathologische Veränderung der Geruchswahrnehmung dar, bei der es zu einer Verkehrung der wahrgenommenen Duftqualität kommt: ein eigentlich angenehmer Duft wird als unangenehm wahrgenommen.

Olfaktorische Agnosie ist die Unfähigkeit, einen Duftstoff verbal zu identifizieren oder zu klassifizieren, obwohl die betroffene Person Duftstoffe wahrnehmen und sie geruchlich unterscheiden kann.

### 4. Reaktionen des *Nervus Trigeminus* auf bestimmte Duftstimuli

Der *Nervus Trigeminus* innerviert die gesamte Gesichtsregion einschließlich der Nasen- und Mundhöhle, wobei die freien Nervenendigungen des Trigeminus auch olfaktorische Funktionen besitzen:

- Endigungen des N. trigeminus liegen unter anderem auch in der Riechschleimhaut (aber auch in der Regio respiratoria und auf der Zungenoberfläche).
- Diese freien Nervenenden reagieren auf verschiedene Duftstoffe, wobei die dazu benötigte Duftstoffkonzentration in der Regel sehr hoch ist.
- Typische nasal-trigeminale Empfindungen werden als kühl, warm, stechend, brennend und scharf beschrieben.
- Typische oral-trigeminale Empfindungen sind „brennend“ und „scharf“, wie sie beispielsweise von Piperidin oder Capsaicin hervorgerufen werden.

Diese Punkte erklären die Tatsache, daß auch bei einer vollständigen Durchtrennung des olfaktorischen Nerven, ein reduziertes Riechvermögen bestehen bleibt.

Bei bestimmten Geruchsstimuli (z.B. Amylacetat oder Eukalyptus) reagiert das trigeminale System analog zum olfaktorischen System schon bei relativ schwachen Duftstoffkonzentrationen, wobei ersteres eine längere Latenzzeit und eine weniger ausgeprägte Tendenz zur Adaptation zeigt.

Insgesamt unterscheidet man im Bereich der olfaktorischen Wahrnehmung drei Stimulus-Typen:

- reine Riechstoffe, zum Beispiel Lavendel, Nelke, Benzol;
- Duftstoffe mit trigeminaler Komponente, zum Beispiel Eukalyptus, Menthol, Buttersäure
- rein trigeminale Riechstoffe, wie zum Beispiel CO<sub>2</sub>.



## V. ZUSAMMENFASSUNG

1. Untersucht wurde das geruchliche Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen und Menschen für aliphatische Aldehyde, Ketone und eine Auswahl von Enantiomeren.
2. Bei den Totenkopffaffen wurde eine Diskriminationsmethode verwendet, bei der den Affen simultan jeweils zwei Düfte dargeboten wurden, von denen der eine eine Futterbelohnung (= „S+“) anzeigte, der andere (= „S-“) hingegen zu verschmähen war. Mit den Menschen wurden sogenannte Triadenvergleiche durchgeführt.
3. Es zeigte sich, daß beide Spezies ein sehr gutes geruchliches Unterscheidungsvermögen für die untersuchten Aldehyde und Ketone besitzen, wobei das Leistungsniveau der Totenkopffaffen zumeist etwas höher lag als das der Menschen. Darüber hinaus ergab sich für beide Spezies eine negative Korrelation zwischen der Diskriminationsleistung und dem Ähnlichkeitsgrad der Duftstoffe eines dargebotenen Stimuluspaares: je größer die Ähnlichkeit der Duftstoffe bezüglich ihrer Kohlenstoffkettenlänge war, desto schwieriger gestaltete sich in der Regel die geruchliche Diskrimination.
4. Neben der Anzahl der in einem Duftstoffmolekül enthaltenen Kohlenstoffatome (Kettenlänge), ergab sich bei den Aldehyd- und Ketonversuchen auch ein deutlicher Einfluß der sterischen Anordnung der Molekülbestandteile auf die Diskriminierbarkeit.
5. Die bei beiden Spezies gefundene negative Korrelation zwischen dem Ähnlichkeitsgrad der verwendeten Duftstoffe und der geruchlichen Diskriminationsleistung läßt erkennen, daß strukturell ähnliche Duftstoffe auch als qualitativ ähnlich riechend wahrgenommen werden.
6. Bezüglich der Enantiomer-Diskrimination zeigte sich bei den drei Enantiomerpaaren (+)- versus (-)- $\alpha$ -Pinen, (+)- versus (-)-Carvon und (+)- versus (-)-Limonen eine gute Übereinstimmung des geruchlichen Diskriminationsvermögens von Menschen und Totenkopffaffen. Diese Aufgaben wurden vom Humankollektiv und, von einer Ausnahme abgesehen, von den Totenkopffaffen signifikant über Zufallsniveau richtig gelöst. Am leichtesten fiel beiden Spezies dabei die geruchliche Diskrimination der Antipoden des  $\alpha$ -Pinsens. Die Diskriminationsaufgabe (+)- versus (-)-Fenchon konnte nur von den drei Totenkopffaffen signifikant richtig gelöst werden. Die geruchliche Unterscheidung der restlichen sechs getesteten Enantiomerpaare war beiden Spezies nicht möglich.

Abschließend betrachtet, ergab sich für die homologen Reihen der Aldehyde und der Ketone ein gutes Diskriminationsvermögen von Menschen und Totenkopffaffen für diese Substanzen. Darüber hinaus zeigte sich für beide Spezies die gleiche negative Korrelation zwischen der Diskriminationsleistung und der jeweiligen strukturellen Ähnlichkeit der untersuchten Duftstoffe. Diese Übereinstimmungen legen den Schluß nahe, daß die olfaktorische Wahrnehmung von menschlichen und nicht-menschlichen Primaten auf den selben Mechanismen beruht. So hat die Anzahl der in einem Duftmolekül enthaltenen Kohlenstoffatome wie auch der sterische Aufbau dieses Moleküls bei beiden Spezies einen entscheidenden Einfluß auf die wahrgenommene Duftqualität.

Für die Diskrimination von Enantiomeren läßt sich feststellen, daß weder Menschen noch Totenkopffaffen in der Lage waren, die Mehrzahl der zehn getesteten Duftpaare geruchlich voneinander zu unterscheiden. Die Fähigkeit zur Diskrimination der optischen Antipoden war also substanzspezifisch. Dies wiederum bedeutet, daß nur für bestimmte chiral gebaute Duftstoffe Rezeptoren für beide enantiomere Formen ausgebildet sind. Ein möglicher Grund hierfür ist, daß nur von manchen Enantiomeren beide Formen natürlich vorkommen. So finden sich beide Formen des Carvons, des  $\alpha$ -Pinens und des Limonens in der Natur. Dies könnte erklären, warum gerade diese Enantiomere geruchlich zu diskriminieren waren, wohingegen beide Spezies beispielsweise (+)-Menthol nicht von (-)-Menthol zu unterscheiden vermochten. Es scheint lohnend, diese These mittels weiterer Untersuchungen mit noch nicht getesteten Enantiomeren zu verifizieren.

---

## VI. LITERATUR

**Adrian, E.D.** (1950) The electrical activity of the mammalian olfactory bulb. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 2:377-88.

**Allison, A.C.** (1952) The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Rev.* 28:195-244.

**Amoore, J.** (1977) Specific anosmia and the concept of primary odors. *Chem. Senses Flavor* 2:267-281.

**Amoore, J.E.** (1962a) The stereochemical theory of olfaction. 1. Identification of the seven primary odours. Proceedings of the Scientific Section, Toilet Goods Association, supplement to No. 37:1-12.

**Amoore, J.E.** (1962b) The stereochemical theory of olfaction. 2. Elucidation of the stereochemical properties of the olfactory receptor sites. Proceedings of the Scientific Section, Toilet Goods Association, supplement to No. 37:13-23.

**Amoore, J.E.** (1970) Molecular basis of odor. Springfield, Illinois: Thomas.

**Amoore, J.E.** und **Venstrom, D.** (1967) Correlations between stereochemical assessments and organoleptic analysis of odorous compounds. In: T. Hayashi (ed), *Olfaction and taste II*. Oxford: Pergamon, pp. 3-17.

**Aristoteles** (ca. 330 B.C.) *De sensu*. In: G.R.T. Ross (Ed. and trans.), *Aristotele: De sensu and De memoria*. Cambridge Univ., 1906, pp.41-99.

**ASTM** (1975) Standard recommended practice for referencing supra-threshold odor intensity *Am. Soc. Testing Materials (Phil.)*, E, 544-575.

**Avicenna** (ca. 1025) [Canon of medicine] In M.H. Shah (Ed. and trans.) *The general principles of Avicenna's Canon of medicine*. Karachi: Naveed Clinic, 1966, pp. 5-423.

**Axel, R.** (1995) The molecular logic of smell. *Sci. Am.* 1273:54-159.

**Backman, E.L.** (1917) Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie des Geruchssinnes. *Upsala Läk. Förh.*, 22:317.

**Barnett, S.A.** und **Spencer, M.M.** (1953). Responses of wild rats to offensive smells and tastes. *Brit. J. Anim. Behav.* 1:32-37.

**Beare, J.I.** (1906) Greek theories of elementary cognition from Alcmaeon to Aristotle. Oxford: Clarendon.

**Beets, M.G.J.** (1978) *Structure-Activity Relationships in Human Chemoreception*. Applied Science, London.

**Beets, M.G.J.** und **Theimer, E.T.** (1970) Odour similarity between structurally unrelated odorants. In: G.E.W. Wolstenholme; J. Knight (Eds.) *Taste and smell in vertebrates*. pp. 313-323, Churchill, London.

**Birch, M.C., Light, D.M., Wood, D.L., Browne, L.E., Silverstein, R.M., Bergot, B.J., Ohloff, G., West, J.R.** und **Young, J.C.** (1980) Pheromonal attraction and allomonal interruption of *Ips pini* in California by two enantiomers of ipsdienol. *J. Chem. Ecol.* 6:703-717.

- 
- Boekhoff, I., Tareilus, E., Strottmann, J. und Breer, H.** (1990) Rapid activation of alternative second messenger pathways in olfactory cilia from rats by different odorants. *EMBO J.* 9:2453-58.
- Borden, J.H.** (1985) Aggregation pheromones. In: Kerkut, G.A., Gilbert, L.I. (eds) *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology*, vol. 9. Behaviour. Pergamon Press, Oxford, pp. 257-285.
- Boring, E.G.** (1928) A new system for the classification of odors. *Am. J. Psychol.* 40:345-349.
- Breer, H.** (1994) Odor recognition and second messenger signaling in olfactory receptor neurons. *Semin. Cell Biol.* 5:25-32.
- Breer, H. und Shepherd, G.M.** (1993) Implications of the NO/cGMP system for olfaction. *Trends Neurosci.* 16:5-9.
- Breer, H., Klemm, T. und Boekhoff, I.** (1992) Nitric oxide mediated formation of cyclic GMP in the olfactory system. *NeuroReport* 3:1030-32.
- Buck, L. und Axel, R.** (1991) A novel multigene family may encode odorant receptors. *Cell*, 65:175-187.
- Butenandt, A., Beckmann, R. und Stamm, D.** (1961) Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners II. Konstitution und Konfiguration des Bombykols. *Hoppe Seylers Z. Physiol. Chem.* 324:84-87.
- Cain, W.S.** (1978) History of research on smell. In: E.C. Carterette und M.P. Friedman (eds) *Handbook of perception*, Vol. 6A (Tasting and smelling), pp. 197-229, Acad. Press, New York u. London.
- Cheeseman, G.H. und 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.
- Chen, T.Y. und Yau, K.W.** (1994) Direct modulation by Ca<sup>2+</sup>-calmodulin of cyclic nucleotide-gated cation channel in retinal rods. *Nature* 362:764-67.
- Christoph, N., und Drawert, F.** (1985) Olfactory thresholds of odour stimuli by gas chromatographic sniffing technique; structure-activity relationships. In: *Topics in Flavor Research*, edited by Berger, R.G., Nitz, S. und Schreier, P. Marzling, Germany: Eichhorn, p. 59-77.
- Clark, W.E. leG.** (1951) The projection of the olfactory epithelium on the olfactory bulb in the rabbit. *J. Neuro. Neurosurg. Psychiat.* 14:1-10.
- Clark, W.E. leG.** (1957) Inquiries into the anatomical basis of olfactory discrimination. *Proc. R. Soc. London Ser. B.* 146:219-39.
- Clyne, P.J., Warr, C.G., Freeman, M.R., Lessing, D., Kim, J. und Carlson, J.R.** (1999) A novel family of divergent seven-transmembrane proteins: candidate odorant receptors in *Drosophila*. *Neuron* 22:327-338.
- Cometto-Muniz, J. E. und Cain, W. S.** (1991) Nasal pungency, odor, and eye irritation thresholds for homologous acetates. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 39:983-989.
- Cometto-Muniz, J. E. und Cain, W.S.** (1994) Perception of odor and nasal pungency from homologous series of volatile organic compounds. *Indoor Air* 4:140-145.
- Cometto-Muniz, J.E. und Cain, W.S.** (1996) Nasal localization thresholds in normosmics mirror nasal pungency thresholds in anosmics, for homologous n-alcohols. *Chem. Senses* 21:588-589.
-

- 
- Coopersmith, R. und Leon, M.** (1984) Enhanced neuronal response to familiar olfactory cues. *Science* 225:849-51.
- Cowart, B. J.** (1990) Olfactory responses to enantiomers. *Chem. Senses* 15:562-563.
- Dimmick, F.L.** (1927) The investigation of the olfactory qualities. *Psychol. Rev.* 34:321-335.
- Dionne, V.E.** (1994) Emerging complexity of odor transduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:6253-54.
- Doll, W. und Bournot, K.** (1949) Über den Geruch optischer Antipoden. *Die Pharmazie*, 4:224-227.
- Dorries, K.M., Adkins-Regan, E. und 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.** (1975) Determination of odour preferences in rodents: A methodological review. In: D.G. Moulton; A. Turk; J.W. Johnston Jr. (Eds.) *Methods in olfactory research*. Academic Press, London, pp. 395-406.
- Döving, K.B.** (1965) Studies on the responses of bulbar neurons of frog to different odour stimuli. *Rev. Laryngol., Otol., Rhinol.* 86:845-854.
- Döving, K.B.** (1966) Analysis of odour similarities from electrophysiological data. *Acta Physiol. Scand.* 68:404-418.
- Dravnieks, A.** (1983) Odor character profiling. *J. Air Pollut. Contr. Assoc.* 33:775-778.
- Dravnieks, A.** (1985) Atlas of odor character profiles. ASTM Data Series DS 61, Am. Soc. Test. Mater., Philadelphia.
- Eccles, R.** (1990) Effects of menthol on nasal sensation of airflow. In Green, B.G., Mason, J.R. und Kare, M.R. (eds), *Chemical Senses, Vol 2. Irritation*. Marcel Dekker, New York, pp. 275-292.
- Eibl-Eibesfeldt, I.** (1970) *Ethology: The Biology of behaviour*. Holt, Rinehart und Winston, New York.
- Engen, T.** (1964) Psychophysical scaling of odor intensity and quality. *Ann. NY Acad. Sci.* 116:504-516.
- Ewer, R.F.** (1968) *Ethology of mammals*. Plenum, New York.
- Farbman, A.I.** (1994) Developmental biology of olfactory sensory neurons. *Semin. Cell Biol.* 5:3-10.
- Firestein, S. und Werblin, F.** (1989) Odor-induced membrane currents in vertebrate olfactory receptor neurons. *Science* 244:79-82.
- Freitag, J., Ludwig, G., Andreini, I., Rossler, P. und Breer, H.** (1998) Olfactory receptors in aquatic and terrestrial vertebrates. *J. Comp. Physiol. A* 183:635-650.
- Friedman, L. und Miller, J.G.** (1971) Odour incongruity and chirality. *Science*, 172:1044-1046.
- Frings, S.** (2003) Grundvorlesung Tierphysiologie, Universität Heidelberg, Januar 2003.
- Frisch, K. von** (1919) Über den Geruchssinn der Bienen und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. Physiol.* 37:1-238.
- Furuta, S. und Doty, R.L.** (1991) Stimulus-response functions in the perithreshold region for homologous series of alcohols in humans. *Chem. Senses* 16:524-525 (abstract).
-

- 
- Galen** (ca. 180 n. Chr.) [The organ of smell] (J. Wright, Trans.) *Laryngoscope*, 1924, 34:1-11.
- Gillard, I., Rouquier, S., Pin, J.-P., Mollard, P., Richard, S., Barnabé, C., Demaille, J. und Giorgi, D.** (2002) A single olfactory receptor specifically binds a set of odorant molecules. *Europ. J. Neurosci.* 15:409-418.
- Gruch, W.** (1957) Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. *Zool. Jb.*, 67:65-80.
- Halász, N.** (1990) *Vertebrate Olfactory System*. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Haller, A.** (1786) [First lines of physiology] (W. Cullen, Ed., with notes by H. A. Wrisberg). New York: Johnson Reprint, 1966.
- Hatt, H. und Ache, B.** (1994) Cyclic nucleotide and inositol phosphate-gated channels in lobster olfactory receptor neurons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91:6264-6270.
- Hatt, H.** (1996) Chemosensibilität, Geruch und Geschmack. In: Dudel, J., Menzel, R. und Schmitt, R.F., *Neurowissenschaft, vom Molekül zur Kognition*, Springer Verlag, Berlin, pp. 297-316
- Henning, H.** (1916) *Der Geruch*. Leipzig: Barth.
- Hesse, W.** (1926) Bestimmung von Geruchsschwellen in absoluten Werten. *Z. Hals.-Nas.- u. Ohrenheilk.*, 16:359-373.
- Heth, G., Nevo, E., Ikan, R., Weinstein, V., Ravid, U. und Duncan, H.** (1992) Differential olfactory perception of enantiomeric compounds by blind subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia* 48:897-902.
- Hildebrand, J.G. und Shepherd, G.M.** (1997) Mechanisms of olfactory discrimination: Converging Evidence for common principles across phyla. *Annu. Rev. Neurosci.* 20:595-631.
- Holmstedt, B.** (1990) The use of enantiomers in biological studies: An historical review. In Holmstedt, B., Frank, H. und Testa, B. (eds) *Chirality and biological activity*. Alan R. Liss, Inc., New York, pp. 1-14.
- Hormann, C.A. und Cowart, B.J.** (1993) Olfactory discrimination of carvone enantiomers. *Chem. Senses*, 18:573.
- Hudson, R., Laska, M. und Ploog, D.** (1992) A new method for testing perceptual and learning capacities in unrestrained small primates. *Folia Primatol.* 59:56-60.
- Hughes, J.C.** (1957) Olfactory stimulation of tsetseflies and blowflies. *Bull. Ent. Res.*, 48:567-579.
- Huque, R. und Bruch, R.C.** (1986) Odorant- and guanine nucleotide-stimulated phosphoinositide turnover in olfactory cilia. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 137:37-42.
- Imamura, K., Mataga, N. und Mori, K.** (1992) Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. I. Aliphatic Compounds. *J. Neurophysiol.* 68:1986-2002.
- Ingi, T., Cheng, J. und Ronnett, G.V.** (1996) Carbon Monoxide: an endogenous modulator of the nitric oxide-cyclic GMP signaling system. *Neuron* 16:835-42.
- Issel-Tarver, L. und Rine, J.** (1997) The evolution of mammalian olfactory receptor genes. *Genetics* 145:185-195.
- Johnson, B.A. und Leon, M.** (2000a) Modular representations of odorants in the glomerular layer of the rat olfactory bulb and the effects of stimulus concentration. *J. Comp. Neurol.* 409:495-509.

- 
- Johnson, B.A. und Leon, M.** (2000b) Odorant molecular length: One aspect of the olfactory code. *J. Comp. Neurol.* 426:330-338.
- Johnson, B.A., Woo, C.C. und Leon, M.** (1998) Spatial coding of odorant features in the glomerular layer of the rat olfactory bulb. *J. Comp. Neurol.* 393:457-471.
- Johnson, B.A., Woo, C.C., Hingco, E.E., Pham, K.L. und Leon, M.** (1999) Multidimensional chemotopic responses to n-aliphatic acid odorants in the rat olfactory bulb. *J. Comp. Neurol.* 409:529-548.
- Jones, F.N. und Elliot, D.** (1975) Individual and substance differences in the discriminability of optical isomers. *Chem. Senses* 1:317-321.
- Jones, F.N. und Velasquez, V.** (1974) Effect of repeated discrimination on the identifiability of the enantiomers of carvone. *Percept. Mot. Skills* 38:1001-1002.
- Jourdan, F., Duveau, A., Astic, L. und Holley, A.** (1980): Spatial patterns of 2-deoxyglucose uptake in the olfactory bulb of rats stimulated with two different odors. *Brain Res.* 188:139-54.
- Kafka, W.A., Ohloff, G., Schneider, D. und Vareschi, E.** (1973) Olfactory discrimination of two enantiomers of 4-methyl-hexanoic acid by the migratory locust and the honeybee. *J. Comp. Physiol.* 87:277-284.
- Kaluza, J.F. und Breer, H.** (2000) Responsiveness of olfactory neurons to distinct aliphatic aldehydes. *J. Exp. Biol.* 203:927-933.
- Katoh, K., Koshimoto, H., Tani, A. und Mori, K.** (1993) Coding of odor molecules by mitral/tufted cells in rabbit olfactory bulb. II. Aromatic compounds. *J. Neurophysiol.* 70:2161-2175.
- Kleene, S.J.** (1993) Origin of the chloride current in olfactory transduction. *Neuron* 11:123-32.
- Knudsen, J.T., Tollsten, L. und Bergström, L.** (1993) Floral scents – a checklist of volatile compounds isolated by head-space techniques. *Phytochemistry* 33:253-280.
- Koppenhoefer, B., Behnisch, R., Epperlein, U., Holzschuh, H., Bernreuther, A., Piras, P. und Roussel, C.** (1994) Enantiomeric odor differences and gas chromatographic properties of flavors and fragrances: a selected review. *Perfum. Flav.*, 19:1-14.
- Köster, E.P.** (1965) Adaptation, recovery, and specificity of olfactory receptors. *Rev. Laryngol.* (Suppl.), October, pp. 880-894.
- Köster, E.P.** (1972) Odour similarities in nine odorous compounds. A methodical study. *Rep. Psychol. Lab., Univ. Utrecht.*
- Köster, E.P.** (1975) Human psychophysics and structure-activity relationships. In: F.J. Ritter (Ed.) *Chemical ecology: Odour communication in animals.* pp. 29-39, Elsevier, Amsterdam.
- Kramer, R.H. und Siegelbaum, S.A.** (1993) Intracellular Ca<sup>2+</sup> regulates the sensitivity of cyclic nucleotide-gated channels in olfactory receptor neurons. *Neuron* 9:897-906.
- Lancet, D.** (1986) Vertebrate olfactory reception. *Annu. Rev. Neurosci.* 9:329-55.
- Lancet, D., Greer, C.A., Kauer, J.S. und 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* 79:670-74.
- Lanier, G.N., Classon, A., Stewart, T., Piston, J.J. und Silverstein, R.M.** (1980) *Ips pini*: the basis for interpopulational differences in pheromone biology. *J. Chem. Ecol.* 6:677-687.

- 
- Larsson, M.C., Leal, W.S. und Hansson, B.S.** (1999) Olfactory receptor neurons specific to chiral sex pheromone components in male and female *Anomala cupera* beetles (*Coleoptera: Scarabaeidae*). *J. Comp. Physiol. A.* 184:353-359.
- Laska, M.** (1990) 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. und Hudson, R.** (1996) A study of long-term odor memory in squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*. *J. Comp. Psychol.* 110:125-130.
- Laska, M. und Freyer, D.** (1997) Olfactory discrimination ability for aliphatic esters in squirrel monkeys and humans. *Chem. Senses* 22:457-465.
- Laska, M. und Galizia, C.G.** (2001) Enantioselectivity of odor perception in honeybees. *Behav. Neurosci.* 115:632-639.
- Laska, M., Galizia, C.G., Giurfa, M. und Menzel, R.** (1999) Olfactory discrimination ability and odor structure-activity relationships in honeybees. *Chem. Senses* 24:429-438.
- Laska, M. und Hudson, R.** (1993a) Assessing olfactory performance in a New World primate, *Saimiri sciureus*. *Physiol. Behav.* 53:89-95.
- Laska, M. und 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. und Hudson, R.** (1995) Ability of female squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) to discriminate between conspecific urine odours. *Ethology* 99:39-52.
- Laska, M., Liesen, A. und Teubner, P.** (1999) Enantioselectivity of odor perception in squirrel monkey and humans. *Am. Physiol. Soc.* 363:R1098-R1103.
- Laska, M. und Seibt, A.** (2002a) Olfactory sensitivity for aliphatic alcohols in squirrel monkeys and pigtail macaques. *J. Exp. Biol.* 205:1633-1643.
- Laska, M. und Seibt, A.** (2002b) Olfactory sensitivity for aliphatic esters in squirrel monkeys and pigtail macaques. *Behav. Brain Res.* 134:165-174.
- Laska, M., Seibt, A. und Weber, A.** (2000) "Microsmatic" primates revisited - Olfactory sensitivity in the squirrel monkey. *Chem. Senses* 25:47-53.
- Laska, M. und Teubner, P.** (1998) Odor structure-activity relationships of carboxylic acids correspond between squirrel monkeys and humans. *Am. J. Physiol.*, 274:R1639-R1645.
- Laska, M., Trolp, S. und Teubner, P.** (1999) Odor structure-activity relationships compared in human and non-human primates. *Behav. Neurosci.*, 113:998-1007.
- Lawless, H.T.** (1986) Multidimensional scaling. In: H.L. Meiselman; R.S. Rivlin (Eds.) *Clinical measurement of taste and smell*. pp. 86-103, MacMillan, New York.
- Leal, W.S.** (1996) Chemical communication in scarab beetles: reciprocal behavioral agonist-antagonist activities of chiral pheromones. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 93:12112-12115.
- Leal, W.S.** (1998) Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. *Annu. Rev. Entomol.* 43:39-61.
- Leal, W.S. und Mochizuki, F.** (1993) Sex pheromone reception in the scarab beetle *Anomala cuprea*. Enantiomeric discrimination by sensilla placodea. *Naturwiss.* 80:278-281.
- Leinders-Zufall, T., Shepherd, G.M. und Zufall, F.** (1995) Regulation of cyclic nucleotide-gated channels and membrane excitability in olfactory receptor cells by carbon monoxide. *J. Neurophysiol.* 74:1498-508.
-



- 
- Leitereg, T.J., Guadagni, D.G., Harris, J., Mon, T.R. und Teranishi, R.** (1971a) Chemical and sensory data supporting the difference between the odors of the enantiomeric carvones. *J. Agric. Food Chem.*, 19:785-787.
- Leitereg, T.J., Guadagni, D.G., Harris, J., Mon, T.R. und Teranishi, R.** (1971b) Evidence for the difference between the odours of the optical isomers (+) and (-) carvone. *Nature*, 230:455-456.
- Lenky, Y. und Blum, M.S.** (1974) Chirality in insect chemoreception. *Life Sciences*, 14:2045-2049.
- LeRiche, W.H. und Milner, J.** (1971) *Epidemiology as medical ecology*. London: Churhill Livingstone.
- Leveteau, J. und MacLeod, P.** (1966) Olfactory discrimination in the rabbit olfactory glomerulus. *Science* 175:170-178.
- Levinson, H.Z. und Levinson, A.R.** (1987) Pheromone biology of the tobacco beetle (*Lasioderma serricornis* F., *Anobiidae*) with notes on the pheromone antagonism between 4S, 6S, 7S- and 4S, 5S, 7R-serricornin. *J. Appl. Entomol.* 103:217-240.
- Linster, C. und 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.
- Ljungberg, H., Anderson, P. und Hansson, B.S.** (1993) Physiology and morphology of pheromone-specific sensilla on the antennae of male and female *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* 39:253-260.
- Long, C.J. und Tapp, J.T.** (1967) Reinforcing properties of odors for the albino rat. *Psychonom. Sci.* 7:17-18.
- Maas, B., Dietrich, A. und Mosandl, A.** (1993) Enantioselective capillary gas chromatography-olfactometry in essential oil analysis. *Naturwiss.* 80:470-472.
- MacRae, A.W., Howgate, P. und Geelhoed, E.N.** (1990) Assessing the similarity of odours by sorting and by triadic comparison. *Chem. Senses* 15:691-699.
- Malnic, B., Hirono, J., Sato, T. und Buck, L.B.** (1999) Combinatorial receptor codes for odors. *Cell*, 96:713-723.
- Mombaerts, P., Wang, F., Dulac, C., Chao, S.K., Nemes, A., Mendelsohn, M., Edmonson, J. und Axel, R.** (1996) Visualizing an olfactory sensory map. *Cell* 87:675-686.
- Mori, K.** (1995) Relation of chemical structure to specificity of response in olfactory glomeruli. *Curr. Opin. Neurobiol.* 5:467-74.
- Mori, K.** (1996) Molecular asymmetry and pheromone science. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 60:1925-1996.
- Mori, K. und 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. und Yoshihara, Y.** (1995) Molecular recognition and olfactory processing in the mammalian olfactory system. *Prog. Neurobiol.* 45:585-619.
- Mori, K., Mataga, N. und Imamura, K.** (1992) Differential specificities of single mitral cells in rabbit olfactory bulb for a homologous series of fatty acid odor molecules. *J. Neurophysiol.* 67:786-89.
-

- 
- Mori, M., Mochizuki, K., Kohno, M., Chuman, T., Ohnishi, A., Watanabe, H. und Mori, K.** (1986) Inhibitory action of (4S, 6S, 7R)-isomer to pheromonal activity of serricornin, (4S, 6S, 7S)-7-hydroxy-4,6-dimethyl-3-nonanone. *J. Chem. Ecol.* 12:83-89.
- Mortimer, C.E.** (1987) *Chemie: Das Basiswissen der Chemie*. 5. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart, Seite 482.
- Motokizawa, F.** (1996) Odor representation and discrimination in mitral/tufted cells of the rat olfactory bulb. *Exp. Brain Res.* 112:24-34.
- Moulton, D. G., Ashton, D.H. und Eayrs, J.T.** (1960) Studies in olfactory acuity. IV. Relative detectability of n-aliphatic acids by the dog. *Anim. Behav.* 8:117-128.
- Moulton, D.G.** (1960) Studies in olfactory acuity. 3. Relative detectability of n-aliphatic acetates by the rat. *Quart. J. Exp. Psychol.* 12:203-213.
- Müller-Schwarze, D., Ravid, U., Claesson, A., Singer, A.G., Silverstein, R.M., Müller-Schwarze, C., Volkman, N.J., Zemanek, K.F. und Butler, R.G.** (1978) The "deer lactone". Source, chiral properties, and responses by black-tailed deer. *J. Chem. Ecol.* 4:247-256.
- Neuhaus, W.** (1953) Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. *Z. vergl. Physiol.*, 35: 527-552.
- Ngai, J., Dowling, M.M., Buck, L., Axel, R. und Chess, A.** (1993) The family of genes encoding odorant receptors in the channel catfish. *Cell* 72:657-666.
- Nursten, H.E.** (1970) Volatile compounds: The aroma of fruits. In: Hulme, A.C. (ed) *The biochemistry of fruits and their products*, Vol.1, pp. 239-268, Acad. Press., London.
- Ohloff, G.** (1972) Odorous properties of enantiomeric compounds. In Schneider, D. (ed.), *Olfaction and Taste IV* Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart, pp. 156-160.
- Ohloff, G.** (1986) Chemistry of odor stimuli. *Experientia* 42:271-279
- Ohloff, G.** (1990) *Riechstoffe und Geruchssinn*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ohloff, G.** (1994) *Scent and Fragrances. The Fascination of Odors and their Chemical Perspectives*. Springer, Berlin.
- Ohloff, G., Winter, B. und Fehr, C.** (1991) Chemical classification and structure-odour relationships. In: *Perfumes - Art, Science and Technology*, edited by P. M. Müller und D. Lamparsky. London, UK: Elsevier, p. 287-330.
- Ohma, S.** (1922) La classification des odeurs aromatiques en sous-classes. *Arch. Neerl. Physiol.* 6:567-590.
- Ottoson, D.** (1958) Studies on the relationship between olfactory stimulating effectiveness and physicochemical properties of odorous compounds. *Acta. Physiol. Scand.*, 43:167-181.
- Passy, M.J.** (1893) L'odeur dans la serie grasse. *C. R. Soc. Biol., Paris*, 5:479-481.
- Pelosi, P., Baldaccini, N.E. und Pisanelli, A.M.** (1982) Identification of a specific olfactory receptor for 2-isobutyl-3-methoxypyrazine. *Biochem. J.* 201:245-48.
- Pevsner, J. und Snyder, S.H.** (1990) Odorant binding protein: odorant transport function in the vertebrate nasal epithelium. *Chem. Senses* 15:217-22.
- Pevsner, J., Trifiletti, R., Strittmatter, S.M. und Snyder, S.H.** (1985) Isolation and characterization of an olfactory receptor protein for odorant pyrazines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82:3050-54.
-

- 
- Pickenhagen, W.** (1989) Enantioselectivity in odor perception. In Teranishi, R., Buttery, R.G. und Shahidi, F. (eds), *Flavor Chemistry. Trends and Developments*. American Chemistry Society, Washington, DC, ACS Symposium Series 388, pp. 151-157.
- Pierce, J.D. und Wysocki, C.J.** (1991) Mutual cross-adaption of the volatile steroid androstenone and a non-steroid functional analog. *Chem. Senses* 16:567 (abstract).
- Pilgrim, F. J. und Schutz, H.G.** (1957) Measurement of the qualitative and quantitative attributes of flavor. In: *Chemistry of Natural Food Flavors*, Chicago, IL: Quartermaster Food Container Institute, p. 47-55.
- Polak, E.** (1983) Is odor similarity quantifiable? *Chemistry and Industry*. January: 30-36.
- Polak, E., Trotier, D. und Baliguet, E.** (1978) Odor similarities in structurally related odorants. *Chem. Senses Flavor* 3:369-380.
- Punter, P.H.** (1983) Measurement of human olfactory thresholds for several groups of structurally related compounds. *Chem. Senses* 7:215-237.
- 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.
- Ressler, K.J., Sullivan, S.L. und Buck, L.B.** (1993) A zonal organization of odorant receptor gene expression in the olfactory epithelium. *Cell* 73:597-60.
- Ressler, K.J., Sullivan, S.L. und Buck, L.B.** (1994) Information coding in the olfactory system: evidence for a stereotyped and highly organized epitope map in the olfactory bulb. *Cell* 79:1245-55.
- Ronnett, G.V., Cho, H., Hester, L.D., Wood, S.F. und Snyder, S.H.** (1993) Odorants differentially enhance phosphoinositide turnover and adenylyl cyclase in olfactory receptor neuronal cultures. *J. Neurosci.* 13:1751-58.
- Rouquier, S., Blancher, A. und Giorgi, D.** (2000) The olfactory receptor gene repertoire in primates and mice: Evidence for reduction of the functional fraction in primates. *Proc. the Nat. Acad. Sci. USA*, 97:2870-2874.
- Royet, J.P., Sicard, G., Souchier, C. und Jourdan, F.** (1987) Specificity of spatial patterns of glomerular activation in the mouse olfactory bulb: computer-assisted image analysis of 2-deoxyglucose autoradiograms. *Brain Res.* 417:1-11.
- Rubin, B.D. und Katz, L.C.** (1999) Optical imaging of odorant representations in the mammalian olfactory bulb. *Neuron* 23:499-511.
- Russell, G.F. und Hills, J.I.** (1971) Odour differences between enantiomeric isomers. *Science*, 172:1043-1044.
- Sakura, M., Okada, R. und Mizunami, M.** (2002) Olfactory discrimination of structurally similar alcohols by cockroaches. *J. Comp. Physiol. A.* 188:787-797.
- Sato, T., Hirono, J. und Takebayashi, M.** (1997) Tuning specificity of mouse olfactory receptor neurons responsive to n-aliphatic odorants. *Chem. Senses* 22:785.
- Sato, T., Hirono, J., Tonoike, M. und Takebayashi, M.** (1994) Tuning specificities to aliphatic odorants in mouse olfactory receptor neurons and their local distribution. *J. Neurophysiol.* 72:2980-89.
- Schiffman, S.S.** (1974) Physicochemical correlates of olfactory quality *Science*, 185:112-117.
-

---

**Schiffman, S.S.** (1981) Characterization of odor quality utilizing multi-dimensional scaling techniques. In Moskowitz, H.R. und Warren, C.B. (eds), *Odor Quality and Chemical Structure*. ACS Symposium Series 148, American Chemistry Society, Washington, DC, pp. 1-21.

**Schiffman, S.S., Robinson, D.E. und Erickson, R.P.** (1977) Multidimensional scaling of odorants: Examination of psychological and physico-chemical dimensions. *Chem. Senses Flavor* 2:375-390.

**Schnabel, K.O., Belitz, H.D. und von Ronson, C.** (1988) Investigations on the structure-activity relationships of odorous substances. 1. Detection thresholds and odour qualities of aliphatic and alicyclic compounds containing functional oxygen. *Z. Lebensm. Unters. Forsch.* 187:215-223.

**Shepherd, G.M.** (1987) A molecular vocabulary of olfaction. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 510:98-103.

**Shepherd, G.M.** (1990) Contribution toward a theory of olfaction. In: Wright, R.H., *Lectures on olfactory research*. K. Colbow (ed), pp. 61-109. Burnaby, British Columbia, Simon Fraser Univ.

**Shepherd, G.M.** (1991) Sensory transduction: entering the mainstream of membrane signaling. *Cell* 67:845-51.

**Shepherd, G.M.** (1993): *Neurobiologie*. Springer, Berlin

**Shepherd, G.M.** (1994) Discrimination of molecular signals by the olfactory receptor neuron. *Neuron* 13:771-90.

**Simmons, D.P., Reichlin, D., Skuy, D. und Margot, C.** (1992) Stereoselectivity of odor perception: odorless enantiomers of strong perfumes. *Chem. Senses* 17:881.

**Sklar, P.B., Anholt, R.R.H. und Snyder, S.H.** (1986) The odorant-sensitive adenylate cyclase of olfactory receptor cells: differential stimulation by distinct classes of odorants. *J. Biol. Chem.* 261:15538-43.

**Skramlik, E. von** (1948) Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 249:702-716.

**Slotnick, B.M.** (1990) Olfactory perception. In: Berkley, M.; Stebbins, W. (Eds.) *Comparative perception*, Vol. 1, Basic mechanisms. pp. 155-214. Wiley, New York.

**Snow, J.B., Jr., Doty, R.L, Bartoshuk, L.M. und Getchell, T.V.** (1991) Categorization of chemosensory disorders. In: *Smell and taste in health and disease*. T.V. Getchell et al. (eds), Raven Press, New York, pp. 445-447.

**Sonderforschungsbereich 380:** Asymmetrische Synthesen mit chemischen und biologischen Methoden; [http://www.oc.rwth-aachen.de/akenders/SFB2\\_D.HTM](http://www.oc.rwth-aachen.de/akenders/SFB2_D.HTM).

**Stewart, W.B., Kauer, J.S. und Shepherd, G.M.** (1979) Functional organization of rat olfactory bulb analysed by the 2-deoxyglucose method. *J. Comp. Neurol.* 185:715-34.

**Stratton, G.M.** (1917) *Theophrastus and the Greek physiological psychology*. London: Allen und Unwin.

**Strotmann, J., Beck, A., Kubick, S. und H. Breer** (1995) Topographic patterns of odorant receptor expression in mammals: a comparative study. *J. Comp. Physiol. A* 177:659-666.

**Strotmann, J., Wanner, I., Krieger, J., Raming, K. und Breer, H.** (1992) Expression of odorant receptors in spatially restricted subsets of chemosensory neurons. *NeuroReport* 3:1053-56.

- 
- Tapp, J.T. und Long, C.J.** (1968) A comparison of the reinforcing properties of stimulus onset for several sense modalities. *Can. J. Psychol.* 22:449-455.
- Teicher, W.H.** (1966) A method for studying olfaction in the unrestrained rat. *J. Psychol.* 63: 291-297.
- Testa, B.** (1990) Definitions and concepts in biochirality. In Holmstedt, B., Frank, H. und Testa, B. (eds) *Chirality and biological activity*. Alan R. Liss, Inc., New York, pp. 15-32
- Theimer, E.T. und McDaniel, M.R.** (1970) Odour and optical activity. *Soc. Cosmet. Chem., Great Britain*, pp. 7-9.
- Theimer, E.T., Yoshida, T. und Klaiber E.M.** (1977) Olfaction and molecular shape: chirality as a requisite for odor. *J. Agric. Food Chem.* 25:1168-1177.
- Theophrastus** (ca. 320 B.C.) [Concerning odours] In: A. Hort (Ed. and trans.), *Theophrastus: Enquiry into plants and minor works on odours and weather signs (Vol. 2)*. London: Heinemann, 1916, pp. 325-389.
- Trotier, D.** (1994) Intensity coding in olfactory receptor cells. *Semin. Cell Biol.* 5:47-54.
- Vassar, R. Ngai, J. und Axel, R.** (1993) Spatial segregation of odorant receptor expression in the mammalian olfactory epithelium. *Cell* 74:309-18.
- Vassar, R., Chou, S.K., Sitcheran, R. Nunez, J.M., Vosshall, L.B. und Axel, R.** (1994) Topographic organization of sensory projections to the olfactory bulb. *Cell* 79:981-91.
- Wibe, A., Borg Karlson, A.K., Persson, M., Norin, T. und Mustaparta, H.** (1998) Enantiomeric composition of monoterpene hydrocarbons in some conifers and receptor neuron discrimination of  $\alpha$ -pinene and limonene in the pine weevil, *Hylobius abietis*. *J. Chem. Ecol.* 24:273-287.
- Woskow, M.** (1968) Multidimensional scaling of odors. In: N. Tanyolac (ed.) *Theories of odor and odor measurement*, pp. 147-188. Robert College Research Center, Istanbul.
- Yokoi, M., Mori, K. und Nakanishi, S.** (1995) Refinement of odor molecule tuning by dendrodendritic synaptic inhibition in the olfactory bulb. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:3371-75.
- Zufall, F., Firestein, S. und Shepherd, G.M.** (1994) Cyclic nucleotide-gated ion channels and sensory transduction in olfactory receptor neurons. *Annu. Rev. Biophys, Biomolec. Struct.* 23:577-607.
- Zufall, F., Shepherd, G.M. und Firestein, S.** (1991) Inhibition of the olfactory cyclic nucleotide gated ion channel by intracellular calcium. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 246:255-30
- Zwaardemaker, H.** (1895) *Die Physiologie des Geruchs*. Leipzig: Engelmann.
- Zwaardemaker, H.** (1925) *L'Odorat*. Paris: Doin.

Die Redewendungen und Zitate, die in den Kopfzeilen der vorliegenden Arbeit wiedergegeben sind, wurden mittels Internetrecherche zusammengestellt. Nachzulesen sind sie unter anderem unter den folgenden Adressen:

- <http://www.zitate.net> („Das Zitatenblatt, Zitate, Redewendungen und Gedanken“)
- <http://www.redensarten-index.net>
- <http://www.operone.de>
- <http://www.goethe.de>

---

## **Danksagung**

Mein besonderer Dank richtet sich an meinen Betreuer, Herrn Professor Matthias Laska, für die hervorragende theoretische und praktische Unterstützung meiner Doktorarbeit.

---

## Curriculum vitae

### Persönliche Daten

Name: Peter Martin Teubner  
geboren am 08.01.1969 in München  
verheiratet, drei Kinder

Eltern: Werner Martin Teubner, Flugbetriebsleiter i.R.  
Susanne Franziska Teubner, Hausfrau

### Werdegang

1975 – 1979	Besuch der Grundschule Gräfelfing
1979 – 1990	Besuch des mathematisch-naturwissenschaftlichen Feodor-Lynen-Gymnasiums in Planegg bei München und
29.06.1990	Abschluß mit der allgemeinen Hochschulreife
12.09.1990	Immatrikulation für das Fach Biologie an der Ludwig-Maximilians-Universität in München
07.05.1993	Vordiplom
16.05.1997	Erlangung des akademischen Grades eines Diplom-Biologen, Ludwig-Maximilians-Universität, München
Juni 97- April 2000	Mitarbeiter am Institut für Medizinische Psychologie der Ludwig-Maximilians-Universität in München, Arbeitsgruppe Professor Matthias Laska
seit Mai 2000	Anstellung im Unternehmen idv-Datenanalyse und Versuchsplanung als Assistant Project Manager

---

### Bisherige wissenschaftliche Publikationen

- Laska, M. und Teubner, P. (1997) Discrimination ability of squirrel monkeys for structurally related fatty acids. Vortrag auf dem XII<sup>th</sup> International Symposium on Olfaction and Taste (ISOT XII), 07. - 12.07.1997 in San Diego, USA.
- Laska, M. und Teubner, P. (1998) Odor structure-activity relationships of carboxylic acids correspond between squirrel monkeys and humans. *Am. J. Physiol.* 274: R1639-R1645.
- Laska, M. und Teubner, P. (1999) Olfactory discrimination ability of human subjects for ten pairs of enantiomers. *Chem. Senses* 24: 161-170.\*
- Laska, M. und Teubner, P. (1999) Olfactory discrimination ability for homologous series of aliphatic alcohols and aldehydes. *Chem. Senses* 24: 263-270.\*
- Laska, M., Liesen, A. und Teubner, P. (1999) Enantioselectivity of odor perception in squirrel monkeys and humans. *Am. J. Physiol.* 277: R1098-R1103.\*
- Laska, M., Trolp, S. und Teubner, P. (1999) Odor structure-activity relationships compared in human and non-human primates. *Behav. Neurosci.* 113: 98-1007.\*
- Teubner, P. (1997) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zum geruchlichen Unterscheidungsvermögen von Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) für kurzkettige Fettsäuren. Diplomarbeit, Biologische Fakultät, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Teubner, P. und Laska, M. (1997) Olfactory discrimination ability of squirrel monkeys for short-chain fatty acids. Vortrag auf dem 5. Kongreß der Gesellschaft für Primatologie, 01.-05.10.97 in Berlin.

---

Die mit einem \* gekennzeichneten Veröffentlichungen beinhalten Teilergebnisse der vorgelegten Dissertation.