

2 Geruchssinne

Die Geruchs- und Geschmacksempfindung wird von den zwei chemischen Sinnen des Organismus ermöglicht. Beide sind in der Lage die Anwesenheit chemischer Verbindungen außerhalb des Organismus zu erkennen, wozu Extero-Rezeptoren vorhanden sind. Mit Auge und Gehör zählt der Geruchssinn zu den drei Fernsinnen im Gegensatz zu den Nahsinnen Tasten, Schmecken, Wärmeempfindung, Gleichgewicht, Hunger und Durst.

Das Riechen wird ermöglicht durch eine relativ kleine Region der Nasenschleimhaut, die mit Sinneszellen ausgestattet ist und als *Regio olfactoria* bezeichnet wird. Sie liegt in beiden Nasenhöhlen am Oberrand der oberen Nasenmuscheln in direkter Nachbarschaft zum *Bulbus olfactorius* des Gehirns. Doch das Olfaktorische Riechsystem ist nicht die einzige Quelle der Information über diffusible Stoffe in der Luft. Zusätzliche Informationen werden über den *Nervus trigeminus* zugänglich, dessen Äste drei Bereiche des Kopfes versorgen. Die von ihm sensorisch versorgten Anteile des nasalen Epithels bilden das Trigeminale Riechsystem. Das Vomeronasale System, dem bei vielen Tieren eine wichtige Informationsquelle über Artgenossen zukommt, ist meist auf einige wenige Molekülfamilien spezialisiert und kann diese empfindlicher erkennen und feiner unterscheiden als das olfaktorische System. Manche Verbindungen werden zu den Pheromonen gerechnet.

Weiterhin wichtig ist die gegenseitige Ergänzung von Geruchs- und Geschmacksinn während der Nahrungsaufnahme und das retronasale Riechen von Aromen, die im Mund aus Lebensmitteln freigesetzt werden. Mit gutem Grund darf man nicht nur von einem einzigen Geruchssinn ausgehen, sondern von mehreren, die parallel arbeiten und sich informativ ergänzen.

2.1 Olfaktorisches System

2.1.1 Lage des Olfaktorischen Systems

Das Riechepithel des Geruchsorgans liegt in den beiden Nasenhöhlen jeweils am Oberrand der oberen Conchen. Der *Regio olfactoria* genannte Bezirk befindet sich in direkter Nähe zu den paarig angelegten *Bulbi olfactorii*, von denen er durch eine gelöcherte Knochenplatte, das Siebbein oder *Lamina cribrosa*, getrennt ist (Abb. 2.01).

Die von den Sinneszellen abgehenden Neuriten ziehen gebündelt und begleitet von Schwann-Zellen durch Öffnungen des Siebbeins in den jeweiligen *Bulbus olfactorius*. Hier haben sie synaptischen Kontakt mit den glomerulären Ausläufern der Mitralzellen, welche ihrerseits die Informationen durch den jeweiligen *Tractus olfactorius* in das Riechhirn weiterleiten.

Die Mitralzellen haben Verknüpfungen mit periglomerulären Zellen, Körnerzellen und mit efferenten Axonen. Histologisch lassen sich die Regionen, in denen die Kontakte zwischen den Zellen ausgebildet sind, im *Bulbus olfactorius* unterscheiden. Sie tragen die Bezeichnungen *Lamina glomerulosa*, *L. mitralis* und *L. granularis*. Von den früheren Anatomen wurde der paarig angelegte *Nervus olfactorius* als 'erster Hirnnerv' (I.) bezeichnet, obwohl er kein peripherer Nerv ist, sondern aus Fortsätzen der Riechzellen besteht.

Der bereits erwähnte *Nervus trigeminus* ist dagegen ein echter peripherer Hirnnerv (V.). Er tritt an der Brücke aus dem Hirn aus und lässt seine sensiblen und motorische Fasern führenden Hauptäste durch das *Foramen ovale* und *F. rotundum* zu Mundhöhle, Gesicht und Nasenhöhlen eintreten. Lediglich der trigeminale Zweig *N. ethmoidalis anterior* nutzt den Weg durch die Siebplatte und versorgt Teile der Nasenhöhle und die Haut der Nase.

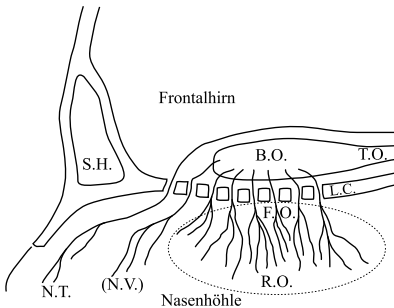


Abb. 2.01: Schematisierte Übersicht über die anatomische Lage von Riechschleimhaut und Bulbus olfactorius.

L.C. Siebbein, Siebplatte (*Lamina cribrosa*),

F.O. *Fila olfactoria* ziehen als *Nn. olfactorii* zum Bulbus olfactorius,

R.O. *Regio olfactoria* (Riechepithel, Riechschleimhaut) (mit Ellipse markiert),

B.O. *Bulbus olfactorius* (Riechkolben), mit *Lamina glomerulosa*, *L. mitralis* und *L. granulosa* (nicht gezeigt),

T.O. *Tractus olfactorius*,

N.V. *Nervus vomeronasalis* (bei Tieren zieht der N.V. vom Vomeronasalorgan in den *B.O. accessorius*),

N.T. *Nervus terminalis*

S.H. Stirnhöhle

Durch die Öffnungen des Siebbeins ziehen neben den Fortsätzen der Riechzellen auch der *Nervus terminalis*, ein vegetativer Nerv, und der *Nervus vomeronasalis*, der aus Fortsätzen der vomeronasalen Sinneszellen gebildet wird. Diese Sinneszellen sind im sensorischen Epithel des vomeronasalen Organs (VNO) vereinigt, das im *Ductus vomeronasalis* zu beiden Seiten des vorderen Nasenseptums liegt. Der *Nervus vomeronasalis* und das zugehörige vomeronasale Organ ist beim Menschen im Embryonalstadium angelegt, wird aber nicht entwickelt.

2.1.2 Mikroanatomischer Aufbau

Beim Menschen bedeckt die *Regio olfactoria* eine Fläche von etwa zwei mal 5 cm². In diesem Bereich sind in der Riechschleimhaut etwa 20 Millionen Riechsinneszellen vereinigt. Vier Zelltypen lassen sich im Riechepithel unterscheiden, Stützzellen, zwischen denen die Sinneszellen eingebettet sind, Bowmansche Drüsenzellen und Basalzellen oder neuronale Stammzellen (Abb. 2.02). Durch die Sekretion der Bowmanschen Drüsenzellen wird das Epithel von einer Ca²⁺-haltigen Schleimschicht bedeckt. In diese Schicht ragen pro Sinneszelle zwischen fünf und zwanzig Riechhärchen oder Cilien hinein, die vom olfaktorischen Vesikel des Dendriten ausgehen. In den Cilien sitzen die olfaktorischen Rezeptorproteine. Der umgebende Schleim hat einerseits eine Schutzfunktion, andererseits nimmt er Riechstoffe auf, die allerdings ein Mindestmaß an Wasserlöslichkeit aufweisen müssen, und stellt zur Auslösung der Aktionspotentiale das passende Ionenmilieu bereit. Aus den Basalzellen bilden sich nach etwa 40 Tagen wieder neue Riechzellen als Ersatz für die abgestorbenen. Sie wachsen dabei am gleichen Ort und die neuen Axone wachsen den alten Bahnen nach. Hierbei spielt wohl ein Transport von Rezeptorproteinen, dem Axon entlang, in den Bulbus eine Rolle.

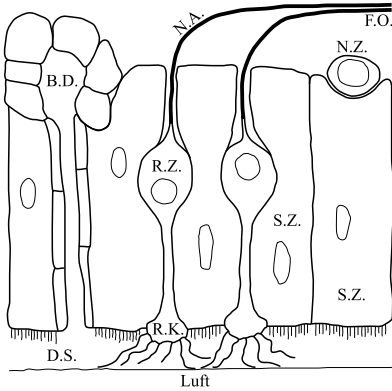


Abb. 2.02: Anatomischer Aufbau und Feinstruktur des Riechepithels der *Regio olfactoria*.

B.D. Bowmansche Drüse,

D.S. Drüsen Schleim (Schicht bis 60 µm Stärke),

N.Z. adulte neuronale Stammzelle (Basalzelle),

S.Z. Stützzelle mit Mikrovilli,

R.Z. Riechzelle (bipolare Sinneszelle, Rezeptor-Neuron, olfactory receptor neuron, ORN),

R.K. Riechkegel mit Riechgeißeln (Cilien, Riechhärchen), in denen die olfaktorischen Rezeptoren (OR) sitzen.

N.A. Neurit/Axon

F.O. *Fila olfactoria* sind Bündel von Neuriten begleitet von Schwann-Zellen. Sie ziehen als *Nn. olfactorii* in den *Bulbus olfactorius*.

Die Axone aller Riechzellen sammeln sich in den *Fila olfactoria* und verlaufen durch die Öffnungen des Siebbeins (*Lamina cribrosa*) zu den paarig angelegten Riechkolben (*Bulbi olfactorii*).

2.1.3 Bulbus olfactorius

Im *Bulbus olfactorius* werden die zunächst individuell von jeder einzelnen Riechzelle abgegebenen elektrischen Reize (Aktionspotentiale) auf eine geringere Zahl von Mitralzellen übertragen. Hierbei konvergieren die Informationen von etwa 1000 Riechzellen auf den Dendriten einer Mitralzelle (Konvergenz).

Die große Ansammlung von Synapsen auf dem Dendriten der Mitralzellen zeigt sich mikroanatomisch als kugelförmige Struktur, welche die Bezeichnung *Glomerulus olfactorius* trägt (Abb. 2.03). Wesentlich bei der Bündelung der eingehenden Information ist, dass sich ausschließlich afferente Axone von Riechzellen mit dem gleichen Rezeptorprotein in einem Glomerulus treffen. Signale von Rezeptorproteinen unterschiedlicher Spezifität gelangen also in ebenso viele unterschiedliche Glomeruli, wodurch eine klare Zuordnung gewahrt bleibt und auf zellulärer Ebene bereits ein Muster von der Erregung durch einen Riechstoff vorliegt.

Die relativ großen Strukturen der Glomeruli lassen sich in der äußersten von drei Schichten des Riechkolbens, der *Lamina glomerulosa*, erkennen. Die Mitralzellen liegen in der mittleren Schicht, der *Lamina mitralis*. Zur Mitte hin schließt sich die *Lamina granulosa* mit Assoziationszellen an.

Die in der Nähe der Glomeruli liegenden periglobulären Zellen haben über Synapsen mit Dendriten verschiedener Glomeruli Kontakt und sorgen für eine laterale Inhibition. Das bedeutet, dass stark aktivierte Zellen weniger stark aktivierte Nachbarzellen weiter schwächen. Auf diese Weise kann eine Kontrastüberhöhung erreicht werden. In ähnlicher Weise wirken

die Körnerzellen auf der Ebene der sekundären Dendriten der Mitralzellen. Efferente Neurone aus höheren Verarbeitungszentren des Gehirns nehmen Einfluss auf Körnerzellen und periglomeruläre Zellen.

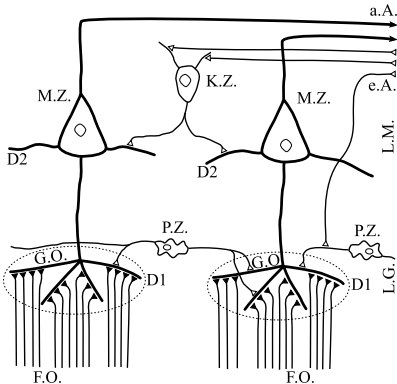


Abb. 2.03: Neuronale Elemente im Bulbus olfactorius.

F.O. *Fila olfactoria* mit Axonen der Riechzellen, G.O. *Glomeruli olfactorii*, Ø 50-200 µm (.....), M.Z. Mitralzellen und analoge Zellen (Büschelzellen), D1 primären Dendriten, P.Z. periglomeruläre Zellen, D2 sekundäre Dendriten, K.Z. Körnerzellen, e.A. efferente Axone (z. B. vom kontralateralen Bulbus), a.A. afferente Axone.

L.G. *Lamina glomerulosa*, L.M. *Lamina mitralis*.

Die dargestellten Glomeruli sammeln die Reize von zwei verschiedenen Typen olfaktorischer Rezeptorproteine. Bei einer Konvergenz von 1000 gibt es insgesamt 20.000 Glomeruli, welche für die Verarbeitung der Informationen von rund 350 Rezeptorproteinen zur Verfügung stehen.

Die Axone der Mitralzellen leiten die Informationen über den *Tractus olfactorius* und das *Trigonum olfactorium* weiter, wo eine Aufteilung stattfindet. Ein Teil der Axone endet im *Nucleus olfactorius anterior* und gelangt nach Umschaltung in den kontralateralen *Bulbus olfactorius*. Die meisten Fasern treten in die *Striae olfactoriae laterales* und *mediales* ein und erreichen vier weitere Zielgebiete.

Die *Striae olfactoriae mediales* versorgen das *Tuberculum olfactorium*, welches vorzugsweise in das Septum weiterleitet ① (vgl. Abb. 2.04). Die Fasern in den *Striae olfactoriae mediales* ziehen einerseits über die Amygdala und den Hypothalamus zum lateralen orbitofrontalen Cortex ②, andererseits über die *Area praepiriformis* zum Thalamus und projizieren auf den zentralen orbitofrontalen Cortex ③. Von der *Area praepiriformis* wird auch der entorhinale Cortex im Hippocampus erreicht ④.

Die Verknüpfungen in den ersten beiden Zielgebieten sind im wesentlichen für die emotionale Verarbeitung der Geruchsinformationen zuständig. Die beim Riechen einer Substanz ausgelösten Gefühle entstehen im Hypothalamus. Von hier aus existieren Verbindungen zur Sexualität und die Bahnen zur Hypophyse ermöglichen die Beeinflussung endokriner Funktionen.

Das dritte Zielgebiet leistet seine Arbeit in der vorzugsweise bewussten Unterscheidung und Identifizierung von Gerüchen, wobei auch das *Tuberculum olfactorium* Reize beisteuert. Der letzte Projektionsstrang über die *Area praepiriformis* zum entorhinalen Cortex im Hippocampus ermöglicht das Lernen und Erinnern von Gerüchen. Geruchserlebnisse werden noch nach Jahren deutlich erinnert, da sie kaum bearbeitet im Langzeitgedächtnis gespeichert sind. Siehe hierzu die von Marcel Proust beschriebene 'Madeleine-Erfahrung' in: *À la recherche du temps perdu*.

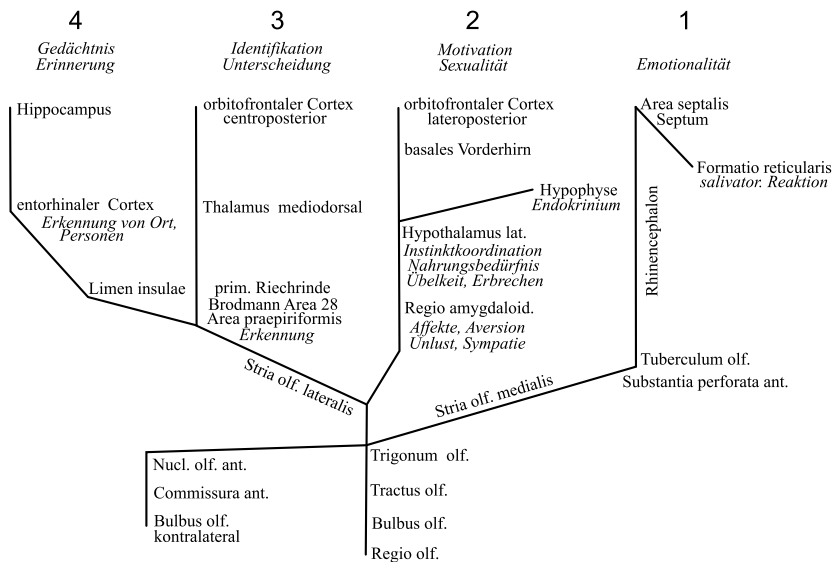


Abb. 2.04: Schematische Darstellung der Verteilung der von der *Regio olfactoria* (unten) einlaufenden Reize auf vier Zielregionen. Nebenbahnen sind nicht dargestellt. Die Reize gelangen nicht primär, wie bei anderen Sinnesreizen, in den Thalamus. Kursive Einträge beziehen sich auf die Leistungen der verschiedenen Bereiche. ant. = *anterior*, olf. = *olfactorius/a*, lat. = *lateralis*.

Informationen von Riechstoffen passieren und infiltrieren auf dem Weg ihrer Verarbeitung zuerst das Limbische System und den Hippocampus und damit die ältesten Strukturen des Gehirns, in denen Gefühle, Erinnerungen, Triebe und hormonelle Steuerung ohne unser Bewusstsein kontrolliert werden.

2.1.4 Olfaktorische Rezeptoren

Die olfaktorischen Rezeptoren (OR) befinden sich in den äußeren Membranen der Cilien, die von jeder Riechzelle in die Schleimschicht des Riechepithels hineinragen. Jede Riechzelle oder olfaktorischer Rezeptor Neuron (ORN) exprimiert aus der Vielzahl der OR-Gene jeweils nur ein einziges. Innerhalb des Riechepithels sind die Riechzellen mit ihren sortenreinen Rezeptorproteinen zufällig und mosaikartig verteilt.

Die Informationen für die olfaktorischen Rezeptoren sind bei Säugetieren, wie seit den Arbeiten der 2004 mit dem Nobelpreis für Medizin geehrten Forscher R. Axel und L. Buck bekannt, in etwa tausend Genen gespeichert. Beim Menschen machen diese Gene etwa ein Prozent des gesamten Genoms aus (bei Säugetieren 3% des Genoms). Allerdings werden beim Menschen nicht alle exprimiert, sondern nur etwa 350. Die Maus exprimiert 850 Gene, der Hund etwa 900 und die Ratte ist mit bald tausend der Spitzenreiter. Die nicht exprimierten

Gene liegen meist als Pseudogene vor, die wegen Fehlern im Code abgeschaltet sind oder aus anderen Gründen nicht aktiviert werden können.

Unabhängig von der Anzahl der verschiedenen exprimierten Gene ist die Gesamtzahl der im Sinnesepithel präsentierten Rezeptoren. Nimmt man eine Gleichverteilung der rund 350 Riechrezeptoren auf die etwa 20 Millionen Riechzellen an, gibt es beim Menschen von jeder Sorte etwa 50.000 Exemplare. Durch die kontinuierliche Erneuerung bleibt ihre Zahl konstant. Die Gesamtzahl der Riechzellen liegt beim Hund je nach Nasenlänge zwischen 100 und 220 Millionen.

Die olfaktorischen Rezeptorgene gehören zur Klasse A der 'G-Protein gekoppelten Rezeptoren' (GPCR = G protein-coupled receptor), den Rhodopsin-ähnlichen Rezeptoren. Die olfaktorischen Rezeptoren stellen die größte Genfamilie im Genom der Säugetiere. Ihre Benennung erfolgt nach den üblichen Regeln zur Nomenklatur von Genfamilien. Angeführt werden die Codes von den Buchstaben OR, gefolgt von Zahlen für die Familien (1-56), einem Buchstaben für die Unterfamilien und einer weiteren Zahl, welche das individuelle Gen (Isoform) bezeichnet. Mitglieder einer Familie haben nach der Definition eine Sequenzidentität von mehr als 40%, diejenigen einer Unterfamilie von mehr als 60%. Typische Vertreter der olfaktorischen Rezeptorgene sind beispielsweise OR7D4 oder cOR7D4P. Ein nachgestelltes P indiziert ein Pseudogen. Zur Unterscheidung der Gene von Mensch und Hund können in einer früheren Codierung (hOR17-4 = OR1D2) die kleinen Buchstaben h (human) und c (canis) vorangestellt sein.

Einige olfaktorische Rezeptorgene werden nicht nur im Riechepithel exprimiert, sondern nach neueren Erkenntnissen auch ektopisch in Zellen anderer Organe und in Spermien. In letzteren wurde das Rezeptorprotein von hOR17-4 (OR1D2) nachgewiesen, das die körperfremden Riechstoffe Cyclamal und Bourgeonal bindet (Abb. 2.05). Dies führt zu Verhaltensänderungen der Spermien. Große Resonanz fand das daraus abgeleitete 'Maiglöckchen-Phänomen' in der Öffentlichkeit, wonach die Spermien den Weg zur Eizelle vermittelt durch einen Riechrezeptor und den passenden Duft finden. Jedoch sind bisher keine körpereigenen Riechstoffe im Genitaltrakt gefunden worden. Wie das nachgewiesene Rezeptorprotein in eine Signaltransduktion eingebunden ist, wird derzeit von mehreren Arbeitsgruppen intensiv untersucht.

Olfaktorische Rezeptorgene wurden ebenfalls in Darm und Niere exprimiert gefunden. In der Prostata kommt das exprimierte Gen hOR51E2 vor, welches auf Steroidhormone und β -Ionon (Veilchenduft) reagiert. Prostatakarzinomzellen exprimieren dieses Gen stärker als gesundes Gewebe und reagieren auf die Anwesenheit von β -Ionon oder Dihydrotestosteron im Experiment mit einem reduzierten Wachstum.

Unlängst ist man in Keratinozyten der Haut auf das Rezeptorprotein von OR2AT4 gestoßen. Solche Zellen lassen sich durch den künstlichen Riechstoff Sandalore, den die menschliche Nase als Sandelholzduft erkennt, zu verstärktem Wachstum anregen. In allen erwähnten Fällen kann die kausale und teleologische Frage für das ektopische Vorkommen von solchen Proteinen, die uns primär als Rezeptoren des Riechepithels bekannt sind, (noch) nicht beantwortet werden.

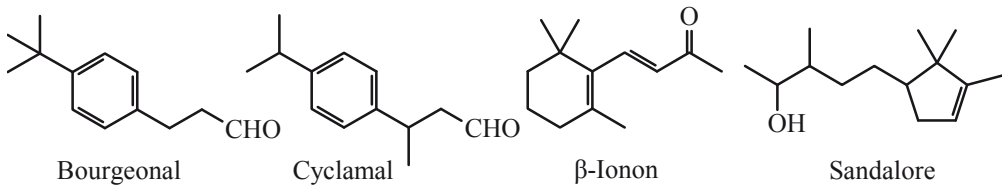


Abb. 2.05: Die Riechstoffe Bourgeonal [18127-01-0], Cyclamal [103-95-7], β -Ionon [79-77-6] und Sandalore [65113-99-7] binden an den erwähnten olfaktorischen Rezeptorproteinen von Spermien, Prostata und Haut.

Auf Grund der Zugehörigkeit der olfaktorischen Rezeptorproteine zu den Rhodopsin-ähnlichen GPCR (Klasse A) weisen sie eine Struktur mit sieben Transmembran-Domänen auf. Diese verankern das Protein in gleichbleibender Orientierung in der Membran. Gelangt ein Riechstoff an die Bindungsstelle des Rezeptorproteins, aktiviert dieses nach einer Konformationsänderung das nur in der Riechzelle vorkommende G_{olf} -Protein (Golf), welches seinerseits die Adenylatcyclase aktiviert. Dieses Enzym kann zelluläres ATP in cyclisches AMP umwandeln, das als second messenger die Membranpermeabilität von Kanalproteinen für Kationen ändern kann. Hierdurch sind die im Nasenschleim vorhandenen Natrium- und Calcium-Ionen in der Lage in die Zelle einzudringen und sie zu depolarisieren. Einstömendes Calcium verstärkt über einen Chloridkanal die Depolarisierung der Zelle, bis es oberhalb eines Potentials von -50 mV durch die Aktivierung spannungsabhängiger Natriumkanalproteine zur Auslösung eines Aktionspotentials bis maximal +60 mV kommt, das neuronal weitergeleitet wird.

2.1.5 Kodierung der Informationen

Im Organismus übernehmen Rezeptoren die Erkennung von Transmittern, welche auf chemischem Wege Informationen von einer Zelle zur anderen transportieren. Hierbei ist die Bindung eines Moleküls an eine Rezeptoroberfläche optimal realisiert. Allerdings werden im Organismus nur relativ wenige Transmitter eingesetzt, die nicht verwechselt werden dürfen. Im Falle der Riechstoffe gibt es jedoch ein Überangebot unterschiedlicher Moleküle, man schätzt ihre Zahl auf mehr als 400.000. Die Aufgabe der Erkennung dieser vielen Stoffe durch eine Erhöhung der Anzahl maßgeschneiderter Rezeptoren zu lösen, überstiege die Kapazität des Organismus und wäre nicht effektiv.

Wie gelingt es in der Realität trotzdem mit einer überschaubaren Anzahl von unterscheidbaren Rezeptortypen (etwa 1000) eine differenzierte Erkennung einer beinahe unendlichen Fülle von verschiedenen Molekülen zu bewerkstelligen? Keinesfalls braucht man für jedes Molekül einen eigenen maßgeschneiderten Rezeptor. Die Aufgabe lässt sich durch eine Kombination von zwei Informationssignalen günstiger lösen, die sich aus der Spezifität und der Intensität der Bindung ergeben. So erhält man zwei Informationen gleichzeitig: an welchen Rezeptortyp und wie intensiv ein Molekül gebunden wird. Aus diesen Wertepaaren ergibt sich nun ein Muster, das für eine Substanz charakteristisch ist und dem Erregungsmuster der Rezeptoren

entspricht (Abb. 2.06). Allein zehn Rezeptoren unterschiedlicher Spezifität, welche eine Bindung in drei Stufen (keine, schwach, stark) registrieren können, liefern 3^{10} unterscheidbare Muster. Das reicht um etwa 60.000 Verbindungen zu differenzieren.

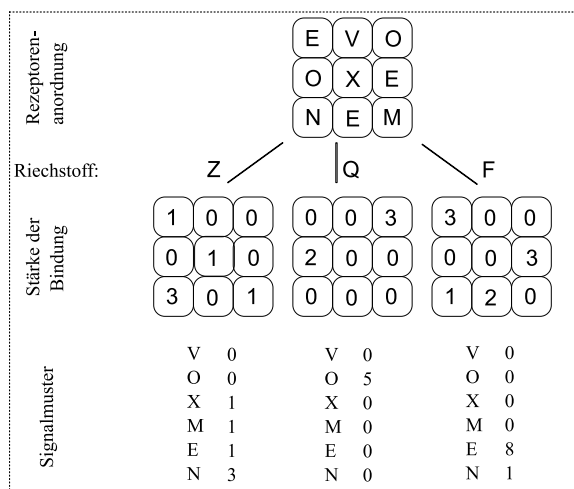


Abb. 2.06: Schematische Darstellung der Kodierung ausgehend von der Anordnung sechs hypothetischer Rezeptoren (3E,M,N,2O,V,X) im Riechepithel bis zur Gewinnung eines Musters der Erregung nach Anlagerung von drei Riechstoffen (Z,Q,F), die in vier Intensitätsstufen (0,1,2,3) gebunden werden. Die Interaktion der Riechstoffe mit den Rezeptoren basiert hier auf der Ähnlichkeit der eingesetzten Buchstaben. In diesem Beispiel gibt es 4096 Möglichkeiten des Informationsmusters. Die Mustererkennung und Zuordnung zu bekannten Gerüchen erfolgt in höheren Zentren des Gehirns (vgl. Abb. 2.04).

Auch die Anforderungen geringe Konzentrationen registrieren zu können oder für verschiedene Gruppen von Molekülen bessere Empfindlichkeiten zu erreichen, lässt sich erfüllen. Soll die Empfindlichkeit allgemein gesteigert werden, vermehrt man die Anzahl der Rezeptoren bei gleich bleibendem Verhältnis untereinander. Soll die Selektivität gegenüber bestimmten Verbindungen erhöht werden, verschiebt man das Verhältnis der verschiedenen Rezeptortypen zu Gunsten der im Fokus stehenden Sorte, ohne jedoch die anderen Typen aufzugeben.

2.1.6 Bowmansche Drüsenzellen

Riechstoffe sind für jeden Organismus Fremdstoffe oder Xenobiotika, die beim Riechen zumindest teilweise in den Organismus aufgenommen werden und danach eliminiert werden müssen, um eine Anreicherung zu vermeiden. Daher lag es nahe im Riechepithel nach Vertretern der Cytochrom P450 Enzymfamilie zu suchen, welche die Aufgabe des Fremdstoffmetabolismus vor allem in der Leber übernimmt. In der Tat fand man zunächst bei der Ratte einen Vertreter des Cytochrom P450, der nur im Riechepithel vorkommt, das P-450olf1 (Cyp2g1),

später beim Rind das P-450olf2. Beide Enzyme werden von den Bowmanschen Drüsenzellen exprimiert und spielen möglicherweise eine Rolle in der Entfernung von Riechstoffen aus dem olfaktorischen Epithel.

Die Drüsenzellen erzeugen ein Calcium-haltiges Sekret, welches das Riechepithel überzieht und optimale Bedingungen für eine Potentialauslösung garantiert. Das Sekret enthält zu 1% verschiedene 'odorant binding proteins' (OBP) von jeweils etwa 18 kD Größe, die nur Bruchstücke eines größeren Carrierproteins ausmachen, das dem Membrantransport hydrophober Moleküle dient. Die Funktion des OBP, das zum Beispiel Pyrazine (2-Isobutyl-3-methoxypyrazin) gut bindet, könnte darin bestehen, lipophileren Riechstoffen den Weg zum olfaktorischen Rezeptor zu erleichtern und auch den Abtransport von dort zu garantieren.

2.1.7 Olfaktorisches System bei Insekten

Das Geruchsorgan der Säugetiere ist im vorderen Nasen-Rachenraum, also eher im Körperinneren, lokalisiert. Soll es aktuelle Informationen über Riechstoffe liefern, ist ein laufender Austausch der umgebenden Luft erforderlich. Dies geschieht durch die Atmung. Im Gegensatz dazu tragen Insekten ihr System zur Geruchswahrnehmung außerhalb des Körpers, angeordnet auf sogenannten Antennen. Diese sind zwangsläufig der durchstreichenden Luft ausgesetzt und liefern ständig aktuelle Informationen.

Die Antennen stellen fein verzweigte Träger für Tausende von Riechhaaren oder Sensillen dar. In jedes einzelne Riechhaar hinein führen bei den meisten Spezies jeweils nur ein bis drei olfaktorische Rezeptorneuronen (ORN), die zur Erkennung verschiedener Riechstoffe befähigt sind (Abb. 2.07 A). Bienen und Grashüpfer bilden mit wesentlich mehr Rezeptorneuronen im Riechhaar eine Ausnahme. Während den Säugetieren einer Art bis zu tausend verschiedene olfaktorische Rezeptorgene zur Expression zur Verfügung stehen, haben Insekten nur etwa 150 zur Auswahl.

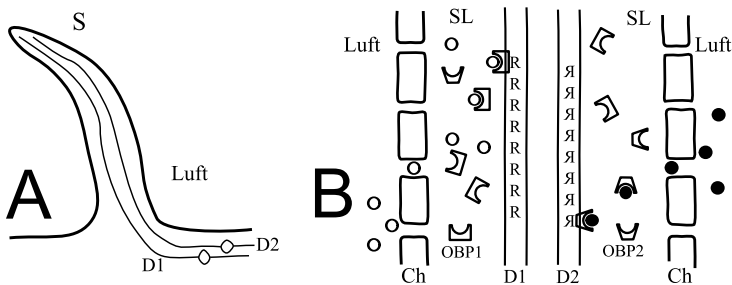


Abb. 2.07: A: Sensille (S) oder Riechhaar auf einer Antenne eines Insekts. In das Riechhaar ziehen die Dendriten von zwei Rezeptorneuronen (D1, D2). Vergrößerter Längsschnitt in der rechten Abbildung. B: Chitinaußenskelett (Ch), Sensillenlymphe (SL), olfaktorische Bindungsproteine (OBP1, OBP2), Rezeptoren der olfaktorischen Neuronen (R, Я), leere und ausgefüllte Kreise stellen zwei Riechstoffe dar.

Weil Insekten ein geschlossenes Außenskeletts aus Chitin besitzen, ist der Durchtritt von Riechstoffen aus der Luft in das Lumen des Riechhaares (Abb. 2.07 B) nur durch feine Poren möglich. Nach dem Eindringen gelangen die Moleküle in die proteinhaltige Lymphe. Sie binden dort an olfaktorische Bindungsproteine (OBP), die wahrscheinlich erforderlich sind, um die Riechstoffe den olfaktorischen Rezeptoren (OR) der dendritischen Membran der Riechneuronen zu präsentieren. Wird dadurch ein neurologischer Impuls ausgelöst, läuft dieser über das jeweilige Axon in den Antennennerven zum primären Riechzentrum des Insektenhirns, den Antennallobus. Hier treffen sich Signale von Rezeptoren gleichen Typs in jeweils einem Glomerulus. Jeder Riechstoff erzeugt auf diese Weise ein Erregungsmuster in den Glomeruli (vgl. 2.1.3).

Während in die meisten Sensillen zwei oder drei olfaktorische Rezeptorneuronen hineinführen, stellen die für die Registrierung der Sexuallockstoffe zuständigen Riechhaare eine Ausnahme dar, indem sie nur von einem Rezeptorneuron bedient werden. Auf der Ebene der Glomeruli treffen sich die eingehenden Impulse wie gewohnt auch in einem einzigen Glomerulus.

Die Antennen unterliegen bei vielen Insekten, besonders bei Spinnern und Nachtfaltern, einem Sexualdimorphismus. Das bedeutet, dass männliche Tiere derselben Art im Vergleich zu den weiblichen größere und anders gestaltete Antennen tragen. Dies hat seinen Grund in der Partnersuche, welche über große Distanzen hinweg mit Lockstoffen (Pheromonen) erfolgt, die von weiblichen Tieren abgegeben werden. Eine genaue Ortung der Herkunft des Geruches ist wichtig, um das Weibchen schneller und früher als Konkurrenten zu finden. Die Verbesserung der Riechleistung gelang während der Entwicklungsgeschichte unter anderem durch eine Vergrößerung der Oberflächen. Eine schlichte Verlängerung oder mehrfache Verzweigung der Antennenglieder stellt mehr Fläche für zusätzliche Sensillen zur Verfügung. Erstaunlich sind die großen verzweigten oder doppelt gekämmten Antennen vieler, überwiegend nachtaktiver Falter, darunter Vertreter von *Bombyx*.

Die Ortung einer Riechstoffquelle kann durch 'einfaches' Riechen gelingen wie wir aus eigener Erfahrung wissen. Hierbei verändern wir unsere Position und schätzen dabei die Ab- oder Zunahme der Geruchsintensität ein. Viele Spezies, darunter auch die Insekten, sind in der Lage, ohne Positionsveränderung die Ortung der Riechstoffquelle vorzunehmen und beherrschen das Richtungsriechen wie andere das Richtungshören. Dies gelingt bei Insekten durch das parallele Aufnehmen von Informationen über zwei unabhängig arbeitende Antennen. Die Tiere erstellen in hoher Frequenz eine ständig aktualisierte olfaktorische Landkarte, in der sie sich bewegen und sicher die Quelle finden.

Riechstoffe, zwischen Gestank und Duft
Vorkommen, Eigenschaften und Anwendung von
Riechstoffen und deren Gemischen

Legrum, W.

2015, X, 238 S. 132 Abb., Softcover

ISBN: 978-3-658-07309-1