© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Sachs, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
Schaefer, H. (1935): Beitrag zur Kenntnis der Kleinsäugerfauna des Tirols. Z. Säugetierkunde 10, 154–155.
Schaefer, H. E.; Fischer, R.; Lehmann, E. v. (1968): Die alkalische Leucocytenphosphatase als Unterscheidungsmerkmal für *Apodemus sylvaticus* und *flavicollis*. Z. Säugetierkunde 33, 362–368.
Schuepp, M. (1959): Lufttemperatur. Klimatologie der Schweiz C, 1–14, Beiheft Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. Zürich.
Spitzenberger, F. (1966): Die Alpenspitzmaus (*Sorex alpinus* Schinz, 1837) in Österreich. Ann. Naturhist. Mus. Wien 69, 313–321.
Stein, G. W. H. (1959): Oekotypen beim Maulwurf, *Talpa europaea* L. (Mammalia). Mitt. Zool. Mus. Berlin 35, 3–43.
Theobald, G. (1862): Über einige Mäusearten. Jahresber. Natf. Ges. Graubündens VII. Jg., 99–102.
Trepp, W. (1966): Waldgesellschaften im Churer Rheintal. Angewandte Pflanzensoziologie 5.
Uttinger, H. (1964): Niederschlag. Klimatologie der Schweiz E, 1–124. Beiheft Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. Zürich.
Udvardy, M. (1959): Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40, 725–728.

Anschrift des Verfassers: Dipl. nat. Jürg Paul Müller, Zoologisches Museum der Universität, Künstlergasse 16, Ch – 8006 Zürich

Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igeln (*Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren

Von Hagen Bretting

Eingang des Ms. 27. 2. 1972

Einleitung

In den letzten Jahren sind die Riechschwellen, d. h. die eben noch wahrnehmbaren Konzentrationen von Duftstoffen in Luft bzw. Wasser, für verschiedene Tiere bestimmt worden (Dethier 1952; Neuhaus 1953; Gruch 1957; Teichmann 1959; Neurath 1949; Neuhaus/Riegel 1962; Pfeiffer 1969 u. a.). Diese Riechschwellenbestimmungen geben nicht nur Aufschluß über die Leistungsfähigkeit der Geruchsorgane bei den jeweiligen Tieren und sind deshalb vom vergleichenden sinnesphysiologischen Standpunkt aus interessant, sondern sie bilden auch ein wesentliches Hilfsmittel, um Theorien über den Primärvorgang beim Riechen zu überprüfen. Gleichzeitig liefern sie wesentliche Daten und Erkenntnisse, die Aufschluß über die Art der Wechselwirkung zwischen Geruchsmolekülen und Geruchsreceptoren geben.

Von vielen Autoren wird als einleitender Vorgang bei der Geruchswahrnehmung der Wirbeltiere der Kontakt zwischen Geruchsmolekülen und Riechcilien betrachtet (Ehrensvärd 1942; Davies 1953; Moncrieff 1954; Seifert 1970; Davies und Taylor 1957; Davies 1959 und 1965).

Z. Säugetierkunde 37 (1972) 286—311
© 1972 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Von diesen Vorstellungen ausgehend leiteten DAVIES und TAYLOR eine Gleichung ab, mit der sie glaubten, die Geruchsschwellen bei in Luft lebenden Tieren berechnen zu können. Ihre Gleichung lautet:

$$\log. \text{O.T.} = \frac{-4{,}64}{p} + \frac{p!}{p} + 21{,}19 - 10 \text{ g. } K_{L/A}$$

wobei

O.T. Zahl der Moleküle des Geruchsstoffes/ccm Luft bedeutet,

$K_{L/A}$ den Absorptionskoeffizienten für Moleküle darstellt, die von der Luft in eine Wasser/Lipoid-Grenzschicht übergehen,

p die Zahl der Moleküle ist, die an einer Stelle der Zelle gleichzeitig vorhanden sein müssen, um eine hinreichende Änderung der Membraneigenschaften zu bewirken.

$K_{L/A}$ und p konnten DAVIES und TAYLOR bestimmen und so Geruchsschwellen berechnen, die gut mit den beim Menschen gefundenen Werten übereinstimmen. Sie sehen dies als wesentliche Stütze ihrer Theorie an.

Die Befunde von NEUHAUS (1953) an Hunden, TEICHMANN (1959) an Aalen, SCHNEIDER, KASANG, KAISSLING (1968) an Seidenraupen und PFEIFFER (1969) an *Polypterus* erbrachten jedoch einige wesentliche Fakten, die durch die oben genannte Theorie nicht erklärt werden können. Bei diesen Autoren liegen die Schwellenkonzentrationen so niedrig, daß immer nur ein Molekül einen Receptor erregen kann. DAVIES forderte, daß die Fläche, die von den gleichzeitig an einer Stelle absorbierten Molekülen bedeckt wird, im Bereich zwischen 47 und 64 $Å^2$ liegen muß (DAVIES 1965). Im Fall der Riechschwelle für Buttersäure (NEUHAUS 1953), deren Molekülquerschnitt von DAVIES und TAYLOR selbst mit 20 $Å^2$ angegeben wurde, wird dieser Wert erheblich unterschritten. Noch wesentlich schwerwiegender ist aber die Tatsache, daß die Schwellenwerte beim Hund, beim Aal und bei der Seidenraupe um mehr als 6 Zehnerpotenzen unterhalb der Konzentration liegen, die von DAVIES und TAYLOR berechnet wurden. Dieser Sachverhalt war den beiden Autoren 1959 — wenigstens bezüglich der Versuche von NEUHAUS — bekannt, jedoch übergingen sie ihn mit dem Hinweis auf die Versuche von ASHTON, EAYRS und MOULTON (1957), deren Versuchsergebnisse um ca. 1×10^7 höher liegen als die Befunde von NEUHAUS.

Erschienen DAVIES und TAYLOR die Befunde von NEUHAUS noch zweifelhaft, so muß es heute als gesichert gelten, daß bei verschiedenen Tierarten so niedrige Schwellenwerte auftreten. Weitere Untersuchungen von NEUHAUS (1957/1958) an 12 Schäferhunden bestätigten seine Ergebnisse, und auch die Versuche von TEICHMANN (1959) an Aalen und von SCHNEIDER (1968) an Seidenraupen erbrachten so niedrige Schwellenwerte. Jedoch vor allem die Versuche von GOLDENBERG (1967), der Schwellenbestimmungen an Menschen mit der gleichen Methode wie NEUHAUS an Hunden durchführte, haben die erheblichen Unterschiede erneut aufgezeigt. Ähnliches konnte PFEIFFER (1969) zeigen, als er die Riechleistungen von *Polypterus*, *Calamoichthys* und *Phoxinus* untersuchte.

Aus obigen Überlegungen muß wohl geschlossen werden, daß die Berechnung von Geruchsschwellen in der von DAVIES und TAYLOR (1957) vorgeschlagenen Weise nicht mehr voll haltbar ist. Auch die modifizierende Arbeit von DAVIES (1965), die sich eingehender mit den quantitativen Verhältnissen bei der Wechselwirkung zwischen Geruchsmolekül und Receptormembran befaßt und die qualitative Unterscheidungsfähigkeit der Riechzellen behandelt, kann diese großen Unterschiede in der Leistungsfähigkeit nicht erklären, obwohl hier den Riechzellen eine größere Bedeutung hinsichtlich der Erregungsbildung beigemessen wird als 1959.

Die großen Diskrepanzen zwischen den Werten für die Geruchsschwellen verschiedener Arten, im Vergleich mit den theoretisch ermittelten Schwellen, könnten sich wohl ergeben aus dem unterschiedlichen Bau der Receptormembranen, aus der unter-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

schiedlichen Zahl der Riechcilien, aus der unterschiedlichen Zahl der Riechreceptoren im gesamten Riechepithel und sicherlich auch aus dem verschiedenen Aufbau der Gehirnteile, welche die Informationen aus dem Riechepithel verarbeiten.

Der Theorie von Davies und Taylor fehlen alle Komponenten, die sich auf die anatomisch-morphologischen Gegebenheiten der Tierarten beziehen. Es wäre wünschenswert, solche Fakten für mehrere, gezielt ausgewählte Tierarten zu sammeln, und sie in Beziehung zu den Riechleistungen zu setzen. Auf diese Weise wäre es vielleicht möglich, die Struktur oder die Strukturen im Riechsystem aufzufinden, die für das unterschiedliche Riechvermögen mitverantwortlich sind. Es gibt bis jetzt für kein Tier eine umfassende Untersuchung des Geruchssinnes, die Arbeiten einschließt über Größe und Feinstruktur des Riechepithel einschließlich der Zahl der Riechreceptoren, über Größe und Bau des Bulbus olfactorius einschließlich einer quantitativen Analyse seiner Bauelemente. Die quantitativen Angaben bezüglich primärer und sekundärer Rindenfelder sowie nähere Einzelheiten über deren neurale Verknüpfung sind unzureichend. Es fehlen weiterhin in diesem Rahmen sowohl elektrophysiologische Arbeiten als auch Riechschwellenbestimmungen. Von dem Ziel, diese Gebiete sogar vergleichend-physiologisch zu behandeln, ist man noch weit entfernt.

Mit dieser Arbeit soll ein Schritt in diese Richtung getan werden. Über die morphologischen Aspekte des Riechsystems des Igels liegen bereits einige Arbeiten vor, so von Hager (1954) über die Cytoarchitektonik des Bulbus olfactorius, von Stephan und Andy (1964) über die Größe der Gehirnstrukturen mit besonderer Berücksichtigung des Bulbus olfactorius und der primären und sekundären Rindenfelder. Weiterhin gibt es eine elektrophysiologische Arbeit von Adrian (1942). Allein die Tatsache, daß bereits wesentliche Daten über das Riechsystem des Igels vorhanden sind, läßt eine Untersuchung der Riechleistung des Igels interessant erscheinen. Wesentlich wichtiger erscheinen diese Versuche jedoch, wenn man berücksichtigt, daß der Igel unter Umständen eine Schlüsselposition einnehmen könnte. Er gehört zu den basalen Insektivoren[1], einer Gruppe primitiver Säuger. Ihre Vorfahren waren Nachttiere, die sich wohl ausschließlich mit dem Geruchssinn orientierten. So läßt also die nächtliche Lebensweise des Igels besondere Riechleistungen vermuten, aber auch der auffallend große Bulbus olfactorius, der 17 % des gesamten Telencephalonvolumens bei ihm einnimmt, ein Wert, wie er bis jetzt noch von keinem anderen Tier berichtet wurde. Weiterhin zeigen Stephan und Andy, daß das Verhältnis des Bulbus olfactorius zum Körpergewicht im Vergleich zu allen anderen untersuchten Insektivoren und Halbaffen am größten ist und daß im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Arten der Igel auch den — absolut gesehen — größten Bulbus olfactorius behalten hat.

Gezielte Untersuchungen zur Riechleistung des Igels sind spärlich und ohne genaue Konzentrationsangaben der eben noch wahrgenommenen Duftmenge. Hinweise für das gute Riechvermögen der Igel finden sich bei Feussner (1920), Herter (1938) und Dimelow (1963). Lindemann (1952) berichtete, daß er Igeln in verschiedenen Abständen riechendes Futter als Duftquelle anbot, wobei die Duftquelle immer für den Igel unsichtbar blieb.

Lindemanns Versuche wurden in einem 12 m langen, abgeschlossenen Kellergang durchgeführt. Abgesehen davon, daß man bei seinen Versuchen nichts aussagen kann über die Zahl der pro Zeiteinheit abdiffundierenden Geruchsmoleküle, wurden auch keine Angaben darüber gemacht, wie lange die Geruchsquellen schon gestanden hatten, bevor die Igel auf den Geruch angesetzt wurden. So fehlen jegliche Anhaltspunkte, um die Stärke des Geruchs abzuschätzen. Mit der vorliegenden Arbeit sollen die Riechschwellen für Igel so bestimmt werden, daß eine quantifizierte Angabe, ausgedrückt in Zahl der Moleküle des Geruchsstoffes/ccm Luft, möglich wird.

[1] Einteilung in basale und progressive Insektivoren nach H. Stephan (1967, S. 66).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

1. Aufbau der Versuchsapparatur

Das Prinzip der Schwellenbestimmung ist recht einfach und in zahlreichen Versuchen verwendet worden. Das Versuchstier kann sich in einer Duftwahlapparatur entscheiden, durch welche von drei zunächst geschlossenen Türen es hindurchlaufen will. Vor der einen Tür wird ein Duftstoff geboten; wählt das Versuchstier diese Tür, wird es belohnt. Wählt es eine der beiden anderen Türen, so wird es bestraft. Der Ort des Duftes wechselt nach einer Zufallsverteilung, um Dressuren an eine bestimmte Tür zu vermeiden. Hat das Versuchstier gelernt, ausschließlich oder stark bevorzugt die Tür zu wählen, vor der der Duft geboten wird, so kann die Konzentration des Duftstoffes stufenweise gesenkt werden. Bei einer bestimmten Konzentration kann es nicht mehr zwischen den drei Türen unterscheiden, was sich durch ein starkes Ansteigen der Falschwahlen bemerkbar macht. Bei dieser Verdünnungsstufe ist die Riechschwelle erreicht.

Es soll nun zunächst beschrieben werden, wie die jeweilige Duftstoffkonzentration erzeugt wird und wie die Apparatur, in der die Igel an den drei Türen wählen konnten, aufgebaut ist.

1.1. Erzeugung der Duftstoffkonzentration in einem Olfaktometer

Die Duftstoffkonzentrationen werden nach dem von Neuhaus (1953) vorgeschlagenen und angewendeten Prinzip hergestellt. Bei diesem Verfahren wird mit einer Turbine ein Luftstrom erzeugt, dessen Größe in ccm/sec. gemessen werden kann. In diesen Luftstrom hinein verdampft aus einer Kapillare der hochgereinigte Duftstoff. In einem Mischkessel wird die Luft stark verwirbelt, so daß der Duftstoff homogen in der Luft verteilt ist. Es ist nun möglich, aus diesem dufthaltigen Luftstrom eine gewisse Menge abzuzweigen und erneut mit einer bestimmten Menge gereinigter Luft zu mischen. So kann eine Verdünnung der Anfangskonzentration von $1:10^4$ erreicht werden.

Solange es sich um chemisch reine und flüssige Substanzen handelt, ist die Menge des verdampften Duftstoffes errechenbar aus der Änderung des Meniskusstandes in der Kapillare pro Zeiteinheit, aus dem spezifischen Gewicht und dem Molekulargewicht des Duftstoffes, dem Kapillarendurchmesser und der Loschmidtschen Zahl. Man erhält so — unter Berücksichtigung der erzeugten Verdünnung — eine definierte Konzentrationsangabe, ausgedrückt in Zahl der Moleküle pro ccm Luft.

Auf nähere Einzelheiten, insbesondere auf die genaue Berechnung, soll hier nicht weiter eingegangen werden, da das Olfaktometer nach Neuhaus an anderer Stelle in ausführlicher Form beschrieben wurde (Neuhaus 1953, 1955, 1956; Goldenberg 1967)[2].

1.2. Duftwahlapparatur

Drei Punkte sind bei der Konstruktion einer geeigneten Wahlapparatur für Dressurversuche wesentlich:

a. Die Versuchssituation soll den natürlichen Lebensgewohnheiten der Versuchstiere möglichst weitgehend entgegenkommen. Die Aufgaben, die bei der Dressur verlangt werden, sollen möglichst der Lebensweise der Versuchstiere entsprechen, ihre arteigenen Verhaltensweisen ausnutzen und Zwangssituationen vermeiden.
b. Die Versuchsapparatur soll so aufgebaut sein, daß eindeutige Antworten erhalten werden, die nicht nur keiner subjektiven Interpretation des Versuchsleiters bedürfen, sondern diese sogar ausschließen.
c. Alle bewußten und unbewußten Hinweise für das Versuchstier durch den Versuchsleiter sollen ausgeschlossen sein.

Mit der in dieser Arbeit verwandten Versuchsapparatur sollen diese Ansprüche nach Möglichkeit erfüllt werden.

Die Wahlapparatur gliedert sich grundsätzlich in drei Teile:

1. in einen 0,70×0,90 m großen Vorplatz,
2. in drei nebeneinanderliegende Futterplätze von 0,40×0,23 m Größe, die gegenüber dem Vorplatz durch je eine Doppeltür abgegrenzt sind,
3. in einen Verbindungsteil, der von den Futterplätzen in einem Rechtsbogen zum Vorplatz zurückführt.

[2] Bei Goldenberg (1967, S. 24—26) findet sich auch eine Abbildung und eine nähere Erklärung des gleichen Olfaktometers, wie es hier verwendet wird. Im vorliegenden Fall wird dieses Olfaktometer jedoch so genutzt, daß nur eine Kapillare eingesetzt und nur die Verdünnungsmöglichkeit ausgenutzt wird, die sich bei Goldenberg aus den Rotametern R_1, R_4 und R_6 ergibt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

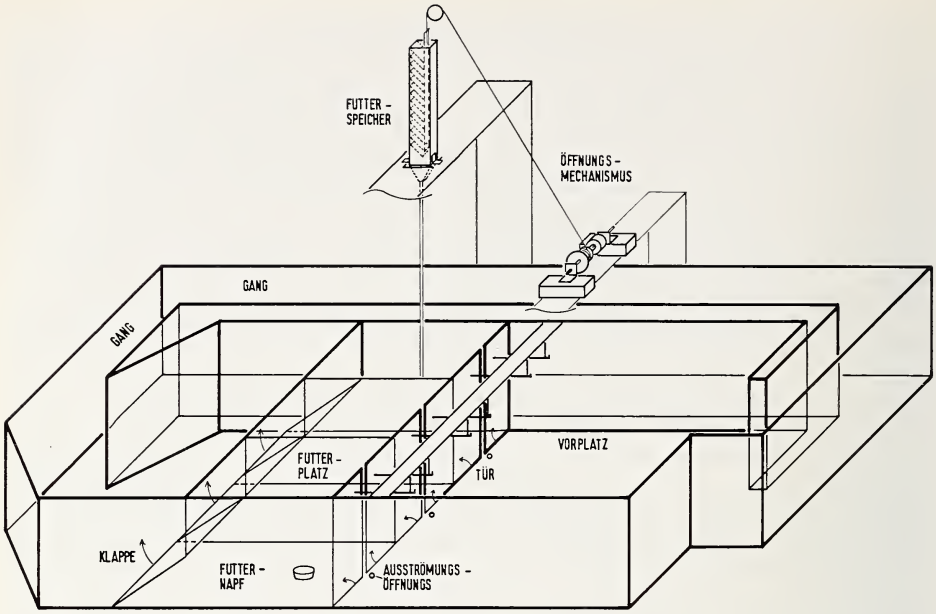

Abb. 1. Übersicht über die Wahlapparatur

Einen maßstabgerechten, schematischen Überblick über die gesamte Wahlapparatur gibt die Abb. 1.

Die Futterplätze werden vom Vorplatz durch die zweiflügeligen Türen abgetrennt. Kleine Widerlager (in der Skizze nicht eingezeichnet) verhindern ein Öffnen der Türen vom Futterplatz aus in den Vorplatz hinein. Dadurch ist an dieser Stelle die Laufrichtung vorgeschrieben. Über die Seitenwände hinweg verläuft vor den Türen eine Leiste, von der zu den einzelnen Türflügeln Gummifäden gespannt sind, die die Türen selbsttätig schließen, sobald der Igel sie passiert hat. Die Klappen am Ende der Futterplätze schwenken nach oben hoch. Fußboden und Wände sind mit Glasplatten belegt. Die zweiflügeligen Türen sind beidseitig mit Melaminharz beschichtet. Einen Zentimeter vor jedem Türspalt ragt ein Glasrohr ca. 1 cm aus dem Boden. Durch jeweils eines dieser Röhrchen strömt dufthaltige Luft, durch die beiden anderen reine Luft. Hier muß der Igel entscheiden, durch welche Tür er laufen will. Wählt er die Tür, vor der der Duft entströmt, so hat er richtig gewählt.

Insgesamt hat die Duftwahlapparatur eine Fläche von 1×2 m. In ihr kann sich der Igel ziemlich ungehindert bewegen. Lediglich die Türen, die sich nur in einer Richtung öffnen lassen, und die Klappen stellen eine Einschränkung seiner Bewegungsfreiheit dar. Im übrigen ist der Igel in seinem Verhalten völlig unabhängig. Er kann umherlaufen, er kann liegenbleiben, er kann jederzeit umkehren. Er ist so während der gesamten Versuchszeit in einer Situation, die seinen Lebensgewohnheiten ziemlich nahe kommt. Igel müssen sich in der Natur durch Gebüsch und Unterholz drängen, was hier mit Türen und Klappen simuliert wird, und sie sind hier wie dort schnüffelnd auf der Suche nach Futter.

Es ist interessant zu vergleichen, wie gut bei anderen Autoren die Wahlapparatur auf die Lebensgewohnheiten der jeweiligen Versuchstiere abgestimmt ist.

Bei Herter (1933 und 1935) durchliefen die Igel auch einen Vorplatz, mußten sich an den Türen nach der Helligkeit entscheiden, öffneten eine Tür und wurden belohnt oder bestraft. Der Versuchsleiter setzte dann den Igel mit der Hand in den Vorplatz zurück, wo die Suche erneut begann. Ähnlich ist auch die Versuchsanordnung bei Gruch (1957), nur trägt Gruch die Ratten in einer Kiste zurück. Dieses Umhertragen scheint nicht sehr günstig zu sein, weil dadurch das Versuchstier jedesmal in seinem Eifer und seiner Konzentration gestört wird. Als sehr ungeeignet erscheint die Versuchsanordnung von Becker, Markee und King (1957), die Riech-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

schwellen bei Hunden bestimmten. Der Versuchshund mußte einen schmalen Gang entlanggehen, an dessen Ende entweder Geruch oder reine Luft geboten wurde. Es wurden daraufhin die vordersten Teile der Seitenwände weggezogen, und der Hund mußte bei Duftgaben in den rechten, schwarzen, bei reiner Luft in den linken, weißen Raum gehen. Vergleicht man dies mit der natürlichen Jagdsituation des Hundes, so sieht man leicht ein, daß dem Hund jeglicher Anreiz für eine echte Leistung in dieser Zwangssituation fehlt.

1.2.1. Belohnungsapparatur

Wählt der Igel die Tür, vor der dufthaltige Luft ausströmt, so wird er automatisch mit einigen toten Mehlwürmern belohnt. Die Belohnungsapparatur zeigen Abb. 2a und 2b. Sie besteht aus zwei Teilen: dem Futterspeicher und dem automatischen Öffnungsmechanismus.

Der Futterspeicher ist ein rechteckiger, 6×2 cm großer und 0,3 m langer Schacht, der unten in einen Trichter mündet, der sich wiederum in ein 1 m langes Rohr fortsetzt. Der Futterschacht ist in zwanzig schräg (45 °) nach vorn geneigte Fächer unterteilt, die an der Hinterwand anstoßen, nicht aber bis zur gegenüberliegenden Wand durchgehen, sondern einen ca. 1,5 cm breiten, von oben nach unten durchgehenden Raum freilassen. Die Unterkanten aller Zwischenböden stoßen an eine senkrechte Kunststoffplatte, so daß diese die einzelnen Fächer dicht abschließt. Wird sie in den Führungsrillen hochgezogen, so fällt der Inhalt aus dem Fach nach unten in den Trichter und von dort durch das Glasrohr in den Futternapf, knapp hinter den Schwingtüren in der Duftwahlapparatur. Auf der Rolle wird die Schnur aufgewickelt, die die Kunststoffplatte am Futterspeicher von Fach zu Fach hochzieht. Die Rolle kann durch ein Gewicht gedreht werden, dessen Befestigungsschnur auf dem Mittelteil der Rolle aufgewickelt ist. Der Riegel verhindert aber die Drehung so lange, bis der Elektromagnet durch einen Kontakt an der Tür eingeschaltet wird und den Riegel anzieht. Damit kann der Nocken 1 durch den Schlitz des Riegels gleiten, und erst Nocken 2 stoppt die

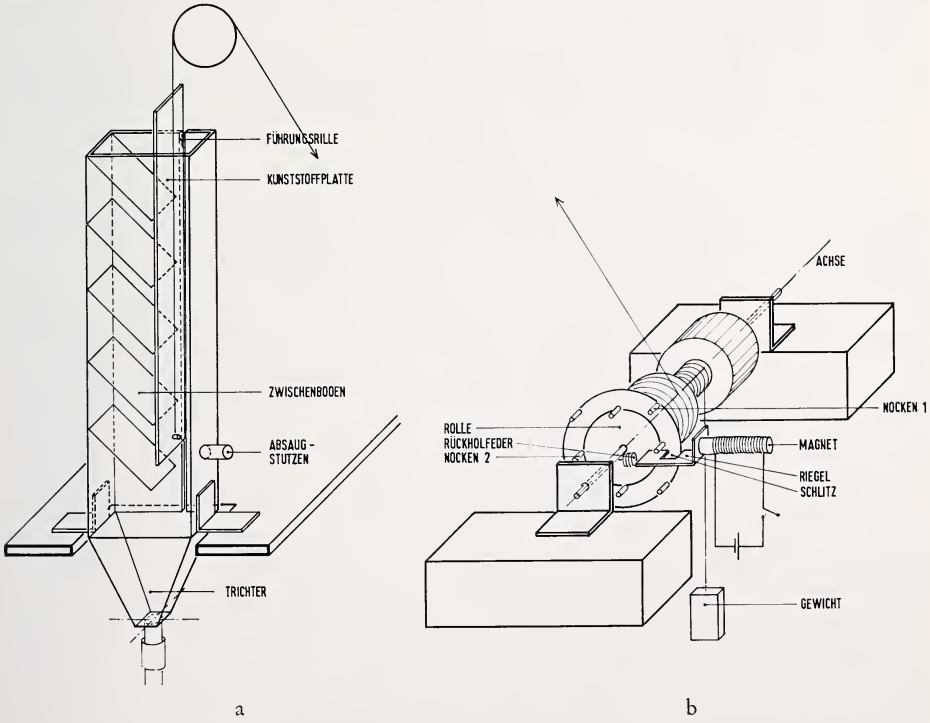

Abb. 2. Skizze der Belohnungsapparatur — *a:* Futterspeicher — *b:* Öffnungsmechanismus für den Futterspeicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Drehung der Rolle. Wird die Tür geschlossen, so wird der Elektromagnet abgeschaltet, der Riegel durch die Rückholfeder zurückgezogen, und die Rolle dreht sich so weit, bis der nächste Nocken auf dem Riegel aufliegt. Hiermit ist der Ausgangszustand wieder erreicht; die Kunststoffplatte ist genau um eine Fachbreite hochgezogen worden.

Der Futterspeicher ist 1 m über der Wahlapparatur befestigt. Sollten Duftstoffe der abgetöteten Mehlwürmer die Entscheidung der Igel beeinflussen, so müßten sie mehr als einen Meter nach unten diffundieren. Um diese mögliche Störung auszuschalten, wird an einem Ansatzstutzen Luft mit einer Wasserstrahlpumpe abgesaugt. Es entsteht auf diese Weise im Glasrohr ein Luftstrom von unten nach oben, der so der Diffusion entgegenwirkt. Im übrigen hängt über jeder Tür solch ein Futterspeicher, womit letztlich eine Beeinflussung durch die gespeicherte Belohnung sicher ausgeschlossen ist.

1.2.2. Wechsel zwischen Duft- und Luftstrom

Einleitend war schon gesagt worden, daß das Duftsignal im Laufe der Versuche nach einem Zufallsrhythmus an den drei Türen geboten werden muß, während vor den zwei anderen Türen reine Luft ausströmt, um eine Ortsdressur zu verhindern. Diese Steuerung des Duftstromes wird mit drei Schaltern erreicht, von denen je einer vor jeder Tür unter dem Boden der Wahlapparatur angebracht ist. Der Schalter wurde nach Vorschlägen von Neuhaus gebaut und ist in Abb. 3 dargestellt und näher erläutert. Mit ihm ist ein Regeln der Duft- und Luftströme möglich, ohne daß Stauungen und damit mögliche Anreicherungen von Duftstoffen entstehen.

Der Schalter besteht aus einem elektrischen Drehmagneten, der mit einer oben offenen Plexiglasdose verbunden ist. Die Verbindung ist jedoch nicht starr. Durch eine Führungsrille in der Dose und einen Dorn, der senkrecht mit der Achse des Drehmagneten verbunden ist (in der Skizze nicht dargestellt), macht die Dose zwar jede Drehung der Achse mit, könnte selbst aber nach oben abgenommen werden. Verhindert wird dies nur von einer Deckplatte, an die die Dose durch eine Spiralfeder angepreßt wird. So wird erreicht, daß die Dose luftdicht nach außen abgeschlossen ist.

Die Dose hat in der Mitte außerdem eine Trennwand, die einen Duft- und einen Luftstrom voneinander scheidet. Steht der Magnet nicht unter Strom, so ist die Stellung der Trennwand wie in Abb. 3a angegeben. Durch die Röhre (L) strömt reine Luft ein, geht

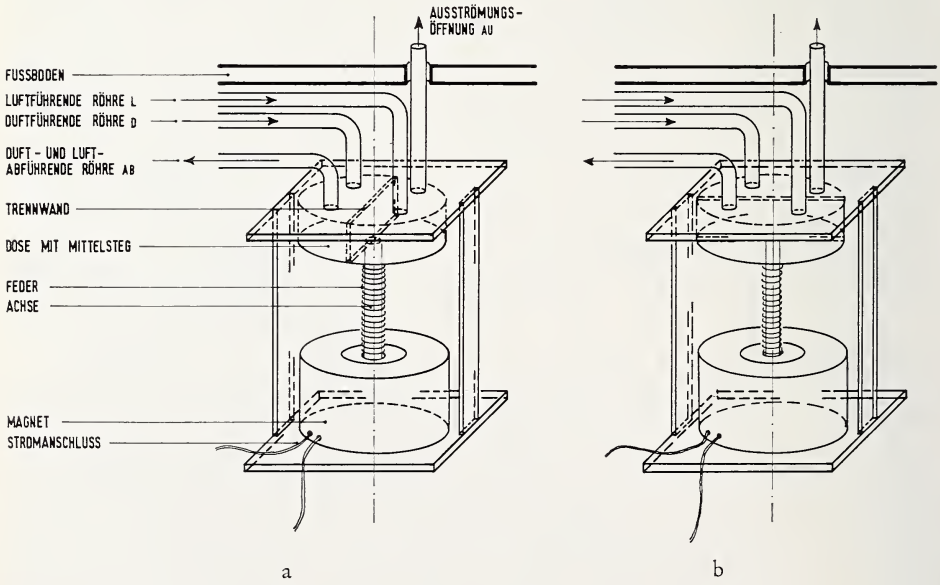

Abb. 3. Schalter zur Steuerung des Duft-Luftstromes — *a:* Stellung der Dose bei ausströmender Luft — *b:* Stellung der Dose bei ausströmendem Duft

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

durch den Luftraum der Dose und verläßt ihn über das ca. 3 cm lange Glasrohr (Au), das vor einer Tür der Duftwahlapparatur endet. Der Duftstrom fließt über das Rohr (D) in die Duftkammer und von da über die Röhre (Ab) nach außen. In dieser Stellung strömt also vor der Tür nur reine Luft aus; schließt man jedoch den Stromkreis des Drehmagneten, so wird die Achse, und damit die Dose, um 90 ° gedreht. Jetzt strömt, wie aus Abb. 3b ersichtlich, der Duft über die Duftkammer zur Ausströmöffnung vor der Tür, die reine Luft dagegen durch die Luftkammer zur Röhre (Ab) und von da ins Freie. Vor der Tür wird also jetzt ein Duftsignal gegeben.

Das Rohr (D) jedes Schalters ist über ein Verteilungsrohr und einen Hahn mit dem Olfaktometer verbunden. Über diese Hähne ist es möglich, mit Hilfe eines Strömungsmessers die Stärke des Duftstromes so einzuregeln, daß bei Betriebsstellung die Duftmenge, die pro Zeiteinheit durchfließt, an allen drei Ausströmöffnungen gleich groß ist. Für die drei Rohre (L) gilt Analoges. Sie werden mit gereinigter Luft von der Olfaktometerturbine versorgt, und die Ausströmmenge ist auch durch Hähne auf gleiche Weise einregelbar.

Der Vorteil dieser Schalter liegt auf der Hand. In kurzer Zeit (ca. 1 sec.) kann der Duftort gewechselt werden. Das Versuchstier merkt hiervon nichts und wird in seinem Suchverhalten nicht gestört. Als Nachteil dieses Schalters könnte man das Ausströmrohr (Au) betrachten, das sowohl vom Duft- als auch vom reinen Luftstrom durchflossen wird. Bei jedem Wechsel von „Duft" auf „Luft" wird ja die reine Luft zunächst mit dem Geruchsstoff angereichert, der noch in diesem Ausströmrohr vorhanden ist. Das Volumen dieses Rohrabschnittes beträgt ca. 1,5 cm^3. Es fließen pro Sekunde ca. 35 cm^3 Luft bzw. Duft durch. Der Igel ist frühestens nach 35 sec. wieder an der gleichen Tür, meist erst nach ca. 60 bis 90 sec., so daß das 800- bis 2000fache Luftvolumen durchgeflossen ist, bevor der Igel wieder zum Prüfen an dieser Tür erscheint. Damit ist eine hinreichende Verdünnung der im Rohr (Au) verbleibenden Duftstoffmenge gegeben, wenn von Duft auf reine Luft gewechselt wird. Weiterhin ist zu bedenken, daß es sich hier nicht nur um einen bloßen Verdünnungsvorgang handelt, sondern daß das im Rohr befindliche Duftvolumen jeweils aus dem Rohr gedrückt wird.

1.2.3. Steuerung der gesamten Versuchsanlage

Um der anfangs gestellten Forderung nach objektiver Auswertung der Versuchsergebnisse zu genügen, wurde die gesamte Registrierung und Steuerung aller Vorgänge in der Duftwahlapparatur automatisiert. Ein Übersichtsschaltplan ist in Abb. 4 wiedergegeben. Das Kernstück dieser Regelanlage ist eine Programmscheibe, die in 60 Sektoren unterteilt und mit einer Isolierung überzogen ist. Auf drei konzentrischen Kreisen ist an bestimmten Stellen die Isolierung entfernt, und zwar so, daß pro Sektor nur eine nicht isolierte Stelle vorhanden ist. Ob diese Stelle auf dem inneren, mittleren oder äußeren Kreis liegt, variiert nach einem Zufallssystem. Jedem dieser drei konzentrischen Kreise ist ein Schleifkontakt zugeordnet. Liegt dieser auf einer abisolierten Stelle, so wird ein Stromkreis geschlossen, der ein Relais betätigt. Dieses schaltet einen Stromkreis ein, der den Duft-Luftstromschalter in die Stellung dreht, in der Duft über die Öffnung (Au) ausströmt. Von den drei Schleifkontakten regelt jeder die Stellung eines Duftschalters, und immer wenn einer von diesen Schaltern den Duftstrom durch die Röhre (Au) passieren läßt, stehen die beiden anderen Schalter so, daß nur reine Luft entströmt. Mit einem elektrischen Impuls — von durchaus unterschiedlicher Länge — kann die Scheibe um einen Sektor weitergedreht werden. Dieser Impuls wird immer dann dem Programmsteuerungsgerät zugeführt, wenn der Igel durch die Klappe am Ende des Futterplatzes läuft und einen Kontakt schließt, der so lange geschlossen bleibt, bis der Igel die Klappe entweder passiert hat oder zurückgeht und sie wieder fallen läßt. In jedem Fall wird die Scheibe um einen Sektor weitergedreht. Auf den ersten Blick sehen die Variationsmöglichkeiten an dem Programmsteuerungsgerät sehr gering aus; denn nach 60 Änderungen beginnt ja wieder das gleiche Programm. Die Variationsmöglichkeiten können aber von Versuchstag zu Versuchstag dadurch stark erweitert werden, daß jeder Schleifkontakt einem anderen Schalter zugeordnet wird, so daß der Schleifkontakt auf dem äußeren Kreis nicht immer den rechten Schalter, sondern auch einmal den linken oder mittleren Schalter steuert. Weiterhin ist es möglich,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

mit dem Kontakt in verschiedenen Sektoren zu beginnen, z. B. an einem Tag in Sektor 20, am nächsten Tag in Sektor 53. Als letzte Änderung ist ein Austausch der Kontaktplatte gegen eine mit anderer Zufallsfolge der abisolierten Stellen möglich. Durch diese große Vielfalt erscheint es unmöglich, daß der Igel lernen kann vorauszusehen, an welcher Tür der Duft ausströmen wird.

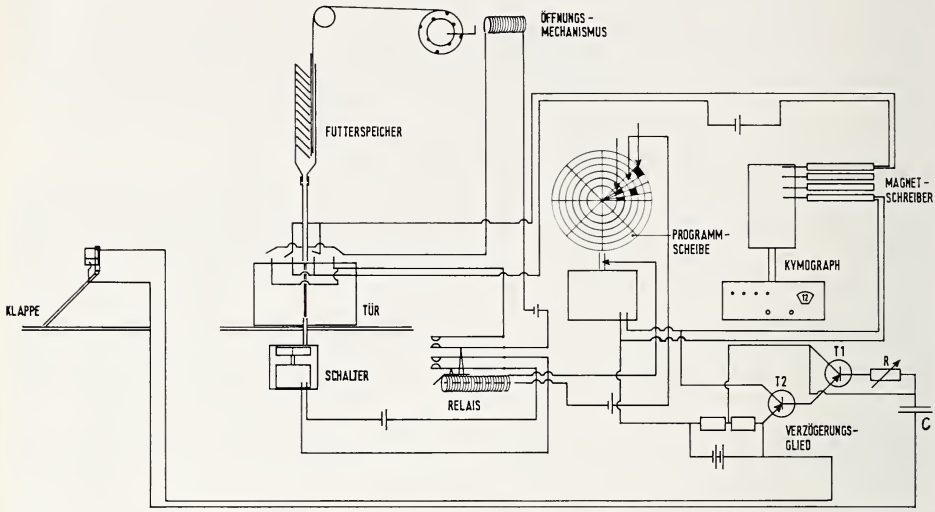

Abb. 4. Schaltplan zur Wahlapparatur. Zur besseren Übersicht sind nur die Steuereinrichtungen für eine Tür und einen Futterplatz ausgezeichnet

Durch diese Programmsteuerung ist es außerdem möglich, nur für die Tür die Belohnungsvorrichtung einzuschalten, vor der Duft ausströmt; denn nur in diesem Fall ist das Relais eingeschaltet, und es kann über einen zweiten Kontakt gleichzeitig der Stromkreis für die automatische Belohnung geschlossen werden.

Will man den Versuchsablauf unabhängig von der Beurteilung durch einen Beobachter machen, so muß noch registriert werden, zu welchem Zeitpunkt der Igel welche Tür öffnet. Zu diesem Zweck ist an den Türen ein weiterer Kontakt angebracht, der geschlossen wird, sobald der Igel die Tür um mehr als einen bestimmten Winkel aufstößt, unabhängig davon, ob es sich um eine „richtige" oder „falsche" Wahl handelt. Dieser Kontakt schließt den Stromkreis für einen Magnetschreiber, der auf einem Rußkymographen das Öffnen dieser Türen aufzeichnet. Außerdem erweist es sich als notwendig, auch jedesmal zu registrieren, ob der Programmschalter weitergedreht wird oder nicht. Dies ist deshalb wesentlich, weil der Igel manchmal die Klappe hochhebt, dann wieder fallen läßt, erneut hochhebt und schließlich durchläuft. Es wird hierbei also die Programmscheibe um zwei Sektoren weitergedreht, und ohne eine Registrierung des Weitertransportes würde man nur eine Änderung der Kontaktstellen um einen Sektor annehmen.

Das mehrmalige Anheben der Klappe kurz hintereinander bringt noch eine weitere Schwierigkeit mit sich. Die Drehgeschwindigkeit des Kymographen ist so eingestellt, daß in drei Stunden eine volle Umdrehung erreicht wird. Dadurch ist auch die maximale zeitliche Auflösungsgenauigkeit festgelegt. Kürzere Zeiten als ca. 8 sec werden nicht mehr getrennt registriert, sondern die Striche des Magnetschreibers fallen dann übereinander. Um dies zu verhindern, muß ein zweiter Weitertransport der Programmscheibe in weniger als 8 sec unterbunden werden. Technisch läßt sich das relativ einfach mit einem R-C-Glied lösen, das über den Steuertransistor T_1 den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Leistungstransistor T_2 noch so lange leitend macht, bis sich der Kondensator entladen hat. Über den Leistungstransistor bleibt dann der Stromkreis zum Weitertransport der Programmscheibe geschlossen. Da ein wiederholtes Verstellen der Programmscheibe um einen Sektor immer nur möglich ist, wenn die Stromzufuhr vorher unterbrochen war, kann erst nach dem Entladen des Kondensators ein erneuter Weitertransport ausgelöst werden. Ist der Widerstand, über den sich der Kondensator entlädt, in seiner Größe regelbar, so ist in gewissen Grenzen eine feste Zeit einstellbar, in der die Programmscheibe nicht durch einen neuen Stromimpuls beim Anheben der Klappe weiterbewegt werden kann.

Notiert man am Anfang den Sektor, in dem die Kontaktfedern stehen, so kennt man die Reihenfolge, in der die Türen zu öffnen sind, um vollkommen richtig zu wählen. Vergleicht man damit nun die Reihenfolge, in der die Türen tatsächlich geöffnet wurden, so kann man den Prozentsatz der Richtig- und Falschwahlen ermitteln. Ebenso läßt sich feststellen, ob vorher oder nachher noch eine andere Tür geöffnet wurde, und welche Zeit der Igel für einen Durchgang benötigte.

2. Versuchstiere

Sämtliche Igel, mit denen die Vorversuche und die Schwellenbestimmungen durchgeführt wurden, sind Wildfänge aus Hamburg, Hamburgs Umgebung und Erlangen.

Die Igel wurden in einem Zimmer des Zoologischen Instituts in ca. 1×0,6 m großen Boxen gehalten, deren Boden mit Torfmull bedeckt war. Diese Igel werden im folgenden kurz mit I_1, I_2, I_3 und I_4 bezeichnet:

I_1, ein männliches Tier, wurde im Juli 1968 gefangen, I_2, männlich, im September 1968, I_3, ebenfalls männlich, im August 1969 und I_4, ein weibliches Tier, im September 1969.

I_1, I_2 und I_4 waren große Tiere und zwischen 800 und 1200 Gramm schwer; I_3 war wesentlich kleiner und wog ca. 650 Gramm. Die Igel wurden täglich nach den Versuchen gefüttert. Sie erhielten kleingehacktes, mageres Rindfleisch oder Herz, eine Schale Milch und ab und zu ein unter die Milch gerührtes Ei. Im Abstand von ca. vier Wochen wurden ihnen einige Tropfen Multibionta verabreicht.

3. Vorversuche

Die frisch gefangenen Igel I_1, I_2 und I_4 blieben zunächst ungestört in ihren Boxen. Sie fraßen anfangs nichts, und erst nach ca. drei Tagen nahmen sie während der Nacht Milch und kleine Fleischstückchen an. Sehr schnell legten die Igel jedoch ihre Scheu ab und fraßen bald auch in Anwesenheit eines Beobachters. Nach wenigen Tagen ließen sie sich anfassen, ohne daß sie sich zusammenrollten, und gut 14 Tage bis 3 Wochen später fraßen sie Mehlwürmer aus der Hand. Jetzt schien der Zeitpunkt erreicht, in dem mit der Dressur in der Versuchsapparatur begonnen werden konnte.

Für alle vier Igel verlief nun die Dressur ungefähr gleich, nur wurde Igel 3 vormittags dessiert, die anderen lernten zwischen 20.00 und 24.00 Uhr. Hatten sich die Igel an die andere Umgebung gewöhnt und liefen in der Apparatur umher, so wurden zwei Türen geschlossen. Die Tür, hinter der das Futter lag, blieb zunächst halb offen stehen. Die Igel stießen dann die halboffene Tür mit der Schnauze auf und drängten sich hinein.

Später wurden die Türen ganz geschlossen. Die Igel versuchten dann, eine beliebige Tür zu öffnen, was zunächst gestattet war. Der nächste Schritt bestand darin, daß die Igel die Türen gegen die Kraft der Rückholfedern öffnen mußten, was anfangs mit heftigem Kratzen an der Tür versucht wurde. Aber sehr schnell fanden die Igel heraus, daß sie nur die Nase gegen einenTürflügel drücken mußten, um das gesuchte Futter zu erhalten. Wesentliche Schwierigkeiten gab es beim Öffnen der Türen nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Am Futterplatz fraßen die Igel die Belohnung auf und wollten zunächst durch die Eingangstür zurücklaufen, die jedoch inzwischen ganz geschlossen worden war. Sie kratzten an der Tür, drehten sich mehrmals im Kreis und legten sich neben dem Futterplatz nieder. Kurz danach standen sie wieder auf, kratzten an der Tür und legten sich wieder hin. Nach ca. 10 Minuten wurden die Igel zurück in den Vorplatz gesetzt. Wieder stand eine Tür halb offen und die Igel holten sich das Futter. Wieder kratzten sie von innen an der verschlossenen Tür und legten sich hin. Dieses wiederholte sich ungefähr 20- bis 30mal an zwei Tagen, bis Igel 2 und 3 von selbst merkten, daß sie durch die Klappe aus dem Futterplatz hinauskamen. Sie liefen dann den Verbindungsgang anfangs zögernd, dann ziemlich schnell entlang zum Vorplatz.

Igel 1 und 4 lernten es nicht, die Klappe selbständig zu öffnen. Sie hoben die Klappe hoch, ließen sie fallen, krochen darunter und blieben wie in einem Versteck liegen. Erst nachdem ihnen hinter der Klappe Mehlwürmer geboten wurden, versuchten die zwei Igel, diese zu fressen, und krochen durch die Klappe. Igel 4 lernte dann ziemlich rasch durchzulaufen, während Igel 1 förmlich auf die Belohnung hinter der Klappe wartete. Erst als die Klappe ganz entfernt wurde, lief Igel 1 den vorgeschriebenen Weg, ohne zu zögern. Nach einiger Zeit wurde die Klappe wieder eingesetzt und ihr Abstand vom Boden zunächst groß gehalten, dann langsam verringert. Auf diese Weise lernte Igel I, durch die Klappe zu gehen. Aber manchmal war es noch nötig, ihm hinter der Klappe einige Mehlwürmer als Anreiz zum Durchlaufen zu bieten.

Mit dem folgenden Schritt waren die Gewöhnungsversuche an der Apparatur beendet. Die Igel durften jede beliebige Tür wie bisher öffnen, nur lief während der Versuchszeit die Turbine des Olfaktometers, um die Igel an das surrende Geräusch zu gewöhnen, von dem die Igel aber nach wenigen Minuten überhaupt keine Notiz mehr nahmen. Gleichzeitig wurde auch die automatische Belohnung in Betrieb genommen. Beim Öffnen der Tür gab es, bevor das Futter fiel, jedesmal einen Knacklaut, der davon herrührte, daß der Riegel des Öffnungsmechanismus der Belohnungsapparatur auf den Metallkern des Elektromagneten schlug, wenn dieser unter Strom gesetzt wurde. Mit kleinen Schaumstoffplättchen wurde das Geräusch weitgehend gedämpft; es blieb jedoch deutlich vernehmbar. Doch dieser Laut beeinträchtigte die Igel nach ganz kurzer Zeit ebensowenig wie das Turbinengeräusch.

4. Dressur

Die Versuche wurden täglich ab 20.00 Uhr mit den Igeln 1, 2 und 4 durchgeführt. Der Raum war nur schwach erleuchtet, wodurch den Lichtverhältnissen der Dämmerung entsprochen wurde. Da Igel 3 vormittags immer wach war und in seiner Box umherlief, wurde er anfangs vormittags dressiert. Später wurde die Dressur jedoch auch auf den Abend verlegt. Nach Herter (1938) erreicht die Aktivität der Igel ein Maximum gegen 18.30 Uhr. Gegen 23.00 Uhr sinkt sie auf ein Minimum ab und erreicht sowohl gegen 2.00 Uhr als auch gegen 4.30 Uhr wieder ein Maximum. Alle hier dressierten Igel jedoch schliefen um 18.00 Uhr noch fest und wurden erst gegen 20.00 Uhr munter. Aus diesem Grund begann auch die Versuchszeit so spät, um Fehler, die sich auf eine nicht genügend hohe Aktivität — und damit auch auf mangelnde Konzentrationsfähigkeit — zurückführen lassen, bei der Bestimmung der Riechschwellen auszuschließen.

Außerdem wurde versucht, die Raumtemperatur bei ca. 20°—22° konstant zu halten. Dies gelang nicht immer. Als Minimal- und Maximalwerte wurden während der gesamten Versuchszeit Temperaturen zwischen 18° und 27° gemessen. Auf die Luftfeuchtigkeit konnte kein Einfluß genommen werden. Sie wurde aber für jeden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tag mit einem Haarhygrometer registriert. Die Dressurversuche wurden nur von Mitte April bis Ende Oktober durchgeführt. Während des Winters konnten die Igel ihren regulären Winterschlaf halten. Es gelingt zwar, die Igel durch erhöhte Zimmertemperatur, nach HERTER (1934) über 17°, am Winterschlaf zu hindern, dennoch wurde eine Begrenzung der Versuche auf den obenerwähnten Zeitraum für sinnvoll erachtet.

Man nimmt allgemein an, daß der Winterschlaf zumindest teilweise endokrin gesteuert ist (HERTER 1956; SMIT-VIS 1961/62; DUBOIS 1967 u. a. m.). Möglicherweise kann die Riechleistung hiervon beeinflußt werden, was die Ergebnisse verfälschen würde. Außerdem kann die Untersuchung auch mittelbar durch eine wesentlich geringere Aktivität beeinflußt werden.

Im Winter 1970/71 wurden, nach Abschluß der Versuche, die Igel bei einer Raumtemperatur von ca. 20° gehalten. Ohne quantitative Messungen anzustellen, konnte doch beobachtet werden, daß eindeutig eine Aktivitätsminderung im Winter eintritt. Weiterhin konnte festgestellt werden, daß bei drei von vier Igeln — trotz einer Zimmertemperatur von 20° — an manchen Tagen im Herbst und Winter die Körpertemperatur ungefähr auf Raumtemperatur absank.

Bei der Dressur durften sich die Igel in der Apparatur völlig frei bewegen, nur wurden sie daran gehindert, Türen aufzustoßen, vor denen kein Duft geboten wurde. Diese Türen wurden zugehalten, und wenn der Igel sie trotzdem mit Scharren oder Stoßen öffnen wollte, wurde er bestraft. Die Strafen wurden unterschiedlich stark gesetzt und auf die jeweilige Situation abgestimmt. Sie erfolgten entweder durch verschieden starke Zischlaute, kurze, leichte Schläge mit einem Glasstab auf die Schnauze oder durch eine Kombination beider Möglichkeiten. Als Bestrafung wurde weiterhin ausprobiert, ob nicht auch die Erfolglosigkeit der Bemühungen als negatives Dressurmerkmal allein ausreichte. Der Igel durfte dann minutenlang ungestraft an der falschen Tür kratzen, dabei blieb aber die Tür fest verschlossen. An anderen Tagen durfte er die Tür ungehindert öffnen, nur bekam er an den duftfreien Türen kein Futter. Diese Dressurversuche waren recht langwierig, und es gelang nur, die Igel 1, 2 und 3 so abzurichten, daß mit ihnen Schwellenbestimmungen durchzuführen waren. Bis der nötige Dressurstand erreicht war, waren etwa 1500—2000 Versuche abgelaufen, d. h. der Igel hatte ebenso viele Rundgänge durch die Apparatur ausgeführt. Igel 4 lernte — obwohl 2000 Versuche durchgeführt wurden — nicht, die Aufgabe zu begreifen, so daß die Versuche mit ihm abgebrochen wurden.

Gewöhnlicherweise lief der Igel an der Wand entlang bis zu den Türen, bog nach rechts ein und suchte die einzelnen Türen ab. Begünstigt wurde dieses Verhalten einmal durch den Versuchsaufbau, der eine Laufrichtung im Uhrzeigersinn teilweise zwingend vorschreibt und eine Ergänzung des Weges zu einem Rundgang nahelegt, zum anderen durch das thigmotaktische Bestreben der Igel, an einer Wand entlangzulaufen. Er versuchte dann, irgendeine Tür zu öffnen. War es die richtige, so fraß er die drei bis vier herabfallenden Mehlwürmer, wobei er meist mit den Hinterpfoten die Tür offenhielt. Hatte er aufgefressen, drehte er sich um 180° und wollte durch die jetzt zufallende Tür wieder zurück. Anfangs kratzte er noch an der Tür, merkte aber bald, daß dies erfolglos war. Nach gründlicher Kontrolle der Futterschale lief er zur Klappe, schob sich durch und rannte dann schnell den Gang entlang zurück zum Vorplatz. Hatte er falsch gewählt und wurde die Tür verschlossen gehalten, wollte er sie mit Gewalt öffnen. Er kratzte, stieß mit der Schnauze, lief mit den Vorderbeinen an der Tür hoch und drückte sich mit dem ganzen Körpergewicht gegen die Tür. Da er nicht weiterkam, versuchte er es an einer zweiten Tür. Handelte es sich hier auch um eine Falschwahl, zeigte er das gleiche Verhalten. Meist kehrte er zur ersten Tür zurück und versuchte, sie erneut zu öffnen. Er konnte — besonders in der Anfangszeit der Dressur — bis zu sechsmal von einer Tür weglaufen und zu ihr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

zurückkehren. In seinem Eifer, eine falsche Tür zu öffnen, war er manchmal weder durch leichte Schläge noch durch Zischen zu stören. Auffällig war dabei, daß er meist an der linken Tür probierte, dann zur rechten lief, wieder zur linken zurückkehrte und immer die mittlere Tür überging.

Die Zahl der Versuche, die mit einem Igel pro Tag ausgeführt wurden, richtete sich stark nach den Besonderheiten der Igel. Igel 1 lief stets recht langsam, kam auch an den Türen nie so in Erregung wie z. B. Igel 3. Er verlor auch ziemlich schnell die Lust, und es waren mit ihm kaum mehr als 30 Versuche pro Tag zu machen. Igel 2 und Igel 3 schafften an guten Tagen bis zu 80 Versuche, meist waren es aber 40—50. Der Weg von einer Tür durch den Futterplatz über den Verbindungsgang zurück zur Tür wurde oft in weniger als einer Minute zurückgelegt. Es gab aber auch Tage, an denen die Igel recht lange Zeit für diesen Weg benötigten. Sie versuchten dann, besonders in den Ecken, über die Seitenwände der Apparatur zu klettern.

Bei der hohen Zahl der Versuche mußte man annehmen, daß die Apparatur vielleicht nicht optimal geplant war und dem Lernvermögen der Igel wenig entgegenkam. Die Zeitspanne, in der sich die Assoziation Geruch/Futter bilden sollte, schien zu kurz und zu wenig intensiv zu sein. Deshalb sollte nicht nur ein Geruchsreiz zum Aufsuchen, sondern auch beim Fressen der Belohnung geboten werden. Der gleiche Duftstoff, der vor den Türen entströmte, wurde jetzt auf einem Duftstoffträger noch einmal im Futternapf angeboten. Als Duftstoffträger dienten zwei siebartig durchlöcherte Metallscheiben, zwischen denen einige Blätter Filtrierpapier lagen, auf die eine wäßrige Duftstofflösung aufgetropft wurde. Der Igel sollte so während des Fressens gleichzeitig den Duft einatmen und dann vor den Türen nach diesem Duft suchen. Die Scheibe wurde immer nach dem vollständigen Verspeisen der Belohnung entfernt. Bei Igel 1 war dieses Verfahren nicht angewendet worden, erst bei Igel 2, 3 und 4. Der Lernprozeß konnte aber auf diese Weise nicht abgekürzt werden, sondern es war für alle Igel ungefähr die gleiche Anzahl von Versuchen nötig.

Eine ebenso hohe Anzahl von Versuchen benötigte auch Herter (1933) bei seinen Farbdressuren an Igeln. Man kann deshalb annehmen, daß die lange Andressurzeit nicht durch die Versuchsanordnung, sondern durch die niedrige Lerngeschwindigkeit der Igel bedingt ist.

Die Duftstoffe, nach denen sich die Igel orientieren sollten, waren Essig-, Propion-, Butter- und n-Valeriansäure. Diese Fettsäuren wurden für die Riechschwellenbestimmung deshalb gewählt, weil in den Ausscheidungen der Beutetiere diese Geruchsstoffe sicher als Abbauprodukte enthalten sind. So scheint es sinnvoll, den Igeln aus ihrem Lebensbereich bekannte Substanzen anzubieten. Zum anderen wurden schon bei mehreren Tieren, z. B. dem Hund (Neuhaus 1953), der Ratte (Gruch 1957), dem Kammmolch (Neuhaus und Riegel 1962) und der Biene (R. Schwarz 1945), die Geruchsschwellen für diese Fettsäuren bestimmt und es ist deshalb aus vergleichenden Gründen interessant, bei denselben Geruchssubstanzen zu bleiben.

Hatten die Igel nach drei- bis viermonatiger Versuchszeit gelernt, sich in der überwiegenden Zahl der Fälle nach dem Geruchsstoff zu orientieren, so konnte die Schwellenbestimmung beginnen, indem die Duftkonzentration erniedrigt wurde. Während aller Versuche zur Schwellenbestimmung wurde sehr darauf geachtet, daß die Igel keinerlei Hinweise durch den Versuchsleiter mehr erhalten konnten. Während der Versuche konnte der Versuchsleiter den Raum verlassen. War er dennoch anwesend, was aus technischen Gründen meist notwendig war, da ja die Duftstoffkonzentration stufenweise abgesenkt werden mußte, stand er ca. 1 m von der Apparatur entfernt hinter der Einmündung des Verbindungsganges in den Vorplatz. Von hier aus konnte er zwar die gesamte Anlage und deren Funktionstüchtigkeit überwachen, konnte aber selbst nicht von den Igeln gesehen werden. Es erwies sich als vorteilhaft, wenn während der Schwellenbestimmung weitgehend auf Bestrafungen verzichtet wurde. Der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Igel war dann viel ruhiger und suchte auch viel intensiver. Jedoch konnte nicht jegliche Bestrafung unterbleiben, da die Igel dazu neigten, mehrere Türen hintereinander zu öffnen. Dies konnte zu einem gewissen Prozentsatz durchaus hingenommen werden, jedoch mußte bei einer Häufung steuernd eingegriffen werden.

Die Beobachtung durch den Versuchsleiter, zusätzlich zur automatischen Registrierung, brachte weiterhin den Vorteil, daß der Weg und das Verhalten des Igels vor den Türen wenigstens teilweise registriert werden konnte. Außerdem konnten kleine Fehler, die leicht zu falschen Interpretationen führen, schnell erkannt und beseitigt werden.

5. Schwellenbestimmung

Die Geruchsschwellenbestimmung begann mit einer weit überschwelligen Konzentration. War aus dem Verhalten des Igels zu entnehmen, daß er diese Konzentration wahrnimmt, so wurde am Olfaktometer der Geruchsstoff stärker verdünnt. Dieser Zeitpunkt wurde auf dem Kymographen von Hand vermerkt. Während der Änderung des Duftstoffes suchte der Igel weiter die Türen ab. Für ihn senkte sich von Wahl zu Wahl die Konzentration, bis sie einen neuen festen Wert erreichte. Es muß nun abgeschätzt werden, wie groß die Zeit ist, bis sich der neue Wert eingestellt hat. Das Volumen der zuführenden Rohre beträgt ungefähr 500 cm^3, und dieser Raum ist im Moment der Konzentrationsänderung noch mit stärker duftstoffhaltiger Luft gefüllt. Die in fünf Minuten durchströmende Menge Duft-Luft-Gemisch niedriger Konzentration beträgt ca. 10 000 cm^3. Somit würde eine Verdünnung um das 20fache erreicht, wenn man außer acht läßt, daß das neuhinzukommende Volumen das im Rohr vorhandene nicht verdünnt, sondern verdrängt. Da die Konzentration nie mehr als um eine Zehnerpotenz geändert wird, erscheint die geschätzte Einstellung von 5 Minuten als hinreichend lang gewählt.

Alle Wahlen, die der Igel in diesem Zeitraum trifft, werden so bewertet, als hätte er sie bei der höheren Konzentration getroffen. Wird jedoch die Konzentration erhöht, was immer dann nötig ist, wenn sich Falschwahlen zu sehr häufen, so zählen alle Versuche, die der Igel in der Übergangszeit ausführt, schon zur Beurteilung der neueingestellten, also höheren Duftkonzentration. Auf diese Weise wird vermieden, daß für den Igel eine bessere Riechleistung angegeben wird, als er tatsächlich auf Grund seiner speziellen Ausbildung des Riechsystems und seiner psychischen Eigenschaften überhaupt haben kann.

Als weitere Fehlerquelle könnte bei dieser hier beschriebenen Versuchsanordnung die eigene Spur der Igel in Frage kommen. Durch den Rundkurs kommen die Igel immer wieder an die Türen und treten Schmutz und Hautreste neben der Duftquelle ab. Hat sich dieser Vorgang einige Male wiederholt und ist die Schwellenkonzentration sehr niedrig, könnte die Fußspur der Igel den gebotenen Geruch überdecken. Um dies zu vermeiden, wird nach einigen Durchläufen die Bodenplatte vor den Türen mit Wasser abgewaschen und kurz mit heißer Luft getrocknet, so daß eine Beeinflussung in niedrigen Konzentrationsbereichen auf diese Weise ausgeschlossen scheint. Ein wesentlicher Hinweis dafür ergibt sich aus der Zahl der Richtigwahlen, die nach dem Reinigen nicht höher als vor dem Saubermachen ist. Eine völlige Beseitigung von Störgerüchen ist jedoch wegen des Eigengeruchs der Igel ohnehin nicht möglich, wenn eine einigermaßen natürliche Arbeitssituation für das Versuchstier herrschen soll. Der Störpegel in der Natur ist ja auch beträchtlich. Wesentlich ist nur, daß eine Duftstoffanreicherung durch die Fußspuren vor den Türen — bedingt durch den Rundkurs — vermieden wird.

Es kam — je nach Versuchstier — relativ häufig vor (zwischen 18 und 27 %), daß ein Igel eine Tür öffnete, wieder zurückging und eine zweite oder dritte öffnete. Jeder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

dieser Versuche wird als Falschwahl gewertet. Als richtig gewählt gilt nur, wenn der Igel allein die richtige Tür öffnete und dann keine zweite mehr. Als Beispiel ist in Tabelle 1 die Auswertung des Kymogramms vom 8. 8. 1970 wiedergegeben.

Tabelle 1

Protokoll der Versuche vom 8. 8. 1970* zur Bestimmung der Riechschwelle für Buttersäure bei Igel 3

Die Konzentrationsangaben erfolgen in Molekülen/ccm Luft

Allgemeine Angaben	Konzentration Richtig-/Falsch-wahlen	Duftort	Progr. Nr.	geöffn. Tür	Wertung	Weg des Igels vor den Türen
Igel 3	8,7 10^{12} - 7,7 10^{11}	A	29	C	f	
		B	30	B	r	
Tag: 8.8.1969	7 r 3 f	B	31	C	f	
		B	32	-	-	
Temp: 23°		A	33	A	r	
		C	34	C	r	
Luftf.: 74 %		A	35	A	r	
		A	36	A	r	
Geruchsstoff: Buttersäure		B	37	B	r	
		C	38	C	r	
		C	39	C	r	
		B	40	A B	f	
Kap. XIX	4,9 10^{10}	A	41	A	r	
		C	42	C	r	
Tausch: A C	20 r 7 f	B	43	B	r	
		C	44	C	r	
		C	45	C	r	
		A	46	C A	f	
		A	47	C	f	
		B	48	A B	f	

* Statt dieses Datums wurde in der Tabelle irrtümlicherweise der 8. 8. 1969 angegeben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Allgemeine Angaben	Konzentration Richtig-/Falschwahlen	Duftort	Progr. Nr.	geöffn. Tür	Wertung	Weg des Igels vor den Türen
		A	49	A	r	im weiteren wird nur angezeigt, wenn der Igel von der Reihenfolge
		B	50	B	r	
		B	51	B	r	
		C	52	C	r	
		B	53	B	r	
		A	54	A	r	⟶ A ⟶ B ⟶ richtig/falsch
		C	55	C	r	
		C	56	C	r	⟶ A ⟶ richtig/falsch
		A	57	A	r	
		C	58	A B	f	⟶ richtig/falsch
		B	59	B	r	abweicht
		B	60	A B	f	
		B	1	B C	f	
		C	2	C	r	
		A	3	A	r	
		B	4	B	r	
		C	5	C	r	
		C	6	C A C	f	
		C	7	C	r	
	9,0 10^9	B	8	A	f	
		A	9	A	r	
	9 r 12 f	A	10	C	f	
		A	11	A	r	
		B	12	A C B	f	
		A	13	A	r	
		C	14	B C	f	
		C	15	C	r	
		A	16	C	f	
		A	17	A	r	
		A	18	C A	f	
		A	19	B A C	f	
		C	20	C	r	
		C	21	B	f	
		B	22	A	f	
		B	23	B	r	
		C	24	A C	f	
		A	25	C	f	
		B	26	B	r	
		B	27	C	f	
		A	28	A	r	

In der Spalte 1 werden die Versuchsbedingungen notiert. Unter der Bezeichnung „Tausch" wird festgehalten, welche Programmscheibe und welcher Kontaktkreis das Duftsignal vor welcher Tür steuert. In der Spalte 2 wird jeweils in der oberen der beiden Zeilen die Konzentration des Duftstoffes in Molekülen/ccm Luft angegeben, in der unteren Zeile die Richtig- und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Falschwahlen bei dieser Konzentration. Spalte 3 bringt die Reihenfolge der Richtigwahlen, die durch die Sektorennummer, aufgeführt in Spalte 4, und den eventuellen Tausch der Steuerkontakte festgelegt ist. Spalte 5 zeigt die jeweils von den Igeln geöffnete Tür und Spalte 6 die Entscheidung, ob richtig oder falsch gewählt wurde. Wird in Spalte 5 an Stelle einer Türbezeichnung A, B oder C nur ein — angegeben, so bedeutet dies, daß durch zweimaliges Weitertransportieren der Programmscheibe eine Wahlmöglichkeit übersprungen wurde. So wird z. B. nach dem dritten Versuch durch den Igel die Klappe zweimal kurz hintereinander angehoben, so daß auf die Wahlmöglichkeit 31 sofort 33 folgt.

In der letzten Spalte wird angegeben, wie der Igel sich vor den Türen verhielt: Dies sind die Beobachtungen des Versuchsleiters; sie können nicht dem Kymogramm entnommen werden. Die Kreise symbolisieren die Ausströmöffnungen vor den Türen, die Pfeile geben die Laufrichtung an. Das Ausfüllen eines Kreises besagt, daß an dieser Tür der Duftstoff angeboten wurde. Große Kreise bedeuten: Öffnen der Türen. Die durchgezogenen Striche geben den Zeitpunkt der Konzentrationsänderung an; die unterbrochenen Linien deuten den Fünf-Minuten-Zeitraum an, der vergeht, bis sich die neue Konzentration eingestellt hat.

Nach dieser Methode wurde die Auswertung aller Kymogramme vorgenommen. Wie aus der Tabelle 1 zu ersehen ist, wählte der Igel bei Konzentrationen im Bereich von $1 \cdot 10^{13}$ — $4{,}9 \cdot 10^{10}$ Duftmolekülen/ccm Luft sehr häufig richtig. Es ergeben sich 27 Richtig- und 10 Falschwahlen, in dem Bereich von $4{,}9 \cdot 10^{10}$ bis $9{,}0 \cdot 10^{9}$ Duftmolekülen/ccm Luft 9 Richtig- und 12 Falschwahlen. Es zeigt sich deutlich, daß hier die Zahl der richtigen Wahlen wesentlich abgesunken ist und der Igel an die Grenze der Wahrnehmungsfähigkeit gelangt ist. Für eine genaue Schwellenbestimmung reichen die wenigen aufgeführten Versuche natürlich nicht aus. Eine exakte Beurteilung, ob eine bestimmte Konzentration noch gerochen werden kann oder nicht, ist nur mit Hilfe von statistischen Sicherungsverfahren möglich.

Die Intensität des Geruchs kann mit dem Olfaktometer während des Versuches geändert werden. Die genaue Berechnung der verdampften Duftstoffmoleküle wurde jedoch erst nach Versuchsende vorgenommen, einmal aus technischen Gründen, zum anderen aber auch, um hier ein Höchstmaß an Objektivität zu erreichen. Die Igel konnten so nicht durch bestimmte Erwartungen des Versuchsleiters in irgendeiner Richtung unterschwellig beeinflußt werden.

Man erhält an jedem Tag für 3 bis 5 Konzentrationsgaben die Zahl der Richtig- und Falschwahlen. Alle diese Werte werden zunächst chronologisch übersichtlich zusammengestellt und dann nach Konzentrationsklassen geordnet.

Die Klassenbreite soll einerseits so schmal wie möglich sein, andererseits müssen aber in jeder Klasse genügend Werte liegen, damit eine statistische Aussage möglich ist. Nach geeigneter Optimierung, bei der verschiedene Klassenbreiten empirisch

Tabelle 2

Einordnung der Versuchsergebnisse in bestimmte Klassen bei der Riechschwellenbestimmung für Buttersäure am Igel 3

Die Konzentrationsangaben erfolgen in: Moleküle/ccm Luft

Konzentrationsbereich	Richtigwahl	Falschwahl	Prozentsatz der Richtigwahlen
$1{,}7 \cdot 10^{14}$ — $5{,}7 \cdot 10^{13}$	26	11	70,0
$5{,}6 \cdot 10^{13}$ — $1{,}9 \cdot 10^{13}$	4	5	
$1{,}8 \cdot 10^{13}$ — $5{,}8 \cdot 10^{12}$	147	86	63,0
$5{,}7 \cdot 10^{12}$ — $1{,}9 \cdot 10^{12}$	97	58	62,5
$1{,}8 \cdot 10^{12}$ — $6{,}1 \cdot 10^{11}$	148	104	58,7
$6{,}0 \cdot 10^{11}$ — $2{,}1 \cdot 10^{11}$	91	72	55,8
$2{,}0 \cdot 10^{11}$ — $6{,}7 \cdot 10^{10}$	38	31	55,0
$6{,}6 \cdot 10^{10}$ — $2{,}3 \cdot 10^{10}$	87	67	56,4
$2{,}2 \cdot 10^{10}$ — $7{,}3 \cdot 10^{9}$	27	51	34,6
$7{,}2 \cdot 10^{9}$ — $2{,}4 \cdot 10^{9}$	11	17	

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

durchvariiert wurden, kommt man für dieses Beispiel zu einer Klasseneinteilung, wie sie in Tabelle 2 wiedergegeben ist. In dieser Tabelle ist außerdem auch die Zahl der Richtig- und Falschwahlen für jede Klasse angegeben sowie der prozentuale Anteil der Richtigwahlen an der Gesamtzahl der Versuche.

Man sieht, daß die Prozentsätze der Richtigwahlen von der Klasse $1{,}8 \cdot 13^{10}$ — $5{,}8 \cdot 10^{12}$ Moleküle/ccm Luft bis zur Klasse $6{,}6 \cdot 10^{10}$ — $2{,}3 \cdot 10^{10}$ zwar anfangs etwas fallen, dann aber ziemlich konstant bleiben. Erst bei der Klasse $2{,}2 \cdot 10^{10}$ — $7{,}3 \cdot 10^{9}$ gibt es einen starken Abfall auf einen Wert, der wenig über dem für eine Zufallswahrscheinlichkeit liegt, die 33,3 % beträgt, da ja 3 Wahlmöglichkeiten vorhanden sind. Dies legt die Vermutung nahe, daß zwischen dieser und der vorausgehenden Klasse die Schwellenkonzentration erreicht ist, bei der der Igel zwischen dem dufthaltigen Luftstrom und dem duftlosen Luftstrom gerade noch unterscheiden konnte. Die Behauptung bedarf aber noch einer statistischen Sicherung. Man kann einmal folgendes prüfen: Stimmt die Zufallswahrscheinlichkeit mit der gefundenen Verteilung der richtigen und falschen Wahlen überein? Zum anderen kann man vergleichen, ob zwischen den beiden Klassen, die stark in ihren Richtig- und Falschwahlen differieren, ein statistisch gesicherter Unterschied besteht. In beiden Fällen ist das geeignete Verfahren eine Korrelationsrechnung nach dem Vierfeldertest. Hierbei wird ein X^2-Wert errechnet, der sich nach PÄTAU (1942) in eine Wahrscheinlichkeit umrechnen läßt. Gesichert wird auf dem 3σ-Niveau.

Tabelle 3

Vierfelderschema zur statistischen Sicherung der Riechschwelle

	Richtigwahlen	Falschwahlen	
Zufallsverteilung	a = 52	b = 102	n_1 = 154
gefundene Verteilung	c = 87	d = 67	n_2 = 154
	n_3 = 139	n_4 = 169	n = 308

Tabelle 3 gibt die Aufstellung des Vierfelderschemas für die Sicherung der gefundenen Verteilung von Richtig- und Falschwahlen gegenüber einer Zufallsverteilung wieder.

Hierbei muß berücksichtigt werden, daß bei der Zufallsverteilung nicht mit Prozentsätzen, sondern nur mit Zahlen gleich großen Umfangs wie bei der Stichprobe gerechnet werden darf.

Zur Berechnung von X^2 werden die Werte aus Tabelle 2 in nachstehende Formel eingesetzt:

$$X^2 = \frac{(a \cdot d - b \cdot c)^2 \cdot n}{n_1 \cdot n_2 \cdot n_3 \cdot n_4}$$

Für die eingesetzten Zahlenwerte errechnet sich $X^2 = 16$ u $P = 6 \cdot 10^{-5}$, und damit liegt die Wahrscheinlichkeit P für ein Zufallsergebnis weit unterhalb der Grenze von $P = 0{,}0027$.

Prüft man nach dem gleichen Verfahren den Unterschied der beiden fraglichen Klassen, so ergibt sich $X^2 = 9{,}9$ und das dazugehörige $P = 0{,}0015$. Die Geruchsschwelle liegt also, nimmt man den ungünstigsten Fall an, zwischen $6{,}6 \cdot 10^{10}$ und $7{,}0 \cdot 10^{9}$ Moleküle/ccm Luft. Da aber an allen Tagen — abgesehen von einer Ausnahme — in der Klasse $6{,}6 \cdot 10^{10}$ — $2{,}2 \cdot 10^{10}$ die Wahlen noch über 50 % liegen, scheint mit der Konzentration von $6{,}6 \cdot 10^{10}$ Moleküle/ccm Luft noch nicht die Schwelle erreicht. Andererseits sinkt die Zahl der Richtigwahlen in der nächst niedrigen Klasse bei einer Konzentration um $1{,}8 \cdot 10^{10}$ so stark ab, daß es wohl gerechtfertigt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tabelle 4

Schwellenbereiche für Fettsäuren, die an den Igeln 1—3 ermittelt wurden

Zahl der jeweiligen Richtig- und Falschwahlen sowie das prozentuale Verhältnis von Richtigwahlen zu der Gesamtversuchszahl und die Wahrscheinlichkeit P

Igel	Geruchsstoff	Gerade noch überschwelliger Konzentrationsbereich	Richtig-wahlen	Falsch-wahlen	% richtig gesamt	Wahrschein-lichkeit P
1	Essigsäure	$1{,}1 \cdot 10^{12} - 2 \cdot 10^{12}$	50	40	55,5	0,0027
	Propionsäure	$8{,}1 \cdot 10^{10} - 4{,}0 \cdot 10^{11}$	55	42	56,7	0,0015
	Buttersäure	$2{,}2 \cdot 10^{9} - 1 \cdot 10^{10}$	51	23	68,9	0,00002
	Valeriansäure	$3{,}1 \cdot 10^{10} - 1{,}5 \cdot 10^{11}$	95	76	55,5	0,00004
2	Essigsäure (1969)	$4{,}1 \cdot 10^{10} - 2{,}0 \cdot 10^{11}$	66	52	55,9	0,0004
	Essigsäure (1970)	$8{,}1 \cdot 10^{11} - 4{,}0 \cdot 10^{12}$	106	112	48,6	0,0015
	Propionsäure	$3{,}1 \cdot 10^{9} - 1{,}4 \cdot 10^{10}$	122	110	52,5	0,00003
	Buttersäure	$1{,}1 \cdot 10^{9} - 5{,}0 \cdot 10^{9}$	86	86	50	0,0015
	Valeriansäure	$6{,}1 \cdot 10^{9} - 3{,}0 \cdot 10^{10}$	100	98	50,5	0,0005
3	Essigsäure	$1{,}1 \cdot 10^{11} - 4{,}9 \cdot 10^{11}$	86	58	59,7	0,000009
	Propionsäure	$1{,}1 \cdot 10^{12} - 5{,}1 \cdot 10^{12}$	102	93	52,3	0,0002
	Buttersäure	$2{,}3 \cdot 10^{10} - 6{,}6 \cdot 10^{10}$	87	67	56,4	0,00003
	Valeriansäure	$8{,}0 \cdot 10^{9} - 3{,}9 \cdot 10^{10}$	114	98	53,7	0,00001

erscheint, als Schwellenkonzentration die untere Grenze der Klasse $6{,}6 \cdot 10^{10} - 2{,}3 \cdot 10^{10}$ Moleküle/ccm Luft anzusehen.

Die Auswertung für alle vier untersuchten Fettsäuren und für alle drei Igel wird in gleicher Weise vorgenommen. Auch die Überlegungen für das Abschätzen der tatsächlichen Schwellenkonzentrationen können in analoger Weise vorgenommen werden. Jedoch konnten nicht immer genügend Versuche im unterschwelligen Bereich durchgeführt werden, da der Eifer des Versuchstieres schnell erlahmte und sich auch an den nachfolgenden Tagen bei höheren Konzentrationen entweder Desinteresse oder Unsicherheit zeigte. In manchen Fällen wurde deshalb darauf verzichtet, in einem unterschwelligen Bereich so viele Werte zu sammeln, daß eine statistische Sicherung durch Gegenüberstellung der Werte bei unterschwelligen und gerade noch überschwelligen Riechversuchen erreicht wird.

Die Ergebnisse der Riechschwellenbestimmung an den drei Igeln für die untersuchten Fettsäuren sind in Tabelle 4 wiedergegeben.

Bei der Beurteilung der Ergebnisse muß berücksichtigt werden, daß mit aller Sorgfalt versucht wurde, sich der Geruchsschwelle zu nähern, aber nur in relativ seltenen Fällen der Igel ein Optimum an Riechleistung erbringen konnte. Mit dem Igel 2 wurden für Buttersäure 992 Versuche angestellt. In anderen Fällen lagen die Versuchszahlen pro Igel und pro Geruchsstoff noch wesentlich höher. So

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

absolvierte Igel 3 1707 Versuche, bevor die Riechschwelle für Propionsäure angegeben werden konnte. Insgesamt wurden weit mehr als 10000 Versuche angestellt — ungeachtet der Versuche, die nötig waren, um den Igeln ihre Aufgabe beizubringen. Für diese Andressuren müssen auch mehr als 10000 Versuche gerechnet werden.

Da die Fragestellung auf die beste Riechleistung abzielt, muß als Riechschwelle bei Igeln die unterste wahrnehmbare Schwelle beim besten Igel gewertet werden.

6. Diskussion

In Abb. 5 werden die für die drei Igel ermittelten Riechschwellen graphisch in Abhängigkeit von der C-Atomzahl dargestellt. Im Prinzip zeigen die Kurven alle den gleichen Verlauf. Die Schwellenkonzentration ist am höchsten bei Essigsäure, wird niedriger bei Propionsäure, hat ein Minimum bei Buttersäure und steigt bei Valeriansäure wieder an. Für diesen Kurvenverlauf gibt es nur zwei Ausnahmen, nämlich bei Igel 3 für Propionsäure und Buttersäure. Der Wert für Propionsäure liegt höher als der für Essigsäure, der Wert für Buttersäure höher als der für Valeriansäure. Es stellt sich die Frage, wodurch dieses abweichende Verhalten zustande kommt. Die Dressuren für alle drei Igel begannen immer mit Propionsäure als Duftstoff, und das starke Abweichen von Igel 3 könnte mit zu geringem Dressurstand erklärt werden. Dagegen spricht allerdings, daß vom 23. 9. bis 26. 9., nachdem für ihn alle Schwellenkonzentrationen bestimmt worden waren, noch einmal versucht wurde, ob er nicht doch noch bei Propionsäure eine bessere Leistung erreichen könnte; Tabelle 5 zeigt die Dressurergebnisse.

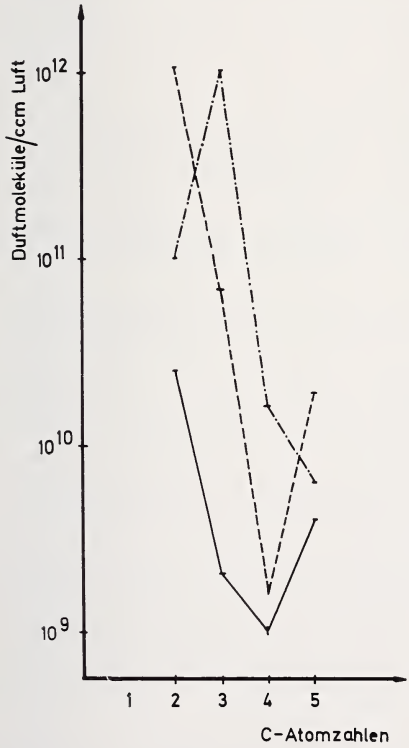

Abb. 5. Graphische Darstellung der Riechschwellen, die für die Igel 1—3 ermittelt wurden, in Abhängigkeit von der C-Atomzahl der Geruchsstoffe

Igel 1 — · — · — · — · — · — · —
Igel 2 ————————————
Igel 3 — — — — — — — — — —

Solange die Konzentration über $1 \cdot 10^{12}$ Moleküle/ccm Luft bleibt, sind 63,6 % der 77 Versuche Richtigwahlen, sinkt sie unter $1 \cdot 10^{12}$ Moleküle/ccm Luft, werden nur noch 44,2 % der 95 Versuche richtig beantwortet. Dies zeigt, daß Igel 3 auch bei gutem Dressurstand nicht besser die duftgezeichneten Türen findet als drei Monate zuvor. Gleiches läßt sich für den Buttersäurewert zeigen. Auch hier konnte bei einer Kontrolle der Schwellenwerte zwei Monate nach der entsprechenden Schwellenbestimmung keine bessere Leistung erzielt werden. Man muß wohl in diesen beiden Ausnahmen individuelle Abweichungen sehen, die vielleicht mit weniger großer Attraktivität des Propion- und Buttersäuregeruchs für Igel 3 erklärt werden können. Noch eine Besonderheit ist aus Tabelle 4 ersichtlich. Für die Igel 1 und 2 waren bei der Schwellenbestimmung für Essigsäure 1969 zu wenig Werte erhalten worden, um definitive Auskunft über die Riechschwelle bei ihnen geben zu können. Aus diesem Grund wurden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tabelle 5

Ergebnisse einer erneuten Schwellenbestimmung für Propionsäure am Igel 3 in der Zeit vom 23. 9. bis 26. 9. 1970

Konzentrationsangaben in Moleküle/ccm Luft

	Datum	Konzentration	Richtigwahlen	Falschwahlen
	23. 9. 70	$4{,}7 \cdot 10^{12}$	10	5
		$2{,}7 \cdot 10^{11}$	10	9
	24. 9. 70	$2{,}0 \cdot 10^{12}$	14	8
		$2{,}5 \cdot 10^{11}$	4	11
		$5{,}6 \cdot 10^{11}$	13	12
Igel 3	25. 9. 70	$2{,}6 \cdot 10^{12}$	3	2
		$2{,}6 \cdot 10^{11}$	8	12
		$3{,}0 \cdot 10^{12}$	7	5
	26. 9. 70	$3{,}3 \cdot 10^{12}$	11	6
		$4{,}1 \cdot 10^{11}$	7	10
		$3{,}5 \cdot 10^{12}$	4	2

im Mai und Juni 1970 erneut Schwellenbestimmungen mit Essigsäure durchgeführt. Für Igel 1 waren 1969 zu wenig Werte ermittelt worden, um einen Vergleich mit den Werten von 1970 anzustellen. Bei Igel 2 war 1969 zwar noch nicht mit Bestimmtheit die unterste Grenze erreicht worden, denn in der Klasse $4{,}1 \cdot 10^{10}$ bis $2{,}0 \cdot 10^{11}$ hatte der Igel bei 118 Versuchen noch 66mal richtig gewählt. Dieser Wert kann auf dem 3σ-Niveau gesichert werden. 1970 dagegen gelang es nicht, obwohl 439 Versuche unterhalb der Konzentration von $4 \cdot 10^{12}$ Moleküle/ccm Luft durchgeführt wurden, einen niedrigeren Bereich als $8{,}1 \cdot 10^{11} - 4{,}0 \cdot 10^{12}$ zu erreichen. Das Ergebnis kann nur knapp unterhalb des 3σ-Niveaus gesichert werden. Zur Erklärung dieser Unstimmigkeit muß auf das Wahlverhalten während dieser Zeit kurz eingegangen werden.

1969 wurde dem Igel 2 146mal bei Tür A, 141mal bei Tür B und 131mal bei Tür C Duft geboten. Von diesen 418 Versuchen wählte der Igel 214mal falsch, davon 87mal bei A, 53mal bei B und 72mal bei C. Es zeigt sich eine leichte Bevorzugung der Türen A und C. 1970 aber, nach der Winterruhe, wählte Igel 2 von 445 falschen Versuchen allein 258mal bei A falsch und nur 82mal bei B und 105mal bei C. Offensichtlich überlagert sich hier dem Wahlverhalten eine starke Ortsstetigkeit, so daß das Resultat zu höheren Werten verfälscht wird. Es ist daher berechtigt, den niedrigeren Wert von 1969, bei dem die Ortsstetigkeit fast gänzlich ausgeschlossen ist, als Schwellenwert für Essigsäure einzusetzen.

Vergleicht man nun die Riechschwellen, die für Menschen (Passy 1896; Skramlik 1948; Goldenberg 1967), Hunde (Neuhaus 1953 und 1957), Ratten (Gruch 1957) und Igel bestimmt wurden, so zeigt sich im Vergleich der Schwellenkonzentration verschiedener Fettsäuren bei gleichen Tierarten stets ein ähnliches Bild. Am niedrigsten ist die Riechschwelle bei Buttersäure, und sie steigt sowohl bei Fettsäuren mit höheren als auch mit niedrigeren C-Atomzahlen wieder an (Abb. 6).

Die Absolutwerte differieren bei verschiedenen Arten jedoch erheblich. Nach dem hier ermittelten Befund und den Ergebnissen von Goldenberg (1967) riechen Igel nicht wesentlich besser als Menschen. Bei Propionsäure beträgt der Unterschied ungefähr das zehnfache, bei Buttersäure nur das zweifache.

Adrian untersuchte 1942 elektrophysiologisch die Reaktionen des Bulbus olfactorius und des Lobus pyriformis beim Igel auf Geruchsreize. Er fand, daß bei reiner Luft und schwachen Düften die gleichen Potentialschwankungen ableitbar waren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

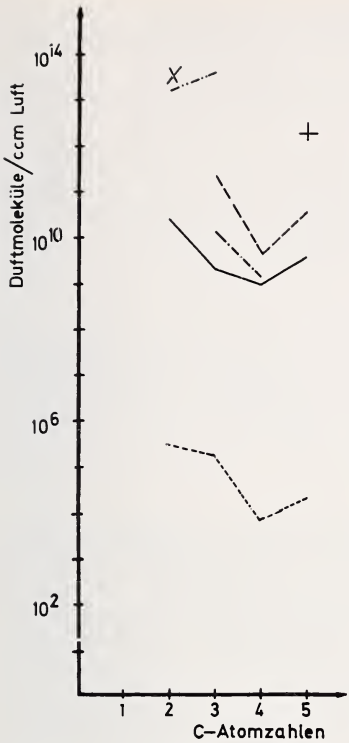

Abb. 6. Graphische Darstellung der Riechschwellen, die für Menschen (von SKRAMLIK, GOLDENBERG und PASSY)[1], Hunde (von NEUHAUS)[2], Ratten (von GRUCH)[3], Igel[4] ermittelt wurden.

1 — — — — , — · — · — · ×
2 - - - - - - - - - - - - - - - - - -
3 — · · — · · — · · — · · — · · — · ·
4 ———————————————

In beiden Fällen entstanden Serien von regelmäßig auftretenden großen Wellen, und erst wenn die Duftkombination vom Menschen wahrgenommen werden konnte, änderten sich die Verhältnisse, und es traten zahlreiche kleine Spikes auf. Dennoch hielt ADRIAN die Methode nicht für geeignet, Schwellenbestimmungen durchzuführen. Jedoch mag dieser Befund auch ein gewisser Hinweis darauf sein, daß unter Umständen die Riechleistung zwischen Mensch und Igel nicht allzu sehr differiert.

Im Vergleich mit Ratten ist das Riechvermögen der Igel schon wesentlich besser; so differieren hier die Schwellen für Essigsäure um das 100-, für Propionsäure um mehr als das 10000fache. Die Werte für Valeriansäure sind nicht ganz vergleichbar, da GRUCH (1957) die Schwellen für iso-Valeriansäure bestimmte, in der vorliegenden Arbeit aber die Schwelle für n-Valeriansäure ermittelt wurde. Die angegebene Größenordnung für das Riechvermögen der Ratten wird gefestigt durch die Untersuchungen von EAYRS und MOULTON (1960), die die Riechschwellen bei Ratten für verschiedene Alkohole bestimmten. Drückt man ihre Konzentrationsangaben in Moleküle pro Raumeinheit aus, so ergibt sich z. B. für Äthanol ein Schwellenwert von $5.9 \cdot 10^{14}$ Moleküle/ccm Luft und für Butanol von $1{,}3 \cdot 10^{12}$ Moleküle/ccm Luft. Bei der Umrechnung wurde angenommen, daß in unmittelbarer Nähe der Geruchsstofflösung sich ein Gleichgewicht zwischen dem dampfförmigen und dem gelösten Geruchsstoff eingestellt hatte.

Ganz andere Größenbereiche von Duftkonzentrationen werden jedoch vom Hund wahrgenommen. So riecht ein Hund ungefähr 10^8mal besser als eine Ratte und ungefähr 10^4 bis 10^5mal besser als ein Igel.

Fragt man nach der Ursache für diese großen Differenzen und versucht zur Klärung anatomische und morphologische Daten heranzuziehen, so ergibt sich kein klares Bild. Einleitend war schon auf eine Arbeit von STEPHAN und ANDY (1946) hingewiesen worden, die die ungewöhnliche Größe des Bulbus olfactorius bei basalen Insektivoren und besonders beim Igel hervorhebt. Vergleicht man diese Befunde mit den entsprechenden anatomischen Verhältnissen beim Menschen, so werden die Vermutungen über ein besonders gutes Riechvermögen der Igel nur noch bestärkt. Der Mensch zeigt nach STEPHAN (1967) die stärkste Reduktion des Bulbus olfactorius unter allen Simiern auf.

Bei der Ratte untersuchten DONALDSON und HATAI schon 1931 die Größenrelationen und fanden, daß bei der Albino-Ratte der Bulbus olfactorius — je nach Alter — 2,4 bis 3,7 % vom Gesamtgewicht des Gehirns beansprucht, was einem Anteil von 3,8 bis 5,8 % am Gewicht des Vorderhirns entspricht. Für wilde norwegische Ratten im vergleichbaren Alter liegen die Werte um ca. 10 bis 12 % höher. Die Befunde von DONALDSON und HATAI sowie von STEPHAN und ANDY (1964) stehen hier in gutem Einklang mit den gefundenen Unterschieden in der Riechleistung bei Ratte und Igel. Ähnliche volumetrische Angaben über den Bulbus olfactorius des Hundes fehlen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

1970 verglichen STEPHAN und ANDY die histologischen Unterschiede im Bulbus olfactorius, im Nucleus olfactorius anterior, in der Regio praepiriformis und im Tuberculum olfactorium bei basalen Insektivoren, Prosimiern und Simiern. Für alle diese Regionen trifft ungefähr das gleiche zu, was die beiden Autoren über die Schichtung des Bulbus olfactorius feststellten. Sie schreiben:

"Whereas in the prosimians clearly defined laminae still exist, their distinctive structure is gradually lost in the progression from monkey up to man. . . . These alterations, which in the chimpanzee are confined mainly to the rostral part of the bulb, involve the whole bulb in man." (STEPHAN und ANDY 1970, S. 128.)

STEPHAN und ANDY halten dies Entwicklung für eine Regression, und wieder könnte man auf eine wesentlich schlechtere Riechleistung beim Menschen schließen.

Über den Bau des Bulbus olfactorius bei der Ratte liegen Untersuchungen von ALLISON (1953), ZEMAN (1963) und ANDRES (1965) vor. Sie beschreiben einen gut ausgebildeten Schichtenbau. Hinsichtlich des Differenzierungsgrades kann also keine, oder zumindest keine deutliche Regression des Bulbus olfactorius bei der Ratte festgestellt werden, was auf ein besseres Riechvermögen bei Ratten als bei Menschen schließen ließe. Dies widerspricht aber den Befunden sowohl von GRUCH als auch von EAYRS und MOULTON (1960).

Als letzter Vergleich zwischen morphologischer Struktur und ermittelter Leistung bietet sich die Riechfeldgröße oder besser die Zahl der Receptoren an. Hier fehlen die Werte für Ratten und Igel; für den Menschen nimmt man ein Riechfeld von 5,0 cm^2 Größe an mit $1–2 \cdot 10^7$ Receptoren (HENSEL 1966); für den Schäferhund ergeben sich bei einer Riechfeldgröße von ca. 150 cm^2 $2{,}25 \cdot 10^8$ Receptoren (WIELAND 1938; MÜLLER 1955). Diese Werte lassen sich gut mit den Befunden über die Riechschwellen bei Mensch und Hund korrelieren. Solange ähnliche Untersuchungen für die Ratte und für den Igel nicht vorliegen, ist eine Erörterung der relativ hohen Schwellenwerte für Ratten und Igel auf dieser Basis nicht gut möglich.

Nimmt man jedoch wie NEUHAUS (1957) bei der Ratte eine Gesamtzahl von $6{,}6 \cdot 10^6$ Riechreceptoren an und überträgt diesen Wert auch auf den Igel, so wäre es denkbar, daß die Zahl der Riechreceptoren der begrenzende Faktor bei der Geruchswahrnehmung ist. NEUHAUS (1957) konnte für die Biene zeigen, daß die Riechschärfe eine Funktion der Receptorenzahl ist und kommt schon damals zu dem Schluß, daß kleine Tiere, wie Igel und Ratten, schlechter riechen sollten als große mit ausgedehntem Riechfeld, obwohl sie stark gewundene Turbinalia haben.

Die unterschiedlichen histologischen Verhältnisse in den entsprechenden Riechhirnabschnitten bei Menschen, Ratten und Igeln könnten Ausdruck eines geänderten Organisationsprinzips sein, oder beim Menschen entfallen wesentliche Aufgaben bei der Auswertung der Geruchsreize. Bei den Kleinsäugern muß man wohl – bedingt durch ihre bodengebundene Lebensweise – von einem wesentlich höheren Störpegel bei der Geruchsorientierung ausgehen. Aus der Nachrichtentechnik ist bekannt, daß es eines wesentlich größeren elektronischen Aufwandes bedarf, eine einwandfreie Datenübertragung trotz hohen Störpegels zu liefern. So könnte die stärkere Strukturierung der Riechgebiete im Hirn von Ratten und Igeln auch Ausdruck für die erhöhten Anforderungen bei der Auswertung der Geruchsinformation sein.

Das steht in gutem Einklang mit der allgemeinen Annahme, daß die Hauptaufgabe des Bulbus olfactorius in der Differenzierung zwischen den einzelnen Geruchsqualitäten liegt und nicht, oder nur in geringem Maß, in der Perception geringster Duftstoffmengen. Daraus ergibt sich außerdem, daß die starke Strukturierung des Bulbus olfactorius und der primären Riechhirnfelder beim Igel eher auf ein besseres Unterscheidungsvermögen zwischen einzelnen Geruchsqualitäten hinweist als auf ein besonders gutes Perceptionsvermögen geringster Duftstoffmengen.

Ein allometrisches Wachstum des Bulbus olfactorius ist aber auch bei der Größen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

zunahme von den basalen Insektivoren zu den Simiern nicht unbedingt zu erwarten. Das Riechsystem der basalen Insektivoren leistet Bedeutendes bei einer bestimmten absoluten Größe. Es ist schwer einzusehen, warum bei gleichen Anforderungen an dieses System bei einer Zunahme der Körpergröße — die wohl eine Vergrößerung des Gehirns bedingen kann — auch eine allometrische Vergrößerung des Riechsystems folgen muß.

Gegen ähnliche Riechschwellen bei Menschen und Igeln spricht also nur die absolute Verkleinerung des Bulbus olfactorius beim Menschen im Vergleich mit den basalen Insektivoren, die Stephan und Andy (1964) feststellten.

Danksagung

Ich möchte mich für die Themenstellung und sein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit bei Herrn Professor Dr. W. Neuhaus bedanken. Weiterhin möchte ich meinem Vater, Herrn K. H. Bretting, sowie Herrn P. Thomsen für mancherlei Hilfe beim Bau der Versuchsapparatur an dieser Stelle Dank sagen.

Zusammenfassung

1. Die Bedeutung der Riechschwellenbestimmung zur Klärung der Primärprozesse bei der Geruchswahrnehmung wird erörtert.
2. Eine Versuchsanordnung wird beschrieben, mit der die Riechschwellen bei Igeln bestimmt werden können. Das Darbieten des Geruches, die Registrierung und die Belohnung erfolgen automatisch, wodurch größtmögliche Objektivität in der Beurteilung erreicht wird.
3. Mit mehr als 20 000 Versuchen wird die Riechschwelle für vier Fettsäuren an drei Igeln bestimmt. Die Schwellenwerte liegen für
   — Essigsäure bei $4{,}0 \cdot 10^{10}$,
   — Propionsäure bei $3{,}0 \cdot 10^{9}$,
   — Buttersäure bei $1 \cdot 10^{9}$ und
   — Valeriansäure bei $6 \cdot 10^{9}$ Duftmoleküle/ccm Luft.
4. Die ermittelten Schwellen werden mit denen anderer Tierarten verglichen. Es wird versucht, die Leistungsunterschiede bei Säugern mit morphologisch-anatomischen Daten des geruchsperzipierenden Systems zu korrelieren.

Summary

Determination of the Olfactory Thresholds in the Hedgehog (Erinaceus europaeus L.) for some Fatty Acids

1. The importance of the determination of olfactory thresholds is discussed to elucidate the primary processes in olfaction.
2. An experimental arrangement is described, by which it is possible to determinate the olfactory thresholds of hedgehoges. The apparatus is working automatically and it is not necessary for the supervisor to be present during the experiments. By this way the possibility is eliminated that the animal can obtain some cues from the supervisor.
3. More than 20 000 trials were carried out in order to determinate the olfactory thresholds for the hedgehog. The threshold concentrations are for
   — acetic acid $4{,}0 \cdot 10^{10}$,
   — propionic acid $3{,}0 \cdot 10^{9}$,
   — butyric acid $1{,}0 \cdot 10^{9}$,
   — valerianic acid $6{,}0 \cdot 10^{9}$ odour molecules/ccm air
4. These results are compared with those known for other animals. It is tried to correlate the differences in the olfactory perception with the morphological and anatomical differences in the olfactory system of the mammals.

Literatur

Adrian, E. D. (1942): Olfactory Reactions in the Brain of the Hedgehog. J. Physiol. 100, 459—473.

Allison, A. C. (1953): The Structure of the Olfactory Bulb and its Relationship to the Olfactory Pathways in the Rabbit and Rat. J. Comp. Neurol. 98, 309—353.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Andres, K. H. (1965): Der Feinbau des Bulbus olfactorius der Ratte unter besonderer Berücksichtigung der synaptischen Verbindungen. Z. Zellforsch. **65**, 530—561.

Ashton, F. H.; Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1957): Olfactory Acuity in the Dog. Nature **179**, 1069—1070.

Becker, R. F.; Markee, J. E.; King, J. E. (1957): Studies on Olfactory Acuity in Dogs (1). Discriminatory Behaviour in Problem Box Studies. British J. Animal Behaviour **5**, 94—103.

Davies, J. T. (1953): Olfactory Stimulation; Some Ideas and Possible Model Systems, Intern. Perfumer **3**, 17—22.

— (1959): The Role of Absorption and Molecular Morphology in Olfaction: The Calculation of Olfactory Thresholds. Biol. Bull. **117**, 222—238.

— (1965) A Theory of the Quality of Odours. J. Theor. Biol. **8**, 1—7.

Davies, J. T.; Taylor, F. H. (1957): Molecular Shape, Size and Absorption in Olfaction. Second. Intern. Conference on Surface Activity, Vol. **IV**, 329—340.

Dethier, V. G. (-952): The Limiting Mechanismen in Tarsal Chemoreception. J. General Physiol. **35**, 55—65.

Dimelow, E. J. (1963) The Behaviour of the Hedgehog *(Erinaceus europaeus)* in the Routine of Life in Captivity. Proceedings of the Royol Society London, 281—289.

Donaldson, H.; Hatai, S. (1931): On the Weight of the Paits of the Brain and on the Percentage of Water in them according to Brainweight and to Age in Albino and in Wild Norway Rats. J. Comp. Neurol. **53**, 263—307.

Dubois, P.; Girod, C. (1967): Observations sur l'ultrastructure des cellules antehypophysait chez le Herisson *(Erinaceus europaeus)* durant la periode hivernale. C. R. Soc. Biol. **161**, 813—816.

Eayrs, J. T.; Moulton, D. G. (1960): Studies in Olfactory Acuity I and II. Measurement of Olfactory Thresholds in the Rat. Quart. J. of Exp. Psychol. 90—98 and 99—109.

Ehrensvärd, G. (1942): The Primary Processes in the Stimulation of Chemoreceptors. Acta Physiol. Scand. **3**, Suppl. 9, 1—151.

Feussner, D. (1920): Noch etwas über den Igel. Dt. Jägerztg. **75**.

Goldenberg, D. M. (1967): Geruchswahrnehmung und Schwellen von Duftgemischen bei Menschen. Hals-Nasen-Ohrenheilkunde. Zwanglose Schriftenreihe, hrg. von Prof. Dr. Hermann und Prof. Dr. H. Jacobi, Heft 19.

Gruch, W. (1957): Über die Riechfähigkeit bei Wanderratten. Zool. Jahrbücher, Abt. Allg. Zool. und Physiol. **67**, 65—80.

Hager, H. (1954): Die Cytoarchitektonik des Bulbus olfactorius des Igels. Säugetierkundl. Mitt. **2**, 8—15.

Hensel, H. (1966): Allgemeine Sinnesphysiologie. Hautsinne, Geschmack, Geruch. Lehrbuch der Physiologie. Springer-Verlag, Heidelberg.

Herter, K. (1933): Dressurversuche mit Igeln. 1) Orts-, Helligkeits-, Farbdressuren. Z. vergl. Physiol. **18**, 481—515.

— (1934): Körpertemperatur und Aktivität beim Igel. Z. vergl. Physiol. **20**, 511—544.

— (1938): Die Biologie der europäischen Igel. Monographien der Wildsäugetiere, Bd. V, Leipzig.

Lindemann, W. (1951): Zur Psychologie des Igels. Z. Tierpsychol. **8**, 224—251.

Moncrief, R. W. (1954): The characterisation of Odours. J. Physiol. **125**, 453—465.

Müller, A. (1955): Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. Z. Zellforsch. **41**, 335—350.

Neuhaus, W. (1953): Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—552.

Neuhaus, W.; Müller, A. (1954): Das Verhältnis der Riechzellenzahl zur Riechschwelle beim Hund. Die Naturwissenschaften **41**, 237.

Neuhaus, W. (1955): Die Form der Riechzellen des Hundes. Die Naturwissenschaften **42**, 374—375.

— (1956): Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhältnis zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258.

— (1957): Unterschiede in der Riechschärfe bei Hunden. Z. vergl. Physiol. **40**, 65—72.

Neuhaus, W.; Riegel, H. (1962): Das Geruchsvermögen der Kammolche in Luft. Z. vergl. Physiol. **46**, 163—168.

Neurath, H. (1949): Über die Leistung des Geruchssinnes bei Elritzen. Z. vergl. Physiol. **31**, 609—626.

Passy, I. (1896): Revue générale sur les sensations olfactives L'Année Psychol. **2**, 363—410.

Pätau, K. (1942): Eine neue X^2-Tafel. Z. Vererb. Lehre **80**, 558—564.

Pfeiffer, W. (1969): Der Geruchssinn der Polypteridae. Z. vergl. Physiol. **60**, 151—164.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Schneider, D.; Kasang, G.; Kaissling, K. E. (1968): Bestimmung der Riechschwelle von *Bombyx mori* mit Tritium markierten Bombykol. Naturwissenschaften **55**, 395.
Schwarz, R. (1955): Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **37**, 180—210.
Seifert, K. (1970): Die Ultrastruktur beim Riechepithel. Norm. und Pathol. Anat. **21**.
Skramlik, E. v. (1948): Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen, Pflügers Arch. Physiol. **249**, 702—716.
Smit-Vis, J. H. (1962): Some Aspects of the Hibernation in the European Hedgehog *Erinaceus europaeus*. Archives Nederlandaises 14, 513—592.
Stephan, H. (1967): Quantitative Vergleiche zur phylogenetischen Entwicklung des Gehirns der Primaten mit Hilfe von Progressionsindices. Mitteilungen aus der Max-Planck-Gesellschaft **2**, 63—86.
Stephan, H.; Andy, O. J. (1964): Quantitative Comparisons of Brain Structure from Insectivores to Primates. Am. Zoologist 4, 59—74.
— Andy, O. J. (1970): The Allocortex in Primates. The Primate Brain. Advances in Primatol. Vol. I. 109—135.
Teichmann, H. (1959): Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal. Z. vergl. Physiol. **42**, 206—254.
Wieland, G. (1938): Über die Größe des Riechfeldes beim Hund. Z. Hundeforsch. N. F. XII, Heft 3, 1—19.
Zeman, W.; Innes, J. R. M. (1963): Craigie's Neuroanatomy of the Rat. Academic Press, New York/London.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hagen Bretting, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, 2000 Hamburg 13, Papendamm 3

Drinking Behavior in the Red Kangaroo *(Megaleia rufa)* and the Euro *(Macropus robustus)*

By Eleanor M. Russell and D. G. Nicholls

Receipt of Ms. 20. 3. 1972

Introduction

One of the important environmental factors which must influence the distribution of an animal in an arid environment is the availability of water, either free or in its food. Two species of large kangaroo, the red kangaroo *(Megaleia rufa)* and the euro *(Macropus robustus erubescens)* are found over a large part of the arid and semi-arid areas of Australia, and their water requirements and the extent to which these influence distribution and mobility have been the subject of speculation and inference from diet and observed distribution. The determination of how often and how much individual animals drink requires that one should mark animals, or learn to recognize individuals, and follow their drinking pattern (for some time). One must have the means of following animals which do not drink always at the same place when alternative sources of water are available. In the Pilbara region of Western Australia, Ealey (1967), from records of automatic counters at watering points and direct observation of marked euros, found increased drinking activity as summer progressed, but that few animals drank regularly, even when daytime temperatures exceeded 43° C, and that many apparently never drank at all. Ealey, Bentley and Main (1965) found that over seven days, 196 euros drank 451 l, at an average of 2.3 l per animal. This does not represent daily individual consumption, and animals may have been drinking at more than one place.

Z. Säugetierkunde 37 (1972) 311—315
© 1972 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Bretting Hagen

Artikel/Article: Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igeln (Erinaceus europaeus L.) für einige Fettsäuren 286-311