

Neuronale Mechanismen der Pheromonverarbeitung in den Antennalloben des Tabakswärmers *Manduca sexta* (L.) (Lepidoptera: Sphingidae)

Heinbockel, Thomas & Hildebrand, John G.

Abstract

Moths and other insects rely heavily on their sense of smell for host and mate attraction. Odors, such as sex pheromones are detected by highly selective antennal sensory neurons that project an axon each to the ipsilateral antennal lobe (AL) in the deutocerebrum of the brain. At the level of the ALs the processing of olfactory information occurs within an array of specialized units, the olfactory glomeruli. The ALs of male sphinx moth *Manduca sexta* (L.) comprise ordinary glomeruli and the sexually dimorphic macrogglomerular complex (MGC) that is involved in pheromonal processing. Here, we focus on the neuronal mechanisms in the MGC underlying the coding of different features of the species-specific sex-pheromonal signal that is released by conspecific females.

Schlüsselwörter: Gehirn, Glomerulus, Pheromon, Partnerfindung, Riechen

1. Einleitung

Die Verarbeitung von Geruchsinformation in den Antennalloben im Gehirn von Insekten findet in spezialisierten Struktureinheiten, den olfaktorischen Glomeruli statt (BOECKH & TOLBERT 1993). Glomeruli sind deutlich abgegrenzte, dicht gepackte Bereiche sehr feiner neuronaler Elemente und von Gliazellen umhüllt. In Glomeruli finden synaptische Interaktionen zwischen den Axonen olfaktorischer Rezeptorzellen und den Dendriten zentraler olfaktorischer Neurone statt. Glomeruli wurden in verschiedenen Invertebratengruppen (Crustacea, Insecta, Mollusca) und Vertebratengruppen (Amphibien, Vögeln, Säugern, Fische) gefunden (HILDEBRAND & SHEPHERD 1997). Die funktionelle Bedeutung dieser neuronalen Architektur ist bisher nicht abschliessend aufgeklärt worden. Wie sind die neuronalen Schaltkreise im Glomerulus funktionell organisiert, welche Attribute olfaktorischer Stimuli werden in den Glomeruli analysiert und wie werden diese Attribute verarbeitet und in den Glomeruli kodiert?

Die glomeruläre Organisation der primären olfaktorischen Zentren in diversen Tierarten deutet auf eine gemeinsame und grundlegende Funktion der Glomeruli bei der Verarbeitung chemosensorischer Stimuli hin. Die hier vorgestellten Ergebnisse, gewonnen beim Tabakswärmer *Manduca sexta* haben damit möglicherweise Relevanz nicht nur für andere Insektenarten, sondern für Untersuchungen in verschiedenen Taxa. Speziell die Rolle männchenspezifischer Glomeruli bei der Analyse und Verarbeitung von Information über das Sexualpheromon weiblicher Tabakswärmer ist Gegenstand der vorliegenden Arbeit.

2. Das Riechsystem des Tabakschwärmers

Jede der beiden Antennen adulter Tabakswärmer besteht aus zwei basalen Segmenten (Scapus, Pedicellus) mit mechanosensorischen Organen und einem langen, sexualdimorphen Flagellum. Das Flagellum ist in etwa 80 Annuli (segmentähnliche Abschnitte) aufgeteilt und beherbergt eine Vielzahl von Sensillen unterschiedlichen Typs (SANES & HILDEBRAND 1976, LEE & STRAUSFELD 1990) von denen die Mehrzahl olfaktorische Funktion hat. Die Antennenflagellen adulter Männchen und Weibchen besitzen viele olfaktorische Rezeptorzellen, die auf Pflanzengerüche reagieren und vermutlich eine Rolle bei der Wirtspflanzenerkennung spielen.

Das Antennenflagellum männlicher Tabakswärmer weist ca. 3×10^5 Sinnesnervenzellen in etwa 10^5 Sensillen auf, von denen ca. 40% zu den männchenspezifischen Sensilla trichodea gehören (SANES & HILDEBRAND 1976, KAISSLING et al. 1989, LEE & STRAUSFELD 1990). Die langen Trichoidsensillen sind typischerweise olfaktorische Sensillen mit je zwei Sinnesnervenzellen oder Rezeptorneuronen (SANES & HILDEBRAND 1976, KAISSLING et al. 1989, KEIL 1989, LEE & STRAUSFELD 1990). Eines dieser beiden Rezeptorneurone reagiert spezifisch auf antennale Stimulation mit E10, Z12-Hexadecadienal oder Schlüsselkomponente A des weiblichen Sexualpheromons des Tabakschwärmers *M. sexta*, während das andere Neuron spezifisch auf E10, E12, Z14-Hexadecatrienal oder Schlüsselkomponente B des Sexualpheromons antwortet (KAISSLING et al. 1989). Diese beiden Pheromonkomponenten sind notwendig und hinreichend um bei männlichen *M. sexta* das typische pheromongesteuerte Such- und Flugverhalten zur Pheromonquelle auszulösen und aufrechtzuerhalten (TUMLINSON et al. 1989). Die beiden pheromonspezifischen Rezeptorneurone haben ein extrem enges Duftspektrum auf das sie reagieren, nämlich die jeweilige Pheromonkomponente und repräsentieren damit Information über die Qualität der Pheromonmischung. Sie stellen hochspezifische Eingangsbahnen für jeweils eine Pheromonkomponente dar und leiten die Information über Präsenz, Konzentration und zeitliches Muster einer Pheromonkomponente an das Gehirn weiter (KAISSLING et al. 1989, MARION-POLL & TOBIN 1992).

Die Axone der Sinnesnervenzellen im Flagellum projizieren streng ipsilateral zum jeweiligen Antennallobus (AL) im Deutocerebrum (Abb. A) und definieren damit 64 ± 1 Glomeruli (50-100 μm Durchmesser) im Neuropil der Antennalloben (ALs) (ROSPARS & HILDEBRAND 1992, HILDEBRAND 1996). Jedes antennale Rezeptorneuron projiziert nur zu einem Glomerulus im AL (CHRISTENSEN et al. 1995). Jeder der Glomeruli ist individuell identifizierbar und von Individuum zu Individuum nachweisbar (ROSPARS & HILDEBRAND 1992). Im AL finden sich insgesamt ca. 1200 Neurone (HOMBERG et al. 1988). Ein Teil von ihnen (360 lokale Interneurone) verbindet die verschiedenen Glomeruli miteinander, während der grössere Teil (Projektionsneurone) sich in einem oder mehreren Glomeruli verzweigt und durch die Axone den AL mit höheren Hirnzentren im Protocerebrum verbindet (HOMBERG et al. 1989).

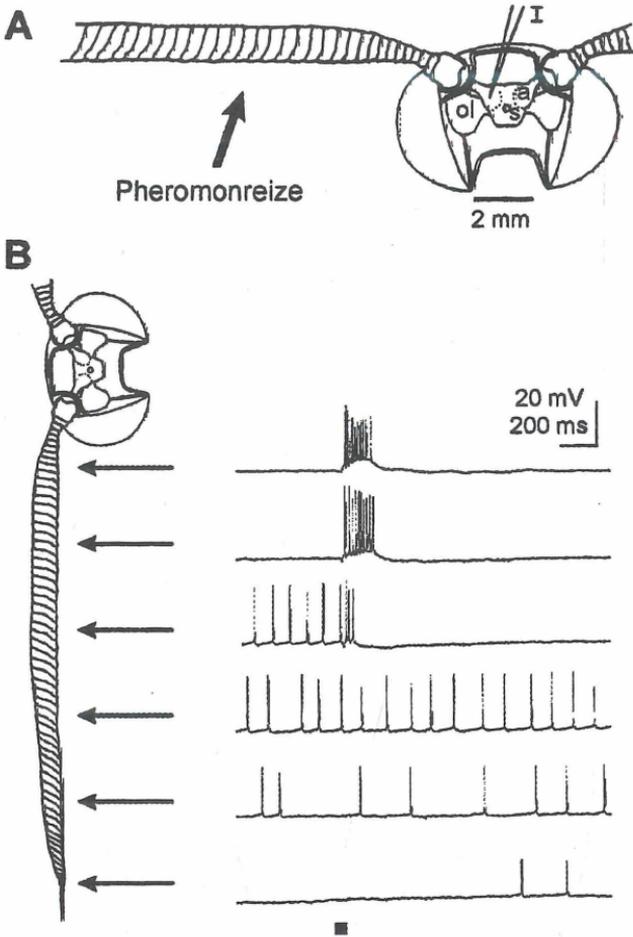


Abb. A: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus (verändert nach HEINBOCKEL et al. 1998). Neuronale Aktivität jeweils eines MGC-PNs wurde mit einer intrazellulären Elektrode (I) im Antennallobus aufgezeichnet. Die basale Region der ipsilateralen Antenne wurde mit Pheromonreizen stimuliert. a Antennallobus, ol Optischer Lobus, s Suboesophagealganglion.

Abb. B: Die Antenne wurde aufeinanderfolgend in sechs Regionen entlang ihrer proximodistalen Achse mit der Pheromonmischung (Bombykal und C15) stimuliert während intrazellulär von MGC-PNs im AL abgeleitet wurde um nach rezeptiven Felder der MGC-PNs zu suchen (HEINBOCKEL & HILDEBRAND 1998). Dieses Neuron hat auf Stimulation der basalen Region der Antenne reagiert und nicht auf Stimulation des distalen Antennenteils. Der Zeitpunkt des Pheromonsignals ist unterhalb der Ableitungen markiert (50 ms).

3. Der Makroglomeruläre Komplex

In Nachtfaltern und einigen anderen Insektengruppen wird Information über das Sexualpheromon in männchenspezifischen Bereichen des AL verarbeitet, die als Makroglomerulärer Komplex (macroglomerular complex, MGC) bezeichnet werden, sich typischerweise nahe am Eingang des Antennennervs befinden und zwei oder mehr Glomeruli beinhalten (HILDEBRAND 1996). Der MGC ist die erste zentralnervöse Verschaltungsstelle zur synaptischen Verarbeitung von Information über zumindest einige Komponenten des weiblichen Sexualpheromons (BOECKH & TOLBERT 1993, HILDEBRAND 1996, HILDEBRAND & SHEPHERD 1997). Beim männlichen Tabakswärmer besteht der MGC aus drei Glomeruli, Cumulus, Toroid, Horseshoe oder Hufeisen, die basierend auf ihrer Gestalt so benannt wurden (CHRISTENSEN et al. 1996, HILDEBRAND 1996). Die antennalen Rezeptorneurone, die spezifisch auf die Pheromonkomponenten A und B reagieren senden ihre Axone ausschliesslich zum MGC (CHRISTENSEN et al. 1995). Alle Projektionsneurone im AL, die durch antennale Pheromonstimulation erregt werden, verzweigen sich nur im MGC (Projektionsneurone des MGC, MGC-PNs) (MATSUMOTO & HILDEBRAND 1981, CHRISTENSEN & HILDEBRAND 1987, KANZAKI et al. 1989). Die MGC-PNs sind Schlüsselemente der olfaktorischen Bahn (HILDEBRAND 1996). Sie sind Konvergenzstation für synaptischen Eingang von mehr als 10^5 Pheromon-Rezeptorzellen und stellen die primären Ausgangskanäle vom MGC zu höheren Hirnzentren im Protocerebrum (Pilzkörper, laterales Protozerebrum) dar. Damit sind die MGC-PNs vitale Bindeglieder zwischen der primären zentralen olfaktorischen Relaystation, dem Antennallobus und höheren Hirnzentren. MGC-PNs, die sich nur im Toroid verzweigen, reagieren auf Pheromonstimulation mit Schlüsselkomponente A, während Neurone mit Verzweigungen im Cumulus auf Schlüsselkomponente B antworten und auch auf Stimulation mit einer chemisch stabileren Substanz, einem Pentadecadienal, genannt C15 (HANSSON et al. 1991). Diese beiden Neuronenpopulationen stellen die komponentenselektiven MGC-PNs dar. MGC-PNs, die exzitatorisch auf Stimulation der Antenne mit Komponente A oder B reagieren, die Bukettneurone, verzweigen sich im Cumulus und Toroid. Damit sind die anatomisch unterschiedlichen Glomeruli des MGC auch funktionell verschieden hinsichtlich ihrer Rolle bei der Verarbeitung von Informationen über das Sexualpheromon und zeigen einen eng umgrenzten, spezifischen molekularen Antwortbereich.

4. Der MGC als Modellsystem zum Studium olfaktorischer Informationsverarbeitung

Durch die Existenz des MGC hat sich der Tabakswärmer zu einem exzellenten und experimentell vorteilhaften Modellsystem entwickelt (HILDEBRAND 1996), in dem Geruchsverarbeitung in glomerulären Mikroschaltkreisen untersucht werden kann (Abb. A):

- (1) Der MGC ist darauf spezialisiert Informationen über das weibliche Sexualpheromon zu verarbeiten, d.h. Eingangs- und Ausgangsbeziehungen sind präzise definiert.
- (2) Der Geruchsstimulus, das weibliche Sexualpheromon, wurde bereits aufgeschlüsselt hinsichtlich der Zusammensetzung aus verschiedenen chemischen Komponenten, der Konzentration und des Mischungsverhältnisses der einzelnen Komponenten, die vom Weibchen abgegeben werden (TUMLINSON et al. 1989).
- (3) Der MGC erhält ausschliesslich synaptischen Input von antennalen Rezeptorzellen, die spezifisch auf eine der beiden Schlüsselkomponenten des weiblichen Sexualpheromons reagieren (KAISLING et al. 1989, CHRISTENSEN et al. 1995).
- (4) Der MGC ist deutlich von den anderen Glomeruli im Antennallobus abgesetzt, sowohl morphologisch als auch physiologisch.
- (5) Die Zahl der Neurone, die den MGC innervieren und vom AL zu höheren Hirnzentren ziehen ist relativ limitiert (40-50 Neurone) (HOMBERG et al. 1989). Viele der lokalen Interneurone und der Projektionsneurone im AL sind in Struktur und Funktion beschrieben worden (CHRISTENSEN & HILDEBRAND 1987, CHRISTENSEN et al. 1989).

All dies macht den MGC zu einem klar definierten und relativ isolierten System. Die Glomeruli des MGC sind deshalb sehr gute Modellglomeruli, in denen grundlegende Prinzipien olfaktorischer Informationsverarbeitung untersucht werden können.

5. Merkmale des Pheromonsignals

Um ein pheromonabgebendes Weibchen zu erkennen und zu lokalisieren, müssen männliche Nachtfalter chemische und physikalische Merkmale des Pheromonsignals wahrnehmen und kodieren (HILDEBRAND 1995, 1996). Zu diesen Merkmalen gehören die Qualität (Zusammensetzung des Pheromonbuketts aus verschiedenen chemischen Komponenten) und Quantität (Konzentration und Mischungsverhältnis der einzelnen Komponenten). Durch Verhaltensstudien ist bekannt, dass auch die zeitlichen und räumlichen Charakteristika des Pheromonsignals (Filament- und Pulsstruktur des Pheromonsignals, das auf die Antenne trifft) relevant sind für die Orientierung und das Finden eines Geschlechtspartners (CHRISTENSEN et al. 1996).

6. Zeitliche Aspekte: Kodieren der pulsierten Natur des Pheromonsignals

Viele Faktoren beeinflussen die Raumzeitstruktur eines Geruchssignals. Bedingt durch physische Hindernisse in der Umwelt, Windturbulenz, Bewegung des Tieres oder auch die pulsierte Freisetzung von Sexualpheromonen, wie bei *Utethesia ornatrix* (Lepidoptera: Arctiidae) (CONNOR et al. 1980) erreichen Sexualpheromone die Antennen männlicher Lepidopteren nicht als kontinuierlichen Duftstrom,

sondern als zeitlich und räumlich unterbrochene Signale in Form von Pheromonpulsen oder Filamenten mit unterschiedlicher Konzentration (MURLIS et al. 1992). Im Durchschnitt ist die Konzentration windabwärts von der Duftquelle zunehmend schwächer und der Zeitraum, in dem kein Geruch vorhanden ist, wird grösser, während dichter an der Duftquelle die Frequenz der Duftpulse höher und die Konzentration gleichmässiger ist (MURLIS et al. 1992). Verschiedene Lepidopterenarten sind in der Lage auf diese plötzlichen Änderungen in der Pheromonkonzentration zu reagieren. Dies wurde gezeigt im Verhaltensversuch, als auch in elektrophysiologischen Ableitungen von olfaktorischen Rezeptorzellen in den Antennen und von Projektionsneuronen im Antennallobus (BAKER 1989, KAISLING & KRAMER 1990, CHRISTENSEN et al. 1996). Rezeptorzellen und Projektionsneurone sind in der Lage unterbrochene Reize und zwar mehrere pro Sekunde aufzuschlüsseln und zu kodieren.

Im Abbildungsteil C und D sind die elektrophysiologischen Antworten eines MGC-PNs dargestellt, das auf antennale Stimulation mit Pheromon reagiert. Bei einer Stimulationsfrequenz von 2 Pulsen/s ist das Neuron in der Lage die einzelnen Pheromonpulse aufzulösen, d.h. mit einer zeitlich gekoppelten Entladungssalve von Nervenimpulsen auf jeden Pheromonpuls zu reagieren. Die maximale Folgefrequenz einzelner Neurone wird durch das Zusammenspiel inhibitorischer und exzitatorischer synaptischer Eingänge bestimmt, die auf ein Neuron einwirken. Jeweils eine Pheromonkomponente kann erregende und inhibitorische Antwortphasen hervorrufen, die nicht durch die Pheromonmischung, d.h. durch Addition der jeweils anderen Schlüsselkomponente geändert werden. MGC-PNs agieren als Tiefpassfilter, d.h. Stimulationen unterhalb einer bestimmten Frequenz können aufgelöst werden, oberhalb dieser Frequenz ist das Neuron nicht in der Lage, die Signalfrequenz zu kodieren (HEINBOCKEL 1997, HEINBOCKEL & HILDEBRAND 1997, HEINBOCKEL et al. 1999).

7. Quantitative Aspekte: Kodieren von Konzentration und Mischungsverhältnis beim Pheromonbouquet

Durch Freilandversuche und Windtunnelexperimente ist für verschiedene Lepidopterenarten bekannt, dass es eine Dosisabhängigkeit des pheromongesteuerten Fluges gibt (BAKER 1989). Weiterhin steht fest, dass die Sexualpheromone weiblicher Nachtfalter artspezifische Buketts sind, bestehend aus mehreren chemischen Komponenten (ARN et al. 1992). Arten, die denselben Lebensraum bewohnen, können die gleichen Pheromonkomponenten zur innerartlichen Kommunikation verwenden, jedoch in unterschiedlichen Mischungsverhältnissen um Artabgrenzung zu gewährleisten. Von etwa 4500 Lepidopterenarten in Mitteleuropa sind nur ca. 150 chemisch unterschiedliche Pheromonkomponenten bekannt (ARN et al. 1992, KAISLING 1996), so dass viele Arten die gleichen Komponenten verwenden.

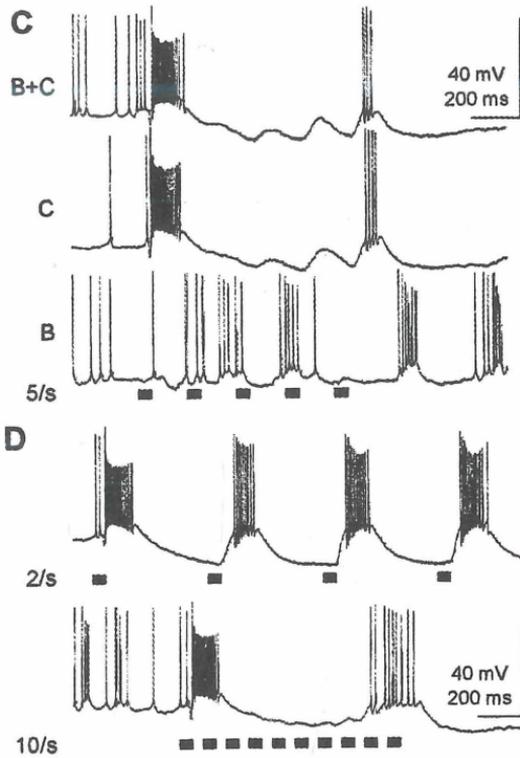


Abb. C: Antworten eines MGC-PNs auf antennale Stimulation mit fünf Pheromonpulsen von je 50 ms Länge mit der Zwei-Komponenten-Pheromonmischung (Bombykal und C15, B + C) und auf individuelle Pheromon-Komponenten (B, C). Dieses Neuron zeigte eine exzitatorische Antwort mit einer Entladungssalve von Aktionspotentialen nach Stimulation mit der Pheromonmischung und mit C15. Das Neuron wurde inhibiert nach Stimulation mit Bombykal, wie an der Hyperpolarisation des Membranpotentials zu erkennen ist. Das Neuron hat nur auf den ersten und fünften Pheromonpuls mit Impulsaktivität geantwortet. Die restlichen Pheromonpulse riefen lediglich eine Depolarisation des Membranpotentials hervor. Spontane Entladungssalven waren während der gesamten Aufzeichnung zu beobachten.

Abb. D: Das Neuron aus C war in der Lage eine Stimulationsfrequenz von zwei Pheromonpulsen pro Sekunde aufzulösen (obere Ableitung). Bei einer Stimulationsfrequenz von 10 Pulsen pro Sekunde wurde das Membranpotential langanhaltend hyperpolarisiert (untere Ableitung). Das Neuron erholte sich langsam von diesem hemmenden Input mit einer zweiten Entladungssalve.

Beim Tabakswärmer resultieren Änderungen der Konzentration oder des Mischungsverhältnisses der beiden Schlüsselkomponenten in Effekten auf die Antworten von MGC-PNs (HEINBOCKEL 1997, HEINBOCKEL & HILDEBRAND, 1997). Die Antwortstärke von MGC-PNs nimmt mit steigender Konzentration einzelner Pheromonkomponenten zu. Das Hinzufügen der jeweils anderen Pheromonkomponente hat dabei wenig Einfluss auf den Charakter der Antwort bei komponentenselektiven MGC-PNs. Bei einem Teil der Neurone ändern sich die Antworten bei steigender Pheromonkonzentration nur wenig, diese Neurone haben sehr flache Dosis-Antwort-Kurven, während bei einem anderen Teil der Neurone die Antwortstärke deutlich ansteigt bei nur einem logarithmischen Konzentrationssschritt. Bei der Konzentrationskodierung agieren MGC-PNs als Hochpassfilter oder Schwellendetektoren. Jedes Neuron beginnt bei einer bestimmten Konzentration auf antennale Stimulation mit Pheromon zu reagieren. Bei steigender Konzentration ändert das Neuron möglicherweise die Antwortstärke und andere Neurone aus der Population der MGC-PNs werden rekrutiert und antworten ebenfalls. Konzentrationsänderungen können somit durch einzelne Neurone kodiert werden, aber noch mehr durch die Gesamtheit der MGC-PNs mit unterschiedlichen Antwortschwellen.

MGC-Neurone, die erregend auf Stimulation mit der einen oder anderen Schlüsselkomponente reagieren, Bukettneurone, können zeitlich unterschiedliche Antworten zeigen, je nachdem mit welcher Komponente stimuliert wird. Bei diesen Neuronen kann die Antwort auf die Pheromonmischung zeitlich besser an die Pheromonreize gekoppelt sein als bei Stimulation mit nur einer Komponente. Daher sind diese Neurone in ihrer Fähigkeit Pheromonpulse zu kodieren, beeinträchtigt, wenn ein bestimmtes Mischungsverhältnis der beiden Pheromon-Schlüsselkomponenten geändert wird.

8. Räumliche Struktur des Pheromonsignals: Rezeptive Felder zentraler olfaktorischer Neurone

Untersuchungen an Schaben, *Periplaneta americana* haben gezeigt, dass möglicherweise die räumliche Struktur eines Geruchsstimulus zur Orientierung verwendet wird (HOSL, 1990). Olfaktorische Interneurone in den AL der Schabe haben rezeptive Felder für antennale Pheromonsignale. Einige PNs in der Schabe weisen globale rezeptive Felder auf und antworten auf Pheromonstimulation entlang der gesamten Antenne, während andere PNs enge rezeptive Felder zeigen und nur auf Pheromonstimulation in einer räumlich begrenzten Antennenregion antworten (HOSL, 1990). Trotz der unterschiedlichen Lebens- und Verhaltensweise von Schabe und Tabakswärmer konnten auch bei *M. sexta* MGC-PNs mit unterschiedlichen rezeptiven Feldern nachgewiesen werden (HEINBOCKEL & HILDEBRAND, 1998). Ein grosser Teil der MGC-PNs antwortet nur auf Pheromonstimulation des basalen Teils der Antenne (Abb. B), während ein weiterer grosser Teil unabhängig von der Antennenregion eine erregende Stimulationsantwort zeigt. Die genaue Rolle der

rezeptiven Felder ist nicht geklärt, gibt aber möglicherweise Aufschluss darüber, wie die Struktur der Antenne und damit die Umwelt des Insekts in olfaktorischen Glomeruli repräsentiert wird und wie sich die neuronalen Verbindungen von der Antenne zum AL in der Metamorphose entwickeln.

Insgesamt zeigen die Untersuchungen, dass die beiden Hauptglomeruli im MGC, Cumulus und Toroid, durch funktionell verschiedenartige Projektionsneurone innerviert werden. Die MGC-PNs, die ein Teil der olfaktorischen Bahn sind, kodieren Pheromonmerkmale, mit denen das Insekt in seiner natürlichen Reizsituation konfrontiert wird. So ermöglichen diese Neurone dem Tier auf Änderungen in der olfaktorischen Umwelt adequat zu reagieren.

9. Literatur

- ARN, H., TÓTH, M & PRIESNER, E. (1992): List of sex pheromones of Lepidoptera and related attractants. 2nd ed. OILB Publications, Montfavet.
- BAKER, T.C. (1989): Sex pheromone communication in the Lepidoptera: New research progress. *Experientia* 45: 248-262.
- BOECKH, J. & TOLBERT, L.P. (1993): Synaptic organization and development of the antennal lobe in insects *Microsc. Res. Technique* 24: 260-280.
- CHRISTENSEN, T.A. & HILDEBRAND, J.G. (1987): Male-specific, sex-pheromone-selective projection neurons in the antennal lobes of the moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A* 160: 553-569.
- CHRISTENSEN, T.A., HILDEBRAND, J.G., TUMLINSON, J.H. & DOOLITTLE, R.E. (1989): Sex pheromone blend of *Manduca sexta*: responses of central olfactory interneurons to antennal stimulation in male moths. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 10: 281-29 1.
- CHRISTENSEN, T.A., HARROW, I.D., CUZZOCREA, C., RANDOLPH, P. W. & HILDEBRAND, J. G. (1995): Distinct projections of two populations of olfactory receptor axons in the antennal lobe of the sphinx moth *Manduca sexta*. *Chem. Senses* 20: 313-323.
- CHRISTENSEN, T.A., HEINBOCKEL, T. & HILDEBRAND, J.G. (1996): Olfactory information processing in the brain: Encoding chemical and temporal features of odors. *J. Neurobiol.* 30: 82-91.
- CONNOR, W.E., EISNER, T., VAN DER MEER, R.K., GUERRERO, A., GHIRINGELLI, D. & MEINWALD, J. (1980): Sex attractant of an Arctiid moth (*Utethesia ornatrix*): a pulsed chemical signal. *Beh. Ecol. Sociobiol.* 7: 55-63.
- HANSSON, B.S., CHRISTENSEN, T.A. & HILDEBRAND, J.G. (1991): Functionally distinct subdivisions of the macroglomerular complex in the antennal lobe of the male sphinx moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Neurol.* 312: 264-278.
- HEINBOCKEL, T. (1997): Functional organization of male-specific olfactory glomeruli in the sphinx moth *Manduca sexta*. Ph.D. Dissertation, The University of Arizona, 216 pp.

- HEINBOCKEL, T. & HILDEBRAND, J.G. (1997): Processing of intensity and temporal structure of pheromonal signals in the brain of the sphinx moth, *Manduca sexta* (L.). Mitt. Deutsche Ges. allg. angew. Entomol. 11: 501-504.
- HEINBOCKEL, T. & HILDEBRAND, J.G. (1998): Antennal receptive fields of pheromone-responsive neurons in the antennal lobes of the sphinx moth *Manduca sexta*. J. Comp. Physiol. A 183: 121-133.
- HEINBOCKEL, T., KLOPPENBURG, P. & HILDEBRAND, J.G. (1998): Pheromone-evoked potentials and oscillations in the antennal lobes of the sphinxmoth *Manduca sexta*. J. Comp. Physiol. A 182: 703-714.
- HEINBOCKEL, T., CHRISTENSEN, T.A. & HILDEBRAND, J.G. (1999): Temporal tuning of odor responses in pheromone-responsive projection neurons in the brain of the sphinx moth *Manduca sexta*. J. Comp. Neurol. 409: 1-12.
- HILDEBRAND, J.G. (1995): Analysis of chemical signals by nervous systems. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 92: 67-74.
- HILDEBRAND, J.G. (1996): Olfactory control of behavior in moths: central processing of odor information and the functional significance of olfactory glomeruli. J. Comp. Physiol. A 178: 5-19.
- HILDEBRAND, J.G. & SHEPHERD, G.M. (1997): Mechanisms of olfactory discrimination. converging evidence for common principles across phyla. Ann. Rev. Neurosci. 20: 595-631.
- HOMBERG, U., MONTAGUE, R.A. & HILDEBRAND, J. G. (1988): Anatomy of antennocerebral pathways in the brain of the sphinx moth *Manduca sexta*. Cell Tissue Res. 254: 255-281.
- HOMBERG, U., CHRISTENSEN, T.A. & HILDEBRAND, J.G. (1989): Structure and function of the deutocerebrum in insects. Ann. Rev. Entomol. 34: 477-501.
- HÖSL, M. (1990): Pheromone-sensitive neurons in the deutocerebrum of *Periplaneta americana*: receptive fields on the antenna. J. Comp. Physiol. A 167: 321-327.
- KAISLING, K.-E. (1996): Peripheral mechanisms of pheromone reception in moths. Chem. Senses 21: 257-268.
- KAISLING, K.-E. & KRAMER, E. (1990): Sensory basis of pheromone-mediated orientation in moths. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83: 109-131.
- KAISLING K.-E., HILDEBRAND, J.G. & TUMLINSON, J.H. (1989): Pheromone receptor cells in the male moth *Manduca sexta*. Arch. Insect Biochem. Physiol. 10: 273-279.
- KANZAKI, R., ARBAS, E.A., STRAUSFELD, N.J. & HILDEBRAND, J.G. (1989): Physiology and morphology of projection neurons in the antennal lobe of the male moth *Manduca sexta*. J. Comp. Physiol. A 165: 427-453.
- KEIL, T. (1989): Fine structure of the pheromone sensitive sensilla on the antenna of the hawkmoth, *Manduca sexta*. Tissue Cell 21: 139-151.

- LEE, J.-K. & STRAUSFELD, N.J. (1990): Structure, distribution and number of surface sensilla and their receptor cells on the olfactory appendage of the male moth *Manduca sexta*. J. Neurocytol. 19: 519-538.
- MARION-POLL, F. & TOBIN, T.R. (1992): Temporal coding of pheromone pulses and trains in *Manduca sexta*. J. Comp. Physiol. A 171: 505-512.
- MATSUMOTO, S.G. & HILDEBRAND, J.G. (1981): Olfactory mechanisms in the moth *Manduca sexta*: Response characteristics and morphology of central neurons in the antennal lobes. Proc. R. Ent. Soc. Lond. B 213: 249-277.
- MURLIS, J., ELKINTON, J.S. & CARDÉ, R.T. (1992): Odor plumes and how insects use them. Annu. Rev. Entomol. 37: 505-532.
- ROSPARS, J.P. & HILDEBRAND, J.G. (1992): Anatomical identification of glomeruli in the antennal lobes of the male sphinx moth *Manduca sexta*. Cell Tissue Res. 270: 205-227.
- SANES, J.R. & HILDEBRAND, J.G. (1976): Structure and development of antennae in a moth, *Manduca sexta*. Devel. Biol. 51: 282-299.
- TUMLINSON J.H., BRENNAN, M.M., DOOLITTLE, R.E., MITCHELL, E.R., BRABHAM, A., MAZOMENOS, B.E., BAUMHOVER, A.H. & JACKSON, D.M. (1989): Identification of a pheromone blend attractive to *Manduca sexta* (L.) males in a wind tunnel. Arch. Insect Biochem. Physiol. 10: 255-271.

Dr. Thomas Heinbockel, Prof. Dr. John G. Hildebrand
ARL Division of Neurobiology, University of Arizona
Tucson, Arizona
85721-0077, USA

Dr. Thomas Heinbockel
Institut für Physiologie, Otto-von-Guericke-Universität
Leipziger Str. 44
D 39120 Magdeburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag
Düsseldorf](#)

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: [1998](#)

Autor(en)/Author(s): Heinbockel Thomas

Artikel/Article: [Neuronale Mechanismen der Pheromonverarbeitung in
den Antennalloben des Tabakswärmers *Manduca sexta* \(L.\)
\(Lepidoptera: Sphingidae\) 195-205](#)