

Zur funktionellen Organisation des antennalen und olfaktorischen Systems der Arbeiterin der Honigbiene, *Apis mellifera* L

A Brockmann, D Brückner *

Universität Bremen, FB 2, 2800 Bremen 33, Postfach 330440, Deutschland

(Eingegangen 21 Oktober 1992; angenommen 17 März 1993)

Zusammenfassung — Bisher ist man davon ausgegangen, daß die olfaktorische Verarbeitung im Antennallobus im wesentlichen eine distinkte Repräsentation der von den Rezeptorzellen perzipierten Duftsubstanzen erzeugt. Diese Vorstellungen gründen auf dem Konzept klar definierter Rezeptorzellklassen mit unterschiedlichen Geruchsspektren. Neuere elektrophysiologische Untersuchungen an den Rezeptorzellen der Porenplatten weisen aber daraufhin, daß die von Vareschi für die Honigbiene eingeführte Unterteilung der Rezeptorzellen in distinkte Antwortklassen nicht aufrechterhalten ist. Außerdem scheinen die Rezeptorzellen einer Porenplatte sich in ihrer Aktivität untereinander zu beeinflussen und zu koordinieren. Die verarbeitungsprozesse im Antennallobus scheinen auf einer viel komplexeren, internen, interglobulären Verschaltung zu basieren, als bisher angenommen wurde. Vieles spricht dafür, dass im Antennallobus eine komplexe multimodale Verknüpfung stattfindet und daß an den allgemeinen Verarbeitungsleistungen sowohl Filtermechanismen als auch plastische und modulierende Prozesse beteiligt sind.

Olfaktorisches System / Rezeptorzelle / Antennallobus / Verarbeitungsmechanismus / Honigbiene

EINLEITUNG

In den letzten fünf Jahren sind nach bis dahin eher sporadischen Untersuchungen (Lacher, 1964; Vareschi 1971; Pareto, 1972; Suzuki, 1975; Homberg, 1984) mehrere detaillierte anatomische und physiologische Analysen des Antennallobus durch-

geführt worden (Arnold *et al.*, 1985; Arnold *et al.*, 1988; Flanagan und Mercer 1989a, 1989b; Gascuel und Masson, 1991; Fonta *et al.*, 1991; Akers und Getz 1992). Die Arbeit von Flanagan und Mercer (1989a), die mit Bezug auf die Beschreibungen von Arnold und Mitarbeitern eine detaillierte topographische Karte (computergestützte

* Korrespondenz und Sonderdrucke

3D-Rekonstruktion von Serienschritten) des Neuropils anfertigten, ermöglicht in Zukunft die systematische Untersuchung des Antennallobus. Ist so auf der einen Seite die Grundlage für eine systematische Analyse der Funktionsweise des Antennallobus gegeben, stellen neueste Arbeiten zum olfaktorischen System (Akers und Getz, 1992; Lieke, 1992) gängige Hypothesen und Vorstellungen über die Verarbeitungsweise im olfaktorischen System in Frage. Insbesondere die Arbeit von Akers und Getz weist nach, daß die von Vareschi beschriebenen Rezeptorzellklassen in dieser Weise nicht existieren und damit das Fundament der bisherigen Vorstellungen über die möglichen Verarbeitungsmechanismen im Antennallobus nicht zutreffend ist. Dies macht ein Überdenken der bisher gültigen Ideen notwendig.

Die bisherigen Vorstellungen basieren auf 2 Grundannahmen :

- Vorhandensein von Rezeptorzellklassen mit nicht- oder nur gering überlappenden Antwortspektren für «gewöhnliche» Düfte sowie spezialisierten Zellen und separaten Verarbeitungsbahnen (labeled lines) für Pheromone;
- Konvergenz identischer Rezeptorzelltypen in einzelnen Glomeruli und spezifische Repräsentation der Duftsubstanzen des Spektrums in der Reaktion der Ausgangsneurone (Vareschi, 1971, Boeckh und Ernst, 1987). Die einzelnen Ausgangsneurone sind dann in Korrelation zu den Rezeptorzellen ebenfalls in spezifische Antwortklassen einteilbar. Duftgemische sollten in dem übergeordneten Verarbeitungsgebiet durch Integration über alle olfaktorischen Ausgangsneurone des Antennallobus, im Sinne eines spezifischen Erregungsmusters, detektiert werden können.

Die Vorstellungen und Konzepte über die olfaktorischen Verarbeitungsmechanis-

men im Antennallobus sind häufig Extrapolationen von Befunden an dem spezialisierten System der Sexualpheromon-Perzeption (zB von *Periplaneta* und *Manduca*). Das unspezifische generalistische olfaktorische System der Arbeiterin der Honigbiene ist vermutlich gerade darauf angelegt, mit einer überaus großen Menge von Signalen umzugehen und weist wahrscheinlich ganz anders gestaltete Mechanismen auf. Wir wollen im folgenden einige der bisherigen Konzepte und experimentellen Befunde vor dem Hintergrund der Ergebnisse von Akers und Getz diskutieren.

DAS ANTENNALE SYSTEM : REIZDETEKTION UND -VERARBEITUNG

Die vor kurzem durchgeführten extrazellulären Ableitungen an den Rezeptorzellen der Porenplatten (*Sensilla placodea*) (Akers und Getz, 1992) machen die frühere Einteilung der Rezeptorzellen in distinkte Antwortklassen (Vareschi, 1971) bei der Honigbiene unwahrscheinlich.

Mathematische und statistische Analysen der aufgezeichneten extrazellulären Summenpotentiale ermöglichen es, Reaktionen einzelner sogenannter Untereinheiten (Placode subunits) zu extrahieren (für eine detailliertere Darstellung und Diskussion: siehe Akers und Getz, 1992). Obgleich bisher nicht geklärt ist, wieviele Rezeptorzellen an einer solchen Reaktions-einheit beteiligt sind, erlauben diese Analysen Rückschlüsse auf die Funktionsweise der Rezeptorzellen.

Für sechs getestete Duftsubstanzen (Cital, Geraniol, Linalool, Limone, Undecansäure, Dodecansäure), von denen jeweils zwei demselben Antwortspektrum nach Vareschi angehören, existieren nach den Untersuchungen von Akers und Getz sowohl Untereinheiten, die nur auf jeweils

eine der getesteten Duftsubstanzen spezialisiert sein scheinen, als auch Unter-einheiten, die auf mehrere der Duftsubstanzen reagieren. Diese Ergebnisse stellen nicht nur die Klassifizierung von Vareschi in Frage, sondern auch überhaupt die Vorstellung, die Rezeptorzellen seien grundsätzlich in eine kleine übersichtliche Gruppe distinkt definierter Reaktionstypen einteilbar. Es gibt wahrscheinlich eine ganze Reihe unterschiedlich schmal oder breit abgestimmter Rezeptorzellen, wobei bestimmte Duftsubstanzen in Antwortspektren verschiedener Rezeptorzellen vorhanden sein können. Spezialisierte Rezeptoren gibt es nicht ausschließlich für Pheromone, sondern auch für andere Duftsubstanzen. Sehr wahrscheinlich gibt es im olfaktorischen System der Honigbiene keine Trennung in der Verarbeitung pheromonaler und nicht-pheromonaler Duftreize in der Weise, daß anatomisch separate Verarbeitungsbahnen für die Pheromonperzeption (labeled lines) existieren.

Neurone einer Porenplatte agieren anscheinend nicht unabhängig voneinander, sondern beeinflussen und koordinieren sich untereinander, wobei die gegenseitigen Wirkungen inhibitorisch oder exzitatorisch sein können. Möglicherweise werden durch solch einen Mechanismus bestimmte Signale aus der Umwelt hervorgehoben, die besonders verhaltensrelevant sind. Ein derartiger Mechanismus würde aber gegen die Vorstellung einer prinzipiell gleichwertigen Repräsentation der einzelnen Düfte über ein *across-fiber-firing-pattern* sprechen. Die Ergebnisse von Akers und Getz legen nahe, daß auf der Rezeptorzellebene erste Verarbeitungsschritte im Sinne von Filtermechanismen stattfinden und daß es sich dabei um keine einfache Perzeption und Transduktion handelt.

Diese Befunde werfen darüber hinaus erneut die Frage auf, was auf der Ebene

der Rezeptorzellen als die eigentliche funktionelle Basiseinheit angesehen werden muß. Bisher war man davon ausgegangen, daß die einzelnen Rezeptorzellen einer Antwortklasse diese funktionelle Grundeinheit darstellen, so daß man sich vorzustellen hatte, daß die Axone der Rezeptorzellen gleichen Typs in einen oder mehrere Glomeruli des Antennenlappenneuropils konvergieren. Nun ist es möglich, daß die einzelnen Rezeptorzellen oder Gruppen von Rezeptorzellen oder die gesamte Porenplatte eine funktionelle Einheit darstellt. Geht man davon aus, daß ähnlich geartete Rezeptorsignale im übergeordneten Neuropil konvergieren, ließe sich vielleicht anhand einer Analyse der Projektionsweise der Rezeptorzellen einer Porenplatte die Frage nach der funktionellen Einheit klären. Im Grunde ließen sich vom heutigen Gesichtspunkt zwei Hypothesen formulieren :

- die Rezeptorzellen einer Porenplatte bilden ein separates Axonbündel und terminieren als eine Einheit in demselben Glomerulus, entsprechend den *cartridges* im visuellen System;
- die Rezeptorzellen oder kleine Gruppen von Rezeptorzellen einer Porenplatte terminieren in verschiedenen Glomeruli.

Eine Aufzweigung der Rezeptorzellaxone in verschiedene Glomeruli würde dafür sprechen, daß die Rezeptorzellen oder Rezeptorzellgruppen, obgleich sie auf der Ebene der Antenne sich gegenseitig beeinflussen, als separate funktionelle Einheiten anzusehen sind, wobei Signaleingänge mit ähnlicher Spezifität dann in einen Glomerulus oder einer Glomerulusgruppe terminieren. Neuere Untersuchungen der Arbeitsgruppe Boeckh an *Periplaneta americana* zeigen, daß die Axone identischer Rezeptorzelltypen in verschiedene Glomeruli divergieren, in diesen Glomeruli aber eine starke Konvergenz aufweisen (Boeckh *et al*, 1990).

**DER GLOMERULUS ALS INDIVIDUELLE
FUNKTIONELLE EINHEIT
DES ANTENNENLAPPENS -
INWIEWEIT SIND DISTINKTE
FUNKTIONSBEREICHE IM
ANTENNALLOBUS IDENTIFIZIERBAR ?**

Die meisten Untersuchungen zur Funktion des Neuropils des Antennallobus beruhen, mehr oder weniger ausdrücklich formuliert, auf der Vorstellung, daß der einzelne Glomerulus eine individuelle funktionelle Untereinheit darstellt. Die komprimierteste und deutlichste Definition dieses Konzepts findet sich bei Boeckh *et al*, 1984 : «*A given glomerulus appears as an individual subunit of the neuropile which is represented by its output neurone(s) in separate protocerebral centres and which might possess unique response characteristics in terms of odour spectra etc.*» Ausgehend von dieser Konzeption existiert heute allgemein die Vorstellung, daß es innerhalb dieses Neuropils einzelne Funktionsbereiche von einzelnen spezialisierten Glomeruli bzw. Glomeruligruppen für zB spezialisierte Pheromonverarbeitung, für generelle olfaktorische Verarbeitung und die Verarbeitung anderer Modalitäten gibt, wobei der größte Teil der Glomeruli an der Verarbeitung olfaktorischer Eingänge beteiligt ist (Fonta *et al*, 1991).

Für das Konzept des Glomerulus als funktioneller Untereinheit gibt es eine Reihe von experimentellen Befunden (zitiert nach Arnold *et al*, 1985) :

- Vorhandensein spezialisierter Glomeruli (Makroglomeruli bei den Männchen von zB *Periplaneta americana* und *Manduca sexta*; *Labial-pit-organ*-Glomerulus bei *Manduca sexta* und anderen Lepidoptera-Arten; Homberg *et al*, 1989);
- experimenteller Befund bei *Drosophila*, daß die Afferenzen des gleichen Sensillentyps in einer bestimmten Gruppe von Glomeruli terminieren und diese Glomeruli

umgekehrt auch nur Afferenzen von diesem Sensillentyp erhalten (Stocker *et al*, 1983);

- ein efferentes Axon pro Glomerulus;
- Invarianz der Glomeruli zwischen Individuen (nachgewiesen bei *Blaberus craniifer*, *Mamestra brassicae*, *Pieris brassicae* und mit gewissen Einschränkungen bei *Apis mellifera*, Arnold *et al*, 1985).

Es wird angenommen, daß der Reaktionscharakter der Ausgangsneurone in mehr oder weniger direkter Weise rückführbar ist auf die antennalen Eingänge in dem jeweiligen Glomerulus und die Reaktionen der Ausgangsneurone, die in diesem speziellen Glomerulus stattfindenden Verarbeitungsprozesse wiedergeben.

Für die spezialisierten Makroglomeruli und deren Ausgangsneurone bei *Periplaneta* lassen sich aus dem Vergleich von Eingang und Ausgang die stattfindenden Verarbeitungsprozesse ableiten (Boeckh *et al*, 1984). Im Gegensatz dazu konnten für die sogenannten «gewöhnlichen» generalistischen Glomeruli bisher keine ähnlich eindeutigen Beziehungen nachgewiesen werden. Dies liegt zu einem daran, daß die Untersuchung der Projektionsweise einzelner Rezeptorzelltypen oder Sensillentypen und damit die Charakterisierung des Glomeruseingangs experimentell schwierig ist und für olfaktorische Rezeptorzellen der Honigbiene noch nicht durchgeführt wurde. Andererseits gibt es für die Biene noch keine Analyse der Antwortspektren der Ausgangsneurone im Vergleich zu denen der Rezeptorzellen.

Diese Schwierigkeiten haben in den letzten Jahren zu den Versuchen geführt, die 2-Desoxyglucose-Autoradiographie für die Untersuchung der Funktion des Antennallobus, insbesondere der olfaktorischen Verarbeitung, einzusetzen. Dabei wird davon ausgegangen, daß die während einer Stimulusreizung markierten und somit aktivierten Glomeruli die Termina-

tionsgebiete der auf den Duftstoff reagierenden Rezeptorzellen darstellen. Gemäß des *Pattern-Mechanismus* wird die Hypothese formuliert, daß die einzelnen Düfte ein spezifisches Muster aktivierter Glomeruli erzeugen, wobei sich diese Aktivierungsmuster auch überlappen können (Rodrigues, 1988).

Die 2-Desoxyglukose-Methode weist den generellen Nachteil auf, daß sie nur ein statisches Bild des Stoffwechselprozesses wiedergibt. Mögliche zeitliche Dynamiken können mit dieser Methode nicht dargestellt werden. Untersuchungen mit Photodioden, die intrinsische optische Signale im Antennallobus während der gleichzeitigen Stimulierung der Antenne aufzeichnen, ermöglichen es, den zeitlichen Verlauf der hervorgerufenen Erregung zu verfolgen (Lieke, 1992). Erste Untersuchungen mit dieser Methode ergaben, daß die durch eine Duftsubstanz (zB Nelkenöl, Iso-Amylacetat) ausgelöste Erregung an bestimmten lokal umgrenzten Punkten (focal points) beginnt, um von dort aus sich im Antennallobus auszubreiten. In den focal points ist die Erregung meist am größten, am Ende des Reizes fällt das Aktivitätsmuster wieder zurück in diesen Ausgangspunkt. Bei Applikation von Duftreizen werden im allgemeinen weite Bereiche des Neuropils aktiviert. Es gibt aber auch Regionen, in denen keine Erregung beobachtet werden konnte. Die Aktivitätsmuster der untersuchten Düfte unterscheiden sich am deutlichsten in unterschiedlichen Positionen der Antwortmaxima, die insgesamt aktivierten Bereiche aber weisen starke Überlappungen auf. Zum Zeitpunkt maximaler Erregung weisen die einzelnen Aktivitätsmuster sogar nur sehr geringe Unterschiede auf. Im Gegensatz hierzu zeigen sich auffällige Unterschiede in der zeitlichen Dynamik der Erregung. Stimulierung mit Iso-Amylacetat zum Beispiel ruft im Vergleich zu Nelkenöl eine länger anhaltende Erregung im Neuropil hervor (Lieke, 1992).

Der Nachweis, daß die durch Duftstimuli ausgelösten Erregungen im Antennallobus zeitliche Dynamiken aufweisen, legt die Vermutung nahe, daß an der Generierung dieser Aktivitätsmuster die lokalen Interneurone in erheblichem Maße Anteil haben. Ist dies der Fall, so läßt sich die Vorstellung, daß das Muster der aktivierten Glomeruli dem antennalen afferenten Eingang entspricht, nicht uneingeschränkt aufrechterhalten.

Vieles spricht dafür, daß der einzelne Glomerulus durch einen spezifischen Rezeptorzelleingang charakterisiert ist. Ist aber auch die Funktion des Glomerulus innerhalb des Verarbeitungsprozesses im Antennallobus ausschließlich durch den Rezeptorzelleingang wie bei den Makroglomeruli bestimmbar? Homberg hat in seiner elektrophysiologischen Untersuchung von Ausgangsneuronen des mAGT-Traktes (Homberg, 1984) keine unimodal olfaktorischen Neurone gefunden; alle von ihm abgeleiteten Neurone zeigten Reaktionen auf mehrere Modalitäten. Die von den Outputneuronen innervierten Glomeruli liegen in den ventralen und mediofrontalen Regionen des Antennallobus, von denen man üblicherweise annimmt, daß sie an der olfaktorischen Verarbeitung beteiligt sind. Es gibt nur zwei plausible Möglichkeiten, diese Befunde zu erklären: Entweder erhalten die innervierten Glomeruli Eingänge von den unterschiedlichsten sensorischen Rezeptorzellen, oder die Multimodalität wird über die Interneurone erzeugt. Im ersten Fall würde dies gegen die Vorstellung sprechen, daß es im Antennallobus nach den Modalitäten abgrenzbare Funktionsbereiche gibt, im zweiten Fall würde die Funktion des Glomerulus in entscheidender Weise von den Interneuronen bestimmt. Für die bedeutende Rolle der Interneurone bei den Verarbeitungsprozessen im Antennallobus der Honigbiene spricht auch die enorme Gesamtanzahl von Antennallobusneuronen (4 700, Witthöft, 1967)

im Vergleich zu der Anzahl der Glomeruli (165, Arnold *et al*, 1985; beide Angaben beziehen sich auf die Arbeiterinnen). Ein Vergleich der absoluten Anzahl der Antennallobusneurone sowie des zahlenmäßigen Verhältnisses zwischen Neuronen und Glomeruli bei verschiedenen Insektenarten deutet darauf hin, daß im Antennallobus der Honigbiene eine außerordentlich komplexe intrinsische Verknüpfung stattfindet (Tabelle I).

Andererseits gibt es auch Anzeichen dafür, daß die Ausgangsneurone nicht auf die Funktion eines einzelnen Glomerulusausgangs reduzierbar sind. So haben Fonta *et al* (1991) auch multiglomeruläre Ausgangsneurone nachgewiesen. Wir sind der Auffassung, daß die bisher übliche Vorstellung einer definierten Zuordnung einer Rezeptorzellklasse zu einem spezialisierten Glomerulus und spezifischem Ausgangsneuron für die Honigbiene nicht mehr aufrechtzuerhalten ist.

Ausgehend von der Annahme, daß distinkte Rezeptorzellklassen und relativ unabhängige Informationsbahnen existieren, ergab sich die Vorstellung, daß die Duftgemische in einem *across-fibres-firing-pattern* mehrerer Ausgangsneurone repräsentiert werden, wobei die einzelnen Kom-

ponenten des Gemisches durch die Impulsfrequenz einzelner Neurone codiert sind. Bei der Anwendung der 2-Desoxyglucose-Methode geht man davon aus, daß das durch einen Stimulusreiz hervorgerufene Markierungsmuster diesem *across-fibres-firing-pattern* entspricht. In diesem Sinne werden die mittels der 2-Desoxyglucose-Methode dargestellten Aktivierungsmuster von Glomeruli als Nachweis für die spezifische Repräsentation von Duftsubstanzen im Gehirn der Biene gedeutet. Die Existenz von unterschiedlichen Aktivierungsmustern ist offensichtlich, es erhebt sich aber die Frage, ob diese Muster eine symbolische Repräsentation der Duftstimuli sind oder eher spezifische durch den Duftstimulus ausgelöste dynamische Erregungsprozesse darstellen.

INTERNEURONE UND AUSGANGSNEURONE: EXPERIMENTELL NACHGEWIESENE VERARBEITUNGSLEISTUNGEN IM ANTENNALLOBUS

Es existieren noch zu wenig elektrophysiologische Daten, als daß allgemeine Aussa-

Tabelle I. Vergleich der Anzahl der Rezeptorzellen und Antennallobusneurone verschiedener Insektenarten.

	D melanogaster (a)	P americana (b)	M sexta (c)	Apis mellifera (d)	
				Arbeiterin	Drohne
Antennale Rezeptorzellen	1 700-1 800	280 000	260 000	65 000	340 000
Anzahl der Glomeruli	35	125 / 1 MG	61 / 1 MG	166	103 / 4 MGC
AM-neurone insgesamt	nb	1 030	1 200	4 700	5 600
lokale Interneurone	nb	750	850	nb	nb
Ausgangsneurone	nb	280	350	nb	nb

a) Stocker *et al*, 1990; b) Boeckh *et al*, 1984; c) Christensen und Hildebrand (1987); d) Witthöft, 1967; Esslen und Kaissling, 1976; Arnold *et al*, 1985. MG = Makroglomerulus, MGC = makroglomerulärer Komplex, nb = nicht bekannt.

gen über die Antworteigenschaften der Inter- und Ausgangsneurone gemacht werden könnten. Die Ergebnisse der bisher durchgeführten Untersuchungen (Flanagan und Mercer 1989b; Fonta *et al*, 1991; Homberg, 1984) sind nur teilweise vergleichbar, weil aufgrund der unterschiedlichen Fragestellungen die getesteten Reizstimuli nur zum Teil miteinander identisch sind (Tabelle II). Darüber hinaus existiert das Problem, daß es bisher keine funktionelle Einteilung der Antennallobusneurone gibt, die es erlauben würde, die Ableitungsergebnisse verschiedener Neurone zu vergleichen. Sowohl Flanagan und Mercer als auch Fonta, Sun und Masson haben kürzlich versucht, dieses Problem anzugehen, indem sie überprüft haben, ob sich die Neurone entsprechend ihrer Morphologie und den dendritischen Verzweigungsfeldern in bestimmte funktionelle Gruppen einordnen lassen.

Flanagan und Mercer (1989b) gelangen zu 3 Hauptklassen :

– a) Al(M)He (Antennallobus-multi-glomeruläre-heterogene Neurone) Interneurone mit dendritischen Aufzweigungen in vielen Glomeruli des Antennenlappens. Meist sind die dendritischen Endigungen nur spärlich und diffus verteilt, in einem oder einigen Glomeruli sind sie aber stark und konzentriert (entspricht dem Interneurentyp II von Fonta *et al*, 1991);

– b) Al(M)Ho (Antennallobus-multi-glomeruläre-homogene Neurone) Interneurone dieses Typs unterscheiden sich von der ersten Gruppe nur darin, daß die Aufzweigung überall in den innervierten Glomeruli ähnlich diffus und gering ist (Interneurentyp I nach Fonta *et al*, 1991);

– c) D(M)Ho (Deutocerebrum-multi-glomeruläre-homogene Neurone) Interneurone dieser Gruppe weisen Fortsätze im gesamten Deutocerebrum (Antennallobus und Dorsallobus) auf. Die von Flanagan und Mercer beschriebenen Interneurone innervieren im Antennallobus meistens zwar unterschiedlich viele Glomeruli, weisen aber

Tabelle II. Vergleich der intrazellulär abgeleiteten Neurone und der experimentell eingesetzten Reizstimuli verschiedener Arbeitsgruppen.

	<i>Homberg (1984)</i>	<i>Flanagan und Mercer (1989)</i>	<i>Fonta et al (1991)</i>
Neurone	Ausgangsneurone (mAGT-Trakt)	Interneurone	Interneurone + Ausgangsneurone
Glomeruli	ventral, mediofront (T1, T3-Region ?)	zB T1, T3-Region	keine Angaben
Reizstimulus	Iso-Amylacetat Rosenöl Lavendel	Iso-Amylacetat Rosenöl	Iso-Amylacetat (Iso) Heptanon (Hep) Geraniol (Ger) Gemische (1:1): Hep/Ger; Hep/Iso; Ger/Iso Hep/Ger/Iso
	Zuckerwasser Wasser Lufstrom (auf Antenne u. Thorax)	Lufstrom (Antenne)	

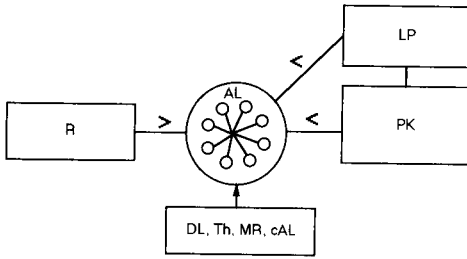


Abb 1. Schematische Darstellung des olfaktorischen Systems der Arbeiterin der Honigbiene Antenne :

– Rezeptorzellen unterschiedlicher Modalität : olfaktorische und gustatorische, mechanorezeptorische, temperatursensitive, CO₂-sensitive, H₂O-Rezeptoren;

Rezeptorzellen der Porenplatten (R) : ungeklärt, ob die Rezeptorzellen der Porenplatte nur olfaktorisch sind, Akers und Getz vermuten, daß auch H₂O-Rezeptoren vorhanden sein könnten; schmal- und breitbandig empfindliche Rezeptorzellen für unterschiedliche Substanzen; Wechselseitige Beeinflussung der Rezeptorzellen untereinander: Filtermechanismen, durch die bestimmte Signale gegenüber anderen hervorgehoben werden. Signaldetektion und -integration; Pheromon und nicht-Pheromone werden nicht in separaten Bahnen verarbeitet; Pheromone können in derselben Bahn durch spezifische Erregungsweisen codiert sein (zB Iso-Amylacetat).

Antennenlappen (AL) : Konvergenz (>) (und Divergenz ?, Boeckh *et al*, 1990) ähnlicher oder identisch empfindlicher Rezeptorzellen; Kombination unterschiedlicher Modalitäten : sensorische Eingänge aus anderen Körperregionen : zB. Mundregion (MR), Thorax (TH) sowie Eingänge aus anderen primären Neuropilen des Gehirns : zB. Dorsallobus (DL) und kontralateraler Antennallobus (cAL). Es ist fraglich, daß der Antennallobus in streng separate Funktionsbereiche für verschiedene Modalitäten unterteilt ist und ein separater Verarbeitungsbereich für olfaktorische Eingänge existiert; starke horizontale Verknüpfung der Glomeruli durch Interneurone, Ausgangsneurone weisen zT ebenfalls integrierende Funktionen über mehrere Glomeruli auf; Filtermechanismen : Verstärkung verhaltensrelevanter Signale (inhibierende Wirkung von Heptanon, Iso-Amylacetat); modulierende Einflüsse aus anderen Gehirnregionen (Protocerebrum, Suboesophagusganglion) die Verar-

immer Fortsätze in der posterioren Region des Antennallobus und der frontalen Region des Dorsallobus auf.

Diese Hauptklassen können nach den spezifischen Terminationsgebieten (zB AL (M)HeT1: Glomeruli mit konzentrierten Endigungen nur in der T1-Region; D(M)Ho C: Neurone mit Hauptfortsätzen im *cre-scent tract*) weiter unterteilt werden.

Für Ausgangsneurone mag eine entsprechende morphologische Klassifizierung möglich sein. Fonta *et al* (1991) unterscheiden uni- und multiglomeruläre Ausgangsneurone. Die uniglomerulären Neurone innervieren nur einen einzigen Glomerulus, die multiglomeruläre hingegen viele, wobei sie in einem Glomerulus starke konzentrierte und in den anderen Glomeruli nur wenige und diffus verteilte Aufzweigungen aufweisen. Im Gegensatz zu diesem differenzierten Ansatz, die An-

beitungsleistungen im Antennallobus steuern (zB Sensitivierung); geschlechtsspezifische Unterschiede in der Anzahl der Glomeruli und Antennallobusneurone sowie in dem Vorhandensein von spezialisierten makroglomerulären Komplexen (Bei der Drohne 4, bei der Königin 1). Bei der Drohne als auch der Königin ist die Existenz pheromon-sensitiver *labeled lines* nicht auszuschließen. *Protocerebrum* : *Pilzkörper (PK) und Laterales Protocerebrum (LP)* : sekundäre Prozesse der olfaktorischen Verarbeitung : – Divergenz (<) : ermöglicht diverse Kopplung der unterschiedlichen Informationen, zB Identifizierung von Gemischen, Trennung der vorher kombinierten Information etc., eröffnet neue Informationsbahnen, – Kombination mit anderen sensorischen, vor allem visuellen, Eingängen Detektion zeitlicher Folgen, Vergleich von vergangenen mit gerade stattfindenden sensorischen Inputs, olfaktorisches Gedächtnis (Erber *et al*, 1987); Rückkopplungsschleifen in den Antennallobus, die möglicherweise die Aktivität im Neuropil modulieren und regulieren.

tennallobusneurone nach morphologischen Kriterien zu klassifizieren, haben die bisherigen elektrophysiologischen Untersuchungen noch keine Ergebnisse erbracht, die für eine entsprechende funktionelle Unterteilung sprechen. Sicherlich ist die Anzahl der getesteten Stimuli zu gering, um Unterschiede in den Funktionen darstellen zu können (Tabelle II). Interessanterweise konnten Fonta *et al* für die drei verschiedenen Duftsubstanzen (Geraniol, Heptanon und Iso-Amylacetat), die nach Vareschi unterschiedlichen Antwortspektren zugeordnet sind, keine deutlichen Unterschiede in den Reaktionen einzelner Neurone finden. Im Grunde widerspricht dieses Ergebnis der Hypothese, daß separate Informationsbahnen existieren.

Im Gegensatz zu Flanagan und Mercer und Fonta *et al* hat Homberg in seiner Untersuchung zur Funktion des Pilzkörperneuropils Ausgangsneurone des Antennallobus (Neurone des mAGT-Traktes) auf Stimuli unterschiedlicher Modalität getestet (Tabelle II). Die Mehrzahl der von ihm abgeleiteten Neurone zeigten Reaktionen auf mehr als eine Stimulusmodalität und oft in unterschiedlicher Weise (zB auf olfaktorische Stimuli Inhibition, auf mechanische Reizung Exitation, oder in umgekehrter Weise). Homberg fand kein Neuron, das nur auf olfaktorische Reize antwortete. Wenn Ausgangsneurone auf olfaktorische Stimuli reagierten, dann waren die Reaktionen nicht zu unterscheiden außer in einem Fall für Iso-Amylacetat (Inhibition) und Rosenöl (Exitation). Fonta *et al* konnten ebenfalls in zwei Fällen eine Spezifität für Iso-Amylacetat nachweisen. Diese beiden Befunde sind deutliche Hinweise dafür, daß für Pheromone wahrscheinlich besondere Verarbeitungsmechanismen bestehen : entweder separate Bahnen oder eine Hervorhebung durch eine charakteristische Reaktion gegenüber den anderen olfaktorischen Stimuli. Im Gegensatz zum Ansatz von Flanagan und Mercer und

Fonta *et al* ist Homberg aufgrund der Befunde seiner Untersuchungen der Auffassung, daß es keine eindeutige Korrelation zwischen den physiologischen Eigenschaften und den unterschiedlichen Verzweigungsmustern der Neurone gibt. Die Ergebnisse der bisher durchgeführten elektrophysiologischen Ableitungen an den Antennallobusneuronen sind nicht so eindeutig, wie dies die gängigen Hypothesen über die Verarbeitungsmechanismen nahelegen scheinen. Zum heutigen Zeitpunkt gibt es weder gesicherte Befunde über die funktionelle Organisation noch über die olfaktorische Codierung im Antennallobus. Ausgehend von den Untersuchungen an *Apis mellifera*, *Periplaneta americana* und *Manduca sexta* lassen sich aber einige Verarbeitungseigenschaften im Antennallobus bestimmen :

- Konvergenz der Axone ähnlich sensitiver Rezeptorzellen;
- Filter(neurone) für komplexe natürliche Duftgemische (Boeckh und Ernst, 1987);
- synergistische Effekte (Fonta *et al*, 1991, Boeckh *et al*, 1990).

Zwischen der Antwort auf einzelne Düfte und einem Gemisch aus diesen Düften muß keine lineare Beziehung bestehen. Fonta *et al* konnten ein Neuron darstellen, das auf alle drei getesteten Düfte (Geraniol, Heptanon, Iso-Amylacetat) mit einer Erregung reagiert; unterschiedliche Gemische aus diesen drei Substanzen führten bei Vorhandensein von Heptanon in dem Gemisch jedoch zu einer Hemmung des Neurons;

- Spezialisierte Verarbeitungsmechanismen für besonders verhaltensrelevante Düfte (zB Pheromone).

Bei den Honigbienenarbeiterinnen können die Pheromone innerhalb einer gemeinsamen Informationsbahn mit den anderen Düften durch eine besondere Codierung hervorgehoben werden. (Fonta *et al* konnten zwei Neurone darstellen, die nur

auf Iso-Amylacetat reagierten; Homberg fand ein Neuron, das auf Rosenöl mit starker phasischer Erregung und auf Iso-Amylacetat mit einer Hemmung reagierte (siehe Tabelle II);

- Kombination verschiedener Modalitäten (zB olfaktorische und mechanische Reizung der Antenne);

- Diskrimination und Codierung von Reizmodalitäten (Homberg, 1984); Viele der von Homberg aufgezeichneten Neurone zeigen auf verschiedene Modalitäten antagonistische Reaktionen;

- Die komplexen Verarbeitungsleistungen im Antennallobus beruhen nicht, wie bisher hauptsächlich vermutet, ausschließlich auf einer linearen Kombination von Impulsfrequenzen der Rezeptorzellantworten (Vareschi, 1971). Es gibt vielmehr genügend experimentelle Befunde dafür, daß in den Verarbeitungsprozessen verschiedenste Erregungsformen eine Rolle spielen: Inhibition, Excitation, Impulsfrequenz, absolute Dauer einer Hemmung oder Erregung, Antwortverzögerung während exzitatorischer Antworten, etc;

- Mikroschaltkreise: Viele der von Flanagan und Mercer abgeleiteten Interneurone weisen Aktionspotentiale mit mehreren Amplituden auf. Ähnliche Befunde bei *Manduca sexta* wurden von Matsumoto und Hildebrand (1981) dahingehend gedeutet, daß Spikes mit kleineren Amplituden möglicherweise Aktionspotentiale darstellen, die in verschiedenen Regionen des Neurons ausgelöst, aber nicht über den gesamten Neuriten weitergeleitet werden. Matsumoto und Hildebrand vermuten, daß verschiedene Regionen der dendritischen Verzweigungen möglicherweise unabhängig voneinander agieren und an Verarbeitungsprozessen in lokalen Schaltkreisen innerhalb eines Glomerulus oder innerhalb von Glomeruligruppen beteiligt sind, indem sie lokal begrenzte Aktionspotentiale erzeugen. Masson und Mu-

staparta (1990) befürworten aufgrund anatomischer Befunde ebenfalls das Vorhandensein von Mikroschaltkreisen: reziproke Synapsen zwischen Interneuronen und Rezeptorzellterminationen, prä- und postsynaptische Stellen in demselben Neuritenprofil sowie prä- und postsynaptische Verbindungen zwischen Interneuronen;

- Variabilität und Plastizität des Antwortverhaltens von Antennallobusneuronen (Boeckh und Ernst, 1987, Boeckh *et al* 1990).

Boeckh und Ernst berichten, daß identifizierbare Ausgangsneurone bei verschiedenen Individuen von *Periplaneta* unterschiedliche Geruchsspezifitäten aufweisen. Einzelne Neurone zeigten während länger andauernder Ableitungen (über mehrere Stunden) sogar eine Veränderung in der Rangordnung der effektiven Stimuli. Boeckh und Ernst vermuten, daß die Veränderungen in der Spezifität für Gerüche möglicherweise auf individuelle Variabilität und Plastizität, dh auf genetische, epigenetische und kurzfristige Adaptationen, zurückzuführen sind. Gerade für die Biene ist die Bedeutung von externen Umwelteinflüssen während der Ontogenese (Gascuel und Masson, 1991) nachgewiesen und ebenso kurzzeitige reversible Sensitivierungsphänomene (Menzel *et al*, 1991). Es ist nicht auszuschließen, daß diese Phänomene einen großen Einfluß auf die Reaktionsweisen der Antennallobusneurone haben. Es bleibt zu zeigen, ob die Reaktionen von Inter- und Ausgangsneuronen durch plastische Prozesse kurz- und langfristig veränderbar sind.

VORSTELLUNGEN ÜBER VERARBEITUNGSMECHANISMEN IM ANTENNALLOBUS

Die bisher vorgeschlagenen Modelle über Verarbeitungsprozesse im Antennallobus

konzentrieren sich auf das Problem der Diskrimination der perzipierten Duftsubstanzen. Die Modelle von Vareschi und Boeckh gehen davon aus, daß im Antennallobus zum einen die Klassifizierung der Duftsubstanzen durch die Rezeptorzellen noch verfeinert und das endgültige Auflösungsvermögen erzielt wird, zum anderen, daß auf der Ebene der glomerulären Ausgänge eine Repräsentation von Duftgemischen erhalten wird, die dann in den übergeordneten Neuropilen (Laterales Protocerebrum und Pilzkörper) detektiert werden können. Ausgehend von seiner Einteilung der Rezeptorzellen in distinkte Reaktionsklassen mit unterschiedlichen Antwortspektren, die sich nicht oder nur gering überschneiden, entwickelt Vareschi die Vorstellung eines zweistufigen Diskriminationsprozesses:

- Differenzierung der Duftsubstanzen durch die unterschiedlichen Rezeptorzelltypen, die im Antennallobus durch separate Bahnen («ohne Verechnung»/ Konvergenz der einzelnen Typen auf verschiedene Glomeruli) aufrechterhalten bleibt;
- Unterscheidung der Substanzen desselben Responsespektrums durch «Verrechnung» der unterschiedlichen Reaktionsantworten der Rezeptorzellen einer Antwortklasse aufgrund der unterschiedlichen Spezifitäten (Kennlinien) der einzelnen Zellen für dieselben Duftsubstanzen. Das einer Rezeptorzellklasse zugeordnete Ausgangsneuron weist so für jeden Duftstoff des Spektrums ein spezifisches Aktionspotentialmuster auf, in dem auch Information über die Konzentration der Substanz enthalten ist.

Die Überlegungen von Boeckh und Ernst (1987) beruhen auf ähnlichen Vorstellungen, aber anders als Vareschi steht für sie nicht das Problem der Unterscheidung von einzelnen Substanzen, sondern die Identifizierung von natürlichen Duftgemischen im Mittelpunkt der Diskussion

über die Verarbeitungsmechanismen des peripheren olfaktorischen Systems. Die verschiedenen Rezeptorzelltypen reagieren auf einen Duftgemischstimulus unterschiedlich stark gemäß ihrer Sensitivität für einzelne Komponenten und der Konzentration dieser Substanzen im Duftgemisch. So ergibt sich ein Muster (Rangordnung) der Erregung unterschiedlicher Rezeptorzellen, das fähig wäre, ein Duftgemisch schon auf der Ebene der Rezeptorzellen zu repräsentieren.

Getz (1991) geht wie Vareschi und Boeckh davon aus, daß die Qualität und Quantität eines Duftstimulus in einem *across-fibres-firing-pattern* olfaktorischer Ausgangsneurone codiert sind. Im Gegensatz zu diesen beiden aber vertritt er die Auffassung, daß es aufgrund der Struktur des olfaktorischen Systems (keine Rezeptoren für jede mögliche Substanz, Konvergenz im Antennallobus auf wenige Ausgangsneurone) notwendig zu einer starken «Informationsreduzierung» kommt, dh daß unterschiedliche Signale der Umwelt identische oder kaum zu unterscheidende *across-fibres-firing-pattern* erzeugen. Das entscheidende Problem für das sensorische System besteht dann darin, wie trotz zu vermutender «Informationsreduzierung» im sensorischen System den realen Verhältnissen (oder dem Verhaltensspielraum) entsprechende Duftdifferenzierung ermöglicht werden kann. Getz zeigt, daß an einem solchen Prozeß Gedächtnismechanismen beteiligt sein könnten.

Die neueren Untersuchungen von Akers und Getz (1992), Flanagan und Mercer (1989b) und Fonta *et al* (1991) zeigen, daß die Verarbeitung olfaktorischer Stimuli nicht ausschließlich auf dem Prinzip einer gleichwertigen Reizrepräsentation beruht, sondern daß auf der Ebene der Rezeptorzellen und auch im Antennallobus Filter- und Verstärkungsmechanismen für bestimmte Stimuli existieren. Die besonderen Reaktionen auf Iso-Amylacetat legen die

Vermutung nahe, daß zB verhaltensrelevante olfaktorische Signale umfangreiche Auswirkungen auf die allgemeinen Verarbeitungsprozesse haben. Es mag sein, daß Iso-Amylacetat die Verarbeitung olfaktorischer Stimuli in weiten Bereichen des Antennallobus unterdrückt und so eine Konzentrierung des Verhaltens auf Abwehrreaktionen ermöglicht.

Die Funktionweise eines sensorischen Systems ist sicherlich nicht darauf ausgerichtet, die Umwelt genau abzubilden. Es ist für einen Organismus vollkommen ausreichend, wenn die Sinnesorgane und das Gehirn so gebaut sind, daß sie sein Überleben und eine erfolgreiche Fortpflanzung ermöglichen. In vielen Konditionierungsversuchen ist die enorme Fähigkeit der Biene, Düfte zu unterscheiden, nachgewiesen worden (Getz *et al*, 1986; Getz und Smith, 1987; Brückner und Getz, 1991). Die oben skizzierten Modelle von Vareschi und Boeckh führen diese Diskriminationsleistungen auf eine distinkte Codierung jeder einzelnen perzipierten Duftsubstanz zurück. Ist diese Art der Repräsentation unbedingt notwendig, um eine solch feine Duftunterscheidung zu ermöglichen, oder sind auch andere Mechanismen denkbar? In ähnlicher Weise wie Getz, der in seinem Modell zeigt, wie Gedächtnismechanismen eine Informationsreduzierung aufheben, ist es möglich, daß die Biene über eine «Grundunterscheidungsfähigkeit» verfügt, die durch interne und externe motivierende Einflüsse wie Belohnung und Aufmerksamkeit, sowie durch Gedächtnismechanismen, die auch schon im Antennallobus stattfinden können, gesteigert werden kann. Bei den Konditionierungstests zum Beispiel hat der Belohnungszustand einen entscheidenden Einfluß auf das Lernen und Unterscheiden der Duftsubstanzen (Menzel *et al*, 1991; Hammer, 1992).

Ein anderes Problem ist die Frage, ob im Antennallobus eine Trennung der unterschiedlichen Modalitäten in separate Ver-

arbeitungsbahnen gefordert werden muß. Die elektrophysiologischen Ableitungen von Homberg zeigten eine große Multimodalität der Ausgangsneurone. Aus informationstheoretischen Gründen (gesicherte Signalübertragung) ist in jedem sensorischen System eine starke Konvergenz ähnlicher bzw. identischer Inputs notwendig; aus dieser Bedingung kann aber nicht abgeleitet werden, daß es separate Informationsleitungen geben muß. Im Gegensatz zu mathematischen Modellen und logischen Rechenmaschinen weisen sensorische Systeme schon in frühen Verarbeitungsschritten in großem Umfang Kombinationen unterschiedlicher Eingänge auf. Vielleicht ist in einem Gehirn mit relativ wenigen Neuronen Multimodalität eine Voraussetzung für das Hervorbringen komplexer Leistungen. Dies könnte für den Antennallobus in Hinsicht auf die Kombination verschiedener sensorischer Eingänge zutreffen. Es ist bisher nicht geklärt, in welchem Umfange die Biene ein separates System für die Olfaktion aufweist.

Es gibt genügend Anzeichen dafür, daß die bisherigen Konzeptionen, die von der Stimuluseingangssituation und deren getreuen Abbildung im Gehirn ausgehen, in ihrem Repräsentationsmodell für die Honigbiene zu einfach sind. Das Gehirn der Biene kann möglicherweise nach eigenen internen Regeln eine Wahrnehmungswelt konstruieren, die erfolgreiches Verhalten in ihrer Umwelt ermöglicht und in einem gewissen Rahmen unabhängig von der gegebenen Reizsituation agiert.

In der Abbildung ist das antennale und olfaktorische System der Arbeiterin der Honigbiene schematisch dargestellt.

DANKSAGUNG

Wir danken Herrn Dr G Manteuffel und Herrn Prof Dr G Roth für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Summary — Functional organization of the antennal and olfactory system of the honeybee worker, *Apis mellifera* L.

The mechanisms of olfactory information processing have been reviewed for the poreplate receptors and antennal lobe structures in worker honeybees. A new concept arises from recent electrophysiological research on the poreplates of the antenna in which it has been shown that the receptor cells within poreplates interact with each other in various ways (Akers and Getz, 1992). There seems to be no distinct receptor cell classes with different odor spectra as previous research had indicated (Vareschi, 1971). Thus it has to be assumed that the input into the antennal lobe already consist of 'preprocessed' information on the olfactory environment of the insect.

Recent anatomical and physiological research data on the antennal lobe are discussed under the aspect of the functional organization of this glomerular structure. There is evidence that the information processing within the antennal lobe occurs in a complex interglomerular circuitry. The antennal lobe of the honeybee is compared to that of other insects for which detailed data exist (table I). A high degree of multimodality of antennal lobe neurons is postulated for the honeybee because of the various inputs it receives apart from the antennal inputs. Multimodality of output neurons is known to exist (Homberg, 1984, table II).

A schematic diagram summarizes the various parts of the brain of the worker bee involved in olfactory information processing. The ability of honeybee workers to learn and discriminate specific odors and odor mixtures might be greatly influenced by its motivational internal disposition.

olfactory system / receptor cell / antennal lobe / information processing mechanism / honeybee

Résumé — Organisation fonctionnelle du système antennaire olfactif de l'ouvrière d'abeille, *Apis mellifera* L.

Les mécanismes du traitement de l'information olfactive sont décrits au niveau des récepteurs des plaques poreuses (*sensilla placodea*) et des structures du lobe antennaire de l'ouvrière d'abeille. Un nouveau concept émerge des recherches récentes en électrophysiologie sur les plaques poreuses de l'antenne; elles ont montré que les cellules réceptrices à l'intérieur des plaques poreuses interagissent les unes avec les autres de diverses manières (Akers et Getz, 1992). Il semble qu'il n'y ait pas de classes distinctes de cellules réceptrices correspondant à différents spectres odorants, comme les études précédentes l'avaient indiqué (Vareschi, 1971). Il faut donc supposer que ce qui entre dans le lobe antennaire concernant l'environnement olfactif de l'animal est de l'information déjà «prétraitée». Les données récentes sur l'anatomie et la physiologie du lobe antennaire sont discutées sous l'angle de l'organisation fonctionnelle de la structure glomérulaire. Il est évident que le traitement de l'information au sein du lobe antennaire a lieu dans une circuiterie interglomérulaire complexe. Le lobe antennaire de l'abeille est comparé à celui d'autres insectes pour lesquels existent des données détaillées (tableau I). On postule chez l'abeille l'existence d'un fort degré de multimodalité des neurones du lobe antennaire en raison des divers inputs qu'il reçoit en sus des inputs antennaires. On connaît la multimodalité des neurones efférents (Homberg, 1984; tableau II). Un diagramme schématique (fig 1) présente les diverses parties du cerveau de l'ouvrière d'abeille impliquées dans le traitement de l'information olfactive. La capacité des ouvrières à apprendre et à discriminer des odeurs spécifiques et des mélanges d'odeurs pourrait être fortement influencée par leur état interne de motivation.

***Apis mellifera* / système olfactif / lobe antennaire / cellule sensorielle / traitement de l'information**

LITERATURVERZEICHNIS

- Akers RP, Getz WM (1992) A test of identified response classes among olfactory receptor neurons in the honey bee worker. *Chem Senses* 17, 191-209
- Arnold G, Masson C, Budharugsa S (1985) Comparative study of the antennal lobes and their afferent pathways in the worker bee and the drone (*Apis mellifera*). *Cell Tissue Res* 242, 593-605
- Arnold G, Budharugsa S, Masson C (1988) Organisation of the antennal lobe in the queen honey bee, *Apis mellifera* L (Hymenoptera: Apidae). *Int J Insect Morphol Embryol* 17, 3, 185-195
- Boeckh J, Ernst K.D, Sass H, Waldow U (1984) Anatomical and physiological characteristics of individual neurones in the central antennal pathway of insects. *J Insect Physiol* 30, 15-26
- Boeckh J, Ernst KD (1987) Contribution of single unit analysis in insects to an understanding of olfactory function. *J Comp Physiol A* 161, 549-565
- Boeckh J, Distler P, Ernst KD, Hösl M, Malun D (1990) Olfactory bulb and antennal lobe. In: *Chemosensory Information Processing* (Schild D, ed), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 201-227
- Brückner D, Getz WM (1991) Odour perception as related to kin recognition. In: *The Behavior and Physiology of Bees* (Goodman LJ, Fischer RC, eds) CAB Int, Wallingfort, 60-68
- Christensen TA, Hildebrand JG (1987) Functions, organization, and physiology of the olfactory pathways in the Lepidopteran Brain. In: *Arthropod Brain: Its Evolution, Development, Structure and Function* (Gupta AP, ed) J Wiley & Sons, New York, 457-484
- Erber J, Homberg U, Gronenberg W (1987) Functional roles of the mushroom bodies in the bee brain, *Apis mellifera*. In: *Arthropod Brain: Its Evolution, Development, Structure and Function* (Gupta AP, ed) J.Wiley & Sons, New York, 485-512
- Esslen J, Kaissling KE (1976) Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (*Apis mellifera* L). *Zoomorphologie* 83, 227-251
- Flanagan D, Mercer AR (1989a) An atlas and 3-D reconstruction of the antenar lobes in the worker honey bee, *Apis mellifera* L (Hymenoptera: Apidae). *Int J Insect Morphol Embryol* 18 (2/3), 145-159
- Flanagan D, Mercer AR (1989b) Morphology and response characteristics of neurones in the deutocerebrum of the brain in the honey bee *Apis mellifera*. *J Comp Physiol A* 64, 483-494
- Fonta C, Sun XJ, Masson C (1991) Cellular analysis of odour integration in the honeybee antennal lobe. In: *The Behavior and Physiology of Bees* (Goodman LJ, Fischer RC, eds) CAB Int, Wallingfort, 227-241
- Gascuel J, Masson C (1991) A quantitative ultrastructural study of the honey bee antennal lobe. *Tissue Cell* 23 (3), 341-356
- Getz WM (1991) A neuronal network for processing olfactory-like stimuli. *Bull Math Biol* 53, 145-159
- Getz WM, Brückner D, Smith KB (1986) Conditioning honeybees to discriminate between heritable odours from full and half sisters. *J Comp Physiol A* 159, 251-256
- Getz WM, Smith KB (1987) Olfactory sensitivity and discrimination of mixtures in honeybees. *J Comp Physiol A* 160, 239-246
- Hammer M (1992) A single identified neuron contributes to associative learning of olfactory cues in honey bees. In: *Rhythmogenesis in Neurons and Networks. Proc 20th Göttingen Neurobiol Conf* (Elsner N, Richter DW, eds) G Thieme Verlag, Stuttgart, New York, p 81
- Homberg U (1984) Processing of antennal information in extrinsic mushroom body neurons of the bee brain. *J Comp Physiol A* 154, 825-836
- Homberg U, Christensen TA, Hildebrand JG (1989) Structure and function of the deutocerebrum in insects. *Annu Rev Entomol* 34, 477-501
- Lacher V (1964) Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendioxid, Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeiter-

- biene und der Drohne (*Apis mellifica* L.). *Z Vgl Physiol* 48, 587-623
- Lieke EE (1992) Spatio-temporal organization of "odor" maps within the honeybee antennal lobes revealed by real time optical imaging. *In: Rhythmogenesis in Neurons and Networks. Proc 20th Göttingen Neurobiol Conf* (Elsner N, Richter DW, eds) G Thieme Verlag, Stuttgart, New York, p 115
- Masson C, Mustaparta H (1990) Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiol Rev* 70 (1), 199-245
- Matsumoto SG, Hildebrand JG (1981) Olfactory mechanisms in the moth *Manduca sexta*: response characteristics and morphology of the central neurons in the antennal lobes. *Proc R Soc Lond B* 213, 249-277
- Menzel R, Hammer M, Braun G, Mauerlshagen J, Sugawa M (1991) Neurobiology of Learning and Memory in Honeybees. *In: The Behavior and Physiology of Bees* (Goodman LJ, Fischer RC, eds) CAB Int, Wallingford, 323-353
- Pareto A (1972) Die zentrale Verteilung der Fühlerafferenz bei Arbeiterinnen der Honigbiene, *Apis mellifera* L. *Z Zellforsch* 131, 109-140.
- Rodrigues V (1988) Spatial coding of olfactory information in the antennal lobe of *Drosophila melanogaster*. *Brain Res* 453, 299-307
- Stocker RF, Singh RN, Schoderet M, Siddiqi O (1983) Projection patterns of different types of antennal sensilla in the antennal glomeruli of *Drosophila melanogaster*. *Cell Tissue Res* 232, 237-248
- Stocker RF, Lienhard MS, Borst A, Fischbach KF (1990) Neuronal architecture of the antennal lobe in *Drosophila melanogaster*. *Cell Tissue Res* 262, 9-34
- Suzuki H (1975) Antennal movements induced by odour and central projection of antennal neurons in the honey-bee. *J Insect Physiol* 21, 831-847
- Vareschi E (1971) Duftunterscheidung bei der Honigbiene - Einzelzellableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z Vgl Physiol.* 75, 143-173
- Witthöft W (1967) Absolute Anzahl und Verteilung der Zellen im Hirn der Honigbiene. *Z Morphol Tiere* 61, 160-184