

BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

SITZUNGSBERICHTE

JAHRGANG

1971

MÜNCHEN 1972

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Registrierung elektrischer Aktivität auf der Riechschleimhaut des Menschen

Von P. Bekiaroglou und S. Gisdakis

Physikalisch-Chemisches Institut der Universität München

Vorgelegt von Georg-Maria Schwab, am 11. Juni 1971

Mit 2 Abbildungen

Einleitung

Bei der Untersuchung der Funktion der Sinnesorgane werden hauptsächlich zwei grundsätzlich verschiedene Experimentiermethoden angewandt.

Die eine bedient sich des ganzen intakten Sinnesorgans vom Rezeptor her über die Nervenleitungen bis zu dem informationsbearbeitenden Teil im Gehirn. Bei diesen Experimenten setzt man das entsprechende Sinnesorgan verschiedenen Reizen aus und verfolgt die resultierenden Empfindungen. Das geeignetste Objekt solcher psychophysiologischen Untersuchungen ist der Mensch, da er in der Lage ist, eine ziemlich detaillierte Beschreibung seiner jeweiligen Sinnesempfindungen zu geben. Der Nachteil der Methode ist, daß das Resultat der Beobachtung (die subjektive Sinnesempfindung) von sehr vielen Faktoren beeinflußt wird und außerdem sich einer exakten Bestimmung entzieht.

Bei der anderen großen Richtung der sinnesphysiologischen Untersuchungen versucht man möglichst konkrete Daten über die Funktion einzelner Teile des Sinnesapparates zu gewinnen. Man macht sich dabei hauptsächlich die Tatsache zunutze, daß durch die gegenwärtig verfügbare hochentwickelte elektronische Meßtechnik eine elektrische Aktivität der Nervenzellen registriert und gemessen werden kann. Bei der Mehrzahl dieser elektrophysiologischen Experimente, die für das Versuchsobjekt in der Regel tödlich verlaufen, scheidet natürlich der Mensch als solches

aus, und man ist auf Tierexperimente angewiesen. Der Nachteil der Methode ist, daß man dabei auf die Information, welche gleichzeitig der ganze intakte Sinnesapparat liefern konnte, verzichten muß.

Versuche, bei denen man die Vorteile beider Methoden kombinieren kann, also elektrophysiologische Versuche am wachen Menschen, wären allein in der Lage, das Verhältnis zwischen subjektiver Empfindung und registrierter elektrischer Aktivität zu klären, so daß weder Empfindungen falsch interpretiert, noch (was vielleicht wahrscheinlicher ist) elektrische Phänomene, die in Wirklichkeit von den eigentlichen Funktion des Sinnesorgans unabhängig sind, für ein Maß dieser Funktion gehalten werden können. Leider sind solche Versuche in der Regel schwer durchführbar (wenn man die Elektroenzephalographie wegen der Schwierigkeit bei der Deutung ihrer Resultate ausklammert), da nicht nur die Nervenleitungen sondern auch die Rezeptoren selbst sich im Inneren des Körpers befinden und erst operativ für den elektrischen Kontakt mit einer technischen Anordnung zugänglich gemacht werden können.

In dieser Hinsicht nimmt der Geruchssinn – welcher wegen der für den Menschen kleineren Bedeutung gegenüber Gesichts- und Gehörsinn wesentlich bei der Forschung benachteiligt ist – eine besondere Stellung ein, weil das Riechepithel, wo alle etwa 10^7 Geruchsrezeptoren in einer Fläche von ca. 5 cm^2 versammelt sind, obwohl tief in dem Nasenloch sitzend, sich praktisch auf der Oberfläche des Körpers befindet und ohne jeglichen operativen Aufwand zugänglich ist.

Die vorliegende Arbeit berichtet über die ersten Versuche, die in der Zeit 1967–1969 von den Autoren unternommen wurden, von dieser Möglichkeit Gebrauch zu machen und die elektrische Aktivität der Geruchsrezeptoren beim wachen Menschen durch eine technische Einrichtung zu verfolgen.

Experimenteller Teil

Die erste Aufgabe, die vor uns stand, war, die Frage zu beantworten, ob man an einem wachen Menschen, ohne ihm beson-

deren Schmerz oder gar Schäden zuzufügen, eine Ableitsonde bis zum Riechepithel anbringen kann. Für diesen Zweck haben wir Kontakt mit der Hals-Nasen-Ohren-Klinik der Universität München aufgenommen und dort unsere ersten Versuche unter der ärztlichen Aufsicht von Professor Dr. H. Güttich durchgeführt. Als Versuchsperson diente, wie auch bei den meisten unserer späteren Experimente, der eine von uns.

Die Ableitsonde wurde in die Nase eingeführt und unter gleichzeitiger Beobachtung am Röntgenshirm weitergeschoben. Schon die ersten Versuche zeigten uns, daß es ohne weiteres möglich war, die Sonde bis zum Riechepithel zu führen. Um den heftigen Schmerz und den Nies-Reflex, der vor allem von der Gegend der mittleren Muschel ausging, zu unterbinden, wurde diese Gegend mit Xylocain-Spray lokal anästhesiert. Obwohl dabei das Anästhetikum bis zu dem Riechepithel gelangte (die Versuchsperson verspürte intensiv den eigenartigen Geruch des Präparats), verursachte es keine merkbare Änderung des Riechvermögens der Versuchsperson.¹

Trotz dieser Anästhesierung verspürte die Versuchsperson während der Einführung der Sonde leichte Schmerzen, die desto stärker wurden, je heftiger die Bewegungen der Sonde waren. So hat sich als das geeignetste erwiesen, ab einer gewissen Tiefe das weitere Einführen der Sonde der Versuchsperson selbst zu überlassen. Dies hatte auch zur Folge, daß sie mit der Zeit ein Gefühl dafür entwickeln konnte, ob die Sonde an die richtige Stelle geführt wurde. Bald hatten wir die Technik der Einführung der Sonde so gut erlernt, daß wir auf die Hilfe der Röntgendurchleuchtung und den ärztlichen Beistand verzichten und alle weiteren Experimente im Physikalisch-Chemischen Institut durchführen konnten.

Sobald die Sonde das Riechepithel erreichte und nicht mehr bewegt wurde, verklang der Schmerz fast total. Unsere Experimente waren dennoch zeitlich begrenzt. Nach etwa 30 Min. von der Einführung der Ableitsonde an setzte eine starke Schleimabsonderung in dem betreffenden Nasenteil ein, welche das Ge-

¹ Wir waren natürlich bestrebt, die kleinste noch ausreichende Menge des Anästhetikums zu verwenden. Zwei Einsprühungen von etwa 1 sec Dauer im Abstand von ungefähr 15 min erwiesen sich als die optimale Menge.

ruchsvermögen der Versuchsperson und gleichzeitig die abgeleiteten Potentiale verschwinden ließ. Nach Beendigung des Versuches und Herausnahme der Ableitsonde zeigte die Versuchsperson in der Nasenhälfte, in der sich die Sonde befand, Symptome von Katarrh, die jedoch nach Ablauf von einer bis zwei Stunden verschwanden, so daß sie sich wieder normal fühlte. Irgendwelche Nasenerkrankungen oder Dauerschäden des Riechapparates der Versuchsperson sind bis jetzt (etwa drei Jahre nach Beginn der Versuche) nicht festgestellt worden.

Somit war die Frage des Kontaktes mit dem Rezeptorfeld gelöst, und als nächstes galt es, sich mit der entsprechenden technischen Experimentieranordnung zu befassen. Das hieß folgende Aufgaben zu lösen:

1. Entsprechende Arbeits- wie Bezugselektroden zu entwickeln.
2. Eine stabile Befestigung der Ableitsonde zu sichern.
3. Die Riechprobenzufuhr möglichst definiert zu gestalten.

1. Die Elektroden

Aus der Riechschleimhaut von Wirbeltieren sind bis jetzt sowohl schnelle Impulse (Spikes) aus einzelnen Rezeptoren abgeleitet [1–3], wie auch langsame Potentialänderungen auf dem ganzen Epithel beobachtet [4–6] worden. Da unsere Experimentieranordnung das Erfassen einzelner Rezeptoren nicht erlaubte, kam bei unseren Versuchen nur die Ableitung der langsamen Summenpotentiale in Frage. Das bedeutete, daß an die Dimensionierung der Sonde keine besonders großen Anforderungen gestellt wurden. Es genügte, wenn sie in den etwa 2 mm breiten Riechspalt hineinpaßte. Mit dem Problem der Beschaffenheit der Sonde indessen mußten wir uns besonders befassen.

Um die Gefahr der Beobachtung von Vorgängen, die unabhängig von der eigentlichen elektrischen Funktion auf der Riechschleimhaut wären, auf ein Minimum zu reduzieren, haben wir (unter Simulation der Bedingungen bei dem eigentlichen Experiment) eine Reihe verschiedener Elektroden auf ihre Brauchbarkeit getestet. Eine plattenförmige Masse aus durch Agar-Agar

geliertes Ringerlösung stellte das Riechepithel dar, ihre Oberfläche berührte die Arbeitselektrode, die Gegenelektrode befand sich unterhalb der Gelmasse. Auf die Gel-Oberfläche wurde ein veränderlicher Luftstrom geblasen. Wir haben festgestellt, daß das Potential zwischen den Elektroden je nach ihrer Art um einige Millivolt schwanken konnte bei Änderungen der Geschwindigkeit oder der Temperatur des Luftstromes. Das traf vor allem bei Metallelektroden (Silber, Kupfer, Platin) zu. Halbelemente II. Art dagegen waren unempfindlich gegenüber solchen Störfaktoren (auch wenn dem Luftstrom ein Riechstoff beigemischt wurde), und so haben wir uns für das handliche und stabile Silber-Silberchlorid-Halbelement entschieden.

Die Arbeitselektrode bestand aus einem an seiner Oberfläche chlorierten Silberdraht, dessen Ende mit Hilfe von Agar-Agar-Ringerlösung-Gel zu einem spatenförmigen Gebilde geformt war. Dieses weiche spatenförmige Ende wurde während des Experiments in den Riechspalt eingeführt. Ein Kunststoff-Isolierüberzug beschränkte die wirksame Kontaktfläche der Elektrode auf ihr spatenförmiges Ende und glättete ihre übrige Oberfläche. Die Sonde bot dem Sinnesfeld eine Kontaktfläche von etwa 200 mm², ihre Gesamtlänge betrug etwa 90 mm, und ihre Dicke blieb unterhalb von 1,5 mm. Zur Anbringung der Bezugselektrode haben wir die Ohrmuschel¹ ausgewählt. Als Elektroden wurden wiederum Ag-AgCl-Halbelemente verwendet, deren Ende durch Agar-Agar-Ringer-Gel propfenähnlich geformt wurde. Zwei gleiche, miteinander kurzgeschlossene Bezugselektroden wurden bei der Versuchsdurchführung in die Ohrmuscheln eingeführt. Durch Messung des Widerstandes zwischen der eingeführten Sonde und der Bezugselektrode haben wir uns vor jedem Experiment von dem guten elektrischen Kontakt vergewissert. Das Potential der Arbeitselektrode gegen die geerdete Bezugselektrode wurde nach einer Vorverstärkung mit Hilfe eines Schreibers registriert.

¹ Andere auf ihre Brauchbarkeit untersuchten Körperstellen zeigten Abhängigkeit ihres Potentials von verschiedenen Lebensfunktionen, z. B. die Arme vom Herz- und die Mundhöhle vom Atemrhythmus. Das Potential eines leitenden auf der Stirn befestigten Bandes zeigte große Abhängigkeit von kleinen kaum vermeidbaren Bewegungen der Kopfhaut.

2. Die Elektrodenhalterung

Eine stabile Befestigungsstelle für die Ableitsonde war besonders wichtig für unsere Experimente, nicht nur weil Bewegungen der Elektrode schmerzhaft für die Versuchsperson waren, sondern auch weil, wie sich herausstellte, die abgeleiteten Potentiale stark von der Stelle der Berührung der Sonde am Riechepithel sowie der Art des Kontakts abhängig waren, so daß wir während des Experiments eine Änderung des Kontakts möglichst vermeiden mußten. Eine solche Befestigungsstelle bot uns der Oberkiefer der Versuchsperson. Dazu ließen wir von der Zahnmedizinischen Klinik der Universität München¹ einen Oberkieferabdruck der Versuchsperson aus Plastik anfertigen, der mit Hilfe eingegossener Federschlingen an den Zähnen befestigt werden konnte. In dem Oberkieferabdruck war ein geeignet geformtes Stahlblech so eingebettet, daß sein Ende aus dem Mund herausragte und vor der Oberlippe einen rechten Winkel nach oben bildete. Auf diesem Winkel wurden die Sonde und der Teflonschlauch, der die Riechproben bis vor den Riechspalt führte, befestigt.

3. Zufuhr der Riechproben

An die Darbietung des Duftreizes hatten wir zwei (gleichzeitig nicht leicht zu erfüllende) Anforderungen zu stellen:

- a) Sie sollte uns erlauben, die Zufuhr der Riechprobe möglichst definiert und reproduzierbar zu gestalten.
- b) Sie sollte den natürlichen Bedingungen, unter denen der Geruchsapparat funktioniert, möglichst nahekommen.

Die Lösung, für die wir uns entschieden haben, war folgende: Für die ganze Dauer des Experiments ließen wir auf das Riechepithel einen Stickstoffstrom konstanter Geschwindigkeit (300 ml/min), konstanter Temperatur (37° C) und konstanter

¹ Dem Direktor der Klinik, Professor Dr. J. Heiss sowie Herrn Dr. H. Grasser danken wir recht herzlich für ihre Unterstützung.

Feuchtigkeit (gesättigt) einwirken. Für eine bekannte Zeitdauer ersetzten wir diesen Strom durch einen anderen mit der gleichen Geschwindigkeit, Temperatur und Feuchtigkeit, der aber noch dazu mit einer konstanten Konzentration (gesättigt) an Riechstoffdampf beladen war.

Kernpunkt der für diesen Zweck gebauten Apparatur war ein Vier-Weg-Ventil (Gasprobengeber für die Gaschromatographie), durch den zwei bis auf den Riechstoffgehalt gleiche Stickstoffströme flossen. Der geruchlose Strom wurde durch den erwähnten Teflonschlauch direkt vor dem Riechspalt eingeblasen, der riechstoffbeladene durch einen langen Gummischlauch aus dem Experimentierraum herausgeführt. Der Stickstoff wurde aus einer Druckflasche entnommen, durch Aktivkohle geführt und auf seinem ganzen Weg bis zu der Elektrodenhalterung vor der Oberlippe thermostatisiert. Die Wasser- oder Riechstoffdampfbeladung erfolgte durch Leitung des Gasstroms durch eine Waschflasche, die Wasser oder Wasser-Riechstoffgemisch enthielt. Betätigung des Vier-Weg-Ventils verursachte eine Vertauschung der Ausgänge, schickte den riechenden Strom auf die Riechschleimhaut und erzeugte somit einen Reiz in Form eines Rechteckimpulses.

Um ein Maß über die Stärke des dabei wahrgenommenen Geruchs anzugeben, konnte die Versuchsperson durch die Betätigung eines Drehknopfes den Zeiger eines Schreibers bewegen und somit eine Linie zeichnen, die die Intensität der Empfindung beschreiben sollte. Wir haben keine Vereinbarung über diese Angabe getroffen. Wenn es stärker roch, sollte nach rechts, wenn weniger stark, nach links gedreht werden. Die Versuchsperson, die während des Experiments möglichst bequem und unbeweglich saß, konnte den Verlauf sowohl der abgeleiteten Potential- wie der selbst angegebenen Intensitätslinie nicht verfolgen.

Ergebnisse

Durch die beschriebene Experimentieranordnung¹ ist es uns gelungen, Potentialänderungen auf der Riechschleimhaut wäh-

¹ Weitere Einzelheiten sind in der Diplomarbeit von S. Gisdakis (Physik.-Chem. Institut der Universität München, 1968) enthalten.

rend ihrer Reizung festzustellen. Abb. 1 zeigt die Resultate eines solchen Versuches. Die Linie O ist die aufgenommene Potentiallinie. Sie zeigt eine deutliche Änderung während der Einwirkung des Reizes. Der schwarze Balken zeigt die Dauer des Einströmens des mit Riechstoff (Phenyllessigsäure) beladenen Stickstoffstroms. Die Linie S ist die subjektive Angabe über die Stärke des empfundenen Geruchs.

Was an der registrierten Potentialkurve auffällt, ist das ungünstige Signal-Rausch-Verhältnis. Das war der Fall bei allen unseren Experimenten. Die beobachteten Potentialänderungen betrugen im besten Fall bis zu 0,5 mV und die Unregelmäßigkeiten der Nulllinie in der Regel etwa 0,1 mV. Es ist anzunehmen, daß diese Nulllinien-Schwankungen die Gehirntätigkeit widerspiegeln, also eine Art EEG sind. Diese Ansicht verstärkt sich durch die Tatsache, daß, wenn die Versuchsperson die Augen geschlossen hielt, die registrierte Linie wesentlich ruhiger wurde.

Experimente sind ausschließlich an uns zwei durchgeführt. Die Resultate sahen meistens ähnlich wie in Abb. 1 aus. Durch den Riechstoffeinfluß wurde eine Verschiebung der Potentiallinie verursacht. Abb. 2 stellt die Resultate dreier aufeinanderfolgender Eukalyptol-Riechproben dar. Obwohl die Stärke und Dauer des Reizes für alle drei Proben gleich waren, wird die registrierte Potentialänderung von A nach C immer kleiner. Dies stimmt mit der bekannten Tatsache der Adaptation überein, und tatsächlich werden die Kurven S der subjektiven Empfindung auch immer kleiner.

Die Kurven der Abb. 2 zeigen ein direktes Verhältnis zwischen der aufgezeichneten Potentialänderung und der subjektiv empfundenen Intensität des Geruchs. Dennoch ist nicht leicht zu beweisen, daß die registrierten Potentialänderungen eine entsprechende elektrische Aktivität der Rezeptoren wiedergeben. Das einzige, was wir sagen können, ist, daß alle unsere Beobachtungen in diese Richtung deuten: Wenn z. B. die Sonde das Riechepithel nicht erreicht hat und nur mit der übrigen Nasenschleimhaut in Kontakt tritt (daß ein elektrischer Kontakt überhaupt bestand, wurde durch Messung des Widerstandes festgestellt), bekommt man keine Potentialänderung bei der Riechprobendar-

bietung. Durch weiteres Einschieben der Sonde erscheinen die Potentialänderungen ohne eine merkliche Änderung des Widerstandes. Die registrierte Potentialänderung hängt nicht von der Tätigkeit der Versuchsperson, ihre Riechempfindung aufzuzeichnen, ab, auch nicht vom bloßen Umschalten der Riechprobenapparatur.

Auffallend ist die Polarität der registrierten Potentialänderungen. Bei sämtlichen unserer Versuche wurde während der Reizung die Arbeitselektrode positiver. Bei Tierexperimenten dagegen sind hauptsächlich negative und seltener [1, 5, 7] positive Potentialänderungen beobachtet worden. Was die Gestalt der registrierten Potentialkurven betrifft, so hängt sie natürlich sehr stark von den Experimentierbedingungen (vor allem Intensität und Dauer des Reizes) ab. Viele Autoren berichten über Potentialkurven, die bei Tierexperimenten sehr bald auf Null zurückkehren. Bei unseren Experimenten dauerte dies viel länger, so daß wir (wegen der Unstabilität der Nulllinie) nicht genau sagen konnten, wann diese Rückkehr stattfand.

Über die Bedeutung der langsamen Potentialänderungen auf der tierischen Riechschleimhaut und ihr Verhältnis zu der Rezeptorenaktivität ist eine heftige Diskussion im Gange [8, 9]. Auf Grund des noch beschränkten experimentellen Materials, das wir aus den Versuchen am Menschen besitzen, halten wir es für verfrüht, in diese Diskussion einzugreifen. Die vorliegende Arbeit beansprucht auch auf keinen Fall, den Bereich dieser Untersuchungen abzuschließen. Sie bemüht sich im Gegenteil, einen neuen Weg zur gleichzeitigen Anwendung der objektiven und subjektiven Methode bei der Untersuchung des Geruchsproblems erst einzuleiten. Deswegen haben wir in dieser Arbeit bewußt davon Abstand genommen, die Resultate unserer Experimente irgendwie zu deuten, und möchten zum Abschluß uns mit der Feststellung begnügen, daß die Hauptfrage, welche dieser Arbeit zugrunde gelegt wurde, positiv beantwortet ist: Es ist möglich, eine Ableitsonde bis zu dem Riechepithel des Menschen einzuführen und mit deren Hilfe Potentialänderungen auf der Riechschleimhaut zu registrieren. Das somit gewonnene objektive Maß für die Funktion des Riechapparates ergänzt und vervollkommnet die durch die subjektive Empfindung lieferbare Information. Es

ist zu erwarten, daß diese Untersuchungsmethode sowohl zur Aufklärung der Natur der langsamen Potentialänderungen auf der Riechschleimhaut wie der Funktion des Riechapparates selbst stark beitragen kann.

Unserem verehrten Professor Dr. G.-M. Schwab sei für die Ermutigung und die tatkräftige Unterstützung dieses Forschungsvorhabens herzlich gedankt. Ebenso möchten wir Herrn Professor Dr. H. Güttich für die ärztliche Betreuung sowie Herrn Professor Dr. H. Büchner für die Röntgenaufnahmen sehr herzlich danken.

Nach Abschluß der vorliegenden Arbeit wurde von P. Osterhammel und Mitarbeitern [10] ein Artikel veröffentlicht, in dem über ähnliche Experimente berichtet wird. Bei der Darbietung Kaffee-Geruchs wurden an zwei Personen charakteristische Potentialänderungen auf der Riechschleimhaut festgestellt. Die Autoren unterstreichen die experimentellen Schwierigkeiten bei der Versuchsdurchführung, vor allem was die Einführung und Befestigung der Sonde (oberflächlich chlorierter Silberdraht mit einer Kontaktfläche von ca. 2 mm²) an der richtigen Stelle betrifft. Leider fällt bei dieser Arbeit die gleichzeitige Aufzeichnung der subjektiven Geruchsempfindung weg, und somit ist das wichtigste Element des Experimentierens am wachen Menschen sowie die Möglichkeit des Vergleichs mit unseren Resultaten nicht vorhanden.

Zusammenfassung

Das Geruchsorgan des Menschen bietet die Möglichkeit der gleichzeitigen subjektiven und objektiven Untersuchung seiner Funktion. Durch Einführung einer Sonde bis zum Riechepithel ist es gelungen, langsame Potentialänderungen auf seiner Oberfläche zu registrieren. Als Elektroden wurden Ag-AgCl-Halbelemente benützt. Zur Befestigung der Sonde diente ein auf dem Oberkiefer fixiertes Blech. Die Riechproben wurden möglichst definiert in der Form von Rechteckimpulsen dargeboten. Die Versuchsperson konnte während des Experiments die Stärke ihrer Geruchsempfindung aufzeichnen. Es besteht eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der Höhe der registrierten

Potentialänderung auf der Riechschleimhaut und der subjektiven Angabe über die Geruchsintensität.

Literatur

- [1] R. C. Gesteland, J. Y. Lettwin and W. H. Pitts: Chemical Transmission in the Nose of the Frog. *J. Physiol.* **181**, 525–559 (1965).
- [2] H. Altner und J. Boeckh: Über das Reaktionsspektrum von Rezeptoren aus der Riechschleimhaut von Wasserfröschen (*Rana esculenta*) *Z. vergl. Physiol.* **55**, 299–306 (1967).
- [3] R. J. O'Connell and M. M. Mozell: Quantitative Stimulation of Frog Olfactory Receptors. *J. Neurophysiol.* **32**, 51–63 (1969).
- [4] D. Ottoson: Analysis of the Electrical Activity of the Olfactory Epithelium. *Acta Physiol. Scand.* **35**, Suppl. 122, 1–83 (1956).
- [5] R. C. Gesteland: Initial Events of the Electro-olfactogram. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **116**, 440–447 (1964).
- [6] D. G. Moulton and D. Tucker: Electrophysiology of the Olfactory System. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **116**, 380–428 (1964).
- [7] S. F. Takagi, G. A. Wyse and T. Yajima: Anion Permeability of the Olfactory Receptive Membrane. *J. Gen. Physiol.* **50**, 473–489 (1966).
- [8] S. F. Takagi: Are Eog's Generator Potentials? Wenner-Gren Center Internation. Symp. Ser., **8**, 167–179 (1967).
- [9] D. G. Moulton and L. M. Beidler: Structure and Function in the Peripheral Olfactory System. *Physiological Reviews*, **47**, 1–52 (1967).
- [10] P. Osterhammel, K. Terkildsen and K. Zilstorff: Electro-olfactograms in man. *J. Laryng* **83**, 731–3 (1969).

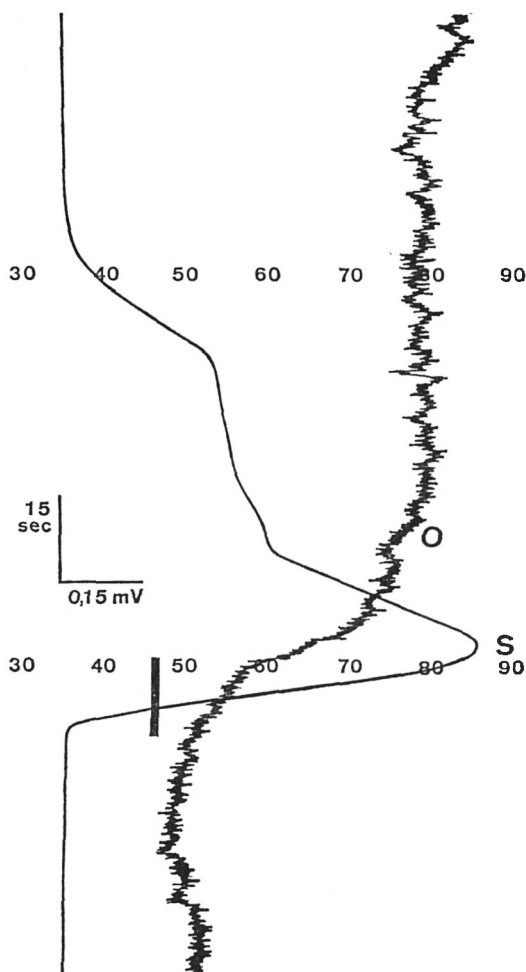


Abb. 1: S = Kurve der subjektiven Empfindung in willkürlichen Einheiten
 O = Kurve des abgeleiteten Potentials
 Der Balken gibt die Zeitdauer der Geruchsdarbietung an.

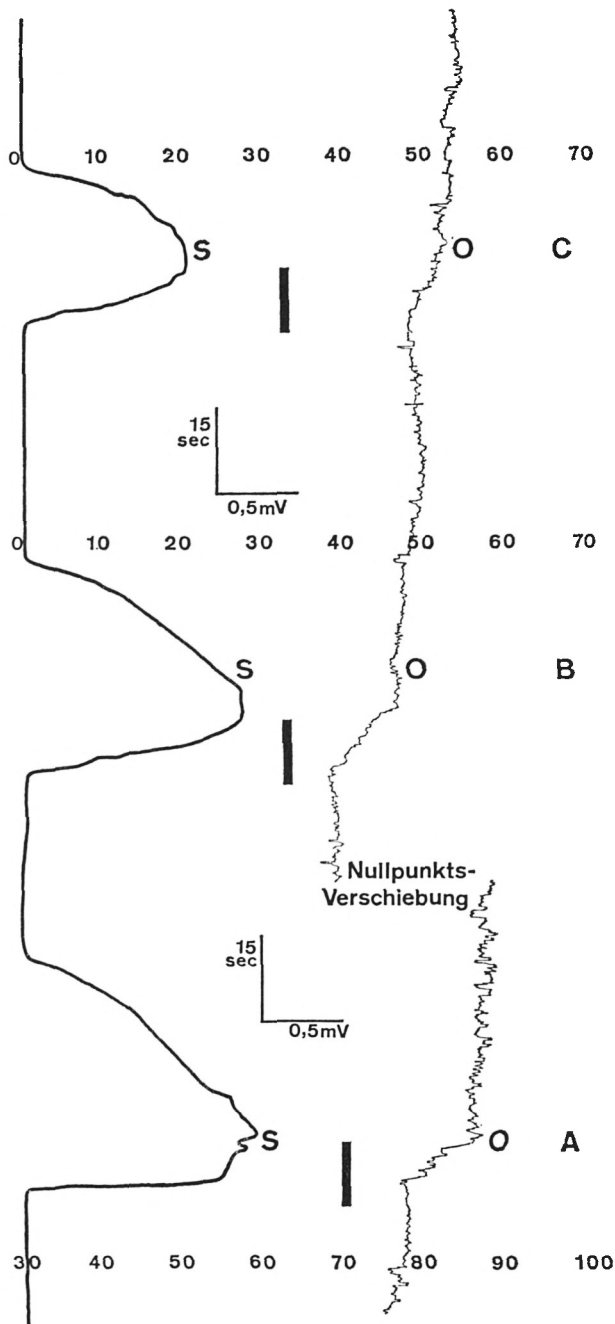


Abb. 2: S = Kurve der subjektiven Empfindung in willkürlichen Einheiten
 O = Kurve des abgeleiteten Potentials
 A, B, C = 3 verschiedene Versuche. Die Balken geben die Zeitdauer der Geruchsdarbietung an.