

Geschmacksforschung bei Primaten¹

Dieter Glaser, Universität Zürich

Die Funktion des Geschmacksorgans und seine Bedeutung für die Aufrechterhaltung sowie Förderung des Lebens werden erläutert. Es wird die Leistungsfähigkeit dieses Organs innerhalb der Ordnung der Primaten diskutiert. Beim Vergleich zwischen verhaltens- und elektrophysiologischen Experimenten hat sich gezeigt, dass bei den Substanzen, die bei verhaltensphysiologischen Untersuchungen eindeutige Reaktionen (Bevorzugung oder Ablehnung) hervorrufen, die beiden Methoden weitgehend zu gleichen Ergebnissen führen. Besondere Effekte bei Phenylthiocarbamid (PTC), einigen Süsstoffen, Proteinen und ‹taste modifiers› wurden untersucht. Ferner wurden Verhaltens-Reaktionsmuster mit Hilfe von Fernsehaufnahmen analysiert. Die Befunde lassen sich mit einem Kugelmodell besser zur Darstellung bringen als mit dem Henning'schen Tetraeder.

Gustatory Research in Primates

The function of the gustatory sense organ and the importance upon the quality of life are mentioned. The efficiency of this organ is discussed within the order of primates. When comparing both, behavioural and electrophysiological methods, it appears that those compounds that elicited unequivocal behavioural reactions (either preference or rejection) produced identical results with both methods. Special effects in phenylthiocarbamide (PTC), some sweeteners, proteins and 'taste modifiers' were studied. Furthermore videotaped behaviour reaction patterns were analyzed. Finally, in accordance with the findings that are presented here, the sphere – a possible model for the relationship of gustatory qualities – is presented.

1 Einleitung

Seit 1966 werden am Anthropologischen Institut der Universität Zürich verhaltensphysiologische Untersuchungen über den Geschmackssinn der Primaten durchgeführt. Von 1975 an besteht zwischen dem Autor und Prof. Dr. G. Hellekant (Dept. of Veterinary Science, Univ. of Wisconsin, Madison, WI, USA) sowie Dr. J. N. Brouwer und Dr. H. van der Wel (Unilever Research, Vlaardingen, Holland) eine Zusammenarbeit. Dadurch ist es möglich, Probleme der Wirkungsweise des Geschmackssinnes von der verhaltensphysiologischen (D. Glaser), der elektrophysiologischen (G. Hellekant) und der chemischen Seite (J. N. Brouwer, H. van der Wel) anzugehen. Die Ergebnisse und Folgerungen dieser Untersuchungen sind zwar in zahlreichen Arbeiten veröffentlicht worden, doch sollen hier vor allem die Bedeutung und die Zusammenhänge dieser Forschungstätigkeit näher erläutert werden.

¹ Gewidmet dem Andenken meines verehrten Lehrers, Professor Dr. Harald Teichmann, der vor 20 Jahren bei Tallahassee, FL, USA, tödlich verunglückt ist.

2 Bedeutung des Geschmackssinnes

Dem Geschmackssinn kommt im Leben von Tier und Mensch eine grosse Bedeutung zu, und zwar:

1. bei der Regelung der Nahrungsaufnahme sowie bei den Vorgängen, die zur Aufbereitung der Nahrungsmittel dienen. So konnten T. Yamamoto und Y. Kawamura (1977) zeigen, dass zumindest bei Kaninchen verschiedene Geschmacksstimuli einen Einfluss auf den Speichelfluss haben und in einem linearen Zusammenhang stehen;

2. beim Schutz des Körpers vor schädlichen Stoffen. Hierbei kommt es aber darauf an, dass die schädlichen Stoffe einen unangenehmen Geschmack für das betroffene Individuum haben müssen. Eine Reihe von Substanzen mit bitterem Geschmack sind tatsächlich sehr giftig, wie zum Beispiel Morphium und Strychnin. Aber es gibt auch süss schmeckende Substanzen, die vom Menschen gern aufgenommen würden, obwohl sie für den Organismus absolut schädlich sind, wie Salze des Berylliums und des Bleies u. a. So darf also nicht der gedankliche Fehler gemacht werden, dass süss gleich angenehm, gleich unschädlich ist. Dies konnte auch durch die Lactose-Malabsorption bei *Saguinus midas niger* verdeutlicht werden (D. Glaser, 1970b);

3. beim Erkennen und Unterscheiden von chemischen Stoffen. Mit Hilfe des Geschmackssinnes können verschiedene stereoisomere Substanzen voneinander unterschieden werden, so zum Beispiel manche Aminosäuren. Die D-Formen von Isoleucin, Leucin, Phenylalanin, Tyrosin u. a. schmecken süss, hingegen deren L-Formen bitter (J. Solms et al., 1965). Das geschmackliche Erkennen und Unterscheiden spielte früher sogar eine Rolle beim Diagnostizieren von Krankheiten. Es sei nur daran erinnert, dass auf Grund des süssen Geschmacks des Harns die Zuckerkrankheit durch den Arzt erkannt wurde;

4. bei Steigerung der sexuellen Erregung bei einigen Insekten und Schnecken während der Kopulation;

5. beim Zusammenleben verschiedener Tierarten wird über Exsudate das Freundschaftsverhältnis reguliert;

6. bei der Erhöhung der Lebensfreude – zumindest beim Menschen – spielt das Geschmacksorgan eine wesentliche Rolle.

Gerade in den letzten Jahren ist erkannt worden, dass die Geschmacksstoffe einen grossen Einfluss haben auf die tierische und menschliche Ernährung. Geschmacklich weniger gutes Futter kann durch geeignete Geschmacksstoffe so verbessert werden, dass es von Haustieren, die für die Ernährung des Menschen von Bedeutung sind, gut angenommen wird. Die Verwendung von so aufgewertetem Futter kann wirtschaftlich bedeutend sein.

Bei der menschlichen Ernährung treten zwei Hauptprobleme auf, und zwar die Überernährung und die Unterernährung. Durch eine Überernährung oder falsche Ernährung treten häufig Zivilisationskrankheiten auf wie Korporulenz, Verdauungsbeschwerden, Arteriosklerose, Bluthochdruck, Herzinfarkt, Diabetes und Karies. Es stellt sich die Frage, wie man eine somatische und

psychische Regulation der Nahrungsaufnahme vornehmen kann. Die Zentren, die Hunger und Sättigkeit regulieren, liegen im Hypothalamus. Experimentelle Reizung des Hungerzentrums kann bei einem Tier Fressverhalten und Reizung des Sättigkeitszentrums kann eine Beendigung der Nahrungsaufnahme erzeugen. Durch Eingriffe in die neurophysiologischen Mechanismen wäre also eine Regulation der Nahrungsaufnahme möglich.

Dadurch, dass die psychologisch wirksamen Nahrungsreize (u. a. Geschmacksstoffe) durch irgendwelche Umstände einen zu grossen Einfluss haben, kann auch Überernährung hervorgerufen werden. Für fettleibige Personen müsste also u. a. die geschmackliche Qualität vermindert werden, um ein Absinken des Körpergewichts zu erzielen (K. Baettig, 1968).

Ein noch grösseres Problem als die Überernährung oder Falschernährung ist in einem enormen Ausmass die Unterernährung, da ein fast weltweiter Mangel an Nahrungsmitteln besteht. Dies ist ein Problem, das in erster Linie landwirtschaftlich gelöst werden muss, und zwar durch Ertragssteigerungen auf den bestehenden Nutzflächen, durch (Rück-)Gewinnung von landwirtschaftlichen Nutzflächen aus Wüstengebieten usw. Darüber hinaus wird es notwendig sein, wertvolle, aber nicht besonders schmackhafte Nahrungsmittel (Meeresalgen u. a.) dem Menschen (oder auch dem Tier) schmackhaft zu machen. So wurde schon versucht, aus Sojabohnen gewonnene Eiweissstoffe so geschmacklich zu verbessern, dass sie gern gegessen werden. Hier bestehen Probleme, die für die Welternährung von allergrösster Bedeutung sind.

3 Geschmacksleistungen bei Primaten

Über den Geschmackssinn der Säugetiere ist vergleichend physiologisch erst wenig gearbeitet worden. Bei nichtmenschlichen Primaten haben erstmals H. D. Patton und T. C. Ruch (1944) Schwellenwerte für die Qualität bitter (Chinin-hydrochlorid) bei *Pan troglodytes* und *Macaca mulatta* ermittelt. Für die letztgenannte Art existiert auch eine Schwelle für die Qualität salzig (Natriumchlorid) durch J. S. Schwartzbaum und W. A. Wilson (1961). Nur für den Menschen waren bis dahin Angaben für alle vier Geschmacksqualitäten bekannt (E. v. Skramlik, 1948). So war zunächst das Ziel, bei möglichst vielen nichtmenschlichen Primaten Schwellenwerte für alle vier Qualitäten zu erhalten (D. Glaser, 1968b; 1970d; 1972a; 1977; 1979; 1980a), denn nur auf diesem Wege kann überprüft werden, ob Besonderheiten bei der Art *Homo sapiens* vorliegen und wie sich diese Art in bezug auf Geschmacksleistungen innerhalb der Ordnung Primates verhält. Aus den Ergebnissen lassen sich eventuell phylogenetische Tendenzen ablesen. Als Mass für die Leistungen wurden die Geschmacksschwellenwerte ermittelt. Als Schwellenwert wird die Konzentration bezeichnet, bei der die Tiere gerade noch eine Geschmackslösung (Geschmacksstoff in Leitungswasser gelöst) von Leitungswasser unterscheiden können, oder anders ausgedrückt, es ist die Konzentration, die notwendig ist,

um eine sichtbare Reaktion hervorzurufen. Die Tiere wurden mit Hilfe einer Zweifachwahl-Anlage getestet (D. Glaser, 1968b).

Die folgenden Angaben vermitteln eine Vorstellung von der Anzahl der Dressurtage, die benötigt werden, um einen Schwellenwert zu ermitteln. Im Durchschnitt wurden bei den untersuchten Primatenarten 165 Tage benötigt, um den Schwellenwert für Saccharose zu ermitteln; die Dauer für Natriumchlorid beträgt 184 Tage, für Essigsäure 188 Tage und für Chininhydrochlorid 205 Tage. Am schnellsten wurde die Geschmacksschwelle bei *Nycticebus coucang* für Saccharose ermittelt, und zwar in 81 Tagen. Hingegen benötigte man für die Tests mit Chininhydrochlorid bei *Saimiri sciureus* 433 Tage.

Bei den Untersuchungen der Qualität «süß» (Saccharose) hat sich gezeigt, dass alle 18 untersuchten Primatenarten Saccharose-Lösungen gegenüber Wasser bevorzugen. War man früher vereinzelt der Meinung, dass die nicht-menschlichen Primaten bessere Geschmacksleistungen erbringen würden als der Mensch, so zeigen die Ergebnisse (siehe Tabelle 1), dass dieses menschliche Sinnesorgan im Vergleich zu den übrigen getesteten Primaten durchaus nicht weniger entwickelt ist, sondern die gleichen Leistungen erbringt wie *Cercopithecus pygerythrus* und *Cercopithecus nictitans*, und zwar 0,011 mol/l. Nur etwas schwächer in der Leistung sind *Tupaia glis* und der südamerikanische Nachtaffe *Aotus trivirgatus*. Unwesentlich übertroffen in der Erkennungsleistung für Saccharose wird der Mensch bisher nur von den in Süd- und Mittelamerika vorkommenden Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) und den in Asien weit verbreiteten Rhesusaffen (*Macaca mulatta*). Die übrigen untersuchten Primaten erbringen Leistungen um 0,05 mol/l.

Bei der Qualität «salzig» (Natriumchlorid) liegen Ergebnisse von 12 Primatenarten vor. Alle getesteten *Prosimiae* lehnten nur relativ starke Konzentrationen von Natriumchlorid ab. Die *Simiae* reagierten empfindlicher auf die Kochsalz-Lösungen und mieden schwächere Konzentrationen. Der Mensch ist noch in der Lage, eine Lösung von 0,01 mol/l von Wasser zu unterscheiden, und der Rhesusaffe (*Macaca mulatta*) erbringt sogar eine Leistung von 0,0048 mol/l. Eine Besonderheit zeigte das Buschbaby (*Galago senegalensis*). Die Buschbabies lehnten, wie die anderen *Prosimiae*, starke Konzentrationen bis zu 0,33 mol/l ab. Es folgte eine Übergangszone, bei der die Tiere sich nicht eindeutig für oder gegen Natriumchlorid entschieden. Konzentrationen von 0,1 bis 0,017 mol/l (Schwellenwert) bevorzugten sie; danach kann eine Natriumchlorid-Lösung von diesen Tieren nicht mehr signifikant von Wasser unterschieden werden. Eine Bevorzugung von bestimmten Lösungen im Bereich der salzigen Qualität ist bei Säugetieren (F. R. Bell, 1963) keine Besonderheit – Schafe, Pferde und Rinder erhalten Salzlecksteine. In freier Wildbahn wird von Huftieren mineralhaltige Erde gefressen. Diese Bevorzugung konnte jedoch bei nichtmenschlichen Primaten nur bei *Galago senegalensis* in Langzeitversuchen festgestellt werden. Möglicherweise besteht eine Beziehung zwischen der NaCl-Bevorzugung bei diesen körperkleinen Primaten (ca.

220–300 g) und den klimatischen Bedingungen ihres Habitats. «Im Verlauf der Regen- und Trockenzeit variiert die Lufttemperatur in den von *Galagos* bewohnten Gebieten von wenigstens + 40 °C (Maximum + 47 °C) bis zu Temperaturen um den Gefrierpunkt (Minimum – 8 °C) mit Nachtfrosten während der Trockenzeit» (E. G. F. Sauer und E. M. Sauer, 1963).

Von 11 Primatenarten wurden bisher Schwellenwerte für Essigsäure, also der «sauren» Qualität ermittelt. Der Mensch reagiert nach den vorliegenden Untersuchungen am empfindlichsten auf diese Substanz. Seine Leistung liegt bei 0,0008 mol/l. Die übrigen getesteten Primaten liegen mit ihren Leistungen in einem sehr engen Bereich. Nur der Schlanklori (*Loris tardigradus*) erbringt eine etwas schwächere Leistung (0,017 mol/l). Es bestehen, mit Ausnahme des Menschen, kaum Leistungsunterschiede zwischen *Prosimiae* und *Simiae*.

Die südamerikanischen Nachtaffen (*Aotus trivirgatus*) zeigen eine Besonderheit, die bisher bei allen untersuchten Primatenarten noch nicht beobachtet wurde. Die Tiere bevorzugen sowohl Essigsäure als auch Citronensäure in relativ starken Konzentrationen (D. Glaser, 1977; D. Glaser und G. Hobi, 1985). Sicher weiss man, dass gerade auch die grossen Menschenaffen saure Früchte (Zitronen u. a.) in ihrem Futterangebot von Zeit zu Zeit schätzen, aber bei Langzeituntersuchungen (von 18.00–08.30 Uhr täglich über 260 beziehungsweise 350 Dressurtage) ist die Reaktion von *Aotus* doch überraschend – gerade auch deshalb, weil *Aotus* so empfindlich auf Saccharose reagiert und auch generell süsse Früchte frisst. Freilandbeobachtungen bestätigen diese Laborergebnisse. P. C. Wright (1978) beobachtete diese Tiere in ihrem Habitat in Peru und stellte bei der Nahrungsaufnahme fest, dass «The fruits ranged... from acidic to mealy to very sweet». Diese Befunde haben möglicherweise eine ökologische Bedeutung. Vielleicht sind die Nachtaffen dem Konkurrenzdruck, der für süsse Früchte zweifelsohne herrscht, ausgewichen und haben sich die «Welt des sauren Geschmacks» eröffnet – im Sinne der «Optimal or economic foraging theory», die besagt, dass ein Tier jeweils dahin evoluiert ist, besonders ökonomisch seine Nahrung zu suchen und aufzunehmen. Bemerkenswert ist ferner die weitgehende Übereinstimmung der Leistungen zwischen Essigsäure und Citronensäure bei den bisher untersuchten Primaten (D. Glaser und G. Hobi, 1985).

Geschmacksschwellenwerte bei der «bitteren» Qualität wurden mit Chinin-hydrochlorid von 13 Primatenarten ermittelt. Auffallend ist der relativ grosse Unterschied in der Erkennungsleistung bei den nahe verwandten südamerikanischen Krallenaffen *Cebuella pygmaea* und *Saguinus midas niger*. Letztere können verglichen mit *Cebuella pygmaea* noch eine 16fach schwächere Chinin-Lösung von Wasser unterscheiden. *Cebuella* hat die Angewohnheit, fast kreisrunde Löcher in Baumrinden zu nagen, und dringt dabei bis ins Holz vor (D. Glaser, 1968b). Die Rinden vieler Bäume enthalten bitterschmeckende Gerbstoffe. Es besteht also die Möglichkeit, dass *Cebuella* an bittere Geschmacksstoffe adaptiert ist, denn bei *Saguinus midas niger* wurde nicht beobachtet, dass sie Rinde benagten. Auch morphologisch lässt sich zeigen,

dass *Cebuella* mit dem Vordergebiss bessere Voraussetzungen besitzt, um runde Löcher in die Rinde zu raspeln – ihre Canini sind weit weniger prominent, da die Incisivi bei *Cebuella* und auch *Callithrix* länger sind als bei den *Saguinus*- und *Leontopithecus*-Arten. So lassen sich Beziehungen aufzeigen zwischen physiologischen Ergebnissen, ökologischen Umweltfaktoren und morphologischen Gegebenheiten.

Die meisten getesteten nichtmenschlichen Primaten liegen – wie auch bei der Essigsäure – in einem sehr engen Leistungsbereich, und zwar von 0,0008–0,00039 mol/l. Ein etwas besseres Erkennungsvermögen für Chininhydrochlorid hat *Pan troglodytes*. Der Schimpanse differenziert noch zwischen einer Lösung von 0,000156 mol/l und Wasser. Von den bisher untersuchten Primaten weist *Aotus trivirgatus* mit 0,00156 mol/l die schlechteste Erkennungsleistung auf. Welche biologische Bedeutung dies hat, kann noch nicht gesagt werden. Die empfindlichsten Reaktionen aber von allen Primaten auf diese Substanz zeigt der Mensch. Er ist noch in der Lage, eine Chininhydrochlorid-Lösung von 0,00000097 mol/l von Wasser zu unterscheiden. Es zeigt sich also, dass der Mensch bei zwei Geschmacksqualitäten, und zwar «sauer» und «bitter», empfindlicher reagiert als die übrigen schon untersuchten nichtmenschlichen Primaten; nur bei der Qualität «süß» wird er bei Saccharose von *Saimiri sciureus* und *Macaca mulatta* und bei der Qualität «salzig» beim Natriumchlorid wiederum von *Macaca mulatta* in der Leistung übertroffen.

Tabelle 1: Geschmacksschwellenwerte und -reaktionen bei Primaten.

a) Geschmacksschwellenwerte (in mol/l)

+ = Bevorzugung; -+ = leichte Bevorzugung; ind = indifferent; - = Ablehnung.

¹ Patton and Ruch (1944), ² Skramlik (1948), ³ Weiskrantz (1960), ⁴ Schwartzbaum and Wilson (1961), ⁵ Eaton and Gavan (1965), ⁶ Yoshida et al. (1966), ⁷ Hobi and Glaser (1983), ⁸ Haefeli (1983), ⁹ Haefeli and Glaser (1984), ¹⁰ Haefeli (noch unveröffentlicht);

b) Geschmacksreaktionen auf Thaumatin, Monellin, Miraculin und Gymnema-Säure.

+ = Effekt; (+) = reduzierter Effekt; - = kein Effekt.

Table 1: Taste thresholds and gustatory responses in primates.

a) Taste thresholds (in mol/l)

+ = preference; -+ = slight preference; ind = indifferent; - = avoidance.

¹ Patton and Ruch (1944), ² Skramlik (1948), ³ Weiskrantz (1960), ⁴ Schwartzbaum and Wilson (1961), ⁵ Eaton and Gavan (1965), ⁶ Yoshida et al. (1966), ⁷ Hobi and Glaser (1983), ⁸ Haefeli (1983), ⁹ Haefeli and Glaser (1984), ¹⁰ Haefeli (unpublished);

b) Gustatory responses of thaumatin, monellin, miraculin and gymnemic acid.

+ = effect; (+) = diminished response; - = no effect.

Species	Taste Substances											
	Raffinose	D(+)-Saccharose	D(+)-Lactose	D(+)-Glucose	D(+)-Galactose	D(-)-Fructose	L(+)-Arabinose	Saccharin	Dulcain	Sorbitol	Mannitol	Dulcitol
<i>Tupaia glis</i>		0.017						0.00625	0.00078			
<i>Lemur catta</i>												
<i>L. variegatus</i>												
<i>L. macaco fulvus</i>												
<i>L. mongoz</i>		0.125										
<i>Cheirogaleus medius</i>		0.143										
<i>Microcebus murinus</i>		0.167										
<i>Loris tardigradus</i>		0.05						0.0125	0.00156			
<i>Nycticebus coucang</i>		0.33						0.0125-	0.00078-			
<i>Galago senegalensis</i>		0.066						0.0031-	ind			
<i>Tarsius syrichta carbonarius</i>												
<i>Callithrix jacchus jacchus</i>		0.025										
<i>C. j. penicillata</i>												
<i>Cebuella pygmaea</i>	0.1	0.033	0.125	0.1	0.5	0.05	0.5	0.0031-	0.00078			
<i>Saguinus midas niger</i>	0.2	0.066	> 0.25	0.33	1.0-	0.066	0.33-	0.00039-	0.00078			
<i>S. fuscicollis nigrifrons</i>		0.05										
<i>S. oedipus oedipus</i>		0.125										
<i>Aotus trivirgatus</i>		0.017										
<i>Cebus albifrons</i>												
<i>Saimiri sciureus</i>		0.00625						0.0005-	0.0001-			
<i>Ateles geoffroyi</i>												
<i>Lagothrix lagotricha</i>												
<i>Macaca nemestrina</i>												
<i>M. fascicularis</i>												
<i>M. mulatta</i>		0.00625						0.00044 ³				
<i>M. arctoides</i>												
<i>M. nigra</i>												
<i>Cercocebus atys atys</i>												
<i>Papio ursinus</i>												
<i>Theropithecus gelada</i>												
<i>Cercopithecus aethiops</i>												
<i>C. pygerythrus</i>		0.011										
<i>C. diana</i>												
<i>C. nictitans stampflii</i>		0.011										
<i>C. ascanius</i>												
<i>Erythrocebus patas</i>												
<i>Presbytis obscura</i>												
<i>Hylobates lar</i>												
<i>H. pileatus</i>												
<i>Symphalangus syndactylus</i>												
<i>Pongo pygmaeus pygmaeus</i>												
<i>P. p. abelii</i>												
<i>Pan troglodytes troglodytes</i>												
<i>P. paniscus</i>												
<i>Gorilla gorilla gorilla</i>												
<i>Homo sapiens</i>	ind	0.011 ²	0.064 ²	0.075 ²	0.111 ²	0.042 ²	0.08 ²	0.00011 ²	0.000088 ³	0.086 ⁴	0.087 ⁴	0.0

4 Vergleich zwischen verhaltens- und elektrophysiologischen Experimenten

Nachdem von einer Reihe von Primatenarten verhaltensphysiologische Geschmacksschwellenwerte vorlagen, war es von Interesse, welche elektrophysiologischen Reaktionen bei Reizung der Zunge mit diesen gewonnenen Schwellenwerten der vier Geschmacksqualitäten an der Chorda tympani hervorgerufen werden können. Beim Vergleich der Ergebnisse zwischen der verhaltens- und der elektrophysiologischen Methode fällt auf, dass bei den Stoffen, die während den Verhaltensuntersuchungen eindeutige Reaktionen hervorriefen (bei Saccharose Bevorzugung und bei Chinin-hydrochlorid Ablehnung), die Aussagen über das Leistungsvermögen des Geschmackssinnes weitgehende Übereinstimmung aufweisen. Bei der Essigsäure ist die Übereinstimmung geringer, und die grösste Diskrepanz zwischen den Ergebnissen der beiden unterschiedlichen Methoden besteht bei NaCl (D. Glaser und G. Helkant, 1977).

5 Besonderheiten

5.1 Phenylthiocarbamid

Besonderheiten bei der Geschmackspertzeption von bitteren Harnstoffderivaten wurden unter besonderer Berücksichtigung auf ihre Vererbbarkeit untersucht, und die Ergebnisse deuten an, dass es beim Menschen keine signifikanten Rassenunterschiede in bezug auf das Schmecken oder Nichtschmecken von Phenylthiocarbamid (PTC) gibt (D. Glaser, 1972b; 1972c; 1975). Diese eben gemachten Aussagen treffen für panmiktische Populationen zu. Es kann aber vorkommen, dass in einer über lange Zeit genetisch isolierten Population eine Anhäufung von PTC-Nichtschmeckern auftritt. M.J. Schlegel und V. Weilenmann-Grieshaber (1975) untersuchten im Unterengadin (Kanton Graubünden, Schweiz) zwei kleine Gemeinden – Tschlin und Ramosch – und fanden, dass in Tschlin ca. 1,5%, in Ramosch aber 23% der untersuchten Personen PTC-Nichtschmecker waren. In beiden Dörfern ist durch das fortgesetzte Heiraten innerhalb der Dorfgemeinschaft eine sehr enge verwandtschaftliche Verflechtung zwischen den alteingesessenen Bewohnern entstanden. Haben früher zufällig zwei homozygote PTC-Nichtschmecker geheiratet, so ist die jetzige Anhäufung der PTC-Nichtschmecker damit zu erklären. Eine solche Anhäufung kann als Hinweis auf ein Isolat gewertet werden.

Auch bei nichtmenschlichen Primaten wurden PTC-Tests durchgeführt (D. Glaser, 1972d). In allen bisher untersuchten Primaten-Familien kommen Schmecker und Nichtschmecker vor – ausser bei den *Callitrichidae* und *Callimiconidae*. Innerhalb dieser beiden südamerikanischen Familien wurden bisher keine PTC-Nichtschmecker gefunden. Es bleibt die Frage, wie es möglich ist, dass innerhalb einer Art, ja sogar innerhalb einer Population der Primaten solche unterschiedlichen Geschmacksreaktionen bestehen können. Allein mit

Beziehungen zu Schilddrüsenstörungen – beim Menschen werden solche Zusammenhänge von manchen Autoren angedeutet – sind diese PTC-Reaktionen schwerlich zu erklären. So wäre es von grossem Interesse, ob das Merkmal PTC auch noch bei anderen Ordnungen der Vertebraten vorkommt.

5.2 Verschiedene Zuckerarten

Die schon erwähnten Zivilisationskrankheiten werden in ganz besonderem Masse durch die Aufnahme von Mono- und Oligosacchariden gefördert. Gerade diese Stoffe sind wegen ihres süssen Geschmacks als Nahrungs- und Genussmittel sehr beliebt. Aber sie werden im Körper vollständig abgebaut und bei Bedarf in Energie umgewandelt. Bei den Untersuchungen mit verschiedenen Zuckerarten (D. Glaser, 1970b) taucht die Frage auf, warum isomere Stoffe wie z. B. Saccharose und Lactose so ganz unterschiedliche Schwellenwerte hervorrufen können. Auf dem Gebiet des Geruchssinnes kommen ebenso Leistungsunterschiede bei Isomeren vor. So wurde beim Aal für β -Ionon (zedernholzartiger Geruch) eine niedrigere Schwelle als für α -Ionon (starker Veilchengengeruch) ermittelt (H. Teichmann, 1959). Die Ursachen sind bisher nicht geklärt.

Während der Dressur mit Lactose trat eine Nebenwirkung auf. Bietet man *Saguinus midas niger* eine Lösung von 0,33 mol/l, so bekamen die Tiere Diarrhoea. Der Lactose-Gehalt in der Muttermilch beträgt bei *Callitrichidae* 6,9–8,1%. Die Diarrhoea tritt auf, wenn man eine Lösung von ungefähr der doppelten Konzentration der Muttermilch, also etwa 12% (0,33 mol/l), verabreicht. Beim Menschen kennt man eine Lactose-Absorptionsstörung, die kongenitale Alactasie. Diese Kranken sind mehr oder weniger unfähig, Lactose im Darm zu hydrolysieren. Möglicherweise liegt bei *Saguinus m. n.* ein vergleichbarer partieller Lactose-Defekt vor. Bei *Cebuella*-Tieren trat diese Lactose-Nebenwirkung in dem getesteten Bereich nicht auf.

Galactose ruft bei den untersuchten Arten unterschiedliche Reaktionen hervor. *Cebuella* bevorzugt diese Substanz und *Saguinus* meidet sie, obwohl beide Arten nahe verwandt sind. Diesen Befunden kommt bei der Diskussion um die Grundlagen des Geschmackssinnes einige Bedeutung zu.

5.3 Künstliche Süsstoffe

Gerade in den letzten Jahren sucht man nach Süsstoffen, die einen niedrigen Kaloriengehalt aufweisen. So wurden auch die nichtmenschlichen Primaten mit Saccharin (Benzoessäure-o-sulfimid) und Dulcin (4-Aethoxy-phenylharnstoff) getestet (D. Glaser, 1972e). Die Versuchstiere lehnten z. T. die künstlichen Süsstoffe ab oder behandelten sie indifferent. Es liegen wiederum für zwei Substanzen unterschiedliche Verhaltensreaktionen innerhalb einer Primaten-Familie vor. Bei den künstlichen Süsstoffen kann man jedoch die Lei-

stungen kaum mit irgendwelchen ökologischen Faktoren in Verbindung bringen.

Zwei weitere Süsstoffe sind in letzter Zeit von Wichtigkeit: Acesulfam-K (6-Methyl-1,2,3-oxathiazin-4(3H)-on-2,2-dioxid) ist ca. 150fach und Aspartame (L-Aspartyl-L-phenylalaninmethylester) ca. 200fach süsser als Saccharose, und der Schwellenwert beträgt beim Menschen 0,000027 mol/l (R. H. Mazur und A. Ripper, 1979). Auch *Macaca mulatta* bevorzugt diese beiden Stoffe gegenüber Wasser (G. Hellekant, 1980). Bei *Callithrix jacchus* ist nur eine stärkere Bevorzugung von Acesulfam-K gegenüber Wasser festzustellen, und Aspartame wird von diesem getesteten Primaten fast nicht von Wasser unterschieden (G. Hellekant et al., 1980; 1981).

5.4 Zuckeralkohole

In letzter Zeit aber galt vermehrt das Interesse den Zuckeralkoholen (Xylitol, Sorbitol usw.), um vergleichend die Süßkraft der verschiedenen früher getesteten Zuckerarten einordnen zu können (R. J. Haefeli, 1983). Von den Zuckeralkoholen war Xylitol von grösstem Interesse. Der Vorteil von Xylitol ist der, dass diese Substanz durch die säurebildenden, karieserzeugenden Bakterien nicht vergoren werden kann. Die Plaque-Bakterien können also Xylitol nicht verwerten, und somit ist eine Entmineralisierung der Zahnhartsubstanz weitgehend ausgeschaltet. Xylitol ist auf molekularer Ebene halb so süß wie Saccharose, aber durch die nichtkariogenen Eigenschaften ein geeigneter «Zuckerersatzstoff». Nach Tests mit Xylitol bei nichtmenschlichen Primaten (R. J. Haefeli und D. Glaser, 1984) kann man drei unterschiedliche Verhaltensmuster registrieren: a) alle dargebotenen Xylitol-Lösungen werden abgelehnt (*Samiri sciureus*); b) die Tiere zeigen eine Bevorzugung, oder Ablehnung, oder verhalten sich indifferent gegenüber der jeweilig dargebotenen Lösung (*Tupaia glis*, *Cheirogaleus medius*); c) alle dargebotenen Lösungen werden bevorzugt (*Loris tardigradus*, *Callithrix j. jacchus*, *Saguinus midas niger*, *Saguinus oed. oedipus*, *Aotus trivirgatus*).

5.5 Aminosäuren

Auch verschiedene Aminosäuren wurden und werden noch auf ihre geschmacklichen Eigenschaften getestet (G. Hellekant et al., 1980; 1981; G. Hobi und D. Glaser, 1983). Glycin, das der Mensch als leicht süsser empfindet als Saccharose, wird auch nicht von allen Primaten als süß empfunden. Nur gerade *Callithrix j. jacchus* und *Saguinus midas niger* zeigen eine stärkere Bevorzugung für Glycin gegenüber Wasser. Das für den Menschen angenehm süß schmeckende D-Tryptophan wird zumindest von *Cheirogaleus medius*, *Aotus trivirgatus* und *Saimiri sciureus* abgelehnt. Die getesteten Callithriciden sowie *Cercopithecus pygerythrus* reagieren wie der Mensch positiv auf diese Aminosäure. L-Tryptophan hingegen wird von allen bisher getesteten Prima-

ten abgelehnt. Das Racemat DL-Tryptophan wird wiederum von *Callithrix j. jacchus* und *Saguinus midas niger* gegenüber Wasser bevorzugt.

5.6 Thaumatin und Monellin

Möglicherweise lassen sich auch Zusammenhänge zwischen dem Geschmackssinn und der geographischen Verbreitung von Primaten und einer bestimmten Pflanze finden. Aus der Frucht der in Afrika vorkommenden Pflanze *Thaumatococcus daniellii* gelang es, ein süß schmeckendes Protein zu isolieren. Diese Substanz trägt den Namen Thaumatin, hat ein Molekulargewicht von 21 000 und besteht im wesentlichen aus 18 Aminosäuren, die in einer Kette von 206 Gliedern angeordnet sind. Dieses Protein ist auf molekularer Ebene für den Menschen 100 000fach süßer als Saccharose, und die Geschmacksschwelle liegt für ihn bei 0,00000003 mol/l (H. van der Wel, 1980). Es konnten bisher 37 Arten und zum Teil noch Unterarten der Ordo Primates mit diesem Protein getestet werden (G. Hellekant et al., 1976; D. Glaser et al., 1978). Nach den vorliegenden Untersuchungen kann gesagt werden, dass weder die *Prosimiae*, einschliesslich *Tupaia* und *Tarsius*, noch die gesamten südamerikanischen *Platyrrhina* diesen für den Menschen so stark süß schmeckenden Stoff Thaumatin gegenüber Leitungswasser bevorzugen. Nur die *Cercopithecidae*, die *Hylobatidae* und *Pongidae* reagieren auf dieses Protein ähnlich wie der Mensch.

Ist nun die Fähigkeit, Thaumatin zu erkennen, an die *Catarrhina* gebunden, so könnte man die Hypothese aufstellen, der Ursprung der catarrhinen Primaten liegt im Verbreitungsgebiet der eben genannten Pflanze – also im mittleren Afrika. Aber die ersten gesicherten Funde von catarrhinen Primaten wurden bei der Oase Fayum in Nordafrika gemacht. Denkbar wäre es, dass das Verbreitungsgebiet von *Thaumatococcus* im Oligozän wesentlich grösser gewesen ist und die Pflanze auch zur damaligen Zeit in Nordafrika vorkam. Hierfür waren die klimatischen Voraussetzungen auf jeden Fall gegeben.

Belegt durch die oligozänen Fayum-Primaten kann vermutet werden, dass das Thaumatin-Merkmal sehr wahrscheinlich schon vor ca. 33 Millionen Jahren vorhanden war. Geht man weiter von der Annahme aus, dass *Oligopithecus* schon eine gewisse Entwicklungszeit hinter sich hat, so kann das Thaumatin-Merkmal schon ca. 38 Millionen Jahre alt sein, wie auch E. Delson (1975) die «Early radiations of Catarrhini» sich vorstellt.

Es erhebt sich weiter die Frage, ob die Fähigkeit, Thaumatin gegenüber Wasser zu bevorzugen, tatsächlich eine neuerworbene Eigenschaft der *Catarrhina* ist, oder ob nicht umgekehrt die anderen untersuchten Primaten diese Fähigkeit verloren haben. Einiges deutet darauf hin, dass es wirklich eine Neuerwerbung der *Catarrhina* ist: Tiere, deren Ursprung sich bis in die Kreidezeit oder bis in das Eozän und Paläozän verfolgen lässt, zeigen keine Reaktion auf Thaumatin. Auch die bisher untersuchten Insekten (*Calliphora erythrocephala* und Larven von *Pieris brassicae*) reagieren nicht auf Thaumatin

(L. M. Schoonhoven, 1974). So ist doch wahrscheinlich, dass sich erst im Oligozän die Fähigkeit entwickelt hat, auf diese Substanz zu reagieren.

Hat man nun die Pflanze *Thaumatococcus* zu irgendeiner erdgeschichtlichen Zeit auch in Asien gefunden? Wenn nein, so wäre zu vermuten – wenn man eine doch recht unwahrscheinliche Parallelentwicklung eines so speziellen Merkmals ausschliesst –, dass die catarrhine Entwicklung in Afrika ihren Ursprung gehabt hat.

Eine weitere zoogeographische Frage taucht immer wieder auf, und zwar, wie die Besiedlung von Mittel- und Südamerika mit Primaten erfolgte. Nach J. R. Napier (1970) sind noch manche Autoren der Meinung: «Movement of animals during the late Eocene, Oligocene and Miocene would have been achieved by swimming, fording or rafting» und P. Hershkovitz bietet noch 1977 die Hypothese an «that the unknown haplorhine forerunner of platyrrhines and catarrhines had already evolved to simian grade in rifted but not yet widely drifted South America–Africa». Zieht man das Thaumatin-Merkmal mit in die Diskussion ein, so muss festgehalten werden, dass die süd- und mittelamerikanischen *Platyrrhina* nicht die physiologische Fähigkeit besitzen, Thaumatin gegenüber Wasser zu bevorzugen. Dies würde bedeuten, dass die Abspaltung der Neuwelt-Primaten schon stattgefunden hatte, bevor die catarrhine Gruppe in der alten Welt die Fähigkeit, Thaumatin zu registrieren, erworben hatte. Die Besiedlung von Süd- und Mittelamerika mit Primaten erfolgte nach W. C. O. Hill (1972) über die nördlichen Landmassen, und für A. Remane (1956) gibt es nur zwei Möglichkeiten: . . . «entweder sie sind im Alttertiär (Paleozän–Eozän) zusammen mit den Ahnen der *Edentata*, *Marsupialia* und der südamerikanischen Alt-Huftiere von Nordamerika nach Südamerika gelangt oder im Spättertiär mit Bär, Hirsch, Puma, Jaguar usw. Nur zu diesen Zeiten bestanden Landbrücken, die für Primaten gangbar waren. Alle Indizien sprechen für eine alttertiäre Einwanderung.» Das Thaumatin-Merkmal kann ein weiteres Indiz hierfür sein. Aber es spricht gegen die Verdriftungs- oder Flosstheorie von Primaten über den Südatlantik – zumindest für den Zeitabschnitt im Oligozän und danach. Sonst wäre die Fähigkeit, auf Thaumatin zu reagieren, vermutlich auch bei den süd- und mittelamerikanischen *Platyrrhina* zu finden. Dies ist aber nicht der Fall.

Ähnliche Eigenschaften wie Thaumatin besitzt ein weiteres Protein, und zwar Monellin, das aus den Früchten der ebenfalls aus Afrika stammenden Pflanze *Dioscoreophyllum cumminsii* gewonnen wird. Dieser Stoff hat ein Molekulargewicht von 11 500 und ist ebenfalls für den Menschen ungefähr 100 000fach süßler als Saccharose. Aber es ergibt sich ein leicht anderes Reaktionsbild als bei Thaumatin (siehe auch wieder Tabelle 1). Die untersuchten catarrhinen Primaten bevorzugen auch wieder Monellin-Lösungen gegenüber Wasser. Aber nicht alle *Prosimiae* und *Platyrrhina* zeigen keine Reaktion auf Monellin. *Lemur catta* zeigt keine Geschmacksreaktion auf Monellin; *Lemur mongoz* bevorzugt diese Substanz gegenüber Wasser; *Lemur variegatus* zeigt nur eine leichte Bevorzugung. Von den südamerikanischen Primaten zeigen

nur *Cebuella pygmaea*, *Saguinus fuscicollis nigrifrons* und *Saimiri sciureus* eine ganz schwache Bevorzugung. Alle anderen bisher untersuchten südamerikanischen Primaten-Arten zeigen keine positiven Reaktionen auf Monellin. Auch bei der Substanz Monellin erhebt sich wieder die schon öfters aufgeworfene Frage, warum bei sehr nahe verwandten Arten (und beim Menschen für PTC sogar innerhalb panmiktischer Populationen) unterschiedliche Reaktionen auf ein und denselben Stoff auftreten.

5.7 Taste modifiers

Ein Schwerpunkt des Interesses liegt bei den Untersuchungen mit «taste modifiers». Dies sind Substanzen, die in der Lage sind, Geschmacksempfindungen zu verändern – aber nicht durch Veränderung der chemischen oder physikalischen Strukturen der Geschmackssubstanzen, sondern durch eine funktionelle Änderung des Geschmacksorgans selbst. So ist schon seit 1852 bekannt, dass die Beeren eines in Afrika beheimateten Strauches – *Synsepalum dulcificum* – in der Lage sind, saure Nahrungsmittel und anorganische sowie organische Säuren einen starken süßen Beigeschmack zu verleihen. Der aus den Beeren von *Synsepalum* isolierte und keinen Eigengeschmack aufweisende Stoff erhielt den Namen Miraculin. Diese Substanz hat ein Molekulargewicht von ungefähr 44 000 und ist ein Glykoprotein, das Glucose, Ribose, Arabinose, Galactose und Rhamnose enthält. Dieses «taste modifying» Protein wurde auch bei Primaten getestet (G. Hellekant et al., 1976; 1977; 1981; J.N. Brouwer et al., 1983; G. Hellekant et al., 1985). Nach den bisherigen Untersuchungen reagieren die *Prosimiae* nicht auf Miraculin. Aber auch bei Ratten, Meerschweinchen, Schweinen und Kaninchen werden keine Effekte mit Miraculin erzielt.

Eine weitere Substanz, die zu den «taste modifiers» gehört, ist die Gymnema-Säure. Ein Extrakt aus den Blättern einer indischen Pflanze – *Gymnema sylvestre* – unterdrückt zeitweise die Empfindlichkeit auf süsse Substanzen. Kaut man die Blätter dieser Pflanze, so schmecken Zucker-Kristalle wie Sand oder Zucker-Lösungen wie Leitungswasser. Nach Überprüfung von 22 Primatenarten mit 2 Unterarten und 12 Menschen stellte sich heraus, dass nur der Mensch absolut auf Gymnema-Säure anspricht (D. Glaser et al., 1984; 1985). Neueste Untersuchungen haben aber gezeigt, dass auch bei *Pan troglodytes* nach Applikation von Gymnema-Säure eine Reduzierung der Süßkraft der Saccharose von 75% erfolgt. Die Süßkraft von Xylitol wird beim Schimpanse um 50% reduziert; aber die Reaktionen auf D-Tryptophan, Acesulfam-K und Aspartame werden durch die Gymnema-Säure gänzlich unterdrückt (G. Hellekant et al., 1985). Wahrscheinlich erfolgt auch bei Orangs, Gorillas und Gibbons eine Reduzierung der Süßempfindung nach Applikation von Gymnema-Säure – nicht aber bei den *Siamangs* (D. Glaser et al., 1985; neueste Untersuchungen). Genauere Aufschlüsse über den Effekt der Gymnema-Säure können Querschnittsuntersuchungen bei Populationen von *Hylobati-*

dae, *Pongidae* und sogar *Homo sapiens* bringen. Es gibt keine direkten Untersuchungen über die Wirkungsweise der Gymnema-Säure. Die Nerven-Funktion der Geschmackszellen wird wahrscheinlich nicht unterdrückt, da nur die süsse Geschmacksqualität betroffen ist. Vielleicht werden die Gymnema-Säure-Moleküle an den süssen Rezeptorstellen der Geschmacksmembran gebunden und verhindern so eine Reaktion auf süss.

6 Verhaltensreaktionen auf Geschmacksstimuli

Immer wieder taucht die Frage auf, ob und wie man bei Tieren, die sich schliesslich nicht verbal äussern können, Bevorzugung oder Ablehnung einer Substanz am Verhalten ablesen kann. Die unterschiedlichen Verhaltensreaktionen konnten mit Hilfe von Video-Filmen dokumentiert sowie qualitativ als auch quantitativ ausgewertet werden (D. Glaser und J. E. Steiner, 1983; J. E. Steiner und D. Glaser, 1984; D. Glaser und J. E. Steiner, 1985a; 1985b). Es wird auch bei den immer wieder gezeigten Verhaltensreaktionen der Primaten verdeutlicht, wie allgemein Bejahung oder Verneinung ausgedrückt werden kann.

7 Über den Geschmacksmechanismus: ein neues Kugelmodell

Über den Mechanismus des Geschmackssinnes hat man schon lange Vorstellungen entwickelt, aber es muss gesagt werden, dass bis heute der Erregungsmechanismus nicht ausreichend geklärt ist. Die Untersuchungen an den Primaten haben Beiträge geliefert zu der Frage, ob Transmitter eine Rolle spielen, und ferner Beiträge zur Spezifität der Rezeptoren, der Fasern sowie der Geschmacksstimuli. Hierzu hat L. M. Schoonhoven (1979) von den Insekten ein anschauliches Beispiel gebracht: «Most insects have sucrose receptors, but those species living on plants in which sorbitol is the main sugar, the sucrose receptors are replaced by sorbitol receptors.» Auch die vorliegenden Untersuchungen konnten wiederholt verdeutlichen, dass innerhalb der *Ordo Primates* keine Arten existieren, die vollständige Übereinstimmung in ihrem Geschmackssinnes-System zeigen. Selbst innerhalb einer Population differieren die Individuen voneinander (PTC) – dies ist die normale Variabilität, die man in biologischen Systemen findet. Unterschiede bei sehr nahe verwandten Arten sind möglicherweise mit ökologischen Faktoren korreliert. Freiland-Untersuchungen und Nahrungsanalysen bei den Tieren können sehr wahrscheinlich weiterführende Informationen liefern (D. Glaser, 1979).

Angeregt durch die gewonnenen Daten bei den Primaten wurde versucht, diese Werte in Übereinstimmung zu bringen mit dem seit 1916 bestehenden Henning'schen Tetraeder, das die Zusammenhänge der vier Geschmacksqualitäten aufzeigen soll.

Aber die immer wieder gefundenen speziellen Geschmackseffekte und die festgestellten hedonischen Variabilitäten der Empfindungen für eine Geschmacksqualität führten zu der Überlegung, ob mit einem dreidimensionalen Gebilde, ohne Kanten und Ecken, die Geschmacksphänomene nicht besser dargestellt werden können.

Ausgehend von dem Henning'schen regulären Tetraeder (H. Henning, 1916) wird neu eine Kugel vorgeschlagen, die den Tetraeder umbeschreibt, wobei die Ecken süß, sauer, salzig und bitter des Tetraeders als Punkte auf der Peripherie der Kugel zu betrachten sind. Die vier Berührungspunkte von Tetraeder und Kugeloberfläche sind neu als Geschmackszentren definiert, die die reinen Geschmacksqualitäten: süß (Saccharose), sauer (Essigsäure), salzig (Natriumchlorid) und bitter (Chinin-hydrochlorid) repräsentieren.

Die direkten Verbindungen der vier Geschmackszentren auf der Kugeloberfläche über die dazugehörenden Grosskreise erlauben die Mischungen der entsprechenden Geschmacksqualitäten darzustellen. Zusätzlich gewährt die Kugel auch die Möglichkeit, ohne durch Kanten oder Ecken eingeschränkt zu sein, kontinuierlich von jedem Punkt ihrer Oberfläche zu jedem anderen Punkt auf derselben zu gelangen.

Um innerhalb einer Geschmacksqualität die semantisch schwer beschreibbaren Empfindungen besser darstellen zu können, wird jedem Geschmackszentrum ein Bereich zugeordnet. Die Ausdehnung der Bereiche ist variabel und ist abhängig von den semantisch erfassbaren Sinnesempfindungen der verschiedenen Substanzen, die der gleichen Geschmacksqualität angehören. Wird der Mittelpunkt der Kugel hypothetisch als der Nullpunkt oder als nullmolare Geschmackslösung betrachtet, so repräsentiert der Kugelradius r die Konzentration der einzelnen Geschmackslösung. Je grösser der Radius, desto höher ist die Konzentration der Geschmackslösung; nähert er sich dagegen null, so kommt man zunächst in den unterschwelligem Geschmacksbezirk (erst verhaltensphysiologisch, danach elektrophysiologisch), und bei $r = 0$ ist der Punkt des absoluten Nichtschmeckens erreicht.

Nach den vorliegenden Befunden scheint es somit sinnvoll zu sein, das frühere Henning'sche Tetraedermodell durch das neue Kugelmodell zu ersetzen. Es wäre sogar denkbar, dass ein Kugelmodell auch für Erklärungen von olfaktorischen Problemen herangezogen werden könnte, da die Möglichkeit besteht, auch eine grössere Zahl von Primärgerüchen auf einer Kugelperipherie anzuordnen (R. J. Haefeli und D. Glaser, 1985).

8 Ausblick

Zum Schluss soll noch ein Ausblick über die neuesten Tendenzen in der Geschmacksforschung gegeben werden: In letzter Zeit werden vermehrt die Zusammenhänge zwischen Bluthochdruck beim Menschen und der hohen Kochsalzaufnahme diskutiert. Experimentelle und klinische Befunde zeigen ein-

deutig, dass bei Patienten mit hohem Blutdruck es zu einer Blutdrucksenkung kommt, wenn weniger Kochsalz aufgenommen wird. In der Schweiz wird pro Kopf und Tag 18,7 g (5–30 g) verbraucht. Der tatsächliche Kochsalzbedarf bei gesunden Menschen liegt bei 2 g pro Tag. Die Salz-Präferenz ist anerzogen; ganze Völkerschaften leben auch heute noch mit einer täglichen Kochsalzaufnahme von 2 g, ohne daran gesundheitlich Schaden zu nehmen. Hat man also in den letzten Jahren vermehrt über «Zuckerersatzstoffe» geforscht, so geht der Trend in Richtung «Kochsalzersatzstoffe», die weniger negative Eigenschaften besitzen als Natriumchlorid. Hier könnten zwei neue salzigschmeckende Peptide einige Bedeutung erlangen, und zwar: H-L-Ornithyl- β -alaninhydrochlorid und H-L-Ornithyltaurine, die doppelt so stark als Kochsalz, aber als Peptide sehr wahrscheinlich gesünder sind als NaCl.

Es hat sich auf Grund der zahlreich aufgezählten Befunde gezeigt, dass eine grosse Anzahl biologischer und auch medizinischer Probleme in mehr oder weniger engem Zusammenhang mit dem Geschmackssinn zu sehen sind. Um diese angedeuteten Probleme besser überschauen zu können, ist es weiterhin notwendig, unser Wissen über das Leistungsvermögen und den Mechanismus des Geschmacksorgans zu vermehren.

10 Literatur

- Baettig, K. (1968), Somatische und psychische Regulation der Nahrungsaufnahme. Umschau in Wissenschaft und Technik 68: 444–445.
- Bell, F. R. (1963), The variation in taste threshold of ruminants associated with sodium depletion. Olfaction and Taste 1: 299–307.
- Brouwer, J. N., Glaser, D., Hård af Segerstad, C., Hellekant, G., Ninomiya, Y., and van der Wel, H. (1983), The sweetnessinducing effect of miraculin; behavioural and neurophysiological experiments in the Rhesus monkey *Macaca mulatta*. J. Physiol. 337: 221–240.
- Delson, E. (1975), Evolutionary history of the *Cercopithecidae*. Contr. Primatol., vol. 5, pp. 167–217. Karger, Basel/New York.
- Eaton J. W., and Gavan J. A. (1965), Sensitivity to PTC among primates. Amer. J. phys. Anthrop. 23: 381–388.
- Glaser, D. (1968b), Geschmacksschwellenwerte bei *Callithricidae* (*Platyrrhina*). Folia primatol. 9: 246–257.
- Glaser, D. (1970b), Geschmacksschwellenwerte von verschiedenen Zuckerarten bei *Callithricidae* (*Platyrrhina*). Folia primatol. 13: 40–47.
- Glaser, D. (1970d), Über Geschmacksleistungen bei Primaten. Z. Morph. Anthrop. 62: 285–289.
- Glaser, D. (1972a), Vergleichende Untersuchungen über den Geschmackssinn der Primaten. Folia primatol. 17: 267–274.
- Glaser, D. (1972b), Zur Problematik der Untersuchungen mit dem Geschmacksstoff Phenylthiocarbamid (PTC). Z. Morph. Anthrop. 64: 197–206.
- Glaser, D. (1972c), Zur Anwendung von Phenylthiocarbamid (PTC) bei Vaterschaftsbegutachtungen. Z. Morph. Anthrop. 64: 386–387.
- Glaser, D. (1972d), Untersuchungen über die Geschmackswirkung von Phenylthiocarbamid (PTC) bei Primaten. Folia primatol. 18: 27–34.
- Glaser, D. (1972e), Die Reaktionen bei einigen Primaten auf zwei künstliche Süsstoffe und H₂O dest. Folia primatol. 18: 433–443.

- Glaser, D. (1975), Reaktionen von absoluten PTC-Nichtschmeckern auf zwei weitere Thioharnstoffderivate. *Verh. Ges. Anthrop. Humangen.* 13: 191–194.
- Glaser, D. (1977), Geschmacksleistungen bei nachtaktiven Primaten. *Z. Morph. Anthrop.* 68: 241–246.
- Glaser, D. (1979), Gustatory preference behaviour in primates. In: Kroeze, J. H. A., Preference behaviour and chemoreception. Information Retrieval Ltd., London, pp. 51–61.
- Glaser, D. (1980a), Die Leistungen des Geschmacksorgans beim Menschen im Vergleich zu nichtmenschlichen Primaten. *Lebensm.-Wiss. u. -Technol.* 13: 276–282.
- Glaser, D., und Hellekant G. (1977), Verhaltens- und elektrophysiologische Experimente über den Geschmackssinn bei *Saguinus midas tamarin* (*Callitrichidae*). *Folia primatol.* 28: 43–51.
- Glaser, D., Hellekant, G., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1978), The taste responses in primates to the proteins thaumatin and monellin and their phylogenetic implications. *Folia primatol.* 29: 56–63.
- Glaser, D., Hellekant, G., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1984), Effects of gymnemic acid on sweet taste perception in primates. *Chem. Senses* 8: 367–374.
- Glaser, D., Hellekant, G., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1985), Geschmackseffekte der Gymnema-Säure bei *Hylobatidae* und *Pongidae*. Video-Film, U-matic, 20 min.
- Glaser, D., and Hobi, G. (1985), Taste responses in primates to citric and acetic acid. *Int. J. Primatol.* 6: 393–396.
- Glaser, D., and Steiner, J. E. (1983), Geschmacksreaktionen bei nichtmenschlichen Primaten; Süß – Bitter; I. Teil: *Lemuridae*, *Callitrichidae*, *Cebidae*, *Cercopithecidae*. Video-Film, U-matic, 29 min.
- Glaser, D., und Steiner, J. E. (1985a), Geschmacksreaktionen bei nichtmenschlichen Primaten; Süß – Bitter; II. Teil: *Hylobatidae*, *Pongidae*. Video-Film, U-matic, 18 min.
- Glaser, D., und Steiner, J. E. (1985b), Geschmacksreaktionen bei nichtmenschlichen Primaten; Sauer – Salz; II. Teil: *Hylobatidae*, *Pongidae*. Video-Film, U-matic, 16 min.
- Haefeli, R. J. (1983), Vergleichende Betrachtungen über die Geschmacksschwellen von Zuckern und Zuckeralkoholen beim Menschen. *Lebensm.-Wiss. u. -Technol.* 16: 48–50.
- Haefeli, R. J., and Glaser, D. (1984), Gustatory threshold values of xylitol in primates. *Folia primatol.* 43: 181–184.
- Haefeli, R. J., and Glaser, D. (1985), Die Kugel – ein mögliches Modell für die Zusammenhänge der Geschmacksqualitäten? *Lebensm.-Wiss. u. -Technol.* 18: 267–270.
- Hellekant, G. (1980), Preference for sweet taste and the taste of sweeteners in animals. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutrit.* 11, 43–52.
- Hellekant, G., Glaser, D., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1976), Gustatory effects of miraculin, monellin and thaumatin in the *Saguinus midas tamarin* monkey studied with electrophysiological and behavioural techniques. *Acta physiol. scand.* 97: 241–250.
- Hellekant, G., Brouwer, J. N., van der Wel, H., Ninomiya, Y., Hård, C., and Glaser, D. (1977), The effect of miraculin on the response of single taste fibres in the Rhesus monkey. *Olfaction and Taste VI*: 285.
- Hellekant, G., Glaser, D., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1980), Study of behavioural and neurophysiological experiments on the sweet taste in five primates. *Olfaction and Taste VII*: 183–186.
- Hellekant, G., Glaser, D., Brouwer, J. N., and van der Wel, H. (1981), Gustatory responses in three prosimian and two simian primate species (*Tupaia glis*, *Nycticebus coucang*, *Galago senegalensis*, *Callithrix jacchus jacchus* and *Saguinus midas niger*) to six sweeteners and miraculin and their phylogenetic implications. *Chem. Senses* 6: 165–173.
- Hellekant, G., Hård af Segerstad, C., Roberts, T., van der Wel, H., Brouwer, J. N., Glaser, D., Haynes, R., and Eichberg, J. W. (1985), Effects of gymnemic acid on the chorda tympani proper nerve responses to sweet, sour, salty and bitter taste stimuli in the chimpanzee. *Acta physiol. scand.* 124: 399–408.
- Henning, H. (1916), Die Qualitätenreihe des Geschmacks. *Z. Psychol.* 74: 203–219.
- Hershkovitz, P. (1977), Living new world monkeys (*Platyrrhini*). Vol. 1, Univ. Chicago Press, Chicago, pp. 1117.

- Hill, W.C.O. (1972), *Evolutionary biology of the primates*. Academic Press, London and New York.
- Hobi, G., and Glaser, D. (1983), Taste thresholds for tryptophan in seven nonhuman primate species. *Folia primatol.* 41: 124–128.
- Mazur, R.H., and Ripper, A. (1979), Peptide-based sweeteners. In: Hough, C.A.M., and Vlitos, A.J., *Developments in sweeteners 1*, Applied Science Publishers, London, pp. 125–134.
- Napier, J.R. (1970), Paleoecology and catarrhine evolution. In: Napier, J.R., and Napier, P.H., *Old world monkeys*, Academic Press, New York and London, pp. 53–95.
- Patton, H.D., and Ruch, T.C. (1944), Preference thresholds for quinine hydrochloride in chimpanzee, monkey and rat. *J. comp. Psychol.* 37: 35–49.
- Remane, A. (1956), Paläontologie und Evolution der Primaten. In: Hofer, H., Schultz, A.H., und Starck, D., *Primatologia I*, Karger, Basel und New York, pp. 267–378.
- Sauer, E.G.F., and Sauer, E.M. (1963), The South West African bush-baby of the *Galago senegalensis* group. *J. S. W. Afr. Sci. Soc.* 16: 5–36.
- Schlegel, M.J., und Weilenmann-Grieshaber, V. (1975), Demographische und biologische Untersuchungen genetisch isolierter Bevölkerungen im Unterengadin (Schweiz). *Arch. Genet.* 48: 81–93.
- Schoonhoven, L.M. (1974), Comparative aspects of taste receptor specificity. In: Poynder, T.M., *Transduction Mechanisms in Chemoreception*, Information Retrieval Ltd., London, pp. 189–201.
- Schoonhoven, L.M. (1979), Diskussionsbeitrag. In: Kroeze, J.H.A., *Preference behaviour and chemoreception*. Information Retrieval Ltd., London, p.60.
- Schwartzbaum, J.S., and Wilson, W.A. (1961), Taste discrimination in the monkey. *Amer. J. Psychol.* 74: 403–409.
- Skramlik, E. von (1948), Über die zur minimalen Erregung des menschlichen Geruchs- bzw. Geschmackssinnes notwendigen Molekülmengen. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 250: 702–716.
- Solms, J., Vuataz, L., and Egli, R.H. (1965), The taste of L- and D-amino acids. *Experientia (Basel)* 21: 692–694.
- Steiner, J.E., and Glaser, D. (1984), Differential behavioural responses to taste stimuli in non human primates. *J. hum. Evol.* 13: 709–723.
- Teichmann, H. (1959), Über die Leistung des Geruchssinnes beim Aal. *Z. vergl. Physiol.* 42: 206–254.
- Weiskrantz, L. (1960), Effects of medial temporal lesions on taste preference in the monkey. *Nature (Lond.)* 187: 879–880.
- van der Wel, H. (1980), Physiological action and structure characteristics of the sweet-tasting proteins thaumatin and monellin. *Trends Biochem. Sci.* 5, 122–123.
- Wright, P.C. (1978), Home range, activity pattern, and agonistic encounters of a group of night monkeys (*Aotus trivirgatus*) in Peru. *Folia primatol.* 29: 43–55.
- Yamamoto, T., and Kawamura, Y. (1977), Responses of the submandibular secretory nerve to taste stimuli. *Brain Res.* 130: 152–155.
- Yoshida, M., Ninomiya, T., Ikeda, S., Yamaguchi, S., Yoshikawa, T., and Ohara, M. (1966), Studies of the taste of amino acids: 1. Determination of threshold values of various amino acids. *Nippon Nogei Kagaku Kaishi* 40: 295–299.