

UNTERSUCHUNG DER PHOTOTAXIS BEI *DROSOPHILA MELANOGASTER*

VALENTINA IGNAT¹, ION I. BĂRA², PETER LORENZ¹

Schlüsselwort: *Drosophila melanogaster*, Augenfarbmutationen, Phototaxis.

Abstrakt: Phototaxis ist bei *Drosophila melanogaster* in Abhängigkeit vom Genotypen und Grad der Pigmentierung der Augen. Die Blockierung der Drosoperinsynthese durch Allopurinol und die Verstärkung der Ommochromsynthese durch Kynurenin führte zu unterschiedliche Veränderung in der Phototaxis.

EINLEITUNG

Der Einfluss der Augenfarbe auf das phototaktische Verhalten ist nicht eindeutig geklärt. Für die Beeinflussung der Phototaxis durch die Pigmentierung sind verschiedene Möglichkeiten vorstellbar. Schwächer pigmentierte Augen könnte empfindlicher reagieren als normal pigmentierte. Geringe Lichtintensitäten könnten bei schwach pigmentierte Augen als überschwelliger Reiz fungieren und eine Reaktion auslösen, während die gleiche Lichtintensität bei normal pigmentierte Augen ein unterschwelliger Reiz sein könnte, dadurch die Absorption des Lichtes in den Pigmenten das auftreffende Licht den Rezeptor nicht mehr zu erregen vermag. Bei phototaktisch positiven Stämmen könnte die Reizschwelle der Lichtrezeptoren verringert sein, so dass eine phototaktische Reaktion bei geringeren Lichtintensitäten ausgelöst werden könnte. Andererseits könnte eine negativ phototaktische Antwort als Schutzreflex bei Augenfarbmutanten gewertet werden.

Pak et al.(1969, 2003) resümierte, das das Sehen eine notwendige, aber keine ausreichende Bedingung für die Phototaxis sei. Für die Phototaxis sind neben die Lichtrezeption auch Bau und Funktion des Nervsystems, der Muskeln, das Halte- und Bewegungsapparates von Bedeutung Augenfarbmutationen müssen nicht zwangsläufig das Phototaktische Verhalten verändert. Andererseits wäre zu erwarten, dass morphologische Mutanten Veränderungen im phototaktischen Verhalten zeigten. Eine Methode, die Wechselwirkung zwischen Augenfarbe und Phototaxis zu untersuchen, ergibt sich aus der Anwendung von Phänokopie auslösenden Metaboliten und Inhibitoren, die spezifisch in die Synthese der Augenfarbstoffe eingreifen. Damit besteht theoretisch die Möglichkeit, die Pigmentierung mit phototaktischen Reaktion zu korrelieren.

ANGEWANDTE FORSCHUNG

Das phototaktische Verhalten des Imagines wurde in einem Y-Gitter nach Hirsch-Hadler untersucht. Das Y-Gitter bestand aus einzelnen Sechsecken mit einer Kantenlänge von 2 cm. Die Sechsecke waren auf einer Grundplatte so angeordnet, dass die Fliegen durch Y-förmige Gänge laufen mussten. Das gesamte Y-Gitter war mit einer durchsichtigen 1 mm starken Plexiglasscheibe abgedeckt, die auf der äußeren Seite eine undurchsichtige schwarze Klebfolie trug. In die Folie waren 5mm große Löcher gestanzt, durch die Licht in das Y-Gitter eintreten konnte. Die Löcher und damit der Lichteinfall waren auf der Oberfläche so placiert, dass jeweils nur der rechte Schenkel der Y-Gabelung erhellt war, der Linke blieb dunkel. Als Lichtquelle wurden zwei parallel angeordnete Leuchtstoffröhre wendet. Die Beleuchtungsstärke betrug auf der Oberfläche 900 bis 1300 Lux. Die nach Geschlechtern getrennten Fliegen wurde kurz mit CO₂ betäubt und in die lichtdichte Startkammer überführt. Von der Startposition aus könnten die Fliegen höchstens 13 mal hintereinander den beleuchteten bzw. unbeleuchteten Gang an einer Y-Gabelung wählen. Ein Zurückkehr zu der Ausgangsposition war durch kleine Reusen am Eingang eines jeden Ganges weitgehend erschwert. Am Ausgang des Y-Gitters gelangte die Fliegen entsprechend der Anzahl der Hell - bzw. Dunkelentscheidungen in verschiedene Kulturgläschen und konnten dann ausgezählt werden. Die Klassifikation reichte von 0 bis 13 Hellentscheidungen bzw. von 13 bis 0 Dunkelentscheidungen. Für die Charakterisierung des phototaktischen Verhaltens wurde die Zahl der Hellentscheidungen herangezogen. Die Messzahl wurde Photoscore genannt. Danach verhalten sich Fliegen mit einem Photoscore zwischen 7 und 13 phototaktisch positiv, solche mit einem Photoscore zwischen 6 und 0 phototaktisch negativ. Bei einem mittleren Photoscore von 6,5 wären die Zahlen der Hell- und Dunkelentscheidungen gleich groß, was einem neutralen Verhalten gegenüber Licht gleich käme.

Dieses Verhalten sollte sich in den Kontrollversuchen einstellen, in denen die Oberfläche des Y-Gitters lichtdicht abgedeckt worden war. Da bei diesen Tests keine Lichtquelle als beeinflussender Parameter vorhanden war, sollten die Links-Rechts-Entscheidungen nur durch die Beschaffenheit der Apparatur beeinflusst werden. Der Photoscore der Dunkelkontrollen diente daher als Güteparameter für die Testapparatur.

Die Photoscore wurde aus dem arithmetischen Mittel der Mittelwerte der einzelnen Wiederholungen berechnet.

Beeinflussung des Phototaktischen Verhaltens durch Allopurinol und Kynurenin. Die Larven der Stämme Wildtyp (+), brown, garnet, vermilion, vermilion brown, vermilion garnet wurden in Allopurinol (1mM/l) und in Kynurenin (1mg/ml) inkubiert. Als Kontrollansatz wurde die 5%ige Zuckerlösung verwendet. Die Inkubationszeit betrug 4 Stunden. Nach dem Schlüpfen der Imagines wurde diese mit einer leichten CO₂-Narkose abgesammelt, nach Geschlechtern getrennt und bis zum Beginn der Untersuchung in frischen Kulturgläschen gehalten. Das Phototaktische Verhalten wurde am dritten Tag nach dem Schlüpfen untersucht.

ERGEBNISSE UND DISCUSSION

Die Ergebnisse des Phototaktischen Verhaltens der Imagines für die verschiedenen *Drosophila melanogaster* Genotypen sind in Abb. 1 dargestellt.

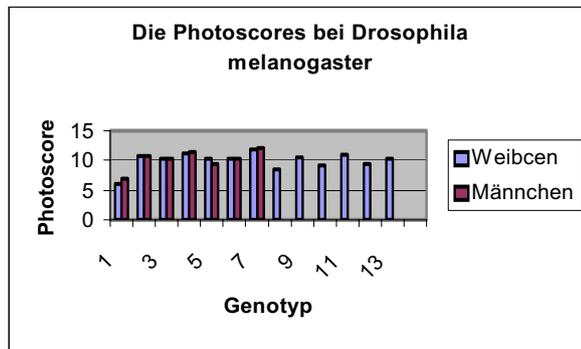


Abb.1. Photoscores verschiedener *Drosophila melanogaster*-Genotypen: 1-Wildtyp (Dunkelkontrolle),

2 - Wildtyp, 3 - brown, 4 - garnet, 5 - vermilion, 6 - v; bw, 7 -v g, 8 - + +/v g, 9 - v +/+ g, 10 - v +/v g, 11 - + g/v g, 12 - v/+, 13 - g/+.

Als Güteparameter zur Beurteilung der Testapparatur dienten die Resultate der Dunkelkontrollen. In dem verdunkelten Y-Gitter könnten die Fliege sich nicht zu einer Lichtquelle hin orientieren. Daher konnten erwartet werden, dass die Wahlentscheidungen an den Verzweigungen nicht durch die Helligkeitsstufen bestimmt wurde. Die Häufigkeit der Links- bzw. Rechtsentscheidungen sollte gleich sein. Der Aufbau der Apparatur lässt erwarten, dass im Mittel 6,5 Links- und 6,5 Rechtsentscheidungen getroffen werden. Die in den Dunkelkontrollen ermittelten Photoscores weisen eine hinreichend genaue Übereinstimmung mit dem theoretischen Wert auf. Test miteinander verglichen. Die Resultate sind in Abb.3 zusammengefasst.

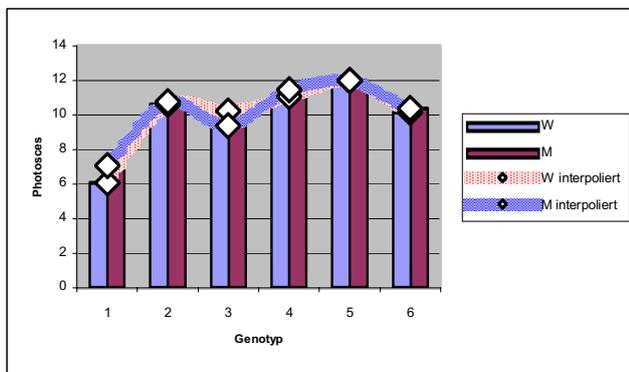


Abb.2. Photoscores verschiedenen *Drosophila melanogaster*-Genotypen in multiplen t-Test

Die Ergebnisse der Phototaxistests der verschiedenen Genotypen wurden mit Hilfe eines multiplen t-

Die getesteten Populationen verhalten sich in der Mitte phototaktisch positiv. Zwischen Männchen und

Weibchen einer Population ist eine Differenz zu erkennen, die jedoch nicht signifikant ist. Mit Ausnahme der *v*-Männchen verhielten sich alle Männchen phototaktisch positiver als die Weibchen. Bei den Homozygoten unterscheidet sich nur der *v g*- Stamm vom Referenzstamm. *v g*-Männchen wie Weibchen waren Phototaktisch positiver als Wildtyp. Der Photoscore des *g*-Stammes ist auch größer als der Wildtyp. Der Unterschied ist nicht signifikant. *v*-Fliegen verhielten sich negativer als Wildtyp-Fliegen. Die Abweichung ist jedoch nicht signifikant.

Die Photoscore der heterozygoten Weibchen waren bis auf *+g/v g*- Weibchen kleiner als der homozygoter Wildtyp- Weibchen. *+ g/v g*-Weibchen verhielten sich positiver als Wildtyp-Weibchen und stimmten im Photoscore mit *g*-Weibchen überein. Die Differenz ist nicht signifikant.

Die Heterozygoten lassen sich in Zwei Gruppen einordnen, für die eine bestimmte Genanordnung charakteristisch zu sein scheint. Die erste Gruppe, deren Photoscore signifikant kleiner ist als der homozygoter Wildtyp- Weibchen, besteht aus den Genotypen *v/+*, *v +/v g* und *+ +/v g*. Mit Ausnahme des zuletzt genannten Genotyps trägt jeweils ein X-Chromosom das Allel *v* und das Wildtypallel von *garnet*. Dieser Gruppe kann eine zweite gegenübergestellt werden, bei der das *g*-Allel mit dem Wildtypallel von *vermillion* in einem X-Chromosom lokalisiert ist. Es handelt sich um die Genotypen *+ g/v g*, *v +/+ g* und *g/+*.

In Abb. 3 und 4 sind die Ergebnisse der phototaktischen Verhalten nach Verfütterung von Allopurinol und Kynurenin dargestellt.

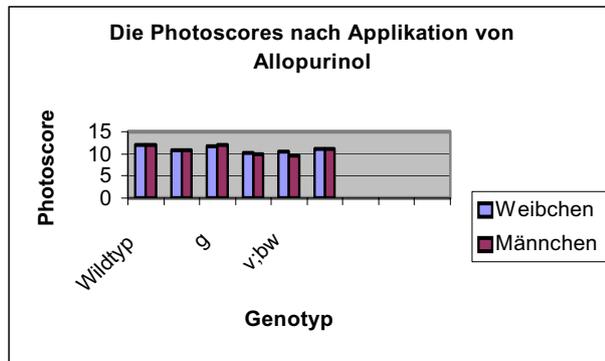


Abb. 3: Beeinflussung des phototaktischen Verhaltens von *Drosophila melanogaster* nach Applikation von Allopurinol an Larven.

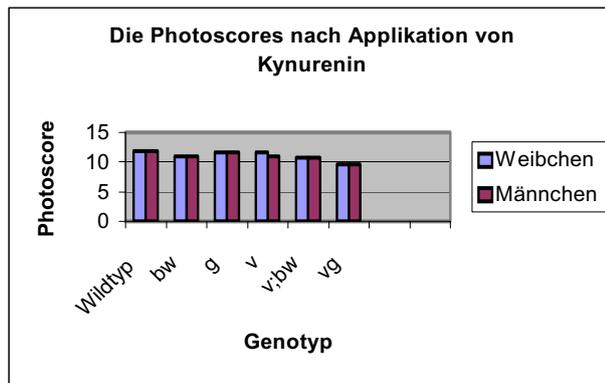


Abb. 4: Beeinflussung des phototaktischen Verhaltens von *Drosophila melanogaster* nach Applikation von Kynurenin an Larven.

Durch die Verfütterung von Allopurinol und Kynurenin an Larven wurden bei verschiedenen Genotypen signifikante Veränderungen des Photoscores hervorgerufen. Bei Wildtyp wurde durch beide Noxen eine signifikante Erhöhung des Photoscores verursacht. Die Reduktion des Photoscores bei v durch Allopurinol ist bei den Weibchen signifikant, bei den Männchen liegt die Wahrscheinlichkeit nahe der 5% Grenze. Kynurenin führte zu einer Erhöhung des Photoscores um ca. 0,5 Punkte. Die Erhöhung ist auf dem 5% Niveau nicht signifikant. Bei g-Weibchen blieb der Photoscore unverändert. Die Männchen reagierten dagegen positiver. Nach Allopurinol- und Kynureninangaben bei v g wurde verminderte Photoscores beobachtet. Die untersuchten Stämme bw und v; bw wurden durch die verfütterten Substanzen in der Phototaxis beeinflusst. Allopurinol und Kynurenin bewirkten bei bw-Fliege eine Verstärkung der Phototaxis. Bei v ;bw wurde nach Kynureninangaben eine geringfügige Verstärkung erzielt, während sich die Allopurinol nur in den Männchen manifestierte.

Die Simulation der Ommochromsynthese sowie die Hemmung der Drosoproteinbildung bewirkten keine einheitlichen Veränderungen in der Phototaxis. Mit Ausnahme von v und g löste Kynurenin eine Zunahme des Photoscores über den Kontrollwert aus. Bei v g wurde nach Kynureningaben eine Abnahme des Photoscores beobachtet. Die Applikation von Allopurinol verursachte bei allen Ommochrom defekten Mutanten eine Reduktion des Photoscores, während beim Referenzstamm und bei den Drosoprotein defekten Mutanten g und bw Zunahme im Photoscore beobachtet wurden.

Drosophila melanogaster wie auch andere Insekten zeigen phototaktisches Verhalten. Eine gerichtete Bewegungsänderung nach Lichtreizung wird im allgemeinen als Phototaxis bezeichnet. Man versteht unter einer positiven Reaktion die gerichtete Antwort auf eine Lichtreizung, während eine Abwendung von der Lichtquelle einer negativen phototaktischen Reaktion entspricht. Das phototaktische Verhalten kann, durch verschiedene Komponenten beeinflusst werden, durch das visuelle System, das Nervensystem und durch das motorische System. Das visuelle System besteht bei *Drosophila melanogaster* aus den Komplexaugen und den Ocellen. Letztere wird eine allgemeine photokinetische Aktion zugesprochen. (Fischbach, 1978, 1991, Stark 1980)

Die Augenfarbstoffe Drosoprotein und Ommochrom sind bei der Reizentstehung und Erregungsleitung im Komplexauge nicht beteiligt. Sie dienen lediglich der optischen Isolation der einzelnen Ommatidien und tragen so zur Sehschärfe des Insektauges bei (Miller, 1981). Die Abschirmpigmente sind an Granula gebunden, die im Zytoplasma der Retinulazellen anzutreffen sind und durch Lichtstimulation zur Migration angeregt werden können. Drosoprotein und Ommochrom sind nicht homogen verteilt. Drosoprotein sind beim Wildtyp im proximalen Anteil der sekundären Pigmentzellen lokalisiert. Ommochrom findet man im distalen Teil dieser Zellen und in den primären Pigmentzellen. Bei der Ommochrom defizienten Mutanten cinnabar und vermilion sind die Drosoprotein über das gesamte Zytoplasma der sekundären Pigmentzellen verteilt. Die Augenpigmentierung kann die Lichtperzeption beeinflussen. Pigmentarme bzw. pigmentlose Augenfarbmutanten reagieren empfindlicher auf Licht als Wildtypfliegen. Die pigmentfrei Mutanten white empfängt 20 mal so viel Licht wie der Wildtyp. Die Empfindlichkeit der Rezeptoren wird jedoch nicht durch den Grad der Pigmentierung verändert. Eine Verminderung der Pigmentierung führt jedoch nicht zu einer Veränderung im phototaktischen Verhalten. Aus dem Grad der Pigmentierung kann daher nicht das Ausmaß der Phototaxis geschlossen werden. Einige Autoren fanden bei white-Fliegen im Vergleich zu Wildtypfliegen eine Verminderung der positiven Phototaxis, andere beobachten leicht positives bzw. neutrales Verhalten.

Ein direkter Vergleich der Photoscores von verschiedenen Autoren ist durchaus problematisch, da neben den genetischen Faktoren auch die Testmethode und die Testapparatur einen Einfluss auf den Photoscore haben. Die getesteten Stämme und Genotypen verhielten sich alle phototaktisch positiv. Mit Ausnahme der v-Männchen verhielten sich die Männchen positiver als die Weibchen. Die Ommochrom defekte Mutante erwies es sich als phototaktisch negativ verglichen zum Referenzstamm. Der Photoscore bei v-Männchen ist um 4%, bei den Weibchen um 13% reduziert. Köhler fand in seinen Untersuchungen des v-Stammes einen im Vergleich zum Wildtyp um 20%

reduzierte Photoscore. Dass sowohl die Veränderung des Photoscores als auch die Veränderung im Drosopteringehalt bei diesem Stamm numerisch gleich ist, ist zufällig.

Die Photoscore der verschiedenen heterozygoten Weibchen wiesen keine kontinuierliche Verteilung auf, die auf ein additives Wirken einzelner Gene oder Genkombinationen hätten hinweisen können. Sieht man zunächst von den cis- und trans-Doppelmutanten ab, war der Photoscore klein, wenn das g-Allel mit einem Wildtypallel von vermilion kombiniert war. Von den Doppelmutanten hatte die cis-Konfiguration den kleinsten Photoscore überhaupt, während die trans-Konfiguration praktisch den des Referenzstamm erreichte. Ein Unterschied zwischen der cis und der trans-Stellung konnte nur bei der Phototaxis festgestellt werden. Sowohl die Bestimmung der Drosopteringehalts ergab keine signifikanten Abweichungen zwischen diesen Genotypen. Bei den heterozygoten Weibchen kann die Tendenz abgelesen werden, dass das Allel eine phototaktische negative und das g-Allel eine phototaktische positive Wirkung ausübte. Diese Effekte könnten durch die Augenfarbmuation selbst ausgelöst werden oder durch genetische Faktoren, die sehr nahe diesen Genen liegen. Eine enge Nachbarschaft sollte vorausgesetzt werden, da die Loci v und g nur 11,4 Austauschseinheiten voneinander entfernt sind. Es gibt Hinweise dafür, dass auf dem X-Chromosom ein balanciertes System Phototaxis bestimmender Faktoren lokalisiert ist. In Untersuchungen zeigte sich nicht eindeutig, dass eine Verminderung der Augenfarbstoffe mit einer Abnahme des Photoscore einhergeht. Köhler(1977) fand bei schwächer pigmentierten Fliegen kleine Photoscores als bei normal- und überpigmentierten Fliegen. In den von uns untersuchten Genotypen nahmen die Phototaxiswerte mit abnehmender Pigmentierung eher zu. Diese Tendenz zeigten auch v +/v g-Weibchen, deren Drosopteringehalt bei 60% lag und von den Heterozygoten den höchste Photoscore erzielten.

Nach Inkubation von Larven der vier Stämme in Allolopurinol konnten eine Reduzierung der Drosopterin bei allen Stämmen nachgewiesen werden. Die Technik erlaubte es, auf eine einfache Weise eine ausreichend große Anzahl von Fliegen für die Phototaxistests zu züchten. Die Stämme wurden nach Applikation von Kynurenin ebenfalls phototaktisch untersucht. Kynurenin ist eine Vorstufe des Xantommantins, das neben den Drosopterin als Abschirmpigment fungiert. Durch die Supplementierung der Ommochrom defekten Mutanten mit Kynurenin wird der Wildtyp bezüglich der Augenfarbe phänotypisch, jedoch setzt die Korrektur des Stoffwechsels nicht an der eigentlich blockierten Stelle an. Durch die v-Mutation ist die Tryptophanoxygenase abhängige Umwandlung von Tryptophan in N-Formilkynurenin blockiert. N-Formilkynurenin wird in einem weiteren Schritt durch das Enzym Formamidase in Kynurenin umgewandelt. Die Formamidase ist bei vermilion funktionsfähig, und es wäre eine Phänotypie auch mit N-Formilkynurenin möglich. Die mit Kynurenin supplementierten v-Mutanten bleiben für Tryptophanoxygenase und N-Formilkynurenin weiterhin defizient.

Die Kynurenin induzierte Ommochromsynthese werden nur qualitativ verfolgt. Die erfolgreiche Kynureninapplikation konnte leicht bei v; bw-Fliegen abgelesen werden, bei denen zusätzlich durch die Mutation brown die Drosopterin synthese blockiert war. Die

Augenfarbe der *v*; *bw*, Fliegen ist fast weis. Eine zart rote Pigmentierung war unter die Lupe immer zu erkennen, obwohl die Synthesewege des Ommochroms und der Drosopeterine blockiert waren.

Die Wiederherstellung der Ommochromsynthese nach Applikation von Kynurenin konnte verschiedene Phäne des pleiotropen Wirkungsmuster beeinflussen. Burnet gelang es zu zeigen, dass die Sehschärfe verbessert werden konnte. Connolly fanden eine Kynurenin abhängige Beeinflussung der Paarungsverhaltens.

Die Blockierung der Drosopeterinsynthese durch Allopurinol sowie die Verstärkung der Ommochromsynthese durch Kynurenin führte bei Stämmen zu unterschiedlichen Veränderungen in der Phototaxis. Bei Wildtyp und bei *bw* bewirkten Allopurinol und Kynurenin eine Steigerung der Phototaxis. Der erreichten Photoscores waren dabei ähnlich. Der Stamm *bw* verhielt sich in unseren Untersuchungen phototaktisch etwas negativer als der Referenzstamm. Die Photoscores weichen nicht wesentlich von denen ab, die Köhler beschrieb.

Der Photoscore der Kontroll-Weibchen der Doppelmutante *v*; *bw* lag zwischen den Werten der Einzelmutanten. *v*-Weibchen erwiesen sich sogar phototaktisch positiver als Wildtyp-Weibchen. Die *v*-Männchen waren dagegen in Übereinstimmung mit den zuvor dargestellten Ergebnissen negativer als Wildtyp-Männchen. *v*; *bw*- Männchen verhielt sich geringfügig negativer als beide Einzelmutanten. Hieraus kann die Tendenz abgelesen werden, dass die Kombination beider Gene eine negative Phototaxis hervorrief. Dieser Effekt könnte mit der praktisch vollständigen Blockierung der Augenpigmente zusammenhängen. Jedoch scheint dies unwahrscheinlich zu sein, da durch Allopurinol bei *v*; *bw*- Männchen, obwohl die Augen schon pigmentlos waren, die Photoscore um fast einen Punkt weiter gesenkt wurde. Ähnliche Resultate wurden auch bei den pigmentarmen Genotypen *v g* erzielt.

Die Drosopeterinsynthese nicht vollständig blockiert wie bei *bw* und *v* eine weitere Verminderung der Drosopeterinkonzentration war möglich. Die Initiierung der Pigmentierung durch führte bei pigmentarmen Mutanten *v*; *bw* und *v g* ähnlich wie bei der Blockierung der Drosopeterinbildung durch Allopurinol zu keinen einheitlichen Resultaten. Die Aufnahme von Kynurenin war gesichert, do sowohl *v*; *bw*- als auch *v g*- Fliegen rotbraune Augen zeigten. Bei *v g* führte die Kynureninaufnahme zu einer Verstärkung der Pigmentierung durch Ommochrom, jedoch wurde der Photoscore um fast zwei Punkte gesenkt. Bei *v*; *bw* eine wenn auch geringe Erhöhung des Photoscores zu beobachten. Allopurinol induzierte bei *v* eine signifikante Verminderung des Photoscores. Dieser Effekt manifestierte sich auch bei *v g* und bei *v*; *bw*- Männchen. Im Vergleich hierzu konnte die Kynurenin bedingte Erhöhung des Photoscores bei *v* sich in *v g* nicht durchsetzen, wohl aber in *v*; *bw*- Fliegen. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass eine Wechselwirkung zwischen *bw* und Kynurenin die Erhöhung des Photoscores auslöste, da auch in dieser Versuchsreihe erhöhter Photoscore gefunden wurde. Nach Allopurinol Verfütterung wurde bei *g* eine Erhöhung des Photoscores beobachtet, die bei den Männchen auch signifikant war. Durch Kynurenin wurde bei den Männchen ebenfalls eine erhöhter Photoscore beobachten. Somit wurde durch Reduktion wie durch Verstärkung der Pigmentierung die Phototaxis verstärkt. Die Männchen der Doppelmutante *v g* waren im Gegensatz zu *g* sowohl nach Allopurinol als auch nach

Kynurenin Verfütterung phototaktisch negativer als g-Männchen. Diese wurde auch bei den Weibchen im Kynurenin- Versuch gefunden. Im Vergleich der Auswirkung von Allopurinol und Kynurenin auf die Phototaxis zeigt sich, dass beide Noxen fast allen Genotypen mit Ausnahme v und v g eine gleichsinnige Veränderung hervorriefen, die sich als Erhöhung des Photoscores manifestierte. Die vermehrte Pigmentierung nach Kynureningaben bewirkte nur bei v g eine Verminderung der Phototaxis, sonst stets eine Zunahme. Köhler fand nach Applikation von Kynurenin bei den Stämmen v; bw und v g sowie andere selektionierten Linien eine Reduktion des Photoscores. Es konnte kein direkter Zusammenhang zwischen dem Grad der Pigmentierung der Augen und der Phototaktischen Genotypen festgestellt werden. Bis auf v g war bei allen Genotypen mit der Zunahme der Pigmentierung eine Zunahme des Photoscores zu beobachten. Dennoch erscheint das phototaktische Verhalten dem Pigmentierungsgrad unabhängig zu sein, da die Blockade der Drosoplerinbildung mit Allopurinol nicht einheitlich zu einer entgegengesetzten Reaktion führte. Bei Wildtyp, g und bw kam es zu einer Verminderung, bei den anderen Genotypen dagegen zu einer Erhöhung der Phototaxiswerte. Eine einheitliche Reduzierung der Photoscores nach Allopurinol hätte die Hypothese durchaus stützen können, dass die Pigmentierung einen Einfluss auf die Phototaxis hat.

ZUSAMMENFASSUNG

Männchen und Weibchen der Stämme Wildtyp, brown, garnet, vermilion, vermilion brown, vermilion garnet, wurden phototaktisch getestet. V verhielt sich geringfügig negativer als Wildtyp. Garnet und vermilion garnet dagegen phototaktisch positiver als der Referenzstamm. Der positive Effekt von garnet bzw. der negative Effekt von vermilion setzte sich auch bei den doppelheterozygoten Genotypen durch.

Das phototaktische Verhalten wurde in Abhängigkeit vom Schirmpigmentgehalt bei den Stämmen Wildtyp, brown, garnet, vermilion, vermilion brown, vermilion garnet untersucht. Dazu war den Fliegen im Larvenstadium Allopurinol und Kynurenin appliziert worden.

Beide Noxen bei fast allen Genotypen mit Ausnahme von vermilion und vermilion garnet eine gleichsinnige Veränderung hervorriefen, die sich als Erhöhung des Photoscores manifestierte.

BIBLIOGRAPHIE

- Fischbach, K.-F., und Reichert, H., 1978.** Interactions of visual subsystems in *Drosophila melanogaster*: A behavioural genetic analysis. Biol. Behav. 3: 305-317
- Hu, K.G., and Stark, W.S., 1980.** The roles of *Drosophila* ocelli and compound eyes in phototaxis. Journal of Comparative Physiology, 135: 85-95.
- Köhler, W., 1977.** Untersuchungen zur Wechselwirkung von Selektion und Rekombination am Beispiel des phototaktischen Verhaltens von *Drosophila melanogaster*, Berlin
- Miller, G.V., Hansen, K.N. and Stark., W.S, 1981** Phototaxis in *Drosophila*: R1-6input and interaction among ocellar and compound eye receptors. Journal of Insect Physiology, 1981, 27: 813-819.
- Pak, W.L. and Leung, H.-T., 2003.** Genetic approaches to visual transduction in *Drosophila melanogaster*, Receptors Channels 9: 149-167.

Stark, W.S., Ivanyshyn, A.M., and Hu, K.G., 1991. Spectral sensitivities and photopigments in adaptation of fly visual receptors. *Die Naturwissenschaften*, 1976, 63: 513-518.

Waldvogel, F., und Fischbach, K.-F., 1991. Plasticity of the landing response of *Drosophila melanogaster*, *J. Comp. Physiol.* 169: 323-330

Zucker, C. S., 1996. The biology of vision in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* vol. 93: 571-576

¹ University of Applied Sciences of Saarland, Germany

² Department of Genetics, University "Al. I. Cuza" Iasi, Romania