

Eine heteromorphe Regeneration an einer Exuvie von *Lestes macrostigma* EVERS-MANN

von Matthias Hartung

Summary

In May, 1986, 44 exuviae of *Lestes macrostigma* EVERS-MANN were found at a temporary lake in a bay near Githio (Lakonia/Greece). A high percentage of the exuviae showed caudal gills incompletely regenerated or partly lacking. In one case a female exuvia showed a wound at the base of a lost epiproct regenerated in form of a scab and, at one side, a small "leg" with a part similar to a coxa and another part similar to a rudimentary femur. At the end of the "femur" a round articulation-like opening could be seen where lost further segments of a leg may be assumed. The author asks for the reasons of this heteromorphic regeneration.

In der Zeit vom 9.5. bis 19.5.1986 untersuchte ich eine Bucht nord-östlich von Githio/Lakonien auf der Peloponnes in Griechenland. Von höherem Gelände umgeben liegt die ca. 500m x 300m große Bucht fast in Meereshöhe hinter einem breiten Strand. Hier teilen sich landwirtschaftliche Nutzung, Macchie und ein Feuchtgebiet die Fläche. Im Zentrum ist die Bucht im Frühjahr von einem mittel-großen Flachsee bedeckt, der teilweise von Tamarisken gesäumt wird. In einigen Teilen geht dieser Flachsee in dichte *Juncus*-bestände über. Der Teich trocknet bis Ende Mai völlig aus.

Am 9.5.1986 konnte ich am Südrand des schon nahezu ausgetrockneten Flachsees in einer Lichtung der Macchie überaus zahlreich *Lestes macrostigma* EVERS-MANN feststellen. Die Lichtung war mit Gräsern bewachsen, die sich noch aufgrund des feuchten Untergrundes halten konnten. Die Gräser wurden zum Wasser hin von einer Kleinseggenzone abgelöst. Die beginnende Austrocknung bewirkte, daß sich zwischen Ufer und offener Wasserfläche eine breite Schlickzone befand. Nur an einer Stelle war es möglich, im Wasser stehende Kleinseggen nach Exuvien abzusuchen. Diese Stelle war ca. 50 cm breit. Hier konnte ich am 9.5. 25, am 16.5. 11 und am 19.5. 8 Exuvien dieser Art finden.

Unter den zahlreich auf den Gräsern sitzenden Imagines waren einige etwas kleiner mit mit einer mehr dunkelvioletten Thoraxbewachsung. Neben vielen unausgefärbten Exemplaren konnte ich Paarungen adulter, in einigen Fällen auch unvollständig bereifter Imagines beobachten. *L. macrostigma* war außerhalb dieser Lichtung über die feuchten Bereiche der gesamten Bucht verbreitet anzutreffen.

Die spätere Untersuchung der Exuvien ließ alsbald mein Augenmerk auf die Gestaltung der Caudallamellen fallen. Dabei zeigte sich, daß über 50% (Tab.1) der hier gefundenen Exuvien teilweise fehlende oder fehlgebildete Caudallamellen besaßen. Besonders fielen zunächst die offensichtlich nach Regeneration verkleinert nachgewachsenen Caudallamellen bei einem Teil der Exuvien auf. Zwei Exuvien zeigten dabei stark verkleinerte Regeneration an allen drei Caudallamellen (Tab.2). Solche Regenerate der Epi- und Paraprocte konnte ich an nahezu 40% dieser Exuvien finden. Erst in diesem Zusammenhang wurde ich auch auf das einfache Fehlen einzelner Caudallamellen aufmerksam. Ist doch eine Regeneration ein Wiederherstellungsversuch eines fehlenden Körperteils, so scheint hier dem bei 16% der Exuvien beobachteten Fehlen einzelner Procte eine gewisse Bedeutung zuzukommen. In drei Fällen fehlte je eine Caudallamelle bei einem bzw. zwei verkleinert regenerierten Procten.

In einem Fall fand ich eine Fehlbildung des Epiproctes einer weiblichen Exuvie (Abb.lund 2.). Am rechten Rand der geschlossenen Wunde an der Basis des ab hier fehlenden Epiproctes hatte sich am Rand einer stark pigmentierten Verschorfung ein Regenerat ausgebildet, das recht deutlich die Form einer Hüfte und, daran anschließend, eines rudimentären Femurs hat. Am distalen Ende dieses "Femurs" ist deutlich eine gelenkartige runde Kontaktstelle auszumachen, die nach oben geneigt ist. Im proximalen Winkel dieser konzentrischen Öffnung ist eine sehr dünne an eine Gelenkhaut erinnernde Lamelle zu erkennen (Abb.3). Es ist also anzunehmen, daß hier noch weitere Glieder einer "Extremität" ausgebildet waren, die verloren gegangen sind. Genauso wie der Epiproct-Stumpf, ist die Fehlbildung stärker pigmentiert. Die Länge der Fehlbildung ("Hüfte" und "Femur") beträgt 1,7 mm. Neben der Fehlbildung sind bei dieser Exuvie zusätzlich beide Paraprocte verkleinert regeneriert (Tab. 2).

D i s k u s s i o n

Als Ursachen einer derart zahlreich geschädigten Population können eine Reihe von Umständen in Betracht gezogen werden:

- Das Gewässer stand kurz vor der Austrocknung nach einer relativ regenreichen Frühjahrszeit, in der eine große Zahl Larven heranwachsen konnte. Die Überpopulation kurz vor der endgültigen Austrocknung des Teichs könnte den Populationsdruck so stark vergrößert haben, daß eine Verstümmelung der Caudallamellen durch z.B. Kannibalismus bzw. durch andere Wasserinsekten und -Bewohner eingetreten sein kann.
- Ein Gewässer direkt hinter dem Strand könnte einen erhöhten Salzgehalt aufweisen. Bei der in dieser fruchtbaren Bucht betriebenen Landwirtschaft könnten Düngemittel und Insektizide eingesetzt worden sein. Alle hier denkbaren chemischen Belastungen werden naturgemäß kurz vor der Austrocknung verstärkt wirksam. Eine

Erhöhung der Belastung könnte durch Senkung der Abwehrkraft Infektionen an den Spitzen der Caudallamellen nach kleineren Verletzungen die Möglichkeit gegeben haben, die Procte so zu schädigen, daß sie abgeworfen wurden (Autotomie).

- Schließlich könnte zu diesem Zeitpunkt auch in diesem Gebiet eine erhöhte radioaktive Belastung vorgelegen haben.

Welche Störungen hier auf die Larven eingewirkt haben, ist nicht mit Sicherheit nachvollziehbar. Für die Larven von *L. macrostigma* ist die Fähigkeit zur Entwicklung in Brackwasser bekannt.

Eine besondere Eigenschaft der Libellenlarven stellten schon CHILD und YOUNG (1903) fest. Nach Verletzung werden einzelne Caudallamellen abgeworfen (Autotomie). Nach der nächsten Häutung wird dann ein in der Größe gemindertes Regenerat gebildet, das nach zwei oder drei Häutungen die normale Größe erreicht. Die Autoren konnten jedoch auch eine terminale Regeneration (ohne Autotomie) provozieren, indem sie vor einer versuchsweisen Verletzung eine Anaesthetie der Caudallamellen durchführten.

Die verschieden großen, teilweise nur zu einem Sechstel der normalen Länge regenerierten Caudallamellen waren als vermutlich in unterschiedlich zurückliegenden Stadien beschädigt worden.

Das Auffinden einer heteromorphen Regeneration bei einer Odonatenexuvie wirft zusätzlich die Frage nach den Ursachen einer solchen Veränderung auf.

Fremdbildungen in Form von Beinen sind bei verschiedenen Arthropoden beschrieben worden. PRZIBRAM (1931) beschrieb die Eigenart von *Carausius morosus*, nach Amputation bestimmter Anteile der Fühler Beine anstelle vollständiger Antennen zu regenerieren.

Nach dem Heraustrennen eines ventralen Tibia-Segments fand BOHN (1965) bei Schaben in einigen Fällen eine zusätzliche Tarsenbildung an der Verletzungsstelle. Hier konnte er jedoch nur Regenerate feststellen, die - ähnlich den Regeneraten bei reinen Amputationen von Beinanteilen - nur Beinsegmente aufwiesen, die distal der Wunde zu erwarten waren. Mehr oder weniger vollständige terminale Beinregenerationen konnte er bei Amputationsversuchen in allen Abschnitten der Beine feststellen (BOHN 1976). BOHN beschrieb für ein Mittelbein einen Bereich zwischen den basalen Scleriten und beinahe dem Hinterrand des Mesothorax, von dem ausgehend eine Regeneration eines Beins nach entsprechenden Extirpationsversuchen gelang. Besonders auch nach dem Kombinieren verschieden orientierter Gewebeteile konnten immer wieder überzählige Beinregenerationen bei Transplantationsversuchen provoziert werden (BOHN 1972). Die Fähigkeit zur Gewebetransformation zeigte er durch einen Versuch, in dem dorsales Tibiagewebe bei der Regeneration zu ventralem Tibiagewebe transformiert wurde.

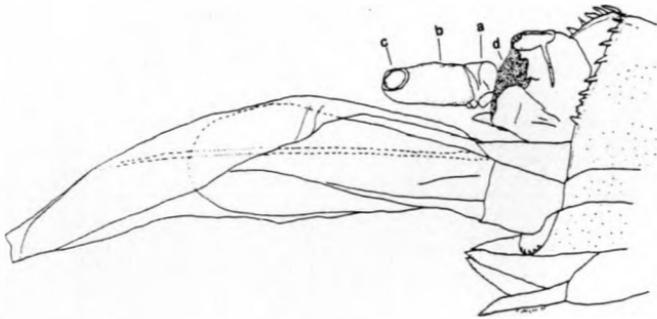


Abb. 1: 10. Abdomensegment einer Exuvie von *L. macrostigma* mit regenerierten Caudallamellen. Am Rand der verschorften Wunde an der Epiproct-Basis ist ein "Bein" heteromorph regeneriert worden. Die Paraprocte sind unterschiedlich verkürzt regulär regeneriert. a) "Hüfte", b) "Femur", c) "Gelenköffnung", d) verschorfte Wunde.

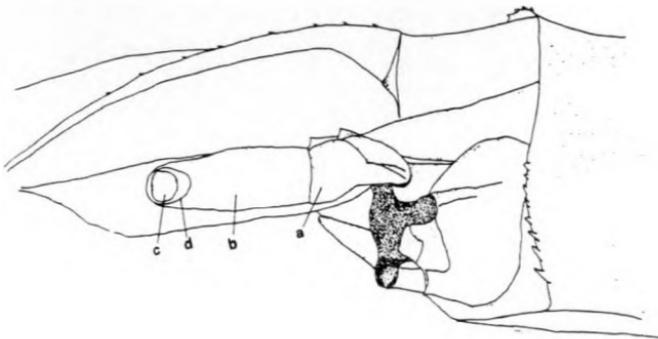


Abb. 2: Die "bein"artige heteromorphe Regeneration ausgehend vom linken Rand einer Wunde an der Epiproct-Basis (von oben). a) "Hüfte", b) "Femur", c) "Gelenköffnung", d) dünne "Gelenkmembran"

Tabelle 1: Verteilung der Exuvien nach ihren Fehlbildungsraten

Datum	: normal	: mit fehlgebildeten	Procten			: mit fehlenden	Procten			: n
A. ♂♂	:	: 1	2	3	:	1	2	3	:	
9.5.86	: 4	: 2	2	2	:	1	1		: 12	
16.5.86	: 1	: 1	1		:	1			: 4	
19.5.86	: 4	:			:				: 4	
gesamt ♂	: 9	: 3	3	2	:	2	1	0	: 20	
B. ♀♀										
9.5.86	: 3	: 2 ¹	3 ²	1 ³	:	3		1	: 13	
16.5.86	: 3	: 3 ²			:	1			: 7	
19.5.86	: 4	:			:				: 4	
gesamt ♀	: 10	: 5	3	1	:	4	0	1	: 24	
gesamt ♂♀	: 19	: 8	6	3	:	6	1	1	: 44	
in %	: 43%	: 18%	14%	7%	:	14%	2%	2%	: 100%	
	: 43,2%	:	38,6%		:	18,2%			:	

¹ daneben jeweils eine fehlende Caudallamelle² in einem Fall eine fehlende Caudallamelle³ in einem Fall eine heteromorphe Regeneration des Epiprocten als 'Bein'

Tabelle 2: Größen der Caudallamellen-Regenerate

Exuvie Datum	Länge (mm)				% des/der	
	Unverletzt	Regenerate			Unverletzten	
♂♂						
1.	9.5.86	7,6	1,4	2,5	18,4%	32,9%
2.			2,7	2,6	3,9	
3.			2,3	3,7	4,1	
4.		7,0	2,4		34,3%	
5.		7,4	1,3	5,7	17,8%	77,0%
6.		?	?			
7.	16.5.86	6,8	2,6	2,6	38,2%	38,2%
8.		7,3	4,3		58,9%	
♀♀						
9.	9.5.86	6,6	2,5	2,5	37,9%	37,9%
10.			2,8	2,7		
11.		8,0	2,0		25,0%	
12.		7,3	1,2		16,4%	
13.		7,3	1,3	2,5	17,8%	34,2%
14.			1,7 ¹	2,5	3,8	
15.	16.5.86	7,2	2,3		31,9%	
16.		6,6	3,9		59,1%	
17.		7,3	1,2		16,4%	

¹ Länge der heteromorphen Regeneration als 'Bein'

Ein anderes Beispiel einer heteromorphen Beinbildung anstelle von Antennen stellt der Antennapedia-Komplex von *Drosophila melanogaster* dar. Hier liegt eine homeotische Mutation vor. An dieser genetisch fixierten Mutation konnte die relativ geringe genetische Veränderung nachgewiesen werden, die notwendig ist, um eine derartige morphologische Transformation zu bewirken (SCOTT 1987). An solchen Mutationen können "master switch"-Gene untersucht werden, welche die Organisation der morphologischen Determination von Zellverbänden regulieren. Bei Antennapedia wird durch die dominante Mutation der *antp* (Antennen-zu-Beim-Transformations)-Locus auch im Kopf aktiv, der bei normalen *Drosophila* nur im Thorax und "perhaps" (SCOTT 1987) im Abdomen wirkt. In Abdominalsegmenten früherer Entwicklungsstadien konnten Transkripte des *antp* nachgewiesen werden, wohingegen in den ausgewachsenen Abdominalsegmenten Aktivitäten dieses "master switch" nicht nachweisbar waren. Interessant scheint hierzu auch die Tatsache, daß *antp* - "loss-of-function"-Mutationen eine Transformation von Beinen in Antennen zeigen.

Im Normalfall hängt die Aktivität solcher Gene, welche die Organisation der Morphologie bewirken, von der Funktion und der Lage des betreffenden Zellverbands ab. Hierbei wird nur das in einem Organ notwendige regulatorische Gen aktiviert. Nach Mutationen (wie Antennapedia) und in bestimmten Situationen während der Regeneration können im Embryonalgewebe bzw. in pluripotenten Zellen des Regenerationsgewebes nach Verletzung gegenüber dem umgebenden Zellverband unterschiedlich determinierende regulatorische Gene aktiviert werden, die Gene aus dem in jeder Zelle vorhandenen Chromosomensatz zur Entwicklung bringen, durch die heteromorphe Bildungen bewirkt werden.

Da gerade heteromorphe Transformationen zu Beinen an verschiedenen Körperteilen von Insekten beobachtet worden sind, könnte der Eindruck entstehen, daß in pluripotenten Zellen, die die lokale Gewebs-Orientierung verloren haben, eines der evolutorisch wichtigsten regulatorischen Gene zur Entwicklung kommen kann und so die i.d.R. am häufigsten und am ehesten zur Behinderung der Fluchtfähigkeit und sonstiger Fortbewegungsmöglichkeiten führende Verstümmelung von Beinen auszugleichen versucht wird.

Die hier vorgestellte Serie von Exuvien, an denen unterschiedlich regenerierte Caudallamellen festgestellt werden konnten, zeigt einerseits die Fähigkeit der Libellenlarven, unter vermutlich ungünstigen Umweltbedingungen zu überleben und Verletzungen auszuheilen. Die heteromorphe Regeneration eines Epiproct-Stumpfes bestätigt andererseits die bei verschiedenen Arthropoden beschriebene Möglichkeit zur morphologischen Transformation der pluripotenten Zellen im Regenerationsgewebe auch für Libellenlarven in natürlicher Umgebung.

¹⁾ BOHN (1) zitierte die von CHILD und YOUNG (5) als nur mit *Agrionidae* angegebenen Versuchstiere als *Ephemeriden*. Nach den dort angeführten Zeichnungen der Beine von Nymphen und Imagines ähneln die untersuchten *Agrioniden* eher *Zygopteren* als *Ephemeriden*, auch ist die Bezeichnung *tracheal gills* für Caudallamellen von *Zygopteren* im englischen Sprachraum u.a. üblich.

Danksagung

Bedanken möchte ich mich für die freundliche Unterstützung durch Literatur bei Herrn Prof.Dr.H.Bohn, Universität München, und Herrn Prof.Dr.H.Korge, Freie Universität Berlin.

Literatur

- BOHN,H. (1965): Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuche an Larven der Afrikanischen Schabe *Laucophaea maderae* FABR:(Blattaria); I.Mitt:Regenerationspotenzen. ROUX' Archiv Entwicklungsmechanik 156, 49 - 74
- BOHN,H. (1965): Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuche an Larven der Afrikanischen Schabe (*Leucophaea maderae* FABR.); II.Mitt: Achsendetermination ROUX'Archiv Entwicklungsmechanik 156, 449-503
- BOHN,H.(1972): The origin of the epidermis in the supernumerary regenerates of triple legs in cockroaches (Blattaria); J.Embryol.exp.Morph.,28(1) 185 - 208
- BOHN,H.(1976): Tissue interactions in the regenerating cockroach leg. In: P.A.LAWRENCE(Ed):Insect Development. Blackwell Scientific Publ.,Oxford,London,Edinbourg,Melbourne; 170-185
- CHILD,C.M. und A.N.YOUNG (1903):Regeneration of the appendages in nymphs of the Agrionidae.W.ROUX'Arch.Entwicklungsmechanik. Org.15,543-602,Taf.20-22
- PRZIBRAM,H. (1931): Fühler- und Beinregeneration bei Phasmiden.Anz.Akad.Wiss.Wien,math.-nat.Kl., 68, 160-166
- ROBERT,P.A. (1959): Die Libellen (Odonaten). Kümmerly und Frey,Bern
- SCOTT, M.P. (1987): Molecules and puzzles from the antennapedia homoeotic gene complex of *Drosophila*. Trend in Genetics 1(3) 74-80

Anschrift des Verfassers:

Dr. Matthias Hartung

Hasenheide 50
D - 1000 Berlin 61



Schamanenmaske. Stamm der Kwakiutl. British-Kolumbien. Museum of the American Indian, Heye Foundation New York. Aus LOMMEL, A. Schamanen und Medizinmänner. Verlag georg D.W.Callwey, München 1965

Mitteilung der Redaktion

Der Autor des in Libellula 1/2(1987) wiedergegebenen Aufsatzes "Gestaltungstendenzen der Libellen in Bezug auf Hell-Dunkel-Kontraste", Herr Dr.H.Steinrücken, hatte seinem Manuskript zahlreiche Detailaufnahmen beigelegt, die auf Grund der derzeit noch sehr begrenzten Wiedergabe-Möglichkeiten in Libellula nur zum Teil aufgenommen werden konnten.

Herr Dr. Steinrücken teilte uns nun mit, daß er an einer ausführlichen Buchfassung zum gleichen Thema arbeitet, in der umfangreiches Bildmaterial in qualitativ hochwertiger Reproduktionstechnik aufgenommen werden kann.

Das Erscheinen dieser Arbeit wird in Libellula zu gegebener Zeit mitgeteilt werden.

Bitte beachten Sie umseitige Austauschblätter zur Bildlegende des o.g. Aufsatzes auf S.26 und 27.

Legenden der Abbildungen

- | Abb. Nr. | Inhalt |
|----------|--|
| 1 | <i>Calopteryx splendens</i> - ♂, Vorderaspekt geblitzt. Querstreifungseffekt durch Lichtreflexe und die Reihe der Farbflecken auf der Oberlippe. Zwei bohnenförmige Farbflecken unterhalb der Fühler. |
| 2 | <i>Lestes sponsa</i> - ♂, Vorderaspekt geblitzt. Oberlippe als Schauorgan ausgebildet. Tendenzen der Musterung wie Abb.3. |
| 3 | <i>Lestes viridis</i> , Vorderaspekt geblitzt. Querstreifungstendenz durch Lichtreflexe. Zusätzlich entstehen medial der Augen etwa an der Stelle der bohnenförmigen Farbflecken von <i>Calopteryx</i> rundliche Lichteffekte. Gefärbte helle Partie im Winkel zwischen Auge und Oberlippe, beiderseits im Bereich der Mandibel und Wange. |
| 4 | <i>Platycnemis pennipes</i> -♂. Ausgeprägter Querstreifungseffekt im HD-Kontrast durch Pigmentfärbung. Längsstreifung Thorax. Eindrucksvolle Augenwirkung durch dunklen Pupillenfleck mit zentralem Lichtreflex. Sogenanntes überoptimales Augenmuster (hell-dunkel-hell). |
| 5 | <i>Coenagrion mercuriale</i> -♂, Vorderaspekt. Querstreifung durch Pigmentfärbung des Kopfes, die Augen miteinbeziehend. Längsstreifung Thorax und Beine. Zwischen Kopfschild und Oberlippe drei zahnartig wirkende dunkle Fleckchen. |
| 6 | <i>Coenagrion lindeni</i> , Vorderaspekt. Die Postokularflecken unterstützen auf der einen Seite die Querstreifungstendenz, wirken auf der anderen Seite als Schein-Augen. |
| 7 | <i>Pyrrhosoma nymphula</i> . Pseudo-Postokularflecken durch Lichtreflexe, betont als Schein-Augen wirkend. |
| 8 | <i>Chalcolestes viridis</i> -♂. Querstreifungstendenz im Bereich der Zwischenaugenpartie durch Lichtreflexe. |
| 9 | <i>Enallagma cyathigerum</i> -♀, Dorsalaspekt. Querstreifungstendenz Kopf und Prothorax, Längsstreifung Thorax, auf dem Prothorax seitlich fortgesetzt. |
| 10 | <i>Ischnura elegans</i> -♂. Ausgeprägte Schein-Augenwirkung der Postokularflecken, sogenannte Rückwärtsaugen (Retro-Augen). |
| 11 | <i>Platycnemis pennipes</i> -♀, Dorsalaspekt. Grundsätzlich gleiche Gestaltungstendenz wie in Abb. 9, wenn auch in anderer Ausführung. |
| 12 | <i>Calopteryx splendens</i> -♀, Dorsalaspekt. Querstreifungstendenz im Bereich der Zwischenaugenpartie durch Lichtreflexe. Betonte Halsfigur. |
| 13 | Ansicht einer <i>Aeshna cyanea</i> von vorn oben. Der breite, schwarze Querstrich der T-Figur auf der Stirn wirkt als dunkles Zentrum innerhalb einer ovalen, hellen Figur. Imitation eines Mundspaltes. |
| 14 | Scheinauge mit dunklem, geschweiften Pupillenfleck bei <i>Aeshna grandis</i> . |
| 15 | Dorsalansicht einer <i>Aeshna mixta</i> . Kontrastreiches Stirnmuster. Scheinauge mit Brauenlinie (weiteres siehe Text). |
| 16 | <i>Gomphus vulgatissimus</i> , Dorsalaspekt. Tendenz der Musterung wie bei Zygopteren (s.Text). Musterung des Zwischenflügel-feldes abweichend, in der Mittellinie angeordnet, großfleckig, sich bis auf die ersten Abdominalsegmente erstreckend. |

- 17 Seitenansicht einer Somatochlora alpestris. Die Art des Lichteinfalls (von oben) läßt am Thorax eine hell-dunkel-kontrastierende Schrägstreifung entstehen. Hell reflektierender oberer Augenbereich (s.Text).
- 18 Bei Lichteinfall von der Seite entsteht bei Somatochlora alpestris am Thorax eine fleckförmige Zeichnung, die mit den echten hellen Farbflecken ein einheitliches Fleckenmuster hinsichtlich der Wirkung im H-D-Kontrast ergibt. Thoraxpelz und Haarkranz am Hinterrand des Kopfes reflektieren hell.
- 19 Dorsalansicht eines Libellula depressa-o. Die beiden Längsstreifen auf dem Thorax, die Frenulae und die segmental angeordneten Flecken an den Seiten des Abdomens heben sich hell ab.
- 20 Seitenbild einer Somatochlora alpestris. Querstreifungseffekt des Kopfes in dunkel-hell, dunkel-hell - Anordnung. Der helle Hinterrand des Kopfes wird durch den reflektierenden Haarkranz gebildet. Er kontrastiert gegen die schwarze Umgebung.
- 21 Vorderansicht von Sympetrum pedemontanum-♂ (s.Text).
- 22 Vorderansicht von Sympetrum pedemontanum-q (s.Text)
- 23 Sympetrum striolatum-q, Sicht von vorn oben. Im oberen Augenbereich heben sich auf dem dunklen Untergrund die Lichtreflexe scharf kontrastierend ab. Es entsteht in Blickrichtung eine konzentrische Musteranordnung mit hell-dunkler Kontrastwirkung.
- 24 Sympetrum danae-♂. Am Abdomen wird ein dunkler Mittelstreif dorsal durch Pigmentfarbe, ventral durch reflektierende Wachsauflagerung hell kontrastierend gesäumt. H-D-Kontrast durch Haarreflexion und pigmentgefärbte Seitenstreifen am Thorax.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H. Steinrücken

Im Büfang 3

D - 7801 Offnadingen