

**Eine heteromorphe Regeneration an einer
Exuvie von
Lestes macrostigma (Eversmann, 1836)
- Korrigierte Version (Libellula 6(3/4), 135-139) -**

Matthias Hartung

Summary

In may, 1986, 44 exuviae of *Lestes macrostigma* Eversmann 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 exuviae 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 *trochanter* 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 nordöstlich von Githio in 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, Maccie und ein Feuchtgebiet die Fläche. Im Zentrum ist die Bucht im Frühjahr von einem mittelgroßen 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.

Dr.M.Hartung, Hasenheide 50, D-1000 Berlin (West) 61

Am 9.5.1986 konnte ich am Südrand des schon nahezu ausgetrockneten Flachsees in einer Maccienlichtung überaus zahlreich *Lestes macrostigma* EVERS-MANN feststellen. Die Lichtung war mit Gräsern bewachsen, die sich noch aufgrund des feuchten Untergrunds 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 einer mehr dunkelvioletten Thoraxbewachung. Neben vielen unausgefärbten Exemplaren konnte ich Paarungen adulter, in einigen Fällen auch unvollständig bereifter Imagines beobachten. In einem Fall bemerkte ich einen Fall von Kannibalismus. *Lestes 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 gewachsenen Caudallamellen bei einem Teil der Exuvien auf. Zwei Exuvien zeigten dabei stark verkleinerte Regenerationen 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 bloße 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 neben einem bzw. zwei verkleinert regenerierten Procten.

In einem Fall fand ich eine Fehlbildung des *Epiproct*s einer weiblichen Exuvie (Abb. 1 und 2). Am rechten Rand der ge-

geschlossenen Wunde an der Basis des ab hier fehlenden Epiprocts hatte sich am Rand einer stark pigmentierten Verschorfung ein Regenerat ausgebildet, das recht deutlich die Form eines *Trochanters* 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 ('Trochanter' + 'Femur') beträgt 1,7 mm. Neben der Fehlbildung sind bei dieser Exuvie zusätzlich beide Paraprocte verkleinert regeneriert (Tab. 2).

Diskussion

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 von Larven heranwachsen konnte. Die Überpopulation kurz vor der endgültigen Austrocknung des Teichs könnte den Populationsdruck so stark im restlichen Wasser 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 (Autonomie).

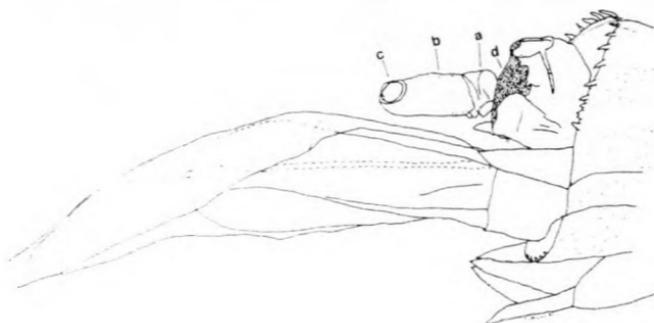


Abb. 1: 10. Abdomensegment einer Exuvie von *Lestes macrostigma* mit regenerierten Caudallamellen. Am Rand der verschorften Wunde an der Epiproct-Basis ist ein "Bein" heteromorph regeneriert worden. Die Paraprocte sind unterschiedlich verkürzt regulär regeneriert. a) "Trochanter", b) "Femur", c) "Gelenköffnung",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

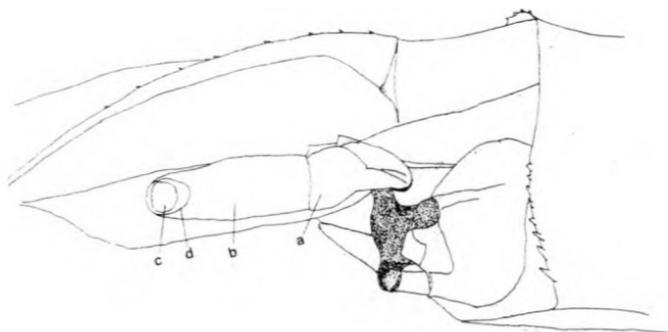


Abb. 2: Die "bein"artige heteromorphe Regeneration ausgehend vom linken Rand einer Wunde an der Epiproct-Basis (von oben). a) "Trochanter", b) "Femur", c) "Gelenköffnung", d) dünne "Gelenkmembran"

Tabelle 1: Verteilung der Exuvien nach ihren Fehlbildungsraten

Datum	: normal	: mit fehlgebildeten	: mit fehlenden	: n
A. ♂♂	:	Procten	Procten	:
	:	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'

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

Welche Störungen hier auf die Larven eingewirkt haben, ist nicht mit Sicherheit nachvollziehbar. Für die Larven von *Lestes macrostigma* ist die Fähigkeit zur Entwicklung in Brackwasser bekannt (ROBERT, 1959).

Eine besondere Eigenschaft der *Agrionidenlarven*¹⁾ stellten schon CHILD und YOUNG (1903) fest. Nach Verletzung werden einzelne Caudallamellen abgeworfen (Autonomie). Nach der nächsten Häutung wird dann ein in der Größe gemindertetes Regenerat gebildet, das nach zwei oder drei Häutungen die normale Größe erreicht. Die Autoren konnten jedoch auch eine terminale Regeneration (ohne Autonomie) 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 also 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. So beschrieb PRZIBRAM (1931) die Eigenart von *Carausius morosus*, nach Amputation bestimmter Anteile der Fühler Beine anstelle vollständiger Antennen zu regenerieren.

Nach dem Heraustrennen eines ventralen Tibia-Segmentes fand BOHN (1965b) bei *Schaben* in einigen Fällen eine zusätzliche

1) BOHN (1965a) zitierte die von CHILD und YOUNG (1903) 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* (Bedornung, paarige Klauen).

Tarsenbildung an der Verletzungsstelle. Hier konnte er jedoch nur Regenerate feststellen, die - ähnlich den Regeneraten bei reinen Amputationen von Beinteilen - 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 Exstirpationsversuchen gelang. Besonders auch nach dem Kombinieren verschieden orientierter Gewebeteile konnten immer wieder überzählige Beinregenerationen bei Transplantationsversuchen provoziert werden (BOHN, 1972). Die Fähigkeit zur Gewebstransformation zeigte er durch einen Versuch, in dem dorsales Tibiagewebe bei der Regeneration zu ventralem Tibiagewebe transformiert wurde.

Ein anderes Beispiel einer heteromorphen Beinbildung anstelle von Antennen stellt der *Antennapedia*-Komplex von *Drosophila melanogaster* dar. Hier liegt eine homoeotische 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-Bein-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 in diesem Zusammenhang 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 evolutions wichtigsten regulatorischen Gene aktiviert werden 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 von Libellenlarven, unter vermutlich ungünstigen Umweltfaktoren 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.

Danksagung

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

Literatur

- BOHN, H. (1965a): Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuche an Larven der Afrikanischen Schabe *Leucophaea maderae* Fabr. (Blattaria); I.Mitteilung: Regenerationspotenzen. *Wilhelm Roux' Arch. Entwicklungsmechanik* 156: 49-74
- BOHN, H. (1965b): Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations- und Transplantationsversuche an Larven der Afrikanischen Schabe (*Leucophaea maderae* Fabr.); II.Mitteilung: Achsen-determination. *Wilhelm Roux' Arch. 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 (Hrsg.): *Insect Development*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 170-185
- CHILD, Ch.M. und A.N. YOUNG (1903): Regeneration of the appendages in nymphs of the Agrionidae. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org.* 15: 543-602, Tafeln 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 & Frey, Bern
- SCOTT, M.P. (1987): Molecules and puzzles from the antennapedia homoeotic gene complex of *Drosophila*. *Trends in genetics* 1(3): 74-80