© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Entomologica Austriaca	13	39-46	Linz, 17.3.2006

Funktionsmorphologische und phylogenetische Aspekte der Herzschlagumkehr bei Insekten

M. TÖGEL & G. PASS

A b s t r a c t : **Morphological and phylogenetic aspects of heartbeat reversal in insects.** Heartbeat reversal in insects is correlated with special morphological structures which enable a posterior hemolymph exit from the dorsal vessel such as two-way ostia and open rear ends. In the present study we investigated the occurrence of these special structures in 23 species from 10 different orders of Holometabola by means of serial semithin sections. Two-way ostia occur only in Lepidoptera and Trichoptera and are considered an additional synapomorphy of Amphiesmenoptera. Hearts with open rear ends were found only in Raphidioptera and some representatives of Coleoptera and Diptera. Outgroup comparison supports the view that closed hearts and incurrent ostia are the plesiomorphic condition in Holometabola. We conclude that heartbeat reversal evolved several times independently among insects.

K e y w o r d s : Insects, Holometabola, heart morphology, circulatory organ, dorsal vessel, heartbeat reversal.

Einleitung

Im offenen Kreislaufsystem der Insekten wird die Zirkulation der Hämolymphe durch die Pumpaktivität des Dorsalgefäßes und durch akzessorische pulsatile Organe bewirkt (Review: PASS 2000). Die Strömungsrichtung der Hämolymphe in der Leibeshöhle wird dabei hauptsächlich von der Morphologie und Physiologie des Dorsalgefäßes und den daraus resultierenden Pumprichtungen bestimmt. Drei verschiedene Pumprichtungen kommen bei Insekten vor: bidirektional, unidirektional anterograd und alternierend unidirektional. Letztere wird in der Literatur auch als Herzschlagumkehr bezeichnet, da sich die Richtung, in der die Kontraktionswellen über das Dorsalgefäß laufen, phasenweise von kopfwärts (anterograd) nach rückwärts (retrograd) umdreht. In der daraus resultierenden periodischen Umkehr der Strömungsrichtung der Hämolymphe in der Leibeshöhle werden verschiedene biologische Funktionen vermutet: Diskutiert werden sowohl eine Hydraulikfunktion, z.B. zur Unterstützung der Atmung durch Tracheenventilation (WASSERTHAL 1981, 1982, 1996, 1999), als auch eine spezielle Transportfunktion, z.B. für Hormone (ICHIKAWA et al. 1999; ICHIKAWA et al. 2002).

Eine Umkehrung der Schlagrichtung ist bisher bei Vertretern einiger niederer Pterygota (Embioptera, Orthoptera, Blattodea und Hemiptera) und außer den Neuroptera bei allen Ordnungen der Holometabola beschrieben worden (GEROULD 1933). Diese Angaben beruhen vorwiegend auf visuellen Beobachtungen oder EKG Messungen an

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aufpräparierten Tieren. Nur bei einigen Holometabola existieren Messungen mit nicht-invasiven Methoden an intakten Tieren (Lepidoptera: WASSERTHAL 1981, Coleoptera und Diptera: WASSERTHAL 1982). Da eine Umkehr der Kontraktionsrichtung eine allgemeine Fähigkeit myogener Herzen ist (RICHTER 1973), lässt sich über morphologische Anpassungen des Dorsalgefäßes an den retrograden Hämolymph-transport klar erkennen, ob es sich bei den visuellen Beobachtungen an den verschiedenen Arten, um ein funktionelles Kreislaufphänomen oder um eine Automatie-störung handelt. Bei den niederen Pterygota fehlen solche Anpassungen, das Herz ist posterior geschlossen und besitzt nur Einströmostien. Bei den drei Ordnungen der Holometabola hingegen werden die Messungen von Wasserthal durch das Vorhandensein von speziellen morphologischen Strukturen, die einen posterioren Hämolymphausstrom aus dem Dorsalgefäß ermöglichen, unterstützt: Diese Strukturen sind Zweiwegostien bei Lepidoptera (WASSERTHAL 1981) und offene Herzenden bei Coleoptera (WASSERTHAL 1982) und Diptera (ANGIOY et al. 1999; WASSERTHAL 1982, 1999).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist eine vergleichende funktionsmorphologische Studie des posterioren Herzabschnittes von Vertretern der verschiedenen Ordnungen der Holometabola. Von besonderem Interesse sind dabei die Strukturen, die im Zusammen-hang mit Herzschlagumkehr einen posterioren Hämolymphaustritt ermöglichen können. Es soll geklärt werden welche verschiedenen Strukturen bei Holometabola existieren und bei welchen Ordnungen diese vorkommen. Zusätzlich soll durch eine phylogenetische Analyse dieser Daten der plesiomorphe Zustand und die evolutionären Transformationen des posterioren Abschnitts des Dorsalgefäßes der Holometabola rekonstruiert werden.

Material und Methoden

Die Untersuchung umfasst 23 Arten aus 10 Ordnungen der Holometabola: Neuroptera: *Dilar turcicus*, *Isoscelipteron fulvum*, *Chrysoperla carnea*; Raphidioptera: *Dichrostigma flavipes*, *Inocellia crassicornis*; Megaloptera: *Sialis lutaria*; Coleoptera: *Nebria castanea*, *Corymbites cupreus*, *Tenebrio molitor*; Hymenoptera: *Pristiphora abietina*, *Paravespula germanica*; Trichoptera: *Cyrnus trimaculatus*, *Hydropsyche angustipennis*, *Drusus monticola*, *Mystacides azurea*; Lepidoptera: *Nemophora degeerella*, *Polyommatus icarus*; Mecoptera: *Boreus hyemalis*, *Panorpa communis*; Siphonaptera: *Ctenocephalides felis*; Diptera: *Tipula* sp., *Ctenophora pectinicornis*, *Culex* sp.

Die Tiere wurden entweder in 70 % Äthanol, Duboscq-Brasil oder Karnovsky fixiert. Für die lichtmikroskopische Untersuchung wurden den Tieren jeweils die letzten 3-5 Abdominalsegmente abgetrennt und diese anschließend mittels saurem 2,2-Dimethoxypropan (DMP) entwässert und, nach einem Zwischenschritt in Azeton, in Kunstharz (ERL-4206) eingebettet (Methodik nach PERNSTICH et al. 2003). Semidünnschnittserien (1µm) durch den posterioren Bereich des Dorsalgefäßes wurden mit einer Mischung aus 1 % Azur II und 1 % Methylenblau in wässriger 1 % Boraxlösung gefärbt.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ergebnisse

Bei allen untersuchten Arten zieht das Dorsalgefäß als muskulöses Rohr durch das gesamte Abdomen und endet kurz vor dem Hinterleibsende. Die Lage der Ostien innerhalb der posterioren Segmente variiert bei den verschiedenen Arten und zwar vom ersten Drittel im Segment bis knapp vor der posterioren Segmentgrenze, wobei das letzte Ostienpaar ganz an das Herzende verlagert sein kann.

Ostien

Funktionell lassen sich zwei Typen von Ostien unterscheiden (Abb. 1):

1.) Einströmostien: Sie besitzen üblicherweise zwei Lippen pro Ostium, eine anteriore und eine posteriore, die während der Systole den Verschluss der Öffnung bewirken. Eine Reduktion der posterioren Ostienlippe kann beim letzten Ostienpaar auftreten, wenn es in terminale Position an das Herzende verlagert ist. In diesem Fall schließt die anteriore Lippe gegen die verbleibende Herzwand zwischen den Öffnungen der Ostien. Einströmostien sind in ihrer horizontalen Lage variabel und kommen in drei verschiedenen Positionen vor:

a) lateral: Ostien in dieser Position entsprechen dem typischen Lehrbuchschema. Die Öffnung ist relativ groß, gegenüberliegende Ostien sind deutlich voneinander getrennt. Die Ostienlippen stehen mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse des Dorsalgefäßes in das Herzlumen.

b) dorso-ventral: Die Öffnung des Ostiums ist sehr groß und reicht von der dorsalen bis zur ventralen Mittellinie des Dorsalgefäßes. Im Bereich der Mittellinien sind die Ostienlippen nach anterior gebogen und gegenüberliegende Ostien berühren hier einander.

c) dorsal: Die Öffnung des Ostiums ist nach dorsal verlagert und die Ostienlippen sind stark in anteriore Richtung orientiert. Gegenüberliegende Ostien berühren einander nur in der dorsalen Mittellinie.

2.) Zweiwegostien: Diesen Ostien fehlt stets die anteriore Lippe, die posteriore Lippe ist stark nach anterior orientiert. Zweiwegostien kommen nur in dorsaler und nie in terminaler Position vor.

Die Ostien im posterioren Bereich sind bei allen untersuchten Arten jeweils vom selben Funktionstyp und in derselben Lage. Eine Ausnahme bildet bei manchen Arten das in terminale Position verlagerte letzte Ostienpaar.

Herzende

Das posteriore Ende des Dorsalgefäßes ist entweder geschlossen oder durch eine auffällige, unpaare Öffnung nach hinten offen. In beiden Fällen ergeben sich in Kombination mit dem letzten Ostienpaar verschiedene Zustände (Abb. 2):

a) geschlossen, das letzte Ostienpaar in derselben Position wie in den Segmenten davor: Das Herzende hinter dem letzten Ostienpaar variiert von rund bis spitz ausgezogen.

b) geschlossen, das letzte Ostienpaar in terminaler Position: Das letzte Ostienpaar ist

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

dabei stets ein Einströmostienpaar und kann morphologisch den anterioren Ostien gleichen oder von ihnen verschieden sein. Im letzteren Fall gibt es zwei Möglichkeiten: Entweder sind die anterioren Ostien Einströmostien mit zwei Lippen, während das terminale Ostienpaar nur die anterioren Lippen besitzt, oder die anterioren Ostien sind Zweiwegostien, während das terminale Ostienpaar aus Einströmostien mit jeweils zwei Lippen besteht.

c) offen, das letzte Ostienpaar in derselben Position wie in den Segmenten davor: In diesen Fällen endet das Herz mit einer geraden bzw. leicht auswärts gebogenen Herzwand.

d) offen, kein Ostienpaar im selben Segment wie das Herzende: Das Herz endet mit einer lippenartig einwärts gebogenen Herzwand und vermittelt dadurch den Eindruck eines unpaaren Terminalostiums. Die "Lippen" sind jedoch zu kurz, um während der Diastole die große Öffnung zu verschließen.

Diskussion

Aus der funktionsmorphologischen Analyse des posterioren Herzabschnittes folgt, dass bei den untersuchten Arten nur offene Herzenden und Zweiwegostien für einen posterioren Hämolymphausstrom in Frage kommen. Obwohl die Verlagerung des letzten Ostienpaares in terminale Position eine Funktion im Zusammenhang mit Herzschlagumkehr vermuten lässt, können diese Ostien nur als Einströmostien gedeutet werden, da selbst bei Reduktion der posterioren Ostienlippe, ein Verschluss der Öffnung möglich ist.

Bei Betrachtung der Verteilung der gefundenen möglichen Zustände innerhalb der Holometabola zeigt sich, dass Einströmostien in allen Ordnungen außer bei den Lepidoptera vorkommen und geschlossene Herzenden, mit oder ohne terminalem letzten Ostienpaar, in allen Ordnungen außer bei den Raphidioptera. Die Merkmale, die im Zusammenhang mit Herzschlagumkehr stehen, sind dagegen eher selten: Offene Herzenden kommen nur bei den Raphidioptera und bei einigen Vertretern der Coleoptera und Diptera vor, während Zweiwegostien nur bei den Lepidoptera und Trichoptera zu finden sind. Zusätzlich sind nur zwei Kombinationen dieser Merkmale verwirklicht, um posterioren Hämolymphaustritt zu erzielen: offene Herzenden mit Einströmostien und Zweiwegostien mit geschlossenen Herzenden (Abb. 3).

Ein Außengruppenvergleich mit Hilfe von Daten aus der Literatur zeigt, dass alle für ein Schwestergruppenverhältnis in Frage kommenden Ordnungen der Neoptera geschlossene Herzenden und Einströmostien mit zwei Lippen besitzen. Dieser Merkmalszustand ist auch innerhalb der Holometabola am häufigsten und bei fast allen Ordnungen, zumindest bei deren basalen Vertretern, anzutreffen. Es ist daher wahrscheinlich, dass dieser Merkmalszustand die plesiomorphe Situation des posterioren Abschnittes des Dorsalgefäßes der Holometabola darstellt. Das Vorkommen von offenen Herzenden bei den nicht näher verwandten Ordnungen Raphidioptera, Coleoptera und Diptera, lässt weiters schließen, dass offene Herzenden mehrmals unabhängig voneinander innerhalb der Holometabola entstanden sind. Unterstützung erhält diese Annahme durch die Hypothese, dass Terminalostien ihren Ursprung in der Verschmelzung des letzten Ostienpaares haben (SNODGRASS 1935), während die offenen Enden mit gerader

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Herzwand unabhängig vom letzten Ostienpaar entstanden sind. Zweiwegostien kommen hingegen nur bei den Lepidoptera und Trichoptera vor, zwei Ordnungen, deren Schwestergruppenverhältnis durch eine Vielzahl von Merkmalen sehr gut begründet ist (KRISTENSEN 1999). Zweiwegostien können daher als eine weitere Synapomorphie der Amphiesmenoptera gelten.

Daraus folgt, dass Herzschlagumkehr innerhalb der Hexapoda mehrfach unabhängig voneinander entstanden sein muss.

Zusammenfassung

Das posteriore Herzende von 23 Arten aus 10 Ordnungen der holometabolen Insekten wurde hinsichtlich der funktionellen Möglichkeiten zur Herzschlagumkehr mit morphologischen Methoden untersucht. Folgende Ergebnisse wurden vorgestellt:

1.) Das posteriore Herzende kann offen oder geschlossen sein.

2.) Funktionell können zwei Typen von Ostien unterschieden werden: Einströmostien und Zweiwegostien.

3.) Nur offene Herzenden oder Zweiwegostien ermöglichen aus funktionsmorphologischer Sicht einen posterioren Hämolymphaustritt, wobei offene Herzenden immer mit Einströmostien (Raphidioptera, Coleoptera, Diptera) und Zweiwegostien immer mit einem geschlossenen Herzende (Lepioptera, Trichoptera) kombiniert sind.

4.) Die Kombination von geschlossenen Herzenden mit Einströmostien ist am häufigsten und stellt den plesiomorphen Zustand innerhalb der Holometabola dar.

5.) Herzschlagumkehr muss innerhalb der Insekten mehrmals unabhängig voneinander entstanden sein.

Literatur

ANGIOY A.M., BOASSA D. & D. DULCIS (1999): Functional morphology of the dorsal vessel in the adult fly *Protophormia terraenovae* (Diptera, Calliphoridae). — Journal of Morphology **240** (1): 15-31.

GEROULD J.H. (1933): Orders of insects with heart-beat reversal. — Biological Bulletin **64**: 424-431.

ICHIKAWA T. & K. ITO (1999): Calling behavior modulates heartbeat reversal rhythm in the silkmoth *Bombyx mori*. — Zoological Science Tokyo **16** (2): 203-209.

ICHIKAWA T. & Y. OKADA (2002): Co-ordination of firing activity of neurosecretory cells with cardiac activity in the silkmoth *Bombyx mori*. — Journal of Comparative Biochemistry and Physiology **A 133**: 117-124.

KRISTENSEN N.P. (1999): Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. — European Journal of Entomology **96**: 237-253.

PASS G. (2000): Accessory pulsatile organs: evolutionary innovations in insects. — Annual Review of Entomology **45**: 495-518.

PERNSTICH A., KRENN H. & G. PASS (2003): Preparation of serial sections of arthropods using 2,2-dimethoxypropane dehydration and epoxy resin embedding under vacuum. — Biotechnic & Histochemistry **78** (1): 5-9.

RICHTER K. (1973): Struktur und Funktion der Herzen wirbelloser Tiere. — Zoologisches Jahrbuch Physiologie **77**: 477-668.

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

SNODGRASS R.E. (1935): Principles of insect morphology. — Cornell University Press, Ithaca and London.

WASSERTHAL L.T. (1981): Oscillating haemolymph "circulation" and discontinuous tracheal ventilation in the giant silk moth *Attacus atlas* L. — Journal of Comparative Physiology **145**: 1-15.

WASSERTHAL L.T. (1982): Wechselseitige funktionelle und strukturelle Anpassungen von Kreislauf- und Tracheensystem bei adulten Insekten. — Verhandlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft **75**: 105-116.

WASSERTHAL L.T. (1996): Interaction of circulation and tracheal ventilation in holometabolous insects. — Advances in Insect Physiology **26**: 297-351.

WASSERTHAL L.T. (1999): Functional morphology of the heart and of a new cephalic pulsatile organ in the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) and their roles in hemolymph transport and tracheal ventilation. — International Journal of Insect Morphology and Embryology **28** (1-2): 111-129.

Anschrift der Verfasser: Mag. Markus TÖGEL
ao. Univ.-Prof. Dr. Günther PASS
Department für Evolutionsbiologie,
Universität Wien,
Althanstraße 14, 1090 Wien
E-Mail: guenther.pass@univie.ac.at
E-Mail: m.toegel@aon.at

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

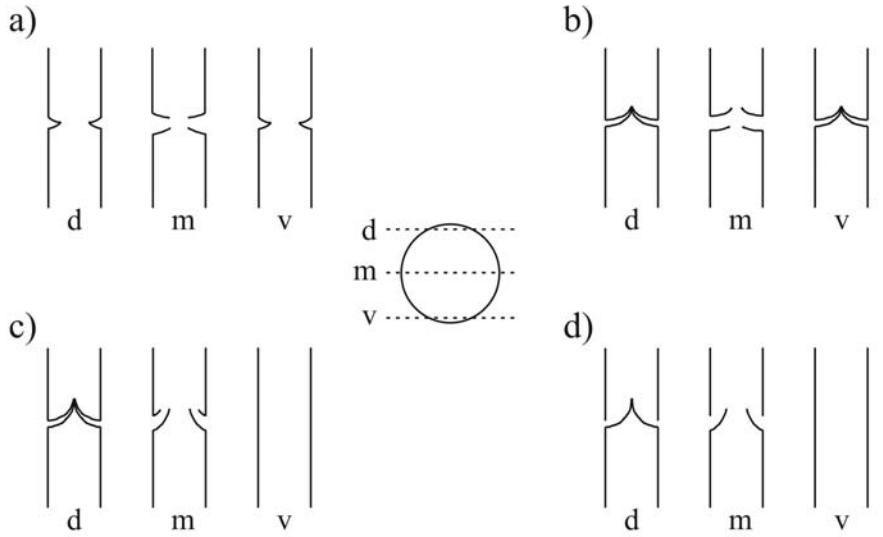

Abb. 1: Schematische horizontale Schnittbilder durch die zwei Funktionstypen von Ostien: (**a**) Einströmostien in lateraler Position, (**b**) Einströmostien in dorso-ventraler Position, (**c**) Einströmostien in dorsaler Position, (**d**) Zweiwegostien. In der Mitte ein schematischer Querschnitt durch das Dorsalgefäß. Die strichlierten Linien geben die Lage der Schnittebenen an: d = dorsale Schnittebene, m = mittlere Schnittebene, v = ventrale Schnittebene.

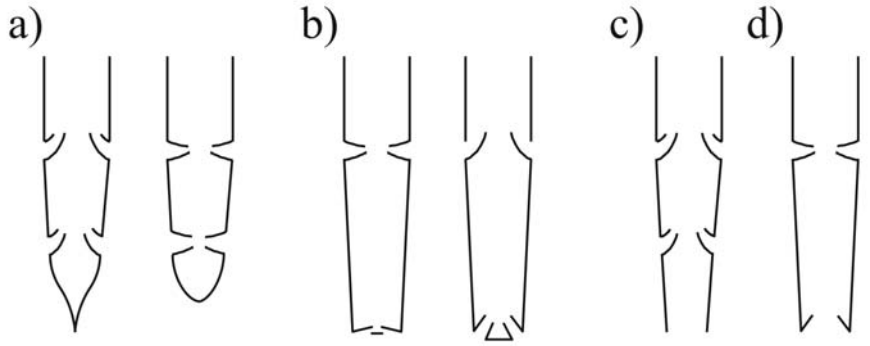

Abb. 2: Schemata der verschiedenen Zustände des posterioren Herzabschnittes: Dargestellt sind das letzte und vorletzte Ostienpaar sowie das Herzende: (**a**) geschlossenes Ende, letztes Ostienpaar in derselben Position wie im Segment davor: Herzende rund bis spitz ausgezogen, (**b**) geschlossenes Ende, letztes Ostienpaar in terminaler Position: das letzte Ostienpaar kann sich von den anterioren unterscheiden, (**c**) offenes Ende, letztes Ostienpaar in derselben Position wie im Segment davor: Herzwand am Ende gerade, (**d**) offenes Ende, kein Ostienpaar im Segment: Herzwand am Ende lippenartig einwärts gebogen ("Terminalostium").

© Österr. Ent. Ges. [ÖEG]/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

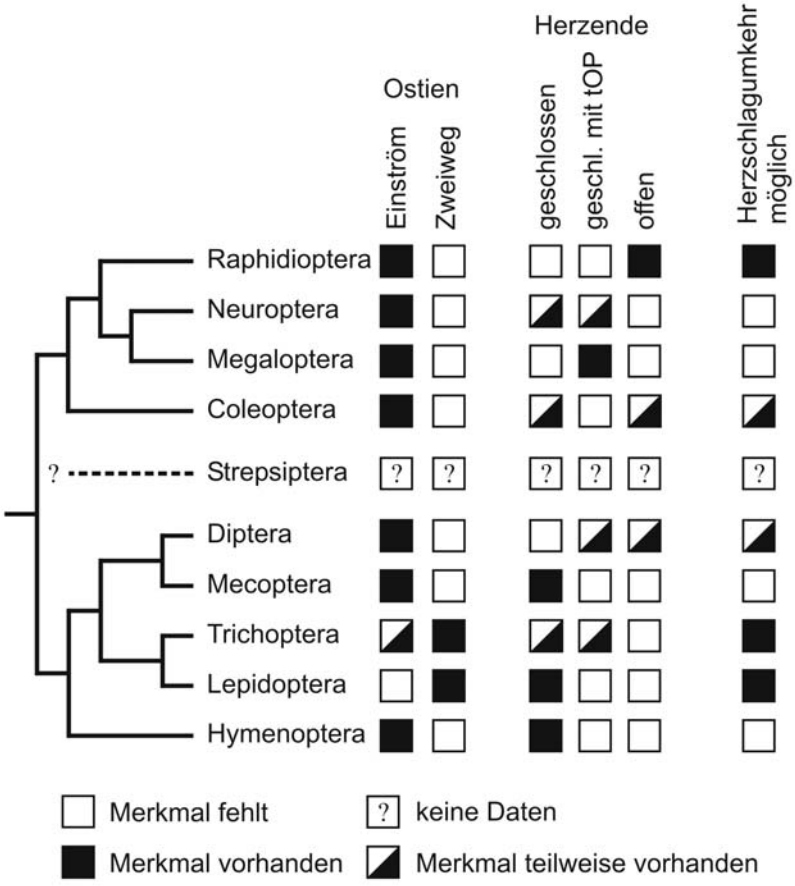

Abb. 3: Vorkommen und Verteilung der verschiedenen Merkmalszustände des posterioren Abschnittes des Dorsalgefäßes bei den Ordnungen der Holometabola, aufgetragen auf ein Kladogramm nach KRISTENSEN & ASPÖCK, unveröffentlicht. tOP = terminales Ostienpaar.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologica Austriaca

Jahr/Year: 2006

Band/Volume: 0013

Autor(en)/Author(s): Tögel Markus, Pass Günther

Artikel/Article: Funktionsmorphologische und phylogenetische Aspekte der Herzschlagumkehr bei Insekten. 39-46