Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 19-28, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

Insekten erobern den aquatischen Lebensraum

Wichard, Wilfried

Summary

Insects discover aquatic biotopes

1. Aquatic insects constitute no monophyletic group. Independently, they have, in various taxonomic groups, inhabited fresh water in different geological periods.

2. The hyper-osmotic regulation or mechanisms which overcome osmosis are absolutely necessary in fresh water, but absent in insects living in terrestrial habitats. This regulatory mechanism is a precondition for the migration of insects from land to fresh water.

3. Larvae of mayflies (Ephemeroptera) and stoneflies (Plecoptera) have complex chloride cells which take part in hyper-osmotic regulation. These ion-absorbing cells are a homologous (sympleisiomorphic) characteristic.

4. The hypothesis suggested is that already the ancestor of Pterygota imigrated from land to fresh water as far as hyper-osmotic regulation with complex chloride cells was developed.

1. System der Wasserinsekten

Wer sich mit der Evolutionsbiologie von Wasserinsekten beschäftigt und nach einer frühen Besiedlung und Eroberung des aquatischen Lebensraumes durch ursprünglich landlebende Insekten forscht, wird seine Aufmerksamkeit auf den möglichen Zeitpunkt und auf die Bedingungen für den Wechsel vom Land zum Wasser lenken. Doch schon ein Blick auf den Stammbaum der Insekten (z.B. Abb. 1) macht deutlich, daß phylogenetische und paläontologische Aspekte nur eine differenzierte Interpretation zulassen.

1. Nach phylogenetischen Befunden bilden Wasserinsekten in der Klasse der Insecta eigene Ordnungen (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Megaloptera und Trichoptera) oder gehören in untergeordneten taxonomischen Gruppen den Insektenordnungen an, die überwiegend am Land vorkommen (Hemiptera, Planipennia, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera).

2. Nach paläontologischen Befunden sind Wasserinsekten unabhängig voneinander und zu ganz verschiedenen geologischen Zeiten in den aquatischen Lebensraum eingewandert. Dennoch sind zum Ausgang des Paläozoikum bereits die Ordnungen aller Wasserinsekten bekannt.

Wasserinsekten haben ihre aquatischen Lebensräume also nicht monophyletisch mit einer gemeinsamen Stammart erobert, sondern sind unabhängig voneinander mit verschiedenen taxonomischen Gruppen und zu verschiedenen geologischen Zeiten stets neu in aquatische Biotope übergesiedelt. Diese Umsiedlung vom Land

zum Wasser dauert an und ist rezent und ontogenetisch immer noch bei den meisten Wasserinsekten zu beobachten. Den rein terrestrischen Tieren stehen die Wasserinsekten gegenüber, die meist jedoch eine amphibische Lebensweise haben. Sie finden Schritt für Schritt in den Metamorphose- und Entwicklungsstadien über Eier, Larven und Puppen (bei Holometabola) adaptiv den Weg ins Wasser finden. Nur ganz wenige Wasserinsekten sind dem aquatischen Lebensraum mit allen Entwicklungsstadien bereits voll angepaßt.

2. Lebensstrategien von Wasserinsekten

Der Wechsel vom Land zum Wasser ist ein radikaler Wechsel des Mediums. Viele ökologische Faktoren entfallen; neue erfordern Anpassungen, die sich aus bestehenden Merkmalsmodulen ableiten und in ihrer Funktion nahezu neu organisieren. Eine wirksame Anpassung an das Leben im Süßwasser geht über eine variable Merkmalsänderung weit hinaus und basiert auf tiefgreifenden ökophysiologischen Mechanismen, die Wassertiere dringend benötigen, aber an Land lebende Tiere nicht besitzen.
Im allgemeinen werden die Anpassungen in der Körperform, der Bewegung, der Ernährung und der Atmung aufgezählt, um Wasserinsekten zu kennzeichnen. Bei genauerer Betrachtung erweisen sich viele Anpassungen als Variationen für die jeweiligen neuen Habitate, aber nicht als lebensnotwendige Strategien, mit denen sich Wasserinsekten grundsätzlich von landlebenden Insekten unterscheiden. Weder die Formen der Fortbewegung des Laufens, Schwimmens, Schwebens usw., noch die Ernährung als Räuber, Weidegänger, Filtrierer und Zerkleinerer sind Anpassungen, die nur bei Wasserinsekten und bei allen gleichermaßen vorkommen. Zur Atmung nutzen Wasserinsekten Luft oder Wasser als Atemmedium und verfügen über ein geschlossenes oder offenes Tracheensystem. Dieses respiratorische Faktorengefüge bildet die Grundlage für viele Variationen der Atmungsorgane. Im Bauplan, in der Bewegung, in der Ernährung und der Atmung haben Wasserinsekten zweifellos die Mechanismen ihrer terrestrischen Stammformen übernommen und notwendigerweise den ökologischen Bedingungen der Gewässer angepaßt.

Zum Leben und Überleben im Süßwasser gehört mindestens ein weiterer, aber entscheidender Mechanismus, über den alle Wasserinsekten verfügen, der den terrestrischen Stammformen fehlt. Die erfolgreiche Besiedlung des aquatischen Lebensraumes ist stets verknüpft mit der Anpassung an die hypo-osmotischen Bedingungen im Süßwasser. Die Osmose erweist sich als unvermeidliche Begleiterscheinung der Atmung, weil Sauerstoff aus dem Wasser über die semipermeable Körperoberfläche und insbesondere über Tracheenkiemen in das Tracheensystem diffundiert. Die Semipermeabilität ermöglicht den Tieren nicht nur eine ungehinderte Sauerstoffaufnahme, sondern erzwingt zugleich auch die Aufnahme von Wasser, weil die Körperflüssigkeit mit einer Osmolarität von ca. 200 - 300 mOsm/l gegenüber dem umgebenden Süßwasser mit ca. 1 - 2 mOsm/l deutlich hyper-osmotisch wirkt. Zur Aufrechterhaltung des inneren hyper-osmotischen Milieus dient die Osmoregula-

Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 19-28, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

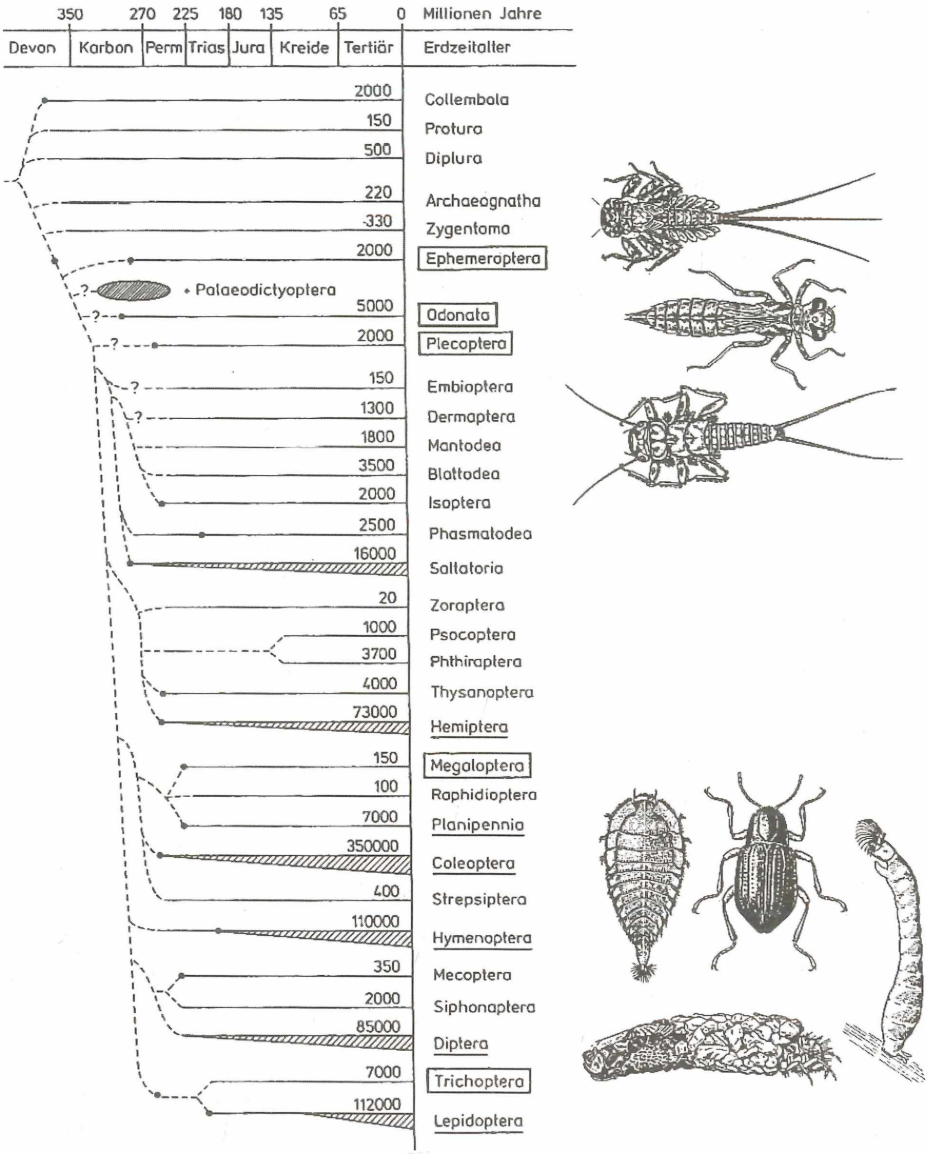

Abb 1: Vereinfachter Stammbaum der Insekten (nach PAULUS 1985), ergänzt durch Hinweise für Wasserinsekten: Umrandete Ordnungsnamen = Ordnungen, (fast) ausschließlich mit Wasserinsekten. - Unterstrichene Ordnungsnamen = Ordnungen, teilweise mit Wasserinsekten, verteilt auf verschiedene Taxa. Abb. der Wasserinsekten aus ENGELHARDT 1968.

tion als hyper-osmotische Regulation. Daneben kommen bei Wasserinsekten Mechanismen vor, die das Eindringen des Wassers so weit wie möglich verhindern (Plastron, Impermeabilität, Turgor). Sie sind insgesamt die Anpassungsstrategien, ohne die ein bleibender Aufenthalt im Wasser unmöglich wäre, mit denen aber die primär landlebenden Insekten erst zu Wassertieren wurden.

Die hyper-osmotische Regulation treibt das überschüssige Wasser aus, das aus dem hypo-osmotischen Milieu des umgebenden Süßwassers in das Tier gelangt. Aus funktionsmorphologischer Sicht wird diese Osmo- und Ionenregulation auf drei Ebenen abgestimmt. Beteiligt sind (Abb. 2):

1. die semipermeable Körperoberfläche
2. die wassertreibenden Exkretionsorgane (Malpighische Gefäße mit Rektum)
3. die ionenabsorbierenden Chloridzellen, Chloridepithelien, Analpapillen.

Durch die semipermeable Körperoberfläche dringt oft allseitig und trotz eingeschränkter Permeabilität Wasser auf osmotischem Wege in den Körper. Das überschüssige Wasser wird laufend über Exkretionsorgane ausgetrieben. An den Malpighischen Gefäßwänden erzeugt ein aktiver Ionentransport einen osmotischen Gradienten (osmotischer Sog), dem das Wasser aus der Hämolymphe passiv in das Lumen der Malpighischen Gefäße folgt. Als Primärharn gelangt die elektrolytreiche Lösung in den Enddarm, über dessen Wand die physiologisch wichtigen Elektrolyte selektiv rückresorbiert werden. Die verbleibende Flüssigkeit wird als hypotonischer Harn ausgetrieben.

Der ausgeschiedenen Harn bewirkt auf Dauer einen Ionenverlust, den die Tiere wieder ausgleichen. Die meisten Wasserinsekten nehmen dazu über zusätzliche, ionenabsorbierende Zellen und Epithelien auf der Körperoberfläche Elektrolyte auf, die aus dem umgebenden hypo-osmotischen Milieu adsorbiert und in die Hämolymphe gepumpt werden. Chloridzellen, Chloridepithelien und Analpapillen übernehmen diese Aufgaben. Analpapillen sind Ausstülpungen in der Analregion mancher holometaboler Coleoptera, Trichoptera (Spicipalpia, Annulipalpia) und Dipteren (Nematocera). Chloridepithelien kommen als abdominale Epithelien bei Trichoptera (Integripalpia), als anale Epithelien bei den Diptera (Brachycera) und als rektale Chloridepithelien bei den Odonata vor. Chloridzellen bilden meist einen funktionellen Zellkomplex und kommen in dieser Form ausschließlich bei Larven der Ephemeroptera und Plecoptera vor. Daneben befinden sich einzellige Chloridzellen, die darüber hinaus auch bei Wasserwanzen zu finden sind, denen aber die komplexen Chloridzellen fehlen.

3. Funktionsmorphologische Komponenten

Die Osmoregulation oder Mechanismen, die die Osmose überwinden, sind für alle Süßwassertiere mit einer semipermeablen Körperoberfläche lebensnotwendig. Das

Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 19-28, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

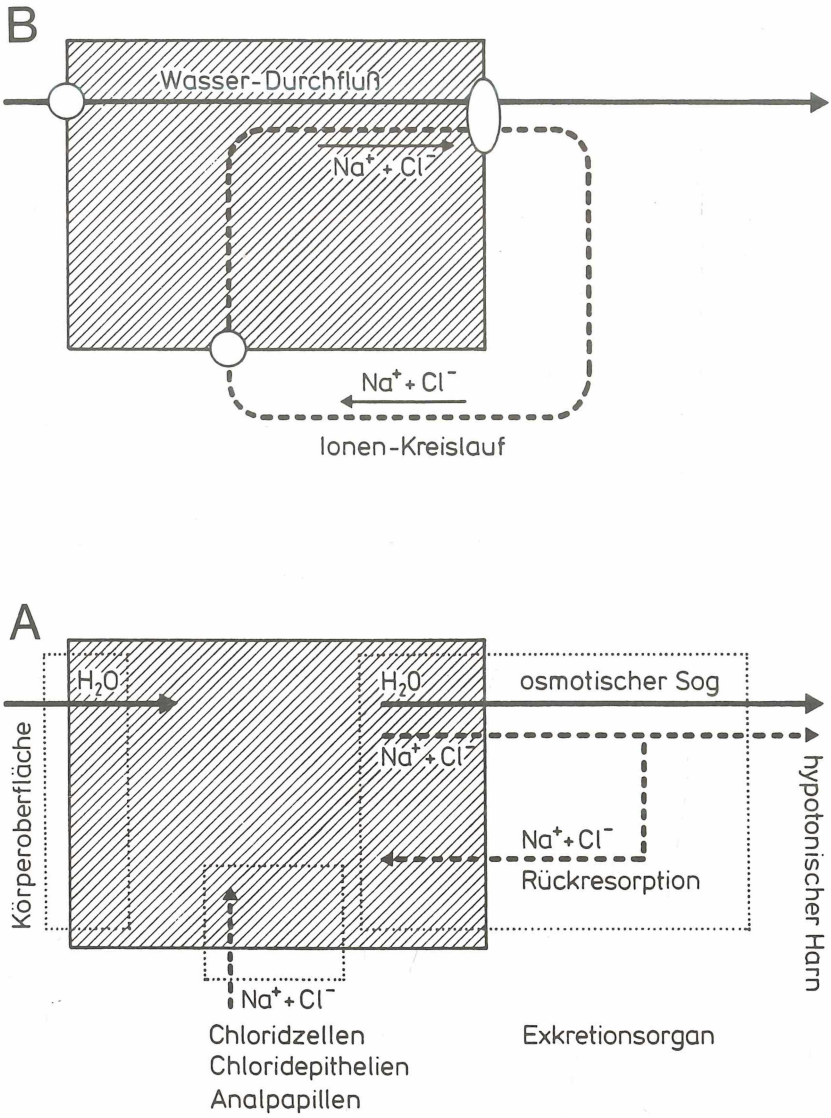

Abb. 2: Grundschema der Osmoregulation (hyper-osmotische Regulation) im hypo-osmotischen Süßwasser - A - mit den funktionellen Komponenten: 1. der semipermeablen Körperoberfläche, 2. der wassertreibenden Exkretionsorgane und 3. der ionenabsorbierenden Analpapillen, Choridzellen oder Chloridepithelien und - B - Die Rotation der Elektrolyte treibt den Wasserfluß laufend voran.

gilt insbesondere für Eintagsfliegen- und Steinfliegen-Larven, die über die Haut und über Tracheenkiemen atmen. Ihre ionenabsorbierenden, komplexen Chloridzellen befinden sich im respiratorischen Epithel der Tracheenkiemen und im Deckepithel dünner Körperoberflächen. Sie zeigen im Vergleich hohe funktionsmorphologische Übereinstimmungen (Abb. 3a). Eine zentral gelegene Zelle ist von wenigen peripheren Zellen umgeben und im basolateralen Bereich innig über große Austauschflächen miteinander verzahnt. Die Oberflächenvergrößerungen korrelieren mit vielen cristaereichen Mitochondrien, die der Membranfläche eng anliegen und auf einen aktiven Transmembrantransport hinweisen. Der apikale Bereich der Zentralzelle ragt in eine trichterförmige Aussparung der Cuticula. Die apikale Zellmembran ist hier locker durch feine mikrovilliartige Einstülpungen vergrößert, die mit dem Endoplasmatischen Retikulum verbunden scheinen. Auf dem Apex befindet sich eine hoch differenzierte Porenplatte, die aus der Epicuticula hervorgeht und die Verbindung zwischen dem Außenmedium und der Chloridzelle herstellt. Diese Grundtyp einer komplexen Chloridzelle wird als coniforme Chloridzelle bezeichnet (WICHARD et al. 1972, 1995).

Von diesem zellkomplexen Grundtyp leiten sich weitere komplexe Chloridzellen ab, die sich in parallelen Linien in beiden Ordnungen entwickeln. Sie ragen über das Niveau der Cuticula hinaus und bilden nach ihren äußeren Erscheinungsbildern bei Eintagsfliegenlarven bulbiforme und filiforme Chloridzellen, bei Steinfliegenlarven bulbiforme und floriforme Typen. Die bizarren Ausstülpungen dieser Chloridzellen bewirken eine Vergrößerung der resorptiven Oberfläche und lassen eine höhere Transportaktivität erwarten. Nach der Feinstruktur und Funktion aber, stimmen diese abgeleiteten Chloridzellen in beiden Ordnungen mit dem coniformen Grundtyp prinzipiell überein.

4. Phylogenetische Konsequenzen

Ein Blick auf den Stammbaum der Insekten (z.B. Abb. 1) zeigt Wasserinsekten verteilt auf zwei große Gruppen. Innerhalb der Holometabola konzentrieren sich die Wasserinsekten auf die Ordnungen Megaloptera, Planipennia, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Trichoptera und Lepidoptera. Eine zweite Gruppe bilden die Ephemeroptera, Odonata und Plecoptera, die im Gegensatz zu den Holometabola (als Larven) ausschließlich aquatisch leben, ihre larvale Entwicklung im Süßwasser durchlaufen und erst ihr imaginales Stadium als flugfähige Insekten außerhalb des Wassers verlegen. Die Wasserwanzen (Hemiptera, Heteroptera, Nepomorpha) bilden eine weitere kleine, taxonomische Gruppe, die von der Gruppe der Ephemeroptera, Odonata und Plecoptera systematisch weit entfernt ist, aber auch nicht zu den Holometabola zählt.

Ein bemerkenswerte Duplizität der Ereignisse fällt phylogenetisch in die „Stamm-Gruppe" der Ephemeroptera, Odonata und Plecoptera. Diese drei Ordnungen repräsentieren die ersten geflügelten Imagines, die Pterygota, und erstmals die semia-

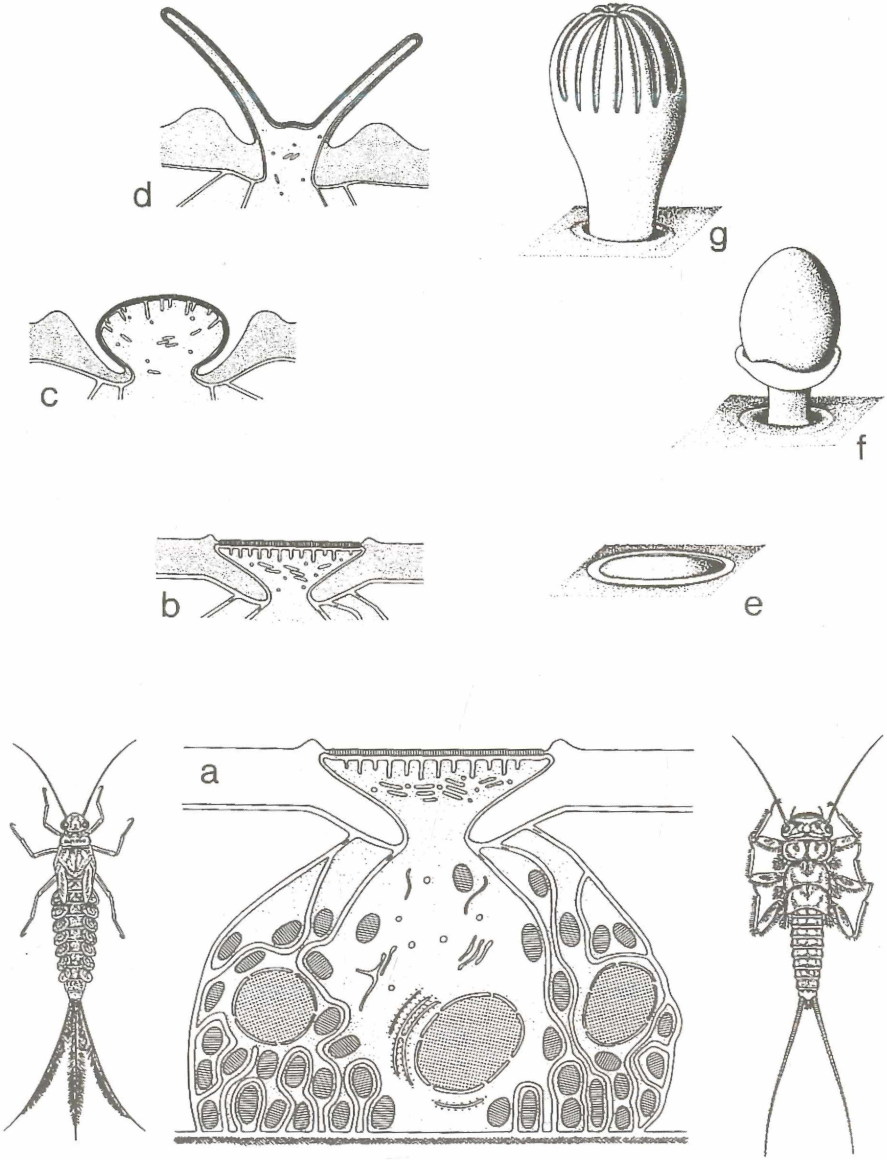

Abb. 3: Chloridzellen der Eintagsfliegen- und Steinfliegenlarven: a Schema der Feinstruktur einer coniformen Chloridzelle, b, c, d medianer Schnitt durch den Zellapex von coniformen, bulbiformen und filiformen Chloridzellen von Eintagsfliegen, e, f, g Ansicht der coniformen, bulbiformen und floriformen Chloridzellen von Steinfliegen (nach WICHARD et al. 1995).

quatische Lebensweise der Insekten mit der larvalen Entwicklung im Süßwasser. Innerhalb der Pterygota werden die Plecoptera im allgemeinen als primitive Teilgruppe der Neoptera angesehen, die ihre Flügel aufgrund eines kompliziert gebauten „Flügelgelenkes" nach hinten über den Hinterleib legen (Neopterie), während Odonata und Ephemeroptera ihre Flügel nicht über dem Abdomen zusammenlegen können. Nach HENNIG (1969), ferner u.a. KUKALOVA-PECK (1987, 1991), KRAUS (1996) sind Ephemeroptera und Odonata Schwestergruppen der Palaeoptera, die mit den Neoptera die monophyletische Gruppe der Pterygota bilden (Abb. 4A). Hinter dieser Argumentation verbirgt sich ein Problem, das ein synapomorphes Merkmal der Palaeoptera betrifft, nämlich die „sekundäre aquatische Lebensweise der Larven" (HENNIG 1969, KRAUS 1996). Auch die Steinfliegen-Larven, die zu den Neoptera s.l. gehören, leben im Süßwasser und sind - wie alle Wasserinsekten - den hypo-osmotischen Bedingungen angepaßt. Die Adaptation besteht bei Ephemeroptera- und Plecoptera-Larven gleichermaßen in der hyper-osmotische Regulation unter Beteiligung komplexer Chloridzellen. Diese ionenabsorbierenden Zellen kommen ausschließlich bei den Larven dieser beiden Ordnungen vor. Bei den komplexen Chloridzellen handelt es sich um ein homologes Merkmal. Diese Hypothese gerät nicht in Konflikt mit dem Stammbaum der Pterygota und stellt nicht die Monophylie der Palaeoptera und Neoptera in Frage. Die vorliegende Homologie-Hypothese führt jedoch zu der Konsequenz, daß die Stammform der Pterygota vom Land zum Wasser wechselte, als Larve über die hyper-osmotische Regulation mit den komplexen Chloridzellen verfügte und nur deshalb im Süßwasser leben konnte (Abb. 4B).

Die aquatischen Vorfahren der Pterygota leiten sich also höchst wahrscheinlich von den terrestrischen Formen ab. Eine terrestrische Lebensweise ist bei den Arthropoda mit der Bildung von Malpighischen Gefäßen verknüpft. Diese Malpighischen Gefäße sind zugleich auch Bestandteil der hyper-osmotischen Regulation und bei aquatischen Pterygota abgeleitet und in ihrer Funktion differenziert. Die aquatische Lebensweise der Pterygota hat möglicherweise über die Kiemen die Flügelentwicklung stimuliert (KUKALOVA-PECK 1987, 1991), bevor insbesondere die Neoptera s.str. divergierend und dominierend als Larven das Land und als geflügelte Imagines den Luftraum eroberten.

5. Literatur

HENNIG, W. (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. - Verlag W. Kramer, Frankfurt.

KRAUS, O. (1996) : Das System der Insekten.- NachrBl. bayer. Ent. 45: 38-45,

KUKALOVA-PECK, J. (1987): New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). - Can. J. Zool. 65: 2327-2345.

Verh. Westd. Entom. Tag 1996, S. 19-28, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 1997

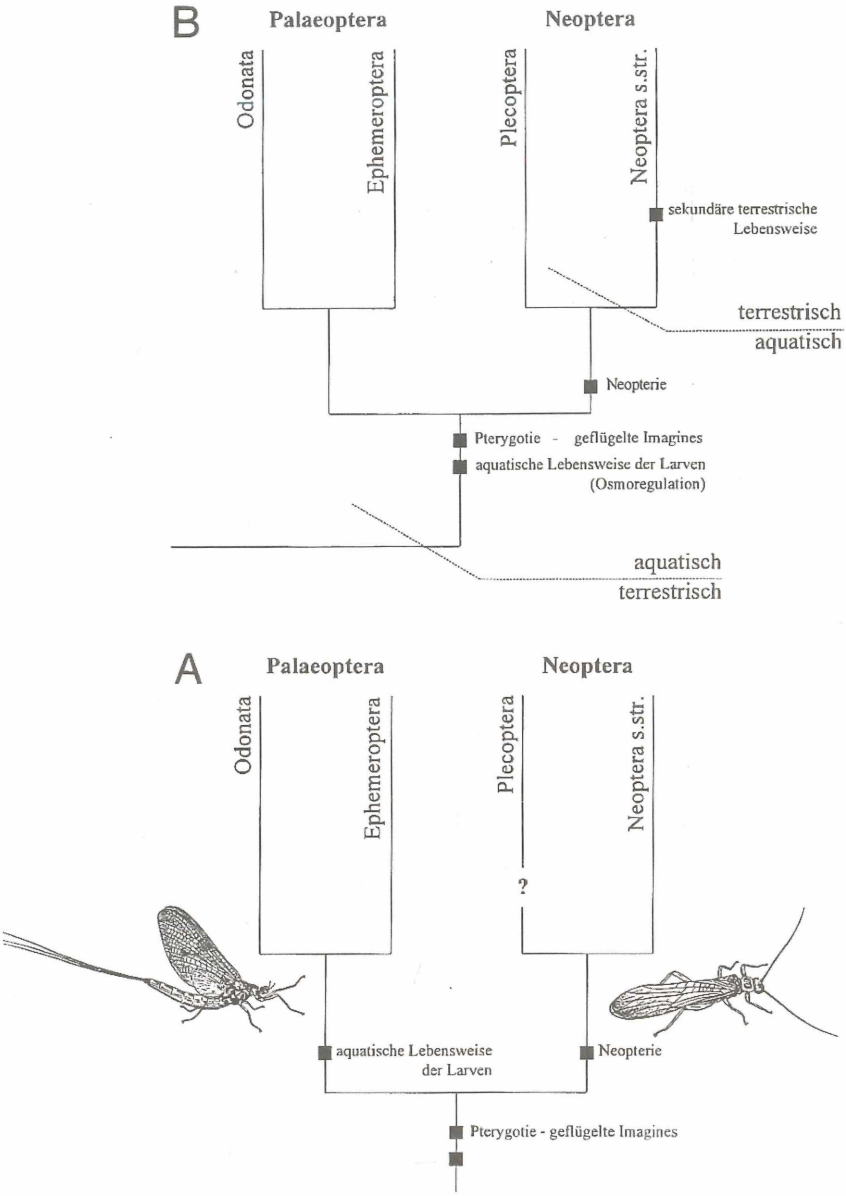

Abb. 4: Basaler Stammbaum der Pterygota (Palaeoptera + Neoptera):
A - nach Kraus (1996) reduziert auf Apomorphien, die die aquatische Lebensweise betreffen. - Apomorphien belegen die Hypothese einer aquatischen Lebensweise der Pterygota-Stammform.

KUKALOVA-PECK, J. (1991): Fossil history and evolution of hexapod structures. - in Naumann, I.D.(Hrg.): The Insects of Australia, pp. 141-179, CSIRO, Carlton.
WICHARD, W., KOMNICK, H., ABEL, J.H. (1972): Typology of Ephemerid Chloride Cells. - Z. Zellforsch. 132: 533-551.
WICHARD, W., ARENS, W. EISENBEIS, G. (1995): Atlas zur Biologie der Wasserinsekten. - G. Fischer, Stuttgart.

Prof. Dr. Wilfried Wichard
Institut für Biologie und ihre Didaktik
Universität zu Köln
Gronewaldstrasse 2
D 50931 Köln

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 1996

Autor(en)/Author(s): Wichard Wilfried

Artikel/Article: Insekten erobern den aquatischen Lebensraum 19-28