Verh. Westd. Entom. Tag 2001, S. 65-70, Löbbecke-Mus., Düsseldorf 2003

Die vielen Herzen der Insekten: evolutionärer Ursprung und strukturelle Vielfalt

Günther Pass

Abstract: In addition to the dorsal vessel („heart") insects have a number of accessory pulsatile organs („auxiliary hearts"). They are indispensable in their open circulatory system for hemolymph exchange in long body appendages such as antennae, legs, wings, and abdominal appendages. This review deals with the evolutionary origin and the various transfomations of these circulatory organs. In primitive insects, the dorsal vessel exhibits a bidirectional flow and hemolymph is supplied to antennae and cerci by arteries. In higher insects, these arteries were decoupled and the dorsal vessel exhibits an unidirectional flow. The decoupled vessels were associated with autonomous pumps that entered their body plan as evolutionary innovations. To supply hemolymph to legs, wings and ovipositors, completely new accessory pulsatile organs evolved. The muscular components of these auxiliary hearts and their elastic antagonists were recruited from various organ systems and assembled to new functional units. The accessory pulsatile organs exhibit an unusual high diversity in their functional morphology. In general, it seems that their evolution has been determined by spatial constraints imposed by other organ systems rather than by changes in circulatory demands.

1. Einleitung

In den meisten Lehrbüchern wird das Kreislaufsystem der Insekten recht einfach und uniform dargestellt. Tatsächlich sind die Hämolymphströme in den kleinen Insektenkörpern sehr stark geregelt und die Kreislauforgane viel komplexer und vielfältiger als es die gängigen Funktionsschemata vermuten lassen. So gibt es neben dem Rückengefäß („Herz") noch zahlreiche sogenannte akzessorische pulsatile Organe („ Nebenherzen"). Diese Organe sind im offenen Kreislaufsystem der Insekten notwendig zur Versorgung der Körperanhänge mit Hämolymphe. Es handelt sich in der Regel um autonome Pumpen und somit zählen Insekten zu den „herzreichsten" Tieren überhaupt! Die akzessorischen pulsatilen Organe für die Antennen, Beine und Flügel sind schon lange bekannt, für die Cerci und die Ovipositoren der Insekten sind erst in neuerer Zeit eigene Pumporgane entdeckt werden (Pass 1987, 1998). In den letzten Jahren wurden an diesen akzessorischen pulsatilen Organen umfangreiche Untersuchungen zu verschiedenen morphologischen, physiologischen und evolutionsbiologischen Aspekten durchgeführt, die hier im Überblick referiert werden. Ein ausführlicher Reviewartikel über die akzessorischen Kreislauforgane ist vor kurzem veröffentlicht worden (Pass 2000). Der elektronischer Anhang dazu ist als

Lehreinheit für Unterrichtszwecke konzipiert und am Internet verfügbar unter http://ento.annualreviews.org/supplemental/en45supp/index.html.

2. Wie haben die Kreislauforgane der Vorfahren der Insekten ausgesehen?

Nach der klassischen Lehrbuchmeinung lässt sich das offene Kreislaufsystem der Arthropoden vom geschlossenen Kreislaufsystem annelidenartiger Vorfahren ableiten. In den letzten Jahren sind allerdings Zweifel an einer engen phylogenetischen Beziehung zwischen Anneliden und Arthropoden aufgekommen, und auch die klassischen Vorstellungen über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Großgruppen der Arthropoden sind in Frage gestellt worden (Fortey & Thomas 1998, Deuve 2001). Dessen ungeachtet kann man auf Grund der anatomischen Verhältnisse bei den möglichen Schwestergruppen annehmen, dass die Kreislauforgane der Vorfahren der Hexapoden relativ komplexe Gefäßsysteme besessen haben. Ihre Hauptkomponenten waren dorsale und ventrale Längsgefäße, die durch Segmentalgefäße verbunden waren. Die Versorgung der verschiedenen Körperanhänge erfolgte durch mit den Längsgefäßen verbundene Arterien.

Die ersten Hexapoden waren vermutlich kleine Bodentiere und im Zusammenhang mit der Miniaturisierung des Körpers ist es offenbar zu einer Reduktion des Gefäßsystems gekommen. Ein anderer wichtiger Faktor in diesem Zusammenhang dürfte auch die Entwicklung des Tracheensystems gewesen sei. Dadurch ist die Aufgabe des Sauerstofftransports weggefallen, die in der Regel die höchsten Anforderungen an die Leistungsfähigkeit von Kreislaufsystemen stellt.

3. Die Kreislauforgane der „Urinsekten"

Die rezenten „Urinsekten" haben in ihrem Kreislaufsystem einige Besonderheiten, die sie von denen höherer Insekten deutlich unterscheiden (Gereben-Krenn & Pass 1999, 2000). Bei allen „Urinsekten", die Cerci bzw. ein Terminalfilum besitzen, wird die Hämolymphe im Rückengefäß stets gleichzeitig nach vorne und nach hinten gepumpt (Abb. 1a). Dieser bidirektionale Hämolymphstrom wird durch Ventilklappen im Bereich des 8. Abdominalsegment bewirkt. Die Versorgung der Antennen und der Cerci erfolgt bei den Campodeina und Japygina über Arterien. Es handelt sich dabei offensichtlich um die plesiomorphe Situation bei den Hexapoden, da Antennenarterien auch bei Myriapoden und vielen Crustaceen vorkommen. Bei den Archaeognatha und Zygentoma sind die Antennengefäße vom Rückengefäß getrennt und besitzen ampullenartige Erweiterungen an der Basis, in die Hämolymphe aus dem Stirnsinus hineingepreßt wird. Die Trennung der Antennengefäße vom Rückengefäß ist offenbar bedingt durch räumliche Entwicklungszwänge auf Grund der starken Vergrößerung des Gehirns und der Entstehung des Tentoriums. In den Beinen der „Urinsekten" konnten eigenartigerweise keine Kreislauforgane gefunden werden.

4. Die Kreislauforgane der pterygoten Insekten

Innerhalb der Pterygota gibt es einen bidirektionalen Hämolymphstrom im Rückengefäß nur bei den Ephemeropteren, wo er ebenfalls der Versorgung der langen caudalen

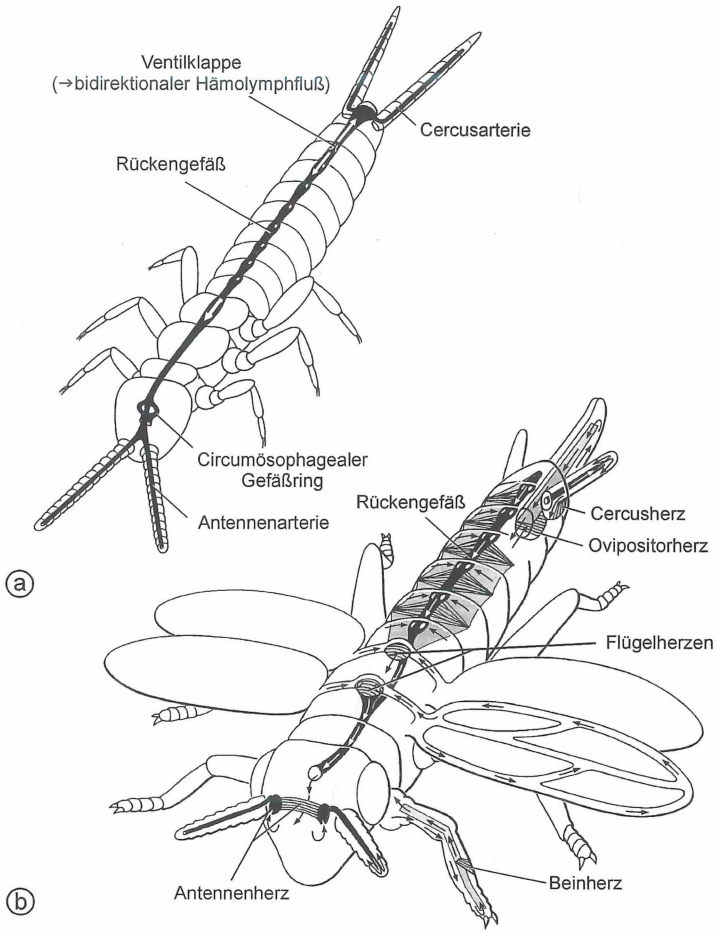


Abb. 1: a) Kreislauforgane des Doppelschwanzes *Campodea* (nach Gereben-Krenn & Pass 1999) b) allgemeines Schema der Kreislauforgane eines pterygoten Insekts mit maximaler Ausstattung an akzessorischen pulsatilen Organen (nach Pass 2000)

Anhänge dient. Bei den meisten Insekten ist das Dorsalgefäß an seinem hinteren Ende geschlossen, wobei in mehr oder weniger ausgeprägter Peristaltik Hämolymphe von hinten nach vorne gepumpt wird. Diese unidirektionalen Strömungsverhältnisse sind ein abgeleiteter Modus, der sich an der Basis der pterygoten Insekten entwickelt hat. Bei einigen Holometabolen gibt es auch Herzschlagumkehr mit alternierenden Vorschlag- und Rückschlagperioden. In diesen Fällen ist das Herz hinten offen bzw. besitzt spezielle Ostien, die auch einen Ausstrom der Hämolymphe ermöglichen. Diese Herzschlagumkehr steht funktionell im Zusammenhang mit Tracheenventilation, kann aber auch bei der Häutung und Ausbreitung der Flügel von Bedeutung sein (Wasserthal 1996).

5. „Nebenherzen“ sind evolutionäre Innovationen der Höheren Insekten

Die akzessorischen pulsatile Organe zur Hämolymphversorgung der Extremitäten und anderer Körperanhänge sind evolutionäre Innovationen der pterygoten Insekten (Abb. 1b). Diese Pumporgane weisen eine erstaunlich große Vielfalt in Bau und Funktionsweise auf, wobei auch die Organe für die gleichen Körperanhänge bei verschiedenen Insekten sehr unterschiedlich gebaut sein können (Review: PASS 1998). In vergleichenden Untersuchungen konnten mehrfach Übergangsformen nachgewiesen werden, die zwischen den einzelnen Bautypen vermitteln und voll funktionsfähig sind. In der Evolution der akzessorischen pulsatilen Organe zeigt sich immer wieder ein Trend zur strukturellen und funktionellen Autonomisierung dieser Pumpen, der eine individuelle Versorgung einzelner Körperanhänge ermöglicht. Besonders klar ist das bei den Flügelkreislauforganen: Während diese Funktion bei den ursprünglichen Pterygoten besonders modifizierte Abschnitte des Dorsalgefäßes übernehmen, besitzen viele Holometabola völlig unabhängige und autonome Organe (KRENN & PASS 1994, 1995). Es handelt sich dabei um eine Muskelplatte, die offensichtlich einen individualisierten Teil des Rückengefäßes darstellt. Die phylogenetische Analyse zeigt, dass die Entwicklung zu selbständigen Pumporganen in Parallelevolution mehrfach unabhängig erfolgt ist. Untersuchungen der Pumpaktivitäten dieser Organe ergaben, dass sie autonom arbeiten und sich in unterschiedlichen, untereinander nicht synchronisierten Frequenzen rhythmisch kontrahieren.

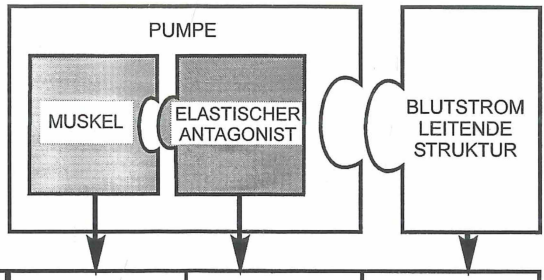
Die akzessorischen pulsatilen Organe können zusätzlich zur Funktion als Kreislaufpumpen auch noch andere biologische Aufgaben übernehmen. Die Antennen der Scarabaeiden z.B. werden durch die Pumptätigkeit der Antennenherzen hydraulisch gespreizt (Pass 1980). Bei der Schabe *Periplaneta americana* hat das Antennenherz auch osmoregulatorische und neurohämale Funktionen, was wiederum für die Steuerung der antennalen Sensorik von Bedeutung sein dürfte (PASS 1985, PASS et al. 1988A). Im Antennenherz dieser Insekten konnten sehr hohe Konzentrationen von Octopamin nachgewiesen werden, das dort offenbar als Neurohormon freigesetzt wird (PASS et al. 1988B). Für Octopamin konnte eine modulatorische Wirkung auf die Sensitivität der Pheromonsensillen der Männchen nachgewiesen werden (KAPITSKY & ZHUKOVSKAYA 2001), ähnlich wie das auch bei anderen Insekten der Fall ist (POPHOF 2000).

6. Aus welchen Bauelementen sind die „Nebenherzen“ entstanden?

Wie kann und soll man sich überhaupt die Entstehung und Etablierung evolutionärer Innovationen im Bauplan von Insekten vorstellen? Die akzessorischen pulsatile Organe sind auf Grund ihres relativ einfachen und übersichtlichen Baues recht gut geeignet, Einsichten in allgemeine Probleme der Organevolution zu vermitteln. Offenbar werden mehrere Bauelemente von unterschiedlichen Organsystemen rekrutiert und zu neuen Funktionseinheiten zusammengefügt. Die Herkunft der einzelnen Bauelemente lässt sich zwar teilweise rekonstruieren, die neuen Organe selbst können jedoch nicht mit einem Vorläuferorgan homologisiert werden und stellen somit echte evolutionäre Innovationen dar (PASS 2000). Zum Bau eines neuen Hilfsherzens braucht es ganz

allgemein eine Pumpe und eine Struktur, welche die Hämolymphe durch die Körperanhänge leitet, z.B. ein Gefäß, ein Diaphragma oder auch eine Kutikularöhre (Abb. 2). Die Pumpe konstituiert sich aus einer kontraktilen Komponente, dem Pumpmuskel, und einem elastischen Antagonisten. Die Herkunft der Pumpmuskeln kann auf Grund der anatomischen Lage und der Ansatzpunkte, ihrer Innervation sowie der Ultrastruktur und entwicklungsgenetischer Hinweise rekonstruiert werden. Sie stammen von sehr verschiedenen Organsystemen ab, wobei für die Rekrutierung offenbar die räumliche Nähe entscheidend ist. Der elastische Antagonist wird entweder von elastischem Bindegewebe oder elastischer Kutikula gebildet.

Worauf gründet sich die morphologische Vielfalt dieser akzessorischen pulsatilen Organe? Obwohl wir über die biomechanischen Grundlagen der Mikrozirkulation bei Insekten noch sehr wenig wissen, scheinen Änderungen in den Anforderungen an die Leistungsfähigkeit der Kreislauforgane, z.B. durch Größen- oder Formänderungen der Körperanhänge, nicht die entscheidenden evolutionären Kräfte für Veränderungen in der Funktionsmorphologie der akzessorischen Kreislauforgane gewesen zu sein. Vielmehr dürften räumliche Entwicklungszwänge durch Änderungen anderer Organsysteme für die funktionsmorphologische Radiation dieser Kreislauforgane verantwortlich sein. Die akzessorischen pulsatilen Organe illustrieren somit deutlich, dass Veränderungen innerer Organe nur dann richtig verstanden werden können, wenn man die Evolution des gesamten Organismus in Betracht zieht.



ANTENNE	Pharynxdilatator	Bindegewebe	Gefäß
BEIN	Krallenbeuger-muskel	Bindegewebe	Diaphragma
FLÜGEL	Myocardium	Bindegewebe	Kutikularöhre
CERCUS	Rectumdilatator	elastische Kutikula	Gefäß
OVIPOSITOR	Genitalkammer-muskel	elastische Kutikula	Diaphragma

Abb. 2: Akzessorische pulsatile Organe als evolutionäre Innovation. Für die Pumpe wird ein Muskel als kontraktiles Element und ein elastischer Antagonist benötigt. Dazu kommt eine Struktur, die den Blutstrom durch den jeweiligen Körperanhang leitet. Für die akzessorischen pulsatilen Organen der einzelnen Körperanhänge wurden Bauelemente von unterschiedlichen Organsystemen rekrutiert, wobei offenbar die räumliche Nähe entscheidend ist.

Literatur:

DEUVE, T. (2001) Origin of Hexapods. Ann. Soc. Entomol. France 37.

FORTEY, R.A. & THOMAS, R.H. (1998): Arthropod Relationships. - Chapman & Hall, London. 383 pp.

GEREBEN-KRENN, B.A. & PASS, G. (1999): Circulatory organs in Diplura: the basic design in Hexapoda? - Int. J. Insect Morphol. Embryol. 28: 71-79.

GEREBEN-KRENN, B.A. & PASS, G. (2000): Circulatory organs of abdominal appendages in primitive insects (Hexapoda: Archaeognatha, Zygentoma and Ephemeroptera). - Acta Zool. 81: 285-292.

KAPITSKY S.V., ZHUKOVSKAYA, K. I. (2001) Sensitivity modulation in sex pheromone reception in male American cockroach. - Sensorny Sistemy 15: 147-154.

KRENN, H.W. & PASS, G. (1994): Morphological diversity and phylogenetic analysis of wing circulatory organs in insects, Part I: Non-Holometabola. - Zoology 98: 7-22.

KRENN, H.W. & PASS, G. (1995): Morphological diversity and phylogenetic analysis of wing circulatory organs in insects, Part II: Holometabola. - Zoology 98: 147-164.

PASS, G. (1985): Gross and fine structure of the antennal heart in cockroaches (Blattodea, Insecta). - J. Morphol. 185:255-268.

PASS, G. (1987): "Cercus heart" in stoneflies - a new type of accessory circulatory organ in insects. - Naturwissenschaften 74: 440-441.

PASS, G. (1998): Accessory Pulsatile Organs. In: Microscopic Anatomy of Invertebrates (Harrison, F. & Locke, M. eds). Vol. 11B: Insecta. John Wiley, New York, pp. 621-640.

PASS, G. (2000): Accessory pulsatile organs: evolutionary innovations in insects. - Annu. Rev. Entomol 45: 495-518.

PASS, G., AGRICOLA, H. BIRKENBEIL, H. & PENZLIN, H. (1988a): Morphology of neurones associated with the antennal heart of *Periplaneta americana* (Blattodea, Insecta). - Cell Tissue Res. 253:319-326.

PASS, G., SPERK, G., AGRICOLA, H., BAUMANN, R. & PENZLIN, H. (1988b): Octopamine in a neurohaemal area within the antennal heart of the American cockroach. - J. Exp. Biol. 135: 495-498.

POPHOF, B. (2000). Octopamine modulates the sensitivity of silkmoth pheromone receptor neurons. - J. Comp. Physiol. A 186: 307-313.

WASSERTHAL, L.T. (1996): Interaction of circulation and tracheal ventilation in holometabolous insects. - Adv. Insect Physiol. 26: 297-351.

Prof. Dr. Günther Pass
Institut für Zoologie der Universität Wien, Althanstrasse 14, A 1090 Wien
guenther.pass@univie.ac.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag Düsseldorf

Jahr/Year: 2003

Band/Volume: 2001

Autor(en)/Author(s): Pass Günther

Artikel/Article: Die vielen Herzen der Insekten: evolutionärer Ursprung und strukturelle Vielfalt 65-70