

Entomologica Austriaca	13	31-37	Linz, 17.3.2006
------------------------	----	-------	-----------------

Die Segmentalgefäße der Insekten

M. MERL & G. PASS

Abstract: The Segmental Vessels of Insects. The morphology and histology of the dorsal vessel and the segmental vessels in the American cockroach *Periplaneta americana* were investigated. *P. americana* exhibits 6 pairs of excurrent ostia which are associated with segmental vessels. The valves of the excurrent ostia consist of an unusual type of muscle cells containing only a few bundles of myofibrils, which extend at various angles within each cell. The segmental vessel wall is continuous with the connective tissue sheath of the dorsal vessel and contains no muscle cells. Among insects only Blattodea and Mantodea possess segmental vessels whereas excurrent ostia are quite common in the Paurometabola.

Key words: *Periplaneta americana*, dorsal vessel, segmental vessels, excurrent ostium valves, lateral arteries

Einleitung

Insekten besitzen ein offenes Zirkulationssystem mit dem Dorsalgefäß als zentralem Pumporgan. Über segmentale Einströmstien (incurrent ostia) gelangt Hämolymphe in das Dorsalgefäß und wird von diesem durch peristaltische Kontraktionswellen in der Regel nach anterior gepumpt (Review: JONES 1977).

Mit dem Dorsalgefäß verbundene laterale Segmentalgefäße wurden erstmals von MCINDOO (1939) bei der Amerikanischen Schabe beschrieben. NUTTING (1951) untersuchte das Dorsalgefäß und assoziierte Strukturen bei einer Reihe von paurometabolen Insekten und fand Segmentalgefäße außer bei den Blattodea auch bei einigen Mantodea. An der Ansatzstelle der Segmentalgefäße besitzt das Dorsalgefäß Ausströmöffnungen mit segmentalen, verschließbaren Ventilen (excurrent ostia). Die Segmentalgefäße und Ausström-Ventile sind abgesehen von Einzelschnitten von MILLER (1985) bisher noch nicht mit modernen Methoden bearbeitet worden. Ziel der vorliegenden Studie war es daher, die Ultrastruktur und Funktionsmorphologie der Segmentalgefäße und der Ventile der Ausströmöffnungen im Detail zu untersuchen. Darüber hinaus sollte die phylogenetische Bedeutung dieser Strukturen diskutiert werden.

Material und Methoden

Adulte männliche Schaben (*P. americana* L.) aus hauseigener Zucht wurden für die lichtmikroskopischen Untersuchungen mit CO₂ betäubt, seziert und über Nacht in Duboscq-Brazil fixiert (ROMEIS 1989). Die Objekte wurden dann mit saurem DMP bzw. Äthanol entwässert und in ERL 2406 Epoxydharz (Spurr-Medium) eingebettet. Semi-Dünnschnitte (1µm) wurden angefertigt und mit Richardson-Gemisch gefärbt. Für die TEM-Untersuchung wurden die Objekte 2,5 h in Karnovsky-Lösung (2 % Paraformaldehyd, 2,5 % Glutaraldehyd in 0,1M Cacodylatpuffer), anschließend 45 min in einer Mischung aus Karnovsky und Tannin (1 %) und 2 h in einer wässrigen Lösung aus 1 % OsO₄ und 0,1M CaCo-Puffer fixiert.

Ergebnisse

Das Dorsalgefäß von *P. americana* ist eine muskulöse Röhre, die vom Kopf bis ins neunte Abdominalsegment zieht. Der vordere Abschnitt ohne Einströmstien, die Aorta, beginnt im Kopf und endet im Prothorax. Das eigentliche "Herz" beginnt ab dem ersten Einströmstienpaar im hinteren Bereich des Prothorax. Über Bindegewebsfasern ist das Dorsalgefäß an den Tergiten befestigt; ventral halten das dorsale Diaphragma und insgesamt 12 Paar Flügelmuskeln das Herz in seiner Position. Links und rechts vom Dorsalgefäß befinden sich die Lateralen Herznerven, die im Bereich der Einströmstien mit den dorsalen Ästen der Segmentalnerven verbunden sind. Das Herz ist aus zwei Gewebeschichten aufgebaut: Das Myocard (etwa 8-12 µm dick) besteht aus zirkulär angeordneten Muskelfasern. Das Lumen des Dorsalgefäßes ist mit einer sehr dünnen Basallamina (0,2-0,3 µm dick) ausgekleidet. Die Außenseite des Herzens ist von einer 0,5-4 µm dicken, bindegewebigen Adventitia umgeben, die Kollagenfasern enthält.

Die Amerikanische Schabe besitzt insgesamt 12 Paar dorsolaterale Einströmstien (3 Paar im Thorax und 9 Paar im Abdomen). Sie befinden sich jeweils im posterioren Bereich eines Segmentes und besitzen zwei Lippenventile. Die Einströmstien eines Segmentes liegen einander meist nicht genau gegenüber – das linke Ostium liegt jeweils vor dem rechten.

Zusätzlich zu den Einströmstien existieren 6 Paar ventrolaterale Ausströmöffnungen. Diese befinden sich im Meso- und Metathorax, sowie in den Abdominalsegmenten drei bis sechs. Die ovalen Ausströmöffnungen liegen etwa in der Mitte der Segmente und sind maximal 0,14 mm breit und 0,08 mm hoch. Wie die Einströmstien liegen auch diese Öffnungen einander nie genau gegenüber – die linke Ausströmöffnung liegt immer vor der rechten. Die Ventile der Ausströmöffnungen sind etwa kegelförmig, an der Basis der Ausströmöffnungen mit dem Dorsalgefäß und den Segmentalgefäßen verbunden und reichen etwa 0,1 mm in das Lumen des jeweiligen Segmentalgefäßes hinein. Am distalen Ende der Ventile befinden sich einige Bindegewebsbänder, die von den Ventilzellen zur Segmentalgefäßwand ziehen (Abb. 1). Die Öffnung des Ventils ist an seiner Basis oval (maximal 60 µm breit und 20-40 µm hoch), verengt sich jedoch bald zu einem Schlitz von wenigen µm Breite. Dorsal und ventral der Ausströmöffnung sind vereinzelt kurze longitudinale Muskelstränge zu sehen. Die Ventilzellen sind mehrkernige Muskelzellen, die in mehrfacher Hinsicht spezialisiert sind. Sie enthalten nur wenige Myofibrillen, die nicht parallel angeordnet, sondern in verschiedenen Richtungen ausgespannt sind (Abb.

2). Die Ventalzellen sind sehr plasmareich und enthalten neben den Myofibrillen nur wenige Mitochondrien, Annulate Lamellae (Abb. 3), T-Tubuli und Sarkoplasmatisches Retikulum. Neben den Muskelzellen befinden sich in den Ventilen noch Tracheolen, Kollagenfaserbündel und neurosekretorische Axone. Die Axone stammen vom Lateralen Herznerv, von dem einige Fasern die Wandung des Segmentalgefäßes und das jeweilige Ventil innervieren.

Jede der Ausströmöffnungen ist mit einem Segmentalgefäß assoziiert. Diese haben an ihrer Ansatzstelle am Dorsalgefäß einen ovalen Querschnitt (maximal 0,25 mm breit und 0,15 mm hoch), nach kurzer Entfernung vom Dorsalgefäß werden sie etwas breiter (0,33 mm) und relativ schmal (2-4 μm). Die Wandung der Segmentalgefäße besteht aus einem dünnen, einschichtigen Bindegewebe (2-6 μm). An der Innen- und Außenseite der Segmentalgefäßwand befinden sich vergleichsweise dicke Basallaminae (etwa 0,10-0,35 μm), die Kollagenfasern enthalten (Abb. 4). Neurosekretorische Axone und deren Terminals sind ebenfalls in der Segmentalgefäßwand zu finden.

Diskussion

a) Funktionelle Aspekte

Durch das Vorhandensein von Ausströmöffnungen und Segmentalgefäßen kann die Zirkulation der Hämolymphe und somit der Transport von Hämocyten, Nährstoffen, Neurohormonen und Exkreten beschleunigt werden. Vor allem bei den vergleichsweise großen Schaben und Gottensanbeterinnen wird so eine bessere Durchmischung der Hämolymphe und ein gezielter Transport in die lateralen Randbereiche der Tiere gewährleistet.

Bei den Ventalzellen handelt es sich um sehr ungewöhnliche Muskelzellen. Da die Myofibrillen in verschiedenen Richtungen angespannt sind, führt deren Kontraktion nicht zu einer einfachen Verkürzung der Zelle, sondern zu einer Verformung, die offenbar ein Öffnen des Ventilkanals zur Folge hat. Möglicherweise führt eine Kontraktion der longitudinalen Muskeln ober- und unterhalb der Ventile zu deren Verschließen. Die elastischen Bindegewebsbänder am distalen Ende der Ventile dürften als Antagonisten zur Ventil-Muskulatur wirken. Die Aktivität der Ventile ist mit den Herzkontraktionen nicht synchronisiert und wird davon unabhängig gesteuert (MILLER 1985).

b) Phylogenetische Aspekte

Viele paurometabole Insekten besitzen paarige Ausströmöffnungen mit Ventilen (Notoptera, Dermaptera, Dictyoptera, Orthoptera, Phasmatodea) die trotz unterschiedlicher Lage und Anzahl als homolog angesehen werden (NUTTING 1951). Die Verhältnisse bei den basalen Hexapoda sind allerdings noch nicht ausreichend untersucht, um eindeutig entscheiden zu können, ob nicht auch dort entsprechende Strukturen vorkommen. Bei Plecoptera und Embioptera wurden unpaare Ausströmöffnungen beschrieben (NUTTING 1951); dies könnte eine Synapomorphie dieser beiden Gruppen sein.

Segmentalgefäße kommen innerhalb der Insekten nur bei den Blattodea und bei manchen Mantodea (Manteinae) vor (NUTTING 1951). Sie müssen daher als ein abgeleitetes Merkmal dieser beiden Gruppen, bzw. als Synapomorphie der Dictyoptera angesehen werden. Nach den neuen Vorstellungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Dictyoptera (DEITZ et al. 2003) muss man annehmen, dass die Segmentalgefäße und Ausströmöffnungen bei den Isoptera vermutlich aufgrund ihrer geringen Körpergröße reduziert wurden.

Bei anderen Arthropoden sind laterale Arterien nicht selten (Chelicerata: RANDALL 1966; Chilopoda: WIRKNER & PASS 2002; Diplopoda: LEIBER 1935; Eumalacostraca: MCMAHON 2001, WILKENS 1999). Ob es sich dabei um homologe Strukturen handelt, lässt sich beim derzeitigen Stand der Untersuchungen jedoch nicht sagen.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie wurden die Morphologie und Histologie des Dorsalgefäßes und der Segmentalgefäße der Amerikanischen Schabe *P. americana* mit Hilfe von Licht- und Elektronenmikroskopie untersucht. Folgende Ergebnisse wurden vorgestellt:

1. Das Herz ist aus zwei Gewebsschichten aufgebaut, dem muskulösen Myocard und der bindegewebigen Adventitia. Das Lumen des Dorsalgefäßes ist mit einer vergleichsweise dicken Basallamina ausgekleidet.
2. Über insgesamt 12 Paar dorsolaterale Einströmstien (3 Paar im Thorax und 9 Paar im Abdomen) gelangt die Hämolymphe ins Dorsalgefäß.
3. Zusätzlich zu diesen Einströmöffnungen besitzt *P. americana* insgesamt 6 Paar Ausströmöffnungen, die mit Segmentalgefäßen assoziiert sind. Durch diese Strukturen wird ein gezielter Transport in die lateralen Randbereiche des Körpers der Tiere gewährleistet.
4. Die Ventile der Ausströmöffnungen bestehen aus einem sehr ungewöhnlichen Typ von Muskelzellen. Diese enthalten nur wenige dünne Bündel von Myofibrillen, die nicht parallel angeordnet, sondern in verschiedenen Richtungen ausgespannt sind. Eine Kontraktion dieser Myofibrillen führt vermutlich über eine Verformung der Zellen zum Öffnen des Ventilkanales; die Bindegewebsbänder am distalen Ende der Ventile dürften als Antagonisten zur Ventilmuskulatur wirken.
5. Die Wand der Segmentalgefäße ist im Vergleich zum Dorsalgefäß sehr dünn und besteht aus einem einschichtigen Bindegewebe, das in die Adventitia des Dorsalgefäßes übergeht.
6. Innerhalb der Insekten besitzen nur die Blattodea und einige Mantodea Segmentalgefäße, sie sind wahrscheinlich eine Synapomorphie der Dictyoptera; paarige Ausströmöffnungen sind häufig bei den Paurometabola zu finden. Unpaare mediane Ausströmöffnungen sind bisher nur bei den Plecoptera und den Embioptera nachgewiesen worden und könnten eine Synapomorphie dieser Gruppen sein.
7. Laterale Arterien kommen bei vielen anderen Arthropoden vor und sind vermutlich ein Grundelement ihres Bauplans. Ob es sich bei den Segmentalgefäßen der Insekten um homologe Strukturen handelt, konnte allerdings nicht eindeutig verifiziert werden.

Literatur

DEITZ L.L., NALEPA C. & K.D. KLASS (2003): Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). — Entomologische Abhandlungen **61** (1): 69-91.

- JONES J.C. (1977): The Circulatory System of Insects. — Thomas, Springfield.
- LEIBER G. (1935): Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gefäßsystems der Diplopoden. — Zoologisches Jahrbuch, Abteilung Anatomie **59**: 333-354.
- MCINDOO N.E. (1939): Segmental blood vessels of the American cockroach (*Periplaneta americana* (L.)). — Journal of Morphology **65**: 323-348.
- MCMAHON B.R. (2001): Control of cardiovascular function and its evolution in Crustacea. — The Journal of Experimental Biology **204**: 923-932.
- MILLER T.A. (1985): Structure and physiology of the circulatory system. — In: Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology Vol. 3. (KERKUT G.A. & L.I. GILBERT, eds), Pergamon Press, Oxford: 290-353.
- NUTTING W.L. (1951): A comparative anatomical study of the heart and accessory structures of the orthopteroid insects. — Journal of Morphology **89**: 501-597.
- RANDALL W.C. (1966): Microanatomy of the heart and associated structures of two scorpions, *Centruroides sculpturatus* EWING and *Uroctonus mordax* THORELL. — Journal of Morphology **119**: 161-180.
- ROMEIS B. (1989): Mikroskopische Technik. — 17. Aufl., Urban & Schwarzenberg, Wien.
- WILKENS J.L. (1999): Evolution of the cardiovascular system in Crustacea. — American Society of Zoologists (Integrative and Comparative Biology) **39**: 199-214.
- WIRKNER C.S. & G. PASS (2002): The circulatory system in Chilopoda: functional morphology and phylogenetic aspects. — Acta Zoologica **83**: 193-202.

Anschrift der Verfasser: Mag. Monika MERL,
ao. Univ.-Prof. Dr. Günther PASS
Department für Evolutionsbiologie
Universität Wien
Althanstrasse 14
A-1090 Wien, Österreich
E-Mail: guenther.pass@univie.ac.at
E-Mail: a9907569@unet.univie.ac.at

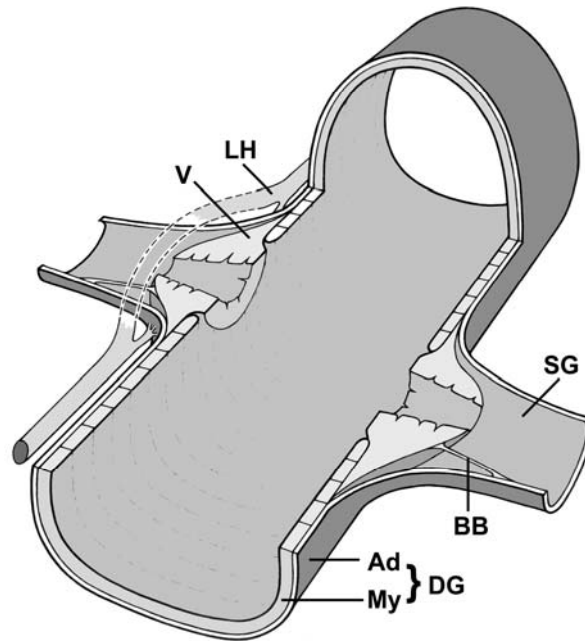


Abb. 1: Schema des Dorsalgefäßes und der Segmentalgefäße von *P. americana*. An der Basis der Segmentalgefäße befinden sich kegelförmige Ventile, durch welche die Ausströmöffnungen verschlossen werden können. Die Ventile sind über Bindegewebsbänder mit der Segmentalgefäßwand verbunden. Der Laterale Herznerve, der u.a. die Ventile und Segmentalgefäßwand innerviert, ist nur auf einer Seite dargestellt. Ad – Adventitia, BB – Bindegewebsband, DG – Dorsalgefäß, LH – Lateraler Herznerve, My – Myocard, SG – Segmentalgefäß, V – Ventil.

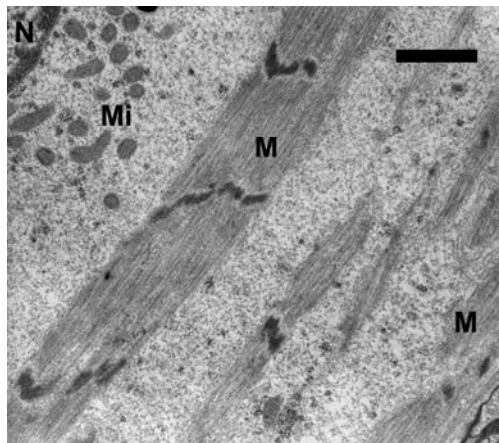


Abb. 2: Die Ventilzellen von *P. americana* sind sehr plasmareich und enthalten nur wenige Myofibrillen und Mitochondrien. Balken = 1 µm. M – Myofibrillen, Mi – Mitochondrien, N – Nucleus.

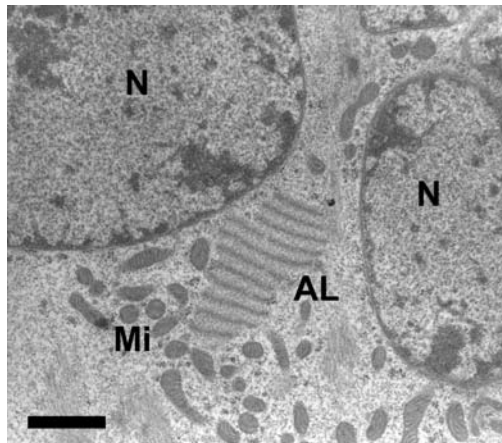


Abb. 3: Annulate Lamellae (AL) befinden sich immer in der Nähe der Zellkerne (N) und weisen auf eine hohe Stoffwechselaktivität der Ventilzellen hin. Balken = 1 μm . AL – Annulate Lamellae, Mi – Mitochondrien, N – Nucleus.

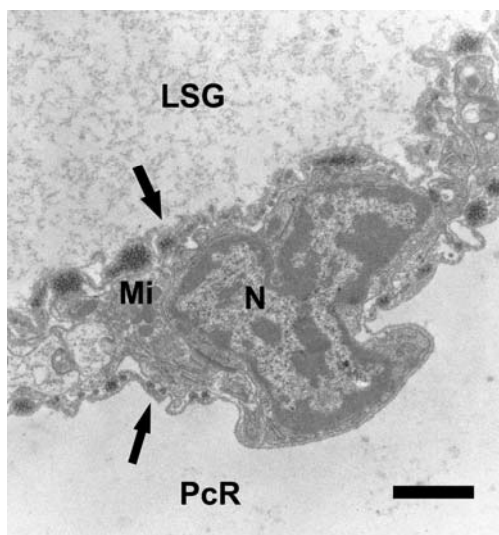


Abb. 4: Die Segmentalgefäßwand besteht aus einem einschichtigen Epithel, das innen und außen von dicken Basallaminae (Pfeile) bedeckt ist. Balken = 1 μm . LSG – Lumen des Segmentalgefäßes, Mi – Mitochondrien, N – Nucleus, PcR – Pericardialraum.