

Warum wir Haut, Muskeln und Nerven haben – Die Evolution der Organsysteme (von LUCA bis Eva Teil 7)

Einleitung

Die Vielfalt der Organsysteme im Tierreich ist beeindruckend – aber sie ist kein Zufallsprodukt. Sie ist das Ergebnis von Millionen Jahren evolutionärer Anpassung, funktioneller Innovation und manchmal reiner Improvisation. In diesem Video werfen wir einen Blick auf den Ursprung zentraler Organsysteme: Wie haben sie sich entwickelt? Welche Strukturen sind homolog – und wo hat die Natur ähnliche Lösungen mehrfach erfunden? Wir reisen zurück zu den frühesten Tieren – und sehen, wie Genetik, Embryologie und Phylogenie zusammen ein Bild ergeben: Wie Tiere innen wurden, was sie außen sind. Los geht's – auf Spurensuche in der Evolution der inneren Architektur des Lebens. Schaut auch in die Beschreibung für weiterführende Literatur und Studien.

Schwämme

Die Tiere, also die Metazoa sind vielzellige Eukaryoten, die verschiedene Zelltypen haben und bei den Eumetazoa sind diese in Geweben, also einer Ansammlung differenzierter Zellen, organisiert. Die Zellen eines Gewebes besitzen ähnliche Funktionen und erfüllen gemeinsam die Aufgaben des Gewebes.¹ Tierische Gewebe lassen sich in vier Haupttypen unterscheiden: Epithelgewebe, Bindegewebe, Muskelgewebe und Nervengewebe. Unterschiedliche Gewebe können sich zu Organen organisieren. Embryonal werden die Organanlagen in den Keimblättern angelegt, von denen alle Eumetazoa zwei besitzen, Ektoderm und Entoderm und die Bilateria mit dem Mesoderm ein zusätzliches, drittes Keimblatt besitzen. Während der Organogenese werden im Embryo die verschiedenen Organe ausgebildet.² Verschiedene Organe können sich in Organsysteme vereinen, die bestimmte Funktionen erfüllen. Beim Menschen unterscheidet man folgende Organsysteme: Nervensystem (mit den Sinnesorganen), Hormonsystem, Herz-Kreislaufsystem,

¹ Die Grundlagen der Vielzelligkeit und die Entstehung der vielzelligen Tiere wird vor allem in Teil 4 der Serie besprochen, siehe Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/vom-einzeller-zum-vielzeller-von-luca-bis-eva-die-komplette-evolution-des-menschen-teil-4/> und als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=fKPTW1uGC9I>

² Die Eumetazoa, Bilateria und Keimblätter werden in Teil 5 der Serie besprochen. Transkript mit Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/die-erfindung-von-links-rechts-die-geburt-der-bilateria-von-luca-bis-eva-teil-5/> Video: <https://www.youtube.com/watch?v=1d1Dvpk9bCc>

Atmungssystem, Verdauungssystem, Urogenitalsystem, Bewegungssystem, Haut und Immunsystem. Eine ähnliche Organisation der Organsysteme lässt sich auch für die Eumetazoa finden.

Innerhalb der Metazoa erfüllen die Schwämme dieses Kriterium nicht und stehen außerhalb der Eumetazoa. Sie sind zwar Vielzeller und ihre Zellen werden durch Kollagen und teilweise mineralisierte Hartteile gestützt, sie weisen aber kein echtes Zellgewebe auf. Ihnen fehlen Nervenzellen und Muskelzellen, wobei diese Funktionen von anderen Zellen übernommen werden kann. Die Zellen der Schwämme sind nur locker angeordnet und bilden daher keine echten Gewebe; ihre extrazelluläre Matrix wird als Mesohyl bezeichnet. Die wichtigsten Zelltypen der Schwämme sind die Pinacocyten, welche die Deckschicht der Schwämme übernehmen, die Choanocyten, die für Nahrungsaufnahme und Verdauung verantwortlich sind und den Choanoflagellaten morphologisch stark ähneln, sowie die Amöbocyten, die mit ihren beweglichen Scheinfüßchen im Körper herumwandern und z. B. die Nährstoffe verteilen, die sie von den Choanocyten erhalten haben. Trotz ihres verhältnismäßig einfachen Körperbaus haben sie mit über 9.000 Arten eine höhere Artenvielfalt als die Säugetiere.³

Integument und Epithelgewebe⁴

Das wohl früheste Organsystem welches sich bei den Eumetazoa entwickelt hat ein Integument, also quasi gesehen eine Haut und zu den frühesten Geweben dürften die Epithelien gehören. Epithelgewebe sind jene Zellschichten, die alle inneren und äußeren Oberflächen bedecken.

Eine Haut erfüllt zwei Funktionen: sie schützen zum einen das Tier in physischer, chemischer und physiologischer Hinsicht von außen. Gleichzeitig müssen sie Substanzen, z. B. Wasser, Atemgase und Nährstoffe, sowie über das Nervensystem Informationen über die Außenwelt hineinlassen. Im Verlauf der Evolution der Tiere kam es also zu immer weiter spezialisierten Tierhäuten, die diese Doppelfunktion erfüllen. Damit aber ein Integument entstehen kann, braucht es Epithelzellen.

³ Bauplan und Vielfalt der Schwämme siehe:

- Campbell, N.A., Reece, J.B. et al: Biology (z.B. 12. Auflage, 2020); Kapitel 33 „Eine Einführung in die wirbellosen Tiere“.
- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. Kapitel 30 „Die Entstehung der Tiere und die Evolution ihrer Körperbaupläne“.
- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag
- Burda, H., Hilken, G., Zrzavy, J. (2008): Systematische Zoologie. UTB Basics, Kapitel 3

⁴ Das Kapitel zum Integument und Epithelgewebe siehe vor allem:

- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag; Kapitel 4.3.2: The Epithelial Boundary
- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press; Kapitel 4: Epidermis

Als vertiefende Literatur zur Evolution des Epithelgewebes folgende gesondert zu erwähnen:

- Cereijido M, Contreras RG, Shoshani L (2004) Cell adhesion, polarity, and epithelia in the dawn of metazoans. *Physiol Rev* 84:1229–1262 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15383651/>
- Guillot C, Lecuit T (2013) Mechanics of epithelial tissue. Homeostasis and morphogenesis. *Science* 340:1185–1189 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23744939/>
- Magie CR, Martindale MQ (2008) Cell-cell adhesion in the Cnidaria: insights into the evolution of tissue morphogenesis. *Biol Bull* 214:218–232 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18574100/>
- Tyler S (2003) Epithelium: the primary building block for metazoan complexity. *Integr Comp Biol* 43:55–63 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21680409/>

Epithelzellen verschließen zusammen mit den sie verbindenden Verbindungsstellen den Innenraum gegenüber der Umgebung, sodass der Durchgang von Substanzen kontrolliert werden kann. Die Zusammensetzung der Flüssigkeiten in den Innenräumen kann reguliert und Konzentrationsgradienten gegenüber der Umgebung geschaffen werden. Daher ist die Bildung von mehr oder weniger dicht verschlossenen äußeren Epithelen, die innere Räume umschließen, ein entscheidender Schritt bei der Entstehung früher Metazoen gewesen. Echte Epithelzellen verfügen zudem über eine Basallamina; darunter versteht man eine aus extrazellulärem Material bestehende, dem Epithel von innen unterliegende dünne Schicht, die es verstift und vom Innenraum des Körpers abtrennt.

Epithelen zeigen jedoch erneut die zuvor erwähnte Doppelfunktion: Neben ihren Eigenschaften als Begrenzungen sind sie entweder über Membranen der Epithelzellen oder über die interzellulären Verbindungen selektiv offen, die Teil einer dynamischen und aktiven Regulation von Transport- und Barrierefunktionen sind.

Von der Vielzelligkeit zu echtem Epithelgewebe⁵

Wie könnte eine Entwicklung von Zellkolonien in Richtung echter Epithelgewebe stattfinden? Ein mögliches Szenario⁶ für aufeinanderfolgende Stadien in der Evolution früher Metazoen-Kolonien beginnt zunächst mit einer Trennung von somatischen Körperzellen und Keimzellen (A). Einige Zellen stehen über Zilien in Kontakt mit dem äußeren Medium, andere sind in eine extrazelluläre Matrix internalisiert. Beim nächsten Schritt (B) ist ein Teil eines mehrzelligen Organismus mit einer unvollständigen Epithelschicht an der Grenze der Zellkolonie zu sehen. Die Zellen in dieser Schicht grenzen aneinander, es fehlen aber Verbindungskomplexe. Diese Organisationsstufe finden wir bei den Schwämmen und den Placozoa. Die allgemeine Organisation der Eumetazoen mit einer äußeren Epithelschicht als Epidermis und einer inneren Verdauungshöhle umgibt, ist der dritte Schritt (C). Beide Epithelschichten umschließen einen Zwischenraum und bilden so ein internalisiertes Kompartiment. Die Schließung des interzellulären Raums könnte einen entscheidenden Punkt bei der Entstehung von echtem Epithel darstellen. Durch die Bildung von Septate oder Tight Junctions können die Räume zwischen den Zellen verschlossen werden und so zur Bildung echter Gewebe führen und zudem eine Barrierefunktion ausüben. Epithelgewebe bilden sich zudem überall, wo eine Abgrenzung erforderlich ist, z. B. auch beim Verdauungssystem. Epithelen trennen also biologische Kompartimente mit

⁵ Siehe auch hier:

- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag; Kapitel 4.3.2: The Epithelial Boundary
- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press; Kapitel 4: Epidermis

⁶ Dieses Szenario wird von Rieger & Weiner (1998) beschrieben. Siehe:

- Rieger RM, Weyrer S (1998) The evolution of the lower Metazoa: evidence from the phenotype. In: Müller WE (ed) Molecular evolution: towards the origin of Metazoa. Springer, Berlin

unterschiedlicher Zusammensetzung voneinander. Von Tight Junctions ist heute bekannt, dass sie je nach ihrer jeweiligen Funktion mehr oder weniger dichte Epithelien bilden und den Transport durch die Epithelien entsprechend den physiologischen Bedürfnissen regulieren können.⁷

Vergleichende Studien zeigen, dass die Struktur von Epithelien, einschließlich der Anordnung der Proteine und anderer Moleküle, die die Epithelfunktion bestimmen, bei allen Eumetazoen bemerkenswert ähnlich ist und eine hochkomplexe und konservierte Form der Zelldifferenzierung widerspiegelt. Ein Vergleich mit den Zellschichten von Schwämmen legt nahe, dass viele der gleichen Determinanten auch bei diesen vorhanden sind, obwohl diese Schichten nach gängigen Kriterien nicht als echte Epithelien gelten. Die frühe Evolution der Metazoen wird im Wesentlichen als die Entwicklung der Fähigkeit der Zellen angesehen, sich zu Epithelien zu organisieren, was Zell-Zell-Kontakte erfordert.

Wahrscheinlich lagen beim Vorfahren der Metazoen alle Zellen an der Oberfläche des Organismus; ein Organisationstyp, welches als Blastea, welches dem Blastula-Stadium ähnelt oder Planula, basierend auf den Planularlarven der Nesseltiere, bezeichnet wird.⁸ Ein viel diskutiertes Modell für einen solchen Vorfahren ist eine kugelförmige Choanoflagellatenkolonie. Weiter wird angenommen, dass eine Differenzierung zwischen ernährenden und nicht ernährenden Zellen als Ausgangspunkt für eine komplexere Struktur stattfand und bestimmte Zelltypen, wie die Keimzellen oder Zellen, die für die Verdauung und Speicherung von Nährstoffen verantwortlich sind, ins Körperinnere gewandert sind und so den Kontakt zum umgebenden Wasser verloren haben. Diese inneren Zellen könnten z. B. durch Einstülpungen oder Abtrennungen aus der äußeren Schicht entstanden sein.

Das Vorhandensein von äußeren und inneren Zellen ist eine Voraussetzung für den Übergang zu echten Geweben.⁹ Infolgedessen haben nicht alle Zellen gleichen Zugang zu Nährstoffen und können daher keine Biomasse in gleicher Geschwindigkeit

⁷ Beziiglich der Tight und Septate Junctions siehe Teil 4 dieser Serie: siehe Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/vom-einzeller-zum-vielzeller-von-luca-bis-eva-die-komplette-evolution-des-menschen-teil-4/> und als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=fKPTW1uGC9I>

⁸ Das Blastea-Modell zur Vielzelligkeit wurde in Teil 5 der Serie angesprochen: Transkript mit Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/die-erfindung-von-links-rechts-die-geburts-der-bilateria-von-luca-bis-eva-teil-5/> Video: <https://www.youtube.com/watch?v=1d1Dvpk9bCc>

Zur weiteren Vertiefung empfehlen sich die Arbeiten von Claus Nielsen:

- Nielsen, C. (1985). "Animal phylogeny in the light of the trochaea theory". *Biological Journal of the Linnean Society*. 25 (3): 243–299. doi:10.1111/j.1095-8312.1985.tb00396
- Nielsen C (1998) Morphological approaches to phylogeny. *Am Zool* 38:942–952
- Nielsen, C (2008). "Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae?". *Evolution and Development*. 10 (2): 241–257. doi:10.1111/j.1525-142X.2008.00231.x
- Nielsen, C. (2012). *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford University Press.
- Nielsen, C. (2012b). How to make a protostome. *Invertebrate Systematics* 26, 25–40.
- Nielsen, C. (2013). Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? *BMC Evolutionary Biology* 13, 171.
- Nielsen C. (2017). Evolution of deuterostomy – and origin of the chordates. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 2017 Feb;92(1):316-325. doi: 10.1111/brv.12229.
- Nielsen, C. (2019). Early animal evolution: a morphologist's view R. Soc. Open Sci.6190638 <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsos.190638>
- Nielsen, C.; Brunet, T.; Arendt, D. (2018). "Evolution of the bilaterian mouth and anus". *Nature Ecology & Evolution*. 2 (9): 1358–1376. doi:10.1038/s41559-018-0641-0

⁹ Siehe hierzu auch:

- Knoll AH, Hewitt D (2011) Phylogenetic, functional, and geological perspectives on complex multicellularity. In: Calcott B, Sterelny K (eds) *The major transitions in evolution revisited*. MIT Press, Cambridge, MA, pp 251–270

ansammeln, es sei denn, es entwickelt sich ein Prozess für den Transfer von Ressourcen von einer Zelle zur anderen. So mussten sich aktive Transferprozesse entwickelt haben, um mehrzellige Organismen mit inneren und äußeren Zellen von den starken Einschränkungen der molekularen Diffusion zu befreien. Außerdem erhalten innere Zellen keine Signale mehr direkt aus der Umgebung, obwohl die Reaktion auf Umweltveränderungen für Wachstum und Fortpflanzung weiterhin entscheidend ist. Komplexe vielzellige Organismen benötigen daher Prozesse, durch die Umweltsignale von Oberflächenzellen empfangen und an innere Zellen weitergeleitet werden können, wo Gene als Reaktion darauf hoch- oder herunterreguliert werden.

Eine besondere Form der Internalisierung von Zellen ist die Ausbildung von Keimzellen, da dies auch bei Gruppen stattfindet, die sonst wenig internalisierte Zelltypen haben. Bei vielen Nesseltieren beispielsweise wandern die Keimzellen in die Mesogloea. Die im Mesohyl liegenden Eizellen von Schwämmen sind sogar von einem speziellen Follikelepithel umgeben, das aus modifizierten Archeozyten aufgebaut ist.¹⁰ So werden die Keimzellen von Umwelteinflüssen entfernt.

Wie schon erwähnt haben Schwämme kein echtes Gewebe und somit keine echten, verschlossenen Epithelgewebe und die Kontakte zwischen ihren Zellen sind weitaus flüchtiger als bei anderen Metazoen. *Trichoplax adhaerens*, dem wohl einzigen Vertreter des Stammes der Placozoa, hat nur vier Zelltypen und keine Organe.¹¹ Sie haben aber zwei Zellschichten, womit sie den Eumetazoa eher ähneln als die Schwämme. Deren Zelllagen haben aber nicht die für Epithelzellen typischen Basallamina. Nesseltiere bestehen aus zwei Epithelien, einer äußeren Epidermis und einer inneren Gastrodermis, die einen gastrovaskulären Hohlraum umschließen. Aufgrund ihrer Morphologie sind Cnidaria jedoch im Grunde Oberflächentiere, deren Gewebeschichten weitgehend der Umgebung ausgesetzt sind, während nur wenige Zellen zwischen den beiden Schichten in der extrazellulären Matrix, der Mesogloea, eingeschlossen sind. Die Zellen beider Schichten stehen in direktem Kontakt mit dem umgebenden Wasser oder der Flüssigkeit des gastrovaskulären Hohlraums. Der direkte Kontakt mit dem umgebenden Wasser und die kurzen Diffusionswege ermöglichen es den Zellen, ihre physiologischen Funktionen wie Osmoregulation und Gasaustausch unabhängig voneinander zu erfüllen. Nesseltiere verfügen jedoch über voll entwickelte interzelluläre Verbindungen und es handelt sich daher um echte Epithelien. Darüber hinaus weist ihre Epidermis weitere grundlegende Merkmale eines Integuments auf. Obwohl weder geschichtet noch verhornt, ist das Epithel häufig dick und zäh und wird von außen durch sekretierte Stoffe geschützt.

¹⁰ Zum Bauplan der Nesseltiere siehe:

- Burda, H., Hilken, G., Zrzavy, J. (2008): Systematische Zoologie. UTB Basics, Kapitel 3
- Campbell, N.A., Reece, J.B. et al: Biology (z.B. 12. Auflage, 2020); Kapitel 33 „Eine Einführung in die wirbellosen Tiere“.
- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 135ff.

¹¹ Zum Bauplan der Placozoa siehe:

- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 117ff.

Vom Epithelgewebe zur echten Haut¹²

Zusammen mit der Bildung echter Epithelgewebe könnten faserige Materialien wie Kollagen an ihrer Außenseite, also in die extrazelluläre Matrix, eine frühe Errungenschaft bei den Vielzellern gewesen sein, da sie dem neu entstandenen mehrzelligen Tier potenziellen Schutz, Unterstützung und Regulierung bieten würden.¹³ Solche einfachen Hämpe finden sich in vielen einfach gebauten Tierstämmen. Sie könnten der Ausgangspunkt für die umfangreichen Variationen der Integumente der Bilateria gewesen sein. Grundsätzlich gibt es zwischen den Chordaten und den wirbellosen Tierstämmen der Bilateria einen wichtigen Unterschied in der Organisation des Integuments. Das Integument wirbelloser Tiere besteht praktisch immer aus einer einzigen Schicht. Wahrscheinlich stellt dies den Urzustand bei den Eumetazoa dar und findet sich in seiner Einfachheit bei einigen Gruppen wie den Rippenquallen. Bei anderen Wirbellosen ist die faserige Matrix mit Kollagen, Chitin oder sogar Kalziumkarbonat verstärkt, so z. B. bei den Arthropoda.

Unabhängig davon, wie die evolutionäre Abfolge war, gab es auf jeden Fall einige Tendenzen zur Bildung von Umweltbarrieren, die wirksamer waren. Diese können sich hervorheben und auch Unterstützung und Stabilität gegenüber der Schwerkraft und anderen mechanischen Einflüssen aus der Umwelt bieten. Dazu gehört die Cuticula der Arthropoden, die aus α-Chitin und Proteinen besteht. Sie scheint die wichtigste Innovation dieser Gruppe im Laufe ihrer Evolution zu sein. In ihrem primitiven Zustand ist sie eine dünne (nur wenige Mikrometer), relativ weiche, geschlossene Schicht, wie sie beispielsweise bei Onychophoren zu finden ist. Bis zu den Euarthropoden entwickelte sich die Cuticula zu einem Skelett aus zahlreichen Schichten mit harten, dicken Skleriten und dazwischen flexibleren Segmenten, die das Tier wie eine Ritterrüstung bedeckten. Durch ihr geringes spezifisches Gewicht besaß sie eine hohe Stabilität und Widerstandsfähigkeit gegenüber chemischen und mechanischen Einflüssen. Sie ist auch das entscheidende Element bei der Emanzipation aus dem Wasser innerhalb dieser Gruppe. Während die sklerotisierten Proteine vor allem für mechanische Stabilität sorgten, verringerten die Lipide die Durchlässigkeit für Wasser. Vor allem die Wachsschicht reduzierte die Verdunstung, sodass einige Arthropoden trockene Lebensräume erreichen konnten. Bei Krebstieren, einigen Tausendfüßlern und Onychophoren fehlt die Wachsschicht. Daher sind sie auf Biotope mit hoher Luftfeuchtigkeit angewiesen. Die Chitinkutikula könnte jedoch auch Einschränkungen

¹² Siehe:

- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag; Kapitel 5.3: Skins
- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press; Kapitel 4: Epidermis

Für eine vertiefte Literatur siehe z. B.:

- Jane SM, Ting SB, Cunningham JM (2005) Epidermal impermeable barriers in mouse and fly. Curr Opin Genet Dev 15(4):447–453 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15950458/>

¹³ Zum Kollagen und der ECM siehe Teil Vier der Serie: Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/vom-einzeller-zum-vielzeller-von-luca-bis-eva-die-komplette-evolution-des-menschen-teil-4/> und als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=fKPTW1uGC9I>

mit sich gebracht haben, da sie für größere Körper nicht geeignet ist. Mit zunehmender Masse wird sie zu schwer und zu steif.¹⁴

Steife Schalen bei Mollusken wie bei Muscheln führen zu einer hohen mechanischen Festigkeit (z. B. *Mytilus*, die Miesmuschel, in der Brandung), schränken aber gleichzeitig die Bewegungsmöglichkeiten ein. Das andere Extrem innerhalb der Mollusken sind die Kopffüßer, von denen die Tintenfische die Schale vollständig reduziert haben und höchstens einen inneren Knochen oder eine Schale besitzen, die zur Auftriebsregulierung dient.¹⁵

Bei der Haut der Wirbeltiere entwickelte sich ein völlig anderes Prinzip.¹⁶ Anstatt eine starre Ritterrüstung zu bilden, hat das Integument das Potenzial, eine effektive Trennung von der Umgebung mit hoher Flexibilität und Elastizität zu verbinden. Die entscheidende Innovation bestand darin, dass anstelle eines einlagigen Epithels mit verschiedenen äußeren Ablagerungen die Epidermis mehrlagig wurde und auf der Dermis aufsaß. Diese aus zwei Hauptschichten bestehende Haut ist durch subkutane Gewebe flexibel an den darunter liegenden Strukturen befestigt.

Da wir aber in unserem Stammbaum die Wirbeltiere noch nicht besprochen haben, werden wir weitere Details der Wirbeltierhaut, insbesondere der Säugetiere, an anderer Stelle behandeln.

Nervensystem

Die Bildung eines Integuments und innerer Epithelgewebe macht es aber erforderlich, dass ein vielzelliger Organismus die verschiedenen Zelltypen steuern und regulieren muss. Wie bereits dargelegt, ist die relative Geschlossenheit des extrazellulären Raums die Voraussetzung für die Nutzung von Signalsystemen, sei es über extrazelluläre Moleküle oder über neuronale Bahnen. Das System reagiert dann als Ganzes auf Umweltfaktoren und gewinnt eine aktive Komponente gegenüber der Umwelt.

Das Organsystem, welches sich hierfür entwickeln musste ist das Nervensystem bzw. hierfür als Gewebetyp das Nervengewebe.

Betrachten wir zunächst wie das Nervensystem eigentlich funktioniert. Das Nervensystem der Tiere besteht aus Nervenzellen, den Neuronen.¹⁷ Zusätzlich gibt es bei Wirbeltieren noch die Gliazellen. Sie sorgen für die Ernährung von Neuronen,

¹⁴ Zum Aufbau der Haut bei Insekten siehe:

- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 438ff.

¹⁵ Zum Aufbau der Schale bei Mollusken siehe:

- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 305 ff.

¹⁶ Zum Aufbau der Haut bei Wirbeltieren siehe:

- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Spektrum Verlag, S. 15ff.

¹⁷ Zum Aufbau des Nervensystems siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, Kapitel 44.1.: „Das Nervensystem besteht aus Neuronen und Gliazellen“

bilden isolierende Markscheiden, bilden die Blut-Hirn-Schranke, nehmen Botenstoffe wieder auf und erfüllen wichtige Funktionen im Immunsystem. Die Gliazellen werden wir hier vorerst ignorieren und deren Bedeutung vor allem im Zusammenhang mit der Wirbeltierevolution behandeln.

Am Zellkörper der Nervenzellen finden sich die Dendriten, die Informationen von anderen Neuronen oder von Sinneszellen an den Zellkörper weitergeben.

Bei den meisten Neuronen ist ein Fortsatz deutlich länger als die anderen: das Axon, die die Informationen vom Zellkörper weg zu den Zielzellen weiterleiten. Nahe der Zielzelle(n) kann sich das Axon in mehrere bis viele Äste aufteilen. Deren Enden sind zu synaptischen Endknöpfchen aufgetrieben, auch synaptische Endigungen genannt. Zwischen den Dendriten der nachfolgenden Zelle und dem Axon der vorherigen Zelle findet sich der synaptische Spalt, bei dem die Informationen von Zelle zu Zelle übertragen werden. Wie funktioniert das? Für und sind zwei Begriffe entscheidend: Aktionspotential und synaptische Übertragung.

Aktionspotential¹⁸

Eine wichtige Grundvoraussetzung für die Entstehung von Aktionspotentialen ist, dass es Zellmembranen gibt und es einen Konzentrationsunterschied bestimmter Ionen zwischen dem Zellinneren und Zelläußerem gibt. Das Zellplasma ist reich an Kalium, aber arm an Natrium und sehr arm an Calcium. Aufrechterhalten wird dieser Konzentrationsunterschied durch verschiedene Ionenpumpen, also Membranproteine, die sich in der Zellmembran befinden. Diese Protonenpumpen sind für verschiedene Ionen unterschiedlich durchlässig. Bei Nervenzellen im Ruhezustand ist die Membran für Kalium durchlässig und die Kalium-Konzentration ist im Zellinneren deutlich höher als außen. Kalium diffundiert seinem Konzentrationsgradienten folgend durch die Plasmamembran aus der Zelle heraus. Dabei lässt jedes abgewanderte Kalium eine negative elektrische Ladung in der Zelle zurück, was einen elektrischen Gradienten erzeugt. Dieser versucht, Kalium-Ionen in der Zelle zu halten. Ein Gleichgewicht ist erreicht, sobald beide Effekte sich kompensieren. Das Ergebnis ist eine elektrische Potenzialdifferenz – ein Membranpotenzial – über der Plasmamembran, wobei die Innenseite der Zelle gegenüber der Außenseite negativ geladen ist. Das ist etwas, was praktisch in jeder Zelle geschieht, bei Nervenzellen wird dieses Membranpotential Ruhepotential genannt.

¹⁸ Zu den Grundlagen des Aktionspotentials siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, Kapitel 44.2.: „Neuronen erzeugen elektrische Signale und leiten sie weiter“

Aber Einflüsse von außen können dieses Membranpotential aus dem Gleichgewicht bringen und Aktionspotentiale auslösen. Ein Aktionspotenzial ist eine plötzlich auftretende, vorübergehende und starke Veränderung des Membranpotenzials.

Verantwortlich für das Aktionspotenzial sind das Öffnen und das Schließen spannungsgesteuerter Natrium- und Kaliumkanäle in der Axonmembran. Spannungsgesteuerte Ionenkanäle öffnen oder schließen sich als Reaktion auf eine Spannungsänderung über der Plasmamembran.

Beim Ruhepotential sind nur die Kaliumkanäle geöffnet. Eine Änderung des Membranpotentials führt zur Öffnung spannungsgesteuerter Natriumkanäle und zum Einstrom von Natrium in die Zelle; man spricht von Depolarisation. Wird eine Nervenzelle stark genug erregt öffnen sich im Axonhügel die Natriumkanäle und Natrium strömt in das Axon ein und depolarisiert die Membran noch stärker – ein positiver Feedback-Mechanismus, das Membranpotenzial wird positiv – ein Aktionspotenzial. Schließen sich die Natriumkanäle und öffnen sich die Kaliumkanäle wird das Ruhepotential wiederhergestellt.

Es gäbe natürlich über den Ablauf der Aktionspotentiale noch so viel mehr zu sagen, doch für unser Verständnis sollte das genügen. Doch wie konnten solche Aktionspotentiale evolutionär entstehen?¹⁹

Beginnen wir hier mit dieser Frage: warum ist die Konzentration des Zellplasmas (reich an Kalium, arm an Natrium und Calcium) entgegengesetzt zur Konzentration des Meerwassers (arm an Kalium, reich an Natrium und Calcium)? Die frühen Zellen der hydrothermalen Schlote waren semipermeabel, also durchlässig für alle Ionen, sodass das Zellinnere die gleiche Ionenkonzentration wie das Meerwasser hatte. Jedoch hat solch eine durchlässige Membran den Nachteil, dass die Zellen in den Gesteinsporen der Hydrothermalquellen gefangen blieben. Eine undurchlässige Membran, durch die Ionen nicht passieren können, hingegen hätte für die Stoffwechselfunktionen der Urzelle keine Bedeutung gehabt, da dieses, wie alle Stoffwechselleistungen, auf Ionenpumpen, insbesondere das Pumpen von Protonen, basiert. Durch die Entwicklung von Membranproteinen in der Zellmembran, die gegen Konzentrationsgradienten Ionen aus und in das Innere der Zelle befördern konnten, konnten komplett Zellmembranen entstehen. die Details dazu habe ich in anderen Episoden näher beschrieben. Die Entstehung einer Membran kann Membranpotentiale erklären, aber warum war es für frühe Zellen wichtig, den Natrium und Calciumspiegel im Zellplasma gering zu halten? Tatsächlich ist ein hoher Calciumgehalt in der Zelle tödlich, weil der Stoffwechsel einer Zelle stark auf Phosphat

¹⁹ Hier werden einige Arbeiten zusammengefasst, die sich mit der Entstehung der Aktionspotentiale und der Entstehung der Natrium- und Calcium-Kanäle befassen:

- Brunet T, Arendt D. (2016). From damage response to action potentials: early evolution of neural and contractile modules in stem eukaryotes. Phil. Trans. R. Soc. B371:20150043 <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0043>
- Moran Y, Barzilai MG, Liebeskind BJ, Zakon HH. 2015 Evolution of voltage-gated ion channels at the emergence of Metazoa. J. Exp. Biol. 218, 515–525. (doi:10.1242/jeb.110270)
- Verret F, Wheeler G, Taylor AR, Farnham G, Brownlee C. 2010 Calcium channels in photosynthetic eukaryotes: implications for evolution of calcium-based signalling. New Phytol. 187, 23–43. (doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03271.x)

basiert (Man denke nur an die allgemeine Energiewährung der Lebewesen, das phosphathaltige ATP!). Reagiert Calcium mit Phosphat bilden sich jedoch unlösliche Niederschläge in der Zelle. Ist einmal ein bestimmter Evolutionsweg beschritten, hier vor allem so etwas grundlegendes wie die Bereitstellung von Energie in Form von Phosphatverbindungen, gibt es keinen Weg zurück: Die Zellen mussten entsprechende Anpassungen entwickeln, bei der der Calcium- und Natriumgehalt im Zellplasma aufrechterhalten wird. Am bekanntesten hierfür sind Natrium- und Calcium-Pumpen, die sich in allen Zellen befinden. Eine weitere Anpassung ist die Konzentration von Calcium in speziellen Speicherräumen, ob im endoplasmatischen Reticulum oder in der Bildung mineralisierter Hartteile, wie Knochen, Schalen und dergleichen. Dennoch sind die „Zellgifte“ Natrium und Calcium ironischerweise für die Funktion von Nervenzellen unerlässlich. Insbesondere der Einstrom von Calcium ist für einen weiteren Prozess besonders wichtig: als Aktivierung der Muskelkontraktion, die wir später in diesem Video noch behandeln werden. Aber schon mal vorweg: trifft ein Nervenimpuls einen Muskel bewirkt dies die Ausschüttung von Calcium, welches an das Aktin-Myosin-Gerüst bindet. Calcium spielt auch eine Rolle bei der Exozytose, also dem Membrantransport aus der Zelle – entscheidend für die synaptische Übertragung.

Calcium hat die Eigenschaft besonders hohe elektrochemische Gradienten an Membranen zu erzeugen – ein Vorteil für eine effiziente Muskelkontraktion. Gleichzeitig kann es aber den größten Schaden für Zellmembranen haben und diese verletzen. Es ist daher nicht überraschend, dass Membranschädigungen in der Zelle sehr schnell repariert werden und daran eine Reihe calcium-assozierter Proteine beteiligt sind. Solche eine Heilung ist für eine Zelle überlebenswichtig und findet sich im gesamten Stammbaum der Eukaryoten wieder und dürfte daher mindesten bei ihrem gemeinsamen Vorfahren vorhanden sein.

Damit Calcium für Zelfunktionen nutzbar gemacht werden kann, muss dieser kontrolliert werden. Hier spielen die entsprechenden Calcium-Kanäle eine wichtige Rolle. Auch andere Ionenkanäle sind für Calcium durchlässig, wie jene der TRP-Familie oder Piezokanäle, die bei vielen Eukaryoten vorhanden sind und vor allem bei Tieren Teil der Mechanorezeptoren, also Sinneszellen sind, die auf Druckveränderungen reagieren. Wichtige Enzyme der Calcium-gesteuerten Signalübertragung in Muskelzellen, wie Rho-GTPasen, sind auch an der Membranreparatur beteiligt. Eine frühe Funktion dieser Calciumkanäle könnte also darin bestanden haben, Komponenten des Reparaturweges in den Membranen zu voraktivieren. Diese Komponenten konnten dann für Mechanosensitivität, Aufrechterhaltung der Zellform und Kontraktion genutzt werden.

Spannungsgesteuerte Ionenkanäle, die für Natrium- oder Calcium-Ionen durchlässig sind entstanden durch Modifikation des ursprünglichen Bestands von Kaliumkanälen, von denen im Reich des Lebendigen verschiedene Untergruppen bestehen. Dies zeigt sich vor allem am Aufbau bestimmten Proteindomänen im zentralen Porenbereich, die sich auch bei den für Aktionspotentialen wichtigen Kanälen wiederfindet. Aufgabe der Kaliumkanäle ist die Aufrechterhaltung des Ruhepotentials und aus einigen von ihnen

konnten spannungsgesteuerte Ionenkanäle entstehen, die für Calcium oder Natrium durchlässig sind, so die Ionenkanäle der TRP-Familie und die eigentlichen Natrium- und Calciumkanäle.

Aber damit nicht genug: Aktionspotential kommen nicht nur bei Tieren mit Nervengewebe vor, sondern auch bei anderen Eukaryoten, die definitiv kein Nervensystem haben. Untersucht ist dies z. B. bei der Grünalge *Chlamydomonas* – und die ist definitiv weit entfernt davon ein Tier zu sein.²⁰ Aber bei diesen Einzellern kommen Aktionspotentiale nur in den Flagellen oder Cilien vor. Dort ermöglichen Aktionspotentiale die schnelle Bewegung. Interessanterweise breiten sich die Aktionspotentiale aber nicht auf den restlichen Zellkörper aus. Diese Eigenschaft entstand erst bei den Eumetazoa, also allen Tieren außer den Schwämmen. Eine Möglichkeit der Ausbreitung der Aktionspotentiale auf den Zellkörper ist, dass sich das Aktionspotential in frühen Myoepithelzellen, also Epithelzellen, die zur Kontraktion fähig sind, regenerativ entlang der gesamten Zelle ausbreitete. Solche zellweiten Aktionspotentiale finden sich auch heute noch bei einigen Mechanorezeptoren bei Spinnen, wo Aktionspotenziale in einem sensorischen Dendriten entstehen und sich zum Soma und zum Axon ausbreiten.

Da bei vielen Tieren Aktionspotentiale sich in Nerven- wie auch Muskelzellen nachweisen lassen, kann man davon ausgehen, dass beide Zelltypen durch Arbeitsteilung aus mechanosensorischen kontraktilem Zellen entstanden sind.

Einmal entstanden spezialisierten sich die Natriumkanäle für die Ausbreitung der Aktionspotentiale, während die Calciumkanäle sich vor allem auf die Reaktion spezialisierten: Muskelkontraktionen und synaptische Übertragungen: denn auch in den Synapsen finden sich viele Calciumkanäle.

Synaptische Übertragung²¹

Neuronen kommunizieren miteinander und mit anderen Zelltypen an speziellen Kontaktstellen, den Synapsen. Im Wesentlichen gibt es drei Synapsentypen: elektrische, chemische und elektrochemische Synapsen. Wie funktioniert diese synaptische Übertragung?

²⁰ Siehe hierzu:

- Arias-Darraz L, Cabezas D, Colenso CK, Alegría-Arcos M, Bravo-Moraga F, Varas-Concha I, Almonacid DE, Madrid R, Brauchi S. 2015 A transient receptor potential ion channel in *Chlamydomonas* shares key features with sensory transduction-associated TRP channels in mammals. *Plant Cell* 27, 177–188.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25595824/>
- Fujii K, Nakayama Y, Yanagisawa A, Sokabe M, Yoshimura K. 2009 *Chlamydomonas* CAV2 encodes a voltage-dependent calcium channel required for the flagellar waveform conversion. *Curr. Biol.* 19, 133–139.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19167228/>
- Fujii K, Nakayama Y, Iida H, Sokabe M, Yoshimura K. 2011 Mechanoreception in motile flagella of *Chlamydomonas*. *Nat. Cell Biol.* 13, 630–632. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21478860/>

²¹ Zu den Grundlagen der synaptischen Übertragung siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, Kapitel 44.3.: „Neuronen kommunizieren über Synapsen mit anderen Zellen“

Aktionspotentiale aktivieren am präsynaptischen Ende der Nervenzelle Calcium-Kanäle, wodurch Calciumionen in der Nähe der synaptischen Vesikel einströmen. Der Anstieg der Calcium-Konzentration führt dazu, dass die dort vorhandenen, mit Neurotransmitter beladenen Vesikel mit der präsynaptischen Membran verschmelzen und ihren Inhalt in den synaptischen Spalt entleeren. Die Neurotransmitter diffundieren durch den synaptischen Spalt und binden an Rezeptoren der postsynaptischen Membran. Dies kann, bei genügend Neurotransmitter ein Aktionspotential auslösen und der Reiz wird weitergeleitet.

Welche Neurotransmitter genutzt werden hängt von den Neuronen ab. Grundsätzlich nutzt eine Nervenzelle nur einen bestimmten Neurotransmitter. Z. B. nutzen jene Neuronen, die den Reiz an Muskelzellen weiterleiten Acetylcholin.

Elektrische Synapsen verfügen über leifähige Gap Junctions, die durch zytoplasmatische Brücken mit geringem Widerstand zwischen Neuronen gebildet werden und neben einer schnellen elektrischen Integration auch den Austausch von Ionen und Botenstoffen ermöglichen. Sie ermöglichen eine schnelle und synchrone Ausbreitung von Aktionspotentialen. Elektrische Synapsen finden sich vor allem in der Netzhaut oder Herzmuskeln, aber auch in Nervenzellen. Von chemischen Synapsen unterscheiden sie sich darin, dass die Erregungsleitung in beide Richtungen laufen kann. In Gap Junctions finden sich u. a. die Proteinfamilie der Connexine. Von über 20 Connexingenen bei Säugetieren werden fünf besonders stark im Nervensystem exprimiert.²²

Phylogenetische Studien zeigen, dass chemische Synapsen aus elektrischen hervorgegangen sind. Beispielsweise sind Gap Junctions auch zu chemischer Übertragung fähig und können so elektrochemische Synapsen als Zwischenstufe bilden. Axone regenerierender Nervenzellen bilden zudem nach einer Verletzung vorübergehend Gap-Junction-Verbindungen, bevor sie chemische Synapsen bilden.²³

Chemische Synapsen sind aber auch zur Exozytose fähig und hier spielt ein Zellorganell eine wichtigere Rolle als die Gap Junctions: das endoplasmatische Reticulum.²⁴

Es handelt sich hierbei um ein internes Membransystem eukaryotischer Zellen, welches bei durchschnittlichen Zellen mehr als die Hälfte der Zellmembran und ein Drittel des Zellplasmavolumens ausmacht. Dieser intrazelluläre Membranraum ist jedoch bei sekretorischen Zellen und auch in Neuronen größer. Das endoplasmatische Retikulum erfüllt mehrere wichtige Aufgaben, so die Signalübertragung innerhalb der Zelle, der Synthese von Proteinen und Lipiden, die Speicherung von Calcium, sowie der Ausbildung der Zellkernmembran. Über 38.000 verschiedene Lipide sind bei

²² Zu den Gap Junctions und Connexinen siehe Teil 4 der Serie: Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/vom-einzeller-zum-vielzeller-von-luca-bis-eva-die-komplette-evolution-des-menschen-teil-4/> und als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=fKPTW1uGC9I>

²³ Ovsepian SV, O'Leary VB, Vesselkin NP. (2020). Evolutionary origins of chemical synapses. Vitam Horm. 114:1-21. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32723540/>

²⁴ Moroz LL, Romanova DY. (2021). Selective Advantages of Synapses in Evolution. Front Cell Dev Biol. 9:726563. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8417881/>

Eukaryoten identifiziert worden und ein Großteil dieser Lipidvielfalt findet sich im Nervensystem.

Verschiedene Neurotransmitter sind unterschiedlich gut fettlöslich. So sind Melatonin, Serotonin, Adrenalin und Dopamin fettlöslicher als Glutamat oder der Botenstoff GABA. Das hat Konsequenzen für die Architektur von synaptischen Rezeptoren. Bei Rezeptoren für fettlösliche Transmitter sind die Bindungsstellen z. B. stärker in der Membran verborgen, bei anderen liegen sie im extrazellulären Raum. Diese physikalischen Eigenschaften von Signalmolekülen könnten dazu beitragen, dass Lipide eine zunehmend größere Bedeutung für die Vielfalt synaptischer Übertragungen erleichtern.

Weiterhin ist das Endoplasmatische Reticulum der wichtigste Calciumspeicher der Zelle und ein kontinuierliches, weit ausgedehntes Netzwerk dieses inneren Membransystems wird als „intrazelluläre Autobahn“ für den Calciumtransport angesehen. Das ist insbesondere bei Muskelzellen und Nervenzellen sehr wichtig. Dieser Calciumspeicher ist ideal für die Freisetzung aller Klassen von Transmittern und so für die Evolution der Synapsen.

Neurotransmitter

Es gibt umfangreiche Belege dafür, dass wichtige prä- und postsynaptische Proteine in einzelligen Eukaryoten oder in Tieren ohne Neuronen und Synapsen vorkommen

Bei mehreren nicht-metazoischen Phyla, darunter Choanoflagellaten und Filasterea wurden Homologe von synaptischen Proteinen der Eumetazoa gefunden, darunter sekretorische SNAREs, Shank und Homer. In Choanoflagellaten werden diese Proteine während der Kolonialphasen hochreguliert, was auf die Bedeutung dieser protosynaptischen Proteine für die Zell-Zell-Kommunikation hindeutet.²⁵ Im Jahr 2022 wurde festgestellt, dass zwei Proteine, SMIM20 und NUCB2, die Vorfürher der Neuropeptide Phoenixin und Nesfatin-1 sind, und weit älter sind als die Metazoa.²⁶

SNARE-Proteine sind wichtige Kernbestandteile des Sekretionsapparates, der die Exozytose der Synapsen antreibt. Fast identische SNARES finden sich in Pilzen und anderen Eukaryoten. In ähnlicher Weise wurde eine bemerkenswerte Homologie zwischen der Vesikel-assoziierten Membranprotein (VAMP)-Familie von Wirbeltieren und SNC1 von Hefen festgestellt, die ebenfalls an der Exozytose beteiligt sind, was darauf hindeutet, dass diese Schlüsselakteure der Exozytose sehr früh entstanden sind.²⁷

²⁵ Burkhardt P, Sprecher SG (2017). "Evolutionary origin of synapses and neurons - Bridging the gap". BioEssays. 39 (10) 1700024. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28863228/>

²⁶ Yañez-Guerra LA, Thiel D, Jékely G (2022). "Premetazoan Origin of Neuropeptide Signaling". Molecular Biology and Evolution. 39 (4) msac051. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9004410/>

²⁷ Ovsepian SV, O'Leary VB, Vesselkin NP. (2020). Evolutionary origins of chemical synapses. Vitam Horm. 114:1-21. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32723540/>

Erstaunlicherweise konnten 27 verschiedene Familien von Neuropeptiden bis zum Nervensystem der Urbilateralen zurückverfolgt werden. Diese regulieren verschiedene Aspekte der Physiologie, darunter Sexualverhalten und Fortpflanzung (GnRH, Achatin, Oxytocin und GnIH/SIFamid), Ausscheidung (CRF/Diuretikum, Calcitonin und Vasopressin), Darm- und Herzaktivität (Achatin, Luqin und Orcokinin), Schmerzempfindung (Opioid) und Nahrungsaufnahme (NPY, Kinine, Neuromedin-U, Galanin/Allatostatin-A und Orexin/Allatotropin).²⁸ Sie können gleichzeitig mit der Entstehung eines komplexen bilateralen Körperbaus entstanden sein, der über einen durchgängigen Darm mit neuartigen Steuerungsmechanismen für Nahrungsaufnahme und Verdauung, Ausscheidungs- und Kreislaufsysteme, ein zentralisiertes Nervensystem, komplexes Fortpflanzungsverhalten und Lernfähigkeit verfügt.²⁹

Zusätzliche molekulare Fingerabdrücke ermöglichen es uns, weitere strukturelle und funktionelle Unterteilungen innerhalb des urbilateralen Gehirns abzuleiten, die auf einem gemeinsamen Satz von Neurotransmittermolekülen basieren. Diese stehen in Verbindung mit der Steuerung der Bewegung und Motoneuronen. Motoneuronen von Fliegen basieren auf denselben regulatorischen Genen (hb9 und Nkx6) wie Wirbeltiere und Anneliden. Arthropoden und Wirbeltiere verfügen über Neuronen, die auf Dopamin reagieren und sensorische Informationen in koordinierte motorische Ausgaben integrieren. Bei Tieren sind mehr als 100 Neurotransmitter bekannt, von denen viele bis zu unseren urbilateralen Vorfahren zurückverfolgt werden können. Dazu zählen neben Dopaminen auch Acetylcholin, Serotonin, Neurokinine und weitere.³⁰

Organisation von Nervensystemen

Die Vorbedingungen für ein Nervensystem waren aber schon weit vor den ersten Tieren angelegt.³¹

Bakterien nehmen z. B. bestimmte Faktoren in ihrer Umgebung wahr, die für sie relevant sind. Sie nutzen Membranrezeptoren, um Konzentrationsunterschiede von Nährstoffpartikeln oder Giftstoffen zu erkennen. Sie können diese Informationen bis zu einem gewissen Grad integrieren und „entscheiden“, ob sie weiter in die gleiche Richtung schwimmen oder umkehren. Die aufeinanderfolgenden Konzentrationen müssen kurz gespeichert und miteinander verglichen werden, um einen Gradienten zu erkennen. Solche Prozesse wurden bei *Escherichia coli* gründlich untersucht.

²⁸ Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 6 „Nervous System“, ab S. 112 „The evolution of neurotransmitters“

²⁹ Jékely, G. (2013). Global view of the evolution and diversity of metazoan neuropeptide signaling. PNAS 110, #21, 8702–8707. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23637342/>

³⁰ Held, LI (2017): Deep Homology? Uncanny Similarities of Humans and Flies Uncovered by Evo-Devo. Cambridge University Press, Kapitel 2 „Nervous System“

³¹ Folgende Literaturquellen dienen als „roter Faden“

- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 6: „Nervous System“
- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag, Kapitel 8: „Nervous Systems and the Flexibility of Movements“

Bakterien nehmen ihre Umgebung über Rezeptoren wahr, die als Proteinmoleküle in die Zellwand eingebettet sind. Die Rezeptoren binden sich an bestimmte Chemikalien außerhalb der Zelle und kommunizieren mit anderen chemischen Prozessen innerhalb der Zelle, die z. B. direkt den Flagellenschlag beeinflussen können. Ein solcher direkter Einfluss auf das Schlagmuster von Flagellen findet sich auch in eukaryotischen Einzellern, wie beispielsweise in *Chlamydomonas*. Bei *Paramecium* löst der mechanische Reiz beim Aufprall auf ein Hindernis einen Ca^{2+} -Einstrom an der Membran aus, der zu einer Umkehrung der Schläge der Zilien führt.

Bei Einzellern finden sich hauptsächlich Ca^{2+} - und K^+ -Kanäle, die Veränderungen des Membranpotentials vermitteln, während Na^+ -Kanäle in Metazoen zu finden sind – erstmals bei Nesseltieren. Vergleichbar mit Einzelzellen haben Neuronen von Metazoen Rezeptoren auf ihrer Oberfläche. Hier werden eingehende Signale jedoch nicht in eine direkte Bewegungsänderung, sondern in Aktionspotenziale umgewandelt. Die Aktionspotenziale beeinflussen andere Neuronen, über die erst indirekt eine Reaktion (z. B. von kontraktilem Organen) ausgelöst wird. Damit ist eine zusätzliche Integrationsstufe vorhanden: Zunächst integriert das empfindungsfähige Neuron eingehende Reize und aktiviert Aktionspotenziale oder nicht. Kommt es zu einer Erregung, werden die Signale in einem oder mehreren nachgeschalteten Neuronen verarbeitet, und je nach Ergebnis wird eine Reaktion ausgelöst oder nicht. Selbst Einzeller verhalten sich nicht wie Billardkugeln, die bei einem Stoß nur nach den physikalischen Prinzipien von Ursache und Wirkung bewegen, sondern sie berechnen die eingehenden Signale. Die Vorteile eines Nährstoffs können beispielsweise gegen eine Konzentration von Giftstoffen abgewogen werden. Mit der Entstehung von Nervensystemen wird die Fähigkeit zu dieser indirekten und selbstbestimmten Reaktion jedoch erheblich erweitert. Es kommt zu einer zunehmenden Entkopplung oder Loslösung von Signalen und Reaktionen, sodass die Signale in neuronalen Zwischenschritten verarbeitet werden, bevor eine Reaktion folgt.

Schwämme haben keine Zellen, die durch synaptische Verbindungen miteinander verbunden sind, d. h. sie haben keine Neuronen und somit auch kein Nervensystem. Sie verfügen jedoch über Homologe vieler Gene, die eine wichtige Rolle bei der synaptischen Funktion spielen. Jüngste Studien haben gezeigt, dass Schwammzellen eine Gruppe von Proteinen exprimieren, die sich zu einer Struktur zusammenlagern, die einer postsynaptischen dichten Membranregion (PSD).³² Die Funktion dieser Struktur ist jedoch derzeit noch unklar. Obwohl Schwammzellen keine synaptische Übertragung zeigen, kommunizieren sie über Kalziumwellen und andere Impulse miteinander, die einige einfache Aktionen wie die Kontraktion des gesamten Körpers vermitteln.³³ Eine weitere Möglichkeit der Kommunikation zwischen Schwammzellen und benachbarten Zellen ist der vesikuläre Transport über Bereiche der

³² Sakarya O, Armstrong KA, Adamska M, Adamski M, Wang IF, Tidor B, et al. (2007). Vosshall L (ed.). "A post-synaptic scaffold at the origin of the animal kingdom". PLOS ONE. 2 (6) e506 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000506>

³³ Jacobs DK, Nakanishi N, Yuan D, Camara A, Nichols SA, Hartenstein V (2007). "Evolution of sensory structures in basal metazoa". Integrative and Comparative Biology. 47 (5): 712–723. <https://doi.org/10.1093/icb/icm094>

Zellmembranen. Diese Vesikel transportieren Ionen und andere Signalmoleküle, haben jedoch keine echte synaptische Funktion.³⁴

Quallen und Rippenquallen verfügen über diffuse Nervennetze anstelle eines zentralen Nervensystems. Bei den meisten Quallen ist das Nervennetz mehr oder weniger gleichmäßig über den Körper verteilt, bei Rippenquallen konzentriert es sich in der Nähe des Mundes. Die Nervennetze bestehen aus Sinnesneuronen, die chemische, taktile und visuelle Signale aufnehmen, Motoneuronen, die Kontraktionen der Körperwand auslösen können, und Zwischenneuronen, die Aktivitätsmuster in den Sinnesneuronen erkennen und daraufhin Signale an Gruppen von Motoneuronen senden. In einigen Fällen sind Gruppen von Zwischenneuronen zu diskreten Ganglien zusammengefasst. Bei den Koloniebildenden Nesseltieren der Gattung *Obelia* verbreiten sich elektrische Signale nicht nur über neuronale Netze, sondern auch über Epithelzellen im gemeinsamen Verdauungssystem der Kolonie.³⁵

Die Symmetrie der Bilateria führte über ihre Trennung in ein Vorder- und Hinterende zu einer Cephalisation, also der Ausbildung einer Kopfregion. Um die Bewegung in eine bestimmte Richtung zu koordinieren kommt es bei den Bilateria daher zu einer Umstrukturierung des Nervensystems, bei der sich in der Vorderseite das Nervensystem, in der Nähe der Sinnesorgane, stärker konzentriert. Die Cephalisation des Nervensystems hat zur Bildung eines Gehirns mit unterschiedlichem Grad an funktioneller Zentralisierung geführt. Am größten ist dieser Cephalisationsgrad bei drei Tiergruppen ausgeprägt: den Arthropoden, innerhalb der Mollusken bei den Kopffüßern und bei den Wirbeltieren.³⁶ Diese drei Bilateria-Gruppen verfügen über „aktive Körper“, mit beweglichen Gliedmaßen (bzw. Greiforganen bei den Kopffüßern) und stark zentralisiertem Nervensystem. Sie nehmen ihre Umgebung am aktivsten wahr, z. B. um Beute zu erkennen oder von Raubtieren auszuweichen und diese Gruppen sind daher am stärksten cephalisiert. Diese Gruppen sind jedoch nicht eng miteinander verwandt: Tatsächlich stellen sie weit voneinander entfernte Zweige der Bilateria dar; ihre Linien trennten sich vor Hunderten von Millionen Jahren und sie erreichten ihre Cephalisationsgrade unabhängig voneinander. Bei anderen Bilateria-Gruppen wie den Plattwürmern und Ringelwürmern ist der Cephalisationsgrad schwächer organisiert.

Hox-Gene organisieren Aspekte der Cephalisation bei den Bilateria. Einige dieser Gene, die für den vorderen Teil des Körpers verantwortlich sind, trugen zur Bildung der Köpfe von Arthropoden und Wirbeltieren bei.³⁷ Die Hox1-5-Gene waren jedoch bereits in den Vorfahren der Arthropoden und Wirbeltiere vorhanden, die keine komplexen Kopfstrukturen hatten. Die Hox-Gene trugen daher höchstwahrscheinlich unabhängig

³⁴ Leys SP (2015). "Elements of a 'nervous system' in sponges". The Journal of Experimental Biology. 218 (Pt 4): 581–591. <https://doi.org/10.1242/jeb.110817>

³⁵ Matthews GG (2001). "Evolution of nervous systems". Neurobiology: molecules, cells, and systems. Wiley-Blackwell

³⁶ Siehe:

- Holland, L.Z. (2015). "The origin and evolution of chordate nervous systems". Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 370 (1684) 20150048. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4650125/>
- Cozzi, Bruno & Huggenberger, Stefan. (2017). Cephalization. 10.1007/978-3-319-47829-6_1289-1.

³⁷ Siehe zu den Hox-Genen Teil 6 unserer Serie. Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/embryonen-und-evolution-evolutionare-entwicklungsbiologie-evo-devo-von-luca-bis-eva-teil-6/> Video: <https://www.youtube.com/watch?v=B8Osnw6ioRU>

voneinander durch konvergente Evolution zur Cephalisation dieser beiden bilateralen Gruppen bei, was zu ähnlichen Gennetzwerken führte.³⁸

Trotz der weitreichenden Homologie, die bilaterale Nervensysteme auf genetischer Ebene zu teilen scheinen, gibt es auf Zell- und Gewebeebene eine verwirrende Vielfalt an Entwicklungsmechanismen.³⁹ Eines der dramatischsten Beispiele betrifft die Art und Weise, wie Zellen unter die Oberfläche der Gastrula sinken, um zu Neuronen zu werden. Chordaten erreichen die Internalisierung durch Neurulation (Einwölbung eines festen Streifens des Ektoderms entlang der A-P-Achse),⁴⁰ während Insekten diese Umordnung hauptsächlich durch einen Prozess der nacheinander folgenden Ablösung einzelner Neuroblasten durchführen.⁴¹ Auch hier spiegelt sich also der genetische Werkzeugkasten wider: dieselben Gene werden mittels verschiedener Genregulation und Modularität verschieden eingesetzt.

Ein wichtiger Unterschied zwischen Protostomia und Deuterostomia ist die Position des Nervensystems, bei den Protostomia verläuft der Hauptnervenstrang ventral, bei den Deuterostomia dorsal. Tatsächlich sind zahlreiche Aspekte des Körpers zwischen den beiden Gruppen umgekehrt, darunter auch die Expressionsmuster mehrerer Gene, die einen Gradienten von dorsal nach ventral aufweisen. Dies erinnert an die zuvor schon angesprochene Inversionshypothese, also das ein Deuterostomia ein „umgedrehter“ Protostomia ist.⁴² Jüngste molekulare Daten von verschiedenen Protostomiern und Deuterostomiern deuten aber darauf hin, dass sich die Nervenstränge in beiden Gruppen unabhängig voneinander entwickelt haben.⁴³

In Bezug zum Nervensystem sei nochmal kurz auf zwei neue Studien verwiesen, die sich mit den Placozoa beschäftigen, also recht einfach gebauten Tieren, denen ein Nervensystem fehlt und sie außerhalb der Bilateria stehen.⁴⁴ Dennoch können sie ihre Bewegungen ohne ein solches koordinieren, indem ihre Zellen über kurze Peptide Signale austauschen. Sie erinnern in ihrer Funktionsweise den Neuropeptiden, die bei Tieren mit Nervenzellen genau das machen. Jedes der bisher bekannten Peptide der Placozoa ruft verschiedene Verhaltensveränderungen hervor. Man findet als in ihren Zellen die grundlegenden Moleküle, die für die Kommunikation in komplexen Nervensystemen erforderlich sind. Dabei finden sich einige Peptide, die den

³⁸ Siehe:

- Held, LI (2017): Deep Homology? Uncanny Similarities of Humans and Flies Uncovered by Evo-Devo. Cambridge University Press, Kapitel 2 „Nervous System“

für weitere Details:

- Adam, J., et al. (1998). Cell fate choices and the expression of Notch, Delta and Serrate homologues in the chick inner ear: parallels with Drosophila sense-organ development. *Development* 125, 4645–4654.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9806914/>

³⁹ Hartenstein, V., and Stollewerk, A. (2015). The evolution of early neurogenesis. *Dev. Cell* 32, 390–407.

<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25710527/>

⁴⁰ Lowery, L.A., and Sive, H. (2004). Strategies of vertebrate neurulation and a re-evaluation of teleost neural tube formation. *Mech. Dev.* 121, 1189–1197. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15327780/>

⁴¹ Sprecher, S.G., and Reichert, H. (2003). The bilaterian brain: developmental insights into the evolutionary origin of the brain in insects and vertebrates. *Arthropod Struct. Dev.* 32, 141–156. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18089000/>

⁴² Siehe hier Teil 5 unserer Serie. Transkript mit Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/die-erfindung-von-links-rechts-die-geburt-der-bilateria-von-luca-bis-eva-teil-5/> Video: <https://www.youtube.com/watch?v=1d1Dvpk9bCc>

⁴³ Martín-Durán JM, Pang K, Børve A, Lê HS, Furu A, Cannon JT, et al. (2018). "Convergent evolution of bilaterian nerve cords". *Nature*. 553 (7686): 45–50. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29236686/>

⁴⁴ Varoqueaux F, et al. (2018). High Cell Diversity and Complex Peptidergic Signaling Underlie Placozoan Behavior. *Curr Biol*. 28(21):3495–3501.e2. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30344118/>

Najle SR, et al. (2023). Stepwise emergence of the neuronal gene expression program in early animal evolution. *Cell* 186(21):4676–4693.e29. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37729907/>

Neuropeptiden der Tiergruppen ähneln, die über ein Nervensystem verfügen. Auch weisen die Zellen, die diese Peptide bei Placozoa synthetisieren Ähnlichkeiten mit jenen von Nervenzellen auf, so z. B. das Vorhandensein einer großen Anzahl von G-Protein-gekoppelte Rezeptoren, ein fast vollständiges präsynaptisches Genmodul und Neuropeptid-verarbeitende Enzyme. Zusammengenommen deuten diese Beobachtungen darauf hin, dass in Placozoen komplexe neurosekretorische Signalnetzwerke existieren, die das kollektive Zellverhalten steuern und möglicherweise sogar den Nervennetzen ähneln, die bei anderen Tieren beobachtet werden. Vor dem Nervensystem gab es also die Neuropeptide und bei komplexer werdenden Tieren wurden die Zellen extra für die neuronale Funktion spezialisiert.

Funktion der Muskulatur

Ein wichtiger Unterschied der Tiere im Vergleich zu anderen Vielzellern ist ihre aktive Mobilität. Zum einen wird dies ermöglicht durch das Nervensystem, aber das alleine reicht nicht aus. Das für die Fortbewegung wichtigste Organsystem bzw. Gewebetyp sind die Muskelgewebe. Muskeln sind ein kontraktiles Organsystem, welches durch die Abfolge von Kontraktion und Relaxation innere und äußere Strukturen des Organismus bewegen kann.

Die grundlegende Einteilung der Muskulatur erfolgt über den histologischen Aufbau und den Mechanismus der Kontraktion.⁴⁵ Demnach unterscheidet man glatte Muskulatur und quergestreifte Muskulatur. Findet sich die glatte Muskulatur vor allem im Darm und anderen Organsystemen, wird die quergestreifte Muskulatur in Herzmuskel und Skelettmuskel unterteilt. Jeder Muskel ist von einer elastischen Hülle aus Bindegewebe (Faszie) ummantelt, die mehrere Fleischfasern (auch Sekundärbündel) umschließt, welche wiederum mit Bindegewebe (Perimysium externum und Epimysium) umschlossen und zusammengehalten werden, das von Nerven und Blutgefäßen durchsetzt ist. Jede Fleischfaser unterteilt sich in mehrere Faserbündel (auch Primärbündel), die zueinander verschiebbar gelagert sind. Eine Muskelkontraktion wird von elektrischen Impulsen (Aktionspotentialen) ausgelöst, die vom Gehirn oder Rückenmark ausgesandt und über die Nerven weitergeleitet worden sind. Bei der Muskelfaser handelt es sich um ein Syncytium, das heißt um eine Zelle, die aus mehreren determinierten Vorläuferzellen (Myoblasten) entsteht und daher mehrere Kerne enthält. Eine Muskelzelle ist teilungsunfähig, was der Grund ist, warum bei einem Verlust der Faser kein Ersatz nachwachsen kann und bei Muskelzuwachs sich lediglich die Faser verdickt. Das heißt, dass von Geburt an die Obergrenze der Muskelfasern festgelegt ist. Neben den üblichen Bestandteilen einer tierischen Zelle bestehen Muskelfasern hauptsächlich aus Myofibrillen. Eine Myofibrille besteht aus aneinander gereihten Sarkomeren und kann sich in Längsrichtung verkürzen. Die Sarkomere bestehen im Wesentlichen aus parallel angeordneten dicken Proteinfasern, dem Myosin. Zwischen die Myosinfilamente ragen die dünnen

⁴⁵ Grundlagen der Muskulatur siehe:

- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, Kapitel 47: Muskeln und Skelette

Aktinfilamente. Aktin ist ein Bestandteil des Cytoskeletts und findet sich in jeder eukaryotischen Zelle. Myosin gehört zu den Motorproteinen. Beide, Cytoskelett und Myosin, haben wir in unserer Episode über die Evolution der sexuellen Vermehrung näher kennengelernt. In Muskelzellen haben sich hier vor allem die Aktinfilamente für die Kontraktion spezialisiert. In Muskelzellen finden sich besonders viele Mitochondrien, die die Energie mittels Zellatmung für die Muskelkontraktion in Form von ATP bereitstellen. Biochemisch läuft eine Kontraktion wie folgt ab:

Das Myosin besitzt kleine Fortsätze, die Köpfchen, die ihren Winkel zum Rest des Moleküls verändern können. Die Myosinköpfchen können wiederum an die Aktinfilamente binden und diese verschieben. Im Ruhezustand ist das Aktinfilament mit Tropomyosinfäden umschlungen, die die Bindungsstellen der Myosinköpfchen an dem Aktinfilament bedecken. An das Myosin ist ATP gebunden, das Köpfchen befindet sich in einem 90-Grad-Winkel zum Rest des Moleküls.

Ein Nervenimpuls bewirkt die Ausschüttung von Calcium (Ca^{2+}). Das hat zwei Folgen: Zum einen aktiviert Calcium die Abspaltung von ATP am Myosinköpfchen. Das Calcium bindet zum anderen an Troponin der Tropomyosinfäden, sodass die Bindungsstellen freigegeben werden und das Myosin an das Aktin binden kann. Sobald das Myosin an das Aktin gebunden hat, kippen die Myosinköpfchen in einem 45 Grad-Winkel zum Myosinfilament und ziehen dabei die Aktinfilamente von rechts und links zur Sarkomermitte. Der Zyklus wird dadurch abgeschlossen, dass sich neues ATP an das Myosin anlagert. Dadurch löst sich das Myosinköpfchen vom Aktinfilament und die beiden Proteine befinden sich wieder im Ausgangszustand.

Betrachten wir die glatte Muskulatur, so fehlt ihnen die quergestreifte Anordnung und die Filamente sind lockerer angeordnet, aber ihre Kontraktion läuft im Prinzip gleich ab, nämlich mit Hilfe von Aktin und Myosin.

Evolutionäre Ursprünge der Muskulatur⁴⁶

Man ging ursprünglich davon aus, dass die quergestreifte Muskulatur von der glatten abstammt. Vergleicht man aber die Proteine, z. B. Myosin, der quergestreiften Skelettmuskulatur mit der quergestreiften Flugmuskulatur der Insekten, zeigt sich, dass sich die Proteine derart ähneln, dass sie von einem gemeinsamen Vorfahren

⁴⁶ Siehe:

- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 5: „Musculature“
- Brunet, T., Fischer, A. H. L., Steinmetz, P. R. H., Lauri, A., Bertucci, P. Y., & Arendt, D. (2016). The evolutionary origin of bilaterian smooth and striated myocytes. *eLife*, 5, e19607. <https://doi.org/10.7554/eLife.19607>
- Martindale, M. Q., Pang, K., & Finnerty, J. R. (2004). Investigating the origins of triploblasty: ‘Mesodermal’ gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum, Cnidaria; class, Anthozoa). *Development*, 131(10), 2463–2474. <https://doi.org/10.1242/dev.01119>
- Seipel, K., & Schmid, V. (2005). Evolution of striated muscle: jellyfish and the origin of triploblasty. *Developmental Biology*, 282(1), 14–26. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2005.03.032>
- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag, Kapitel 8: „Nervous Systems and the Flexibility of Movements“
- Steinmetz, P. R. H., Kraus, J. E. M., Larroux, C., Hammel, J. U., Amon-Hassenzahl, A., Houliston, E., ... & Technau, U. (2012). Independent evolution of striated muscles in cnidarians and bilaterians. *Nature*, 487(7406), 231–234. <https://doi.org/10.1038/nature11180>

abstammen müssen. Genauso verhält es sich mit dem Myosin der glatten Muskulatur. Das Myosin in unseren Skelettmuskeln ist näher mit dem Myosin der Flugmuskeln der Insekten verwandt, als mit dem Myosin in unseren Schließmuskeln im Darm.⁴⁷ Demnach besaß schon der gemeinsame Vorfahre aller Eumetazoa beide Muskeltypen und die molekularen Bestandteile der Muskulatur, Aktin und Myosin, lassen sich auf einen weiter zurückliegenden gemeinsamen Vorfahren zurückverfolgen, denn alle Eukaryoten besitzen dieselbe Grundstruktur, alle binden sie an denselben Stellen des ATP und alle kurbeln denselben Antriebszyklus an.⁴⁸ Nur dass dieser Vorfahre keine Muskeln besaß, Aktin und Myosin aber für andere Aufgaben verwendete. Aktin findet sich in allen eukaryotischen Zellen, bei allen Pflanzen, Tieren, Pilzen und Protozoen und die Aktinfilamente sind zwischen diesen Organismengruppen im detaillierten Aufbau sehr ähnlich. Die Gensequenz des Aktins von Bierhefe, die keine Muskeln haben, ist zu 95% mit dem des Menschen identisch. Die gleichen Filamente, die unsere Muskeln mit Energie versorgen, treiben die mikroskopische Welt der Zellen an. Der einzige Unterschied liegt in ihrer Organisation. Dasselbe trifft auf das Myosin zu, welches ein Motorprotein aller eukaryotischen Zellen ist. Und sowohl das Cytoskelett als auch die Motorproteine haben ihre Gegenstücke in den Bakterien und Archaeen. Durch Neuanordnung, Genduplikationen und weiterer Spezialisierung konnten die Elemente des Cytoskeletts und der Motorproteine neue Aufgaben bewerkstelligen.

Die genetische Kontrolle der Muskelentwicklung ist über große Teile der Metazoa konserviert. Transkriptionsfaktoren wie MyoD, Mef2 oder Twist steuern die Differenzierung von Muskelzellen. Diese Gene sind nicht nur bei Bilateria aktiv, sondern auch bei Cnidaria, was auf eine gemeinsame evolutionäre Grundlage hinweist.

Man nahm früher an, dass Muskeln sich nur bei den Bilateria finden würden, mittlerweile ist aber bekannt, dass sich kontraktile Systeme auch bei Schwämmen und Cnidaria befinden. Schwämme (Porifera) besitzen keine echten Muskelzellen, zeigen jedoch kontraktile Bewegungen durch sogenannte pinacocyte contractions, die durch Aktin-Myosin-Interaktionen vermittelt werden.⁴⁹

Nesseltiere verfügen hingegen über echte Muskelzellen und hier stehen wir vor einem embryologischen Rätsel. Bilateria entwickeln ihre Muskulatur in der Regel aus dem Mesoderm, was eine höhere Spezialisierung und Komplexität erlaubt. Nesseltiere (z. B. Quallen, Seeanemonen) verfügen über funktionelle Muskelzellen, die aus dem Ektoderm oder Entoderm hervorgehen. Diese sogenannten epitheliomuskulären Zellen sind in die epitheliale Zellschicht integriert. Sie stellen eine Übergangsform

⁴⁷ Oota, S., Saitu, N. (1999): phylogenetic relationship of muscle tissues deduced from superimposition of gene trees. Mol Biol Evol 16(6):856-67. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10368962/>

⁴⁸ Die Grundlagen des Cytoskeletts haben wir in Teil 3 unserer Serie, über die Ursprünge der sexuellen Vermehrung kennengelernt. Transkript und Quellen: <https://internet-evoluzzer.de/von-luca-bis-eva-die-komplette-evolution-des-menschen-teil-3-sex/> Video: <https://www.youtube.com/watch?v=zNslrN-F9LE>

⁴⁹ Siehe:

- Colgren J, Nichols SA. (2022). MRTF specifies a muscle-like contractile module in Porifera. Nat Commun. 13(1):4134. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31756-9>.
- Nickel M, Scheer C, Hammel JU, Herzen J, Beckmann F. (2011) The contractile sponge epithelium sensu lato--body contraction of the demosponge *Tethya wilhelma* is mediated by the pinacoderm. J Exp Biol. 214(Pt 10):1692-8. <https://doi.org/10.1242/jeb.049148>

zwischen primitiven kontraktilen Strukturen und echter Muskulatur dar. Ihre Doppelrolle als kontraktile und epitheliale Zellen lässt sich als Schlüsselinnovation interpretieren, die zur Herausbildung funktionell unabhängiger Muskelzellen führte.

Outro

Die Organsysteme der Tiere sind nicht plötzlich vom Himmel gefallen. Sie haben sich Schritt für Schritt entwickelt, angepasst, spezialisiert – und sie wurden zur Grundlage für etwas Großes: die explosionsartige Vielfalt der Tierformen, die wir im Kambrium plötzlich fossil überliefert sehen. Im nächsten Video geht es genau darum: Die Kambrische Explosion – was war da wirklich „explosiv“? Warum finden wir plötzlich Tiere mit Augen, Beinen, und sogar ersten „Panzerungen“? Wir werfen einen Blick auf die Fossilfundstellen, die Evolution von Bauplänen – und die faszinierende Frage, warum die Tierwelt auf einmal so „kreativ“ wurde. Also: Bleib dran, abonnier den Kanal – und mach dich bereit für eine Reise ins Kambrium, wo die Evolution aufs Gaspedal getreten hat.