

Der Ursprung der Wirbeltiere (von LUCA bis Eva Teil 9)

Intro

Stell dir ein Tier vor – ohne Kopf, ohne Wirbel, aber mit einem flexiblen Stab im Rücken. Nicht gerade der Stoff, aus dem Superhelden gemacht sind... Und doch begann genau hier die Geschichte der Wirbeltiere.

Was diese frühen Chordaten so besonders machte? Eine Handvoll cleverer Merkmale: ein Nervenkabel auf dem Rücken, ein innerer Stützstab – und ein Körperbau, aus dem später Fische, Frösche, Vögel, Dinosaurier und Menschen hervorgingen. Nicht schlecht für einen evolutionären „Wurm mit Upgrade“. Schaut auch in die Beschreibung für weiterführende Literatur und Studien.

Ambulacraria

Betrachten wir erneut unser Kladogramm und schauen uns die wichtigsten Untergruppen an. Wir sind Eukaryoten, da unsere Zellen einen Zellkern haben. Innerhalb der Eukaryoten sind wir Opisthokonta, weil unsere Zellen nur eine Geißel an der Rückseite haben, was sich bei unseren Spermien noch so wiederfindet. Innerhalb der Opisthokonta sind wir Holozoa und dann Metazoa, also Tiere, da wir Vielzeller sind und Kollagen besitzen. Und innerhalb der Metazoa sind wir Bilateria: wir haben nur eine Symmetriearchse an unserem Körper, haben eine Vorder- und Hinterseite, unsere Embryonen bilden drei Keimblätter aus und unsere Körperorganisation wird durch hochkonservierte Gene, wie den Hox-Genen gesteuert und wir haben ein Coelom, also eine sekundäre Leibeshöhle. Innerhalb der Bilateria gehören wir zu den Deuterostomia, bei denen sich in der Embryonalentwicklung die Afteröffnung vor der Mundöffnung bildet.¹ Die Deuterostomia teilen sich in zwei Hauptkladen: Ambulacraria und Chordata. Die Ambulacraria bestehen aus zwei Gruppen: die Echinodermata und die Hemichordata.²

¹ Hier sind die vorherigen Episoden dieser Reihe zu beachten: 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>

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>

² Die Phylogenie der Deuterostomia wird in mehreren Arbeiten behandelt, aus die sich dieser Artikel stützt, siehe z. B.:

- Blair, JE, Hedges, S (2005). Molecular phylogeny and divergence times of deuterostome animals. Molecular Biology and Evolution 22: 2275– 2284. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16049193/>

Echinodermata

Zu den Echinodermata gehören Seesterne, Schlangensterne, Seeigel und Seegurken. Sie sind auch unter dem Namen Stachelhäuter bekannt. Über 6.300 Arten sind beschrieben, die überwiegend in den Flachmeeren vorkommen. Daneben gibt es tausende fossile Arten und auch Familien, die ausgestorben sind. Für Bilateria sind diese Tiere ungewöhnlich, denn sie sind radiärsymmetrisch, was man besonders gut bei den Seesternen beobachten kann. Diese Symmetrieeigenschaften entwickeln sich aber erst im Laufe der Individualentwicklung, an deren Anfang eine bilateralsymmetrische Larve steht. Die Stachelhäuter verfügen zudem die namensgebenden Stacheln. Das sind aus dem Skelett hervorgewachsene, gelenkig bewegliche Hohlformen, die mit einer Epidermis überzogen sind. Unterhalb ihrer Epidermis liegt ihr Skelet, welches aus Calcit, also Calciumcarbonat, mit einem Magnesiumoxidanteil von drei bis fünfzehn Prozent besteht. Einzigartig ist ihr Ambulacralsystem, ein inneres Kanalsystem, dessen äußere Fortsätze als Saugfüßchen der Fortbewegung der Tiere oder als Tentakel dem Nahrungserwerb dienen. Verdauungs- und Blutgefäßsystem sind sehr einfach gebaut, das Nervensystem stellt im Wesentlichen ein komplexes Nervennetz unterhalb der Epidermis und um den Darm dar. Die Keimdrüsen sind verhältnismäßig groß.³

Hemichordata

Die Hemichordata, auch Kiemenlochtiere genannt, sind deutlich artenärmer. Etwa 100 heute lebende Arten sind bekannt, die in zwei Klassen eingeteilt werden: die wurmartigen Eichelwürmer (Enteropneusta) und die koloniebildenden, festsitzenden (sessilen) Flügelkiemer (Pterobranchia).⁴ Der Name Hemichordata spiegelt die

-
- Cameron, CB, Garey, JR, Swalla, BJ (2000). Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 97: 4469– 4474. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4469>
 - Furlong, RF, Holland, PWH (2002). Bayesian phylogenetic analysis supports monophly of ambulacraria and cyclostomes. Zoological Science 19: 593– 599. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12130812/>
 - Ezhova, O, Malakhov, V (2022). Origin of Echinodermata. Paleontological Journal. 56. 938-973. <https://doi.org/10.1134/S00310303122080020> .
 - Gee, H. (2005). Deuterostome phylogeny: The context for the origin and evolution of vertebrates. In Major Events in Early Vertebrate Evolution, edited by P. E. Ahlberg, 1– 14. London: Taylor & Francis.
 - Gerhard, J (2006). The deuterostome ancestor.” Cellular Physiology 209: 677 – 685. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17001683/>
 - Lowe, C et al. (2015). The deuterostome context of chordate origins. Nature. 520. 456-65. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25903627/>
 - Peterson, KJ et al. (2004). Estimating metazoan divergence times with a molecular clock. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 101: 6536– 6541. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC404080/>
 - Swalla, BJ, Smith, AB (2008). Deciphering deuterostome phylogeny: Molecular, morphological and palaeontological perspectives. Philosophical Transactions of the Royal Society B 363: 1557 – 1568. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2615822/>

³ Zum Bauplan der Echinodermata siehe z. B.

- Brusca, RC, et al. (2016): Invertebrates. Sinauer, Sunderland Mass, Kapitel 25
- Fechter, H, Thenius, E (1962): Die Stachelhäuter. In: Grzimeks Tierleben Band 3. Kindler, Zürich.
- Ruppert, EE et al. (2004). Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach. Brooks/Cole, Belmont, Kapitel 28
- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 804-860

⁴ Zum Bauplan der Hemichordata siehe:

- Brusca, RC, et al. (2016): Invertebrates. Sinauer, Sunderland Mass, Kapitel 26

traditionelle Ansicht wider, sie seien die Urform der Chordata. Tatsächlich stehen die Hemichordata aber den Stachelhäutern näher.⁵ Ähnlich den Chordaten haben sie eine charakteristische elastische Stützstruktur, der als Stomochord bezeichnet wird.⁶ Dieses entstand aber konvergent zur Chorda der Chordaten und dient auch zu keinem Zeitpunkt als hydrostatisches Skelett. Auch die anderen Organsysteme sind einfach: ein offenes Kreislaufsystem und ein Nervensystem mit je einem bauchseitigen und rückseitigen Nervenstrang, die im Kopflappen und um den Darm herum ringförmig verbunden sind und Nervenenden in die Außenhaut (Epidermis) entsenden. Die Eichelwürmer haben im Rumpfabschnitt mehrere Kiemenspalten, durch welche die Tiere atmen und an denen das durch den Mund eingesogene Wasser unter Rückhaltung der Nahrungspartikel wieder ausströmen kann. Fossil sind die Hemichordata wesentlich vielfältiger und hier sind besonders die ausgestorbenen Graptolithen, die wichtige Leitfossilien des Ordoviziums und Silurs sind.⁷

-
- Kaul-Strehlow, S, Röttinger, E 2015. "Hemichordata." In Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates, vol. 6: Deuterostomia, edited by A. Wanninger, 59– 89. Vienna: Springer.
 - Ruppert, EE et al. (2004). Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach. Brooks/Cole, Belmont, Kapitel 27
 - Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 791-803

⁵ Siehe:

- Bromham, LD, Degnan, BM (1999). Hemichordates and deuterostome evolution: robust molecular phylogenetic support for a hemichordate + echinoderm clade. *Evolution and Development* 1: 166– 171. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11324101/>
- Cannon JT, et al. (2014). Phylogenomic resolution of the hemichordate and echinoderm clade. *Curr Biol*. 24(23):2827-32. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25454590/>
- Dunn, CW (2015). Acorn worms in a nutshell. *Nature* 527:448–449 <https://doi.org/10.1038/nature16315>
- Halanych, KM (1995). The phylogenetic position of the pterobranch hemichordates based on 18S rDNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4: 72– 76. <https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1007>
- Kaul, S, Stach, T (2010). Ontogeny of the collar cord: Neurulation in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii*. *Journal of Morphology* 271: 1240– 1259. <https://doi.org/10.1002/jmor.10868>
- Lowe, C et al. (2015). The deuterostome context of chordate origins. *Nature*. 520. 456-65. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25903627/>
- Miyamoto, N, Wada, H (2013). Hemichordate neurulation and the origin of the neural tube. *Nature Communications* 4: 2713. <https://www.nature.com/articles/ncomms3713>
- Nomaksteinsky, M et al. (2009). Centralization of the deuterostome nervous system predates chordates. *Current Biology* 19: 1264– 1269. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2009.05.063>
- Simakov, O et al. (2015). Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature* 527: 459– 465 <https://www.nature.com/articles/nature16150>

⁶ Zur Vertiefung siehe auch:

- Luttrell, S., et al. (2012). Ptychoderid hemichordate neurulation without a notochord. *Integrative and Comparative Biology* 52: 829– 834. <https://scispace.com/pdf/ptychoderid-hemichordate-neurulation-without-a-notochord-dyd12mivnz.pdf>
- Peterson, KJ, et al. (1999). A comparative molecular approach to mesodermal patterning in basal deuterostomes: The expression pattern of Brachyury in the enteropneust hemichordate *Ptychoderida* flava. *Development* 126: 85– 95. <https://doi.org/10.1242/dev.126.1.85>

⁷ Zu fossilen Hemichordata siehe:

- Hou, XG, et al. (2011). An early Cambrian hemichordate zooid. *Current Biology* 21: 612– 616. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.005>
- Maletz, J (2014). Hemichordata (Pterobranchia, Enteropneusta) and the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 398: 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.06.010>
- Maletz, J (2014). The classification of the Pterobranchia (Cephalodiscida and Graptolithina). *Bulletin of Geosciences*. 89 (3): 477–540. <https://doi.org/10.3140/BULL.GEOSCI.1465>
- Mitchell, CE et al. (2013). Phylogenetic analysis reveals that Rhabdopleura is an extant graptolite. *Lethaia*. 46 (1): 34–56. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2012.00319.x>
- Palmer, DA, Rickards, BA (1991). Graptolites. Woodbridge, England: Boydell and Brewer.

Gemeinsames Merkmal der Ambulacraria ist eine Dreigliederung des Körpers und Coeloms in Prosoma, Mesosoma und Metasoma, bzw. Protozoel, Mesocoel und Metacoel.⁸ Während dieser dreigliedrige Aufbau bei den Hemichordaten noch sichtbar ist, wird er bei den Stachelhäutern stark modifiziert. Außerdem haben beide gemeinsame Merkmale ihrer Larven, den Tornarialarven der Hemichordaten und den Dipleuralarven der Echinodermata.⁹ Außerdem verfügt diese Gruppe über drei für sie spezifische Hoxgene.¹⁰

Verwandtschaft der Ambulacraria mit den Chordata

Die Echinodermata dürften, vor allem wegen ihrer eigenartigen Symmetrie, die wohl merkwürdigsten Verwandten sein, die wir haben können. Es gibt aber einige spezifische Merkmale, die die Echinodermata mit den Chordaten teilen und eine der wesentlichen ist ihre Deuterostomie.¹¹ Auch bei ihnen bildet sich während der Embryonalentwicklung die Afteröffnung vor der Mundöffnung.

Die Prozesse der Biomineralisierung, die das Skelett bilden, werden durch Gene reguliert, die nur bei Stachelhäutern vorkommen und sich völlig von den Genen unterscheiden, die bei Wirbeltieren Gewebe wie Knochen und Zahnein bilden – die ohnehin eher durch Calciumphosphat als durch Calciumcarbonat verstärkt werden.

Obwohl sich die Biomineralisation von Stachelhäutern und Wirbeltieren grundlegend unterscheidet, könnten sie durch tiefere Homologien miteinander verbunden sein. Z. B. sind einige Proteine aus Seeigeln mit den Dentinmatrixproteinen von Wirbeltieren sehr ähnlich. Die Entdeckung der Biomineralisation bei zwei Hemichordaten, *Saccoglossus bromophenolosus* und *Ptychodera flava*, könnte weitere Aufschlüsse über die früheste Geschichte der Biomineralisation bei Deuterostomiern im

-
- Sato, A et al. (2008). The origins of graptolites and other pterobranchs: a journey from 'Polyzoa'. *Lethaia*. 41(4):303–316, <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2008.00123.x>

⁸ Siehe:

- Ezhova, O, Malakhov, V (2021). Coelom Metamerism in Echinodermata. *Paleontological Journal*. 55. 1073-1083. <https://doi.org/10.1134/S0031030121100038>
- Gerhard, J (2006). The deuterostome ancestor." *Cellular Physiology* 209: 677– 685. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17001683/>
- Gonzalez, P, Cameron, CB (2009). The gill slits and pre- oral ciliary organ of *Protoglossus* (Hemichordata: Enteropneusta) are first feeding structures. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 898– 906. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01332.x>
- Kaul-Strehlow, S, Stach, T. (2011). The pericardium in the deuterostome *Saccoglossus kowalevskii* (Enteropneusta) develops from the ectoderm by schizocoely. *Zoomorphology* 130: 107– 120. <https://doi.org/10.1007/s00435-011-0125-0>

⁹ Zur Homologie der Larven-Stadien zwischen Echinodermata und Ambulacraria siehe:

- Lowe, C et al. (2015). The deuterostome context of chordate origins. *Nature*. 520. 456-65. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25903627/>
- Röttinger, E, Lowe, CJ (2012). Evolutionary crossroads in developmental biology: Hemichordates. *Development* 139: 2463– 2475. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22736243/>

¹⁰ Freeman, R et al. (2012). Identical genomic organization of two hemichordate Hox clusters. *Current Biology* 22: 2053– 2058. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.052>

¹¹ Siehe:

- Ezhova, O, Malakhov, V (2022). Origin of Echinodermata. *Paleontological Journal*. 56. 938-973. <https://doi.org/10.1134/S0031030122080020>.
- Lowe, C et al. (2015). The deuterostome context of chordate origins. *Nature*. 520. 456-65. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25903627/>

Allgemeinen und Stachelhäutern im Besonderen geben. Die Biomineralsierung besteht in der Bildung winziger Ossikel aus Kalziumkarbonat. Diese unterscheidet sich in vielerlei Hinsicht von der Biomineralsierung der Stachelhäuter. Das Calciumcarbonat der Stachelhäuter ist magnesiumreiches Calcit, während es bei den beiden bisher untersuchten Hemichordaten magnesiumarmes Aragonit ist. Dennoch scheinen drei Gene, die an der Biomineralsierung der Hemichordaten beteiligt sind, Homologe zu Genen zu haben, die mit der Biomineralsierung des Seeigels (*Strongylocentrotus purpuratus*) in Verbindung stehen. Wahrscheinlich besaß der gemeinsame Vorfahr der Deuterostomier Gene, die bei Expression in Kollagen die Fähigkeit hatten, Kalziummineralien zu binden – eine Fähigkeit, die sich später in den verschiedenen Deuterostomier-Gruppen auf unterschiedliche Weise manifestierte.¹²

Aus dem Kambrium sind des Weiteren auch Echinodermata bekannt, die auch im Erwachsenenstadium bilateralsymmetrisch waren, so die Ctenocystoidea. Andere, als Cincta und Stylophora bezeichnete Echinodermata-Gruppen hatten zudem die für Deuterostomia typischen Kiemenbögen und haben eine Tendenz zur Asymmetrie zwischen linker und rechter Körperhälfte – eine Vorbedingung bzw. Zwischenschritt zur Ausbildung der Radialsymmetrie moderner Echinodermata. Die Vetulocystida sind hingegen eine Gruppe von uralten Stamm-Echinodermata, die über kein Kalkskelett verfügen. Andere Studien sehen die Vetulocystida jedoch als ursprüngliche Deuterostomia, die also sowohl außerhalb der Ambulacraria als auch Chordata stehen.¹³

¹² Zur Biomineralsierung der Echinodermata und ihrer Homologien zu den Chordata siehe:

- Cameron, CB, Bishop, CD (2012). Biomineral ultrastructure, elemental constitution and genomic analysis of biomineral- related proteins in hemichordates. Proceedings of the Royal Society of London B 279: 3041– 3048. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22496191/>
- Livingston, BT et al. (2006). A genome- wide analysis of biominerilization- related proteins in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Developmental Biology 300:335– 348. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2006.07.047>
- Sodergren, E et al. (2006). The genome of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Science 314: 941– 952. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17095691/>
- Veis, A et al. (2002). Mineral- related proteins of sea urchin teeth: *Lytechinus variegatus*. Microscopy Research and Technique 59: 342– 351. <https://doi.org/10.1002/jemt.10216>

¹³ Zu den frühen Echinodermata und ihrer Körpersymmetrie siehe:

- Clausen, S, Smith, AB (2005). Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora). Nature 438: 351– 354. <https://www.nature.com/articles/nature04109>
- Daley, PEJ (1995). Anatomy, locomotion and ontogeny of the solute *Castericystis vali* from the Middle Cambrian of Utah. Geobios 28: 585– 614. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(95\)80214-2](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80214-2)
- Dominguez, P, et al. (2002). Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. Nature 417: 841– 844. <https://www.nature.com/articles/nature00805>
- Durham, JW, Caster, KE (1963). Helicoplacoidea: A new class of echinoderms. Science 140: 820– 822. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.140.3568.820>
- Ezhova, O, Malakhov, V (2022). Origin of Echinodermata. Paleontological Journal. 56. 938-973. <https://doi.org/10.1134/S0031030122080020>.
- Jefferies, RPS (1967). Some fossil chordates with echinoderm affinities. Symposia of the Zoological Society of London 20: 163– 208.
- Morris, C et al. (2015). "Rare primitive deuterostomes from the Cambrian (Series 3) of Utah". Journal of Paleontology. 89 (4): 631–636 <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.40>
- Ou, Q et al. (2012). Evidence for gill slits and a pharynx in Cambrian vetulicolians: implications for the early evolution of deuterostomes. BMC Biol 10, 81 <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-81>
- Rahman, IA.; Zamora, S (2024). Origin and early evolution of echinoderms. Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 52 (1): 295–320. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-031621-113343>

In unserer Episode zur Entstehung der Tiere haben wir die Inversionshypothese angesprochen, also, dass Deuterostomia auf den Kopf gestellte Protostomia sind, was sich auch durch die Genexpression auf der Rücken- und Bauchseite widerspiegelt. In der darauffolgenden Episode zur evolutionären Entwicklungsbiologie stellten wir jedoch fest, dass das Gen „*nodal*“ bei Chordaten auf der linken Seite exprimiert wird, bei den Echinodermata und den Hemichordata jedoch, genauso wie bei den Protostomia, auf der rechten. Die Inversionshypothese stimmt also nur für die Chordaten. Dennoch zeigen die Expressionsmuster anderer Gene der Hemichordaten weitere Gemeinsamkeiten mit den Wirbeltieren.¹⁴

-
- Rahman, IA et al. (2015). Cambrian cinctan echinoderms shed light on feeding of ancestral deuterostome. Proceedings of the Royal Society of London B. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4650160/>
 - Shu, D-G, et al. (2004). Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. Nature 430: 422–428. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15269760/>
 - Smith, AB (2004). Echinoderm roots. Nature 430: 411–412. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15269751/>
 - Smith, AB (2005). The pre-radial history of echinoderms. Geological Journal 40: 255–280. <https://doi.org/10.1002/gj.1018>
 - Smith, AB (2012). Cambrian problematica and the diversification of deuterostomes. BMC Biology 10. 10.1186/1741-7007-10-79. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-79>
 - Sprinkle, J, Wilbur, BC (2005). Deconstructing helicoplacoids: Reinterpreting the most enigmatic Cambrian echinoderms. Geological Journal 40: 281–293. <https://doi.org/10.1002/gj.1015>
 - Swalla, BJ, Smith, AB (2008). Deciphering deuterostome phylogeny: Molecular, morphological and palaeontological perspectives. Philosophical Transactions of the Royal Society B 363: 1557–1568. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2246>
 - Zamora, S, Rahman, I (2014). Deciphering the early evolution of Echinoderms with Cambrian fossils. Palaeontology 57: 1105–1119. <https://doi.org/10.1111/pala.12138>
 - Zamora, S et al. (2013). Cambrian echinoderm diversity and palaeobiogeography. Geological Society London Memoirs 38(1): 157–171 <https://doi.org/10.1144/m38.13>
 - Zamora, S et al. (2020). Re-evaluating the phylogenetic position of the enigmatic early Cambrian deuterostome Yanjiahella. Nature Communications. 11 (1): 1286. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC7063041/>

¹⁴ Die Inversionshypothese wurde 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>

Zur weiteren Vertiefung siehe:

- Boorman, CJ, Shimeld, SM (2002). The evolution of left-right asymmetry in chordates. BioEssays 24: 1004–1011. <https://doi.org/10.1002/bies.10171>
- Boorman, CJ, Shimeld, SM (2002). Pitx homeobox genes in Ciona and amphioxus show left-right asymmetry in a conserved chordate character and define the ascidian adenohypophysis. Evolution and Development 4: 354–365. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12356265/>
- Duboc, V, Lepage, (2008). A conserved role for the nodal signalling pathway in the establishment of dorso-ventral and left-right axes in deuterostomes. Journal of Experimental Zoology 310B: 41–53. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21121>
- Duboc, V, et al. (2005). Left-right asymmetry in the sea urchin embryo is regulated by nodal signaling on the right side. Developmental Cell 9: 147–158. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15992548/>
- Ezhova, O, et al. (2024). Early Hox Gene Expression in Echinoderms. <https://doi.org/10.1101/2024.08.26.609757>
- Halpern, ME et al. Leftright asymmetry: Advances and enigmas. Genesis 52: 451–454. <https://doi.org/10.1002/dvg.22791>
- Manigai, EKO et al. (2014). Right across the tree of life: The evolution of left-right asymmetry in the Bilateria. Genesis 52: 458–470. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24510729/>
- Molina, MD et al. (2013). Nodal: Master and commander of the dorsal-ventral and left-right axes in the sea urchin embryo. Current Opinion in Genetics and Development 23: 445–453. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23769944/>
- Soukup, V et al. (2015). The Nodal signalling pathway controls left-right asymmetric development in amphioxus. EvoDevo 6. doi 10.1186/2041-9139-6-5. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25954501/>

Die Organisation der Hox-Gen-Cluster ähnelt eher der von Chordaten als der von Stachelhäutern, obwohl die Hemichordaten-Cluster drei Gene enthalten, die spezifisch für die Ambulacraria sind. Weiterhin finden sich bei Hemichordaten 17 konservierte Regulationsnetzwerke, die zuvor nur bei Chordaten identifiziert wurden.¹⁵ Außerdem gibt es ein Cluster von sechs Genen, der auch in anderen Deuterostomia gefunden wurde und an der Musterbildung der Kiemenspalten beteiligt ist (die Gene nkx2.1, nkx2.2, Pax1/9 und FoxA, sowie zwei weitere die die Expression von Pax1/9 und FoxA regulieren). Diese Gene werden in den Kiemenspalten und dem angrenzenden Endoderm exprimiert und finden sich in derselben eng geordneten Gruppe sogar in Deuterostomiern, bei denen die Kiemenspalten embryonal angelegt sind und nicht im Erwachsenenalter bestehen bleiben (wie beim Menschen) oder gar nicht gebildet werden (wie bei einigen Seeternen wie *Acanthaster planci*). In anderen Bilateralen gibt es keine Spuren dieses Clusters, was darauf hindeutet, dass es sich um eine Neuheit der Deuterostomier handelt.¹⁶

Chordaten

Tunicata

Betrachten wir den Stammbaum der Chordaten so finden sich hier drei Gruppen: die Cephalochordata, die Urochordata und die Vertebrata, die Wirbeltiere. Zu den Urochordata gehören die merkwürdig aussehenden Tunicata oder Manteltiere und sie sind die engsten Verwandten der Wirbeltiere, beide werden als Olfactores

-
- Warner, JF, McClay, DR (2014). Left-right asymmetry in the sea urchin. *Genesis* 52: 481– 487. <https://doi.org/10.1002/dvg.22752>
 - Yu, J-K, et al. (2002). An amphioxus nodal gene (AmphiNodal) with early symmetrical expression in the organiser and mesoderm and later asymmetrical expression associated with left-right axis formation. *Evolution and Development* 4: 418– 425. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12492142/>

¹⁵ Siehe zu den hochkonservierten Genen zwischen den Deuterostomia:

- Freeman, R et al. (2012). Identical genomic organization of two hemichordate Hox clusters. *Current Biology* 22: 2053– 2058. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.052>
- Gonzalez, P et al. (2017). The adult body plan of indirect developing hemichordates develops by adding a Hox-patterned trunk to an anterior larval territory. *Current Biology* 27: R21– R24. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27939313/>
- Simakov, O et al. (2015). Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature* 527: 459– 465. <https://www.nature.com/articles/nature16150>

¹⁶ Siehe:

- Darras, S et al. (2011). β-Catenin specifies the endomesoderm and defines the posterior organizer of the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii*. *Development* 138: 959– 970. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21303849/>
- Green, Stephen A., Norris, Rachael P., Terasaki, M., and Lowe, Christopher J. 2013. “FGF signaling induces mesoderm in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii*.” *Development* 140: 1024– 1033. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3583040/>
- Ogasawara, M et al. (1999). Developmental expression of Pax1/9 genes in urochordate and hemichordate gills: Insight into function and evolution of the pharyngeal epithelium. *Development* 126: 2539– 2550. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10226012/>
- Putnam, NH (2008). The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453: 1064– 1071. <https://www.nature.com/articles/nature06967>
- Röttinger, E, Lowe, CJ (2012). Evolutionary crossroads in developmental biology: Hemichordates. *Development* 139: 2463– 2475. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22736243/>

zusammengefasst.¹⁷ Manteltiere kommen mit etwa 3.000 Arten in allen Weltmeeren vor.¹⁸ Wenn man sich so ein Manteltier anschaut, wird eine Verwandtschaft nicht ganz offensichtlich. Sie kommen z. B. als freischwimmende, planktonfressende und tonnenförmige Tiere vor. Das sind die sogenannten Salpen, wozu auch die Feuerwalzen gehören, bioluminiscente Lebewesen und Verursacher des Meeresleuchtens. Andere Manteltiere sind noch viel merkwürdiger, da sie sessile, also festsitzende Filtrierer sind. Das sind die Seescheiden. Wie können diese Tiere mit uns verwandt sein? Hier müsste geklärt sein, was einen Chordaten definiert.

Zum einen ein Notochord, auch Chorda dorsalis genannt, einem langen Bindegewebsstab, der an der Rückenseite verläuft. An einem Ende des Grundplans des Chordatenkörpers befinden sich die Sinnesorgane (Augen, Nasenlöcher) und ein Mund, der in eine als Pharynx oder Kiemendarm bezeichnete Rachenöhle mündet. Hier haben wir sogar ein Merkmal, welches wir mit den gemeinsamen Vorfahren aller Deuterostomia, wie vorhin bei den Hemichordaten gezeigt, gemeinsam haben.¹⁹ Beim Menschen befinden sich im Rachen die Stimmbänder, bei Fischen hingegen sind im Rachen die Kiemen und der Kiemenkorb zu finden, und bei einigen Gruppen findet auch die Nahrungsaufnahme im Rachen statt. Chordaten zeichnen sich auch dadurch aus, dass sie einen Nervenstrang entlang des Rückens, oberhalb der Chorda dorsalis,

¹⁷ Zur phylogenetischen Bestätigung der Olfactores siehe:

- Delsuc, F (2006). Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature* 439(7079):965–968 <https://www.nature.com/articles/nature04336>
- Delsuc, F et al. (2008). Additional molecular support for the new chordate phylogeny. *Genesis* 46: 592–604. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19003928/>
- Donoghue, P (2017). Evolution: Divining the Nature of the Ancestral Vertebrate. *Current Biology*. 27. R277-R279. <https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822%2817%2930197-5>
- Dunn, C.W. et al. (2008). Broad phylogenetic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452(7188):745–749 <https://www.nature.com/articles/nature06614>
- Gupta, RS et al. (2016). Molecular signatures that are distinctive characteristics of the vertebrates and chordates and supporting a grouping of vertebrates with the tunicates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94(part A):383–391 <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.09.019>
- Lowe, C et al. (2015). The deuterostome context of chordate origins. *Nature*. 520. 456-65. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25903627/>

¹⁸ Allgemeine Literatur über Manteltiere siehe:

- Brusca, RC, et al. (2016): Invertebrates. Sinauer, Sunderland Mass, Kapitel 27
- Holland, LZ (2016). Tunicates. *Current Biology* 26: R146– R152. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.024>
- Lemaire P (2011). Evolutionary crossroads in developmental biology: the tunicates. *Development*. 138(11):2143-52. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21558365/>
- Lemaire P, et al. (2008). Ascidians and the plasticity of the chordate developmental program. *Curr Biol*. 18(14):R620-31. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18644342/>
- Ruppert, EE et al. (2004). Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach. Brooks/Cole, Belmont, Kapitel 29
- Stolfi, A, Brown, FD (2015). Tunicata. In *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates*, vol. 6: *Deuterostomia*, edited by A. Wanninger, 135– 204. Vienna: Springer.
- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 863-879

¹⁹ Siehe:

- Gillis, JA et al. (2012). A stem deuterostome origin of the vertebrate pharyngeal transcriptional network. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279: 237– 246. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3223668/>
- Ogasawara, M et al. (1999). Developmental expression of Pax1/9 genes in urochordate and hemichordate gills: Insight into function and evolution of the pharyngeal epithelium. *Development* 126: 2539– 2550. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10226012/>
- Simakov, O et al. (2015). Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature* 527: 459– 465. <https://www.nature.com/articles/nature16150>

und den Verdauungstrakt entlang des Bauches, unterhalb der Chorda, haben. Schließlich haben viele Chordatiere eine lange Reihe segmentierter V-förmiger Muskeln, die als Myomere bekannt sind und seitliche Schwimmbewegung ermöglichen, die z. B. bei fast allen Fischen zu finden ist. Zu guter Letzt unterscheiden sich Chordaten von anderen Tieren dadurch, dass der Verdauungstrakt nicht am Ende des Körpers (wie bei Würmern und Gliederfüßern), sondern nur auf halber Strecke mit einem After endet; der Schwanz (der aus der Chorda und den Myomeren besteht) erstreckt sich normalerweise hinter dem After.

Erwachsene Manteltiere haben die Form eines kleinen Beutels mit einer Öffnung an der Oberseite, durch die Wasser angesaugt, dann durch einen korbartigen Kiemendarm gefiltert und schließlich durch den kleinen "Schornstein" an der Seite ihres Körpers ausgestoßen wird. Erwachsene Manteltiere lassen nicht unbedingt auf Chordaten schließen, obwohl der Kiemendarm ein Hinweis ist. Ihre Larven sehen jedoch nicht aus wie die erwachsenen Manteltiere, sondern wie einfache Chordaten: Die Larve hat eine gut entwickelte Chorda dorsalis, einen muskulösen Schwanz mit paarigen Myomeren, einen Nervenstrang auf dem Rücken und einen Verdauungstrakt entlang der Bauchseite. Diese eigentümliche Larve schwimmt herum und sucht nach einer guten felsigen Oberfläche, auf der sie sich niederlassen kann. Mit Hilfe eines Haftpolsters an seiner Schnauze heftet sie sich an und innerhalb von 5 Minuten beginnt der Schwanz zu degenerieren. Etwa 18 Stunden später ist die Metamorphose zur erwachsenen Seescheide abgeschlossen. Die erwachsene Seescheide ist natürlich zu spezialisiert, um viel mit unseren Vorfahren zu tun zu haben, aber bei der Larve ist das anders. Und die Larve der Manteltiere erinnert sehr stark an die Basis der Chordaten, die Cephalochordata.

Cephalochordata

Zu den heute lebenden Cephalochordata gehören kleine Tiere, die ziemlich genau in das Bauplanschema eines urtümlichen Chordaten passen. Sie sind auch unter dem Namen Branchiostoma oder Lanzettfischchen bekannt.²⁰ Diese nur wenige Zentimeter lange Tiere schwimmen ähnlich wie ein Aal, obwohl sie keinen richtigen Kopf, Kiefer, Zähne oder Knochen haben. Erwachsene Lanzettfischchen graben sich mit dem Schwanz voran in den sandigen Meeresboden und filtern dann mit den Tentakeln um Mund und Rachen Nahrung. Die Anatomie dieser Tiere weist jedoch eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit der von urtümlichen Chordaten auf. Lanzettfischchen haben eine gut ausgeprägte Chorda dorsalis, einen Nervenstrang entlang des Rückens, einen Verdauungstrakt entlang des Bauches und viele V-förmige Myomere entlang der Körperlänge. Ihr Kiemendarm ist gut entwickelt und weist über 100 „Kiemenspalten“ auf. Sie verfügen auch über eine Leber und Nieren, anders als bei den Manteltieren, die sie sekundär verloren haben. Sie haben keine echten Augen,

²⁰ Allgemeine Literatur zu den Lanzettfischchen:

- Brusca, RC, et al. (2016): Invertebrates. Sinauer, Sunderland Mass, Kapitel 27
- Ruppert, EE et al. (2004). Invertebrate Zoology. A functional evolutionary approach. Brooks/Cole, Belmont, Kapitel 29
- Westheide, W., Rieger, R (Hrsg. 2007): Spezielle Zoologie Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere. Spektrum Verlag, S. 880-888

aber lichtempfindliche Pigmentflecken auf der Vorderseite des Kopfes, um Licht und Schatten wahrzunehmen.

Es war lange Zeit eine offene Frage, ob die Lanzettfischchen oder die Manteltiere die engsten Verwandten der Wirbeltiere sind, aber neueste phylogenetische Untersuchungen sehen die Manteltiere als unsere engsten Verwandten. Beide bilden die Olfactores und sind durch ein weiterentwickeltes Geruchssystem definiert, aus dem bei den Wirbeltieren die Nasenlöcher hervorgingen. Es gibt weitere Gemeinsamkeiten, die sich bei den Lanzettfischchen nicht finden. Diese Merkmale betreffen die Neuralleiste, Plakoden und die Entwicklung des Herzens, die typisch für Wirbeltiere sind.

Der Burgess-Schiefer des Kambriums vor 540 Mio. Jahren enthält ein bemerkenswertes Fossil, das als Pikaia bekannt ist, ein sehr ursprünglicher Verwandter der Chordaten.²¹ Die kambrische Chengjiang-Fauna in China liefert eine weitere Form, die als Yunnanozoon bekannt ist.²² Beide haben erstaunliche Ähnlichkeiten mit dem Lanzettfischchen und den frühen Chordaten und passen auch zeitlich in die Entstehung dieser Gruppe.

Bedeutung der Chorda dorsalis in der Chordaten-Konstruktion

Die Merkmale der Chordaten sind keineswegs eine willkürliche Merkmalsaddition in der Evolution, sondern stehen in einem funktionellen Zusammenhang.

Zunächst halten wir fest, wie die Ausgangskonstruktion, also der Vorfahre der Chordaten ausgesehen hat. Zum einen hatte er die typischen Merkmale der Bilateria: eine linke und rechte Körperhälfte, drei Keimblätter, länglicher Körper mit horizontal schlängelnder Bewegung, ein Coelom, sowie einen Kopf und Schwanz. Es gab Längsmuskeln, die für den Antrieb sorgten und Ringmuskeln, die die Antagonisten der Längsmuskeln waren. Die Muskeln werden durch straffe Kollagenfasern vermascht

²¹ Siehe:

- Conway Morris, S.; Caron, J-B. (2012). Pikaia gracilens Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia. *Biological Reviews*. 87(2):480–512. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00220.x>
- McMenamin, M. (2019). Cambrian Chordates and Vetulicolians. *Geosciences*. 9(8):354. <https://doi.org/10.3390/geosciences9080354>
- Mussini, G.; et al. (2024). A new interpretation of Pikaia reveals the origins of the chordate body plan. *Current Biology*. 34(13):2980–2989.e2. [https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822\(24\)00669-9?_returnURL=https%3A%2F%2Flinkinghub.elsevier.com%2Fretrieve%2Fpii%2FS0960982224006699%3Fshowall%3Dtrue](https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822(24)00669-9?_returnURL=https%3A%2F%2Flinkinghub.elsevier.com%2Fretrieve%2Fpii%2FS0960982224006699%3Fshowall%3Dtrue)

²² Siehe :

- Hou, X et al. (1991). Composition and preservation of the Chengjiang fauna –a Lower Cambrian soft-bodied biota. *Zoologica Scripta*. 20 (4): 395–411. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1991.tb00303.x>
- Cong, P-Y et al. (2015). New data on the palaeobiology of the enigmatic yunnanozoans from the Chengjiang Biota, Lower Cambrian, China. *Palaeontology*. 58 (1): 45–70. <https://doi.org/10.1111/pala.12117>

und fangen so die Zugkraft der Muskeln auf. Ihre Anordnung behindert nicht die Bewegungen. Zudem war der langgestreckte Körper segmentiert und zwischen den Segmenten gab es Querwände und Verspannungen, auch Dissepimente genannt.²³

Die Muskeln setzen die Coelomfüllung unter Druck.²⁴ Diese leitet den Druck fast reibungslos weiter, so dass alle Muskeln in antagonistischer Beziehung zueinanderstehen. Dabei sind alle Muskeln bei der Bewegung aktiv. Von den möglichen Bewegungsformen sind Schlängelbewegungen und peristaltische Bewegungen am funktionstüchtigsten. Jene Vorläufer, die zu den Chordaten führten, spezialisierten sich zunehmend auf horizontale Schlängelbewegungen. Solch eine Bewegungsweise ist aber sehr energiezehrend, da auch Muskeln zur Formehaltung aktiv sein müssen, um Deformationen zu verhindern. Folgerichtig gibt es den Evolutionsdruck die Bewegungsweise energieeffizienter zu machen. Dadurch entsteht ein Selektionsvorteil, da die Energieersparnis vorteilhaft eingesetzt werden kann.

²³ Siehe hierfür unseren fünften Teil der Serie, bei der die Ausbildung des Coeloms als Grundlage für die Konstruktion der Bilateria besprochen wurde: 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>

Vertiefung zur Literatur des Coeloms:

- Rosselbroich, B. (2014): On the Origin of Autonomy. A New Look at the Major Transitions in Evolution. Springer Verlag, Kapitel 4 „The Major Transitions in Early Evolution“ und Kapitel 5.6. „Body Cavities“
- Schmidt-Rhaesa, A. (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 8 „Body Cavities“

²⁴ Zur Evolution des Konstruktionsplans der Chordaten siehe:

- Bonik, K., Grasshoff, M. & Gutmann, W. F. (1976): Die Evolution der Tierkonstruktionen III. Vom Gallertoid zur Coelomhydraulik. Natur und Museum 106 (6): 178 – 188
- Gudo, M. (2007): Die Evolution der Tiere. Querschnitte Materialien für Unterrichtsvorbereitung und Selbststudium. Frankfurt a. M.
- Gudo, M., Grasshoff, M. (2002): The Origin and Early Evolution of Chordates: The ‚Hydroskelett-Theorie‘ and new insights towards a Metameric Ancestor. Senckenbergiana lethaea 82 (1), 325 – 346, Frankfurt a. Main.
- Gutmann, W. F. (1966): Coelomgliederung, Myomere und die Frage der Vertebraten-Antezedenten. Z. zool. Syst. Evolutionsf., 4: 225 – 250, Frankfurt am Main
- Gutmann, W. F. (1966): Funktion der Myomere in phylogenetischer Sicht. Senck. Biol. 47 (2): 155 – 160, Frankfurt am Main
- Gutmann, W. F. (1967): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen 8. Muskelfunktion und Körperbau. Natur und Museum 97 (2): 59 – 69
- Gutmann, W. F. (1967): Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomia-Stammbaum. Sonderdruck aus Zoologischer Anzeiger 179, Heft ½: 109 – 131
- Gutmann, W. F. (1967): Eine neue Theorie für die Entstehung der Wirbeltiere. Umschau in Wissenschaft und Technik, 17: 562 – 563
- Gutmann, W. F. (1967): Nachtrag zur „Wurmtheorie“ der Vertebraten-Evolution. Sonderdruck aus: Zeitschrift zool. Syst. Evolutionsforschung 5, 3: 314 – 332, Frankfurt am Main.
- Gutmann, W. F. (1968): Die Evolution der Leibeshöhle im Wirbeltier-Stamm. Verlag Waldemar Kramer, Frankfurt am Main
- Gutmann, W. F. (1969): Zu Bau und Leistung von Tierkonstruktionen 9. Die Entstehung der Wirbeltiere. Natur und Museum Band 99, Heft 2, Frankfurt am Main.
- Gutmann, W. F. (1969): Die Funktion des abgewandelten Coeloms. Sonderdruck aus Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforschung Bd. 7, H. 4., S. 259 – 273
- Gutmann, W. F. (1969): Die phylogenetische Entstehung von Chorda, Seitenplatten und Somiten. Senckenbergiana biol. 50 (1/2): 107 – 124, Frankfurt am Main
- Gutmann, W. F. (1971): Was ist urtümlich an Branchiostoma? Natur und Museum 101 (8): 340 – 356, Frankfurt am Main
- Gutmann, W. F. (1972): Die Hydroskelett-Theorie. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, 21: 91
- Gutmann, W. F. (1977): Die Entstehung des Konstruktionsplans der Wirbeltiere. MNU 4, 207 – 215
- Gutmann, W. F. (1984): Warum musste die Chorda in der Körpermitte entstehen? Eine Antwort an R. B. CLARK. Zool. Jb. Anat. 111: 485 – 500

Um die horizontale Schlägelbewegung zu optimieren, entwickelten Chordaten oberhalb des Darms die Chorda dorsalis aus gallertigem Bindegewebe. Die Funktion der Chorda liegt in ihrer Längenkonstanz, sie ist seitlich biegsam, lässt sich aber nicht zusammendrücken. Die Längenkonstanz durch die Chorda sorgt für weniger Deformation bei der Fortbewegung und ermöglicht einen geringeren Energieaufwand der Muskeln. Gleichzeitig sind aber die Freiheitsgrade der Bewegung eingeschränkt.

Bei der Entstehung der Chorda wird es verständlich, warum die Ausgangskonstruktion ein mehrfach segmentierter wurmartiger Körper sein musste. Die Querwände zwischen den Segmenten halten die Chorda als Achse in ihrer Mittellage. Ohne diese würde sich die Chorda bei der Schlägelbewegung ausbiegen und somit ihre notwendige Position nicht halten. Dies ist besonders wichtig, weil die Chorda als Kraftüberträger der Muskelkontraktion dient.

Da Muskeln durch Bindegewebe locker miteinander verspannt sind, ist es möglich, dass Teile des Bewegungsapparates sich unkoordiniert im Verhältnis zu den benachbarten oder weiter entfernten Muskeln verkürzen können. Ausgeglichen wird dieses Problem, wenn andere Muskeln diese Kontraktionen durch entsprechende Verlängerung ausgleichen. Ein solcher Körper ist zwar verformbar, doch ein Teil der Muskelkraft geht durch die relativ hohe Reibung des Systems bei Verformungen verloren. Durch eine Chorda wird die Bewegung effektiver, da solche unerwünschten, aber zur Aufrechterhaltung des Hydroskeletts notwendigen, Kontraktionen und Dehnungen ausgeschaltet werden. Dies begründet auch den Antagonismus der Stammuskeln, da die Muskeln der beiden Körperseiten nur noch gegeneinander arbeiten konnten, was zu einer weiteren Ökonomisierung und Effizienzsteigerung der Bewegung führte. Das Hydroskelett und damit das Coelom wurde so im weiteren Evolutionsverlauf der Chordaten schrittweise abgebaut.

Durch die Entstehung der Chorda und der Spezialisierung auf den Schlägelantrieb nehmen die Längsmuskeln auf der Dorsalseite zu, im Ventralbereich, also im Bereich der Leibeshöhle, werden sie reduziert. Die Längsmuskeln sind durch die Myosepten getrennt und als Myomere organisiert. Durch die Neuorganisation der Längsmuskeln in Myomere bei den Chordaten wird der Darm zudem von Seitenverspannungen frei und der After kann sich ventral auf die Bauchseite verlagern. Dadurch entsteht ein Schwanz, der den Schlägelantrieb effizienter werden lässt. Gleichzeitig wird die Ringmuskulatur reduziert, da sie als Antagonist der Längsmuskeln nicht mehr benötigt wird.

Der Darm entstand aus einem zentralen Kanal, in dem sich einige Zellen auf die Sekretion von Verdauungsenzymen, andere auf die Aufnahme von Nährstoffen spezialisierten.²⁵

²⁵ Vergleich zur Rolle des Coeloms siehe Teil 5 unserer Reihe: 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>

Solch ein Verdauungssystem ist bei größeren Organismen notwendig, weil nicht alle Zellen über ihre Oberfläche ausreichend mit Nährstoffen versorgt werden können. Frühe Metazoa wie Porifera (Schwämme) besitzen kein echtes Verdauungssystem – sie filtrieren Partikel aus dem Wasser, die in Choanozyten intrazellulär verdaut werden. Dieses Verdauungssystem gilt als ursprünglicher Zustand.²⁶ Mit dem Aufkommen der Eumetazoa (z. B. Cnidaria, Bilateria) tritt ein Übergang zu extrazellulärer Verdauung auf – insbesondere in Gastrodermis-Strukturen wie dem Coelenteron der Cnidaria. Bei Bilateria (zweiseitig symmetrischen Tieren) entstand ein durchgehender Verdauungstrakt mit Mund und After, der eine funktionale Arbeitsteilung ermöglichte (z. B. Magen als Speicherkammer, Darm als Resorptionsorgan).

Wenn der Vorfahre der Chordaten – und vielleicht vieler Bilateria-Stämme, einzelne, segmentierte Coelomräume hatte, die durch Querverbindungen voneinander getrennt wären, hätte das für die Funktion des Darms entscheidende Nachteile. Aufgrund seiner Funktion die Nahrung zu verdauen, kann ein Darm nicht in einzelne Segmenträume abgetrennt werden, er muss also von dieser Segmentierung befreit werden. Dies kann durch eine Ausdehnung der Coelomräume geschehen.

Die Ausdehnung der Coelomräume bei frühen Bilateria führte dazu, dass der Darm zwischen den Coelomräumen aufgehängt und in der Lage gehalten werden muss. Diese Aufgabe vollzieht das sogenannte Mesenterium, eine Falte der Coelomwand des Mesoderms. Bei Ausweitung der Coelomräume bleibt als ‚Rest‘ das Mesenterium in der Mittelline des Körpers stehen. An den Seiten ist die Dehnung und Stauchung des Körpers bei der Schlägelbewegung am stärksten und eine Vergrößerung der Flüssigkeitsräume in diesen Bereichen bringt am schnellsten und am wirkungsvollsten eine Entlastung für die Bewegungsmuskulatur.

Das Muskelsystem um den Darm ist durch die Coelomräume von den Muskeln, welche die Bewegung koordinieren, getrennt und fungiert als unabhängiges Muskelsystem für die Darmfunktion. Der Darm endet hinten mit einem After, also einem Schließmuskel, der die Nahrungskette ausscheidet und im vorderen Bereich aus einem Pharynx, der kontrolliert die Nahrung aufnehmen kann. Diese beiden Schließ-Konstruktionen verhindern, dass der Darm kollabiert und seine Füllung unkontrolliert verliert. Da der Darm von Coelomräumen umgeben ist, wird dieser von den Bewegungen des Körpers unabhängig. Ein autonomer Darm mit eigener Muskulatur kann so eine ungehinderte Peristaltik ausführen und das Coelom gestattet ihm Gleitfähigkeit. So kann der Darm unabhängig vom Bewegungsapparat funktionieren. Ein durchgehender Darm ohne eigene Muskulatur und ohne funktionelle Trennung vom Bewegungsapparat des Tieres wäre funktionell von geringem Wert, wenn die gesamte Körpermuskulatur zur Entleerung des Darms benötigt wird. Die Körpermuskeln bewegen sich somit

²⁶ Siehe:

- Nielsen, C (2012). Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla. Oxford University Press.
- Hejnol, A, Martindale, MQ (2008). Acoel development supports a simple planula-like bilaterian. Philosophical Transactions of the Royal Society B. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2239>
- Schmidt-Rhaesa, A (2007): The Evolution of Organ Systems. Oxford University Press, Kapitel 12 „Intestinal Systems“

unabhängig vom Darm, was zu zwei getrennten Bewegungsapparaten führt, deren Unabhängigkeit durch den Coelomraum gewährleistet wird.

Funktionell ist ein durchgehender Darm mit eigener Muskulatur ein echter Fortschritt, verglichen z. B. mit jenem der Cnidaria (keine Bilateria), wo Darm und Bewegungsapparat miteinander gekoppelt sind und beide von Bewegungen betroffen sind.

Der Spemann-Mangold-Organisator

Aber wie, bzw. aus welchem Material konnte die Chorda grundsätzlich entstehen? Dafür gehen wir zurück zu den frühen Embryonalstadien. Damit Zellen in unserem Körper "wissen", wo sie hingehören und was sie werden sollen, werden früh in der Embryonalentwicklung zwei Körperachsen angelegt. Ein so genannter "Organisator" ist für diese Achsenbildung verantwortlich. Bei Wirbeltieren gibt es in der frühen Embryogenese einen "Organisator", auch Spemann-Mangold-Organisator genannt, im Bereich des Urmundes (Blastoporus), der für die Achsenbildung des gesamten Organismus verantwortlich ist.²⁷ Das Organisator-Gewebe instruiert alle umliegenden Zellen am Aufbau der Körperachsen teilzunehmen und zwingt ihnen gewissermaßen ihr Schicksal auf. Ohne ihn wüsste der Embryo nicht, wo Kopf und Schwanz bzw. wo Rücken und Bauch sein sollen. Fehler in diesem frühen embryonalen Stadium können zu schweren Missbildungen wie siamesischen Zwillingen führen.

Der Organisator ist im sogenannten „Grauen Halbmond“ der Zygote lokalisiert. Schon vor der ersten Teilung (Furchung) lässt sich die Zygote in drei Abschnitte gliedern, wobei der „graue Halbmond“ einen dotterenen und dotterarmen Teil voneinander trennt. Seine Bildung ist Folge der Befruchtung und der daraus resultierenden differenzierten Verteilung von Signalmolekülen. In diesem Grauen Halbmond und den daraus entstehenden Zellen finden sich höhere Konzentrationen von Wnt-Signalkomponenten. Im dotterenen Teil der Zygote finden sich hingegen verschiedene mRNAs, die für verschiedene Transkriptionsfaktoren codieren. In jener Zone, wo die mRNAs mit den Wnt-Signalkomponenten überlappen, werden Signalkaskaden induziert, die die nächsten Entwicklungsschritte steuern.

Im Organisator werden dann in Folge bestimmte Proteine verstärkt exprimiert, die den Wnt- und BMP-Signalweg hemmen und so die Körperachsen des Embryos steuern.

²⁷ Zum Spemann-Mangold-Organisator siehe:

- De Robertis, EM (2006). Spemann's organizer and self- regulation in amphibian embryos. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 7: 296– 301. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16482093/>
- De Robertis, EM (2009). Spemann's organizer and the self- regulation of embryonic fields. *Mechanisms of Development* 126: 925– 941. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2803698/>
- Gerhart, J. (2001). Evolution of the organizer and the chordate body plan. *International Journal of Developmental Biology* 45: 133– 153. <https://ijdb.ehu.eus/article/11291842>
- Niehrs, C (2004). Regionally specific induction by the Spemann- Mangold Organizer. *Nature Reviews Genetics* 5: 425– 434. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15153995/>
- Spemann, H, Mangold, H (1924). Über Induktion von Embryonalanlagen durch Implantation artfremder Organisatoren. *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsmechanik* 100: 599– 638.

Hierzu gehört z. B. das Protein Chordin, welches BMP unterdrückt. Chordin ist vor allem auf der Rückenseite, also dorsal, aktiv, wodurch ein Aktivitätsgradient entsteht und aus dem Ektoderm der Rückenseite das Neuroektoderm und aus diesem später der Nervengewebe hervorgeht. Auf der Bauchseite, also ventral, wo BMP aufgrund der geringeren Konzentration von Chordin verstärkt aktiv ist, bildet sich aus dem Ektoderm die Epidermis.

Ähnliches gilt für das Mesoderm, aus dem auf der ventralen Seite u. a. Blutinseln, aus denen sich das Blutgefäßsystem bildet und auf der dorsalen Seite die Chorda dorsalis hervorgehen. Die Chorda wird also durch den Organisator direkt gebildet und im Verlauf der Gastrulation wird diese verlagert und verlängert. Hierfür werden vom Organisator Inhibitoren des Wnt-Signalweges exprimiert, die ihrerseits im vorderen Bereich den Kopf und im hinteren Bereich, wo die Wnt-Signalproteine höher konzentriert sind, die Strukturen des Schwanzes bilden. Einer dieser Inhibitoren ist das Protein „dickkopf“, dessen Überexpression zu einem Embryo mit einem stark verkürzten Schwanz und einem deutlich vergrößerten Kopf führt. Wnt und BMP wirken also als Gestaltbildner, Morphogene, die abhängig von ihrer Konzentration bzw. Aktivität die Bildung unterschiedlicher Zelltypen zu induzieren vermögen.²⁸

Der Organisator selbst wird durch eine negative Rückkopplung reguliert, wobei das Protein namens Anti-Dorsalisierendes Morphogenes Protein (Admp) eine Rolle spielt. Dieser wird normalerweise durch BMP unterdrückt. Lässt die BMP-Aktivität nach, wird Admp aktiviert und bindet sich an Chordin im Organisator. Das gebundene Paar wandert in die ventrale Zone, wo es die BMP-Signalübertragung fördert und so die weitere Synthese von Admp und Chordin unterbindet.

Mittlerweile ist der Organisator auch beim Lanzettfischchen bekannt²⁹, scheint aber bei Manteltieren und Hemichordaten zu fehlen.³⁰ Bei Manteltieren unterscheidet sich die Expression des Gens Chordin von jenen der Wirbeltiere, was vielleicht mit der besonderen und schnellen Entwicklung und Metamorphose der Larven dieser

²⁸ Siehe:

- Dosch, R, Niehrs, C (2000). Requirement for anti-dorsalizing morphogenetic protein in organizer patterning. *Mechanisms of Development* 90: 195– 203. [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(99\)00245-2](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(99)00245-2)
- Reversade, B, De Robertis, EM (2005). Regulation of ADMP and BMP2/4/7 at opposite embryonic poles generates a self-regulating morphogenetic field. *Cell* 123: 1147– 1160. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2292129/>

²⁹ Siehe:

- Garcia- Fernández, J et al. (2007). Organizing chordates with an organizer. *BioEssays* 29: 619– 624. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17563072/>
- Kourakis, MJ, Smith, WC (2005). Did the first chordates organize without the organizer? *Trends in Genetics* 21: 506– 510. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2005.07.002>
- Tung, TC et al. (1962). Experimental studies on the neural induction in amphioxus. *Scientia Sinica* 9: 805– 820.
- Tung, TC et al. (1965). Differentiation of the prospective ectodermal and endodermal cells after transplantation to new surroundings in amphioxus. *Scientia Sinica* 14:1785– 1794.
- Yu, J-K et al. (2007). Axial patterning in cephalochordates and the evolution of the organizer. *Nature* 445: 613– 617. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17237766/>

³⁰ Siehe:

- Imai, K, et al. 2004. “Gene expression profiles of transcription factors and signaling molecules in the ascidian embryo: Towards a comprehensive understanding of gene networks.” *Development* 131: 4047– 4058. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15269171/>
- Lowe, CJ et al. (2006). Dorsoventral patterning in hemichordates: Insights into early chordate evolution. *PLOS Biology*. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16933975/>

Tiergruppe zusammenhängt. Untersuchungen an Hemichordaten zeigen aber, dass die Musterbildung der dorsoventralen Achse durch ein Gleichgewicht zwischen BMP und dessen Antagonisten wie Chordin und Admp gesteuert wird. Im Gegensatz dazu wird die Entwicklung von Nervengewebe bei Hemichordaten nicht durch BMPs unterdrückt, wie dies sowohl bei Chordaten als auch bei Drosophila der Fall ist, was möglicherweise auf das diffuse, statt zentralisierte Nervensystem in Hemichordaten zurückzuführen ist. Dies deutet darauf hin, dass das Zusammenspiel zwischen BMP und ihren Antagonisten ein uraltes Musterbildungssystem darstellt, welches im Organisator der Wirbeltiere sowohl für die Ausbildung der Rücken- und Bauchseite, als auch der Kopf-Schwanz-Achse verwendet wird, die sonst bei Hemichordaten und auch Protostomia getrennt sind. Mittlerweile er härten sich auch Belege, dass bei den Echinodermata eine Art Organisator vorhanden ist, da eine Reihe von Genen, die sonst im Organisator der Wirbeltierembryonen exprimiert werden, sich auch bei Echinodermata finden.³¹

Entwicklung der Chorda³²

Im Chordatenembryo beginnt also die Chorda aufgrund bestimmter Signalkaskaden des Organisators. Während der weiteren Entwicklung entsteht dabei ein längerer dorsaler Stab aus der Mittelline des Embryos.

³¹ Lapraz, F et al. (2015). A deuterostome origin of the Spemann organiser suggested by Nodal and ADMPs functions in echinoderms. *Nature Communications* 6. <https://www.nature.com/articles/ncomms9434>

³² Einige Literatur, die einen Überblick über die phylogenetischen Daten zur Entstehung der Chorda geben:

- Annona, G et al. (2015). EvoDevo 6. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26446368/>
- Cameron, C et al. (2000). Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses and embryological data. *Developmental Biology*, 231(1), 1–12. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10781046/>
- Cleaver, O, Krieg, PA (2001). Notochord patterning of the endoderm. *Development* 234: 1– 12. <https://doi.org/10.1006/dbio.2001.0214>
- Corallo, D et al. (2015). The notochord: structure and functions. *Cell. Mol. Life Sci.* 72, 2989–3008 <https://doi.org/10.1007/s00018-015-1897-z>
- Garcia-Fernández, J, Holland, P (1994). Archetypal organization of the amphioxus Hox gene cluster. *Nature* 370, 563–566. <https://doi.org/10.1038/370563a0>
- Hejnol, A, Lowe, CJ (2014). Stiff or squishy notochord origins? *Current Biology* 24: R1131– R1133. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.059>
- Holland PW, et al. (1992). An amphioxus homeobox gene: sequence conservation, spatial expression during development and insights into vertebrate evolution. *Development*. 116(3):653-61. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1363226/>
- Koop D, Holland LZ. (2008). The basal chordate amphioxus as a simple model for elucidating developmental mechanisms in vertebrates. *Birth Defects Res C Embryo Today*. 84(3):175-87 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18773463/>
- Onai, T et al. (2009). Retinoic acid and Wnt/β- catenin have complementary roles in anterior/posterior patterning embryos of the basal chordate amphioxus. *Developmental Biology* 332: 223– 233. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19497318/>
- Onai, T et al. (2010). Opposing Nodal/Vg1 and BMP signals mediate axial patterning in embryos of the basal chordate amphioxus. *Developmental Biology* 344: 377– 389. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20488174/>
- Putnam, NH (2008). The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature* 453: 1064– 1071. <https://www.nature.com/articles/nature06967>
- Stemple, DL (2005). Structure and function of the notochord: an essential organ for chordate development. *Development*, 132(11), 2503–2512. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15890825/>
- Satoh, N et al. (2014). Chordate evolution and the three-phylum system. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1794), 20141729. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25232138/>

Die Bildung der Chorda definiert die Achsen des Embryos radikal neu und bestimmt durch ihre Signalkaskaden nicht nur die Kopf-Schwanz-Richtung, sondern auch die Dorsoventral-Achse, also die Rücken- und Bauchseite und die Position des darüber liegenden Zentralnervensystems. Außerdem trägt sie auch zur Spezifizierung der Links-Rechts-Asymmetrie bei und ist überraschenderweise auch an der Entwicklung des Herzens und der Aorta sowie an Entoderm-Derivaten wie Leber und Bauchspeicheldrüse beteiligt. Insbesondere Untersuchungen am Zebrafisch (*Danio rerio*) haben die Gene identifiziert, ohne die dieser Prozess nicht stattfinden kann.³³

Während bei frühen Chordaten wie dem Lanzettfischchen die Chorda während des gesamten Lebens vorhanden ist, ist sie bei den meisten Wirbeltieren nur embryonal angelegt und wird später durch eine Wirbelsäule ersetzt. Bevor sie verschwindet, fungiert sie jedoch als Quelle für Sonic-Hedgehog- und BMP-Antagonisten, die zur Musterbildung der darüber liegenden Neuralplatte beitragen. Das Chordagewebe ähnelt dem Knorpel. Der wesentliche Unterschied besteht jedoch darin, dass Knorpel viele seiner strukturellen Eigenschaften aus der von seinen Zellen sekretierten extrazellulären Matrix bezieht, während in der Chorda die für eine solche Matrix charakteristischen Substanzen in den Vakuolen ihrer Bestandteile gespeichert sind.

Die Chorda, die durch jeden Wirbel verläuft, exprimiert Kollagen Typ X, bevor sie verknöchert. Das Chordagewebe zwischen den Wirbeln exprimiert kein Kollagen Typ X und wird daher nicht zu Knochen. Stattdessen bildet es die Nuclei pulposi, gelatinöse Gewebeklumpen in der Mitte der Bandscheiben.

Eine der wichtigsten Transkriptionsfaktoren bei der Bildung der Chorda ist Brachyury (T).³⁴ Mutationen in Brachyury führen zu fehlender oder deformierter Chorda.

³³ Siehe:

- Amacher, SL, Kimmel, CB (1998). Promoting notochord fate and repressing muscle development in zebrafish axial mesoderm." Development 125: 1397– 1406. <https://doi.org/10.1242/dev.125.8.1397>
- Fekany, K et al. (1999). The zebrafish bozozok locus encodes Dharma, a homeodomain protein essential for induction of gastrula organizer and dorsoanterior embryonic structures. Development 128: 1427– 1438. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10068636/>
- Fouquet, B et al. (1997). Vessel patterning in the embryo of the zebrafish: Guidance by notochord. Developmental Biology 183: 37– 48. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9119113/>
- Stemple, DL et al. (1996). Mutations affecting development of the notochord in zebrafish. Development 123: 117– 128. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9007234/>
- Sumoy, L et al. (1997). A role for notochord in axial vascular development revealed by analysis of phenotype and the expression of VEGR- 2 in zebrafish flh and ntl mutant embryos. Mechanisms of Development 63: 15– 27. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9178253/>

³⁴ Siehe:

- Herrmann, BG (1991). Expression pattern of the Brachyury gene in wholemount TWIs/TWIs mutant embryos. Development 113: 913– 917. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1821859/>
- Herrmann, BG et al. (1990). Cloning of the T gene required in mesoderm formation in the mouse. Nature 343: 617– 622. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2154694/>
- Schifferl, D et al. (2023). Genome-wide identification of notochord enhancers comprising the regulatory landscape of the brachyury locus in mouse. Development 150(22). <https://doi.org/10.1242/dev.202111>
- Technau, U (2001). Brachyury, the blastopore and the evolution of the mesoderm. BioEssays 23: 788– 794. <https://doi.org/10.1002/bies.1114>
- Wang, F et al. (2018). The embryonic and evolutionary boundaries between notochord and cartilage: A new look at nucleus pulposus-specific markers. Osteoarthritis and Cartilage, 26 (10), 1274–1282. [https://www.oarsjournal.com/article/S1063-4584\(18\)31329-3/fulltext](https://www.oarsjournal.com/article/S1063-4584(18)31329-3/fulltext)
- Wilkinson, DG et al. (1990). Expression pattern of the mouse T gene and its role in mesoderm formation. Nature 343: 657– 659. <https://www.nature.com/articles/343657a0>

Brachyury kommt aus dem Griechischen und bedeutet „kurzer Schwanz“. Das Gen ist auch als T bekannt – kurz für „tail“.

Brachyury ist kein Einzelfall – es ist das Mitglied einer ganzen Familie von Transkriptionsfaktoren, die zusammen als T-Box-Gene (Tbx-Gene) bezeichnet werden.³⁵ Homologe von Brachyury wurden bisher in allen untersuchten mehrzelligen Tieren gefunden, einschließlich solcher ohne Chorda oder sogar Mesoderm, wie Placozoa, Nesseltieren und Rippenquallen, sowie in Protisten, die als nahe Verwandte der Metazoa gelten, wie der zu den Filasterea zählenden Art *Capsaspora owczarzaki* und einem Pilz, *Spizellomyces punctatus*. Nur Pflanzen scheinen ohne Brachyury zu sein, was auf einen Ursprung in den gemeinsamen Vorfahren der Opisthokonta hindeutet. Bei Rippenquallen (*Mnemiopsis leidyi*), Seeanemonen (*Nematostella vectensis*), Seeigeln (*Lytechinus variegatus*) und Hemichordaten (*Ptychodera flava*) wird dieses Brachyury vornehmlich im Blastoporus exprimiert und ist an der Regulierung der Zelladhäsion und Zellbewegungen beteiligt. Anders als bei der Chorda der Chordaten wird dieses Gen bei Hemichordaten jedoch nicht in ihrem Stomachord exprimiert, was für eine konvergente Entwicklung beider Strukturen spricht. Bei Insekten ist das Gen an der Bildung des Mittel- und Hinterdarms beteiligt, was an seine Rolle bei der Entwicklung von Leber und Bauchspeicheldrüse bei Mäusen erinnert.³⁶

³⁵ Papaioannou, VE, Silver, LM (1998). The T- box gene family. Bio-Essays 20: 9– 19.

[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(199801\)20:1%3C9::AID-BIES4%3E3.0.CO;2-Q](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(199801)20:1%3C9::AID-BIES4%3E3.0.CO;2-Q)

³⁶ Siehe:

- Bassham, S, Postlethwait, J (2000). Brachyury (T) expression in embryos of a larvacean urochordate, Oikopleura dioica, and the ancestral role of T. Developmental Biology 220: 322– 332.
<https://doi.org/10.1006/dbio.2000.9647>
- Corbo, JC et al. (1997). Characterization of notochord-specific enhancer from the Brachyury promoter region of the ascidian, Ciona intestinalis. Development 124: 589– 602.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9043074/>
- Gross, JM, McClay, DR (2001). The role of Brachyury (T) during gastrulation movements in the sea urchin Lytechinus variegatus. Developmental Biology 239: 132– 147.
<https://doi.org/10.1006/dbio.2001.0426>
- Holland, PWH et al. (1995). Conservation of Brachyury (T) genes in amphioxus and vertebrates: Developmental and evolutionary implications. Development 121: 4283– 4291.
<https://doi.org/10.1242/dev.121.12.4283>
- Kispert, A et al. (1994). Homologs of the mouse Brachyury gene are involved in the specification of posterior terminal structures in Drosophila, Tribolium, and Locusta.” Genes and Development 8: 2137– 2150. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/7958884/>
- Kumano, G, Nishida, H (2007). Ascidian embryonic development: An emerging model system for the study of cell fate specification in chordates. Developmental Dynamics 236: 1732– 1747.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17366575/>
- Lemaire, P (2009). Unfolding a chordate developmental program, one cell at a time: Invariant cell lineages, short-range inductions and evolutionary plasticity in ascidians. Developmental Biology 332: 48– 60. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2009.05.540>
- Nibu, Y et al. (2013). From notochord formation to hereditary chordoma: The many roles of Brachyury. Biomed Research International. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23662285/>
- Scholz, CB, Technau, U (2003). The ancestral role of Brachyury: Expression of NemBra1 in the basal cnidarian Nematostella vectensis (Anthozoa). Development Genes and Evolution 212: 563– 570.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12536320/>
- Singer, JB et al. (1996). Drosophila brachyenteron regulates gene activity and morphogenesis in the gut. Development 122: 3707– 3718. <https://doi.org/10.1242/dev.122.12.3707>
- Tagawa, K et al. (1998). Novel pattern of Brachyury gene expression in hemichordate embryos. Mechanisms of Development 75: 139– 143. [https://doi.org/10.1016/S0925-4773\(98\)00078-1](https://doi.org/10.1016/S0925-4773(98)00078-1)
- Yamada, A et al, (2010). Highly conserved functions of the Brachyury gene on morphogenetic movements: Insight from the early- diverging phylum Ctenophora. Developmental Biology 339: 212– 222. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2009.12.019>

In späteren Embryonalstadien sowohl bei Stachelhäutern als auch bei Hemichordaten wird Brachyury unterschiedlich in den Coelomen exprimiert, was auf eine ursprüngliche Rolle bei der Spezifizierung des Vorderdarms und insbesondere des Hinterdarms bei Deuterostomiern hindeutet.³⁷

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass Brachyury eine ursprüngliche Rolle bei der Steuerung der Zelladhäsion und -bewegung zu spielen scheint. Im Laufe der Evolution der Metazoa konzentrierte sich seine Expression um den Blastoporus, von wo aus es während der Gastrulation die Musterbildung des Mesoderms, insbesondere in den hinteren Teilen des Tieres, sowie Teile des Endoderms steuern konnte. Der Blastoporus ist natürlich der Ort, an dem sich der Organisator der Wirbeltiere befindet, und in diesem Zusammenhang half Brachyury dabei, die charakteristische zelluläre Choreografie zu steuern, die bei Wirbeltieren und anderen Chordaten erforderlich ist, um die Chorda zu bilden. Obwohl die Chorda ein charakteristisches Merkmal der Chordaten ist, lassen sich klare Vorläufer hinsichtlich ihrer Bildung und Funktion erkennen.

Die Bewegung wird vom Nervensystem gesteuert, diese konzentriert sich, um lange Wege zu vermeiden, in der Nähe der dorsalen Muskelblöcke; das Neuralrohr entsteht. Das Neuralrohr ist die embryonale Anlage des späteren Zentralnervensystems und geht primär durch Einsenkung und Abfaltung des Neuroektoderms aus dem Ektoderm hervor. Diesen Prozess bezeichnet man als Neurulation und beginnt im Anschluss an die Gastrulation mit der Ausbildung der Neuralplatte. Diese ist als Verdickung des Ektoderms erkennbar. Hervorgerufen werden diese und weitere Änderungen durch den Einfluss besonderer Signalstoffe der Chorda. Hierzu gehören Signalproteine wie Chordin, Noggin, und Follistatin. Sie unterdrücken die Entwicklung zum Oberflächenepithel, ermöglichen den Zugriff auf Entwicklungsgene für Nervengewebe und schaffen im Zusammenwirken mit Wachstumsfaktoren auch regionale Differenzierungen. Durch die Nähe zur Chorda wird das Neuralrohr zusätzlich noch vor Formveränderung geschützt.

Einige neuere Arbeiten deuten auf einen Zusammenhang zwischen der Chorda und einer mesodermalen Mittellinienstruktur im Ringelwurm *Platynereis* hin, die als Axochord bezeichnet wird.³⁸ Dies geht auf Arbeiten zum Homolog des Brachyurins in

-
- Yasuo, H, Satoh, N (1993). Function of vertebrate T gene. Nature 364: 582– 583. <https://www.nature.com/articles/364582b0>
 - Yasuo, H, Satoh, N (1994). An ascidian homolog of the mouse Brachyury (T) gene is expressed exclusively in notochord cells at the fate restricted stage. Development, Growth and Differentiation 36: 9– 18. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37281858/>
 - Yasuo, H, Satoh, N (1998). Conservation of the developmental role of Brachyury in notochord formation in a urochordate, the ascidian *Halocynthia roretzi*. Developmental Biology 200: 158– 170. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9705224/>

³⁷ Siehe:

- Peterson, KJ et al. (1999). Expression pattern of Brachyury and Not in the sea urchin: Comparative implications for the origins of mesoderm in the basal deuterostomes. Developmental Biology 207: 419– 431. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10068473/>
- Peterson, KJ et al. (1999). A comparative molecular approach to mesodermal patterning in basal deuterostomes: The expression pattern of Brachyury in the enteropneust hemichordate *Ptychodera flava*. Development 126: 85– 95. <https://doi.org/10.1242/dev.126.1.85>

³⁸ Siehe:

Platynereis zurück, die darauf hindeuten, dass der gemeinsame Vorfahr der Protostomier und Deuterostomier einen dreiteiligen, röhrenförmigen Darm mit unterschiedlichem Mund und Anus hatte. Während es wahrscheinlich ist, dass alle Metazoen einige Ähnlichkeiten in der Expression und sogar in der Funktion von Brachyury aufweisen, ist es wahrscheinlicher, dass der Axochord und die Chorda unabhängige Ausdrucksformen der Entwicklung einer mesodermalen Mittellinienstruktur darstellen, an der Brachyury beteiligt ist.

Somitogenese

Aus dem paraxialen Mesoderm, das beidseits der Chorda liegt, entstehen beim Embryo paarige Segmente: die Somiten. Bei Wirbeltieren entstehen hier u. a. die Wirbel und weitere Abschnitte des Rumpfes. Sie bilden sich nacheinander von vorne nach hinten, während der Embryo verlängert wird. Der hintere Embryobereich, die sogenannte Schwanzknospe, bleibt dabei das zentrale Organisationszentrum: Dort wächst ständig neues präsomitische Mesoderm nach, während sich am vorderen Ende regelmäßig neue Somiten abtrennen. Dieses Gleichgewicht hält an, bis die artspezifische Anzahl an Somiten erreicht ist.

Der Prozess folgt einem präzisen, rhythmischen Mechanismus, dem „Uhr- und Wellenfront-Modell“.³⁹ Eine molekulare „Uhr“ im präsomitischen Mesoderm lässt die Genaktivität einzelner Zellen oszillieren, während aus der Schwanzknospe ein Signal mit begrenzter Reichweite nach vorne wirkt. Sobald Zellen aus diesem Einflussbereich herauswachsen, „friert“ ihr Oszillationszustand ein – an dieser Grenze entsteht ein neuer Somit. So erklärt sich sowohl die Stabilität der Somitenzahl innerhalb einer Art als auch die enorme Vielfalt zwischen Arten: Schlangen besitzen eine sehr schnell tickende Segmentierungsuhr und bilden daher deutlich mehr, aber kleinere Somiten. Bei Mäusen entsteht alle zwei Stunden ein Somitenpaar, beim Menschen alle vier bis fünf Stunden.⁴⁰

-
- Arendt, D et al. (2001). Evolution of the bilaterian larval foregut. Nature 409: 81– 85. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11343117/>
 - Hejnol, A, Lowe, CJ (2014). Stiff or squishy notochord origins? Current Biology 24: R1131– R1133. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.059>
 - Lauri, A., et al. (2014). Development of the annelid axochord: Insights into notochord evolution. Science 345: 1365– 1368. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25214631/>

³⁹ Siehe:

- Cooke, J, Zeeman, EC (1976). A clock and wavefront model for control of the number of repeated structures during animal morphogenesis. Journal of Theoretical Biology 58: 455– 476 [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(76\)80131-2](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(76)80131-2)
- Dequéant, M-L, Pourquié, O, (2008). Segmental patterning of the vertebrate embryonic axis. Nature Reviews Genetics 9: 370– 382. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18414404/>
- Maroto, M, Bone, RA, Dale, K (2012). Somitogenesis. Development 139: 2453– 2456. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22736241/>
- Onai, T et al. (2015). On the origin of vertebrate somites. Zoological Letters 1:33. <https://doi.org/10.1186/s40851-015-0033-0>

⁴⁰ Siehe:

- Gomez, C, et al. (2008). Control of segment number in vertebrate embryos. Nature 454: 335– 339. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18563087/>

Drei Signalwege steuern die Segmentierung: Notch, Wnt und FGF. Besonders wichtig sind HES-Gene wie HES7, deren Aktivität durch negative Rückkopplung rhythmisch an- und abschwillt.⁴¹

Die Wellenfront entsteht aus entgegengesetzten Konzentrationsgradienten: FGF- und Wnt-Signale sind hinten stark und nach vorne hin schwächer, während Retinsäure vorn hoch und hinten niedrig konzentriert ist. Retinsäure sorgt außerdem dafür, dass Somiten links und rechts des Körpers symmetrisch entstehen – im Gegensatz zu asymmetrischen Organen wie Herz und Darm.

Nach der Abspaltung aktiviert jeder Somit ein Entwicklungsprogramm, das ihn in einen vorderen und hinteren Abschnitt gliedert. Neuralleistenzellen und Nervenaxone dringen in die vorderen Teile der Somiten und steuern die Bildung der Wirbel. Die Wirbel entstehen aus der Fusion des hinteren Teils eines Somiten mit dem vorderen Teil des dahinterliegenden Somiten.

Reife Somiten gliedern sich außerdem dorsoventral in Dermatom, Myotom und Sklerotom. Der Dermatom bildet die Dermis des Rückens, das Myotom die segmentale Rumpfmuskulatur und das Sklerotom die Wirbel. Ihre genaue Identität wird durch Hox-Gene bestimmt, die festlegen, welcher Wirbeltyp oder Muskelabschnitt später entsteht.

Auch beim Lanzettfischchen gibt es Somiten, die viele molekulare Gemeinsamkeiten mit denen der Wirbeltiere haben – weshalb sie als homolog gelten. Dennoch existieren einige Unterschiede: Somiten reichen dort bis zur Kopfspitze, da Lanzettfischchen keinen Kopf haben, die Somiten an der linken Seite sind gegenüber der rechten nach vorne versetzt und eine echte Wellenfront scheint zu fehlen.⁴² Manteltiere hingegen

⁴¹ Zur genetischen Regulation und Prozessen bei der Somitogenese siehe:

- Bessho Y, et al. (2003). Periodic repression by the bHLH factor Hes7 is an essential mechanism for the somite segmentation clock. *Genes & Development*. 17 (12): 1451–6. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC196074/>
- Dequéant, M-L, Pourquié, O, (2008). Segmental patterning of the vertebrate embryonic axis. *Nature Reviews Genetics* 9: 370– 382. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18414404/>
- Fujimuro T, et al. (2014). Hes7 3'UTR is required for somite segmentation function. *Scientific Reports*. 4 (1): 6462. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4173035/>
- Harima Y et al. (2013). Accelerating the tempo of the segmentation clock by reducing the number of introns in the Hes7 gene. *Cell Reports*. 3 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2012.11.012>
- Hirata H et al. (2004). Instability of Hes7 protein is crucial for the somite segmentation clock. *Nature Genetics*. 36 (7): 750–4. <https://www.nature.com/articles/ng1372>
- Hornstein, E, Tabin, CJ (2005). Asymmetrical threat averted. *Nature* 435: 155– 156. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15889074/>
- Hubaud, A, Pourquié, O (2014). Signalling dynamics in vertebrate segmentation. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 15: 709– 721. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25335437/>
- Maroto M et al. (2012). Somitogenesis. *Development*. 139 (14): 2453–2456. <https://doi.org/10.1242/dev.069310>
- Wellik, DM (2007). Hox patterning of the vertebral axial skeleton. *Developmental Dynamics* 236: 2454– 2463. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17685480/>

⁴² Siehe:

- Beaster-Jones, L et al. (2008). Expression of somite segmentation genes in amphioxus: A clock without a wavefront? *Development Genes and Evolution* 218: 599– 611. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18949486/>
- Bertrand, S et al. (2011). Amphioxus FGF signaling predicts the acquisition of vertebrate morphological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 9180– 9165. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21571634/>
- Bertrand, S et al. (2015). Evolution of the role of RA and FGF signals in the control of somitogenesis in chordates. *PLOS ONE* 10: e136587. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26371756/>

haben ihre Segmentierung weitgehend verloren⁴³: Ihre Larvenmuskulatur entsteht ohne Somitenbildung direkt aus frühen Muskelzellen – eine Folge ihrer spezialisierten Entwicklung. Das zeigt, dass Somiten im gemeinsamen Vorfahren der Chordaten vorhanden waren, aber in einzelnen Linien reduziert oder umgebaut wurden. Der Uhr- und Wellenfrontmechanismus dürfte dabei eine einzigartige Innovation der Wirbeltiere zu sein.

Outro

Wenn wir die frühesten Chordaten betrachten, so erkennen wir uns schon ein wenig wieder, denn die Chorda ist wohl die wichtigste Struktur, die den Körper dieser Tiergruppe bestimmt. Doch irgendwie sind wir auf halber Strecke stehen geblieben: wir haben zwar einen festen Stab im Rücken, doch ist er noch im Wesentlichen knorpelig. Die Knochen, allen voran die Wirbel, entstanden erst viel später in der Evolution der Chordaten. Auch wenn wir mit der Ausbildung der Somiten schon das Thema der Entstehung der Wirbelsäule angesprochen haben: Damit dieser entstehen konnte, brauchte es zuerst ein Außenskelett. Richtig: auch die Wirbeltiere fingen mit einem äußeren Panzer an. Doch damit ein solcher Panzer entstehen konnte musste etwas entstehen, was beim Lanzettfischchen ebenfalls fehlt: ein Kopf und natürlich Kiefer. Und darum wird es in der nächsten Episode gehen: wie aus einem kopflosen Wurm mit einem Stab im Rücken, ein Wirbeltier mit Kopf und Knochen entstehen konnte.

Damit ihr euren Kopf zum Denken und nicht nur als Hutständer verwendet, abonniert den Kanal und bleibt auf dem Laufenden.

-
- Mazet, F, Shimeld, SM (2003). Characterisation of an amphioxus Fringe gene and the evolution of the vertebrate segmentation clock. *Development Genes and Evolution* 213: 505– 509. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00427-003-0351-7>
 - Schubert, M et al. (2001). Three amphioxus Wnt genes (AmphiWnt3, AmphiWnt5, and AmphiWnt6) associated with the tail bud: The evolution of somitogenesis in chordates. *Developmental Biology* 240: 262–273 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11784062/>

⁴³ Passamaneck, Y et al. (2007). Dynamic and polarized muscle cell behaviors accompany tail morphogenesis in the ascidian *Ciona intestinalis*. *PLOS ONE* 2: e714. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17684560/>