

Die Entstehung des Wirbeltierkopfes (von LUCA bis Eva Teil 10)

Intro

Stell dir vor: Vor 500 Millionen Jahren schwimmt ein kleines, unscheinbares Tier durch die Meere – ohne Schädel, ohne Kiefer, ohne Augen, die diesen Namen verdienen. Und doch: In seinem Inneren entsteht der Bauplan für etwas Großes. Genau hier, in diesem unscheinbaren Vorfahren, liegt der Ursprung dessen, was wir heute Kopf nennen – mit Gehirn, Sinnesorganen, Kiefern und all den Strukturen, die unsere Gesichter ausmachen. Aber wie konnte ein Kopf aus einem Tier entstehen, was kopflos durch die Gegend schwamm? In diesem Video werfen wir einen Blick zurück auf die Evolution des Wirbeltierkopfes. Schaut auch in die Beschreibung für weitere Literaturhinweise und nutzt euren Kopf für coole Kommentare mit Rückgrat und Hirnschmalz. Los geht's.

Cephalochordata

Rekapitulieren wir kurz unsere letzte Episode¹: Innerhalb der Bilateria gehören wir zu den Deuterostomia, die sich wiederum in zwei Hauptgruppen teilen: Ambulacraria und Chordata. Zu den Ambulacraria gehören sie Echinodermata (Seesterne, Seeigel und ihre Verwandten), sowie die Hemichordaten. Auch wenn diese Tiere kaum so aussehen, als wären sie mit uns verwandt, gibt es doch eine Reihe entwicklungsbiologische und genetische Daten, die wir in der letzten Episode behandelt haben, die auf eine tiefer gehende Verwandtschaft schließen. Die Chordaten haben als definierendes Merkmal die Chorda dorsalis, eine Bindegewebsschicht auf der Rückenseite der Tiere, die als Kraftüberträger bei der horizontalen Schlangelbewegung fungiert und für eine Längenkonstanz sorgt. Aber die Bedeutung der Chorda geht noch viel weiter, denn sie spielt bei der Musterbildung des Embryos, vor allem bei den Körperachsen und der anschließenden Differenzierung der Gewebe eine entscheidende Rolle.

Die Chordaten werden in drei Gruppen unterteilt: die Cephalochordaten, die Urochordaten und die Vertebrata. Die Vertebrata sind die eigentlichen Wirbeltiere und bei der Benennung dieser Gruppe ist auch eine alternative Bezeichnung üblich: Craniota, oder Schädeltiere. Lanzettfischchen (Cephalochordata) und Manteltiere

¹ siehe das vorherige Kapitel: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/>, als Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

(Tunicata), besitzen zwar einfache Kopfstrukturen, aber keinen echten Schädel. Erst mit den Craniota, und innerhalb dieser schon mit den Agnatha, also die kieferlosen Wirbeltiere, erscheint ein echter Kopf mit Gehirnkapsel, Sinnesorganen und differenzierterem Gesichtsschädel. Innerhalb eines Zweiges der Craniota, nämlich den Gnathostomata, bildete sich auch aus den vorderen Kiemenbögen ein beweglicher Kiefer. Der Kopf der Wirbeltiere stellt also eine komplexe anatomische Struktur dar, die zentrale Sinnesorgane, das Gehirn, Nahrungsaufnahme- und Atmungsstrukturen sowie ein hochspezialisiertes Skelettsystem umfasst. Seine Entstehung ist ein Schlüsselement in der Evolution der Chordaten und insbesondere der Cranioten.

Entstehung des Kopfes – Konstruktionsmorphologische Überlegungen

Der wesentliche Unterschied zwischen Lanzettfischchen und den Cranioten ist also das Vorhandensein des Kopfes. Für dessen Entstehung gibt auch der Schlägelantrieb entscheidende Hinweise, da es besonders günstig ist, wenn der vordere Teil des Körpers bei Schlägelbewegungen ruhig gehalten wird.² Wie kann diese Ruhigstellung ermöglicht werden? Durch die Entstehung des Kiemendarms mit den härteren Kiemenbögen und dazwischenliegenden Kiemenspalten. Die Entstehung der Kiemenspalten kann aus allmählich entstandenen Mundbuchten erklärt werden, die den Abfluss des ausgefilterten Wassers erleichtern. Bei der Vertiefung dieser Buchten brachten Streben die nötige Verfestigung, was die Ausbildung von Kiemenbögen nach sich zog. So gab es ruhig gestellte Bereiche, die die Ausbildung einer solchen festen Struktur ermöglichen. Die Kiemenwand dieser frühen Chordaten war noch bewegungslos und das Durchströmen des Wassers wurde durch Cilien gewährleistet. Erst bei den Wirbeltieren treten Kiemen-Muskeln auf.

² Siehe hierzu auch die konstruktionsmorphologischen Arbeiten, die im vorherigen Kapitel behandelt wurden, nachzulesen unter: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/>, als Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

Zur Entstehung des Kopfes, siehe vor allem:

- Gudo, M (2007): Die Evolution der Tiere. Querschnitte Materialien für Unterrichtsvorbereitung und Selbststudium. Frankfurt a. M.
- Gudo, M (2008): Die Evolution der schwimmenden Vierfüßer - Parallelentwicklungen für die Fortbewegung im Wasser. 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, WF (1969): Die Entstehung des Vertebraten-Kopfes, ein phylogenetisches Modell. Senckenbergiana biol. 50 (5/6): 433 - 471, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1973): Die Entstehung der Augen in der Embryonalentwicklung und in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Natur und Museum 103 (5): 154 - 161, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1977): Die Entstehung des Konstruktionsplans der Wirbeltiere. MNU 4, 207 – 215
- Gutmann, WF (1997): Chordaten-Konstruktionen und ihre Evolution. Von der Kiemenreuse zum zahnbesetzten Kieferapparat. In: Alt, W. K. & Türp, J. C. (eds) Die Evolution der Zähne - Phylogenie, Ontogenie, Variation. Quintessenzverlag, Berlin, pp 363-389.

Durch die Nähe zur Chorda wird das Neuralrohr, welches oberhalb der Chorda liegt, zusätzlich vor Formveränderung geschützt. Nachdem das Neuralrohr ausgebildet war, konnte auch ein Flossensaum entstehen, der den Körper weiterhin stabilisierte und die Schlägelbewegung erleichterte. Dies ist besonders wichtig, da die Körperachse der frühen Chordaten nicht geeignet ist, die Schlägelung strikt auf die horizontale Ebene festzulegen. Der Flossensaum liegt dorsal und ventral parallel zur Chorda. Er ist zugfest und über ein Kollagenfaser-System mit der Chorda verbunden. So kann die Schlägelung auf horizontaler Ebene gehalten werden.

Da sich der Organismus in seiner Umwelt bewegt, nach Nahrung sucht und Gefahren ausweicht, muss er Informationen von außen wahrnehmen und darauf reagieren. Dies geschieht über Sinnesorgane. Im vorderen Bereich entsteht zuerst das olfaktorische Sinnesorgan, die Nase, zur chemischen Kontrolle des Wassers. Als Ausstülpungen des Neuralrohrs entstehen zunächst die dermalen, also in der Haut gelegenen, Augen. Durch die Vergrößerung des Körpers und der Undurchsichtigkeit des Rumpfes kamen so die photosensitiven Sinneszellen vom Inneren des Neuralrohrs in die Nähe des Lichts. Eine Verbesserung der Sehleistung erfolgte durch die Ausbildung der Linsen. Die Beweglichkeit der Augen wird durch Augenmuskeln ermöglicht, die Reste der Kopfmyomere darstellen. Neben den Seitenaugen gibt es noch das Dorsalauge, welches zur Orientierung an der hellen Wasseroberfläche dient. Zur Koordination der Sinnesorgane entstand das Gehirn als Vergrößerung des vorderen Abschnitts des Neuralrohrs.

Während der olfaktorische Sinn, also die Nase, wohl ursprünglich zur Nahrungssuche diente, war die Funktion der Seitenäugen Gefahren rechtzeitig zu erkennen. Bei optischen Signalen war es also hilfreich, immer Abwendereaktionen zu fordern. Eine möglichst schnelle Abwendereaktion kann durch eine direkte nervöse Aktivierung erreicht werden, also wenn eine Verbindung mit den Muskeln der Gegenseite erzeugt werden kann. Wenn beispielsweise ein schwimmender Chordat mit dem rechten Auge ein Hindernis oder eine Gefahr wahrnimmt, werden die Muskeln der Gegenseite, in dem Fall links, aktiviert und das Tier kann fliehen. So kam es zur Entstehung der Sehnerven-Überkreuzung, dem Chiasma opticum: der linke Sehnerv (Nervus opticus) aktiviert dabei die rechten Stammuskeln und umgekehrt, was eine schnelle Biegung des Körpers ermöglichte.

Die Evolution des Auges ist ein beliebtes Thema bei Kreationisten, um zu zeigen, dass solche komplexen Organe nicht entstehen können. Wir werden, um eine Überlänge zu vermeiden, uns mit dem Wirbeltierauge tatsächlich in einer späteren Episode befassen. Betrachten wir zunächst einige fossile Vertreter.

Die ersten Cranioten

Von urtümlichen Chordaten wie den kambrischen *Pikaia* und *Yunnanozoon*, sowie den rezenten Lanzettfischchen, ist der nächste Evolutionsschritt ein Chordat mit einem Kopf, aber noch ohne Kiefer und feste Wirbelsäule und wir haben auch hier rezente wie fossile Vertreter.³

Es sind zwei Gruppen lebender kieferloser Wirbeltiere bekannt, Schleimaale und Neunaugen.⁴ Der ursprünglichere der beiden ist der Schleimaal. Seinen Namen verdankt er, weil er große Mengen an Schleim produzieren kann, um Raubtieren zu entkommen. Schleimaale graben sich auf dem Meeresboden ein, schlürfen Würmer auf und zwängen sich in die Körper toter und sterbender Fische, die sie mit ihren scharfen Zähnen von innen heraus auffressen. Schleimaale sind die ursprünglichsten Chordaten, die eine eindeutige Kopfregion mit einem Gehirn, Sinnesorganen (Augen, Nase und Ohren) und einem vollständigen Skelett aus Knorpel, nicht nur aus einer Chorda, aufweisen. Sie haben auch ein Herz mit zwei Kammern und in der Embryologie charakteristische Zellen, die als Neuralleistenzellen bekannt sind und für die Entwicklung von Wirbeltieren von entscheidender Bedeutung sind. Dazu später mehr.

Aber Schleimaalen fehlen fortgeschrittenere Merkmale wie Knochen, rote Blutkörperchen, eine Schilddrüse und viele andere Merkmale, die bei anderen lebenden kieferlosen Wirbeltieren, den Neunaugen, zu finden sind. Obwohl Neunaugen oberflächlich wie Aale aussehen, gehören sie zu den Kieferlosen, den Agnatha. Sie leben als Parasiten, indem sie sich mit ihrem Saugmaul an der Seite eines Fisches festsaugen und mit ihren raspelnden Zähnen die Flüssigkeiten aus ihrem Wirt heraussaugen. Schleimaale und Neunaugen mögen vielleicht nicht unsere Lieblingsverwandten sein, aber sie sind die einzigen heute lebenden kieferlosen Wirbeltiere. Beide sind untereinander näher verwandt als mit den kiefertragenden Wirbeltieren und werden als Cyclostomata bezeichnet.

Die Fossilien zeigen jedoch, dass kieferlose Wirbeltiere eine recht erfolgreiche Zeit hatten. Allgemein werden kieferlose Wirbeltiere als Agnatha bezeichnet und den kiefertragenden, den Gnathostomata gegenübergestellt. Wir können sie bis ins Kambrium zurückverfolgen, wo wir in China Abdrücke von Weichkörpern finden, die

³ Zu *Pikaia* und anderen ursprünglichen Chordaten des Kambriums, sowie zur grundlegenden Morphologie die Lanzettfischchen siehe das vorherige Kapitel: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/> als Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

⁴ Zur Morphologie der Schleimaale und Neunaugen siehe:

- Burda, H et al (2008). Systematische Zoologie. UTB Basics, Kapitel 20: „Basale Craniota“
- Goslow, H (2004). Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer-Verlag. Kapitel 3.1. „Klasse Agnatha (Kieferlose)“
- Kardong, K (2009). Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution; fifth edition. McGrawHill. Kapitel 3 „The Vertrabte Story“.
- Romer, A, Parsons, T (1991). Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Auflage; Paul Parey. Kapitel 3 „Wer ist Wer“ unter den Vertebraten“
- Westheide, W, Rieger, R (2010). Spezielle Zoologie, Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, Spektrum. S. 189 – 210.

Myllorukunmingia und *Haikouichthys* genannt werden. Diese jüngsten Entdeckungen datieren die frühesten Wirbeltiere bis ins frühe Kambrium zurück. Aus dem Burgess-Schiefer ist noch eine dritte Gattung uralter Chordaten bekannt: *Metaspriggina*. Sie hatten einen aalähnlichen Körper, Myomere, einen Flossensaum und eine Kopfregion mit Augen, sowie Kiemenbögen, postanalem Schwanz und Chorda.⁵

Im restlichen Kambrium und im Ordovizium finden sich in den Fossilienfunden von Wirbeltieren vereinzelte Platten aus echtem Knochen und mikroskopisch kleine zahnähnliche Strukturen, die als Conodonten bekannt sind.

Ihre charakteristische und manchmal komplexe Morphologie, ihre schnelle Evolution und ihre weite Verbreitung machen Conodonten für Geologen nützlich, da sie zur Bestimmung der stratigraphischen Abfolge verwendet werden können. Die Identität der Lebewesen, zu denen Conodonten gehören, war jedoch lange Zeit ein Rätsel, bis aus der Karbonzeit Schottlands artikulierte Conodonten im Maul eines ansonsten weichkörperigen, aalartigen Fossils entdeckt wurden. Das Tier, das über Muskelblöcke, eine Schwanzflosse und vorne angeordnete Augenpaare verfügte, war eindeutig mit Chordaten, wenn nicht sogar mit Wirbeltieren verwandt. Seitdem wurden weitere Conodonten in älteren Schichten aus dem Ordovizium gefunden, die mit Weichgewebe assoziiert sind, das auf Augen und Muskeln hindeutet. Die Verwandtschaft mit den Wirbeltieren wird zusätzlich belegt, dass ihre Überreste phosphathaltig sind und eine Mikrostruktur aufweisen, die der von Zahnschmelz sehr ähnlich ist. Auch wenn die genaue Verwandtschaft der Conodonten, also ob sie eher an der Basis der Craniota stehen, oder näher mit den Gnathostomata verwandt sind, ist zwar umstritten, aber ihre Zugehörigkeit zu den Craniota ist sicher.

Tatsächlich gibt es drei Gruppen von Conodonten, die nach zunehmender struktureller und histologischer Komplexität geordnet sind. Die einfachsten sind die Protoconodonten, die nach heutiger Erkenntnis die Stacheln fossiler Chaetognathen, einem Tierstamm innerhalb der Protostomia, angesehen werden und daher nichts mit der Evolution der Wirbeltiere zu tun haben. Die komplexesten sind die Euconodonten, deren Stacheln phosphathaltig sind und dem Zahnschmelz ähnlich sind. Dazwischen liegen die Paraconodonten. Die Paraconodonten zeigen eine abgestufte Ähnlichkeit zu den Euconodonten und es scheint, dass sich letztere aus den ersten entwickelt haben.⁶

⁵ Einen Überblick über die fossilen Agnathen liefern u. a.

- Benton, M (2020; Hrsg). Cowens's History of Life. Wiley Blackwell, 6th edition. Kapitel 7: „Early Vertebrates“
- Benton, M, Harper, D (2020): Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Wiley. Kapitel 11 „Origins and expansion of the metazoans.“
- Prothero, D (2017). Evolution – What the Fossils say and why it matters. Second edition. New York: Columbia University Press, Kapitel 9: „Fish Tales“
- Prothero, D (2021). The Evolving Earth. Oxford University Press, Kapitel 17: „Fishes and basal tetrapods“
- Prothero, D (2022). Vertebrate Evolution. CRC Press, Kapitel 3 „Jawless Fish“
- Oschmann, W (2018). Leben der Vorzeit. Utb. Kapitel 29: „Tunicata, Cephalochordia und basale Vertebrata“

⁶ Zur Phylogenie der Conodonten siehe:

Dann finden wir im frühen Silur,⁷ vor etwa 430 Millionen Jahren, den ersten fast vollständigen gepanzerten kieferlosen Fisch, und diese Gruppe erfuhr im späten Devon eine explosionsartige Diversifizierung. Diese devonische Radiation der Kieferlosen war spektakulär, mit einer Vielzahl von gepanzerten Fischen, die zwar noch keine Kiefer oder ein Knochenskelett hatten, aber dennoch am ganzen Körper mit massiven Deckknochen bedeckt waren; einige hatten große, gebogene Kopfschilder zum Schutz und ein "Kettenhemd" bis zum Schwanz. Keiner von ihnen hatte jedoch eine starke Brust- oder Beckenflosse zum Steuern, wie es bei den meisten modernen Fischen der Fall ist, da ihnen Knochen zur Unterstützung der Flossen fehlten. Stattdessen bedeckte eine Panzerung einen Großteil ihres Körpers. Einige dieser kieferlosen Fische, die Cephalaspiden oder Ostrakodermen, hatten einen großen hufeisenförmigen Kopfschild und filterten offenbar Nahrung aus dem Meeresboden heraus. Die Heterostraci, Thelodonti und Anaspida hingegen hatten einfache schlitzartige Münden und Schwänze, deren Hauptlappen nach unten zeigte, damit sie beim Schwimmen den Kopf oben halten konnten. Diese Fische saugten anscheinend Wasser durch ihr Maul und filterten es durch die Kiemen, wie es viele lebende Fische heute tun. Die Vielfalt der fossil überlieferten Kieferlosen zeigt aber, dass die Gruppe paraphyletisch ist, denn die meisten Ostracodermen sind mit den Gnathostomata näher verwandt als mit anderen Agnathen. Der Fossilbericht zeigt aber, dass wir von den frühen Chordaten eine Reihe von Übergangsformen ableiten können, die den Wirbeltieren immer ähnlicher werden. Fügen wir einem wurmartigen Organismus eine Chorda dorsalis hinzu, erhalten wir Lanzettfischchen oder Formen wie *Pikaia*. Fügen wir den Kopf und die paarigen Flossen hinzu, erhalten wir die frühen kambrischen Formen wie *Haikouichthys*. Wenn wir schließlich den Körper

-
- Donoghue, PCJ et al. (2000). Conodont affinity and chordate phylogeny. Biological Reviews. 75 (2): 191–251. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00045.x>
 - Donoghue, PCJ et al. (2008). The interrelationships of 'complex' conodonts (Vertebrata). Journal of Systematic Palaeontology. 6 (2): 119–153. <https://doi.org/10.1017/S1477201907002234>
 - Miyashita, T et al. (2019). Hagfish from the Cretaceous Tethys Sea and a reconciliation of the morphological–molecular conflict in early vertebrate phylogeny. Proceedings of the National Academy of Sciences. 116 (6): 2146–2151. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC6369785/>
 - Sweet, WC (1988). The Conodonta: morphology, taxonomy, paleoecology and evolutionary history of a long-extinct animal phylum. Oxford University Press,
 - Sweet, WC, Donoghue, PCJ (2001). Conodonts: Past, Present, Future. Journal of Paleontology. 75 (6): 1174–1184. <https://www.jstor.org/stable/1307085>
 - Szaniawski, H (2002). New evidence for the protoconodont origin of chaetognaths. Acta Palaeontologica Polonica. 47(3):405. <https://app.pan.pl/archive/published/app47/app47-405.pdf>
 - Turner, S et al. (2010). False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. Geodiversitas. 32(4):545–594. <https://doi.org/10.5252/g2010n4a1>

⁷ Einen Überblick über die fossilen Agnathen liefern u. a.

- Benton, M (2020; Hrsg). Cowens's History of Life. Wiley Blackwell, 6th edition. Kapitel 7: „Early Vertebrates“
- Benton, M, Harper, D (2020). Introduction to Paleobiology and the Fossil Record. Wiley. Kapitel 11 „Origins and expansion of the metazoans.“
- Prothero, D (2017). Evolution – What the Fossils say and why it matters. Second edition. New York: Columbia University Press, Kapitel 9: „Fish Tales“
- Prothero, D (2021). The Evolving Earth. Oxford University Press, Kapitel 17: „Fishes and basal tetrapods“
- Prothero, D (2022). Vertebrate Evolution. CRC Press, Kapitel 3 „Jawless Fish“
- Oschmann, W (2018). Leben der Vorzeit. Utb. Kapitel 29: „Tunicata, Cephalochordia und basale Vertebrata“

stromlinienförmiger gestalten und Knochenschuppen hinzufügen, erhalten wir einen kieferlosen Fisch.

Soweit der Fossilbericht. Befassen wir uns weiter mit der Entstehung des Kopfes und kommen so zu dem vielleicht faszinierendsten und schwierigsten Problem, das im Mittelpunkt jeder Diskussion über die Ursprünge der Wirbeltiere steht.

Ist der Kopf segmentiert?

In der vorherigen Episode behandelten wir, dass sich im Embryo der Wirbeltiere Segmente, auch als Somiten bezeichnet, bilden. Segmente sind seriell wiederholte Abschnitte, wobei jeder Abschnitt zu einem anderen homolog ist und zusammen eine integrierte Struktur bilden.⁸ Eine Streitfrage ist, ob der Kopf auch aus solchen Somiten entstanden ist oder nicht.⁹

Bei Wirbeltieren und so auch in ihrem Schädel, gibt es tatsächlich drei völlig getrennte Segmentierungssysteme: Zum einen haben wir die schon in der letzten Episode angesprochen Ausbildung der Somiten aus denen u. a. die Wirbel, Rippen und Rumpfmuskulatur hervorgeht.

Das embryonale Hinterhirn (Rhombencephalon) ist in Segmente unterteilt, die man, Rhombomere nennt. Diese beeinflussen die Musterbildung von Neuronen, insbesondere der motorischen Hirnnerven, und tragen zur lateralen Organisation des Kopfes bei. Rhombomere entstehen durch differenzielle Expression von Hox-Genen. Der vordere Teil des Kopfes (Prosencephalon und Mesencephalon) zeigt keine klassische Segmentierung wie die Rhombomere. Die vorderen Bereiche des Kopfes, die als Telencephalon und Diencephalon beschrieben werden, aus denen Großhirn und Zwischenhirn entstehen, spielen andere Regulationsnetzwerke eine Rolle, insbesondere die Aktivität der Gene Otx2 und Pax6.¹⁰

⁸ Siehe hierzu die vorherige Episode: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/>, Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

⁹ Zur Übersicht, siehe:

- Graham, A et al. (2014). What can vertebrates tell us about segmentation? *EvoDevo* 5:24 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25009737/>
- Noden, DM, Trainor, PA (2005). Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations. *Journal of Anatomy* 207: 575– 601. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16313393/>

¹⁰ Siehe:

- Adachi, N, Kuratani, S (2012). Development of the head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*, I: Embryology and morphology of the head cavities and related structures. *Evolution and Development* 14: 234– 256. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23017073/>
- Adachi, N et al. (2012). Development of the head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*, II: Comparison of gene expression between the head mesoderm and somites with reference to the origin of the vertebrate head." *Evolution and Development* 14: 257– 276. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23017074/>
- Beaster-Jones, L et al. (2006). The amphioxus T- box gene, AmphiTbx15/18/22, illuminates the origins of chordate segmentation. *Evolution and Development* 8: 119– 129. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00083.x>
- Herr, A et al. (2003). Expression of mouse Tbx22 supports its role in palatogenesis and glossogenesis. *Developmental Dynamics* 226: 579– 586. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12666195/>

Das dritte Segmentierungssystem, die auch Teile des Kopfes bilden, sind die Kiemenbögen. Sie bestehen aus ektodermalem, endodermalem und mesodermalem Gewebe und sind an der Ausbildung verschiedener Strukturen wie Kiefer, Kiemen, Mittelohrknochen und weitere Kopfelementen beteiligt. Außerdem sind an der Ausbildung Neuralleistenzellen beteiligt. Die Ausbildung der Neuralleiste ist ein Zwischenschritt in der Neurulation eines Embryos und ein Kennzeichen der Entwicklung der Wirbeltiere.¹¹ Die Neuralleiste besteht aus beidseitigen Zellreihen im Bereich der Wülste des embryonalen Neuralrohrs, die sich zusammenschließen. Zellen der Neuralleiste wandern dann an entfernte Stellen im sich entwickelnden Embryo, wo aus ihnen verschiedene Strukturen entstehen. Sie bilden u. a. das knorpelige und knöcherne Skelett des Gesichts, Pigmentzellen, periphere Neuronen und Gliazellen. Die Migration dieser Zellen ist stark durch die Rhombomere-Segmentierung geprägt. Hinzu kommen noch die ektodermalen Plakoden. Das sind verdickte Zellregionen, die sensorische Strukturen (z. B. Linse, Innenohr, Riechorgan) bilden. Sie interagieren mit der Neuralleiste und tragen wesentlich zur Komplexität des Wirbeltierkopfes bei.

Der Grad der Segmentierung von Wirbeltieren als Ganzes hängt vom Zusammenspiel dieser getrennten Systeme ab. Kiemenbögen sind ein uraltes Merkmal, das zumindest in primitiver Form bei allen Deuterostomiern zu finden ist. Somiten sind die Segmente, die sich in den beiden Streifen des paraxialen Mesoderms bilden, die sich neben der Chorda dorsalis im Rumpf von Lanzettfischchen und Wirbeltieren und vermutlich auch bei den Vorfahren der Manteltiere bilden. Rhombomere sind segmentale Unterteilungen des embryonalen Hinterhirns bei Wirbeltieren. Auch wenn diese drei segmentalen Systeme in jedem einzelnen Tier vollständig integriert erscheinen, hat sich jedes einzelne in seinem eigenen evolutionären Kontext entwickelt.

Historisch lassen sich bei der Frage des Ursprungs des Wirbeltierkopfes zwei Schulen ausmachen: die Segmentierungsbefürworter und die Segmentierungsgegner.¹² Nach Ansicht der Segmentierungsbefürworter¹³ haben sich Wirbeltiere aus einem stark

-
- Pani, AM et al. (2012). Ancient deuterostome origins of vertebrate brain signalling centres. *Nature* 483: 289– 294. <https://www.nature.com/articles/nature10838>

¹¹ Übersichts- und Spezialliteratur zur Neuralleiste siehe:

- Bronner, ME, LeDouarin, NM (2012). Development and evolution of the neural crest: an overview. *Developmental Biology*, 366(1), 2–9. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22230617/>
- Escrivà, H et al. (2002). The retinoic acid signaling pathway regulates anterior/posterior patterning in the nerve cord and pharynx of amphioxus, a chordate lacking neural crest. *Development* 129: 2905– 2916. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12050138/>
- Hall, B. K. (2008). The Neural Crest and Neural Crest Cells in Vertebrate Development and Evolution. Springer.
- Kaltschmidt B, et al. (2012). Adult craniofacial stem cells: sources and relation to the neural crest. *Stem Cell Rev.* 8(3):658-71. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22170630/>
- Rodrigues-Da-Silva MA, et al. (2022). The mesenchymal potential of trunk neural crest cells. *Int J Dev Biol.* 66(4-5-6):317-331. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35833524/>
- Sadava, D., et al. (2019): Purves Biologie. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. Kapitel 43.4 „Organe entwickeln sich aus den drei Keimblättern“

¹² Als Überblick siehe:

- Lacalli, TC (2005). Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: Old controversies resolved? *Canadian Journal of Zoology* 83: 216– 224. <https://doi.org/10.1139/z04-162>

¹³ Ausgewählte Literatur der „Segmentierungsbefürworter“:

segmentierten Lebewesen entwickelt und auch der Kopf entstand aus solchen urtümlichen Segmenten. Die segmentierungsorientierte Sichtweise geht auf Naturphilosophen wie Goethe zurück, die sich vorstellten, dass das gesamte Skelett der Wirbeltiere als eine Reihe von mehr oder weniger modifizierten Wirbeln gelesen werden könne. Der Schädel der Wirbeltiere war im Wesentlichen eine Reihe miteinander verschmolzener Wirbel. Andere Vertreter waren Forscher wie Maitland Balfour (1851–1882) und seinen Nachfolgern, insbesondere Edwin Stephen Goodrich (1868–1946), die sich vornehmlich mit der Schädelanatomie der Haie befassten und diese in verschiedene Segmente teilten. So wurden Skelettelemente in den Kiemenbögen als seriell homolog zu den Rippen betrachtet, die Cranialnerven mit Spinalnerven des Rumpfes homologisiert und die „Kopfsomiten“ mit den Somiten des Rumpfes, sodass der gesamte embryonale Kopf aus Segmenten zu bestehen schien. Besonders das Lanzettfischchen war (und ist) ein beliebtes Modell zur Entstehung des Wirbeltierkopfes aus Segmenten.

Die Segmentierungsgegner¹⁴ vertreten hingegen die Auffassung, dass verschiedene Organe und Systeme von Wirbeltieren zwar segmentiert sind, dies jedoch nicht unbedingt etwas über den Gesamtzustand der Wirbeltiervorfahren aussagt, insbesondere wenn diese im Wesentlichen unsegmentiert waren. Ihr Modellorganismus war die weitestgehend unsegmentierte Larve der Manteltiere – nicht nur für die Evolution des Wirbeltierkopfes, sondern der Wirbeltiere überhaupt.

-
- Castro, LC, et al. (2006). A Gbx homeobox gene in amphioxus: Insights into ancestry of the ANTP class and evolution of the midbrain/hindbrain boundary. *Developmental Biology* 295: 40– 51. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16687133/>
 - Goodrich, ES (1930). *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. London: MacMillan.
 - Holland, LZ et al. (2008). Amphioxus and the evolution of head segmentation, *Integrative and Comparative Biology* 48(5):630–646, <https://doi.org/10.1093/icb/icn060>
 - Wicht, H, Lacalli, TC (2005). The nervous system of amphioxus: Structure, development, and evolutionary significance. *Canadian Journal of Zoology* 83: 122– 150 <https://doi.org/10.1139/z04-163>

¹⁴ Ausgewählte Literatur der „Segmentierungsgegner“:

- Adachi, N, Kuratani, S (2012). Development of the head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*, I: Embryology and morphology of the head cavities and related structures. *Evolution and Development* 14: 234– 256. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23017073/>
- Adachi, N et al. (2012). Development of the head and trunk mesoderm in the dogfish, *Scyliorhinus torazame*, II: Comparison of gene expression between the head mesoderm and somites with reference to the origin of the vertebrate head.” *Evolution and Development* 14: 257– 276. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23017074/>
- Gans, C, Northcutt, RG (1983). Neural crest and the origin of vertebrates: A new head. *Science*, 220(4594), 268–273. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17732898/>
- Kuratani, S (2008). Is the vertebrate head segmented? — Evolutionary and developmental considerations. *Integrative and Comparative Biology* 48: 647– 657. <https://doi.org/10.1093/icb/icn015>
- Kuratani, S, Adachi, N (2016). What are head cavities? History of studies on the vertebrate head segmentation. *Zoological Science* 33:213– 228. <https://doi.org/10.2108/zs150181>
- Kuratani, S et al. (2016). Evolution of the vertebrate cranium. *Zoological Science* 33: 229– 238. <https://doi.org/10.2108/zs150187>
- Kuratani, S, Schilling, T (2008). Head segmentation in vertebrates. *Integrative and Comparative Biology* 48: 604– 610. <https://doi.org/10.1093/icb/icn036>
- Onai, T et al. (2014). The evolutionary origin of the vertebrate body plan: The problem of head segmentation. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 15: 21.1– 21.17. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24898038/>
- Onai, T et al. (2015). Ancestral mesodermal reorganization and evolution of the vertebrate head. *Zoological Letters* 1:29. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26605074/>
- Romer, AS (1959). *The Vertebrate Story*. Chicago, London (University of Chicago Press)
- Romer, AS (1972). The vertebrate as a dual animal— somatic and visceral. *Evolutionary Biology* 6: 121– 156. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4684-9063-3_5

Berühmtester Segmentierungsgegner war der Paläontologe Alfred Sherwood Romer (1894–1973). Er interpretierte den Körper der Wirbeltiere als eine Art Verschmelzung zweier völlig getrennter Abschnitte: einem „somatischen“ Teil, bestehend aus dem Zentralnervensystem, dem Achsenkalk und dem somatischen Mesoderm, und einem „viszeralen“ Teil, bestehend aus dem Pharynx und anderen im Wesentlichen endodermalen Strukturen. Die vielleicht extremste antisegmentistische Position der jüngeren Zeit wurde von Carl Gans und Glenn Northcutt (1983) vertreten, die behaupteten, dass der größte Teil des Wirbeltierkopfes im Wesentlichen ein Neomorph ohne Vorläufer sei.

Kopfentstehung: Die Mischung macht

Diese Extrempositionen werden aber in ihrer reinen Form nicht mehr vertreten, da sich in beiden richtigen und falschen Argumenten befinden, sodass aus These und Antithese eine Synthese gebildet werden kann.¹⁵

Wir wissen mittlerweile, dass innerhalb der Chordata die Lanzettfischchen die basalste Gruppe sind.¹⁶ Die von Alfred Romer und anderen Segmentierungsgegnern favorisierten Larven der Manteltiere¹⁷ stehen nicht an der Basis der Chordaten und sind in ihrem Lebenszyklus, insbesondere in ihrer Metamorphose von frei beweglichen Larven hin zu sessilen Organismen, stark spezialisiert. Romer vertrat z. B. die Ansicht, dass alle Chordaten, also auch die Lanzettfischchen, aus einem Organisationsniveau einer Manteltier-Larve abstammen. Durch einen Prozess den man als Neotenie bezeichnet, also den Eintritt der Geschlechtsreife im Larvenzustand ohne Metamorphose, stammen alle Chordaten von solchen „geschlechtsfreien“ Manteltierartigen Larven ab. Neotenie ist ein reales Phänomen und kommt häufig bei Amphibien, z. B. beim Axolotl, vor.¹⁸ Dieser Ursprung der Wirbeltiere kann aber als veraltet gelten, da phylogenetische Analysen die Lanzettfischchen und nicht die Manteltiere an die Basis der Chordaten stellen. Aber schon zu Lebzeiten Romers gab es Kritik an diesem Modell. Unseren konstruktionsmorphologischen Herleitungen des Chordatenbauplans, die wir sukzessive in den letzten Episoden erarbeitet haben, zeigen, dass die Ausgangskonstruktion der Chordaten ein segmentierter, wurmartiger Organismus sein musste, der dem Konstruktionsniveau des Lanzettfischchens entspricht und aus dem sich weitere Organisationsstufen der Chordaten hin zu den Wirbeltieren und Manteltieren herleiten lassen. Dieses ursprüngliche

¹⁵ Siehe:

- Northcutt, RG (2005). The new head hypothesis revisited. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304B(4), 274–297.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jez.b.21063>
- Square T et al. (2017). The origin and diversification of the developmental mechanisms that pattern the vertebrate head skeleton. *Dev Biol.* 15;427(2):219-229. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27884657/>

¹⁶ Cameron CB, et al. (2000). Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 25;97(9):4469-74. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10781046/>

¹⁷ Siehe:

- Romer, AS (1959). *The Vertebrate Story*. Chicago, London (University of Chicago Press)
- Romer, AS (1972). The vertebrate as a dual animal—somatic and visceral. *Evolutionary Biology* 6: 121–156. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4684-9063-3_5

¹⁸ <https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/neotenie/45887>

Konstruktionsniveau erreicht die Manteltierlarve nicht, die weitgehend unsegmentiert ist und es ist schwer herzuleiten, wie sukzessive zusätzliche Segmente bei ihnen entstehen konnten, die die Gesamtkonstruktion – denn auch die Manteltierlarven haben schon ihre Rumpfmuskeln und Chorda – nicht stören.¹⁹

Aber auch wenn Lanzettfischchen wegen ihrer Somiten geeignete Modellorganismen für den Ursprung der Chordaten sind, ist die Herleitung des Schädels der Cranioten aus umgebauten Somiten oder Wirbeln ebenfalls nicht schlüssig. Ihre Somiten sind zwar homolog zu jenen der Wirbeltiere, aber in ihrer Anordnung und Bildung relativ einfach, völlig frei von Schädel, Augen, Ohren und anderen von den Neuralleistenzellen abgeleiteten Hindernissen. Und diese Neuralleistenzellen fehlen bei Lanzettfischchen.²⁰

Es zeigt sich, dass nicht der gesamte Kopf, sondern nur die hintersten Teile des Kopfes große Ähnlichkeiten mit Rumpfsegmenten zeigen, da sie aus den Somiten der embryonalen Rumpfregion entstehen. Der hinterste Teil des Schädels weist daher tatsächlich eine Segmentierung ähnlich der des Rumpfes auf.

Dennoch hat auch der embryonale Kopf segmentale Strukturen, die im adulten, also erwachsenen, Schädel nicht mehr kenntlich sind, z. B. die Gliederung des Neuralrohrs in Rhombomere und des Entoderms in Pharynxtaschen.

Diese primäre Segmentierung hat große Auswirkungen auf nachfolgende Entwicklungsprozesse.²¹ Die Neuralleistenzellen wandern als kompakte Ströme aus,

¹⁹ Siehe:

- Gudo, M, Grasshoff, M (2002). The Origin and Early Evolution of Chordates: The ‚Hydroskelett-Theorie‘ and new insights towards a Metameric Ancestor. *Senckenbergiana lethacea* 82 (1), 325 – 346, Frankfurt a. Main.
- Gutmann, WF (1966). Coelomgliederung, Myomerie und die Frage nach den Vertebraten-Anteizentren. *Z. zool. Syst. Evolutionsf.* 4: 13 – 57
- Gutmann, WF (1967). Die Entstehung des Coeloms und seine phylogenetische Abwandlung im Deuterostomia-Stammbaum. Sonderdruck aus *Zoologischer Anzeiger* 179, Heft ½: 109 – 131
- Gutmann; WF (1984). Warum musste die Chorda in der Körpermitte entstehen? Eine Antwort an R. B. CLARK. *Zool. Jb. Anat.* 111: 485 - 500

²⁰ Siehe hierzu die vorherige Episode: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/>, Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

²¹ Hier eine Reihe ausgewählter Spezialliteratur zur Rolle der Segmentierung, Neuralleistenzellen und Kopfentstehung, die zusammengefasst wird:

- Abitua, PB et al. (2012). Identification of a rudimentary neural crest in a non-vertebrate chordate. *Nature* 492: 104– 107. <https://www.nature.com/articles/nature11589>
- Gostling, NJ, Shimeld, SM (2003). Protochordate Zic genes define primitive somite compartments and highlight molecular changes underlying neural crest evolution. *Evolution and Development* 5: 136– 144. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12622730/>
- Green, SA et al. (2015). Evolution of vertebrates as viewed from the crest. *Nature* 520: 474– 482. <https://www.nature.com/articles/nature14436>
- Graham, A, Smith, A (2001). Patterning the pharyngeal arches. *BioEssays*, 23, 54–61. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11135309/>
- Ivashkin, E, Adameyko, I (2013). Progenitors of the protochordate ocellus as an evolutionary origin of the neural crest. *EvoDevo* 4:12. doi:10.1186/2041- 9139- 4- 12. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23575111/>
- Jandzik, D et al. (2015). Evolution of the new vertebrate head by co-option of an ancient chordate skeletal tissue. *Nature* 518: 534– 537. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25487155/>
- Le Douarin, NM (2012). Piecing together the vertebrate skull. *Development* 139: 4293– 4296. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23132239/>
- Martik, ML, Bronner, ME (2021). Riding the crest to get a head: neural crest evolution in vertebrates. *Nat Rev Neurosci* 22, 616–626. <https://doi.org/10.1038/s41583-021-00503-2>

und die Cranialnerven entwickeln sich segmental. Serial angeordnete Kiemenbögen bilden sich und werden von den verschiedenen Zellpopulationen in einem bestimmten Muster besiedelt. Die in jeden einzelnen Kiemenbogen einwandernden Zellen der Neuralleiste und des paraxialen Mesoderms sowie die Cranialnerven entstammen dabei immer der gleichen axialen Region. Die Segmentierung des embryonalen Kopfes ist also sehr komplex und nicht vergleichbar mit der Segmentierung des Rumpfes, die hauptsächlich durch die Somiten geprägt ist.

Die Somiten des Rumpfes entstehen aus einer Segmentierung des paraaxialen, präsomitischen Mesoderms. Lange Zeit war umstritten, ob auch das paraxiale präsomitische Kopfmesoderm segmentiert ist. Mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops glaubte man, Segmente ähnlich den Somiten im Kopfmesoderm erkannt zu haben. Nachfolgende molekulargenetischen und zellbiologischen Untersuchungen konnten jedoch diese Befunde nicht stützen, sodass eine Segmentierung des paraxialen Kopfmesoderms heute ausgeschlossen wird. Aus diesem Kopfmesoderm entwickelt sich die Branchialmuskulatur (alle Muskeln des Kopfes) und die äußeren Augenmuskeln.

Die vordersten Somiten, obwohl sie Teil des embryonalen Rumpfes sind, tragen allerdings zu verschiedenen Muskeln der Kopf- und Halsregion bei. Dazu gehört die Muskulatur des Nackens (z.B. *M. trapezius*), der Zunge, des Kehlkopfes und des Zwerchfells. Weiterhin bilden somitische Zellen auch die bindegewebigen Ansatzstellen der Muskulatur, während im Kopfbereich diese Aufgabe Zellen der Neuralleiste übernehmen.

Der größte Teil des Kopfes der Craniota ist hingegen eine evolutionäre Neuerung und ist vor allem auf die Neuralleiste zurückzuführen und ihre Fähigkeit, wandernde Zellen zu produzieren und daraus Skelettelemente und die bindegewebigen Anteile der Muskulatur zu bilden. Die Neuralleiste ist ein zentraler Innovationsfaktor der Wirbeltierentwicklung. Sie ist einzigartig unter Chordatieren und unterscheidet Wirbeltiere fundamental von anderen Deuterostomiern wie Manteltieren, Lanzettfischen, Stachelhäutern und Hemichordaten.

Das bedeutet aber nicht, dass die Neuralleiste keine Vorläufer hat. Vielmehr entstehen neue Strukturen häufig durch Modifikationen bestehender

-
- Northcutt RG, Gans C. The genesis of neural crest and epidermal placodes: a reinterpretation of vertebrate origins. *Q Rev Biol.* 1983 Mar;58(1):1-28. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6346380/>
 - Santagati, F, Rijli, F (2003). Cranial neural crest and the building of the vertebrate head. *Nat Rev Neurosci* 4, 806–818. <https://doi.org/10.1038/nrn1221>
 - Trainor, PA, Krumlauf, R. (2000). Patterning the cranial neural crest: Hindbrain segmentation and Hox gene plasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 1, 116–124. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11252774/>
 - Wada, H (2001). Origin and evolution of the neural crest: A hypothetical reconstruction of its evolutionary history. *Development, Growth and Differentiation* 43: 509– 520. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11576168/>
 - Wada H, Makabe K (2006). Genome duplications of early vertebrates as a possible chronicle of the evolutionary history of the neural crest. *Int J Biol Sci.* 2(3):133-41 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16763673/>
 - Yu, JK et al. (2008). Insights from the amphioxus genome on the origin of vertebrate neural crest. *Genome Research* 18: 1127– 1132. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18562679/>

Entwicklungsregulationsprogramme, wodurch bestehende Netzwerke in einen neuen Kontext gestellt werden. Tatsächlich findet sich Neuralleistenvorläufer auch in Nicht-Chordaten und bei den Manteltieren wurde eine Zelllinie (Melanozyten) identifiziert, die den Neuralleistenzellen in Wirbeltieren ähnelt. Sie sind auch in der Lage zu wandern und bilden Pigmentzellen. Dieser Nachweis deutet darauf hin, dass die Produktion von Pigmenten eine ursprüngliche Funktion der Neuralleiste war und dass diese Zellen später bei Wirbeltieren vielfältigere Entwicklungswege eingeschlagen haben.²²

Der evolutiv neue Kopf der Craniota wird durch ein eigenes komplexes Skelett mechanisch gestützt. Zunächst einzeln auftretende Skelettelemente vereinigten sich zu einer weitgehend kompakten mechanisch belastbaren Kopfkapsel (Schädel, Cranium).²³

Die Evolution des Craniums kann aus Embryonalentwicklung, fossilen Belegen, vergleichend anatomischen Befunden und entwicklungsgenetischen Analysen rekonstruiert werden. Drei Komponenten bauen das Kopfskelett auf:

(1) das Neurocranium. Es bildet sich ontogenetisch als knorpelige Schale unter dem Gehirn mit zumindest einer Dachbildung über dem Rückenmarksaustritt. Mundwärts (rostral) verwächst es mit den knorpeligen Nasenkapseln, caudal mit den Ohrkapseln. Auch die Augen werden von Skelettmaterial umhüllt (Sklera), das jedoch nicht mit dem Neurocranium verschmilzt, sondern mit diesem über die äußeren Augenmuskeln beweglich verbunden wird. Drei Materialien tragen zur Bildung bei: die Kopfneuralleiste, das paraxiale Kopfmesoderm und die Somiten.

(2) das Viscerocranium (Splanchnocranium). Es besteht primär aus knorpeligen Spangen, die Mundöffnung und Kiemenspalten stützen. Aus ihnen entstehen bei den Gnathostomata der primäre Kieferbogen und der Zungenapparat (Hyoidskelett), Kiemenbögen und deren Derivate. Das Skelettmaterial stammt hier aus der Kopfneuralleiste. Neuro- und Viscerocranium werden wegen ihrer inneren Lage und

²² Siehe:

- Donoghue, PC et al. (2008). The origin and evolution of the neural crest. *BioEssays*. 30 (6): 530–41. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18478530/>
- Jeffery, WR (2007). Chordate ancestry of the neural crest: New insights from ascidians. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 18: 481– 491. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17509911/>
- Jeffery, WR et al. (2004). Migratory neural crest- like cells form body pigmentation in a urochordate embryo. *Nature* 431: 696– 699. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15470430/>
- Jeffery, WR, et al. (2008). Trunk lateral cells are neural crest- like cells in the ascidian *Ciona intestinalis*: Insights into the ancestry and evolution of the neural crest. *Developmental Biology* 324: 152– 160. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18801357/>
- Sauka-Spengler, T; Bronner-Fraser, M (2006). Development and evolution of the migratory neural crest: a gene regulatory perspective. *Curr Opin Genet Dev*. 13 (4): 360–6. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16793256/>

²³ Zum grundlegenden Aufbau des Wirbeltierkopfes siehe:

- Goslow, H (2004). Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer-Verlag. Kapitel 8 „Kopfskelett“
- Kardong, K (2009). *Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution*; fifth edition. McGrawHill. Kapitel 7 „Skeletal System: The Skull“.
- Romer, A, Parsons, T (1991). *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 5. Auflage; Paul Parey. Kapitel 8 „Der Schädel“
- Westheide, W, Rieger, R (2010). Spezielle Zoologie, Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, Spektrum. S. 34- 52. https://www.researchgate.net/publication/226597828_Kopf

Entstehung auch Endocranum bzw. wegen ihrer knorpeligen Ausformung Chondrocranium genannt.

(3) das Dermatocranum. Deckknochen, die durch direkte Verknöcherung (Ossifikation) im Bindegewebe ohne vorhergehende Knorpelbildung entstehen, bedecken von außen die neuro- und viscerocranialen Elemente und bilden ein knöchernes Schädeldach, die Schädel-Seitenwand und das Gaumendach. Bei den Gnathostomata, den kiefertragenden Cranioten, erlangt es besondere Bedeutung, da seine Mundrand- und Gaumenelemente die Zähne tragen. Das Skelettmaterial stammt größtenteils aus der Kopfneuralleiste, zum kleineren Teil aus paraxialem Kopfmesoderm.

Neuro-, Viscero-, und Dermatocranum verbinden sich zur funktionellen Einheit des Syncraniums, wobei es vielfach zu Verbindungen und Verschmelzungen kommt. Wir werden uns noch des Öfteren mit dem Schädel der Wirbeltiere auseinandersetzen.

Hox-Gene bestimmen die Musterbildung der Kopfregion. Es gibt verschiedene Hox-Gen-Cluster, die auf unterschiedlichen Höhen des Neuralrohrs exprimiert werden. Ihre unterschiedliche Kombination bewirkt, dass die einzelnen Rhombomere ihre eigene Identität bekommen, die auch auf die von ihnen gebildeten Neuralleistenzellen übertragen wird. Für die Ströme der cranialen Neuralleiste bedeutet dies, dass in jedem Strom ein anderer Hox-Gen-Code exprimiert wird. Die Hox-Gen Expression setzt sich nach caudal in den Somiten fort. So exprimieren Neuralleistenzellen des Mandibularbogens (1. Kiemenbogen) keine Hox-Gene, während Zellen des Hyoidbogens (2. Bogen) nur Hoxb-2 exprimieren. Neuralleistenzellen des 3. Bogens exprimieren Hoxb-2 und Hoxb-3, und die Zellen im 4. Bogen zusätzlich auch Hoxb-4. Hox-Gene funktionieren also wie ein kombinatorischer Code, der die Bildung der unterschiedlichen Skelettelemente und Muskeln der einzelnen Kiemenbögen gewährleistet.²⁴

²⁴ Siehe:

- Durston, AJ et al. (2011). Hox collinearity—a new perspective. International Journal of Developmental Biology 55: 899– 908. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22252486/>
- Escrivà, H et al. (2002). Analysis of lamprey and hagfish genes reveals a complex history of gene duplications during early vertebrate evolution. Molecular Biology and Evolution 19: 1440– 1450. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12200472/>
- Noden DM, Trainor PA. (2005). Relations and interactions between cranial mesoderm and neural crest populations. J Anat. 207(5):575-601. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16313393/>
- Schilling, TF, Knight, RD (2001). Origins of anteroposterior patterning and Hox expression in vertebrate embryogenesis. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 356, 1599–1613. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1088539/>

Vom Hautskelett zur Wirbelsäule²⁵

Unsere Wirbelsäule hat ihre Vorläufer in den embryonal angelegten Somiten – ihre Anzahl und Größe wird durch das Uhr- und Wellenfrontmodell bestimmt.²⁶ Doch damit eine Wirbelsäule entstehen bzw. verknöchern kann, muss zuerst ein Kopf und dann ein Außenskelett entstehen! Die Ruhigstellung der Kopfregion durch die Reduktion der Myomere und der Ausbildung der Sinnesorgane führte zu seiner zunehmenden Versteifung, da sich der Kopf an der Schlängelbewegung nicht mehr beteiligte.²⁷ Eine Ruhigstellung des Körpers begünstigt immer Ausbildung harter Körperteile wie Knochen. Zwar entsteht schon eine gewisse Ruhigstellung des Körpers durch die Chordaachse, aber die Verformung des Körpers durch das Muskel-Bindegewebssystem des Rumpfes ist nach allen Seiten möglich und verhindert so die Entstehung von Hartteilen aufgrund der starken Verformungen des Körpers. Hier bietet die Entstehung eines Kopfes den Vorteil, dass der vordere Teil des Körpers ruhiggestellt war und für die Vortriebserzeugung ausfiel. Das führte zu einer weiteren Optimierung des Schlängelantriebs. Der gesamte Kopfabschnitt wurde so zu einer Steuereinrichtung. Der Antrieb verlagerte sich dabei stärker nach hinten in den Schwanzbereich, was zu einer Aufteilung des Flossensaums und zur Ausbildung einer Schwanzflosse führte.

²⁵ Zur allgemeinen Morphologie der Wirbelsäule siehe:

- Goslow, H. (2004). Vergleichende und funktionelle Anatomie der Wirbeltiere. Springer-Verlag. Kapitel 9 „Körperskelett“
- Kardong, K. (2009). Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution; fifth edition. McGrawHill. Kapitel 8 „Skeletal System: The Axial Skeleton“.
- Romer, A., Parsons, T. (1991): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Auflage; Paul Parey. Kapitel 7 „Stützgewebe - Skelett“
- Westheide, W., Rieger, R. (2010): Spezielle Zoologie, Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, Spektrum. S. 53-62.

²⁶ Siehe hierzu die vorherige Episode: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/>, Video: <https://youtu.be/va-OZzFNTOM>

²⁷ Siehe hierfür die konstruktionsmorphologischen Arbeiten der „Frankfurter Evolutionstheorie“, besonders:

- Gudo, M (2007). Die Evolution der Tiere. Querschnitte Materialien für Unterrichtsvorbereitung und Selbststudium. Frankfurt a. M.
- Gudo, M. (2008). Die Evolution der schwimmenden Vierfüßer - Parallelentwicklungen für die Fortbewegung im Wasser. 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, WF (1967). Das Dermalskelett der fossilen "Panzerfische" funktionell und phylogenetisch interpretiert. Senckenbergiana leth. 48: 277 – 283
- Gutmann, WF (1971). Der biomechanische Gehalt der Wurmtheorie. Z. wiss. Zool. Leipzig 182 ¾: 229 – 262
- Gutmann, WF (1975). Das Schuppenhemd der niederen Wirbeltiere und seine mechanische Bedeutung. Natur und Museum 105 (6): 169 - 185
- Gutmann, WF (1977). Die Entstehung des Konstruktionsplans der Wirbeltiere. MNU 4, 207 – 215
- Gutmann, WF (1983). Die Entstehung des Dermalskelettes: Biomechanische Grundbedingungen des fossilen Schuppenpanzers. Senckenbergiana lethaea 64 (2/4): 179 – 197, Frankfurt am Main
- Gutmann, WF (1997). Chordaten-Konstruktionen und ihre Evolution. Von der Kiemenreuse zum zahnbesetzten Kieferapparat. In: Alt, W. K. & Türp, J. C. (eds) Die Evolution der Zähne - Phylogenie, Ontogenie, Variation. Quintessenzverlag, Berlin, pp 363-389.
- Vogel, K, Gutmann, WF (1981). Zur Entstehung von Metazoen-Skeletten an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium. Festschr. Wiss. Ges. J. W. Geothe-Univ. Frankfurt am Main: 517 - 537, Wiesbaden

Der Kopfabschnitt war so weit durch knorpelige Versteifungen ruhiggestellt, dass sich in der Haut Mineralien in das Kollagenfasergerüst einlagern konnten und diese so verknöcherte. Da der Rumpf durch die Beschränkung auf seitliches biegen ruhiggestellt wurde, war es möglich, dass sich auch hier ein knöcherner Schuppenpanzer ausbilden konnte. Da die Chordatenmuskeln in Myomere untergliedert sind und die sie trennenden Myosepten ausschließlich aus Bindegewebe bestehen, wirkt sich dies bei den Bewegungen so aus, dass die Muskeln sich verkürzen und den Querschnitt vergrößern, aber keine Deformationen eintreten. Das Bindegewebe hingegen wird stärker verformt und dort wo die Myosepten auf die Körperoberfläche treffen, ist diese Verformung stärker, als auf den Muskelblöcken. Daher bilden sich die Schuppen entlang der Muskelblöcke und vermeiden die Myospepten, was auch bei der Embryonalentwicklung von Fischen verfolgt werden kann. Erst wenn sich die Epidermisfalten abgliedern, ist eine randliche Vergrößerung der Schuppen möglich und diese können dann überlappen.

Die Versteifung des Körpers verlief vom Kopf auch in Richtung des Rumpfes, es entsteht ein Panzerhemd aus rhomboidförmigen Schuppen, die dachziegelartig angeordnet sind. Innerhalb einer Schuppenreihe ist eine Überschuppung jedoch nicht möglich, da dies für seitliche Schlängelbewegungen ineffizient wäre. Solch eine Panzerung ermöglicht eine effizientere Schlängelbewegung und stabilisiert den hochovalen Querschnitt, der für die Schlängelbewegung am besten geeignet ist. Gleichzeitig werden jedoch weitere Freiheitsgrade in der Bewegung eingebüßt. In der frühen Embryonalentwicklung trägt auch die Aufblähung des vorderen Gehirnabschnittes zur Ruhigstellung der Kopfregion bei, was dort die Anlage von Knochenplatten erlaubt. Eine Nebenfunktion der Schuppen war auch die Ausbildung von Zähnen. Da auch der Kopf von Schuppen belegt war, reichte diese auch bis in die Mundregion, welcher durch Knorpel stabilisiert war. So war schon bei den Agnaten die Möglichkeit gegeben verschiedene Pumpensysteme und Saug- und Fangeinrichtungen zu entwickeln. Dieses Konstruktionsniveau wird ebenfalls bei einer Reihe fossiler Agnathen erreicht.

Dermalskelette finden sich bei urtümlichen Fischen, sowohl den kieferlosen Agnathen als auch den mit Kiefern besetzten frühen Gnathostomen wie den Panzerfischen, die wir in der nächsten Episode kennenlernen werden. Nun haben aber die meisten modernen Fische keine größeren Knochenplatten an der Haut, sondern ein knöchernes Innenskelett, allen voran eine Wirbelsäule und verschiedene Schuppentypen. Haie haben Placoidschuppen und eine knorpelige Wirbelsäule, Flösselhechte, Knochenhechte und Störe haben Ganoidschuppen und eine knöcherne, im Falle der Störe eine knorpelige, Wirbelsäule, Teleostei, zu denen die meisten modernen Fische gehören, haben Elasmoidschuppen und ein Knochenskelett und die Fleischflosser, also die Vorfahren der Landwirbeltiere Cosmoideschuppen mit Knochenskelett. Es kam also zu einer Reduktion des Dermalskeletts zugunsten eines Innenskeletts, aber warum? Hier geht es nach demselben Prinzip, dass Körpergewebe, welches ruhig gehalten wird, sich umbaut. Die Kräfte, die zum Schuppenhemd der Panzerfische geführt haben und nun im Inneren des Körpers

wirken, bewirken, dass Knochen und Knorpel entstehen, weil die äußere Stabilisierung dazu führte, dass innere Teile, besonders im Bereich der Chorda, immer weniger verformt wurden. So entstand um die Chorda herum die Wirbelsäule und zwischen den Muskelblöcken die Rippen, in der Kopfregion schließlich der Schädel. Das Dermalskelett war also die Voraussetzung dafür, dass innere Skelettversteifungen auftraten.

Die Ausbildung einer Wirbelsäule führt auch zu Veränderungen im Muskelsystem der frühen Wirbeltiere. In einem Hydroskelett inseriert die Muskulatur nirgends, sondern ist in ein Kollagenfasergitter eingehängt, dass ebenfalls nicht an feste Strukturen inseriert. Im Verlauf der Evolution von den Lanzettfischchen zu den Agnathen und Gnathostomata werden die Myosepten-Systeme komplizierter. Die Muskeln werden dabei zunehmend dichter und durch Bindegewebe fester vermascht. Mit zunehmender Festigkeit der Vermaschung wird in stärkerem Maße die Möglichkeit des Ausreißens einzelner Muskelfasern unterbunden, was zu einer synchronen Arbeit der Muskeln führt.

Auch bei Fischen inserieren die Muskelfasern nicht direkt an das Skelett, sondern übertragen ihre Zugkraft auf die Myosepten. Die Muskeln wirken also nicht hebelnd wie in typischen Skelett-Muskel-Kontraktionen der Tetrapoden. Beim Schlangeln wird gewissermaßen der Gesamtkörper bewegt. Kontrahieren die Muskeln der einen Seite, stellen sich die Myosepten steiler und vergrößern so den Querschnitt. Die Myomere der Fische sind gewinkelt. Dabei steht jedes Myoseptum schräg zur medianen Skelettebene, wechselt jedoch in seinem Verlauf die Richtung der Schrägstellung mehrfach. Die Schrägstellung der Myoseptenbereiche überträgt dabei die Muskelkraft zum Teil auf die Körperachse. Es finden sich bei Knochenfischen sehnenartige Versteifungen der Myosepten, die als Ligamente an der medianen Skelettebene ansetzen und die Zugkräfte der Muskeln konzentrieren.

Solch eine verwinkelte Muskelanordnung findet sich bei basalen Chordaten wie dem Lanzettfischchen oder den kieferlosen Neunaugen und Schleimaalen nicht, da keine mediane Skelettebene existiert, die den Zug der Muskeln aufnehmen könnte. Es zeigt sich, dass die Wirbelsäule zunehmend eine hebelnde Beanspruchung übernimmt und die Fische somit eine Zwischenform im Übergang von einer ursprünglichen Coelomaten-Konstruktion mit Hydroskelett zum Skelett-Muskel-Apparat der Landwirbeltiere darstellen.

Schon weit vorher, während des Übergangs von der segmentierten Wurmkonstruktion zur Lanzettfischchen-Konstruktion, werden die flüssigkeitsgefüllten Coelomräume nicht mehr für den Antrieb benötigt. Die Coelomräume der Segmente verschmelzen an der Bauchseite und sorgen für die Lage und das Gleiten der inneren Organe. So entstand z. B. das Pericard als Gleitraum für das Herz und der große Leibeshöhlenraum nimmt die Gonaden auf, so dass dem Darm Freiheiten in der peristaltischen Bewegung eingeräumt werden.

Skelettbildung: Histologie und Genetik

Es gibt im Wesentlichen vier Arten von Skelettgewebe bei heute lebenden Wirbeltieren, die jeweils mit einer eigenen Art von sekretierenden Zellen verbunden sind. Dabei handelt es sich um Knorpel, der von Chondrozyten gebildet wird, Knochen, der von Osteoblasten gebildet wird, Zahndein, das von Odontoblasten gebildet wird, und Zahnschmelz, der von Ameloblasten gebildet wird.²⁸

Knorpel ist das Grundmaterial, auf dem das Skelett aufgebaut ist. Er wird von Chondrozyten gebildet und ist ein zähes, gummiartiges Material, das reich an den faserigen Proteinen Elastin und Kollagen sowie an Proteinen ist, die Proteoglykane genannt werden, also Proteine, an die verschiedene Kohlenhydratreste chemisch gebunden sind. Die genetischen Programme für die Entwicklung von Chondrozyten und damit von Knorpel sind bei Bilateralen tief verwurzelt, und es gibt Hinweise auf die vorübergehende Expression von Wirbeltierähnlichem Zellknorpel bei Lanzettfischchen.

Knorpel ist das einzige Skelettmaterial, das bei Neunaugen und Schleimaalen vorkommt, wo er eine besondere Form hat, die wenig oder gar kein Kollagen enthält. Wie aber erwähnt hatten andere kieferlose Fische wie die Ostracodermen ein Dermalskelett und es scheint eher zu sein, dass diese mit den Gnathostomata näher verwandt sind als mit den modernen Kieferlosen.

Knochen bestehen hauptsächlich aus Kollagen, das mit kristallinem Calciumphosphat in Form von Hydroxylapatit angereichert ist. Als Gewebe enthält Knochen verschiedene Zelltypen: hauptsächlich Osteoblasten, die den Knochen bilden, und Osteoklasten, die ihn abbauen. Wenn man ein trockenes Skelett betrachtet, vergisst man leicht, dass Knochen ein sehr lebendiges Gewebe ist, das durch ein Gleichgewicht der Kräfte ständig umgebaut wird. Das Knochenwachstum hängt vom koordinierten Zusammenspiel von Osteoblasten und Osteoklasten ab.

Dentin ist ein weiteres mineralisiertes Gewebe, in dem Kollagenfasern mit Hydroxylapatit durchsetzt sind. Es hat eine charakteristische Struktur, in der

²⁸ Siehe:

- Brazeau, MD, Friedman, M (2015). The origin and early phylogenetic history of jawed vertebrates. *Nature* 520: 490– 497. <https://www.nature.com/articles/nature14438>
- Donoghue, PCJ, Sansom, IJ (2002). Origin and early evolution of vertebrate skeletonization. *Microscopy Research and Technique* 59: 352– 372. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12430166/>
- Jandzik, D et al. (2015). Evolution of the new vertebrate head by co-option of an ancient chordate skeletal tissue. *Nature* 518: 534– 537. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25487155/>
- Kawasaki K, et al. (2021). Coevolution of enamel, ganoin, enameloid, and their matrix SCPP genes in osteichthyans. *iScience*. 24(1):102023. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33506188/>
- Livingston, BT et al. (2006). A genome-wide analysis of biominerization-related proteins in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Developmental Biology* 300:335– 348. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2006.07.047>
- Tarazona, OA et al. (2016). The genetic program for cartilage development has deep homology within Bilateria. *Nature*. <https://www.nature.com/articles/nature17398>
- 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>
- Welborn, VV (2020). Enamel synthesis explained, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 117 (36) 21847-21848, <https://doi.org/10.1073/pnas.2014394117>.

mikroskopisch kleine Tubuli durch die Matrix verlaufen. Bei Säugetieren kommt es nur in den Zähnen als mineralische Stütze für den Zahnschmelz vor, ist aber bei Wirbeltieren weiter verbreitet.

Der Zahnschmelz (bei Fischen Enameloid genannt) ist das am stärksten mineralisierte Gewebe der Wirbeltiere und sogar die härteste Substanz, die von Lebewesen produziert wird. Er besteht fast ausschließlich aus kristallinem Hydroxylapatit und enthält im ausgereiften Zustand kein lebendes Gewebe. Wir neigen dazu, Zahnschmelz ausschließlich auf den Zahnkronen zu sehen, aber er kommt bei Wirbeltieren viel häufiger vor, in Verbindung mit Dentin und Knochen in Strukturen, die als Odontoden bezeichnet werden, von denen Zähne eine spezialisierte Form sind. Kristalliner Zahnschmelz bildet sich auf ganz bestimmten Proteinen, den Amelogeninen, im Gegensatz zum Kollagen, das in anderen Skelettgeweben zu finden ist.

Es wird angenommen, dass die Gene, die viele für die Mineralisierung von Zahnschmelz und Knochen essentielle Proteine kodieren, aus Duplikationen von Genen der Secretory Calcium-Binding Phosphoprotein (SCPP)-Familie entstanden sind. Diese Gene, die einen Cluster bilden, entstanden wiederum aus einem Gen für Knochenproteine namens SPARC (Secreted Protein Acidic and Rich in Cysteine) und einem nahen Verwandten, SPARCL1 (SPARC-Like 1). Es ist möglich, dass die Duplikation der SPARCL1-Gene früh in der Evolution der Wirbeltiere stattfand: Interessant ist auch, dass Gene für verschiedene Arten von Kollagen mit jedem der vier Hox-Cluster in Wirbeltieren verbunden sind – in diesem Fall wurden das Skelett der Wirbeltiere und seine Mineralisierung durch die groß angelegte Genomduplikation früh in der Evolution der Wirbeltiere erleichtert. Wie bei der Neuralleiste gibt es Hinweise auf SPARC bei anderen Deuterostomiern. Seeigel haben eine Version von SPARC, die jedoch offenbar nicht an der sehr speziellen Mineralisierungsweise der Stachelhäuter beteiligt ist. Im Gegensatz dazu ist das in der Seescheide *Ciona* gefundene SPARC besser für die Mineralisierung geeignet: Die Tests mit Seescheiden enthalten Spicula, die aus verschiedenen kalziumhaltigen Mineralien bestehen. SPARC wird in der Basallamina der Dermis exprimiert: Es ist daher vielleicht kein Zufall, dass die frühesten mineralisierten Skelette als Hautverstärkung entstanden sind.²⁹

²⁹ Siehe:

- Kawasaki, K et al. (2004). Genetic basis for the evolution of vertebrate mineralized tissue. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101: 11356–11361. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15272073/>
- Kawasaki, K, Weiss, KM (2003). Mineralized tissue and vertebrate evolution: The secretory calcium-binding phosphoprotein gene cluster. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100:4060– 4065. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12646701/>
- Lambert, G et al. (1989). Protochordate biomineralization. In *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, edited by J. G. Carter, 165– 173. Washington, DC: American Geophysical Union. doi:10.1029/SC005p0165.
- Santra, M et al. (2005). Conservation and co-option in developmental programmes: The importance of homology relationships. *Frontiers in zoology* 2:15. <https://link.springer.com/article/10.1186/1742-9994-2-15>
- Wilt, FH et al. (2003). Development of calcareous skeletal elements in invertebrates. *Differentiation* 71: 237– 250. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12823225/>

Vom einfachen Chordaten bis zum komplexen Cranioten – die Evolution des Wirbeltierkopfes ist eine Geschichte voller Segmente, wandernder Zellen und genialer genetischer Programme. Aber das Chaos im Kopf ist noch lange nicht vorbei! Im nächsten Video wird's bissig, nervig aber schön anzusehen: Wir schauen uns an, wie aus Kiemenbögen Kiefer wurden – und warum die Evolution dabei ein Auge draufhatte. Es wird auch starke Nerven brauchen, denn mit unseren Hirnnerven ist das Chaos im Kopf geradezu perfekt. Also: abonnieren, dranbleiben, und mit mir die nächsten Schritte der Evolution unter die Lupe nehmen – oder besser gesagt: ins Auge fassen und mit offenem Mund darüber staunen.