

Entstehung der Wirbeltierkiefer: Der erste Biss der Evolution (Von Luca bis Eva Teil 11)

Intro

Als die ersten Kiefer entstanden, änderte sich die Welt: Aus Filtrierern wurden Jäger. Doch wie formt die Natur aus Knorpelbögen einen Kiefer?–Und wie organisiert man eigentlich Hirnnerven in einem Kopf, der gerade erst erfunden wurde?–In diesem Video blicken wir auf die evolutionären und entwicklungsbiologischen Prozesse, die den Wirbeltierkiefer geformt haben – von Genen und Embryonen bis zu Fossilien und funktionellen Strukturen.

Einleitung

Einer der größten evolutionären Durchbrüche in der Geschichte der Wirbeltiere war die Entstehung des Kiefers.¹ Bevor der Kiefer entstand, waren Wirbeltiere in ihrer Ernährung und damit in ihrer Lebensweise und Körpergröße stark eingeschränkt. Der Kiefer entwickelte sich aus sich wiederholenden Rachensegmenten, den Kiemenbögen, die zuerst bei den Vorfahren der Chordatiere als Atmungsstrukturen vorhanden waren und später zu knorpeligen Kiemenkörben bei kieferlosen Fischen und zu den Knochen und Knorpeln des Gesichts, des Ober- und Unterkiefers, und der hinteren Kiemen- oder Kehlstrukturen wurden. Kiemenbögen werden auch Viszeralbögen, Branchialbögen und Pharyngealbögen genannt. Zwischen den Kiemenbögen befinden sich die Kiemenspalten.²

¹ Überblicksliteratur zur Evolution des Wirbeltierkiefers:

- DeLaurier A. (2019). Evolution and development of the fish jaw skeleton. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8299565>
- Depew, MJ, Compagnucci, C (2008). Tweaking the hinge and caps: testing a model of the organization of jaws. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution, 310(4), 315–335. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18027841/>
- Kardong KV (2012). Vertebrates: Comparative anatomy, function, evolution (6th edition). New York: McGraw-Hill.
- Kuratani, S (2005). Evolution of the vertebrate jaw from developmental perspectives. Evolution & Development, 7(6), 451–457. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23016976/>
- Mallatt, J (1996). Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. Zoological Journal of the Linnean Society, 117(4), 329–404. <https://doi.org/10.1006/zjls.1996.0043>
- Ziermann, JM et al. (2019). [Fascinating Life Sciences] Heads, Jaws, and Muscles (Anatomical, Functional, and Developmental Diversity in Chordate Evolution) || Early Vertebrates and the Emergence of Jaws. (Chapter 2), 23–44. doi:10.1007/978-3-319-93560-7_2

² Überblicksliteratur zu den Kiemenbögen:

- Gilbert SF, Barresi MJF (2016). Developmental Biology. Sinauer.
- Graham A, Richardson J (2012). Developmental and evolutionary origins of the pharyngeal apparatus. EvoDevo, 3, 24. <https://link.springer.com/article/10.1186/2041-9139-3-24>
- Shone V, Graham A (2014). Endodermal/ectodermal interfaces during pharyngeal segmentation in vertebrates. Journal of Anatomy, 225(5), 479–491. <https://doi.org/10.1111/joa.12234>

Der Kiefer ermöglichte es den Wirbeltieren, ein Nahrungsstück zu greifen und zu zerkleinern, was wiederum bedeutete, dass sie eine Vielzahl von Nahrungsmitteln fressen konnten, die sonst unzugänglich wären. Dies ermöglichte es den Wirbeltieren, sich in eine Vielzahl unterschiedlicher ökologischer Nischen und Körpergrößen zu entwickeln, darunter auch Superprädatoren, die alle anderen Arten von Meereslebewesen fraßen. Schließlich nutzten Wirbeltiere ihre Kiefer und Zähne für viele andere Dinge als nur zum Fressen, darunter, das Graben von Löchern, das Tragen von Material zum Nestbau, das Herumtragen ihrer Jungen und das Erzeugen von Geräuschen oder Sprache.

Die ersten Wirbeltiere mit Kiefern sind fossil seit dem Silur bekannt, entwickelten sich aber höchstwahrscheinlich im davor befindlichen Ordovizium. Wirbeltiere mit Kiefern werden als Gnathostomata bezeichnet und bilden eine monophyletische Gruppe. Wir sind es gewohnt, die meisten dieser Wirbeltiere als "Fische" zu bezeichnen, aber dieses Wort hat in der Systematik keine Bedeutung. Fische sind paraphyletisch und überhaupt kein natürliches Taxon. Sie sind Kiefermäuler, denen Tetrapodenmerkmale fehlen. Wir können Fische aufgrund der großen evolutionären Lücken zwischen ihnen und ihren nächsten lebenden Verwandten relativ leicht konzeptualisieren, aber das bedeutet nicht, dass sie eine natürliche Gruppe bilden. Die einzige Möglichkeit, Fische zu einer monophyletischen Gruppe zu machen, wäre, Tetrapoden und damit auch uns einzubeziehen und letztere lediglich als eine Art Fisch zu betrachten. Selbst dann wäre der Begriff "Fisch" eine umgangssprachliche Entsprechung von "Gnathostomata". Jene Wirbeltiere ohne Kiefer (aber mit Schädel) werden allgemein als Agnatha bezeichnet. Wir lernten die verschiedenen rezenten und fossilen Gruppen der Agnatha in der letzten Episode über die Entstehung des Schädels der Wirbeltiere kennen. Die Echinodermata, Hemichordata, Lanzettfischchen und Tunicaten behandelten wir in der vorletzten Episode zur Entstehungsgeschichte der Chordaten. Wir werden auf diese Tiergruppen auch hier nochmal zu sprechen kommen.

Die embryologischen Ursprünge des Kiefers

Der Wirbeltierkopf ist eine der komplexesten anatomischen Strukturen und wohl einer der wichtigsten Faktoren für den Erfolg der Wirbeltiere. Seine Entstehung wurde in der letzten Episode behandelt. Einen der Teil der Kopfregion machen die Kiemenbögen aus. Sie erscheinen als eine Reihe sich wiederholender Schwellungen und Spalten an der seitlichen und ventralen Region des Gesichts. Jeder Kiemenbogen hat einen Mesodermkern, eine äußere Schicht aus Ektoderm und eine innere aus Entoderm.

Neben den eigentlichen Geweben der Kiemenbögen spielen vor allem die Neuralleistenzellen eine wichtige Rolle bei ihrer Differenzierung. Neuralleistenzellen wurden ebenfalls in der letzten Episode vorgestellt und entstehen aus einer Population multipotenter Zellen, die sich von der Neuralleiste ablösen. Die Neuralleiste gilt als Synapomorphie der Wirbeltiere, d. h. sie hat sich innerhalb der Wirbeltiergruppe entwickelt und wird als entscheidende Innovation in der Evolution des Kopfes, des peripheren Nervensystems und der Sinnesorgane angesehen. Die multipotenten

Neuralleistenzellen des Rumpfes sind in der Lage durch den gesamten Körper zu wandern und sind an der Bildung verschiedener Organsysteme beteiligt. Im Rumpf bilden sie z. B. Teile des peripheren Nervensystems, sowie die Melanozyten, also jene Zellen, die Pigmente bilden. Die Neuralleistenzellen in der Kopfregion siedeln sich u. a. in den Kiemenbögen an, wo sie sich mit dem Mesoderm vermischen und so zu Skelettzellen, Neuronen, Gliazellen und Sehen differenzieren.

Eine Reihe von Genen werden in den Neuralleistenzellen exprimiert, die ihre Differenzierung und Migration steuern, so die Gene *FoxD3*, *Twist*, *Snail*, *Pax3*, *Pax7* und *SoxE*. In den Kiemenbögen selbst werden ebenfalls verschiedene Gene exprimiert, so die Gene *Pax1*, *Pax9*, *Twist*, *tbx1* und *tbx 10*, sowie später auch eine Reihe von *Hox*-Genen und weiteren spezifischen Genen, die zur weiteren Differenzierung beitragen. Grundsätzlich werden bei Menschen 6 Kiemenbögen embryonal angelegt, wobei der fünfte nur rudimentär vorhanden ist und der sechste mit dem vierten verschmilzt. Die ersten drei Bögen werden auch als Mandibularbogen, Hyoidbogen und Pharyngobranchialbogen bezeichnet. Die Kiemenbögen selbst sind aber wesentlich älter als die Wirbeltiere und wir versuchen ihre phylogenetische Geschichte zu verstehen.³

Phylogenetische Einordnung der Kiemenbögen

Hemichordata

Kiemenbögen waren schon beim gemeinsamen Vorfahren der Deuterostomia vorhanden, sind aber bei den Echinodermata sekundär wieder verlorengegangen. Sie finden sich aber bei den Hemichordata, so bei den grabenden Eichelwürmern, die Wasser und organische Stoffe über bewimperte Bahnen in den Mund aufnehmen und das Wasser durch viele sich wiederholende seitliche Schlundschlitze in der Schlundwand in Kiementaschen ausstoßen.⁴ Bei Hemichordaten werden hoch

³ Genetische Grundlagen zur Entstehung der Kiefer:

- Hall BK (2000). The neural crest as a fourth germ layer and vertebrates as quadroblastic not triploblastic. *Evolution & Development*, 2(1), 3–5. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11256415/>
- Kuratani, S (2004). Evolution of the vertebrate jaw: comparative embryology and molecular developmental biology reveal the factors behind evolutionary novelty. *Journal of Anatomy* 205. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8782.2004.00345.x>
- Kuratani S. (2012). Evolution of the vertebrate jaw from developmental perspectives. *Evol Dev*. 14(1):76-92. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23016976/>
- Liu X, et al. (2013). The function of *DrPax1b* gene in the embryonic development of zebrafish. *Genes & Genetic Systems*, 88(4), 261–269. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24463529/>
- Müller TS, et al. (1996). Expression of avian *Pax1* and *Pax9* is intrinsically regulated in the pharyngeal endoderm, but depends on environmental influences in the paraxial mesoderm. *Developmental Biology*, 178(2), 403–417. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8812138/>
- Ogasawara M, et al. (2000). *Pax1/Pax9*-Related genes in an agnathan vertebrate, *Lampetra japonica*: expression pattern of *LjPax9* implies sequential evolutionary events toward the gnathostome body plan. *Developmental Biology*, 223(2), 399–410. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10882524/>
- Sauka-Spengler T, Bronner-Fraser M (2008). A gene regulatory network orchestrates neural crest formation. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 9(7), 557–568. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18523435/>

⁴ Siehe:

- Gillis JA, et al. (2012). A stem-deuterostome origin of the vertebrate pharyngeal transcriptional network. *Proc. R. Soc. B*, 279(1727), 237–246. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3223668/>

konservierte Transkriptionsfaktoren zur Bildung der Kiemenbögen exprimiert, die auch bei Wirbeltieren vorkommen, was bestätigt, dass das Kiemenspaltenprogramm bereits vor der Entstehung der Chordaten etabliert war. Beispielsweise exprimieren Hemichordaten, wie übrigens auch Lanzettfischchen und Manteltiere die Gene Pax1 und Pax9 in den sich entwickelnden Kiemenspalten.⁵

Lanzettfischchen

Lanzettfischchen, als die basalsten Chordaten, sind Filtrierer mit einem muskulösen, mit Flimmerhärchen versehenen Rachen, der Wasser und Nahrung zu den Kiemenspalten leitet, die von faserigen Bindegewebsstreben gestützt werden. Ihre Kiemenbögen sind von einem Vorhof, dem Peribranchialraum, umgeben und während die Nahrungspartikel vom Schlund zum Darm wandern, wird Wasser in den Peribranchialraum und aus dem hinteren Atrioporen transportiert.⁶ Die Kiemenstruktur der Lanzettfischchen besteht aus einem segmentierten, sich wiederholenden Muster einzelner Schlitze und Balken. Anders als den Wirbeltieren fehlt aber den Lanzettfischchen eine Neuralleiste, die entsprechenden Strukturen stammen daher aus dem Mesoderm der vorderen Somiten. Jedoch finden sich einige Homologe Gene der Neuralleistenzellen auch beim Lanzettfischchen, so das Gen *AmphiSnail*, ein Homolog des Wirbeltiergens *Snail*. Zellen, die *AmphiSnail* exprimieren wandern nicht, was darauf hindeutet, dass die Zellen möglicherweise erst später bei den Vorfahren der Wirbeltiere die Wanderungsfähigkeit erworben haben. Andere Gene, die bei Wirbeltieren die Neuralleiste spezifizieren, haben Homologe beim Lanzettfischchen, darunter *AmphiSoxE* und *AmphiFoxD*. Obwohl Lanzettfischchen keine eindeutige Neuralleiste aufweisen, wird angenommen, dass frühe Wirbeltiere neue regulatorische Elemente erworben haben, um diese Faktoren zur Spezifizierung der Neuralleistenzellenmigration zu nutzen. Sowohl bei Lanzettfischchen als auch bei Wirbeltieren ist die Konzentration von Retinsäure in der Region der Kiemenbögen geringer, während das dahinterliegende Gewebe eine höhere Retinsäure-Konzentration aufweist. Eine erhöhte Retinsäure-Konzentration unterdrückt mittels Aktivierung des Gens *Amphihox1* die für die Kiemenbögen-Differenzierung wichtigen Gene Pax1 und Pax 9 beim Lanzettfischchen. Ein ähnliches Expressionsmuster findet sich auch bei den Wirbeltieren. Die erhöhte Retinsäure-Konzentration stellt also die hintere Grenze der Kiemenbögen dar und ist damit älter als die Neuralleistenzellen. Zwar haben Lanzettfischchen somit keine Neuralleiste, aber zumindest nicht wandernde Zellen mit ähnlicher Genexpression.⁷

-
- Shu D-G, et al. (2004). Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature*, 430(6998), 422. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15269760/>

⁵ Siehe:

- 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(11), 2539–2550. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10226012/>
- Simakov O, et al. (2015). Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*, 527(7579), 459–465. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4729200/>

⁶ Siehe Teil 9: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/> als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=va-OZzFNTOM>

⁷ Zu den genetischen Mechanismen bei Lanzettfischchen siehe:

Manteltiere

Manteltieren, der Schwestergruppe der Wirbeltiere, fehlt zwar ebenfalls die Neuralleiste, doch wurde bei ihnen eine Zelllinie, die Melanozyten, identifiziert, die den Neuralleistenzellen in Wirbeltieren ähneln. Sie sind auch in der Lage kurze Strecken im Rumpf zu wandern, um Pigmentzellen zu bilden.⁸ 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. Experimente mit dem Manteltier *Ciona intestinalis* haben gezeigt, dass die Expression bestimmter Gene der Spezialisierung der Neuralleiste von Wirbeltieren ähneln, darunter Twist, FoxD3 und Snail.⁹ Schon einfache Änderungen der Genregulation können das Wanderungsverhalten dieser Zellen beeinflussen. Bei Wirbeltieren wird z. B. das Gen Twist nur in der Neuralleiste des Kopfes exprimiert. Twist ist mit der Migration und dem Überleben von Neuralleistenzellen in den Kiemenbögen und im Herzen assoziiert. Eine Änderung der Regulation dieses Gens bei Manteltieren in ähnlichen Zellen kann dazu führen, dass diese zu wandernden Zellen werden, die dem der Neuralleistenzellen der Wirbeltiere ähneln.

-
- Escriva 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* (Cambridge, England), 129(12), 2905–2916. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12050138/>
 - Holland LZ, Holland ND (1996). Expression of Amphihox-1 and Amphipax-1 in amphioxus embryos treated with retinoic acid: insights into evolution and patterning of the chordate nerve cord and pharynx. *Development* 122(6), 1829–1838. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8674422/>
 - Koop D, et al. (2014). Roles of retinoic acid and Tbx1/10 in pharyngeal segmentation: amphioxus and the ancestral chordate condition. *EvoDevo* 5(1), 36. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4320481/>
 - Langeland JA, et al. (1998). An amphioxus snail gene: expression in paraxial mesoderm and neural plate suggests a conserved role in patterning the chordate embryo. *Development Genes and Evolution*, 208(10), 569–577. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9811975/>
 - Schubert M (2004). Retinoic acid signaling acts via Hox1 to establish the posterior limit of the pharynx in the chordate amphioxus. *Development*, 132(1), 61–73. 10.1242/dev.01554 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15576409/>
 - Tai A, et al. (2016). SOXE neofunctionalization and elaboration of the neural crest during chordate evolution. *Scientific Reports*, 6, 34964. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5062122/>
 - Yu J-K, et al. (2002). An amphioxus winged helix/forkhead gene, AmphihoxD: insights into vertebrate neural crest evolution. *Developmental Dynamics: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, 225(3), 289–297. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12412011/>
 - Yu J-K, et al. (2008). Insights from the amphioxus genome on the origin of vertebrate neural crest. *Genome Research*, 18(7), 1127–1132. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2493401/>

⁸ Siehe Teil 9: <https://internet-evoluzzer.de/der-ursprung-der-wirbeltiere-von-luca-bis-eva-teil-9/> als Video: <https://www.youtube.com/watch?v=va-OZzFNTOM> sowie Teil 10: <https://internet-evoluzzer.de/die-entstehung-des-wirbeltierkopfes-von-luca-bis-eva-teil-10/> als Video: https://youtu.be/-xO_uRpVPjc

⁹ Zu den genetischen Mechanismen bei Manteltieren siehe:

- Abitua PB, et al. (2012). Identification of a rudimentary neural crest in a non-vertebrate chordate. *Nature*, 492(7427), 104. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4257486/>
- Corbo JC, et al. (1997). Dorsoventral patterning of the vertebrate neural tube is conserved in a protochordate. *Development* 124(12), 2335–2344. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9199360/>
- 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(1), 152–160. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18801357/>
- Soo K, et al. (2002). Twist function is required for the morphogenesis of the cephalic neural tube and the differentiation of the cranial neural crest cells in the mouse embryo. *Developmental Biology*, 247(2), 251–270. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12086465/>
- Vincentz JW, et al. (2008). An absence of Twist1 results in aberrant cardiac neural crest morphogenesis. *Developmental Biology*, 320(1), 131–139. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2572997/>

Agnathen

Bei den modernen kieferlosen Cranioten, Neunaugen und Schleimaalen, werden in den Kiemenbögen ebenfalls Gene wie Pax1 und 9, sowie tbx1 und 10 exprimiert. Hier kommen aber zusätzlich die wandernden Neuralleistenzellen hinzu.¹⁰ Im Vergleich zu frühen Chordaten findet sich bei Neunaugen eine Spezialisierung der ersten beiden Kiemenbögen, also dem Mandibular- und Hyoidbogen. Die Spezifizierung der Zellmigration erfolgt durch Gene wie Snail, FoxD3 und SoxE, ähnlich wie bei den Gnathostomata. Ein Unterschied liegt jedoch bei der Expression des Genes Twist. Bei Neunaugen wird dieses Gen erst exprimiert, wenn die Neuralleistenzellen schon in den Kiemenbögen sind, bei Gnathostomata schon weit vorher. Dies deutet darauf hin, dass Twist für die frühen Stadien der Neuralleistenzellenmigration bei Neunaugen nicht essenziell ist. Es gibt noch einige weitere Eigenschaften der Neunaugen-Kiemenbögen, die sie von jenen der Gnathostomata unterscheiden. Der erste Kiemenbogen der Neunaugen, der Mandibularbogen, ist mit der Ausbildung des sog. Velums beteiligt. Das Velum sitzt im Schlund der filtrierenden Neunaugenlarven und erzeugt zusammen mit der Kiemenmuskulatur den Wasserstrom von der Mundöffnung zu den Kiemen. Es trennt somit die Atemkiemenbögen vom Pharynx. Bei den Gnathostomata ist der erste Kiemenbogen hingegen an der Bildung des Unterkieferknorpels beteiligt. Außerdem sind die Strukturen der Kiemenbögen der Agnathen nicht mit dem Schädel verbunden, ein Merkmal, das sich später bei Gnathostomata entwickelt hat.¹¹ Das weitere Schicksal der Kiemenbögen, also ihre Identität und Spezialisierung wird bei den Wirbeltieren durch Hox-Gene reguliert. Wirbeltiere, sowohl Neunaugen als auch Gnathostomata, weisen keine Hox-Expression im ersten Kiemenbogen auf, jedoch exprimieren der zweite bis vierte

¹⁰ Zu den molekularen Mechanismen bei Agnathen siehe:

- Horigome N, et al. (1999). Development of Cephalic Neural Crest Cells in Embryos of *Lampetra japonica*, with Special Reference to the Evolution of the Jaw. *Developmental Biology*, 207(2), 287–308. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10068464/>
- Kuratani S, et al. (2013). Developmental and evolutionary significance of the mandibular arch and prechordal/premandibular cranium in vertebrates: revising the heterotopy scenario of gnathostome jaw evolution. *Journal of Anatomy*, 222(1), 41–55. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3552414/>
- McCauley DW, Bronner-Fraser M (2003). Neural crest contributions to the lamprey head. *Development* 130(11), 2317–2327. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12702647/>
- Ogasawara M, et al. (2000). Pax1/Pax9-Related genes in an agnathan vertebrate, *Lampetra japonica*: expression pattern of LjPax9 implies sequential evolutionary events toward the gnathostome body plan. *Developmental Biology*, 223(2), 399–410. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10882524/>
- Richardson MK, et al. (2010). Developmental anatomy of lampreys. *Biological Reviews*, 85(1), 1–33. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19951335/>
- Sauka-Spengler T, et al. (2007). Ancient Evolutionary Origin of the Neural Crest Gene Regulatory Network. *Developmental Cell*, 13(3), 405–420. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17765683/>
- Tiecke E, et al. (2007). Identification and developmental expression of two Tbx1/10-related genes in the agnathan *Lethenteron japonicum*. *Development Genes and Evolution*, 217(10), 691–697. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17874129/>
- York JR, et al. (2017). Lamprey neural crest migration is Snail-dependent and occurs without a differential shift in cadherin expression. *Developmental Biology*, 428(1), 176–187. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28624345/>

Bogen im Allgemeinen Hox2 (Bogen 2), Hox2/3 (Bogen 3), sowie Hox2/3/4 (Bogen 4).¹²

Gnathostomata

Die bisherigen genetischen Regulationsnetzwerke zur Ausbildung der Kiemenbögen finden sich auch bei den Gnathostomata wieder. Es gibt aber eine Reihe weiterer Genregulationsnetzwerke, die u. a. auch die Ausbildung der Kiefer erlauben. Die dorsoventrale Musterbildung wird vor allem durch die Gene *edn1*, *hand2*, *dlx*, *jag1b*, *notch2* und *Nr2f* beeinflusst.¹³ D. h. diese Gene ermöglichen eine Unterscheidung

¹² Minoux M, Rijli FM (2010). Molecular mechanisms of cranial neural crest cell migration and patterning in craniofacial development. *Development* (Cambridge, England), 137(16), 2605–2621.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20663816/>

¹³ Zu den genetischen Mechanismen der Entstehung der Kiefer der Gnathostomata siehe:

- Alexander C, et al. (2011). Combinatorial roles for BMPs and Endothelin 1 in patterning the dorsal-ventral axis of the craniofacial skeleton. *Development* 138(23), 5135–5146.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3210495/>
- Barske L, et al. (2016). Competition between Jagged-Notch and Endothelin1 Signaling Selectively Restricts Cartilage Formation in the Zebrafish Upper Face. *PLoS Genetics*, 12(4), e1005967.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4825933/>
- Barske L, et al. (2018). Essential Role of Nr2f Nuclear Receptors in Patterning the Vertebrate Upper Jaw. *Developmental Cell*, 44(3), 337–347.e5. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5801120/>
- Beverdam A, et al. (2002). Jaw transformation with gain of symmetry after *Dlx5/Dlx6* inactivation: mirror of the past? *Genesis* 34(4), 221–227. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12434331/>
- Cerny R, et al. (2010). Evidence for the prepattern/cooption model of vertebrate jaw evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(40), 17262–17267. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2951391/>
- Depew MJ, et al. (2002). Specification of jaw subdivisions by *Dlx* genes. *Science* 298(5592), 381–385. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12193642/>
- Francis-West PH, et al. (1999). BMP/GDF-signalling interactions during synovial joint development. *Cell and Tissue Research*, 296(1), 111–119. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10199971/>
- Hirschberger C, et al. (2021). Conserved and unique transcriptional features of pharyngeal arches in the skate (*Leucoraja erinacea*) and evolution of the jaw. *Mol Biol Evol.* 27;38(10):4187-4204.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33905525/>
- Kimmel CB, et al. (2003). Endothelin 1-mediated regulation of pharyngeal bone development in zebrafish. *Development* 130(7), 1339–1351. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12588850/>
- Kuraku S, et al. (2010). Evolution of oropharyngeal patterning mechanisms involving *Dlx* and endothelins in vertebrates. *Developmental Biology*, 341(1), 315–323. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20171204/>
- Miller CT, et al. (2000). sucker encodes a zebrafish Endothelin-1 required for ventral pharyngeal arch development. *Development* 127(17), 3815–3828. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10934026/>
- Miller CT, et al. (2003). Two endothelin 1 effectors, *hand2* and *bapx1*, pattern ventral pharyngeal cartilage and the jaw joint. *Development* 130(7), 1353–1365. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12588851/>
- Neider AH, et al. (2001). Lamprey *Dlx* genes and early vertebrate evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(4), 1665–1670.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC29314/>
- Nichols JT, et al. (2013). *barx1* represses joints and promotes cartilage in the craniofacial skeleton. *Development* 140(13), 2765–2775. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3678344/>
- Ozeki H, et al. (2004). Endothelin-1 regulates the dorsoventral branchial arch patterning in mice. *Mechanisms of Development*, 121(4), 387–395. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15110048/>
- Sperber SM, Dawid IB (2008). *barx1* is necessary for ectomesenchyme proliferation and osteochondrogenitor condensation in the zebrafish pharyngeal arches. *Developmental Biology*, 321(1), 101–110. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2669285/>
- Storm EE, Kingsley DM (1999). GDF5 coordinates bone and joint formation during digit development. *Developmental Biology*, 209(1), 11–27. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10208739/>
- Talbot JC, et al. (2010). *hand2* and *Dlx* genes specify dorsal, intermediate and ventral domains within zebrafish pharyngeal arches. *Development* 137(15), 2507–2517.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2927700/>
- Teng CS, et al. (2017). Requirement for Jagged1-Notch2 signaling in patterning the bones of the mouse and human middle ear. *Scientific Reports*, 7(1), 2497.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5451394/>

eines oberen und unteren Abschnittes des Kiemenbogens. Neunaugen exprimieren *Edn1*, *Dlx* und *Hand2*, obwohl ihre Expressionsmuster nicht vollständig homolog zu denen von Kieferwirbeltieren sind. Auch das Expressionsmuster der Hoxgene ist bei Neunaugen und Gnathostomata identisch. Die Erhaltung der Expression dieser Faktoren sowohl bei Neunaugen als auch bei Kieferwirbeltieren deutet darauf hin, dass die mit der Bogenbildung verbundenen Gennetzwerke bereits vor der Entstehung des Kiefers existierten.

Edn1 ist ein Schlüsselman für die dorso-ventrale Differenzierung eines Kiemenbogens. Mutationen dieses Gens führen u. a. zu Fehlbildungen der ventralen Kieferskelettstrukturen. *Edn1* induziert die Expression verschiedener *dlx*-Gene und *hand2* in verschachtelten Expressionsmustern, die die dorsale und ventrale Identität des Kiefers und des Kieferstützskeletts festlegen. Verschiedene *dlx*-Gene erfüllen verschiedene Aufgaben. *Dlx2a* ist z. B. ein wichtiger Marker für Neuralleistenzellen. Die Gene *dlx3b*, *dlx4b*, *dlx5a*, und *dlx6a* werden im mittleren Bereich eines Kiemenbogens exprimiert und *dlx5a* und *dlx6a* auch ventral. *Hand2* wird in den ventralen Neuralleistenzellen des Kiemenbogens exprimiert und durch *edn1* und *bmp* positiv reguliert. Der Verlust von *hand2* führt u. a. zu einer Verkürzung oder zum Verlust des Meckelschen-Knorpels, eine Knorpelspange des ersten Kiemenbogens, welche als vorübergehende Leitstruktur für die Bildung des Unterkiefers dient. Die Musterbildung des dorsalen Kiemenbogens wird durch die Jagged1b-Signalübertragung über *Notch2* bestimmt. *Notch2* unterdrückt die Expression von *dlx3b*, *dlx5a* und *dlx6a*, um die ventrale Musterbildung zu unterdrücken, und aktiviert das Gen *hey1*, um die dorsale Identität zu fördern.

Das primäre Kiefergelenk wird durch die Knochen Quadratum im Oberkiefer und Artikulare im Unterkiefer gebildet. Bei frühen Gnathostomata ist das Quadratum mit anderen Knochen noch verschmolzen und wird Palatoquadratum genannt. Die Knochen des Unterkiefers ersetzen den zuvor gebildeten Meckelschen Knorpel. In der Region des Kiefergelenks induziert *edn1* die Expression von *nkx3.2*, der wiederum weitere Gene wie *chd* und *gdf5* induziert, die mit der Bildung von Gelenken in Verbindung stehen. Verluste oder Nicht-Aktivierung des Gens *nkx3.2* führt u. a. zu Gelenkdefekten. Ein weiteres Gen ist *Barx1* und wird im dorsalen und ventralen Bereich eines Kiemenbogens exprimiert, jedoch nicht im Bereich dazwischen, wo sich das Gelenk bildet. Die Expression von *nkx3.2* und *barx1* der Gnathostomata unterscheidet sich von jenen bei Neunaugen. *Nkx3.2* wird bei Gnathostomata nur im mittleren Bereich des ersten Kiemenbogens exprimiert, bei Neunaugen auch in anderen Geweben. *Barx1* wird bei Gnathostomata nicht im ersten Kiemenbogen

-
- Walker MB, et al. (2006). Zebrafish furin mutants reveal intricacies in regulating Endothelin1 signaling in craniofacial patterning. *Developmental Biology*, 295(1), 194–205.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16678149/>
 - Zuniga E, et al. (2010). Jagged-Notch signaling ensures dorsal skeletal identity in the vertebrate face. *Development* 137(11), 1843–1852. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2867320/>
 - Zuniga E, et al. (2011). Gremlin 2 regulates distinct roles of BMP and Endothelin 1 signaling in dorsoventral patterning of the facial skeleton. *Development* 138(23), 5147–5156.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3210496/>

exprimiert, wohl aber bei Neunaugen. Die Lokalisierung von *nkx3.2* im mittleren Bereich des ersten Bogens und der Ausschluss von *barx1* aus diesem Bereich führte zur Bildung des Kiefergelenks der Gnathostomata. Betrachten wir nun die Evolution der Wirbeltierkiefer weiter.

Evolution der Gnathostomata¹⁴

Panzerfische¹⁵

Vor etwa 440 Jahren entstanden im Silur die ersten Kieferwirbeltiere, die Placodermi oder Panzerfische, die von der Mitte des Silur bis ins Devon lebten, bevor sie ausstarben und keine Nachkommen hinterließen. Diese Fische ähnelten stark den Ostracodermen mit einem mineralisierten Hautskelett, einschließlich eines Kopfschildes aus großen Platten und einem mit kleinen Platten bedeckten Rumpf, aber der Rest des Skeletts bestand aus Knorpel. Im Gegensatz zu den Ostracodermen zeichnen sich Panzerfische durch gut entwickelte Kiefer aus, die manchmal mit Zähnen versehen sind, wodurch sie als erste Stammgnathostomata gelten. Die meisten Panzerfische hatten wahrscheinlich eine bodenbewohnende Lebensweise

¹⁴ Allgemeine Literatur zur Evolution der Gnathostomata:

- 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 16 „Fishes and basal tetrapods“.
- DeLaurier A. (2019). Evolution and development of the fish jaw skeleton. Wiley Interdiscip Rev Dev Biol. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8299565>
- Kardong, K (2009). Vertebrates Comparative Anatomy, Function, Evolution; fifth edition. McGrawHill. Kapitel 3 „The Vertebrate Story“.
- Long, JA (2010). The Rise of Fishes (2nd ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 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 4 “Primitive Gnathostomes”, Kapitel 5: “Osteichthyes: The Bony Fish”
- Oschmann, W (2018). Leben der Vorzeit. Utb. Kapitel 30: „Gnathostomata und Amphibien“

¹⁵ Spezialliteratur zu Panzerfischen:

- Anderson PSL, et al. (2011). Initial radiation of jaws demonstrated stability despite faunal and environmental change. Nature, 476(7359), 206–209. <https://www.nature.com/articles/nature10207>
- Carr RK, et al. (2009). The phyllolepid placoderm *Cowralepis mclachlani*: insights into the evolution of feeding mechanisms in jawed vertebrates. Journal of Morphology, 270(7), 775–804. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19215000/>
- Dupret V, et al. (2014). A primitive placoderm sheds light on the origin of the jawed vertebrate face. Nature, 507(7493), 500–503. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24522530/>
- Dupret V, et al. (2017). The internal cranial anatomy of *Romundina stellina* Ørvig, 1975 (Vertebrata, Placodermi, Acanthothoraci) and the origin of jawed vertebrates—Anatomical atlas of a primitive gnathostome. PLoS ONE 12(2): e0171241. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171241>
- Hu Y, et al. (2017). New findings in a 400 million-year-old Devonian placoderm shed light on jaw structure and function in basal gnathostomes. Scientific Reports, 7(1), 7813. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5552730/>
- Rücklin M, et al. (2012). Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates. Nature, 491(7426), 748–751. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23075852/>
- Zhu M, et al. (2013). A Silurian placoderm with osteichthyan-like marginal jaw bones. Nature, 502(7470), 188–193. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24067611/>

ähnlich wie Ostracodermen, obwohl das Vorhandensein von Kiefern darauf hindeutet, dass sie auch Raubtiere waren, vor allem die bekannte und etwa 4m lange Gattung *Dunkleosteus*, die einen massiven, aus Hautknochen gebildeten, klingenartigen Kiefer hatten. Die Schädelanatomie der Panzerfische (Gattungen wie *Entelognathus* und *Romundina*) ähnelt jenen der Ostracodermengruppe der Galeaspida, ihr Kiefer hingegen sind Homolog zu jenen moderner Fische, wie Untersuchungen an den Panzerfischen der Ordnung Arthodira und der Gattung *Compagopiscis* zeigen. Der Unterkiefer lässt sich aus dem ersten Kiemenbogen ableiten und der Meckelsche Knorpel weist Anzeichen von Verknöcherungen auf. Bei der Gattung *Entelognathus* finden sich u. a. der Dentale, also der zahntragende Teil des Unterkiefers, das Maxillare und Praemaxillare, beides Knochen des Oberkiefers, das Palatoquadratum, sowie ein Kiemendeckel (Operculum). Die Analyse der Position und Form dieser Knochen deutet darauf hin, dass es sich um homologe Strukturen der modernen Knochenfische handelt. Bei Panzerfischen bildet das Palatoquadratum des ersten Kieferbogens eine Verbindung zum Hirnschädel, die erste echte Verbindung des Schädels mit dem Kiefer. Der zweite Kiemenbogen und die daraus hervorgehenden Strukturen wie das Zungenbein, sowie die Munddachstrukturen des primären Gaumens, sind ebenfalls bei Panzerfischen vorhanden. Sie sind aber nicht mit dem Schädel verbunden.

Stachelhaie¹⁶

Eine weitere Gruppe urtümlicher Gnathostomata sind die Acanthodii, die vom Silur bis zum Perm lebten. Sie sind auch unter dem Namen Stachelhaie bekannt und gelten als paraphyletische Stammgruppe der Knorpelfische. Sie hatten höchstwahrscheinlich kein mineralisiertes Innenskelett und wenn sie eine Stammform der Knorpelfische darstellen, könnte der Verlust der Hautknochen bei den Vorfahren der Knorpelfische entstanden sein. Ihre Flossen ähneln jenen der Knochenfische, sie hatten ein Dermalskelett am Schädel und statt eines Kiemendeckels hatten sie in der Region andere Stützelemente. Ihre einzelnen Kiemenbogenelemente waren, ähnlich wie bei Neunaugen, symmetrisch, was darauf hindeutet, dass sie keine Spezifizierung der dorsal-ventralen Identität hatten. Anders als bei Neunaugen hatten die Stachelhaie ein Kiefergelenk.

¹⁶ Spezialliteratur zu den Stachelhaien:

- Brazeau MD (2009). The braincase and jaws of a Devonian "acanthodian" and modern gnathostome origins. *Nature*, 457(7227), 305–308. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19148098/>
- Brazeau MD, de Winter V (2015). The hyoid arch and braincase anatomy of Acanthodes support chondrichthyan affinity of "acanthodians." *Proceedings. Biological Sciences*, 282(1821), 20152210. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4707761/>
- Burrow CJ, Rudkin D (2014). Oldest near-complete acanthodian: the first vertebrate from the Silurian Bertie Formation Konservat-Lagerstätte, Ontario. *PloS One*, 9(8), e104171. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4122448/>
- Coates MI, et al. (2018). An early chondrichthyan and the evolutionary assembly of a shark body plan. *Proceedings. Biological Sciences*, 285(1870). <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5784200/>
- Davis SP, et al. (2012). Acanthodes and shark-like conditions in the last common ancestor of modern gnathostomes. *Nature*, 486(7402), 247–250. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22699617/>
- Friedman M, Brazeau MD (2010). A Reappraisal of the Origin and Basal Radiation of the Osteichthyes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(1), 36–56. <https://doi.org/10.1080/02724630903409071>

Knorpelfische¹⁷

Die nächste Gruppe, die sich vom Stammbaum der Gnathostomata abzweigte, waren die Knorpelfische (Chondichthyes), zu denen auch die Haie gehören. Sie haben ein Skelett aus Knorpel, der sich schlecht fossilisieren lässt, weswegen man fossil hauptsächlich Haizähne findet. Öfters findet man aber auch Körperabdrücke. Obwohl Haie seit gut 400 Mio. Jahren sich in ihrer Körperform kaum verändert haben, haben sie im Laufe der Zeit erhebliche evolutionäre Veränderungen durchgemacht. Die frühesten Haie, die Cladodontier aus dem Devon, hatten einen großen, sehr primitiven "Schädel", sehr breit angelegte, steife Brustflossen, dicke Stacheln vor ihren Rückenflossen und einen starren Schwanz, der fast symmetrisch war. Im Mesozoikum sind die Hybodont-Haie deutlich weiterentwickelt, mit einem reduzierten, flexibleren Schädel, Brustflossen mit einer schmaleren Basis, die mehr Manövrierfähigkeit ermöglichten, spezialisierteren Zähnen und einem flexibleren Schwanz für kraftvolles Schwimmen. Diese Merkmale finden sich alle bei den heute lebenden Haien, den Neoselachii, wieder und wurden optimiert. Haie mögen schon lange existieren, aber sie haben sich im Laufe der Zeit erheblich verändert.

Im Wesentlichen entspricht die Schädel- und Kieferanatomie der Knorpelfische jenen der Knochenfische, nur dass ihre Elemente aus Knorpel bestehen. Der Schädel besteht aus einem Hirnschädel (Neurocranium), der das Gehirn enthält, sowie dem Gesichtsschädel (Viscerocranium). Zahntragend sind das Palatoquadratum als Oberkiefer und das Mandibulare als Unterkiefer. Sie liegen unterhalb des Hirnschädels und können durch einzelne Fortsätze des Palatoquadratus im Bereich der Nase und der Augenhöhlen mit diesem verbunden sein. Die einzelnen Kieferäste sind über eine Symphyse beweglich miteinander verbunden. Eine gelenkige Verbindung der Kiefer mit dem Hirnschädel besteht bei den meisten Haien indirekt über das Zungenbein im Bereich der Ohrkapseln, wodurch eine hohe Beweglichkeit des gesamten Kiefers erreicht wird. Beim recht ursprünglichen Kragenhai (*Chlamydoselachus anguineus*) und vielen fossilen Haien liegt der Oberkiefer dagegen breit am Hirnschädel an. Bei Haien fehlt ein Kiemendeckel und die Kiemen liegen daher offen.

Die Analyse des Genoms der Australische Pflughnasenchimäre (*Callorhinchus milii*) zeigt, dass Haie die ursprünglichen Gene Sparc und Sparcl1 besitzen, jedoch keine anderen Gene dieser Familie (SPP1, MEPE, IBSP, DMP1 und DSPP), die durch eine spätere Tandemduplikation entstanden sind. Diese Gene sind bei Knochenfischen und Landwirbeltieren vorhanden und für die Verknöcherung von Kollagen verantwortlich. Es wird vermutet, dass das Fehlen der Knorpelverknöcherung bei Knorpelfischen mit dem Fehlen dieser Gene zusammenhängt. Was mit dieser Hypothese jedoch schwer zu erklären ist, sind die Hinweise auf eine Verknöcherung bei den Panzerfischen, Stachelhaien und anderen frühen Gnathostomata. Eine alternative Erklärung könnte

¹⁷ Spezialliteratur zu den Knorpelfischen:

- Miller RF, et al. (2003). The oldest articulated chondrichthyan from the Early Devonian period. Nature, 425(6957), 501–504. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14523444/>
- Sallan LC, Coates MJ (2010). End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 107(22), 10131–10135. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2890420/>

sein, dass diese Genduplikationen vor dem gemeinsamen Vorfahren von Knorpel- und Knochenfischen stattfand und erstere Elemente dieses Genclusters verloren haben, während die Knochenfische diese Duplikate beibehielten. Knorpelfische haben zwar die Fähigkeit zur Verknöcherung einiger Körperteile bewahrt, wie ihre mineralisierten Zähne und Flossenstacheln (alles Körperteile, die keine Knorpelossifikation erfordern) zeigen, aber sie weisen keine anderen Merkmale der Hautknochen auf. Es ist nicht auszuschließen, dass das zuständige genetische Programm für die Bildung von Zähnen und Stacheln möglicherweise andere Gennetzwerke umfasst als die Verknöcherung von Knorpel und die Bildung von Hautknochen und dass letztere Programme bei Knorpelfischen evolutionäre Veränderungen durchlaufen haben.¹⁸

Knochenfische¹⁹

Nachdem sich die Knorpelfische vom Stammbaum abgespalten hatten, sind die nächsten Gruppen im Kladogramm alle als Osteichthyes, die "Knochenfische", bekannt. Sie teilen sich in zwei Hauptgruppen auf: die Fleischflosser (Sarcopterygii), zu denen Lungenfische, Quastenflosser und natürlich die Tetrapoden gehören, und die Strahlenflosser (Actinopterygii), die so genannt werden, weil sie ihre Flossen mit vielen langen Knochenstrahlen stützen. Strahlenflosser machen etwa 98 Prozent der Arten lebender Fische aus. Wie die anderen Fischgruppen tauchten auch die Strahlenflosser im Devon auf, haben sich aber seitdem rasant diversifiziert, mit Hunderten von Gattungen und Tausenden von Arten, die sowohl aus Fossilien als auch aus der lebenden Welt bekannt sind. In dieser Abstammungslinie gab es bemerkenswerte Veränderungen, so bei ihren Fress- und Schwimmgewohnheiten. Im Laufe der Zeit bildeten sich die Hautskelette am Kopf der Strahlenflosser zurück, während das Innenskelett zunehmend verknöcherte, aber große Teile auch aus Knorpel bestanden. Sie hatten einfache "Schnappfallen"-Kiefer mit begrenzter Flexibilität und begrenztem Platz für die Muskeln, die sie schließen. Ihre Körper sind außerdem mit schweren

¹⁸ Zur Genetik der Haievolution siehe:

- Dean MN, et al. (2009). Ontogeny of the tessellated skeleton: insight from the skeletal growth of the round stingray *Urolophus halleri*. *Journal of Anatomy*, 215(3), 227–239. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2750757/>
- Venkatesh B, et al. (2014). Elephant shark genome provides unique insights into gnathostome evolution. *Nature*, 505(7482), 174–179. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3964593/>

¹⁹ Spezialliteratur zu Knochenfischen:

- Betancur, R et al. (2013). The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents Tree of Life*. 5 <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23653398/>
- Broughton RE, et al. (2013). Multi-locus phylogenetic analysis reveals the pattern and tempo of bony fish evolution. *PLOS Currents Tree of Life*. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3682800/>
- Giles S, et al. (2015). Endoskeletal structure in *Cheirolepis* (Osteichthyes, Actinopterygii), An early ray-finned fish. *Palaeontology*, 58(5), 849–870. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4950109/>
- Lu J, et al. (2016). The Oldest Actinopterygian Highlights the Cryptic Early History of the Hyperdiverse Ray-Finned Fishes. *Current Biology: CB*, 26(12), 1602–1608. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27212403/>
- Near, TJ et al. (2012). Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109 (34): 13698–13703. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22869754/>
- Sallan LC, Coates MJ (2010). End-Devonian extinction and a bottleneck in the early evolution of modern jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(22), 10131–10135. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2890420/>
- Schaeffer, B, Rosen, DE (1961). Major adaptive levels in the evolution of actinopterygian feeding mechanisms. *American Zoologist* 1:187–204.

rhomboedrischen Schuppen bedeckt, und ihre Schwänze sind sehr haiartig, da der obere Lappen viel größer ist als der untere. Zu den frühesten Strahlenflossern zählt *Cheirolepis* aus dem mittleren Devon. Bei *Mimipiscis* aus dem oberen Devon ist eine Verknöcherung des Knorpels erkennbar. Im Mesozoikum waren diese ursprünglichen Gruppen größtenteils ausgestorben.

Heute existieren wenige Linien dieser urtümlichen Strahlenflosser: die Cladistia, zu denen die afrikanischen Flösselhechte und Flösselaale gehören und die Chondrostei, zu denen der Stör und Löffelstör gehören. Eine Besonderheit der Störe, neben ihrem knorpeligen Skelett und ihren Ganoidschuppen als Überreste des Hautpanzers, ist ihre Beweglichkeit des Kiefers, konvergent zur Beweglichkeit der Haie. Eine Besonderheit der Flösselhechte ist ihre Fähigkeit auch Luft zu atmen, da sie neben Kiemen auch über eine einfach gebaute Lunge verfügen. Dies wird vor allem im Zusammenhang mit der Evolution der Tetrapoden interessant.

Eine weitere Gruppe der Strahlenflosser sind unter dem Begriff „Holostei“ bekannt, die heute durch die Knochenhechte und Kahlhechte vertreten sind, aber im Mesozoikum viel artenreicher waren. Ihre Schädel bestehen immer noch aus relativ festem Knochen, aber die sind an der Vorderseite des Schädels beweglich, sodass sie ihren Mund weiter öffnen und größere Beutetiere fangen können. Der hintere Teil des Schädels ist ebenfalls weniger fest, sodass sie vergrößerte Kiefermuskeln für einen stärkeren Biss haben. Im Gegensatz zu Flösselhechten und Stören haben die Holostei fast keinen Knorpel in ihrem Skelett, sondern sind vollständig knöchern. Ihre Schuppen sind dünner und kleiner, sodass sie nicht so stark gepanzert sind.

Der letzte Schritt in der Evolution der Strahlenflosser ist die große Ausbreitung der Teleostei, die 98 Prozent aller heute lebenden Fische ausmachen. Nahezu jeder Fisch, den wir essen oder im Aquarium, in Seen, Flüssen oder Meeren sehen, gehört zu den Teleostei. Über 30.000 Arten sind bekannt und sind damit artenreicher als alle anderen Wirbeltierklassen. Die Teleostei spalteten sich während der Kreidezeit von den anderen Fischen ab und entwickelten sich dann explosionsartig zu Hunderten verschiedener Familien, von denen die meisten noch heute existieren. Wir Säugetier-Chauvinisten betrachten die letzten 66 Millionen Jahre gerne als das "Zeitalter der Säugetiere", aber in Bezug auf die Vielfalt entwickelten sich die Teleostei weitaus schneller als die Säugetiere. Teleostei unterscheiden sich deutlich von den anderen Strahlenflossern, denn sie haben die Knochen in ihrem Schädel stark reduziert, sodass ihre Köpfe von einem Gerüst aus dünnen Knochenstreben gestützt werden, die durch Muskeln und Sehnen verbunden sind, und nicht von massiven Knochenwänden, wie sie bei den ursprünglicheren Formen zu finden sind. Insbesondere die Knochen im Maul sind stark reduziert und durch flexible Sehnen verbunden, sodass sie sich leicht öffnen lassen. Viele Teleostei haben den alten Schnappmechanismus des Kiefers aufgegeben, bei dem sie ihre Beute mit Kiefer und Zähnen fangen. Stattdessen haben sie Münder, die sich plötzlich öffnen und einen Sog erzeugen, sodass sie ihre Beute herunterschlingen können. Teleostei setzen auch den Trend fort, den Knochenanteil in ihrem restlichen Skelett zu reduzieren, sodass die meisten ihrer Knochen sehr leicht und zart sind. Wer schon mal fast an einer Grete erstickt ist, weiß wovon ich spreche.

Schließlich haben Teleostei einen vollständig symmetrischen Schwanz, der nur eine winzige Spur der Aufwärtsbiegung der Wirbelsäule in der Nähe der Basis aufweist. Aber wir gehören der anderen Gruppe der Fische an, den Fleischflossern aus denen sich auch die Landwirbeltiere entwickelten. Ihre Besonderheiten stehen somit auch im Zusammenhang mit dem Landgang und sind Stoff für eine andere Episode.

Outro

Wir haben gesehen, wie aus einfachen Stützstrukturen der Kiemen bei frühen Fischen Schritt für Schritt bewegliche Kiefer entstanden – und wie diese Innovation das Fundament für die enorme Vielfalt der Wirbeltiere legte. Kiefer ermöglichten neue Ernährungsweisen, neue Lebensräume – und letztlich völlig neue Körperformen.

Doch dieser Umbau war nicht nur ein mechanisches Upgrade. Jeder dieser ehemaligen Kiemenbögen blieb mit ganz bestimmten Nerven verbunden. Diese alten Leitungen wurden nicht ersetzt – sie wurden in das neue System integriert.

Und genau hier wird es spannend: Die gleichen Hirnnerven, die einst die Kiemen der Fische versorgten, steuern heute bei uns Menschen Teile von Gesicht, Rachen, Stimme – und sogar Geschmack. Im nächsten Teil schauen wir uns an, wie diese Nerven entstanden, warum sie noch immer dem uralten Kiemenbogen-Plan folgen – und wie man daran die Evolution beinahe „ablesen“ kann. Danke fürs Zuschauen – und wenn dir dieses Video gefallen hat, bleib gern dran. Denn jetzt geht's weiter mit der faszinierenden Geschichte der Hirnnerven – einem der besten Beispiele dafür, wie Evolution auf bestehenden Strukturen aufbaut.