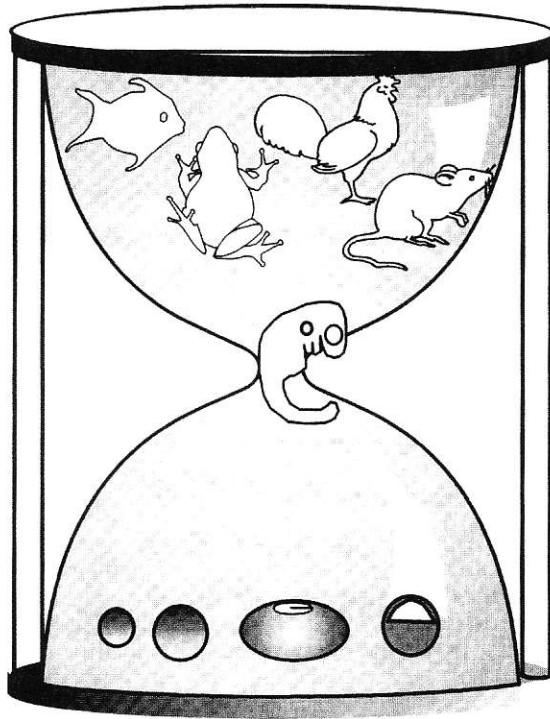


Abb. 2: „Hourglass model“ (Sanduhrmodell) nach ELINSON 1987, DUBOULE 1994 und COLLINS 1995. Der Ähnlichkeitsgrad von Wirbeltierembryonen aus allen Klassen soll in einer mittleren Phase ihrer Embryonalentwicklungen überdurchschnittlich groß sein (konserviertes bzw. phylotypisches Stadium). In den vorangehenden (Blastogenese) bzw. darauffolgenden Stadien (Fetogenese) dominieren dagegen die individuellen Unterschiede.



glaubten, daß alle Wirbeltierembryonen am Anfang ihrer Individualentwicklung nahezu deckungsgleich sind und dann entsprechend ihrer systematischen Stellung voneinander divergieren. Da beiden Forschern relativ wenig vergleichendes Datenmaterial über die erste Phase der Ontogenese (Blastogenese) zur Verfügung stand, setzten ihre Verallgemeinerungen in dem ontogenetischen Abschnitt ein, der im Sanduhrmodell mit dem phylotypischen Stadium markiert wird.

Das „hourglass model“ und die damit lebendig gehaltene Vorstellung, die Ontogenese sei doch irgendwie eine teilweise Widerspiegelung der Phylogenese, stellte kürzlich M. K. RICHARDSON (1997) mit einer breit angelegten, vergleichenden Studie über das o.g. „mittlere“ embryonale Stadium bei Wirbeltieren in Frage. RICHARDSON weist zunächst auf zwei Sachverhalte hin, die in der Diskussion zum Sanduhrmodell übersehen wurden. Zum einen gibt es in der englischsprachigen Literatur keine einzige vergleichende Studie, die das Modell anhand einer umfangreichen Datensammlung bestätigt oder falsifiziert. Offensichtlich, so RICHARDSON, begründeten die Autoren das Sanduhrmodell allein auf den Daten weniger Labortiere (Hühnchen, Maus, Ratte, Frosch, Zebrafisch) und unter dem Eindruck der neuen Erkenntnisse über die Universalität genetischer Kontroll- und Steuerungsprinzipien (z.B. HOX-Gene) im Verlauf der Ontogenese. Zum anderen existiere kein anerkannter zeitlicher und morphologischer Standard, um das fragliche phylotypische Stadium artübergreifend zu charakterisieren. Erst damit aber wären vergleichende Untersuchungen methodisch nachvollziehbar, die zu inhaltlich verwertbaren Ergebnissen führen könnten.

Neue Befunde. RICHARDSON selbst analysierte und verglich Wirbeltierembryonen von 39 Arten aus allen Wirbeltierklassen in einem annähernd entsprechenden Entwicklungsabschnitt. Es handelte sich um dasjenige Entwicklungsstadium, bei dem die Gliederung der metameren Körperwandsegmente (Somiten) bereits begonnen hatte, die Schwanzknospe aber noch keine Segmentation und Verlängerung zeigte (sogenanntes „tailbud stadium“, beim Menschen zu Beginn der 4. Entwicklungswoche).

Die breite wissenschaftliche Öffentlichkeit reagierte auf RICHARDSONS Veröffentlichung im Gegensatz zu seinen Fachkollegen überrascht (vgl. PENNISI 1997). Weshalb diese Aufregung?

Das Sanduhrmodell und die damit verknüpften phylogenetischen Ansätze sind empirisch nicht haltbar.

Für RICHARDSON existiert kein besonderes, konserviertes oder phylotypisches Embryonalstadium bei den Wirbeltieren. Das Sanduhrmodell und die damit verknüpften phylogenetischen Ansätze sind empirisch nicht haltbar. Im untersuchten Entwicklungsstadium zeigen die einzelnen Organismen ausgeprägte Unterschiede untereinander z. B. hinsichtlich ihrer Größe (bis zum 10-fachen), ihres gesamten Bauplanes (Zahl der Somiten, Pharyngealbögen bzw. Gliedmaßen) oder in der Anlage bzw. bezüglich des Differenzierungsgrades einzelner Organe (z.B. des embryonalen Herzens). Die Variationsbreite der embryonalen Merkmalsmuster ist nicht weniger markant als die Ausprägungen bei den Adultorganismen. Eindrucksvolles Beispiel dafür sind die Pharyngealbögen. HAECKEL präsentierte in seiner Abbildung für diese ein identisches Bild in Anzahl und Form bei allen Wirbeltieren, welches der Wirklichkeit nicht im geringsten entspricht (vgl. Abb. 1 mit Abb. 3). RICHARDSON deklassiert deshalb HAECKELS Abbildungen (speziell die Embryonen in der obersten Reihe, von Abb. 1), von denen signifikante Einflüsse auf entsprechende Ideen und Hypothesen ausgingen, als stilisierte Abwandlungen eines Säugetierembryos ohne Realitätstreue und ohne wissenschaftlichen Wert.

Dennoch vertritt RICHARDSON eine Verflechtung von Ontogenese und Phylogenese, die allerdings nicht deskriptiv, sondern allein kausal begründet ist. Die evolutive Abwandlung von Merkmalen erfolgte seiner Ansicht nach hauptsächlich durch erblich fixierte Änderungen bereits existierender ontogenetischer Prozesse. Aus der beschriebenen Vielfalt bei Wirbeltierembryonen schließt der Autor auf Evolutionsmechanismen, die zur Beeinflussung der Größe und des Körperbauplanes von Embryonen oder zum Wechsel in der Anzahl sich

wiederholender Baumerkmale (z.B. Somiten, Pharyngealbögen) sowie zur Verschiebung von Wachstumsmustern (Allometrie) und / oder des zeitlichen Entwicklungsverlaufes (Heterochronie) einzelner Organe geführt haben müssen. Alle embryonalen Stadien sind in gleicher Weise anfällig für diese Veränderungen und nehmen deshalb eine Schlüsselrolle für makroevolutionäre Ereignisse ein. RICHARDSON warnt davor, auf der immer noch dünnen Grundlage aktuellen ontogenetischen Wissens (das zumeist von wenigen Labortieren stammt) voreilige Verallgemeinerungen zu postulieren, wie es bei HAECKELS Thesen und den daraus abgeleiteten Modifikationen geschah.

Diskussion. RICHARDSON gelingt es eindrucksvoll – und darin liegt der große Wert seiner Arbeit –, durch die Präsentation und die vergleichende Darstellung älterer und aktueller ontogenetischer Daten das „hourglass model“ und das damit verknüpfte Postulat von der Existenz eines konservierten, phylotypischen Stadiums bei den Wirbeltieren zu widerlegen. Seine Schlußfolgerungen sind allerdings in der wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit dem Biogenetischen Grundgesetz nicht neu (vgl. z.B. PETERS 1980, ULLRICH 1997). Die bis dahin vorliegenden Beschreibungen von Ontogenesen einzelner Organismen (z.B. beim Menschen durch BLECHSCHMIDT (1961, 1973) und O'RAHILLY (1987)) haben punktuell dieses Ergebnis bereits vorweggenommen. Vergleichende Untersuchungen deutscher Embryologen zum Ausgang des 19. Jahrhunderts (z.B. MEHNERT 1896: Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo) führten auf der Grundlage des damals vorhandenen Wissens zu einer analogen Ablehnung des

Die bisher bekannten ontogenetischen Prinzipien der Struktur- und Funktionsentwicklung liefern kein tragendes Fundament für ein kausales Verständnis makroevolutiver Prozesse.

simplen methodischen Ansatzes HAECKELS. HAECKELS Abbildungen sind seit ihrer Veröffentlichung wiederholt kritisiert und von Fachleuten z.T. als Fälschungen oder als oberflächliche Schematisierungen charakterisiert worden (GURSCH 1981). Daß sie dennoch immer wieder auftauchen, ist ein Phänomen, welches in einem engen Zusammenhang mit der breiten und gewöhnlich unkritischen Akzeptanz der Evolutionslehre stehen dürfte.

Die Annahme, über Abwandlungen ontogenetischer Prozesse einen Erklärungsansatz für makroevolutionäre Änderungen zu liefern, stellt in der Vielfalt bisher diskutierter phylogenetischer Mechanismen prinzipiell nichts Neues dar (z.B.

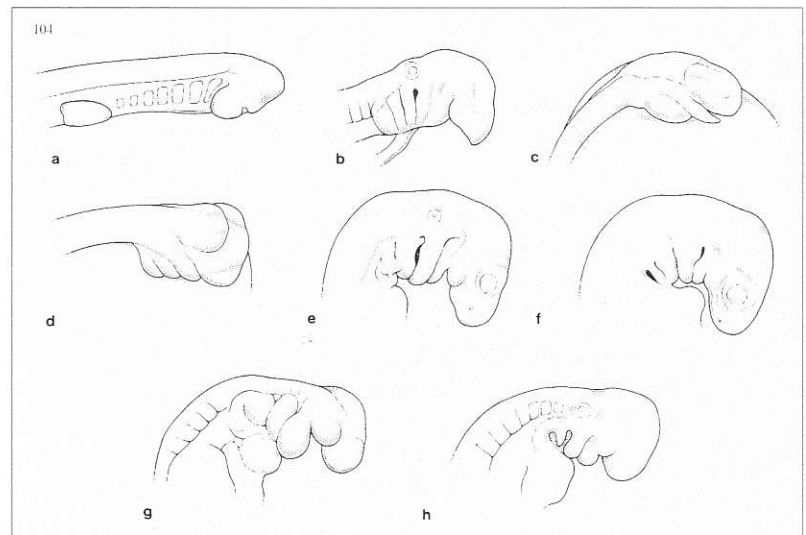


Abb. 3: Seitliche Ansichten der embryonalen Kopf-Halsregion von Embryonen verschiedener Wirbeltierklassen nach RICHARDSON et al. (1997): a Neunauge (Kieferlose), b Rochen (Knorpelfische), c Stör (Knochenfisch), d Baumfrosch aus Puerto Rico (Amphibien), e Europäische Brückenechse (Reptilien), f Hühnchen (Vögel), g Opossum – amerikanische Beutelratte (Beuteltiere), h Hauskatze (Säugetiere). Neben dem hohen Grad der individuellen Merkmalsausprägung (Anzahl und Form der Pharyngealbögen) ist eine Ähnlichkeitsabstufung festzuhalten, die nicht mit den phylogenetischen Reihen korreliert.

CHAMBERS 1844, HAECKEL 1866, NAEF 1917, SEWERTZOFF 1931, DE BEER 1930, 1958; GOULD 1977). Während die früheren Hypothesen von einer geringeren Anfälligkeit junger embryonaler Stadien (besonders des phylotypischen Stadiums) gegenüber evolutiven Veränderungen sprachen, sieht RICHARDSON keinen Grund für diese Einschränkung wegen der nachgewiesenen Merkmalsdiversifikation in *allen* embryonalen Phasen.

Schlußfolgerung. Die von RICHARDSON präsentierten deskriptiven Daten sowie die in seiner Arbeit nirgends angesprochenen Probleme der Homologisierung von embryonalen und adulten Merkmalen (ULLRICH 1994) belegen erneut die Fragwürdigkeit jeder Art einer spekulativen Parallelisierung bzw. Gleichsetzung des embryonalen Formenwandels mit den hypothetischen phylogenetischen Reihen der Wirbeltiere. Ebenso liefern die bisher bekannten ontogenetischen Prinzipien der Struktur- und Funktionsentwicklung kein tragendes Fundament für ein kausales Verständnis makroevolutiver Prozesse. Die vorgeschlagenen Evolutionsmechanismen (Heterochronie, Allometrie u.a.m.) sind lediglich deskriptive Umschreibungen der aktuell beobachteten Merkmalsvielfalt, für deren Entstehen jedoch plausible genetische und epigenetische Erklärungen auch von RICHARDSON nicht genannt werden können.

Entgegen allen bisherigen Hoffnungen spricht die Komplexität und Individualität der gesamten Ontogenese bei Wirbeltieren immer deutlicher gegen ihre konstruktive Verwertbarkeit in phylogenetischen Modellen.

Literatur

- BLECHSCHMIDT E (1961) Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen. Freiburg.
- BLECHSCHMIDT E (1973) Die pränatalen Organsysteme des Menschen. Stuttgart.
- CHAMBERS R (1844) Vestiges of the Natural History of Creation. 1. Auflage. London.
- COLLINS P (1995) Embryology and development. In: COLLINS P (ed) Gray's anatomy, 38th edn. London, pp 91-341.
- DE BEER GR (1930) Embryology and evolution. Oxford.
- DE BEER GR (1958) Embryos and ancestors. Oxford.
- DUBOULE D (1994) Temporal colinearity and the phylogenetic progression. *Development (Suppl)* 135, 142.
- ELINSON RP (1987) Changes in developmental patterns: embryos of amphibians with large eggs. In: RALF RA et al. (eds) Development as an evolutionary process. New York, S. 1-21.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and phylogeny. Cambridge.
- GURSCH R (1981) Die Auseinandersetzungen um Ernst Haeckels Abbildungen. Diss. med. Marburg 1980. Marburger Schriften zur Medizingeschichte. Bern, Frankfurt a.M.
- HAECKEL E (1866) Generelle Morphologie. I: Allgemeine Anatomie der Organismen. II: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin.
- HAECKEL E (1874) Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1. Auflage. Leipzig.
- MEHNERT E (1896) Die individuelle Variation des Wirbelthierembryo. Morphologische Arbeiten. 5. Band. Jena, S. 386-444.
- NAEF A (1917) Die individuelle Entwicklung organischer Form als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena.
- O'RAHILLY et al. (1987) Developmental Stages in Human Embryos. Carnegie Institution of Washington Publication 637.
- PENNISI E (1997) Haeckel's Embryos: Froud rediscovered. *Science* 277, 1435.
- PETERS S (1980) Das Biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Schlußfolgerungen *Medizinhist. J.* 15, 57-67.
- RICHARDSON MK, HANKEN J, GOONERATNE ML, PIEAU C, RAYNAUD A, SELWOOD L & WRIGHT GM (1997) There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anat. Embryol.* 196, 91-106.
- SEWERTZOFF AN (1931) Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena.
- ULLRICH H (1994) Embryologie und Homologie – Die Reichert-Gaupp'sche Theorie. *Stud. Int. J.* 1, 15-24.
- ULLRICH H (1997) Zur Geschichte der Entdeckung der sogenannten Kiemenbogen und Kiemenspalten in der menschlichen Embryonalentwicklung. Diss. med. Dresden.

Schnelle Intrusion von Granitschmelzen durch Dikes

Franz Egli-Arm, Stockener Str. 76, CH-8405 Winterthur

Zusammenfassung: Bis vor kurzem waren die meisten Geologen überzeugt, daß sich granitische Magmen in Form von langsam aufsteigenden Diapiren von der Bildungszone in der Unterkruste zum endgültigen Platz in der Oberkruste bewegen. In jüngster Zeit haben Beobachtungen der Gesteinszusammensetzung und -struktur, Labormessungen unter physikalischen Bedingungen der Erdkruste sowie fluiddynamische Berechnungen jedoch den Schluß nahegelegt, daß die Magmen in den meisten Fällen durch Dikes fließen. Die Fließgeschwindigkeit ist dabei bis zu 100.000 Mal schneller als in Diapiren (BRANDON et al. 1996). Bestätigen sich diese Befunde, so müßte auch die Bereitstellung des Magmas in der Quellenzone der Unterkruste und die Plazierung in der oberen Kruste schnell erfolgen.

Granit ist nach verbreitetem Verständnis der Inbegriff der Urtümlichkeit, Härte und Unverrückbar-

keit. Diese Bedeutungszuordnung äußert sich auch in Redewendungen: Wenn man beim Vorgesetzten mit seinem Wunsch nach Gehaltserhöhung „auf Granit beißt“, so hat jeder weitere Versuch, doch noch zum Zug zu kommen, keinen Sinn. Die vielen geologisch nicht geschulten Bergwanderer, welche die zerklüfteten, ungeschichteten und massig wirkenden Steilwände der Kristallinmassive aus der Nähe betrachten, scheinen diesem Volksempfinden immer wieder neue Nahrung zu verleihen. Nachdem sich die Geologie im 19. Jahrhundert als Wissenschaft etabliert hatte, vermuteten die Forscher aber sehr früh, daß der Granit im Vergleich mit anderen Gesteinsarten keineswegs so urtümlich ist.

Was ist Granitgestein und woher kommt es?

„Feldspat, Quarz und Glimmer, die drei vergeß' ich nimmer.“ Mancher Leser hat wohl in der Schule diesen Merkvers auswendig gelernt. Granit ist ein fein- bis grobkörniges kristallines Gestein von