

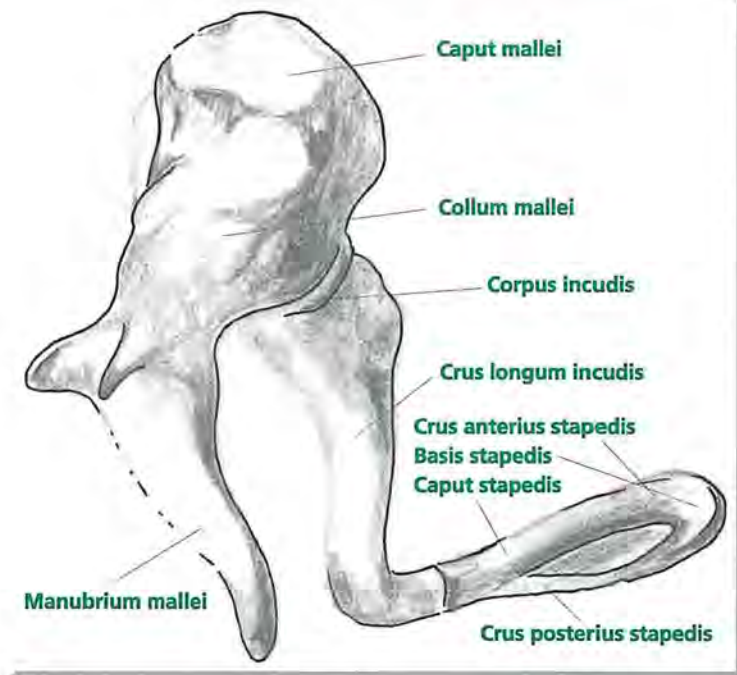
Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gauppsche Theorie

Henrik Ullrich, Franz-Mehring-Str. 11, 01589 Riesa

Zusammenfassung: Phylogenetische, am Biogenetischen Grundgesetz HAECKELS orientierte Homologiebetrachtungen zur Mittelohrentstehung bei Wirbeltieren führen bei Berücksichtigung aufeinanderfolgender Stadien der Ontogenese zu völlig gegensätzlichen Resultaten. Die Reichert-Gauppsche Theorie (Herleitung der Mittelohrknochen der Säugetiere aus bestimmten Kieferknochen der Reptilien) beruft sich u. a. auf die anatomisch-topographischen Verhältnisse der knorpelig angelegten Mittelohranlagen bei den Säugern. OTTO (1984) dagegen betrachtet diese Sichtweise als irreführend und falsch: Die anatomisch-topographischen Verhältnisse im vorangehenden Blastemstadium sprächen eher dafür, die Mittelohrknochen der Reptilien (Columella) mit denen der Säugetiere (Hammer, Amboß, Steigbügel) zu homologisieren, weil in beiden Fällen die angesprochenen Strukturen Entwicklungsprodukte des zweiten und nicht des ersten Pharyngealbogens seien.

Die unterschiedlich interpretierbaren Ergebnisse der deskriptiven und experimentellen Embryologie stellen jedoch den wissenschaftlichen Wert solcher auf dem Biogenetischen Gesetz beruhenden Diskussionen zur Klärung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge generell in Frage. Das Postulat der naturgesetzlichen Verknüpfung von Embryologie und Phylogenese konnte durch die kausale Evolutionsforschung bisher nicht belegt werden.

Schon die Begründer der modernen Embryologie, zu denen z.B. Carl-Friedrich WOLFF (1733–1794), Johann Fr. MECKEL d. J. (1781–1833) und Carl-Ernst v. BAER (1792–1876) zählen, maßen ihren Ergebnissen eine fachübergreifende Bedeutung zu. Entsprechend ihrer religiösen und naturphilosophischen Grundanschauungen interpretierten sie die Embryonalentwicklung als Ganzes und viele der dabei auftretenden Strukturen im Sinne des Stufenleiterkonzeptes oder der Typologie. Beiden der idealistischen Morphologie zugehörigen Sichtweisen gemeinsam war die Absicht, die generellen Ordnungsstrukturen der lebenden Welt als Ausdruck der Schöpfungsprinzipien Gottes oder einer transzendenten Idee zu erfassen und diese durch wissenschaftliche Detailarbeit nachzuzeichnen. Der Verzicht auf übernatürliche Erklärungsansätze in der Biologie durch den von Charles DARWIN eingeleiteten Paradigmenwandel stellte auch die Embryologie in ein neues Licht. Für Ernst HAECKEL (1866) repräsentiert die ontogenetische Entwicklung höherer Lebewesen ein verkürztes, teilweise verwischtes Bild ihrer eigenen Stammesgeschichte. Die Phylogenese gilt bei HAECKEL als



mechanische Ursache der Ontogenese, weil beide durch gleiche Kausalketten verbunden seien. Bildungen, wie die fälschlich so genannten Kiemenbögen, die bei der Entwicklung vieler Wirbeltiere in Erscheinung treten, zählen als Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung. Das Biogenetische Grundgesetz konnte sich als kausale Erklärung für die Ontogenese eines Organismus jedoch niemals durchsetzen und wurde diesbezüglich von mehreren Biologen und Embryologen wissenschaftlich angegriffen (FRANZ 1927, GARSTANG 1922, BLECHSCHMIDT 1973). Trotzdem nutzten und nutzen viele Morphologen dessen Grundidee, um das phylogenetische Werden einzelner Organe bzw. Organsysteme durch vergleichende Forschung zu verstehen und zu belegen. Die embryonale Entwicklung des Mittelohres bei den Säugetieren aus Anteilen des Ober- und Unterkiefers bei Reptilien (Reichert-Gauppsche Theorie) wird in diesem Zusammenhang gern als Paradebeispiel angeführt (KÄMPFE 1985).

Der Wert homologer Verknüpfungen von embryonalen Merkmalen einer Tierklasse mit den in Adultstadien auftretenden Merkmalen einer anderen wird durch die vorliegende Arbeit in Frage gestellt. Die Auseinandersetzungen um die stammesgeschichtliche und ontogenetische Entwicklung des Mittelohres bei den Säugetieren zeigen exemplarisch die Widersprüchlichkeit und Unzulänglichkeit bisheriger phylogenetisch geprägter Systematisierungsversuche.

Abb. 1:
Ossicula auditus
des Menschen
(nach BERTOLINI &
LEUTERT 1982)

Tiefgreifender Struktur- und Funktionswandel

Folgt man der Reichert-Gauppschen Theorie, muß man „Umwandlungen, die den Charakter des Paradoxen“ (GAUPP 1898, S. 1001) tragen, von Funktionen und Strukturen homologer Bestandteile des Gesichtsschädels im Verlauf der Evolution von den fischartigen Vorfahren zu den Säugetieren annehmen. Die Mittelohrknochen (Ossicula auditus), bestehend aus Hammer, Amboß und Steigbügel (Malleus, Incus, Stapes, Abb. 1) sind nach dieser Sicht phylogenetisch von den knorpiligen Kiemenspannen prähistorischer Fische herzuleiten. Diese veränderten sich jedoch zunächst auf der Stufe der Amphibien und Reptilien in konstitutive Knochensegmente des Unter- bzw. Oberkiefers (Articulare, Quadratum, Abb. 2). Charakteristisches Merkmal der zu den Säugetieren führenden Entwicklungslinie wäre dann die Verlagerung dieser Elemente des Ober- und Unterkiefers in den Mittelohrraum. Dort hätten sie Teile der Columella (die Extra-Columella) verdrängt und sich zu Hammer (Malleus) und Amboß (Incus) formiert. „Die Gehörknöchelchen, ursprüngliche Kiemenbogenelemente, geben ein gutes Beispiel für den Funktionswandel, dem homologe Bildungen unterliegen können. Hilfselemente der Atmungsorgane sind zu wichtigen Einrichtungen für die Nahrungsaufnahme geworden und schließlich zum schalleitenden Apparat des Hörorgans“ (ROMER & PARSONS 1991, S. 467).

Bedenkt man in diesem Zusammenhang die dazu notwendigen korrelativen Abänderungen der Weich-

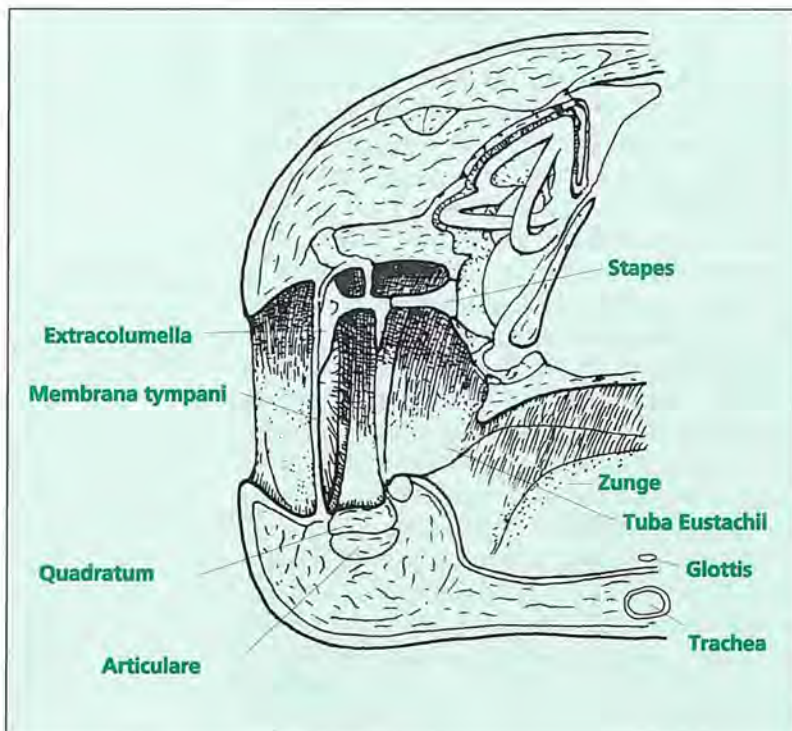


Abb. 2: Schalleitender Apparat und Innenohr eines Reptils in frontaler Schnittebene (nach ROMER & PARSONS 1991)

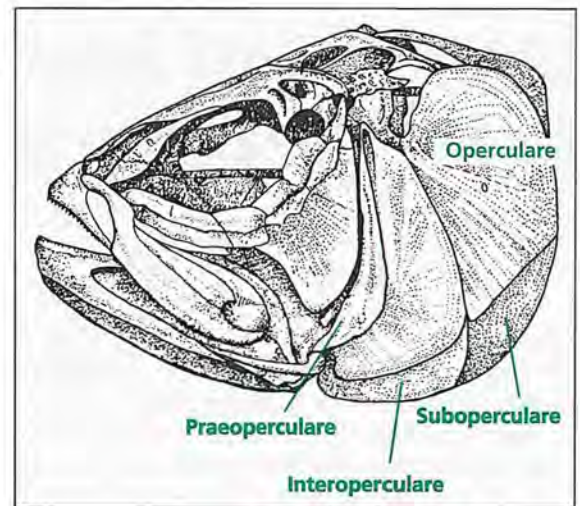


Abb. 3: Seitliche Sicht auf den Schädel eines Knochenfisches (nach ROMER & PARSONS 1991)

teilstrukturen (Muskulatur, Sehnen, Bindegewebe), der nervalen und vaskulären (Gefäß-) Versorgung sowie die der zentralnervösen Verarbeitungs- und Steuerungsstrukturen, wird deutlich, weshalb GAUPP der Evolution „scheinbar unerhörte Dinge“ (1898, S. 1001) zuschreiben mußte.

Neben vergleichend anatomischen und paläontologischen Befunden sind es vor allem embryologische Ergebnisse, die in evolutionstheoretischer Lesart das geschilderte Szenario belegen sollen. Voraussetzung dafür ist die auf einzelne Organe bezogene Akzeptanz des biogenetischen Grundgesetzes (HAECKEL 1872) in Verbindung mit einem phylogenetischen Verständnis homologer Merkmale. „Die Anwendung der biogenetischen Grundregel verlangt eine Einschränkung auf die Rekapitulationsmorphogenese einzelner Organe, ... Unter Beachtung der erforderlichen Voraussetzungen behält die biogenetische Grundregel ihre Rolle, im Rahmen einer synthetischen Betrachtung Indizien für die Rekonstruktion von Phylogeneseen beizubringen, weil sie auf dem Prinzip der Historizität und des Homologie-Vergleiches fußt“ (KÄMPFE 1985, 32). Vor dem Aufkommen der Abstammungslehre DARWINS interpretierte man allerdings homologe Merkmale in einer grundsätzlich anderen Weise.

Homologiebetrachtungen in der vordarwinistischen Periode

Das Streben nach einer systematischen Aufarbeitung anatomischer und embryologischer Kenntnisse durch die Methode des Vergleichs erreichte durch die idealistische Morphologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein beachtliches Niveau. Ausgehend von religiösen und naturphilosophischen Grundüberzeugungen ordneten die Forscher ermittelte Fakten entweder dem Stufenleitermodell oder dem typologischen Konzept zu. Ersterem lag die bis auf ARISTOTELES

zurückgehende Vorstellung zugrunde, alle Naturdinge in Reihen vom Niederen zum Höheren anordnen zu können als „Scala naturae“ (z. B. bei BONNET 1779). Kennzeichnend für die Typologie war die Annahme abstrakter, ideeller Urformen oder Typen, die man als Ausdruck des allgemeinen Grundbauplanes für einzelne Tierklassen wertete. Auch der Aufbau einzelner Organe wurde in entsprechender Weise ausgehend von gedanklich konstruierten Grundbauplänen erforscht. Jedes Wirbeltier, und diesem untergeordnet auch jedes Organ, galt deshalb als spezifische Abwandlung einer Urform oder eines Typs. Organe unterschiedlicher Tierarten, die auf einen gemeinsamen Grundbauplan reduzierbar waren, bezeichnete man als homolog oder analog. Eine exakte inhaltliche Trennung der Begriffe Homologie und Analogie bestand noch nicht.

Das zentrale Anliegen naturphilosophischer Forschung bestand darin, die schöpferischen Grundgedanken Gottes oder einer unbestimmten, kreativen Idee in der Natur aufzuspüren und nachzuzeichnen. Das Stufenleiterkonzept und die Typologie sind aus diesem Bestreben heraus entwickelt worden. Homologe Merkmale bei unterschiedlichen Tierformen galten ursprünglich als ein Beleg für die Handschrift ihres gemeinsamen Schöpfers (GOULD 1977). Die subjektiv festgelegten Kriterien für die Ermittlung von Homologien oder Analogien waren damals in der Regel geometrischer oder lageabhängiger Natur. Gleiche Maßstäbe nutzte man auch bei der Deutung embryologischer Bildungen (SPEMANN 1915). Die Forscher bemühten sich um eine Übertragung gegebener anatomisch-topographischer Verhältnisse von einem auf ein anderes Tier. Gelang dies, konnten die jeweiligen Tiere oder Organe z.B. einem gemeinsamen Typ systematisch zugeordnet werden. Angeregt durch die Ideen von J. W. GOETHE strebte man z. B. danach, den Schädel der Wirbeltiere in einzelne Schädelwirbel zu zerlegen und miteinander zu vergleichen. Die Mittelohrknochen als Teile des Schädels bei den Säugern wurden auf diesem Weg mit entsprechenden knöchernen Elementen der Fische oder Reptilien homologisiert.

Nachfolgend werden einige Möglichkeiten der Homologisierung der Mittelohrknochen vorgestellt, die bereits vor dem Siegeszug des Darwinismus er-

Idealistische Morphologie: Auf naturphilosophische und religiöse Grundanschauungen gegründete Betrachtung und Bewertung anatomischer Befunde in der vordarwinistischen Ära. (z. B. Stufenleiterkonzept, Typologie) Die Einheit der Natur und das vorrangig ideell verstandene Prinzip der Entwicklung waren zentrale Grundgedanken.

Stufenleiterkonzept (scala naturae): Systematisierungsmodell im 17., 18. und 19. Jh., bei dem eine Anordnung aller Lebewesen vom niedrigsten zum höchsten in Form von einreihigen, später mehrreihigen Stufenleitern angestrebt wurde. Bekannte Vertreter waren G. W. Leibniz (1646–1716), Ch. de BONNET (1720–1793) und J. Fr. MECKEL d. J. (1781–1833).

Typologie: Auf G. CUVIER (1760–1836) und J. W. GOETHE (1749–1832) gegründete Lehre, welche die Vielfalt der morphologischen und funktionellen Eigenschaften der Tierwelt auf wenige abstrakte Typen (Baupläne) zurückzuführen versuchte.

Homologie: Wissenschaftliche Kategorie, welche den Grad der Ähnlichkeit oder Vergleichbarkeit morphologischer Strukturen anhand individuell unterschiedlicher Kriterien beschreibt. Je nach weltanschaulicher Grundposition des Forschers wird mit dem Begriff vielfach in unberechtigter Weise die

Herkunft der jeweiligen Bildungen verknüpft.

Ontogenese: Begriff für die Individualentwicklung eines Organismus, der vorrangig hinsichtlich der Keimesentwicklung von der Befruchtung beginnend für die Blasto-, Embryo- und Fetogenese angewendet wird.

Biogenetisches Grundgesetz: Von E. HAECKEL 1866 im Sinne der Abstammungslehre uminterpretierte Ansicht J. Fr. MECKELS u.a., wonach ein Organismus während seiner individuellen Ontogenese morphologische Stadien der systematisch unter ihm stehenden Organismen durchläuft. HAECKEL sah in der Phylogenese die eigentliche Ursache für den ontogenetischen Gestaltwandel. Namentlich als B. G. wird es von ihm 1872 eingeführt.

Pharyngealbögen: In der frühen Embryogenese vieler Wirbeltiere auftretende bogenförmige Bildungen, die fälschlicherweise in der vordarwinistischen Ära als Kiemenbögen interpretiert und entsprechend bezeichnet wurden. Die Pharyngealbögen sind das ontogenetische Ausgangsmaterial für die Entwicklung vielfältiger Strukturen im Kopf- und Halsbereich. In ihrer embryonalen Form haben sie weder anatomisch noch funktionell irgend eine Beziehung zu den Kiemen der Fische.

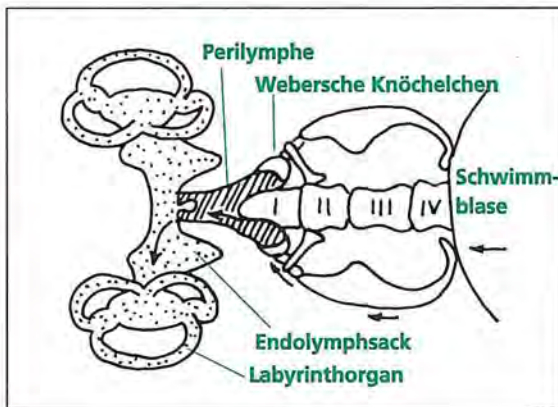
arbeitet wurden (nach GAUPP 1898).

Erste Versuche brachten die Elemente des Kiemendeckels der Fische mit den Mittelohrknochen der Säuger in Beziehung. SPIX (1815), GEOFFROY ST. HILAIRE (1820), OKEN (1821; 1823) stellten als homologe oder analoge Teile gegenüber (vgl. Abb. 1 und 3):

Säuger	Fische
Steigbügel (Stapes)	= Operculare
Amboß (Incus)	= Suboperculare
Hammer (Malleus)	= Interoperculare
Trommelfell (Tympanicum)	= Praeoperculare

Eine andere Position vertrat WEBER (1820). Er war überzeugt, daß die Gehörknöchelchen einiger Fischarten (Karpfen, Welse), die nach ihm benannten Weberischen Knöchelchen, mit denen des Menschen gleichwertig bzw. homolog sind (vgl. Abb. 1 u. 4).

Abb. 4:
Webersche Gehörknöchelchen. Die zwischen der Schwimmblase und dem Perilymphraum gelegenen W.G. dienen der Übertragung von Wellenbewegungen (siehe Pfeilrichtung). Diese erreichen über den Endolymphsack das sensorische Empfangsorgan (Labyrinthorgan) des Fisches (nach ROMER & PARSONS 1991).



RUDOLPHIE (1823), HUSCHKE (1824) und RATHKE (1832) glaubten eine Homologie unter allen Landwirbeltieren darstellen zu können. Ihrer Ansicht nach ist die Gehörknöchelchenkette aller Landwirbeltiere trotz großer morphologischer Unterschiede in toto als gleichwertig zu betrachten:

Säugetiere	Amphibien, Reptilien
Stapes, Incus, Malleus	= Columella auris

Bereits 1818 schlug CARUS zum ersten Mal eine Homologisierung der Mittelohrknochen der Säuger mit Anteilen des Kieferapparates der Reptilien vor:

Säugetier	Reptilien
Stapes, Malleus	= Columella
Incus	= Quadratum

(vgl. Abb. 1 und 2)

Die Integration von embryologisch auftretenden Strukturen in die Homologiediskussion geschieht durch MECKEL 1820. Der nach dem Embryologen benannte Knorpel des ersten Pharyngealbogens weist zeitlich begrenzt bei den Säugetieren eine kontinuierliche Verbindung mit der knorpeligen Anlage des Hammers auf. Diese Tatsache bildete die Grundlage für die homologe Gleichsetzung von:

Säugetiere	Reptilien
Malleus	= Articulare (ein Unterkieferknochen)

(vgl. Abb. 1, 2 und 5)

In einer umfangreichen Arbeit stellte REICHERT 1837 seine vordergründig auf Ergebnissen der vergleichenden Embryologie beruhenden Anschauungen vor. Diese erlangten in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts die größte Akzeptanz und dienten später

GAUPP (1897) als Basis seines deszendenztheoretischen Modells. Als homolog gelten für REICHERT jene knöcherne Strukturen, die aus vergleichbaren oder ähnlichen embryologischen Anlagen, in diesem Fall aus den Knorpelspangen der Pharyngealbogen, hervorgehen. Morphologische Merkmale, die weder in ihrem Aufbau noch in ihrer Funktion bei voll ausgebildeten Individuen unterschiedlicher Wirbeltierklassen Ähnlichkeiten aufweisen, werden durch REICHERT aufgrund postulierter Homologien ihrer embryonalen Anlagen systematisch verbunden. „Die Entwicklungsgeschichte (oder die Ontogenese, d. V.) ist es, welche, wie mein großer Lehrer sagt (L. OKEN, d. V.), das Richteramt über die comparative Anatomie zu führen hat . . .“ (REICHERT 1836, S. 121).

Folgende Beziehungen stellte REICHERT zur Diskussion:

	Säuger	Reptilien, Vögel	Amphibien
Entwicklungsprod. des 1. Pharyngealbogens	Malleus Incus	= Articulare = Quadratum	
Entwicklungsprodukt des 2. Pharyngealbogens	Stapes	= Columella	= Columella

(vgl. Abb. 1 und 2)

Der Anatom hoffte, mit seinen Ergebnissen wichtige Belege für die Richtigkeit des Typus-Konzeptes zu liefern: „Mit den vorliegenden Beobachtungen und Untersuchungen sind, wie mir scheint, einige neue Resultate in der Entwicklungsgeschichte aufgestellt. Sind sie richtig und der Wahrheit gemäss, wie ich es glaube und wie ich wünsche, dass man sie finden möchte, so liesse sich manches Räthselhafte über den Wirbeltypus des Kopfes in helleres Licht setzen.“

Mitte des 19. Jahrhunderts existierte also eine beachtliche Zahl verschiedenster Ansichten über die homologen Beziehungen der Mittelohrknochen von Säugetieren. Da keine einheitlich definierten Homologiekriterien vorlagen, orientierten sich die Forscher primär an subjektiv festgelegten Maßstäben. Die Verknüpfung morphologischer Strukturen von Organismen unterschiedlicher Wirbeltierklassen zu homologen Merkmalen geschah jedoch niemals unter dem Aspekt, historische Beziehungen zwischen diesen Individuen zu belegen.

Homologisierung unter deszendenztheoretischem Einfluß

Für den Anatomen der idealistischen Morphologie galt Homologie als Beleg für den verbindenden schöpferi-

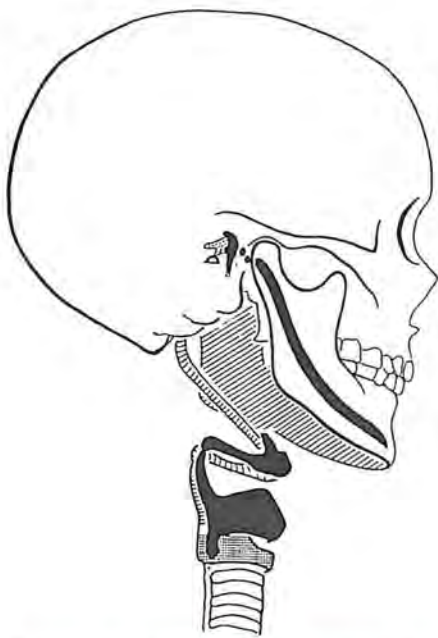


Abb. 5: Lage des Meckelschen Knorpels im Bereich des menschlichen Unterkiefers und des Mittelohrraumes (nach JUNKER & SCHERER 1992). Der M. K. tritt beim menschlichen Embryo in der 7. Woche in Erscheinung und wird bis zur 24. Woche vollständig zurückgebildet (SPERBER 1989).

schen Geist hinter allem Lebenden. DARWIN und seine Anhänger sehen im Vorhandensein homologer Merkmale den unzweideutigen Beweis für die Richtigkeit der Abstammungslehre. Die Kriterien und Methoden zur Aufstellung von Homologien entsprachen denen der vordarwinistischen Ära und damit auch die vorgelegten Ergebnisse. Die darauf aufbauenden Schlussfolgerungen suchten nach DARWIN nicht mehr die Existenz eines Typus, sondern die Aufeinanderfolge von Abstammungsgemeinschaften zu begründen. „Ich glaube, . . ., daß nur die gemeinsame Abstammung – die einzige bekannte Ursache großer Ähnlichkeit zwischen Lebewesen – das Band bildet, das zwar unter verschiedenen Modifikationsstufen verborgen ist, durch unsere Einteilung aber teilweise enthüllt wird“ (DARWIN 1859, 459).

Diese stammesgeschichtlichen Beziehungen der Organismen werden gewöhnlich durch ihren Platz im Stammbaum einsichtig gemacht (HAECKEL 1866). (Die Stufenleiterlehre benutzte bereits gegen Ende des 18. Jahrhunderts das Bild des Baumes zur Veranschaulichung der systematischen Einteilung des Tierreiches.) Die Frage nach den Mechanismen der postulierten Wandlungen der Organismen innerhalb langer Zeiträume spielt bei der Aufstellung der Abstammungslinien eine völlig untergeordnete Rolle. Deshalb wurde sie vielfach von den vergleichenden Morphologen ignoriert (FRANZ 1931) oder einfach wie bei HAECKEL (1876) durch die Vererbung erworbener Eigenschaften erklärt.

Nachfolgend sind zwei Beispiele der Homologisierung der Mittelohrknochen von Vertretern der Abstammungslehre kurz vorgestellt (nach GAUPP 1898).

PETERS (1867; 1874) homologisierte die Columella der Vögel und Reptilien (Sauropsiden) mit den Mittelohrknochen der Säugetiere. Stammesgeschichtlich interpretiert wandelte sich demnach das Mittelohr der Sauropsiden in das der Säugetiere um:

Säugetier	Reptilien, Vögel
Malleus, Incus, Stapes	= Columella der Sauropsiden

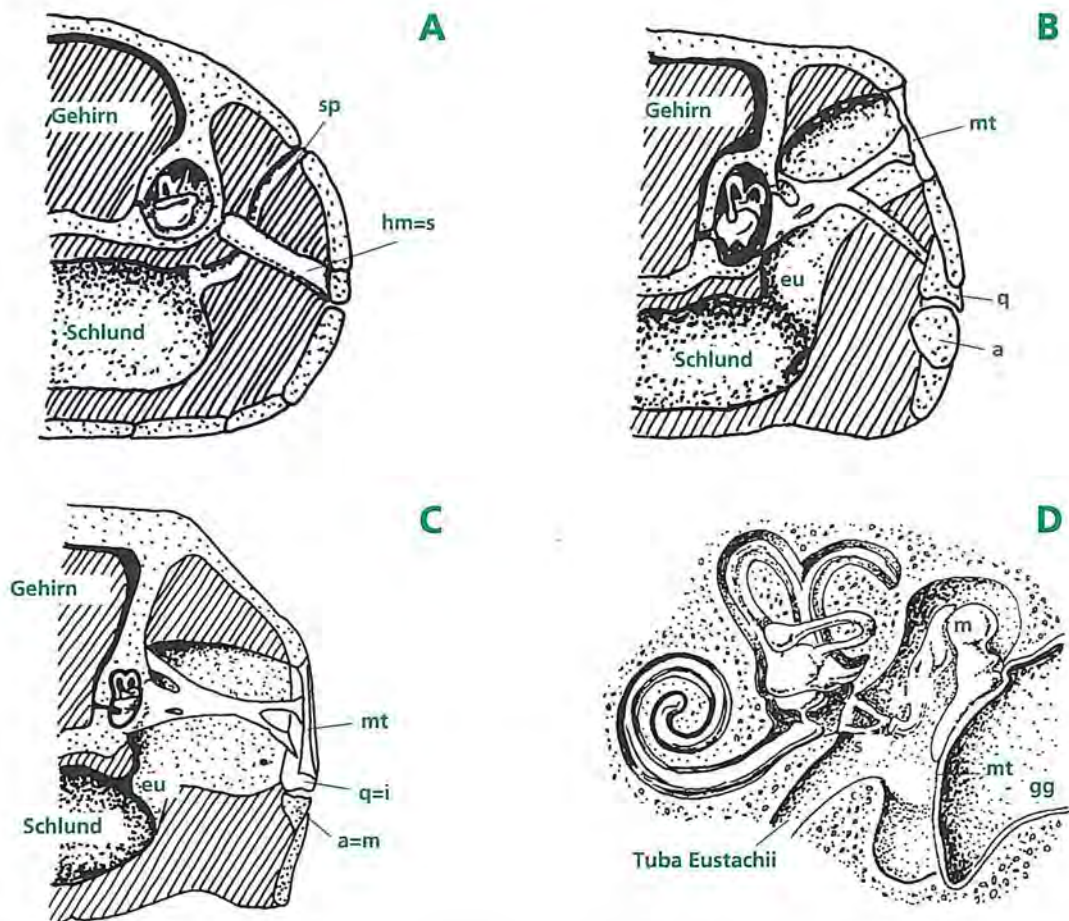
HUXLEY (1869) hingegen sah aufgrund eigener embryologischer Studien die Herkunft der Mittelohrknochen anders. Der Hammer (Malleus) sei aus dem Quadratum abzuleiten, Amboß (Incus) und Steigbügel (Stapes) hingegen seien phylogenetisch aus der Columella der Reptilien hervorgegangen.

	Säugetier	Reptilien
Entwicklungs- prod. des 1. Pharyngealbogens	Malleus	= Quadratum
Entwicklungs- prod. des 2. Pharyngealbogens	Incus, Stapes	= Columella

Zur bestimmenden Ansicht an der Schwelle zum neuen Jahrhundert wurde letztlich die deszendenztheoretisch uminterpretierte Ansicht REICHERTS durch den Freiburger Anatomen E. GAUPP 1898. Wesentlich für seinen Erfolg war der mächtige Einfluß des Biogenetischen Grundgesetzes, dem die Forscher zwar im Detail, aber nicht generell widersprachen (LUBOSCH 1931).

Die Reichert-Gauppsche Theorie geht ganz im Sinne HAECKELS (1866; 1872) davon aus, daß alle Säugetier und auch der Mensch im Verlauf der ontogenetischen Umbildung der Pharyngealbögen (der sogenannten Kiemenbögen), wesentliche Abschnitte der phylogenetischen Bildung ihrer Mittelohrknochen rekapitulieren. Bei menschlichen Embryonen findet sich z.B. vom Ende der 6. bis zur 26. Woche eine durchgängige Verbindung zwischen den knorpeligen Anlagen von Hammer und Amboß sowie dem Meckelschen Knorpel, einer Knorpelspange, die im 1. Pharyngealbogen entsteht. Die beiden Gehörknöchelchen gelten deshalb als Abkömmlinge des Meckelschen Knorpels. Sein weitaus größerer Anteil bildet sich zurück, dient jedoch im Verlauf der Unterkieferossifikation als Leitschiene und Stabilisationselement (OTTO 1984; SPERBER 1989; vgl. Abb. 5). Bei Reptilien hingegen bildet der Meckelsche Knorpel die Anlage von Quadratum und Articulare. Das Hammer-Amboß-Gelenk bei den Säugetieren wird deshalb als phylogenetischer Überrest des einstigen Quadrato-Articular-Gelenkes, dem primären Kiefergelenk der Reptilien, betrachtet. Das für die Säugetiere typische

Abb. 6:
Hypothetische Evolution
des Mittelohres
und der Gehör-
knöchelchen. Schematische frontale
Schnitte durch die
Ohrregion eines
Fisches (A), eines
Amphibs (B), eines
Reptils (C) und eines
Säugers (D).
Abk.: a Articulare, eu
Tuba Eustachii, gg
Gehörgang, hm Hyo-
mandibulare, i Incus,
m Malleus; mt Mem-
brana tympani, ph
Paukenhöhle, q Qua-
dratum, s Stapes, sp
Spiraculum (nach
ROMER & PARSONS
1991)



Squamoso-Dental-Gelenk zwischen dem zahntragenden Unterkiefer und dem Schläfenbein wurde demzufolge als „sekundäres Kiefergelenk“ bezeichnet, weil es erst im Prozeß der Umwandlung des „primären Kiefergelenkes“ neu gebildet wurde. Neben diesen aus der Embryologie abgeleiteten Schlußfolgerungen bemühte sich auch die Paläontologie, Stützen für diese Hypothesen zu liefern.

ROMER und PARSONS (1991, S. 255) weisen in diesem Zusammenhang auf zahlreiche fossile Formen hin, die ins stammesgeschichtliche Vorfeld der Säuger gestellt werden. Neben dem Kiefergelenk der Reptilien (Quadrato-Articulargelenk) fände sich bei diesen Organismen auch das sekundäre Kiefergelenk der Säuger (Squamoso-Dentalgelenk) gleichzeitig ausgebildet und funktionstüchtig. Abb. 6 stellt zusammenfassend die sich daraus ergebende hypothetische phylogenetische Reihe der Entwicklung des Mittelohres von den Fischen bis zu den Säugern dar.

Für viele Phylogenetiker dokumentiert gerade diese Befundkombination aus Paläontologie und Embryologie einen Beleg für die Stringenz der evolutionstheoretischen Deutung. „Die Reichert-Gauppische Theorie ist damit nach FRICK und STARCK zu einer der am besten fundierten naturwissenschaftlichen Theorien geworden“ (OTTO 1984, S. 225).

„Der Irrtum der Reichert-Gauppischen Theorie“

1984 griff OTTO erneut dieses Thema unter dem provozierenden Titel „Der Irrtum der Reichert-Gauppischen Theorie“ auf. Ziel seiner Diskussion war die Widerlegung dieser gängigen Lehrmeinung und die Etablierung einer alternativen Sichtweise.

OTTOS Kritik stützt sich auf drei wesentliche Punkte. Erstens gelang es der Reichert-Gauppischen Theorie bis heute nicht, befriedigende Antworten auf die kausalen Probleme der phylogenetischen Mittelohrentstehung bei den Säugern zu geben. Der Autor verweist in diesem Zusammenhang auf folgende ungelöste funktionelle und evolutionstheoretische Fragen:

1. Wie sind die beiden Kiefergelenkknochen in das Mittelohr gelangt?
2. Wie wurde die zwischen dem Trommelfell und dem Stapes befindliche Extracolumella ohne einen Funktionsausfall durch das Quadratum und das Articulare ersetzt?
3. Warum und wohin wurde die bereits sehr gut funktionierende(!) Extracolumella verdrängt?

OTTO spricht nicht nur diese Unklarheiten an,

sondern er stellt zweitens die stärkste Stütze der Reichert-Gaupp'schen Theorie, die Deutung der embryologischen Befunde, in Frage. Der embryonale Zustand des fügenlosen und breiten Übergangs zwischen dem Meckelknorpel (Knorpelspange des 1. Pharyngealbogens) und der knorpeligen Hammer-Amboß-anlage gilt als Basis für die Deutung des phylogenetischen Wandels im Bereich des Kiefergelenks und des Mittelohres bei den Säugetieren. Dem entgegen

OTTO: „Nichtsdestoweniger beruht diese Deutung auf einer argen Täuschung. Sie besteht darin, daß man die äußere Erscheinung einer nicht mehr ganz jungen Embryonalstruktur zur Grundlage einer Theorie machte, ohne ihr eigentliches Wesen erkannt zu haben: . . . Wäre aber die knorpelige Hammeranlage der Säuger dem Articularblastem homolog, dann müßte diese Einheit von MK (Meckelknorpel, d. V.) und Hammerblastem auch vor ihrer knorpeligen Umwandlung, . . . nachweisbar sein. Das ist aber nicht der Fall, wie die folgenden embryologischen Befunde beweisen“ (S. 226–227).

Die Anordnung der mesenchymalen Anlagen des Hammers und des Meckelknorpels (Blasteme) bei einem 39 Tage alten menschlichen Embryo zeigt eine deutliche Stufenbildung und Isolation zwischen beiden Strukturen (Abb. 7). Die im folgenden Knorpelstadium bestehende fügenlose Einheit zwischen dem Meckel- und Hammerknorpel ist also nicht ursprünglich, sondern sekundär, ein Ergebnis ihrer Fusion im Rahmen der weiteren Morphogenese.

Als nächsten wichtigen Beleg führt OTTO die anatomisch-topographische Lage des Hammer-Amboß-Blastems bei einem 34 Tage alten menschlichen Embryo an. Dieses befindet sich eindeutig nicht im Bereich des ersten, sondern in dem des zweiten Pharyngealbogens (Hyoidbogen), in welchem sich später der Reichertsche Knorpel entwickelt.

Die Homologiebetrachtungen der Reichert-Gaupp'schen Theorie setzten immer auf der Stufe des Erscheinens knorpeliger Bildungen ein. Das betrachtet OTTO als einen Fehler, weil vor diesem Stadium die anatomisch-topographischen Verhältnisse anders liegen. Die embryologisch jüngeren sind für den Autor aber die genaueren hinsichtlich phylogenetischer Betrachtungen im Sinne der Rekapitulationsregel. Der knorpelige Zustand stellt für OTTO eine caenogenetische, das vorangehende mesenchymale Stadium die palingenetische Bildungsstufe dar. Palingenese im Sinne

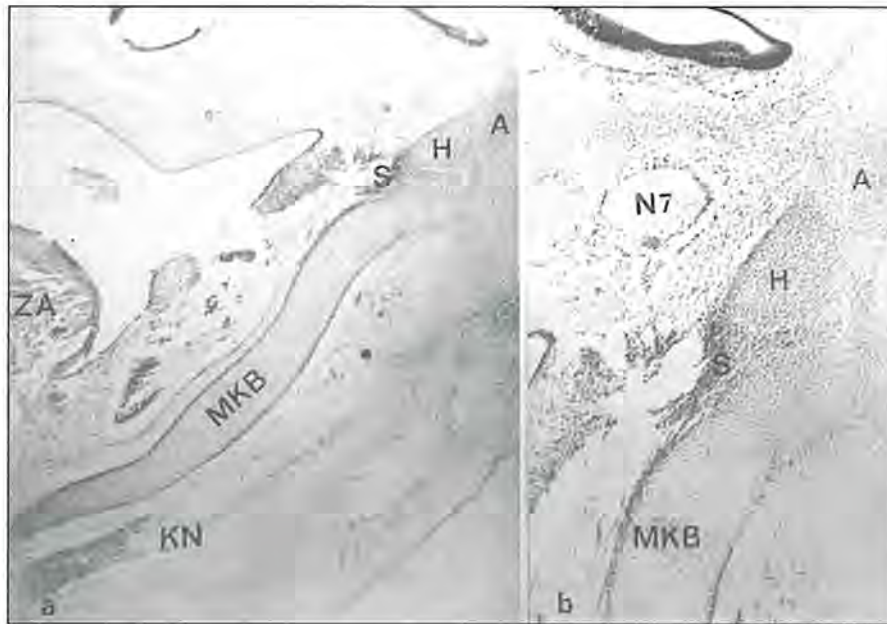


Abb. 7: Frontalschnitt durch die distale Mandibular- und die proximale Hyoidbogenregion eines menschlichen Embryos (Scheitel-Steiß-Länge etwa 10 mm) am 39. Tag. Das Meckelknorpelblastem (MKB) ist deutlich gegenüber dem Hammer-Amboß-Blastem (H A) durch eine Stufenbildung (S) abgegrenzt. Die Stufenbildung kennzeichnet die Grenze zwischen dem 1. und 2. Pharyngealbogen. KN Anlage des Unterkieferknochens, ZA Zungenanlage, N7 Nervus facialis (Aus OTTO, H-D.; 1984; Abb. 2a und 2b).

HAECKELS (Auszugsgeschichte) bezeichnet den Teil der Embryogenese eines Organismus oder Organs, der als Wiederholung eines Teils seines phylogenetischen Werdens gilt. Die Caenogenese (Fälschungsgeschichte) beschreibt die Abschnitte der Ontogenese, die keinen Bezug mehr zur Phylogenese besitzen. Während HAECKEL diese Prinzipien auf den sich entwickelnden Gesamtorganismus bezog, werden sie hier nur auf die Entwicklung einzelner Organe angewendet.

Drittens verweist der Autor auf teratologische Befunde (ontogenetische Fehlbildungen), welche die entwicklungsphysiologische Trennung des Mittelohres und seiner Elemente vom ersten Pharyngealbogen bekräftigen.

Welche Konsequenzen für die Phylogenese der Mittelohrknochen resultieren nach OTTO aus dieser Befundlage? (Abb. 8)

1. Die mesenchymalen Anlagen der Mittelohrknochen bei Säugern liegen getrennt vom Meckelknorpelblastem vor und sind Teil des zweiten Pharyngealbogens. Deshalb können sie nicht mit dem Articulare und dem Quadratum der Reptilien homologisiert werden, da diese aus dem ersten Pharyngealbogen hervorgehen. Die Mittelohrknochen leiten sich phylogenetisch von den Elementen der Columella der Nichtsäuger her.

2. Eine Verlagerung von Quadratum und Articulare in das Mittelohr erfolgte nicht. Beide Elemente wurden bei den Säugern zum Discus articularis des Kiefergelenks bzw. zum Processus condylaris des Unterkiefers (Mandibula) transformiert. Das Kiefergelenk der Säuger ist ein zusammengesetztes Gelenk bestehend aus dem unteren Quadrato-Articulargelenk (zwischen dem Discus articularis und dem Processus condylaris) und dem oberen Quadrato-Squamosalgelenk (zwischen dem Discus articularis und der Schläfenbeinschuppe).

Nichtsäuger

Therapsida

heutige Säugetiere

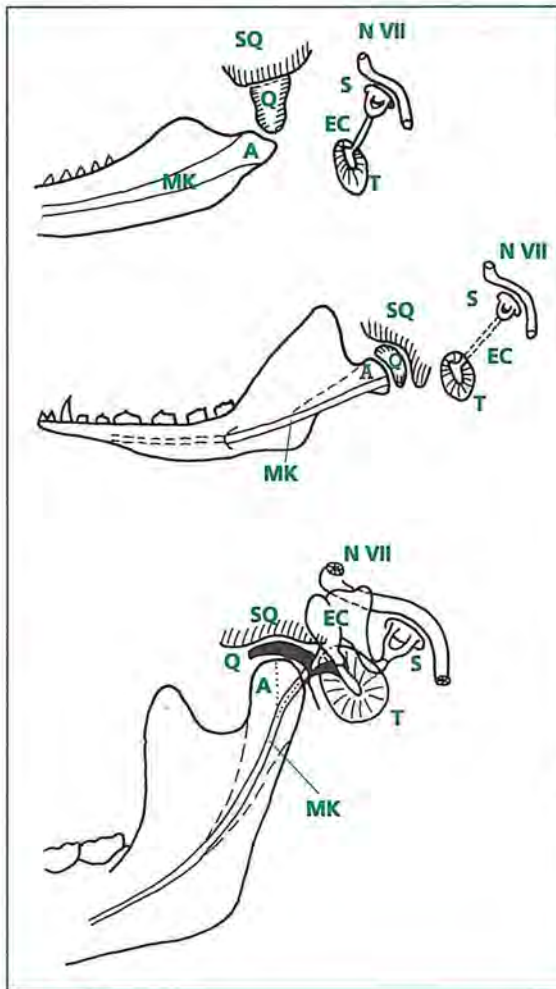


Abb. 8: Hypothetische phylogenetische Entwicklung des Mittelohres und des Kiefergelenkes (nach OTTO 1984). Oben: bei den Nichtsäugern entwickelt sich das Articulare (A) aus dem proximalen Ende des Meckelknorpels (MK). Das Quadratum ist noch fest mit der Schädelbasis (SQ) verbunden. Stapes (S) und Extracolumella (EC) bilden die Columella, die mit dem Trommelfell (T) verbunden ist. Mitte: Situation bei den Therapsida. Das Articularblastem spaltet sich lateralwärts vom MK-Blastem ab und verbindet sich bei seiner Ossifikation fugenlos mit dem Dentale (4). Unten: Die noch bindegewebigen Anlagen des oberen und des unteren Kiefergelenks (A, Q, SQ) werden in der weiteren Deszendenz der Säuger mit der Extracolumella, aus der Malleus und Incus hervorgehen, nach rostral verlagert. Die Malleusanlage fusioniert dabei mit dem proximalen Ende des MK-Blastems.

3. Da eine Verlagerung von Articulare und Quadratum in das Mittelohr niemals geschah, kann diese folglich kein paläontologisches Indiz der Säugetierentstehung darstellen. Das Erscheinen der Säugetiere kann schon zu Beginn der unteren Trias vor 225 Mill. Jahren angenommen werden. Die dort auftretenden säugerähnlichen Formen besitzen bereits alle charakteristischen Skelettmerkmale der neuen Klasse.

Der Angriff OTTOS auf die Reichert-Gauppsche Theorie blieb ohne Resonanz. Die Lehrbücher der vergleichenden Morphologie und Embryologie halten auch in den jüngsten Ausgaben an ihr bzw. an der Her-

leitung der Mittelohrknochen Hammer und Amboß vom Meckelknorpel fest (ROMER & PARSONS 1991; HINRICHSSEN 1991; FIORONI 1987).

Diskussion

Homologien stehen für vergleichbare, nicht für ursächliche Zusammenhänge

Die dargestellte Auseinandersetzung um die Homologisierung der Mittelohrknochen unter Berücksichtigung ihrer embryonalen Genese, zeigt deutlich die Schwächen und Grenzen dieser Methode für phylogenetische Fragestellungen.

An dieser Stelle sei kurz auf den Unterschied zwischen dem rein methodischen Vorgehen, dem morphologischen Vergleich einzelner Strukturen bei unterschiedlichen Tierformen, und der Interpretation der aufgestellten Homologien hingewiesen. Die von vielen Phylogenetikern benutzte Definition homologer Merkmale verwischt leider die Grenzen zwischen wirklich empirisch erfassbaren und spekulativen Elementen.

So verwenden z. B. SEDLAG und WEINERT (1987, S. 134) den Begriff der „Homologie“ als „Bezeichnung für ein bei zwei oder mehr Taxa (Arten) vorkommendes Merkmal, das sich auf ein gleiches oder entsprechendes Merkmal bei einem vermuteten gemeinsamen Ahnen zurückführen läßt.“

Der morphologische Vergleich basiert auf Kriterien, die zunächst subjektiv festgelegt, mehr oder weniger allgemeine Anerkennung fanden. Die große Zahl der vorgelegten, sich vielfach gleichenden Ansichten zur Homologisierung des Mittelohres durch die idealistische Morphologie und die Phylogenetik resultiert aus der Identität genutzter Forschungsprinzipien beim morphologischen Vergleich. Für diesen Komplex bedeutet das Jahr 1859 in keiner Weise einen Umbruch (vgl. die oben zusammengestellten Homologisierungen prä- und postdarwinistischer Zeit). „Trotz dieser Umdeutung der Begriffe und trotz dem dadurch hervorgerufenen Anschein einer völlig neuen Richtung in der Morphologie ist nun aber von irgend einer Lücke im Gange der Forschung selbst nirgends etwas zu finden. Der Fortschritt der morphologischen Einzelkenntnisse geht fugenlos über das Jahr 1859 hinweg. Die bisherigen Forschungen werden einfach fortgesetzt, ja die Ergebnisse, . . . hätten nicht nur ohne den Darwinismus entstehen können, sondern wären tatsächlich in der Sprache der Typus- und Urformlehre einwandfreier auszudrücken gewesen“ (LUBOSCH 1931, 39).

Mit der Aufstellung von Homologien aufgrund des morphologisch-anatomischen Vergleiches wird jedoch nicht gleichzeitig die Frage beantwortet, warum solche Merkmalsverknüpfungen überhaupt bestehen oder wie sie historisch herausgebildet wurden. Die

idealistische Morphologie suchte die Antwort im übernatürlichen Bereich. Die Verfechter der Abstammungslehre glauben diese Beziehungen allein durch naturgesetzlich determinierte Prozesse erklären zu können. REMANE (1952, S. 293) sieht in der Aufdeckung der Ursachen für die Stammesentwicklung und der sie begründenden Homologie das letzte und schwierigste Evolutionsproblem. Bis heute gelang es der kausalen Phylogenetik nicht, dieses Problem annähernd befriedigend zu lösen. „Die Konstruktion der Stammlinien im Aufbau der Verwandtschaftsbeziehungen ist von seiner Lösung völlig unabhängig“ (REMANE 1952, S. 293). Damit betont der Autor die Tauglichkeit homologer Merkmale als Beleg für vergleichbare, nicht aber für ursächliche Zusammenhänge.

Ottos Kritik ist berechtigt, die Fragen bleiben

OTTOS Hinweis auf die Unzulänglichkeit der Reichert-Gaupp'schen Theorie, die Kausalität und funktionelle Notwendigkeit des evolutiven Wandlungsgeschehens zu erklären, ist berechtigt. Allerdings geben seine Thesen auch keine Antwort auf die angesprochenen offenen Fragen. OTTOS Argumentation basiert, wie bei seinen zahllosen Vorgängern, auf dem Vergleich und der Gleichsetzung embryonaler Stadien der Säuger mit den adulten anatomischen Gegebenheiten bei rezenten und fossilen Nichtsäugern. Die zeitliche Verlagerung seiner Homologiebetrachtungen vom Knorpelstadium in das vorangehende Blastemstadium stellt eine alternative Anwendung zur allgemein praktizierten Vorgehensweise dar. Die daraus resultierenden Schlußfolgerungen für die Homologie der Mittelohrknochen stehen gleichberechtigt neben der Reichert-Gaupp'schen Theorie.

Eine eindeutige Aussage, welche der angegebenen homologen Verknüpfungen den vermuteten stammesgeschichtlichen Verlauf widerspiegelt oder einen solchen zwingend begründet, ist jedoch auf dieser Ebene anhand der vorliegenden empirischen Daten nicht möglich (s. o.).

Das Biogenetische Grundgesetz ist methodisch und inhaltlich wertlos

An dieser Stelle soll auf einige generelle Zweifel gegenüber der Verwendung embryonaler Merkmale im Kontext des Biogenetischen Grundgesetzes eingegangen werden.

Erstens gibt es keine exakt faßbaren und damit verbindlichen Kriterien für den Zeitpunkt des Beginns und der Dauer palingenetischer Abschnitte in der Ontogenese eines Individuums. Palingenesen können nur dann erkannt werden, wenn der exakte, zum Vergleich genutzte phylogenetische Wandel zweifelsfrei bekannt ist. Dies ist im besprochenen Fall nicht gegeben. Die Verstrickung in Zirkelschlüsse auf der Basis des Biogenetischen Grundgesetzes ist unvermeidlich (PETERS 1980).

Zweitens gibt es berechtigten Grund für die Frage, ob es überhaupt möglich ist, sinnvolle anatomisch-topographische Verknüpfungen zwischen sehr früh (innerhalb der Blasto- und Embryogenese) auftretenden Strukturen in der Ontogenese eines Individuums mit den im Adultstadium ausgebildeten aufzustellen. GOEDBLOED (1964) richtet sich mit seinen Untersuchungen zur Mittelohrentwicklung gegen die damit verbundene Vereinfachung der komplizierten, sich ständig wandelnden anatomisch-topographischen Verhältnisse im Bereich des Gesichtsschädels. „In sehr frühen Stadien der Ontogenese, die der endgültigen Ausprägung der topographischen Situation vorangehen, macht es keinen Sinn, Unterschiede zwischen zwei Bereichen eines Gewebes festzulegen, auch wenn aus diesem sich unterschiedliche Entwicklungsprodukte ableiten. Das entspricht der Aussage, frühe topographische Verhältnisse induzieren (...) neue Regionen oder Strukturen, die ihrerseits neue topographische Situationen hervorbringen“ (S. 228, übersetzt durch den Verf.). In den frühesten Phasen der Ontogenese bei Wirbeltieren kommt es innerhalb von Stunden zu drastischen Lageveränderungen einzelner Zell- und Gewebeanteile zueinander. Der anatomisch-topographischen Situation des Adultstadiums, die meist mit dem Beginn der Fetogenese erreicht ist, gehen viele andere voran. Die Problematik tritt also schon im Hinblick auf die Ontogenese eines Individuums auf. Umsomehr muß diese Tatsache bei der Aufstellung von Homologien zwischen verschiedenen Organismen berücksichtigt werden. Das Blastemstadium wie auch die darauf folgende Phase der Pharyngealknorpelbildung gehören zu den sehr frühen Abschnitten der Entwicklung. Die vorgestellten differierenden homologen Beziehungen wurden unter Zugrundelegung eines unterschiedlichen embryonalen Entwicklungsstandes mit divergierenden anatomisch-topographischen Verhältnissen aufgestellt. Es existiert jedoch kein objektiver Maßstab dafür, welcher Entwicklungsstand für phylogenetische Fragestellungen der zutreffende ist. Es gelten, wie gezeigt wurde, vordergründig subjektive Auswahlkriterien.

Drittens besteht kein Grund zur Annahme HAECKELS, daß die Ontogenese nur unter Rückgriff auf die Phylogenese erklärbar sei. „Die Ontogenese oder die Entwicklung der organischen Individuen, als die Reihe von Formveränderungen, ... ist unmittelbar bedingt durch die Phylogenese oder die Entwicklung des organischen Stammes (Phylon), zu welchem derselbe gehört“ (HAECKEL 1866, S. 300). Die Ontogenese wird heute als ein multifaktoriell bestimmter, zeitlich und örtlich exakt abgestimmter Prozeß angesehen. DENTON (1988) kommt zum Schluß, daß gerade diese Konstellation einen evolutiven Wandel zu vereiteln droht. „However there is surely enough known now of the richness of the interconnectedness of living systems to raise serious doubts as to whether such a degree of integrative complexity is compatible with the notion that radical biological change can arise by a suc-

cession of individual independent changes in different subsystems which is what the Darwinian model implies... This is a tendency hostile to the evolutionary model of nature ..." (S. 39 u. 40).

Die Reichert-Gaupp'sche Theorie und die Alternative von OTTO sind in ihrem wissenschaftlichen Erklärungswert qualitativ nicht höher als die von REICHERT vorgelegte Ansicht zu bewerten. Es werden Homologien begründet, deren postulierter ursächlicher Zusammenhang aufgrund empirischer Daten bisher nicht einsichtig gemacht werden konnte.

Die Nutzung der Prinzipien des Biogenetischen Grundgesetzes erweist sich für die Aufstellung stammesgeschichtlicher Beziehungen und als kausale Erklärung für die Embryogenese des Mittelohres als wenig hilfreich.

Dank: Reinhard JUNKER und Siegfried SCHERER danke ich für ihre mutmachenden Anregungen und Unterstützung. Ebenso Gisela BRANDT für die Erstellung der Abbildungen und Horst-Dietrich OTTO für die Genehmigung zur Veröffentlichung der Abb. 7.

Literatur

- BERTOLONI R & LEUTERT G (1982) Atlas der Anatomie des Menschen. 3. Bd. Leipzig.
- BLECHSCHMIDT E (1973) Die pränatalen Organsysteme des Menschen. Stuttgart.
- CARUS CG (1815) Lehrbuch der Zootomie. Leipzig.
- DARWIN Ch (1967[1859]) Die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Stuttgart (Reclam).
- DENTON M (1988) Integrative complexity and the consequent constraints against evolutionary change. In: Bericht über das internationale Symposium (Heidelberg), S. 30–45.
- FIORONI P (1987) Allgemeine und vergleichende Embryologie der Tiere. Berlin.
- FRANZ V (1927) Ontogenie und Phylogenie: Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi, Abh. Theor. Org. Ent., No. 3, Berlin.
- FRANZ V (1931) Systematik und Phylogenie der Wirbeltiere. in: Handbuch der vergleichenden Anatomie. Hrsg.: L. Bolk, R. Göppert, E. Kallus, W. Lubosch. 1. Bd., 190–196.
- GARSTANG W (1922) The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law, J. Linn. Soc. Zool. 35, 81–101.
- GAUPP E (1898) Ontogenese und Phylogenese des schallleitenden Apparates bei Wirbeltieren. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 8, 975–1149.
- GOEDBLOED JF (1964) The early development of the middle ear and the mouth cavity. Arch. Biol. (Liege) 79, 207–243.
- GOULD SJ (1977) Ontogeny and Phylogeny. Cambridge.
- HAECKEL E (1866) Generelle Morphologie der Organismen. 2. Bd.: Allgemeine Entwicklung der Organismen. Berlin.
- HAECKEL E (1872) Die Kalkschwämme. Berlin.
- HAECKEL E (1876) Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzugung der Lebenstheilen. Berlin.
- HINRICHSSEN K (1991) Humanembryologie. Berlin, New York.
- HUSCHKE E (1824) Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. 1. Bd. Über die Sinne. Weimar.
- HUXLEY T (1869) On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia and the other Vertebrata. Proc. zool. Soc. Lond.
- JUNKER R & SCHERER S (1992) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. 3. Aufl., Gießen.
- KÄMPFE L (1985) Evolution und Stammesgeschichte der Organismen. Jena.
- LUBOSCH W (1931) Geschichte der vergleichenden Anatomie. in: Handbuch der vergleichenden Anatomie. Hrsg.: L. Bolk, R. Göppert, E. Kallus, W. Lubosch. 1. Bd., 3–76.
- MECKEL JF (1820) Handbuch der menschlichen Anatomie. 4. Bd. Halle, Berlin.
- OKEN L (1821) Esquisse du Systeme d'Anatomie, de Physiologie et d'Histoire naturelle. Paris.
- OKEN L (1823) Etwas über den Pariser Königsgarten. Isis. Litter.-Anz. p. 401.
- OTTO H-D (1984) Der Irrtum der Reichert-Gaupp'schen Theorie. Anat. Anz. Jena 155, 223–238.
- PETERS W (1867) Über das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabeltiere in Bezug auf die Frage der Deutung des Quadratbeins bei den Vögeln. Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- PETERS W (1874) Über die Gehörknöchelchen und ihr Verhältnis zu dem ersten Zungenbeinbogen bei Sphenodon punctatus. Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin.
- PETERS DS (1980) Das Biogenetische Grundgesetz – Vorgeschichte und Schlußfolgerungen. Medizinhist. J. 15, 57–67.
- RATHKE H (1932) Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Riga, Dorpat.
- REICHERT C (1836) Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere und deren Metamorphosen bei den Vögeln und den Säugethieren. Müllers Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Medizin. S. 120–222.
- ROMER AS & PARSONS TS (1991) Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. (übers. u. bearb.: H. Frick), 5. Auflage. Hamburg, Berlin.
- RUDOLPHIE KA (1823) Grundriss der Physiologie. 2. Bd. Berlin.
- SEDLAG U & WEINERT E (Hrsg.; 1987) Wörterbücher der Biologie-Biogeographie, Artbildung, Evolution. Jena.
- SPEMANN H (1915) Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie. In: Hinneberg P (Hg): Die Kultur der Gegenwart. 3(4), 63–86. Leipzig, Berlin.
- SPERBER GH (1989) Craniofacial Embryology. 4. Auflage Cambridge 1989.
- SPIX JB (1815) Cephalogenesis sive capitis ossei structura, formatio et significatio. München.
- ST. HILAIRE EG (1820) Mitteilungen an den Herausgeber der Isis. Isis 1820. Beilage Nr. 20, p. 153.
- WEBER EH (1820) De aure et auditu hominis et animalium. P. 1. De aure animalium aquatiliu. Lipsiae.