Stammgarben.

Von **Otto Wilckens**, Straßburg i. E.

(Eingegangen 10. August 1918.)

Es liegt in der Natur des Materials, mit dem sie sich beschäftigt, daß die Paläontologie niemals in der Lage ist, den exakten Beweis für die Abstammung einer fossilen Art von einer anderen, ja nicht einmal — wenn man von ganz vereinzeltten Fällen absieht — eines Individuums von einem anderen zu erbringen. Das klingt zunächst geradezu hoffnungslos für eine Mitarbeit der Paläontologie an der deszendenz-theoretischen Forschung. Das Experiment, die Züchtung, die der Zoologe und der Botaniker so fruchtbringend für diese verwendet, fallen für die Paläontologie fort. Sie kann genetische Beziehungen nur nach folgenden Grundsätzen aufdecken: In einer Schicht der Erdrinde finden sich Fossilien, die so nahe miteinander übereinstimmen, daß sie zu einer Art gestellt werden müssen. Sie sind als verwandt zu betrachten. Die einen Individuen müssen die Erzeuger, andere die Erzeugten sein. Findet man in übereinander folgenden Schichten Arten, die zwar verschieden, aber sich doch in vielen Merkmalen ähnlich, ja vielleicht durch ganz allmählich sich ändernde Übergangsformen miteinander verbunden sind, so nimmt man auf Grund der Deszendenztheorie an, daß die Formen in den jüngeren Schichten von den Formen in den älteren abstammen. Eine exakte Beweisführung für die Wirklichkeit eines auf dieser Grundlage angenommenen genetischen Zusammenhanges zweier oder mehrerer fossiler Arten ist ausgeschlossen; aber das Einfachste und Natürlichste ist, die Abstammung ähnlicher Formen voneinander anzunehmen, ja man darf sogar wohl sagen, daß derjenige, der sich nicht auf diesen Standpunkt stellt, nicht nur den Boden der Deszendenztheorie, sondern den Boden unserer heutigen Naturwissenschaft überhaupt verläßt.

So einig sich einerseits die Paläontologen im Prinzip über die Abstammung der Formen voneinander sind, so groß sind andererseits die Schwierigkeiten, sobald es sich um den Nachweis der Abstammung bestimmter Formen voneinander handelt. Trotz dieser für die vielfache Unsicherheit der Forschungsergebnisse bezeichnenden Tatsache, trotz des Fehlens großer Tiergruppen im paläontologischen Material, trotz der Lückenhaftigkeit in der Überlieferung der vorweltlichen Faunen und Floren, ja oft auch der einzelnen Individuen, erhebt die Paläontologie Anspruch darauf, am Ausbau der Abstammungslehre teilzunehmen und nicht nur die Entwicklungsgeschichte des Lebens auf der Erde zu schreiben, sondern auch die Ursachen aufzuzeigen, die bei der Entwicklung bestimmend wirkten. Wenn sie sich zu dieser Aufgabe berechtigt fühlt, so tut sie das, weil sie über die historischen Urkunden des Entwicklungsganges der organischen Welt verfügt. Ihr Material ist leblos, aber dafür historisch. Zoologie und Botanik müssen sich dagegen mit einem Querschnitt der Entwicklung begnügen und diesen zum Gegenstand ihrer Forschung machen. Die Paläontologie scheint mir berechtigt zu sein, den Versuch zu wagen, auf Grund der historischen Urkunden die Entwicklungsgeschichte des Lebens zu schreiben, so gut sie es vermag. Hat sie das getan, so möge geprüft werden, inwieweit ihre Ergebnisse mit denen der Biologie übereinstimmen und inwieweit sie sich davon unterscheiden. Dann kann bei Differenzen erörtert werden, auf welcher Seite Unrichtigkeiten bestehen.

Die erste deszendenztheoretische Aufgabe der Paläontologie ist es, die Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen in genetische Reihen zu bringen, dabei aber eine zweite, den Einfluß geologischer Vorgänge, namentlich der Meeresbewegungen und der sonstigen geographischen Veränderungen auf der Erdoberfläche auf die Entwicklung der Formen zu verfolgen. Indem die Paläontologie von den Zusammenhängen zwischen den Formen ausgeht und die geologischen Verhältnisse gebührend berücksichtigt, kann sie schließlich auch zu allgemein-deszendenztheoretischen Ergebnissen zu gelangen und z. B. festzustellen versuchen, was das Bleibende in den Formen und in der Organisation eines Stammes und was das Vergängliche daran gewesen ist, worauf das Verschwinden größer Tiergruppen im Laufe der Erdgeschichte beruht. und was sonst solche grundlegende Probleme mehr sind.

Die Paläontologie kann die Geschichte der organischen Welt nicht weiter rückwärts verfolgen als bis zur ältesten fossilführenden Formation, dem Kambrium. Es ist ihre Aufgabe, die Geschichte des Lebens von

der kambrischen Zeit bis zum Beginn der Gegenwart zu erforschen. Die kambrische Fauna — von den wenigen vorkambrischen Fossilien darf in diesem Zusammenhang abgesehen werden — ist schon hoch entwickelt; denn es gibt in ihr bereits Vertreter aller Tierkreise mit Ausnahme der Wirbeltiere und der (fossil überhaupt unbekannten) Tunikaten. Dabei erscheinen die Radiolarien, Foraminiferen, Spongien, Medusen, Würmer, Brachiopoden, Muscheln, Schnecken und Krebse mit den gleichen wesentlichen Organisationsmerkmalen und morphologischen Eigenschaften, wie sie die heute lebenden besitzen. Bindeglieder zwischen den großen Tierkreisen, ja zwischen den eben genannten kleineren systematischen Einheiten liefert das paläontologische Material nicht. Wenn es ein Urmollusk, wenn es einen Urkrebs gegeben hat, so lebten sie in vorkambrischer Zeit. Die Paläontologie kann nur die Geschichte der einzelnen Stämme schreiben, im Kambrium stehen die historisch überkommenen Stammanfänge unvermittelt nebeneinander.

In neuerer Zeit sind von verschiedenen Paläontologen Stammbäume von größeren oder kleineren Tiergruppen entworfen worden, die die genetischen Zusammenhänge innerhalb einer Tiergruppe während eines größeren oder kleineren Abschnittes der Erdgeschichte verdeutlichen sollen. Ich brauche nicht daran zu erinnern, daß die baumförmige Darstellung der Abstammungsverhältnisse zunächst auf menschliche Familien angewandt ist, und daß wirkliche Stammbäume, die die verwandtschaftlichen Beziehungen von Individuen zum Ausdruck bringen, nur für voneinander abstammende Tier- und Pflanzenindividuen und nur von der Biologie aufgestellt werden können. Ich brauche nicht darauf hinzuweisen, daß die Stammbäume, in denen die Verwandtschaftsbeziehungen von Arten, Gattungen oder noch höheren systematischen Einheiten graphisch ausgedrückt werden, insofern etwas ganz anderes sind¹⁾, und glaube, auch im folgenden in diesem wohlverstandenen übertragenen Sinne von Stammbäumen sprechen zu dürfen²⁾. Es muß zweifellos zugegeben werden, daß solche Stammbäume, wenn sie nicht *cum grano salis* verstanden werden, durchaus irreführend wirken können. Betrachten wir z. B. den oft angeführten, zuerst schon vor 40 Jahren entworfenen Pferdestammbaum, wie er sich nach den neuesten Forschungen³⁾ ge-

¹⁾ O. Hertwig („Das Werden der Organismen“, S. 259—261) hat dies kürzlich wieder klar hervorgehoben.

²⁾ Wer das Wort Stammbaum nicht liebt, sage etwa „schematisches Entwicklungsdiagramm“.

³⁾ Zittel-Schlosser, Grundzüge der Paläontologie, II. Abt., Vertebrata (1911), S. 463.

staltet. In diesem Entwicklungsschema, in dem übrigens nur ein fast gar nicht verzweigter Stamm erscheint, erscheinen nur Gattungen, was allein schon zeigt, daß er nur summarisch verstanden werden darf. Sein Anblick muß ja sofort Fragen wie die folgenden auslösen: Wie viel Arten gab es denn von den einzelnen Gattungen? Hat sich aus der Gattung *Eohippus* Art A erst die Art B, dann die Art C und aus dieser etwa dann *Orohippus* entwickelt oder entstand aus *Eohippus* Art A die Art A der Gattung *Orohippus*, aus *Eohippus* Art B die Art B von *Orohippus* usf.? Darüber gibt der Stammbaum keine Auskunft, und dabei finden wir doch in der Natur nur Arten und keine Gattungen. In der Tat wird denn ja auch heute in der Paläontologie der Pferdestammbaum nicht so verstanden, als ob er die Reihe der Vorfahren und Nachkommen wie ein genealogischer Stammbaum verzeichnete, sondern man faßt ihn als eine Reihe funktioneller Entwicklungsstadien auf, die durch die Eigenschaften der aufgeführten Gattungen repräsentiert werden. Die einzelnen Gattungen des Stammbaumes zeigen Eigenschaften, die sie als Etappen auf dem Entwicklungsgange kennzeichnen, der von kleinen fünfzehigen Formen mit höckerigen Backenzähnen zu großen einzehigen mit schmelzfaltigen, prismatischen Backenzähnen führt¹⁾.

1912 ist ein zusammenfassendes Werk über die kambrischen Brachiopoden aus der Feder von Walcott erschienen²⁾. Nach seinen Angaben und nach dem von ihm entworfenen Stammbaum (s. Fig. 1) lassen sich die Ergebnisse, die von ihm bezüglich der Entwicklung der kambrischen Brachiopoden erzielt sind, folgendermaßen zusammenfassen:

Die drei großen Gruppen der kambrischen Brachiopoden treten im Unterkambrium getrennt nebeneinander auf. Die primitiven *Atremata*, bei denen der Stiel ohne besondere Öffnung zwischen den Klappen austritt und die eine Schale aus Horn und Kalkphosphat besitzen, erscheinen, soweit darüber Urkunden vorliegen, nicht früher als die mit einer Schale aus Kalkkarbonat versehenen *Neo-* und *Protremata*. Es gehören freilich zu den *Atremata* Formen, die am meisten an das *Protegulum*, die Urschale der Brachiopoden, erinnern, vor allem die Gattung *Rustella*. Will man aber die drei großen Gruppen auf eine gemeinsame Stammform zurückführen, so kann man als solche nur eine hypothetische annehmen, und ebenso sind alle Hauptverzweigungsstellen des Walcott-

¹⁾ Vergl. hierzu Abels Ausführungen („Allgemeine Paläontologie“ (1912) S. 123—136) über Anpassungs-, Stufen- und Ahnenreihen.

²⁾ J. D. Walcott, *Cambrian Brachiopoda*. Monogr. U. S. Geol. Surv. LI.

Fig. 1. Entwicklung der kambrischen Brachiopodengattungen. Nach Walcott.

schen Stammbaumes rein hypothetisch und liegen rückwärts von dem historisch bekundeten Anfang der fossilen Brachiopoden-Stammreihen. Was in dem Walcottschen Stammbaum in genetische Beziehungen gesetzt wird, sind Gattungen¹⁾ und Familien²⁾, keine Arten. Diese Gattungen (und Familien) erscheinen plötzlich, leben mit annähernd gleichen Charakteren während des Kambriums fort und setzen dann ins Silur hinein oder hören im Kambrium oder am Ende desselben ebenso plötzlich auf, wie sie begonnen haben. Manche dieser durchgehenden Gattungen gehören zu den konservativen Typen, die durch ganze Formationsreihen weiter leben. Was man also bei diesen Brachiopoden in stammesgeschichtlicher Hinsicht greifbar vor sich hat, das sind parallel nebeneinander verlaufende Stammreihen, die getrennt sind, soweit man sie rückwärts verfolgen kann. Wir kennen weder Übergangsglieder zwischen der hornschaligen und der kalkschaligen Gruppe noch zwischen den einzelnen Gattungen. Nur lassen sich vermutungsweise von den Stämmen Seitenzweige ableiten. An diesen steht immer nur eine einzelne Gattung.

Wo die einzelnen Gattungen größtenteils durch die ganze kambrische Zeit so ziemlich in der gleichen Ausbildung verharren, scheint es mir recht zweifelhaft, ob die verschiedenen Stämme nach rückwärts wirklich so rasch konvergieren, wie Walcott zeichnet. Man könnte denken, daß bei der Zeichnung die Rücksicht auf die Breite des zum Drucke verwandten Papiers eine Rolle gespielt hat; aber Walcott spricht tatsächlich von der raschen Divergenz der Urform. Wollen wir die Zeichnung Walcotts in Worte übersetzen, so müssen wir sagen, daß eine plötzliche Variation der Urform in großer Breite erfolgt sei, dann aber aufgehört hat, so daß nun die relativ plötzlich entstandenen Formengruppen ohne wesentliche Änderung nebeneinander fortleben. Mir erscheint es natürlicher, weil dem späteren Verlauf der Entwicklung mehr entsprechend, den Ort der protegularen Urform um zwei Breiten des Walcottschen Stammbaumes nach rückwärts zu versetzen, wodurch dann das Konvergieren der Stammreihen viel allmählicher wird. Walcott berücksichtigt nicht genug unsere Unkenntnis der vor-kambrischen Faunen, deren Vorhandensein doch eine wohl allgemein anerkannte Forderung ist, besonders wenn man die hohe Entwicklung und starke Differenzierung berücksichtigt, die andere Tiergruppen, wie z. B.

¹⁾ Walcott Fig. 18.

²⁾ Walcott Fig. 17.

die Würmer, bereits im Kambrium aufweisen, worüber uns gerade Walcotts Forschungen so schön unterrichtet haben. Wenn man aus dem Walcottschen Stammbaum alles Hypothetische fortläßt, so bleibt eine Anzahl parallel nebeneinander fortlaufender Stammreihen übrig.

Ebenfalls 1912 hat Jackson als Frucht langjähriger Studien eine Phylogenie der Seeigel veröffentlicht¹⁾. In seinem schönen großen Werke nimmt zwar eigentlich die Stammesgeschichte der Echiniden den geringsten Raum ein; aber wir wollen nicht das Fehlende vermissen, sondern das von Jackson Gebotene dankbar nehmen und prüfen, zu welchem Ergebnisse ein Forscher kommt, der die gesamten paläozoischen Seeigel auf das genaueste untersucht und in seiner Sammlung einige 50000 fossile Seeigel vereinigt hat.

Der älteste bekannte fossile Seeigel ist *Bothriocidaris* aus dem mittleren Untersilur von Estland. Er ist merkwürdigerweise zugleich der erste fossile Seeigel, der jemals abgebildet worden ist (von Aldrovandus im Jahr 1618). Man hat bei dieser Gattung drei Arten unterschieden. Von der einen Art kennt man nur ein, von der zweiten zwei und von der dritten auch nur einige wenige Exemplare. Jackson betont nachdrücklich, daß *Bothriocidaris* die Stammform ist, von der alle anderen Seeigel abstammen. Seine Merkmale sind durchaus primitiv und deshalb wird ihm die Stellung an der Wurzel des ganzen Stammbaumes gegeben (Fig. 2). Im übrigen erscheinen in diesem von den paläozoischen Seeigeln zwar die Gattungen, von den späteren aber nur die Ordnungen, Unterordnungen und Familien. Zeichnet man den von Jackson sehr unübersichtlich angeordneten Stammbaum etwas anders, indem man dabei namentlich auch die geologischen Zeiträume einigermaßen ihrer verschiedenen Dauer nach darzustellen versucht (Fig. 3), so sieht man, daß nach Jackson's Auffassung die vier Ordnungen, die er bei den Seeigeln unterscheidet, als getrennte Stämme nebeneinander herlaufen. Ja, innerhalb der *Perischoechinoida*²⁾ haben die vier unterschiedenen Familien (*Lepidocentridae*, *Archaeocidaridae*, *Palaeoecchinidae* und *Lepidesthidae*) keine urkundlich vorhandene, d. h. fossil erhaltene Stammform, sondern sind von vornherein getrennt, so daß die Vereinigungsstelle dieser Reihen ebenso hypothetisch ist wie die Verbindung

¹⁾ R. T. Jackson, Phylogeny of the Echini, with a revision of palaeozoic species. Mem. Boston Soc. of Nat. History, Vol. 7.

²⁾ Der Name dieser Ordnung ist auf dem umgezeichneten Stammbaum (Fig. 3) weggelassen.

mit *Bothriocidaris*. Keine der Ordnungen ist mit der anderen verwandt außer durch *Bothriocidaris*, den Adam der Seeigel.

Fig. 3. Stammgarbe der Seeigel. (Umzeichnung der Fig. 2.)

Die große Mehrzahl der paläozoischen Seeigel hat nach Jackson mit der vierten Ordnung, den *Cidaroida* und den von dieser abzuleitenden

anderen jungen Ordnungen, deren Gesamtheit fast alle mesozoischen und känozoischen Seeigel angehören, nichts zu tun. Als Stammvater dieser ganzen Gruppe wird *Miocidaris* betrachtet, der im Unterkarbon beginnt und der erste Seeigel mit zwei Plattenreihen in jedem Ambulakrum ist. Auch dieser *Miocidaris* aber soll aus guter alter Familie sein, nämlich aus derjenigen der *Bothriocidaris*. Als Vorläufer von *Bothriocidaris* kommen nach Jackson *Cystoidea* in Betracht. Die irregulären Seeigel leitet er von den Saleniden ab.

Auch auf dem Jacksonschen Echinidenstammbaum erscheinen also mehrere Reihen, die plötzlich anfangen und nur hypothetisch von einer primitiven Stammform abgeleitet werden können, sich getrennt voneinander entwickeln und z. T. ebenso plötzlich aufhören, wie sie begonnen haben.

Auch von diesem Stammbaum gilt, daß das rückwärtige Zusammenlaufen von Stämmen, die getrennt und parallel durch lange geologische Perioden hindurchgehen, als viel zu plötzlich angenommen wird und daß man viel vorsichtiger sein muß, wenn man eine (doch vielleicht nur zufällig uns allein überkommene) primitive Form direkt zum Stammvater einer ganzen Klasse stempeln will. Es ist das eine ganz ungeologische Betrachtungsweise, die die Tatsache der durch die geologischen Verhältnisse notwendigen Lückenhaftigkeit in der Überlieferung der vorweltlichen Organismen in ungebührlicher Weise vernachlässigt.

Als dritten wollen wir den von Handlirsch¹⁾ entworfenen Stammbaum der Insekten betrachten (Fig. 4). Die ältesten bekannten Insekten sind die *Palaeodictyoptera* des unteren Oberkarbons. Sie vereinigen in ihrer Organisation zahlreiche durchaus primitive Merkmale und entsprechen genau der Vorstellung, die man sich vom Urtypus der Insekten machen muß, freilich nicht auf Grund einer verfehlten Benutzung des lebenden Materials, durch das man dazu verführt worden ist, die ungeflügelten *Thysanura*, *Campodeen*, *Myriapoden* und *Peripatus* als Urinsekten zu bezeichnen, sondern auf Grund der Geschichte der Insekten, wie sie das fossile Material erschließt. Die Primitivität der Paläodictyopteren liegt besonders in der Homonomie der Flügel, in deren Geäder, das in den Hauptzügen dem von Comstock und Needham

¹⁾ A. Handlirsch, Zur Paläontologie und Phylogenie der Insekten. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererbgs., Bd. 1, S. 239—252, 1907.

Derselbe, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Blatt IX bei Seite 1290.

auf Grund ontogenetischer Studien ermittelten Schema des Urinsektenflügels entspricht, ferner in der Beweglichkeit der Flügelpaare nur in

Fig. 4. Stammbaum der geflügelten Insekten. Nach A. Handlirsch.

senkrechter Richtung, ihrer Unabhängigkeit voneinander, in der homonomen Segmentierung des ganzen Körpers, im Vorhandensein flügelartiger Anhänge am ersten Thorakalsegment und dergl. mehr. Die

Paläodictyopteren waren heterometabol, d. h. sie durchlaufen in der Ontogenie eine unvollkommene Umwandlung.

Vom mittleren Oberkarbon ab finden sich neben den Paläodictyopteren die sogenannten Übergangsordnungen der *Protorthoptera*, *Proto-blattoidea*, *Protodonata*, *Protephemeroidea* u. a. Auch erscheinen noch im Oberkarbon als erste der jetzt noch lebenden Ordnungen die Blattoideen. Im Perm gibt es keine Paläodictyopteren mehr, nicht, weil sie ausgestorben wären, sondern weil sie sich in höher organisierte Formen umgebildet haben.

Nach Handlirsch müssen die Ephemeroideen (Eintagsfliegen), die Odonaten (Libellen), die Perlarien (Afterfrühlingsfliegen), die Embiden, Blattoideen (Schaben), Orthopteren (Heuschrecken) und die Hemipteroiden (Halbflügler), also sieben Gruppen der Heterometabolen (Insekten mit unvollkommener Verwandlung) unmittelbar und selbständig aus Paläodictyopteren hervorgegangen sein. Sie sind unter sich nur über die Paläodictyopteren verwandt. Auch die Holometabolen, bei denen die Flügel nicht allmählich, sondern erst während des ruhenden Puppenstadiums erscheinen, bilden mehrere Reihen, in denen die Holometabolie selbständig entstand. Zu einer solchen Reihe gehören die *Megaloptera* (Ameisenjungfern), *Raphidoidea* und *Neuroptera* (Netzflügler), die weder von anderen Holometabolen noch von Heterometabolen abgeleitet werden können, sondern nur von Paläodictyopteren. Die Panorpäten, aus denen sich die *Lepidoptera* (Schmetterlinge) und die Phryganoiden entwickelt haben, bilden eine neunte selbständige Entwicklungsreihe. Die Käfer leitet Handlirsch mit einem „wahrscheinlich“ und „vermutlich“ von Protoblattoideen ab. Die Hymenopteren stammen nach seiner Ansicht entweder direkt von den Paläodictyopteren oder von blattoideenartigen Formen.

Es gehen also die verschiedenen Unterklassen der Insekten zum überwiegenden Teil unmittelbar von Paläodictyopteren aus und entwickeln sich getrennt und parallel nebeneinander, wobei gewisse Merkmale wie z. B. die Holometabolie von einzelnen Reihen selbständig erworben werden. Das rasche Zusammenlaufen einer Anzahl von Stammlinien in die Paläodictyopteren im unteren Oberkarbon auf Handlirschs Stammbaum ist erstens hypothetisch und zweitens aber vielleicht auch dadurch bedingt, daß oben für Tertiär und Gegenwart eine Anzahl junger Gruppen für die Einzeichnung hat Platz finden müssen. Ebenso ist die Darstellung der Ausdehnung der geologischen Formationen eine ganz

verkehrte und ungleiche¹⁾. Unter Ausmerzung dieser Fehler bekommt das Schema der Insekten-Phylogenie (bei Weglassung einiger Gruppen) etwa das Bild, wie es der obere Teil der Fig. 7 zeigt.

Handlirsch hat sich auch über den Ursprung der Paläodictyopteren geäußert. Er leitet sie von Trilobiten ab, die ihrerseits wieder von unbekannten vorkambrischen Polychäten herkommen sollen. Urkundliches Material für die Umbildung der Trilobiten in Insekten liegt nicht vor.

Als letzten wollen wir einen Stammbaum aus dem Kreise der Wirbeltiere betrachten und wählen dazu Hays Schildkrötenstammbaum²⁾. Der Ursprung der Schildkröten ist unbekannt. Sie erscheinen in der Trias Deutschlands fix und fertig mit dem bezeichnenden Merkmal des Rücken- und Bauchpanzers. So wenig, wie man die Schildkröten mit Sicherheit auf bestimmte Vorläufer zurückführen kann, so wenig kennt man bis jetzt innerhalb der Schildkröten eine Ausgangsform, von der ihre einzelnen Familien sich entwickelt haben könnten. Wenn wir auch gewisse Familien als *Cryptodira*, andere als *Pleurodira* zusammenfassen, so stehen doch die einzelnen Familien scharf abgegrenzt nebeneinander da, was in Hays Stammbaum zum deutlichsten Ausdruck kommt (Fig. 5). Alle Verbindungslinien und Verzweigungsstellen sind hypothetisch, vor allem auch das Zusammenfließen der Äste und Zweige in eine primitive permische Gruppe der *Prochelonida*. Die Lederschildkröte steht ebenso isoliert da wie die Flußschildkröten oder die Chelonien. Die meisten Stämme beginnen im Jura oder in der Kreide, viele auch im Tertiär. Manche verschwinden vom Schauplatz des Lebens ebenso rasch wie sie erschienen sind.

Auch hier bietet sich also das gleiche Bild wie bei den vorher betrachteten Stammbäumen: soweit historisches Material vorliegt, verläuft die Entwicklung in mehreren parallelen getrennten Reihen, deren gemeinsamer Ursprung hypothetisch ist (nur bei den Insekten ist eine Stammgruppe bekannt, von der die einzelnen Stammreihen getrennt ausgehen). Einzelne primitive Formen sind bekannt (*Proganochelys*, *Proterochersis*, *Triassochelys* unter den Schildkröten, *Bothriocidaris* unter den Seeigeln, *Rustella* unter den Brachiopoden; bei den Insekten steht die Sache günstiger); aber es wäre eine große Verkenntung der Lücken-

¹⁾ Ich bin in diesem Punkte ganz anderer Ansicht wie Handlirsch.

²⁾ O. P. Hay, The fossil Turtles of North America. Carnegie Institution Publ. Nr. 75, 1908.

Fig. 5. Stammbaum der Schildkröten. Nach Hay.

haftigkeit des Materials, wenn man diese uns bekannten Formen als ausschließliche wirkliche Stammformen betrachten wollte. Die geologischen Grundlagen der paläontologischen Forschung würden dabei

Fig. 6. Stammgarbe der Schildkröten. (Umzeichnung der Fig. 5.)

ungebührlich vernachlässigt werden. Auch Hays Stammbaum stellt die Ausdehnung der geologischen Formationen ganz verkehrt dar, indem er z. B. den Stufen des Tertiärs ein gleichgroßes Vertikalausmaß gibt

wie der ganzen Trias- und Juraformation, wodurch eine irrige Vorstellung von der Dauer der einzelnen Stämme erweckt wird. In dieser Hinsicht richtiger gezeichnet gewinnt Hays Stammbaum das in Fig. 6 dargestellte Ansehen.

Die vier betrachteten Entwicklungsdiagramme haben das gemeinsam, daß sie ihre hypothetischen Vereinigungslinien der Stämme nach unten sehr rasch zusammenlaufen lassen, während das historisch überlieferte Material nur eine parallele Entwicklung getrennter Stämme nebeneinander zeigt. Wenn wir die hypothetischen Linien wegnehmen, bleibt ein Schema übrig, das den Namen Stammbaum nicht verdient. Freilich werden ja alle die isolierten Stämme doch durch jene allgemeinen Merkmale zusammengehalten, derentwegen man sie zu einer Ordnung oder Klasse vereinigt. Alle die Stämme des Hayschen Stammbaums sind Schildkröten, alle des Walcottschen Brachiopoden. Ich schlage deshalb vor, diese Darstellungen genetischer Beziehungen innerhalb einer Tiergruppe als Stammgarben zu bezeichnen. Viele einzelne parallel nebeneinander geordnete Stämme werden von einem Bande gemeinsamer Merkmale umschlungen, wie die Halme einer Garbe von dem Strohseil zusammengehalten werden.

Es fragt sich nun, wie diese bezeichnende Form paläontologischer Stammbäume zu erklären ist. Vorweg sei bemerkt, daß keineswegs die betrachteten vier allein die Garbenform aufweisen. Es ließen sich manche andere dafür anführen, z. B. die von Haug¹⁾ entworfene Stammgarbe der paläozoischen und triadischen Ammoniten, Osborns²⁾ Stammgarbe der Rhinoceroten, Depérets³⁾ Stammgarbe der Lophiodonten, Frechs⁴⁾ Stammgarbe der triadischen Korallen und andere mehr.

Wegen des raschen Konvergierens der hypothetischen Stammlinien nach rückwärts könnte man aus den Stammgarben den Schluß ziehen, daß aus einer Stammform durch eine plötzliche Entwicklung eine Mannigfaltigkeit der Formen entsteht, an die sich parallele Entwicklungsreihen anschließen. So wie wenn eine Rakete platzt und zahlreiche Leuchtkugeln, jede für sich, ihren Weg zum Firmament nehmen, um dann langsam zu erlöschen. Bei den näher betrachteten Stamm-

¹⁾ Haug, *Traité de Géologie* bei S. 858.

²⁾ H. F. Osborn, *Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe*. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. Vol. 13, S. 229—267, 1900.

³⁾ Ch. Depéret, *Die Umbildung der Tierwelt*. (Übersetzt von R. N. Wegner.) S. 187.

⁴⁾ *Lethaea geognostica*. II. 1. Trias, S. 235.

bäumen liegt diese explosive Entwicklung in deren rein hypothetischem Teil. Das fossile Material zeigt in den Stammgarben eine allmähliche Entwicklung in getrennten Linien und auf ruhigen Bahnen. Man könnte vielleicht die Ansicht vertreten, daß die Entwicklung der *Pterygogenea* nach Handlirsch einen explosiven Charakter zeige. In der Tat ist Handlirsch selbst dieser Ansicht. „So oft durch günstige Konstellation eine Gruppe“, sagt er¹⁾, „in für sie günstige Lebensbedingungen kam, erfolgte sofort eine enorme Variation in allerlei Details, und es traten Bildungen auf, die mit dem Wesen der Gruppe in gar keiner direkten Beziehung stehen. Es kam zu einer oft geradezu explosiven Entfaltung und in vielen Fällen zu einer enormen Polymorphie der Details. So verhält es sich mit den Paläodictyopteren, die gleich nach ihrem Auftreten in eine Reihe untergeordneter Formen zersplittern, . . .“ Was aber tatsächlich vorhanden ist, das ist, wenn ich es recht verstehe, eine Gruppe primitiver Insekten, von deren einzelnen Untergruppen sich die Hauptgruppen der geflügelten Insekten ableiten lassen. Es sind innerhalb der Paläodictyopteren bereits die Ursprungsgruppen für die einzelnen Stämme vorhanden. Wo liegt da die Explosion? Eine solche ist aber nach Handlirsch¹⁾ für die Blattoideen anzunehmen. Das wäre also ein positives Beispiel für eine explosive Entwicklung, aber sie hält sich, wohl gemerkt, innerhalb eines isolierten Stammes und führt nicht zur Bildung anderer Insektenstämme.

Eine zweite Erklärung für die Garbenform der paläontologischen Stammbäume wäre, daß dieselbe den Mangel unserer Kenntnisse ungewollt zum Ausdruck bringt. Die einzelnen Stämme können möglicherweise in denjenigen Perioden rückwärts konvergieren, aus denen wir keine fossilen Vertreter der Stämme kennen. Die ganze Verzweigung der Brachiopoden läge im Präkambrium, die der Schildkröten im Paläozoikum, die der Seeigel im Silur. Dann müßte man aber, wenn man nicht die explosive Entwicklung annehmen will, nach der garbenförmigen Entwicklung der Stämme an ein sehr langsames Konvergieren nach rückwärts denken und den gemeinsamen Ursprung sehr, sehr weit zurückverlegen. Die Stammgarbe der geflügelten Insekten zeigt uns ja einen getrennten Ursprung fast aller großen Unterklassen aus den primitivsten Stammformen. Sehr auffallend ist es, daß gerade immer vor oder an den Konvergenzpunkten der Faden der Überlieferung ab-

¹⁾ A. Handlirsch, Die fossilen Insekten, S. 1340.

reißt. Der Charakter der kambrischen Fauna zeigt, daß um diese Zeit schon viele Stämme so getrennt wie heute vorhanden waren. Wir dürfen kaum die Hoffnung hegen, daß uns das Präkambrium jemals umfassende Aufschlüsse über die Entstehung dieser Stämme geben wird. Immerhin hat die Auffassung manche Berechtigung.

Eine dritte Erklärung der Stammgarben wäre folgende: Angesichts der Unabhängigkeit zahlreicher einzelner Stämme in ihrer Entwicklung, die sich aus den betrachteten Stammgarben und noch vielen anderen ergibt (obwohl die Verfasser dieser Stammgarben das fast ausnahmslos nicht erwähnen), und angesichts der Tatsache, daß die Konvergenzpunkte der Stammlinien immer hypothetisch sind, wäre es denkbar, daß viele heutige kleine Tiergruppen isolierte Stammreihen darstellen, die sich, vielleicht mit vielen Änderungen in einzelnen, aber doch mit Erhaltung ihrer wesentlichen Merkmale durch lange Perioden der Erdgeschichte erhalten haben. Wohl meist bezeichnen wir die Endformen einer Stammreihe mit anderen Gattungsnamen als die Anfangsformen; aber deshalb sind es doch noch die gleichen Stämme¹⁾. Es bedeutet nur einen kleinen, aber freilich auch folgenschweren Schritt weiter, wenn man nun die Parallelität als noch weiter rückwärts gehend annimmt, als man sie am historisch gegebenen Material verfolgen kann. Der Boden der sicheren Forschung wird zwar damit verlassen und der unsichere der Hypothese betreten; aber das tun alle Stammbaumkonstrukteure, also z. B. in den hier herangezogenen Fällen Walcott, Jackson, Handlirsch und Hay. (Alle Vereinigungen der einzelnen Stammlinien sind in den betrachteten Stammgarben hypothetisch.) So wäre es also z. B. denkbar, daß die Verschiedenheit der Insektenstämme nicht nur bis in die einzelnen Gruppen der Paläodictyopteren, sondern noch weiter in deren Vorfahren zurückgeht, daß also die Insektenstämme, wenn wir uns, um deutlich zu sein, einmal der Annahme Handlirschs von dem Ursprung der Insekten aus Trilobiten anschließen wollen, nicht in getrennten paläodictyopterischen, sondern auch in getrennten trilobitischen, ja womöglich annelidischen Urformen wurzeln (Fig. 7). Das fossile Material bietet hierfür keine Anhaltspunkte. Schon im Devon nehmen die Trilobiten

¹⁾ Einen guten Beweis für diese Übung liefert uns E. Fraas (Die Meer-Crocodilier [Thalattosuchia] des oberen Jura, unter spezieller Berücksichtigung von Dacosaurus und Geosaurus. Palaeontographica 49, S. 68), nach dessen Tabelle vier Metriorhynchusarten des Oxford in drei Geosaurus- oder einer Dacosaurusart des Portland fortexistieren. Sollte Fraas das nicht direkt sagen wollen, so möchte ich dann selbst aus dem, was Fraas über diese Crocodilier angibt, diesen Schluß ziehen.

an Formenreichtum sehr stark ab. Will man, wie Handlirsch es andeutet, das zeitliche Zusammenfallen des Verschwindens der Trilobiten und des Auftretens der Insekten als ein Beweismittel für die Entstehung der letzteren aus den ersteren betrachten, so darf nicht vergessen werden, daß wir dann aus Devon und Unterkarbon Insekten oder Übergangsformen kennen müßten, was nicht der Fall ist. Handlirsch spricht sich nicht darüber aus, ob eine Trilobitengruppe allein sich in Urinsekten verwandelt oder ob diese Entwicklung sich auf mehreren Linien vollzogen hat, Steinmann tritt für eine Umwandlung nicht auf einer, sondern auf verschiedenen Linien ein¹⁾. Handlirsch leitet ja auch Myriapoden, Arachnoiden u. a. von den Trilobiten ab, also wird er es auch wohl nicht für ausgeschlossen halten, daß verschiedene Trilobitenstämme sich selbständig in Insekten umgebildet haben. Die Annahme, daß getrennte Wurzeln sich gleichsinnig und in gleicher Richtung entwickelt haben, schließt die Vorstellung in sich, daß manche unserer systematischen Einheiten genetisch keine Einheiten sind oder, wie man es mit anderen Worten ausdrückt, einen polyphyletischen Ursprung besitzen, ferner, daß in den Stämmen eine orthogenetische, auf ein bestimmtes Ziel der Organisation hin gerichtete Entwicklung geherrscht hat.

Leider fehlen, wenn wir bei den vier ausführlicher besprochenen Stammgarben bleiben wollen, auch für diese Umwandlung die Zwischenformen, sowohl zwischen Trilobiten und Insekten, als auch zwischen Cystoideen und Seeigeln, als auch zwischen Schildkröten und Brachiopoden und ihren uns außerdem ja auch noch unbekannten Vorläufern. Die dritte der angegebenen Erklärungen für die Garbenform der Stammbäume kann nur das für sich anführen, daß sie für die gesamte Entwicklung der Stämme denjenigen Weg annimmt, den der historisch belegte Teil der Entwicklung einschlägt, nämlich denjenigen auf lauter getrennten parallelen Linien.

Wir beabsichtigen umsoweniger, eine Entscheidung für eine der drei als möglich angegebenen Erklärungen der Bedeutung der Stammgarben zu treffen (obwohl wir einige kritische Bemerkungen nicht ganz unterdrücken konnten), als die deszendenztheoretische Literatur dem unparteiischen Beobachter stets aufs neue zeigt, zu wie verschiedenen Schlußfolgerungen über die beim Werden der Organismen eingeschlagenen Wege und wirkenden Ursachen die einzelnen Forscher von ihrem Standpunkte aus getrieben werden. Man sollte sich mit mehr Toleranz be-

¹⁾ Steinmann, Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, S. 202.

gegen. Uns kam es nur darauf an, mit diesen Darlegungen zu zeigen, daß es in der Paläontologie immer wieder zur Aufstellung von Stammpgarben, nicht von Stammbäumen für die historisch überlieferten Tiergruppen gekommen ist, und daß sich anscheinend die Entwicklung der Organismen seit der kambrischen Zeit (mit der allein sich die Paläontologie zu beschäftigen hat) vielfach nicht auf dem Wege einer baumartigen Verzweigung, sondern auf einzelnen Linien vollzogen hat.