

PESQUISAS

1

1957

INSTITUTO ANCHIETANO DE PESQUISAS
PÔRTO ALEGRE - CAIXA POSTAL, 358
- BRASIL -

Die Auslese im Naturversuch

B. RAMBO S.J.

Seit dem Erscheinen des Darwinschen Hauptwerkes im Jahre 1859 bildet die natuerliche Auslese einen der Eckpfeiler der Abstammungslehre. Waehrend der lamarckistische Bestandteil bei Darwin der Nachpruefung nicht standgehalten hat und durch die Mutationen ersetzt werden musste, besteht der Neudarwinismus nach wie vor mit der groessten Entschiedenheit auf der natuerlichen Auslese als der ordnenden und leitenden Wirkkraft bei der Entstehung neuer Arten.

Freilich haben von Anfang an die Zweifler nicht gefehlt, die der Auslese diese entscheidende Rolle absprechen; die Auslese, so liest man immer wieder, sondere nur das bereits Vorhandene aus, bringe aber nichts Neues hervor. Der kaum verhaltene Zorn, der in den Antworten der Neudarwinisten gegen diesen nie ganz zum Schweigen gebrachten Einwurf mitzittert, weckt den Verdacht, als seien auch sie nicht voellig von der Wirkung der Auslese ueberzeugt. Daran aendern auch die mathematischen Modelle nichts, mit denen sie die Werkstatt der Auslese nachbauen und verstaendlich machen wollen; ist doch die mathematische Formel nur soviel wert, als ihre Grundvoraussetzug stimmt.

Die Abstammungsforschung ist heute, dem Zug der Naturwissenschaften entsprechend, zum guten Teil in den biologischen Werkraum und in den Versuchsgarten verlegt worden: vielleicht lohnt es sich, die Frage einmal von der voellig vorurteilslosen Naturbeobachtung aus anzugehen. Denn schliesslich handelt es sich nicht darum, wie sich die Lebewesen unter den kuenstlichen, und deshalb geschichtslosen, Bedingungen des Versuches verhalten; sondern um den natuerlichen und geschichtlichen Werdegang der Lebensreiche auf der Erde.

Aus diesem Grunde will ich hier die Frage stellen, *inwieweit sich die Auslese im Sinne des Neudarwinismus als artenschaffende Wirkkraft im grossen Naturversuch kundtut.* Als Botaniker beschränke ich mich dabei auf die suedbrasilianischen Phanerogamen; das aus zwei Gründen: einmal, weil Suedbrasilien ganz vorzügliche Untersuchungsbedingungen bietet; dann, weil mir dieses Gebiet aus 27jähriger Feldarbeit hinreichend bekannt ist.

I. Der suedbrasilianische Raum.

Im gewöhnlichen Sprachgebrauch umfasst die Bezeichnung "Suedbrasilien" die drei Suedstaaten Paraná, Sta. Catarina und Rio Grande do Sul, mit einer Gesamtoberfläche von 580.184 Geviertkilometern. Zu Suedbrasilien im pflanzengeographischen Sinn muss aber auch noch Uruguay gerechnet werden mit 186.926, und das argentinische Zwischenstromland (Misiones, Corrientes, Entrerrios) mit 186.203 Quadratkilometern. Das ergibt ein Gesamtgebiet von 953.313 Quadratkilometern; nimmt man noch den oestlichen Grenzstreifen von Paraguay dazu, dann kann man den hier untersuchten Raum auf eine Million Quadratkilometer abrunden.

Die Einbeziehung dieser Nachbargebiete ist umso notwendiger, als einerseits der subtropische Regenwald im suedlichsten Brasilien vornehmlich aus dem Stromgebiet des Paraná gespeist wird; waehrend andererseits von Westen und Sueden her eine beachtliche Menge von Staemmen eindringt, die nach dem Wendekreis hin immer mehr versickern.

1. Grosslandschaften. — Fuer den hier gesteckten Zweck kann man den suedbrasilianischen Raum unterteilen, wie folgt:

a. Die Tiefebene im Sueden und Suedwesten. — Sie umfasst, den mittleren und noerdlichen Teil von Misiones ausgenommen, das argentinische Zwischenstromland; den groesten Teil von Uruguay; den Suedwesten und den mittleren Durchgang von Rio Grande do Sul.

Die heutige Oberfläche ist geologisch jung; soviel bekannt, wurde sie erst gegen Ende des Tertiaers endgueltig vom Meere freigegeben.

b. Das Huegelland im Suedosten. — Am Ufer des La Plata beginnend, zieht sich diese Landschaft durch Mittel- und Osturuguay, bedeckt in Rio Grande do Sul das suedoestliche Viertel des Staates mit Ausnahme des Kuestenstreifens, und findet bei Porto Alegre auf dem 30. Breiteregrad seine noerdliche Grenze. Im Sueden von Sta

Catarina, etwa auf dem 29. Breitegrad, taucht es wieder auf und begleitet dann mit staendig steigender Hoehe als brasilianisches Kuestengebirge (Serra do Mar) den Atlantik bis in den Nordosten von Brasilien. In Uruguay und Rio Grande do Sul geht die Hoehe nicht ueber 600 Meter; meist liegt sie zwischen 200 und 300.

c. *Der Kuestenstreifen.* — Waehrend in Uruguay, und in Sta Catarina vom 29. Breitegrad an noerdlich, die Serra do Mar bis an den Atlantik vorstoess, bleibt in Rio Grande do Sul ein 600 Kilometer langer und durchschnittlich 50 Kilometer breiter Sandstreifen frei, der zur Haelfte von Haffen, Suesswasserseen und Suempfen durchsetzt ist. Die Meereshoehe erreicht nur bei Torres 50 Meter, wo ein Sporn des Hochlandes bis in den Atlantik vordringt; noerdlich davon setzt sich die Kuestenebene noch einen Breitegrad in Sta Catarina fort.

d. *Das Hochland.* — Diese Grosslandchaft umfasst mehr als die Haelfte des hier untersuchten Raumes. Die ganze Nordhaelfte von Rio Grande do Sul, etwa zwei Drittel von Sta Catarina, sowie die Mitte und der Westen von Paraná gehoeren dazu. Ohne auffaellige Erhebungen auf der Oberflaeche, beginnt das leicht gewellte, nur von den tiefen Schluchten der Fluesse unterbrochene Gelaende mit 300 Metern im mittleren Westen von Rio Grande do Sul, und steigt langsam auf mehr als 1000 im Suedwesten von Paraná; noch ausgesprochener ist die Steigung in nordoestlicher Richtung, wo sie schon noerdlich von Torres 1000 Meter erreicht, um zwei Breitegrade noerdlicher, etwa auf dem Schnittpunkt des 28. Breitegrades mit dem 50. Laengegrad, mit 1821 Metern den hoechsten Punkt Suedbrasiliens zu erreichen (Morro Bela Vista auf dem Campo dos Padres).

e. *Der Bruchrand des Hochlandes.* — Als Sued- und Ostgrenze des Hochlandes gehoert der Rand eigentlich zu dieser Grosslandschaft; wegen seiner eigenartigen und fuer die spaeteren Eroerterungen wichtigen Eigenschaften muss er hier gesondert behandelt werden. Da er naemlich im Osten eine durchgehende Steilmauer darstellt, bildet er dort eine scharfe Pflanzengrenze, die von dem tropischen Kuestenwald nirgends ueberschritten wird. Im Sueden dagegen wird er von einem halben Dutzend Fluessen durchbrochen und streckenweise ueber 50 Kilometer tief

zerlegt, so dass der subtropische Regenwald tief in die Taeler eindringen kann. Waehrend die vielfach zerschnittenen Randteile des Suedens, von 300 Metern an der argentinischen Grenze auf 1000 an der Ecke von Torres ansteigen, geht die Hebung an der glatten Steilwand des Ostens bis 1821 auf dem 28. Breitengrad und sinkt dann langsam ab; im Westen von Paraná betraegt die Hoehe immer noch 900 Meter.

2. *Erdgeschichte.* — Die erdgeschichtlichen Vorgaenge, die zur Ausbildung der suedbrasilianischen Grosslandschaften gefuehrt haben, liegen in ihren Grundzuegen deutlich vor Augen.

Der aelteste Kern Suedbrasiliens — wie Brasiliens und Suedamerikas ueberhaupt — ist der sogenannte Brasilische Block, azoischer Granit und Gneis, der bis zum Ende des *Palaeozoikums* als schmale Halbinsel mit vorgelagerten Inselfluren vom Wendekreis an bis zur La Platamuendung vorsprang. An wenigen Stellen, so auf den hoechsten Erhebungen des riograndischen Suedostens, finden sich noch Ueberbleibsel palaeozoischer Glimmerschiefer, die man dem Algonkium zuschreibt.

An den westlichen Rand dieses Kerns lagerten sich im *Perm* Meeresbildungen ab, die zu unterst aus Driftkonglomeraten, wahrscheinlich von strandenden Eisbergen abgesetzt, bestehen; die oberen Schichten bauen sich aus Tonschiefer auf, der vielerorts oelhaltig ist. In den Randgebieten trifft man, mit Tonschiefer abwechselnd gelagert, abbauwuerdige Kohle. Die Meeresfauna mit *Mesosaurus* und *Stereosternum*, wie auch die typische *Glossopteris*flora der Kohle beweisen einen Landzusammenhang mit Suedafrika und anderen Gebieten des alten Gondwanalandes.

In der *Trias* wich das Meer nach Westen zurueck — die Anden waren damals noch nicht da — und die Sandwueste nahm Besitz vom groessten Teil des hier untersuchten Gebietes. Der rote, nur in den untersten Lagen fossilfuehrende Sandstein (*Rhynchosaurier*, verkieselte *Araucariaceen*) bildet auch heute noch das bestimmende Gestein im ganzen riograndischen Teil des Tieflandes, und strahlt von dort aus nach den uruguayischen und argentinischen Grenzstrichen aus. Als ununterbrochener Horizont zieht er sich den ganzen Suedrand des Hochlandes entlang, wobei seine Meereshoehe zwischen 100 und 300 Metern liegt; bei Torres, dem Eckpfeiler der Serra Geral, sinkt er bis zum Meeresspiegel herab; am Campo dos Padres steigt er durch staffelweise Hebung auf 1500 Meter empor; nach Norden laesst er sich quer durch Sta Catarina, Paraná und S. Paulo hindurch bis in den Sueden von Mato-grosso verfolgen.

Am Ende der *Trias* oder im spaeteren Verlauf des *Mesozoi-*

kums wurde die ganze Triaswueste von leichtfluessigen Spaltenerguessen ueberflutet, deren Dicke von wenigen Metern im Suedwesten bis zu 600 am Ostrand ansteigt. Gegen Ende des Mesozoikums wurde das ganze, weit ueber eine Million Quadratkilometer grosse Gebiet, von einem rechtwinkelig aufeinanderstehenden Spaltensystem durchsetzt, das noch heute im Verlauf der Serra Geral und der Flusstaeler seinen Ausdruck findet. Der Ostfluegel des Hochlandes brach ab und versank als Festlandschelf im Atlantik. Eine isostatische Hebung des Westfluegels setzte ein, die anscheinend heute noch nicht ganz zur Ruhe gekommen ist. Dadurch wurde der Ostrand aufgewulstet, und das ganze Hochland als Kippscholle nach Suedwesten geneigt.

Anscheinend drang im *Tertiaer* das Meer noch einmal von Westen und Sueden her ein und zerstoerte die dort von jeher schwachen Raender des Hochlandes. Die Ausraeumung ging ueberall bis auf den triassischen Sandstein, gegen den Rand des Huegellandes hin sogar bis auf die permischen Schiefer und Kohlelager. Waehrend der heutige Steilrand des Hochlandes die Kueste bildete, ragte das Huegelland vom 30. Breitengrad an bis zur La Platamuehung als Inselflur hervor.

Am Ende des *Tertiaer* war jedenfalls die riograndische Tiefenebene schon wieder vom Meer entbloesst, was die zahlreichen Reste von Edentaten (*Megatherium*, *Mylodon*, *Glyptodon*) sowie verstreute Fossilien von *Mastodon americanus* beweisen.

Im *Quartaer* erfolgte dann durch die heute noch andauernde Hebung der ganzen suedbrasilianischen Kueste die Bildung der Kuestenlandschaft. Palaentologisch gesehen, herrscht in Suedbrasilien eine bedauerliche Luecke, die von der unteren Trias, hier Rio do Rasto genannt, bis in das Pleistocaen geht.

Das wichtigste Ergebnis dieser erdgeschichtlichen Uebersicht ist, dass der suedbrasilianische Raum bis zum Beginn des *Quartaers* eine *Halbinsel* war, und bis heute eine *pflanzengeographische Halbinsel* geblieben ist. In seinen suedlichsten Auslaeufern war er sogar im *Tertiaer* noch eine Inselflur, die in weitem, unterbrochenem Bogen ueber die Sierras der Provinz Buenos Aires und Cordoba's nach den Anden hinueberwies.

Diese Tatsache ist fuer die Florengeschichte von ausschlaggebender Bedeutung. Auch nach der Auffaltung der Anden im *Tertiaer* und dem Verschwinden der seichten Pampasmeere hat die Flora des suedbrasilianischen Raumes ihren Halbinselcharakter treulich bewahrt. Im Osten bildet der Atlantik eine scharfe Grenze; im Sueden und Westen fordern Landschaft und Klima eine voellig andersgeartete Flora, sei es aus dem Bestand der jungen Pampa, sei es aus den aelteren Anden, von der ein bedeutender Hundertsatz in Sued-

brasilien seine Heimat gefunden hat. Nur im Norden haengt die Halbinsel breit mit dem Urherd der suedamerikanischen Tropenflora zusammen, was in dem unbedingten Vorherrschen der von dort eingewanderten Arten und Staemme zum Ausdruck kommt.

II. Die Grossformationen.

Dieses Gebiet ist von einer geschlossenen Pflanzendecke besetzt. Das ist bei dem subtropischen Klima; bei der ziemlich gleichmaessig ueber das ganze Jahr verteilten Regenmenge zwischen 1 und 2,5 Metern; und auf dem ueberall genuegend tief zersetzten Boden nicht anders zu erwarten. Nur am Ostrand des suedbrasilianischen Hochlandes und an wenigen hochgelegenen Stellen des Innern sinkt die Temperatur bisweilen auf 10 Grad unter Null und bringt schnell dahinschmelzenden Schnee in den Monaten Juni und Juli; waehrend der gleichen Jahreszeit sind im ganzen uebrigen Gebiet scharfe Nachtfroeste nicht selten, aber das Pflanzenleben kommt auch im Winter nicht voellig zum Stillstand.

Trotz dieser allgemeingueltigen Bedingungen gibt es in einem so ausgedehnten Raum selbstverstaendlich eine grosse Anzahl von Formationen. Die eine oder andere davon, wie die Prosopis-Steppe (Parque mesopotámico) des argentinischen Zwischenstromlandes, reicht nur in ihren oestlichsten Auslaeufern in den riograndischen Westen herein; andere, wie Felsenheide, Suesswassersumpf, Galleriegehoeolz, Meeresstrand, sind ebenfalls von zweitrangiger Bedeutung, zumal sie florengeschichtlich mit der Grossformation Kamp vereinigt werden muessen.

So bleiben nur drei Grossformationen uebrig, die fuer den hier verfolgten Zweck untersucht werden muessen: der subtropische Regenwald, der Araukarienwald und der Kamp.

1. *Der subtropische Regenwald.* — Dieser Wald ist eine Ausstrahlung und eine stark verminderte Ausgabe des brasilianischen Tropenwaldes.

- a. *Sein Gebiet* erstreckt sich auf der atlantischen Seite bis zum 30. Breitegrad, am Uruguayfluss im Westen dagegen nur bis zum 28. Suedlich davon gibt es nur noch kleinere oder groessere Waldinseln und Uferwaelder, die den Uruguay und Paraná entlang bis zu deren Vereinigung gehen und ihre letzten Auslaeufer bis an das argentinische Ufer des La Plata senden.

Bei naeherem Zusehen handelt es sich um zwei, in ihrem Artenbestand recht verschiedene Stroeme.

Der eine kommt die atlantische Kueste entlang und

bedeckt das Flach- und Bergland zwischen dem Ostrand des Hochlandes und dem Meer. Sein grosser Reichtum an Orchideen, Bromeliaceen, Araceen und anderen hochtropischen Gruppen gibt ihm ein entschiedenes Gepraege. In Rio Grande do Sul dringt er nur durch die schmale Pforte von Torres ein, schwenkt dann nach Westen ab, folgt dem Suedrand des Hochlandes und versickert gegen die Mitte des Staates hin vollstaendig; die noch bei Santa Cruz nesterweise auftretende Palme *Euterpe edulis* mag als seine aeusserste Wanderspizze betrachtet werden.

Der andere Strom stammt aus dem Flussgebiet des Paraguay-Paraná. Von Westen aus dringt er tief in die Taeler des Iguassú und Uruguay ein, wobei er ueberall ueber die unteren Wasserscheiden der Nebenfluesse hinweggreift. Dadurch entstehen am mittleren Paraná, am unteren Iguassú und am Nordwestknie des Uruguay ausgedehnte Waldlaender, die noch in Rio Grande do Sul 100 bis 150 Kilometer breit sind. Auf der Wanderung nach Sueden den Uruguay entlang erreicht dieser Wald den Suedrand des Hochlandes und bildet, den zerrissenen Steilhang entlang und in den Flusstaelern, einen geschlossenen Guertel von 50-150 Kilometer Breite, wobei er sich von der Mitte des Staates an mit dem viel schwaecheren Kuestenstrom trifft und mischt. Im Sueden tritt dieser Wald ueberall ein Stueck auf die Tiefebene ueber, bis er sich in Waldinseln und Uferwaelder aufluest und endlich ganz vom Kamp ersetzt wird. Im Norden trifft er, wenigstens von der Mitte von Rio Grande do Sul nach Osten, an der oberen Kante des Steilhanges zuerst auf einen Streifen Araukarienwaldes, der seinerseits bald dem offenen Kamp platzmacht.

Daraus geht hervor, dass sich die beiden Stroeme nur im oestlichen Teil des Suedrandes begegnen und zu ungleichen Teilen durchdringen; im ganzen uebrigen Verlauf bleiben sie durch den Ostrand des Hochlandes, den Araukarienwald und den Kamp der Hochflaechen getrennt. Als Grossbild gesehen, ist also der suedbrasilianische Regenwald ein gewaltiger Guertel, der sich um den West-Sued- und Ostrand des Hochlandes herumlegt und durch die nach Westen und Sueden geoeffneten Flusstaeler fransenartig eindringt; seine Ausstrahlungen nach Sueden loesen sich in Waldinseln und Uferwaelder auf.

- b. *Seine floristische Zusammensetzung* umfasst nach meinen Zaehlungen rund 800 Arten (Phanerogamen!) in 367

Gattungen und 87 Familien; bei restloser Erfassung duerfte sich diese Zahl auf 1000 erhoehen. Da die Gesamtzahl der bis jetzt verzeichneten Phanerogamen in Rio Grande do Sul in 152 Familien und 901 Gattungen etwa 4500 betraegt, eine Zahl, die auch in Zukunft wahrscheinlich 5000 nicht weit uebersteigen wird, kann man den Anteil des Regenwaldes auf 20% veranschlagen.

- c. *Sein Aufbau* ist in beiden Stroemen und im ganzen Gebiet durchaus einheitlich. Eine genaue Untersuchung des Regenwaldes am oberen Uruguay, die sich allerdings nur auf 400 Arten erstreckt, ergibt folgendes Bild:

Teilt man den Wald in seine drei natuerlichen Bereiche ein, naemlich Aussenrand, Flussufer und Inneres, dan ergeben sich — unter strengstem Ausschluss aller Unkraeuter und Einschlepplinge — fuer den Aussenrand 124 Arten = 31%; fuer die Flussufer 21 = 5,25%; fuer das Waldinnere 255 = 63,75%.

Das reife Waldinnere besteht aus sechs Stockwerken, die man ohne Kuenstelei folgendermassen unterscheiden kann: Bodenkraeuter 46 Arten = 11,5%; Straeucher bis zu Mannshoehe 75 = 18,25%; Kleinbaeume bis zu 15 Metern 90 = 22,5%; Kletterer und Lehnstraeucher 116 = 29%; Hochbaeume bis zu 30 Metern 50 = 12,5%; Ueberpflanzen und Schmarotzer 25 = 6,25%. Dieses Bild ist insofern unvollstaendig, da das Kleinzeug und die Lueckenfueller, besonders Bodenkraeuter und Nistpflanzen, sicher einen viel groesseren Anteil nehmen, als aus einer nur zur Haelfte durchgefuehrten Untersuchung hervorgehen kann; andererseits ist der bestimmende Teil des Waldes, naemlich die Straeucher, die Kleinbaeume, die Kletterpflanzen und die Hochbaeume, genuegend erfasst, um ein allgemeingueltiges Bild des suedbrasilianischen Regenwaldes zu entwerfen. Wenn auch am Suedrand des Hochlandes 73 = 18,25% der Arten des Uruguaywaldes, darunter 6 Hochbaeume, fehlen; und der Kuestenwald in mindestens der Haelfte der Arten verschieden ist: so bleibt doch der allgemeine Aufbau ueberall der gleiche.

2. *Der Araukarienwald.* — Dieser Wald, nach dem alles beherrschenden Baum *Araucaria angustifolia* benannt, ist eigentlich in noch hoeherem Masse Regenwald als der oben behandelte; die Unterschiede sind aber so gross und durchgehend, dass man ihn ueberall saeuberlich abtrennen kann.

- a. *Sein Gebiet* ist schon oft mit mehr oder weniger Glueck Gegenstand der Darstellung gewesen; die einzige Karte, die der Wirklichkeit nahekkommt, ist die von K. Hueck; aber auch sie geht fehl in der Annahme, es gebe noch verstreute, natuerliche Vorkommen der Araukarie suedlich des 30. Breitegrades.

Man kommt dem Verbreitungsbild des Araukarienwaldes am naechsten, wenn man ihn als Guertel an den inneren Rand des subtropischen Regenwaldes anlegt; dabei bleibt nur im Westen von Rio Grande do Sul eine Luecke offen; die letzten Ausstrahlungen nach Norden, São Paulo und das Bergland von Minas Gerais, koennen ausser Betracht gelassen werden.

Tatsaechlich stoesst der von Osten, Sueden und Westen das Hochland umschliessende Regenwald an der oberen Kante des Steilhanges ueberall zuerst auf den Araukarienwald, den er zuerst in groesserer oder geringerer Breite durchsetzt, um ihm schliesslich die Alleinherrschaft zu lassen. Die Flusstaeiler entlang wiederholt sich das gleiche Spiel: der in den Schluchten alleinherrschende Regenwald wird am oberen Rande vom Araukarienwald abgeloeest, und auf diesen folgt der Kamp.

Aber auch auf dem Kamp, besonders gegen den Ostrand des Hochlandes hin, gibt es unzaehlige Waldinseln, denen die Schirmdaecher der Araukarien das Gepraege verleihen.

- b. *Seine floristische Zusammensetzung* ist wegen der ueberall wechselnden Durchsetzung mit Bestandteilen des Regenwaldes und des Galleriegehoeelzes schwer zu umgrenzen; am besten untersucht man sie am Ostrand des Hochlandes, wo sich an der oberen Kante, zwischen dem aus der Kuestenebene heraufbrandendem Regenwald und dem Araukarienwald, ein Streifen Nebelwald einschiebt.

Die seit fast 20 Jahren sehr sorgfaeltig durchgefuehrte Bestandaufnahme des Araukarienwaldes am Ostrand des riograndischen Hochlandes ergibt die niedrige Zahl von 239 Phanerogamen; dabei darf aber nicht verschwiegen werden, dass der Grossteil der riograndischen Farne und Moose dort beheimatet ist, darunter in ungeheurer Menge der Baumfarn *Dicksonia sellowiana*. Von diesen 239 Arten muessen aber noch 84, meist Bodenkraeuter, kleine Straeucher und Nistpflanzen, abgezogen werden, die von den Bergflanken herauf ihren Weg in das geschuetzte Innere des Araukarienwaldes gefun-

den haben; es bleiben somit nur 155 wesentliche Begleiter der Araukarie uebrig.

- c. *Sein Aufbau* laesst ebenfalls eine Scheidung in sechs Stockwerke zu: Bodenkraeuter und niedrige Straeucher bis zu 50 cm: 49; Straeucher bis zu Mannshoehe: 80; mittlere Baeume bis zu 15 Metern: 40; Kletterer und Lehnstraeucher: 44; Hochbaeume: 1 (Araukarie); Nistpflanzen und Schmarotzer: 25.

Diese Aehnlichkeit im Aufbau darf aber nicht die falsche Vorstellung wecken, als bestehe wenig Unterschied zwischen den beiden Waldformationen. Waehrend naemlich die Lueckenfueller: Bodenkraeuter, Straeucher, Kletterer und Nistpflanzen sich im Regenwald und im Araukarienwald wesentlich gleich verhalten; bilden die halbhohen Baeume mit ihren Kronen ein geschlossenes, freies Dach, aus dem die Staemme des obersten Stockwerkes zehn bis zwanzig Meter frei herausragen, um dann ein zweites, nicht minder geschlossenes Dach zu bilden. Zudem gedeihen die drei unteren Stockwerke des Regenwaldes nur im Schutz der Hochbaeume; im Araukariengebiet dagegen sieht man ausgedehnte Waldinseln, die sich voellig normal entwickeln, ohne dass auch nur eine einzige Araukarie darin steht. Daher kommt es auch, dass die uebrigen Stockwerke des Regenwaldes bei Zerstoerung der Hochbaeume zugrundegehen, wenn nicht durch schnellwachsende Saemlinge oder Stockausschlaege schnell eine Erneuerung des Schutzdaches kommt; den unteren Stockwerken des Araukarienwaldes dagegen tut das Faellen des Hochbaumes keinen Abbruch. Dementsprechend sind die Arten der unteren Stockwerke des Araukarienwaldes vielfach die gleichen, die sich als Galleriegehoeolz die Wasserlaeufe entlang finden, vermischt mit solchen aus dem araukarienfrien Nebelwald und Einwanderern aus dem anstossenden Regenwald. Trotz aeusserer Aehnlichkeit herrscht also in den beiden Waldformationen eine sehr verschiedene Dynamik; spaeter werde ich noch einmal auf diese Unterschiede zurueckgreifen muessen.

3. *Der Kamp.* — Zwei Drittel der Oberflaeche von Rio Grande do Sul — Gesamtoberflaeche 285.289 Quadratkilometer — waren urspruenglich mit Kamp (Niedergrassteppe) besetzt, und nur ein Drittel mit Wald. Waehrend der Regenwald heute zum groessten Teil als Ackerboden dient und der Araukarienwald einer immer

staerkeren Holzausbeutung unterliegt, ist der Kamp durch die zweihundertjaehrige Grossviehzucht nur unwesentlich veraendert worden.

- a. *Sein Gebiet* nimmt vor allem die ganze Suedhaelfte des Staates Rio Grande do Sul ein, also die Tiefebene, das oestliche Huegelland und den Kuestenstreifen. Waehrend ihn im suedwestlichen Viertel nur die duennen Galleriegehoeelze an den Wasserlaeufen durchbrechen; kommen im Huegelland, vor allem an der atlantischen Abdachung, ansehnliche Waldflecke vor; dasselbe gilt noch mehr vom oestlichen Teil des mittleren Durchgangs; die Kueste ist zum guten Teil mit bewachsenen Suempfen und niedrigen Duenenwaeldchen besetzt. In Sta Catarina (94.998 Quadratkilometer) nimmt der Kamp, zudem noch stark von Araukarienwaeldern durchsetzt, nur ein bescheidenes Gebiet ein, das sich im mittleren Sueden des Staates um Lages und S. Joaquim zusammendraengt.

In Paraná finden sich freie Kampflaechen auf dem sogenannten zweiten Hochland in der Mitte und auf dem dritten Hochland im Westen beiderseits des mittleren Iguassú; sie bedecken nur 16.850 Quadratkilometer.

Man kann also auf dem suedbrasilianischen Kamp ohne Zwang fuenf Provinzen unterscheiden:

Die erste ist der Kamp des Tieflandes, die den riograndischen Suedwesten und den groessten Teil von Uruguay bedeckt. Je weiter man nach Sueden kommt, desto kuemmerlicher werden die Gehoeelze, sodass schon im Westen von Rio Grande do Sul die Grasfluren voellig das Landschaftsbild beherrschen; daran aendert auch die stellenweise hereinstrahlende Prosopissteppe aus dem argentinischen Zwieschenstromlande nichts.

Die zweite ist das Huegelland im Osten, das sich von Porto Alegre bis Montevideo erstreckt. Schematisch gesehen, hat hier die Pflanzendecke folgenden Bau: Suempfe in den Schwemmebenen und die Seeufer entlang; Hochwald, manchmal in ansehnlicher Ausdehnung, in den tiefen Taelern zwischen den Granithuegeln; Galleriegehoeelze und lichtetes Gestruepp oberhalb dieser Waldkerne bis zu etwa zweidrittel Hoehe der Huegel; mehr oder minder reiner Kamp auf allen Kuppen.

Die dritte ist die Kueste. Hier bedeckt der eigentliche Kamp nur die feuchten Niederungen und, von mancherlei Zwergstrauechern unterbrochen und ohne Schliessung der Grasnarbe, die sanften Wellen verfestigter Duenen; der

groesste Teil der Oberflaeche wird von offenen Flachseen, ueberwachsenen Rhynchospora-Suempfen, halb hohem Sumpfwald und dicht verfilztem Duenengestruemp eingekommen.

Die vierte ist das mittlere und westliche Hochland, wo der freie Kamp auf allen Wasserscheiden vorherrscht, doch nie so ausgedehnt, dass man nicht ringsum die stark entwickelten Uferwaelder der Fluesse saehe; nach Osten hin schieben sich die Araukarienwaldinseln mehr und mehr bestimmend in das Blickfeld ein.

Die fuenfte ist der Ostrand des Hochlandes zwischen dem 30. und 28. Breitengrad, wo die Araukarienwaelder und der Kamp etwa zu gleichen Teilen die Oberflaeche bedecken. Wegen des ueberaus regenreichen — bis zu 2,5 Meter im Jahr — und nebelfeuchten Klimas ist der Boden staendig mit Wasser uebersaettigt und oft bis auf den gewachsenen Fels von Rohhumus geschwaert. Zahllose Eryngium-Suempfe begleiten die Wasserlaeufe und fuellen die Niederungen aus. Gehaengesuempfe mit Sphagnum, Eryngium, Xyris steigen sogar die Bergflanken hinauf. Am besten ist dieser ueberfeuchte Kamp auf dem Campo dos Padres entwickelt, wo selbst die Araukarie zuruekweicht, um Suempfen und Nebelwaeldern Platz zu machen. Die hoechste Erhebung Suedbrasilens, der Morro Bela Vista auf dem Campo dos Padres (1821 Meter) traegt eine versumpfte Hochflaeche, auf der im Januar die grossen violettblauen Blueten der Utricularia reniformis zu Hunderten aus dem Gras ragen.

- b. *Seine floristische Zusammensetzung* enthaelt mindestens 3500 Arten, von denen etwa ein Drittel auf nur vier Familien entfaellt: Kompositen, etwa 500, darunter allein 100 Baccharis, etwa 70 Eupatorium, mehr als 50 Vernonia; Graeser, mehr als 350, mit besonders starker Entfaltung von Paspalum, Panicum, Andropogon, Eragrostis, Stipa, Aristida; Leguminosen, 219 Arten auf dem Kamp, besonders aus den artenreichen Gattungen Mimosa, Desmodium, Phaseolus; Cyperaceae, mehr als 100 Arten, vor allem aus den Gattungen Cyperus, Rhynchospora, Carex. Um noch einige andere wichtige Gruppen zu nennen, sei hingewiesen auf die starke Formentfaltung von Petunia, 27 Arten mit Entstehungsherd in Suedbrasilien; die aufrechten Arten der Gattung Oxypetalum, allein in Rio Grande do Sul 24 Arten; die aufrechten Mikaniae, etwa 10 im gleichen Raum; Eryngium mit rund 40 riograndischen Arten,

davon die meisten im Sumpf, aber auch manche auf dem trockenen Kamp.

- c. *Sein Aufbau* ist naturgemaess voellig verschieden von dem des Waldes; waehrend sich der Wald in senkrechten Stockwerken staffelt, wie sie dem Lichtbeduerfnis der Arten entsprechen, breiten sich die Kleinformationen des Kamps in waagrechter Richtung aus, wobei Boden und Feuchtigkeit den Ausschlag geben.

Eine allgemeine Untersuchung dieser unendlich mannigfaltigen Verhaeltnisse steht noch aus; ich will mich hier auf ein einziges, gut durchforschtes Teilgebiet beschraenken, das in der feuchten Provinz des Hochlandes liegt.

Von den 742 Phanerogamen, die mir vom Ostrand des Hochlandes bekannt sind, gehoeren, wie schon oben gesagt, 239 in den Araukarienwald; dazu kann man noch weitere 27 Arten zaehlen, die in dem zumeist araukarienfrien Nebelwald gefunden werden.

Die uebrigen 486 Arten lassen sich drei Teilformationen des Kamps zuordnen.

Die erste ist die Felsenheide mit 25 Arten, worunter 13 niederliegende Straeucher und Polsterpflanzen, 6 Straeucher bis zu 1 Meter, und 4 bis zu 2 Metern.

Die zweite ist der halbtrockene Graskamp, einschliesslich kleiner Busch- und Strauchgesellschaften. Er enthaelt 281 Arten, worunter 47 nicht ueber 10 cm Hoehe, 196 bis zu 1 Meter, 33 Straeucher und Stauden bis 3 Metern, 4 Kletterer und 1 Schmarotzer (*Cuscuta*).

Die dritte ist der Torfsumpf, der selten als reine Sphagnumbestand ausgebildet ist; wegen des unbedingten Vorherrschens von *Eryngium*, meist *Eryngium chamissonis*, wuerde man ihn besser als *Eryngietum* bezeichnen. Er beherbergt 170 Arten, darunter 41 bis zu 10 cm, 83 bis zu 1 Meter, 40 bis zu 3 Metern, 6 Kletterpflanzen.

Eine aehnliche Unterteilung laesst sich ueber das ganze Gebiet des suedbrasilianischen Kamps durchfuehren, wobei allerdings die Artenzahl und die floristische Zusammensetzung stark aendern.

Aus der Vogelschau gesehen, faellt die konzentrische Verteilung der drei Grossformationen auf dem suedbrasilianischen Raum auf, wenigstens fuer das Hochland: auf den aeusseren Guertel des subtropischen Regenwaldes folgt der innere Guertel des Araukarienwaldes, der seinerseits

die freien Kampflaechen umrahmt und durchsetzt. Darin liegt ein starker Hinweis auf das oertliche Alter dieser Grossformationen, das uns im Folgenden vielfach beschaeftigen wird.

III. Geschichte der suedbrasilianischen Flora.

Da zwischen der unteren Trias und dem Ende des Tertiaers keine Fossilien aus dem suedbrasilianischen Raum bekannt sind, laesst uns das klassische Hilfsmittel der Pflanzengeschichte, die Palaeontologie, voellig im Stich. Die Glossopterisflora der permischen Kchlelager steht in keiner fassbaren Beziehung zu der heutigen Pflanzenwelt im gleichen Raum; die verkieselten Araucariaceenhoelzer aus der unteren Trias gehoeren zwar zu einer Gruppe, deren Endglied heute noch im gleichen Gebiete lebt; doch wird es fuer immer unmoeglich sein, eine Verbindung durch die Triaswueste und die mesozoiscischen Basalerguesse herzustellen.

Das Wenige, was an pflanzlichen Fossilien aus dem ausgehenden Tertiaer gefunden worden ist, zeigt uns eine Flora, die sich wesentlich mit der heutigen deckt; so die halb zu Braunkohle gewordenen Baumstaemme, die man zusammen mit dem Megatherium an den Ufern der Wasserrisse im riograndischen Suedwesten antrifft: sie gehoeren ganz sicher zur Gattung Gleditschia, wahrscheinlich zu der heute noch an Ort und Stelle haeufigen *G. amorphoides*.

Es bleiben somit nur mittelbare Wege uebrig, um in die Geschichte und Vorgeschichte der suedbrasilianischen Flora vorzustoessen; es sind deren drei: die systematischen Beziehungen, das geologische Alter der heutigen Landschaft, das Verhalten der Formationen gegeneinander.

1. *Die systematischen Beziehungen.* — Schon den Sammlern und Bearbeitern der Flora Brasiliensis war der eigenartige Wechsel nicht unbekannt, der sich in der systematischen Stellung der Arten und Gruppen bemerkbar macht, je weiter man in Brasilien nach Sueden vordringt. Die Alleinherrschaft der neutropischen Einheiten wird im Sueden — im Gebirge schon von Minas Gerais, im ebenen Land etwa vom Wendekreis an — von zahlreichen Bestandteilen gebrochen, die fuer Suedamerika im andinen Raum beheimatet sind.

Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, eine Scheidung der beiden Bestandteile zu versuchen, soweit sie fuer das Endziel der vorliegenden Untersuchung von Wichtigkeit erscheint. Wenn ich dabei den einen Bestandteil "andin", den anderen "brasilianisch" nenne, so sollen das nur bequeme Merknamen sein, die vorlaeufig nichts weiter bezeichnen sollen als eine Tatsache.

- a. *Der andine Bestandteil.* — Ohne Anspruch auf Vollständigkeit machen zu wollen, zähle ich hier die Familien und Gattungen auf, die ganz sicher ihren heutigen Mittelpunkt in den Anden haben: *Araucaria*; *Berberis*; *Borraginaceae-Borragineae* (*Moritzia*, *Thaumatocaryon*); *Dyckia*; *Calyceraceae* (*Acicarpha*, *Boopis*); *Pratia*, *Wahlenbergia*; *Arenaria*, *Cerastium*, *Paronychia*, *Spergularia*, *Clethra*; *Chaptalia*, *Chuquiragua*, *Gnaphalium*, *Gochnatia*, *Grindelia*, *Hieracium*, *Hypochoeris*, *Hysterionica*, *Moquinia*, *Mutisia*, *Senecio*, *Trixis* und manche andere Kompositen, vornehmlich unter den *Astereae* und *Mutisieae*; *Griselinia*; *Cardamine*; *Carex*, *Scirpus*; *Pernettya*, *Gaultheria*, *Azara*; *Geranium*, *Viviania*; *Ephedra*; *Agrostis*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Deschampsia*, *Festuca*, *Poa*, *Stipa*, *Aristida*, *Cortaderia*; *Hypericum*; *Gunnera*; *Sisyrinchium*; *Juncus*, *Luzula*; *Salvia*; *Adesmia*, *Lathyrus*, *Lupinus*, *Trifolium*, *Vicia*; *Loasaceae* (*Blumenbachia*, *Cajophora*); *Buddleia*; *Drimys*; *Martyniaceae* (*Craniolaria*, *Proboscidea*); *Myrceugenia*; *Oenotheraceae* (*Epilobium*, *Fuschsia*, *Jussieua*, *Oenothera*); *Bifrenaria*, *Bipinnula*; *Oxalis*; *Plantago*; *Monnina*; *Portulaca*; *Ranunculaceae* (*Anemone*, *Clematis*, *Ranunculus*); *Colletia*, *Discaria*; *Acaena*, *Geum*, *Margyricarpus*; *Relbunium*, *Rubia*; *Arjona*; *Escallonia*; *Castilleja*, *Scoparia*; *Nicotiana*, *Nierembergia*, dazu die naheverwandte *Petunia* mit Entstehungsherd in Suedbrasilien; *Podocarpus*; *Tropaeolum*; *Eryngium*, aber mit einem mit einem klar gekennzeichneten Entstehungsherd im suedbrasilianischen Raum, aehnlich *Hydrocotyle*; *Valeriana*; *Viola*; *Cissus*.

Diese Aufzählung enthaelt, unter Weglassung vieler kleiner und mancher unsicherer Gattungen, nur die allerwichtigsten Staemme; die am meisten bezeichnenden sind durch Steildruck hervorgehoben.

- b. *Der brasilianische Bestandteil.* — Wie wir sehen werden, enthaelt dieser aus Mittelbrasilien herunterkommende Strom weitaus die meisten Arten im suedbrasilianischen Raum; eine Aufzählung seiner Einheiten ist nicht notwendig, weil es sich um eine Selbstverstaendlichkeit handelt; und auch nicht tunlich, weil sie einer Gesamtuebersicht ueber die Flora gleich kaeme, was hier nicht beabsichtigt ist.
- c. *Gegenseitiges Verhaeltnis.* — Zwei Beispiele moegen die Zahlenverhaeltnisse der beiden Bestandteile erlaeutern.

Das erste ist aus der Umgebung von Porto Alegre genommen, dessen Flora mir restlos bekannt sein duerfte. Auf einem Gebiet von rund 1500 Quadratkilometern finden sich dort so ziemlich alle Teilformationen zusammen, die fuer die zweite Provinz des Kamps, das suedoestliche Huegelland, bezeichnend sind: Sandige Schwemmebenen und Suempfe den Guaíba-Fluss entlang; gut entwickelte Waldkerne mit manchen Elementen aus dem Kuestenstrom im mittleren Teil der Bachttaeler; halbhoher Trokenwald vom unteren Drittel der Granithuegel an, nach oben in lichten Busch (meist *Dodonaea*) auslaufend; freier Kamp auf den Kuppen, deren hoechste 314 Meter erreicht. Ein klassischer Gegenstand der Untersuchung ist der am Suedostrand der Stadt gelegene, von Lindman und Malme oft genannte Morro da Polícia.

Aus diesem Gebiet kenne ich 1288 Phanerogamen, darunter 943 Brasilianer = 73%, und 325 Andine = 27%.

Das zweite Beispiel ist von dem schon oft erwaehten Ostrand des Hochlandes genommen; die Teilformationen umfassen Araukarienwald, Nebelwald, Felsenheide, Sphagnum- und *Eryngium*sumpf, halbtrockenen Graskamp: wie oben bereits geschildert.

Von den 742 zwischen dem 29. und 30. Breitegrad und entlang den 50. Laengegrad gesammelten und bis jetzt bestimmten Phanerogamen gehoeren 545 = 74% zu brasilianischen Staemmen, 197 = 26% zu andinen.

Es mag auffallen, dass ich hier kein Beispiel aus dem Regenwald gebe. Das hat seinen einfachen Grund darin, das der subtropische Regenwald, jedenfalls in Rio Grande do Sul, in seinen reifen Teilen ueberhaupt keine andinen Staemme enthaelt. Die wenigen rankenden Vertreter andiner Gattungen (*Mutisia*, *Blumenbachia*, *Cajophora*, *Tropaeolum*) halten sich zwar oft am Rande oder an Lichtungen auf, niemals im reifen Innern; wie so manche andere Arten der Kampwaeldchen fristen sie in den unreifen Teilen des Regenwaldes ein voruebergehendes Dasein.

Mir ist nur eine einzige Art andiner Herkunft bekannt, die auch am dunkelsten Boden des Regenwaldes ausgedehnte Bestaende bildet, naemlich *Carex sellowiana*; da sie aber auch an aehnlichen Stellen in den Kampwaeldchen des Suedens haeufig ist, mag sie als einzige Ausnahme den Weg in den Regenwald gefunden haben.

Somit ergeben sich, soweit bis jetzt Untersuchungen vorliegen, folgende Zahlenverhaeltnisse fuer die beiden Grundbestandteile der suedbrasilianischen Flora:

	Brasi- lianer		Andi- ne
Subtropischer Regenwald	100%	—	0%
Nebelwald des Ostrandes	85%	—	15%
Araukarienwald des Ostens	82%	—	18%
Kamp des Hochlandes	80%	—	20%
Torfsuempfe des Hochlandes	64%	—	36%
Felsenheide des Hochlandes	60%	—	40%
Gesamtflora von Porto Alegre	73%	—	27%
Gesamtflora des Ostrandes	74%	—	26%

Man wird also nicht weit fehlgehen, wenn man den Gesamtanteil der Brasilianer in Kamp und Araukarienwald auf 75%, den der Andinen auf 25% veranschlagt.

- d. **Ortsalter.** — Rein geographisch gesehen, kommt in dem Vorhandensein von 25% Andinen die raeumliche Naeheluecke Suedbrasilien zu den Anden zum Ausdruck, die seit dem Palaeozoikum ueber die Inselbruecke hinweg bestanden hat. Zum vollen Verstaendnis muessen aber zwei weitere Tatsachen erwaeht werden: Einmal mag ein grosser Teil der Graeser unmittelbar aus der Pampa stammen; das gleiche gilt fuer manche andere Gruppen, wie *Carex*, *Juncus*, viele *Mutisieae* und *Astereae*. Zweitens laesst sich nicht verkennen, dass sich in Mittelbrasilien ein zweitrangiger und sehr alter Ausstrahlungsherd andiner Gruppen befindet, dessen Glieder zusammen mit den Brasilianern nach Suedbrasilien gekommen sind; dazu gehoeren artenreiche Gattungen wie *Eryngium*, *Salvia*, *Petunia*, die *Singulifolii* der Gattung *Lupinus*.

Fuer das oertliche Alter sind zwei Tatsachen wichtig: Die beiden Bestandteile sind sowohl auf dem Kamp als auch im Araukarienwald zu einer Floreneinheit verschmolzen. Das ist um so erstaunlicher, als der andine Teil schon von vorneherein Elemente der allerverschiedensten Herkunft enthaelt: Eigenschoepfungen der Anden wie die *Tropaeolaceae*, *Calyceraceae*, *Loasaceae*; "australantarktische" Gattungen wie *Araucaria*, *Gunnera*, *Fuchsia*, *Griselinia*; ausgesprochen "mediterrane" Fremdlinge wie *Lathyrus*, *Lupinus*, *Vicia*, *Eryngium*. Dass diese sonderbare Mischung von Staemmen in den Anden besteht, weist auf

voellig verschiedene Verteilung der Landmassen zur Zeit ihrer Erstentstehung hin; und dass sie sich in der fuer die Anden typischen Mischung in Suedbrasilien wiederholt, laesst nur zwei Erklaerungen zu: entweder ist sie von den Anden her eingewandert; oder, nach Irmscher wahrscheinlicher, sie stellt den verarmten Westfluegel der aeltesten Phanerogamenschicht in Suedamerika dar.

Fuer das hohe Ortsalter des Kamps und des Araukarienwaldes spricht auch die Tatsache, dass beide Bestandteile im suedbrasilianischen Raum eine ansehnliche Menge von Endemismen erzeugt haben, die sich vornehmlich am Ostrand des Hochlandes und auf den Granitkuppen des suedoestlichen Huegellandes sammelndraengen. Unter den 1288 Phanerogamen von Porto Alegre finden sich nicht weniger als 234 = 20% Arten, die nur auf diesem Huegelland bis hinunter nach Uruguay vorkommen; darunter sind sehr engbegrenzte Endemismen wie *Moritzia ciliata*, *Plantago commersoniana*, *Eryngium megapotamicum*.

Von diesen Endemismen gehoeren 72 sicher zu andinen Staemmen, 90 zu brasilianischen. Daraus geht hervor, dass sie beide zusammen die Erstbesiedlung des damals als Inselkuer nach Sueden vorspringenden Gebietes getaetigt haben. Dafuer sprechen auch die Angleichungen in der oekologischen Form; so die Reihe *Schlechtendalia luzulifolia*-*Plantago commersoniana*-*Eryngium eriophorum*; *Petunia rupestris*-*Verbena dissecta*-*Mimosa involucrata* (Felsennheide des Hochlandes);

Zusammenfassend darf also festgestellt werden, dass die systematischen Beziehungen fuer Kamp und Araukarienwald ein hohes Ortsalter beweisen.

2. *Das geologische Alter der heutigen Landschaft.* — Dem Alter nach stuft sich die riograndische Landschaft von heute folgendermassen ab:

Die aelteste Oberflaeche sind die schon im Palaeozoikum vorhandenen Granitkuppen des suedoestlichen Huegellandes; darauf folgt das aus der Mitte des Mesozoikums stammende Hochland; in weiten Abstand kommt das erst gegen Ende des Tertiaers vom Meere freigegebene Tiefland; als juengste Grosslandschaft bildet sich im Quartaer der Kuestenstreifen; die tiefeingschnittenen Taeler des Hochlandes und die Schwemmebenen sind das Werk der gegenwaertigen Zeit. Diese Zeitfolge stimmt in grossen Zuegen mit der aus den systematischen Beziehungen gewonnenen Erkenntnis ueberein: Der Kamp ist urspruenglich auf dem Hochland und auf

dem Huegelland des Suedostens; sein Alter reicht tief ins Tertiaer hinunter. Ins Tiefland und an die Kueste ist dieser Kamp spaeter eingewandert, wie das weiter unten dargetan werden soll, und deshalb quartaer.

Der Regenwald dagegen, der ueberall nur den tiefzersetzten oder weitverfrachteten Boden der Jetztzeit innehat, ist ueberall ortsjuenger als der Kamp.

3. *Das gegenseitige Verhaeltnis der Grossformationen.* — Schon das allgemeine Verbreitungsbild von Regenwald, Araukarienwald und Kamp auf dem Hochland, sowie die in das Tiefland eingesprengten Waldinseln und Ufersaume — zwei konzentrische Guertel mit ausgefranstem Rand und eingeschlossenen Grasflaechen — beweist unwiderleglich, dass in Suedbrasilien eine dynamische Verschiebung der Grossformationen vor sich geht. Rein statisch betrachtet, laesst sich natuerlich nicht entscheiden, wer im Vorruecken ist, wer im Weichen.

Indem ich die Einzeluntersuchungen ueber das Verhalten des Regenwaldes fuer das naechste Kapitel zurueckstelle, will ich hier nur dem Irrtum entgentreten, als sei der Kamp durch Besitznahme von Waldboden entstanden. Das ist schon aus den heutigen klimatischen Verhaeltnissen unmoeglich. Unter subtropischer Temperatur und 1,5 - 2,5 Meter Regen gleichmaessig durch das ganze Jahr ist der Regenwald, nicht die Niedergrassteppe, die gegebene Formation. Man darf die regenarmen, periodisch sogar regenlosen, Verhaeltnisse Mittelbrasilien nicht auf den suedbrasilianischen Raum uebertragen.

Die Ansicht, als habe die Einwirkung des Menschen den Kamp auf Kosten des Waldes gefoerdert, entspringt einer voelligen Unkenntnis der kaum 250jaehrigen Geschichte Suedbrasilien. Die zahlenmaessig schwachen Jaegerhorden der Indianer koennen fueglich ausser betracht bleiben, denn sie hatten weder einen Nutzen noch die Werkzeuge fuer irgendwie bedeutende Eingriffe in den Wald. Waehrend der ersten hundert Jahre der Besetzung durch die Weissen blieb der Wald sogut wie unberuehrt, da die Einwanderer sich fast ausschliesslich der Grossviehzucht auf der Natursteppe widmeten. Braende, zufaellig entstandene oder absichtliches Abbrennen des Grases, nehmen bei dem feuchten Klima niemals groessere Ausdehnung an, und koennen deshalb hoechstens zu oertlichen Veraenderungen gefuehrt haben. Die Weidetaetigkeit des Grossviehs ist gewiss nicht ohne Einfluss auf die Pflanzengesellschaften des Kamps geblieben; sie mag auch durch Verbiss des Randes das Vorruecken des Waldes oertlich hemmen: die Dynamik der Grossformationen wird dadurch nicht getroffen, jedenfalls nicht umgekehrt.

Seit mehr als hundert Jahren hat allerdings der Regenwald in

Rio Grande do Sul, und in steigendem Maasse auch in Sta Catari-
na und Paraná, durch den Ackerbau gewaltige Einbussen erlitten,
sodass von seiner einstigen Herrlichkeit am Suedrande des Hochlan-
des nur noch duerftige Reste uebrig sind. Wenn aber ein durch
Raubbau verarmtes Stueck Waldbodens liegengelassen wird, so
bedeckt es sich nicht etwa mit Kamp, sondern in einer sehr regel-
maessigen Sukzession zuerst mit Hochgraesern (Andropogon, Cor-
taderia, Erianthus), dann mit Trockenstraeuchern (haustsaechlich
Baccharis, mit Bauhinia, Inga, Solanum untermischt); in den so ver-
besserten Boden wandern ganz allmaehlich die Waldarten wieder
ein, sodass nach 50 Jahren schon wieder ein zwar noch nicht ferti-
ger, aber typischer Regenwald vorhanden ist. Das geschieht nicht nur
mitten im Waldgebiet, sondern auch am Rande gegen den Kamp,
ja sogar auf urspruenglichen Kampflaechen, die an den Wald gren-
zen und vom Ackerbau verlassen worden sind.

Es kann deshalb garkein Zweifel darueber bestehen, dass der
Regenwald ueberall gegen den Kamp die juengste Formation ist;
ohne auf andere, sicherlich verlockende Ausblicke zu achten, begnue-
ge ich mich hier mit dieser Feststellung, die fuer die Enduntersu-
chung von ausschlaggebender Wichtigkeit ist. Wir werden sehen,
dass das Regenwald auch ueberall ortsjuenger ist als der Arauka-
rienwald.

IV. Die Wanderung des Regenwaldes.

Aus den bisherigen Darlegungen ergeben sich bereits eine Reihe
von Hinweisen darauf, dass der Regenwald die juengste Wander-
schicht in Suedbrasilien darstellt; sie seien noch einmal kurz wieder-
holt:

In seinem Verbreitungsbild umklammert und durchsetzt er
sowohl den Kamp als auch den Araukarienwald. Gegenueber dem
Kamp beguenstigt ihn das Klima. In seinen Artenbestand hat keiner
der alten andinen Staemme Aufnahme gefunden; wie es sich mit
den brasilianischen Staemen des Kamps verhaelt, werden wir noch
sehen. Er waechst durchweg nur auf dem juengstzersetzten Boden.
Die zwei Hauptrichtungen der Wanderung, die Kueste entlang
und aus dem Stromgebiet des Paraná heraus, lassen sich heute noch
mit aller Deutlichkeit verfolgen. Alle Gruende, die man fuer die
Urspruenglichkeit des Regenwaldes gegenueber dem Kamp ange-
fuehrt hat, leiten sich aus einem elementaren Nichtverstehen der
Dynamik her, die die suedbrasilianischen Grossformationen gegen-
einander verschiebt.

Es mag noch hinzugefuegt werden, dass die Einwanderung des
Regenwaldes im Gefolge einer Zunahme der Niederschlagsmengen
einsetzte, die im letzten geologischen Abschnitt ganz Suedbrasilien

zugutekam. Die Gruende fuer diese Annahme liegen einmal auf dem Kamp selber, der als riesiges Relikt in ein Klima hereinragt, das zur Zeit der Entstehung der Niedergrassteppe ganz unmoeglich das gleiche gewesen sein kann. Dazu kommt, als greifbarer Hinweis auf die Ursachen der Klimaaenderung, die junge Hebung des Hochlandes, dessen Raender und Schluchten als Verdichter der Feuchtigkeit wirken; man braucht ja nur die Regenkarte von Rio Grande do Sul zur Rate zu ziehen: von wenig mehr als 1000 mm im suedwestlichen Tiefland und an der suedlichen Kueste, steigt die Regenmenge sprunghaft auf 1750 am Suedrand des Hochlandes, um bei 2500 am Ostrand und beim grossen Nordwestknie des Uruguay zu gipfeln.

Alle diese Hinweise verdichten sich zu einem sicheren Beweis, wenn wir nun das heutige Verhalten des Regenwaldes dem Kamp und dem Araukarienwald gegennueber untersuchen.

1. *Regenwald und Kamp.* — Meist findet sich zwischen dem aeusseren Guertel des Regenwaldes und dem inneren Kern des Kamps ein Streifen Araukarienwald; ich nehme zur Untersuchung die araukarienfreie Luecke im mittleren Westen von Rio Grande do Sul, etwa auf dem Schnittpunkt des 29. Breitegrades mit dem 55. Laengegrad, wo Kamp und Waldinseln sich ungefaehr das Gleichgewicht halten.

Das Vordringen des Waldes beginnt ausnahmslos an einer Stelle, wo der Boden die Erstansiedlung von hoeheren Straeuchern und Stauden zulaesst, also an den Uferraendern der Baeche, in den feuchten Quellgruenden am Fuss der Huegelwellen, im Umkreis der Suempfe; oft genuegt auch ein einfacher Wasserriss, die Anwesenheit von Felsbloecken, oder die von der Zerstoerung der Termitennester herruehrende Grube.

Hat sich diese Weise einmal ein Kern von Gebuesch gebildet, dann siedeln sich in seinem Schutz die ersten Waldarten an. Zu Anfang sind es regelmaessig die Arten des Waldrandes, unter denen oertlich *Sebastiania klotzschiana* eine wichtige Rolle spielt. In dem von ihrem Wurzelwerk aufgelockerten und von ihrer faulenden Blaetterschicht geduengten Boden erscheinen sehr bald auch einige der Hochbaeume, besonders solche mit fliegenden Fruechten oder Samen, wie *Cordia trichotoma* und *Patagonula americana*. Waehrend so der innerste Kern der Waldinsel in die Hoehe strebt und sich durch das Hinzukommen der unteren Stockwerke verdichtet, werden die zuerst angesiedelten Straeucher vor dem Rande hergeschoben und ruecken in aeusserst langsamem aber unaufhaltsamem Kampf gegen den reinen Graskamp vor. So kommt es, dass alle diese Waldkerne konzentrisch wachsen, und deshalb runde oder abgerundete Umrisse haben; der oertliche Name "Capão", aus dem

Guarani-Wort "caá-puan" = Rundwald, abgeleitet drueckt diese Tatsache sehr gut aus.

Was also hier vor sich geht und sich in tausendfacher Wiederholung in ganz Suedbrasilien bestaetigt, ist Ueberwanderung des Kamps durch den Regenwald. Der Wald bereitet sich, sei es vom Rande geschlossener Gebiete aus, sei es durch im Vorgelaende ausgestreute Vorposten, selber seinen Boden vor und schafft im Innern der Rundwaelder die oekologischen Bedingungen, die den allmaehlichen Ausbau aller Stockwerke erlauben.

Das der heute bis 150 Kilometer breite Waldstreifen am Knie des Uruguay wirklich durch Ueberwandern des Kamps entstanden ist, geht uebrigens aus den gelegentlich eingeschlossenen Kampinseln mit aller Deutlichkeit hervor. Ebenso finden sich unreife Waldstuecke, meist auf den hoechsten Ruecken der Wasserscheiden; sie lassen sich unfehlbar durch die Anwesenheit von *Ateleia glazioviana*, einer der Vorlaeufer des wandernden Waldes, erkennen.

Zwei Eigenschaften geben dem Regenwald eine unwiderstehliche Ueberlegenheit ueber den Kamp: Die Gunst des regenreichen Klimas, und der festgefuegte, in sechs Stockwerken gestaffelte Aufbau. Wegen des Klimas allein koennte der Kamp zwar unbegrenzt weiter bestehen, mag auch die Wassermenge seinen Mindesthaushalt hoch uebersteigen; was aber der Kamp nicht leisten kann, das ist die vollstaendige Ausnuetzung der mit der Vermehrung der Niederschlaege gebotenen Moeglichkeiten. Deshalb wird er vom Regenwald ueberwandert und geht spurlos unter. Nicht eine einzige seiner Arten findet im reifen Regenwald Aufnahme. Und wie spaeter dargetan werden soll, es ist ihm auch im Laufe des vieltausendjaehrigen Zurueckweichens nicht gelungen, auch nur einen einzigen seiner Staemme in umgewandelter Gestalt in den Regenwald zu retten.

2. *Regenwald und Araukarienwald.* — Am ganzen Ostrand des Hochlandes zwischen dem 28. und dem 30. Breitegrad findet keine unmittelbare Beruehrung zwischen den beiden Waldformationen statt; immerhin findet man auch dort unter den 264 Arten des Araukarien- und Nebelwaldes noch 84 = 32% Einwanderer aus dem tropischen Kuestenwald; davon entfallen 25 auf die Kletterer, 25 auf die Ueberpflanzen, 17 auf die mannshohen Straeucher, 11 auf die Bodenkraeuter, 6 auf die halbhohen Baeume. Die Hochbaeume fehlen vollstaendig.

Ganz anders sind dagegen die Verhaeltnisse, wo sich Regenwald und Araukarienwald auf gleicher Ebene begegnen. Sei es im mittleren Westen von Paraná, sei es am Unterlauf des Iguassú, sei es im riograndischen Nordwesten (oder auch am Suedrand des Hochlandes): der Araukarienwald ist ueberall hoffnungslos im Nachteil. Die Arten des inneren, reifen Regenwaldes, die am dun-

klen und feuchten Boden keimen und durch das dichteste Unterholz empordringen, durchsetzen allmaehlich den ganzen Unterbau des Araukarienverbandes, und bilden bald eine so dichte Schicht, dass dessen lichtbeduerftige Saemlinge nicht mehr durchkommen. Mit dem gleichzeitig erfolgenden Einwandern der Hochbaeume, Kletterer und Ueberpflanzen des Regenwaldes schiebt sich zwischen des halbhohe Stockwerk des Araukarienwaldes und dessen oberstes Schirmdach ein neues Stockwerk ein, unter dem der ganze Unterbau des Araukarienverbandes erstickt. Von einem bestimmten Grade der Verdichtung an kommen auch die Saemlinge der Araukarie selbst nicht mehr durch. Der Alterstod der letzten Araukarien bezeichnet dann den restlosen Sieg des Regenwaldes.

Auch dieser Vorgang laesst sich in allen seinen Stufen und Wechselfaellen, vom ersten Anfang bis zur voelligen Vernichtung des Araukarienverbandes, beobachten. Die Westgrenze des Araukariengebietes in Suedbrasilien besteht aus lauter aufgelosten, oft weitgetrennten Inseln, meist auf den Wasserscheiden.

Diese Unterwanderung und endliche Vernichtung des Araukarienwaldes durch den Regenwald hat gewiss nichts mit der Regenmenge zu tun; denn beide Waldformationen sind echte Regenwaelder. Die Uebermacht des subtropischen Regenwaldes leitet sich von seinem organisch geschlossenen Aufbau und seinem Artenreichtum her, beides Eigenschaften, die dem Araukarienwald fehlen. Derselbe Verband, der sich dem Kamp gegenueber aehnlich durchsetzt wie der subtropische Regenwald, ist diesem gegenueber rettungslos ausgeliefert. Auch von seinen Arten wird keine einzige in den reifen Regenwald zugelassen, oder durch Umwandlung heruebergenommen.

Allem Anschein nach ist der Araukarienverband nur der verarmte Rest eines aelteren, gemaessigten Regenwaldes, durch mannigfache Wechselfaelle hin- und hergeschoben und gelichtet, der in seiner heutigen Gestalt zwar noch dem Kamp ueberlegen ist, aber dem subtropischen Regenwald nicht mehr standhalten kann. Die sich daraus ergebenden florensgeschichtlichen Fragen sind noch voellig ungeklaert und liegen ausserhalb des hier beabsichtigten Zieles.

V. Floristische Eigenart des Regenwaldes.

Nachdem die Einwanderung des subtropischen Regenwaldes nach Rio Grande do Sul — von hier ab werden die Untersuchungen sich auf diesen mir persoendlich am besten bekannten Teilraum beschraenken — bewiesen ist, ja sogar heute noch beobachtet werden kann, sind wir beim Gegenstand der vorliegenden Arbeit angekommen. Das ist die Frage, ob sich aus dieser Tatsache eine Bestaetigung

der landlaeufigen neudarwinistischen Anschauung gewinnen laesst, als entstaenden die neuen Arten durch mutationsbedingte Verschiebung und lebensdienliche Auslese.

Die Antwort kann nur auf dem Wege der floristischen Zergliederung des Regenwaldes gewonnen werden, und zwar einmal im floristischen Bestande selbst; und dann im Vergleich mit den beiden anderen Grossformationen.

1. *Der Artenbestand des Regenwaldes.* — Wie eingangs dargelegt, enthaelt der Regenwald in seinen reifen Teilen rund 800 mir bekannte Arten, wozu noch etwa 200 kommen, die entweder nur im Schrifttum stehen, oder bislang nur in den Grenzlaendern festgestellt wurden. Nach den seit mehr als zehn Jahren durchgefuehrten Untersuchungen glaube ich mich zu dem Schluss berechtigt, dass *der subtropische Regenwald in Rio Grande do Sul keine einzige auf dem heutigen Boden entstandene Art enthaelt.*

Das ist gewiss eine schwerwiegende und bei dem heutigen Stand der Forschung nicht bis in die letzten Einzelheiten hinein beweisbare Behauptung; wenn ich trotzdem dafuer einstehen zu koennen glaube, dann geschieht das aus folgenden Gruenden:

a. *Teiluntersuchungen.* — Als Einfuehrung waehle ich hier einige gutbekannte und oefters gepruefte Gruppen.

Die artenreichste Familie in Rio Grande do Sul ist die der *Kompositen* mit 545 Arten, davon 139 = 25% andiner, und 376 = 75% brasilianischer Herkunft. Von den sicher andinen Staemmen findet sich — wie ja ueberhaupt bei diesem ganzen Florenelement — kein einziger im reifen Regenwald. Von den 376 brasilianischen Arten kann man 63 = 17% mit dem Regenwald in Beziehung bringen, obwohl nur 14 = 4% das reife Innere bewohnen. Von diesen 63 Arten konnte ich bislang nur bei 2 das Vorkommen noerdlich von Rio Grande do Sul nicht nachweisen, wobei aber betont werden muss, dass es sich um Arten handelt, die nur je einmal im Schrifttum erwaeht werden und mir persoendlich unbekannt sind.

Das ist um so bemerkenswerter, als gerade in der Familie der *Kompositen* in Rio Grande do Sul eine ungewoehnliche hohe Zahl von Arten vorkommt, die bislang noch nicht ausserhalb dieses Gebietes, das heisst, noerdlich des Uruguaystromes, festgestellt worden sind, zum guten Teil recht engraeumige Endemen wie *Asteropsis*, *Carelia*, *Schlechtendalia*; von den 545 sind es nicht weniger als 204 = 37%, die sich ziemlich gleichmaessig auf die andinen und die brasilianischen Staemme verteilen. Sehr be-

merkwürdig ist in diesem Zusammenhang die Gattung *Mikania*, die — um nur die in meiner Sammlung vorhandenen Belege zu erwähnen — 29 Arten in Rio Grande do Sul zählt. Neben 20 Arten des Regenwaldes, die zum Teil zu den typischsten Schlingern des reifen Innern zählen (*M. glomerata*, *M. paniculata*, *M. hirsutissima*) und weit über Südbrasilien hinaus verbreitet sind, stehen 9 aufrechte Arten des Kamps, die entweder auf Rio Grande do Sul beschränkt sind, oder nur wenig über die Grenzen hinausgehen. Zum gleichen Ergebnis führen Teiluntersuchungen an anderen Gattungen, deren Vertreter zum Teil als Kletterer im Regenwald, zum Teil als aufrechte Stauden oder Sträucher auf dem Kamp beheimatet sind; so die Gattungen *Gonolobus*, *Ipomoea*, *Mandevilla*, um nur einige zu nennen, die sich ungesucht dem Gedächtnis darbieten.

Ein sehr brauchbares Beispiel bietet die Gattung *Oxypetalum*. Sie zählt in Rio Grande do Sul 37 Arten, darunter 14 = 38% Kletterer im Regenwald, 23 = 62% aufrechte Kräuter oder Halbsträucher auf dem Kamp. Der Endemismus ist zwar bei den Kamparten sehr gering — soweit ich sehe nur eine einzige Art — aber das braucht weiter nicht Wunder zu nehmen, da *Oxypetalum* einen sehr gut fassbaren Ausstrahlungsherd in Paraguay und Nordostargentinien hat, demgemäß sich nicht weniger als 14 von den 24 Kamparten auf den Westen und Nordwesten von Rio Grande do Sul beschränken. Die 13 Waldarten aber folgen genau dem gleichen Verbreitungsbild, wie wir es schon bei *Mikania* gesehen haben: sie reichen samt und sonders weit durch den südbrasilianischen Raum, obwohl sie im Gegensatz zu den Kamparten ausgesprochen östlicher Verbreitung sind.

Es liegen noch manche andere Teiluntersuchungen vor, die ich hier weglassen, da sie alle zum gleichen Ergebnis führen: *Alle Waldarten kommen auch ausserhalb von Rio Grande do Sul vor.*

- b. *Allgemeine Uebersicht.* — Es mag gewagt erscheinen, die Teilergebnisse bei einzelnen Gattungen und Familien auf den ganzen Artenbestand des Regenwaldes auszudehnen. Dagegen steht aber fest, dass von den rund 800 Arten meiner Aufstellung nur 61 mit den in meiner Sammlung oder im Schrifttum vorhandenen Angaben nicht als ausserhalb von Rio Grande do Sul vorkommend erwiesen werden können. Darunter sind bezeichnenderweise 38

Orchideen. Die in dieser Familie gemachten Erfahrungen geben den Schluessel zur Beurteilung der anderen Faelle. Schlechter (1925) zaehlt unter 174 riograndischen Orchideen 59 "Endemen" auf, worunter allerdings auch zahlreiche Kamparten sind. Seitdem hat sich die Zahl der riograndischen Orchideen auf 330 erhoehrt: waehrend also die "Endemen" bei Schlechter noch 33% ausmachen, kommen sie heute kaum auf 12%. Diese Rechnung ist insofern schief, als bei Schlechter auch die wirkliche Endemen enthaltende Kampflora mitgerechnet ist, bei mir nur die Waldflora. Wie aber heute schon feststeht, sind die Schlechterschen Wald "endemen" unterdessen auf 5 heruntergegangen; mit anderen Worten, die bessere Untersuchung hat weitaus die meisten "Neuheiten" aus dem riograndischen Regenwald entweder mit schon frueher aus Mittelbrasilien beschriebenen Arten zusammengelegt; oder sie hat das Vorkommen der wirklichen Neuheiten auch weiter im Norden festgestellt.

Mir selber ist es in manchen Faellen vorgekommen, dass ich Waldarten, die nach dem gesamten Schrifttum auf einen engen Bezirk in Rio Grande do Sul begrenzt schienen, in Westparaná wiederfand, oder aus Mittelbrasilien zugeschickt erhielt.

Man darf also bei allen vorlaeufig noch nicht geklaerten Faellen den richtigen Grundsatz anwenden, das Unklare sei nach dem Ausweis des bereits Geklaerten aufzuhellen. Das ist vor allem erlaubt, wo es sich um so formenreiche und verschiedene Beurteilung zulassende Gruppen handelt wie die baumbewohnenden Lueckenfuehler unter den Orchideen (*Pleurothallis*, *Octomeria*, *Maxillaria*), Piperaceen (*Peperomia*), Bromeliaceen (*Tillandsia*).

Meines Wissens betraegt die Zahl der noch ungeklaerten Faelle, wenn man die Mindestzahl von 800 Arten fuer den Regenwald zugrunde legt, nicht mehr als 40, also 5%.

Das ist zwar kein restlos durchgefuehrter Beweis, aber im Hinblick auf die noch laengst nicht beendete Bestandaufnahme des sued- und mittelbrasilianischen Regenwaldes eine genuegende Unterlage fuer die Behauptung: *Seit seiner ersten Einwanderung nach Rio Grande do Sul ist der Regenwald in seinem Artenbestande erstarrt.*

2. *Rueckwanderung?* — Selbstverstaendlich muss nun die Frage beantwortet werden, ob nicht vielleicht doch manche Arten auf

riograndischem Boden entstanden und spaeter durch Ausbreitung in die noerdlichen Raeume zurueckgestrahlt seien.

Das ist aber, schon allein vom Verbreitungs- und Wanderungsbild des Regenwaldes aus gesehen, sehr unwahrscheinlich; der geht so eindeutig, nach Sueden und Osten, dass man sich schwer einen Rueckstrom vorstellen kann. Es lassen sich aber obendrein Beweise aufstellen, die eine Rueckbewegung ausschliessen.

- a. Wie im vorigen Kapitel dargetan, wandert der Regenwald als Ganzes, indem er sich langsam und von unten her an die Stelle des Araukarienwaldes schiebt; und ebenso langsam von der Seite her ueber den Kamp fortwaelzt. Die am wandernden Saume etwa entstandenen neuen Arten haetten somit gar keine Moeglichkeit, rueckwaerts zu wandern, da sie ja in den reifen Teilen nicht mehr fortkommen. Neue Arten aus dem reifen Innern haetten zwar diesen Weg, aber dann muessten wenigstens einige davon auch am weitentfernten Suedrand des Hochlandes und in den absonderten Waldkernen aufgetaucht sein und ihren Urherd noch nicht verlassen haben. Das ist aber nicht der Fall, sondern das Gegenteil: Je weiter nach Sueden, desto artenaermer der Wald, bei weiter Verbreitung der vorhandenen Arten.
- b. Ferner sind die Gattungen des Regenwaldes, einige Lueckenfueller ausgenommen, *sehr artenarm*. Nimmt man 800 Arten in 87 Familien und 362 Gattungen als Grundlage, dann entfallen auf die Familie 9, auf die Gattung 2,2 Arten. Nur 11 Gattungen haben 10 oder mehr Arten, und zwar in absteigender Reihe: Pleurothallis 42, Oncidium 31, Mikania 20, Tillandsia 20, Epidendrum 16, Passiflora 13, Dioscorea 12, Maxillaria 12, Octomeria 12, Phoradendron 11, Piper 10. Sehr bezeichnend ist, dass sie alle zu den Lueckenfuellern gehoeren: Zweites Stockwerk: Piper; Kletterer: Mikania, Dioscorea, Passiflora; Halbschmarotzer: Phoradendron; Ueberpflanzen: alle uebrigen.

Die allgemeine Artenverarmung der suedbrasilianischen Regenwaldgattungen mag auch noch am Beispiel dreier Rubiaceen gezeigt werden, die mengenmaessig einen Grossteil des zweiten und dritten Stockwerkes stellen. Die Gattungen Psychotria, Faramea und Rudgea besitzen je etwa 100 Arten im tropischen Wald; davon sind in Rio Grande do Sul nur entsprechend uebriggeblieben: 5, 2, 1, saemtlich von weiter Verbreitung.

- c. Schliesslich mag auch noch die allgemeine *Artenverminderung*, ohne Erzeugung von Neuheiten, erwahnt werden, die man an der aeussersten Suedgrenze des suedbrasilianischen Raumes beobachtet.

Uruguay besitzt nur wenig und oertlich begrenzte Waldkerne und Uferstreifen, die noch als Regenwald angesprochen werden koennen. Die darin mit Rio Grande do Sul gemeinsamen Gattungen weisen etwa 200 Arten auf, die zum groessten Teil mit den riograndischen Arten uebereinstimmen, oder, wo dies nicht der Fall ist, zwanglos als Einwanderer aus dem Stromgebiet des Paraná-Paraguay erwiesen werden, die Rio Grande do Sul nicht erreicht haben.

Das gleiche gilt von dem weitesten nach Sueden vorgeschobenen Posten des Regenwaldes, Punta Lara auf der argentinischen Seite des La Plata. Unter den 314 von dort (doch nicht allein aus dem Wald!) eingebrachten Arten befinden sich 51 in 48 Gattungen, die mit Rio Grande do Sul gemeinsam sind. Die uebrigen, soweit sie ueberhaupt zum Regenwalde gehoeren, stammen unmittelbar aus den Uferwaeldern des Paraná-Paraguay, aus denen viele Arten auf ihrer Suedwanderung Rio Grande do Sul nicht beruehrt haben.

Diese Tatsachen moegen genuegen, um das eigenartige, statische Verhalten der Regenwaldstaemme in Suedbrasilien zu kennzeichnen; im Laufe des naechsten Kapitels werden sich noch weitere Einblicke in die Formerstarrung bieten. Es sei aber schon vorausnehmend bemerkt, dass sich Tatsachen wie die obigen nur unter Zwang und Stuetzung durch Hilfshypothesen in das neudarwinistische Schema: Mutation-Selektion-Entstehung neuer Arten einfuegen lassen; es waere jedenfalls ratsamer, Ergebnisse des biologischen Werkraums und Versuchgartens nicht allzu vorschnell auf die freie Natur auszudehnen.

VI. Austausch unter den Grossformationen.

Schon der einfache Vergleich zwischen der floristischen Zusammensetzung von Kamp und Araukarienwald einerseits, und Regenwald andererseits zeigt, dass letzterer keinen einzigen andinen Stamm in sich aufgenommen hat, waehrend die anderer beiden Grossformationen zu rund 25% aus diesem Element bestehen. Weiter haben wir gesehen, dass der Regenwald auf seiner Wanderung sowohl den Kamp wie auch den Araukarienwald restlos vernichtet, ohne auch

nur eine Art aus diesen Grossformationen in seinen reifen Teilen zu dulden.

Da es also sicher ist, dass in der gegenwaertigen Zeit kein Austausch stattfindet, erhebt sich die Frage, wie es in der naechstverflossenen Zeit, das erste Eindringen des Regenwaldes in Rio Grande do Sul als Mindestgrenze angenommen, gewesen ist.

1. *Das Fehlen der andinen Staemme.* — Die voellige Abwesenheit der Verwandten von 25% der Kamp- und Araukarienflora im Regenwald ist eigentlich schon ein genuegender Beweis, dass jedenfalls auf dem Boden von Rio Grande do Sul (und suedlich davon) kein Austausch in dem Sinne stattgefunden hat, dass Staemme des Kamps oder Araukarienwaldes in veraenderter Form als neue Arten in den Regenwald uebergetreten waeren; denn es ist nicht erfindlich, weshalb dieses ganze Florenelement haette zurueckbleiben sollen, waehrend brasilianische Staemme uebergesiedelt waeren. Dass sich einige andine Gattungen (*Mutisia*, *Tropaeolum*, *Clematis*, *Valeriana* (nur *V. scandens*) in Verbindung mit dem Regenwalde finden und meinetwegen auch zu ihm gehoeren, aendert an dem Beweisgang nichts; denn ihre Arten sind samt und sonders von sehr weiter Verbreitung, und, dass nirgendwo andine Staemme in den neutropischen Regenwald aufgenommen worden waeren, wird hier nicht behauptet.

Dagegen koennte man einwerfen, die andinen Staemme seien eben in ihre Anpassung an Kamp, Sumpf, Felsenheide dermassen von den Erfordernissen des Waldlebens entfernt, dass eine Umstellung nicht mehr moeglich gewesen ist. Das mag man fuer einen Gross-
teil der Andinen gelten lassen, vor allem fuer die Kompositen, Graeser, Cyperaceen, deren brasilianische Staemme im Regenwald ebenfalls sehr schwach vertreten sind. Es kann aber keineswegs von den zahlreichen mittelhohen Baeumen gesagt werden, die sich in den Waldflecken des Kamps und vor allem im Araukarienwalde aufhalten. Sieht man von *Araucaria* ab und nimmt nur die bis zu 15 Meter hohen, zuweilen auch 20 Meter erreichenden Baeume, dann findet man: *Clethra* 2, *Chuquiragua* 4, *Moquinia*, 5, *Belangera* 1, *Azara* 1, *Drimys* 1, *Quillaja* 1, *Jodina* 1, *Podocarpus* 2: also 18 Arten; dazu kann man noch die Straeucher nehmen: *Berberis* 1, *Buddleia* 10, *Fuchsia* 1, *Colletia* 2, *Discaria* 1, *Rhamnus* 1, *Escallonia* 7: also 23 Arten; schliesslich muss auch noch, wenigstens auswahlweise, ein anderes Florenelement erwaeht werden, dass in den Kampwaeldchen und im Araukarienwald mit zahlreichen Arten auftritt, vor dem anrueckenden Regenwald aber spurlos verschwindet: *Lithraea* 2, *Schinus* 6, *Ilex* 5, *Maytenus* 7; von den 63 bislang fest-

gestellten Myrtaceen, die einen Grossteil der Kampwaeldchen und des mittleren Stockwerkes des Araukarienwaldes ausmachen, kommen meines Wissens nur 7 Arten im reifen Regenwalde vor. Wir haben also zum mindestens 41 Straeucher und mittlere Baeume aus andinem Stamm, von denen viele im Araukarienwalde, das ist, in einem richtigen Regenwalde, ihr bestes Fortkommen finden; trotzdem haben sie weder in ihrer jetzigen Gestalt, noch in veraenderten Abkoemmlingen oder naechsten Verwandten, Zutritt in den subtropischen Regenwald erhalten. Nicht besser steht es mit den brasilianischen Baeumen und Straeuchern des Araukarienwaldes und Kamps.

2. *Der brasilianische Anteil.* — Hier gestaltet sich die Untersuchung bedeutend schwieriger, denn der Regenwald besteht zu 100%, Kamp und Araukarienwald zu 75% aus brasilianischen Staemmen; immerhin gibt schon die oben erwaehte Verhalten der Brasilianer im Araukarienwald einen Wink in der Richtung auf das zu erwartende Ergebnis.

a. *Einzelbeispiel der Leguminosen.* — Diese Familie zaehlt in Rio Grande do Sul nach dem augenblicklichen Stand der Forschung 258 Arten, wovon 39 = 15% der andinen, 219 = 85% der brasilianischen Gruppe angehören; zufaelligerweise sind von den Brasilianern wiederum 39 = 22% Waldarten, waehrend die uebrigen 180 = 68% sich auf Kamp und Araukarienwald verteilen.

Zwischen den Arten des Regenwaldes und denen ausserhalb desselben besteht eine so weite Kluft, dass ein Austausch auf riograndischem Boden voellig ausgeschlossen ist. Der Unterschied reicht in den meisten Faellen ueber die Gattungen hinauf in die hoeheren Abteilungen. Wo die gleichen Tribus in und ausserhalb des Regenwaldes vorkommen, sind wiederum in den meisten Faellen die Gattungen so verschieden, dass an eine naehere Ableitung garnicht gedacht werden kann. Aber auch in den wenigen Faellen, wo die gleiche Gattung beide Bereiche besetzt haelt (Cassia, Acacia; mit der einen oder anderen Art auch Desmodium, Phaseolus) sind die Unterschiede dermassen stark in die Augen springend, dass keine Bruecke zwischen ihnen geschlagen werden kann, jedenfalls nicht auf dem Boden von Rio Grande do Sul.

b. *Vergleich zwischen der Flora des Regenwaldes und der des Kamps und des Araukarienwaldes.* — Das bei den Leguminosen gewonnene Ergebnis kann bei naeherer Un-

tersuchung mit gutem Gewissen auf den gesamten brasilianischen Anteil in und ausserhalb des Regenwaldes uebertragen werden. Von den 362 Gattungen des Regenwaldes besitzen 75 auch Vertreter ausserhalb desselben. Eine genaue Zergliederung kann hier nicht wiederholt werden; es genuege zu sagen, dass die gewaltige Mehrheit zu den zwei untersten Stockwerken (Bodenkraeuter, mannshohe Straeucher) gehoert, worauf die Kletterer kommen; die halbhohen Baeume und die Ueberpflanzen haben nur vereinzelte Vertreter, die Hochbaeume keinen einzigen. Ich habe nun nach dem Vorbild der bereits frueher genannten Gattungen Mikania und Oxypetalum alle fraglichen Gruppen, soweit sie mir aus meiner Sammlung vorlagen — diese enthaelt etwa 85 — 90% der riograndischen Phanerogamen — genau geprueft und verglichen: Es gibt keine zwei Arten der gleichen Gattung, die eine innerhalb, die andere ausserhalb des Regenwaldes, deren Unterschiede innerhalb der Grenzen laegen, wo wirkliche Beobachtungen fuer Mutationen vorliegen. Darueber hinaus gibt es auch keine Zwischenglieder vom Kamp zum Wald oder umgekehrt, die man doch am Rande gewiss erwarten muesste.

Unter uns gesagt, ist die ganze Untersuchung eigentlich von vorneherein ueberfluessig; das aus zwei Gruenden:

Einmal ist der oekologische Unterschied — wenigstens zwischen Kamp und Regenwald — so gewaltig gross, dass Arten der gleichen Gattung, moegen sie auch in ihren systematischen Merkmalen noch so natuerlich verwandt sein, in ihrem lebensdienlichen Bau voellig verschieden sein muessen, eine Verschiedenheit, die keine Mutations-Selektionstheorie bis heute auch nur annaeherungsweise erklart hat.

Zweitens: Wenn man sich die dynamische Verschiebung der Grossformations grenzen ins Gedaechnis zuruechruet, dann erkennt man auch den Grund, weshalb kein Austausch stattfindet: Was sich da verschiebt, Raum gewinnt oder Raum verliert, siegt oder untergeht, sind garnicht einzelne Arten oder systematische Gruppen, sondern natuerliche Verbaende, Grossformationen in unserem Fall, mit klar erkennbarem geschichtlichen Unterbau, in dem die gemeinsame Geschichte der floristischen Elemente, die erdgeschitliche Herausgestaltung des Raumes und die augenblicklichen oekologischen Bedingungen zu einem einzigen Zeitgeschehen zusammenwirken.

Unter solchen Umstaenden ist der oben als nicht vorhanden erwiesene Austausch garnicht zu erwarten. Der dem Kamp gegenueber vom Klima und dem Araukarienwald gegenueber durch seinen Artenreichtum und geschlossenen Aufbau ueberlegene Regenwald siegt mit oder ohne Aussendung von Vorlaeufern, die etwa aus seinem Bestande kaemen; und die beiden anderen Grossformationen gehen unter, ob sie nun den einen oder anderen ihrer Staemme in den Regenwald retten oder nicht. Es handelt sich hier nicht darum, was allenfalls geschehen muesste, wenn die Mutations-Selektionstheorie recht haette; sondern darum, was wirklich im grossen Naturbeispiel geschieht.

Schliesslich sei zugegeben, dass hier nur unmittelbar bewiesen wurde, dass seit der Einwanderung des Kamps in Rio Grande do Sul kein Austausch stattgefunden hat; mittelbar aber folgt, dass der Regenwald den beiden anderen Grossformationen schon so lange fremd gegenuebersteht, als er im suedbrasilianischen Raum erschienen ist. Er enthaelt ja keinen der andinen Staemme, die ein Viertel der Kamp- und Araukarienflora ausmachen.

VII. Aussiebung, nicht Auslese.

Wenn sich die Darwinsche Auslese bis heute gehalten hat, und mit einer Hartnaeckigkeit verteidigt wird, als stuerze mit ihrer Aufgabe das ganze Gebaeude der Entwicklungslehre zusammen, so hat das zwei Gruende: Einmal ist mit der Leugnung jeder von aussen in die Natur hereingetragenen Zweckmaessigkeit ein leerer Raum geschaffen worden, der zwangsmaessig ausgefuellt werden muss; die Lebensdienlichkeit der Natureinrichtungen bedarf eines ausreichenden Grundes, und als solcher wird die Auslese angesehen.

Diese im philosophischen Bereich verankerte Grundeinstellung bedingt und foerdert eine Ueberbewertung der Auslese, indem sie von ihrem wirklichen Seinsbereich, naemlich der reinen Aussiebung, zu einer artenschaffenden Wirkkraft erhoben wird.

Nun laesst sich auf philosophischem Boden bekanntlich schlecht streiten, besonders dann wenn nach neopositivistischer Auffassung der Philosophie die Selbststaendigkeit genommen und nur der Rang einer formal ordnenden, karteimaessig arbeitenden Wissenschaft zuerkannt wird; wenn der Eckpfeiler der neodarwinistischen Theorie fallen soll, dann kann das praktisch nur durch den mit naturwissenschaftlichen Mittel gefuehrten Nachweis geschehen, dass er keine Tragfaehigkeit besitzt.

Was wir nun bei der Pflanzenwelt im suedbrasilianischen Raum wirklich heute sehen und fuer einen bedeutenden Zeitraum rueckwaerts erschliessen koennen, ist *Aussiebung, nicht artenschaffende Auslese*. Ich komme zu den Tatsachen zurueck.

1. Es liegt im Sinne der genetisch ausgerichteten Entwicklungstheorie, dass in einem groesseren Bestand von Lebewesen mit jeder Generation wenigstens einige *Mutationen* auftauchen, die ungerichtet und zufaellig sind; die ueberaus emsige Forschung und Beobachtung der letzten fuenfzig Jahre laesst keinen Zweifel an dieser Tatsache zu.

Deshalb muessen auch bei den nach Rio Grande do Sul eingewanderten Staemmen des Regenwaldes mancherlei Mutationen entstanden sein; das kann bei dem neutropischen Regenwald, der sich ja aus einem grossen Teil im suedamerikanischen Regenwald ueberhaupt vorhandenen Gruppen aufbaut, und ueber einen weiten Bereich des Systems hinuebergreift, garnicht anders erwartet werden.

Es ist also der "Rohstoff" vorhanden und immer vorhanden gewesen, mit dem die "Auslese" neue Arten schaffen soll.

2. Da es sich nun bei den allermeisten Staemmen des suedbrasilianischen Regenwaldes um die letzten und vereinzelt Auslaeuer gewaltiger Formenschwaerme handelt, muesste die *Auslese* ein ueberaus guenstiges Wirkungsfeld vorfinden; denn die Teilmechanismen, aus denen sich die Verschiebung des urspruenglichen Artbildes in der Richtung neuer Arten zusammensetzt: Absonderung geographischer und biologischer Natur, sowie Polyploidie und festgewordene Kreuzungen muessen sich unter solchen Verhaeltnissen ballen und in ihrem Endergebnis verstaerken.

Die kaum 1000 Arten, die von einem Gesamtbestande von schaezungsweise 20.000 des amazonischen Regenwaldes noch uebriggeblieben sind, befinden sich in einem Zustande allseitiger Absonderung und Vereinzlung, nicht nur von Stamm zu Stamm und Art zu Art, sondern auch von Mutant zu Mutant, deren urspruengliche Populationen auf der Wanderung voellig auseinandergerissen worden sind. Nach neudarwinistischer Auffassung muessten die nach Sueden abgewanderten, zufaelligen Glieder der Populationen laengst neue Populationen gebildet haben, deren Genenerbe und Erscheinungsbild sich in der Richtung neuer Arten verschiebt, ja, diese Schwelle schon in manchen Faellen ueberschritten haben muesste. Das ist aber so wenig der Fall, dass die beschreibende Botanik sich nicht zur Aufstellung neuer Arten veranlasst gesehen hat.

Diese Feststellung bedeutet einen starken Stoss gegen die Auffassung der Mutationen als Rohstoff und der Auslese als Wirkkraft der Artentfaltung.

3. Der Einwurf liegt auf der Hand, die *Zeit*, die seit dem ersten Einruecken des Regenwaldes in Rio Grande do Sul verfloßen ist, sei eben zu kurz, um eine artliche Verschiebung im Grossbild in greifbare Erscheinung treten zu lassen. Gewiss ist der Regenwald im suedlichstn Brasilien jungen Ortschafters, sicherlich quartar; moeglicherweise ist er sogar sehr jung am Platz, vielleicht erst seit der letzten Eiszeit, die zwar Suedbrasilien nicht unmittelbar betroffen hat, deren klimatische Auswirkungen aber sicher nicht spurlos an ihm voruebergegangen sind. Doch das ist eine nebensaechliche Frage. Die Begriffe: Raum als reine Ausdehnung, und Zeit als reine Dauer, die von der mechanistischen Biologie unbesehen aus der Physik heruebergangen sind, dienen nicht als Maasse fuer geschichtlich verumstaendete Vorgaenge wie die Entstehung neuer Arten; ein guter Teil der Verwirrung und Ausweglosigkeit in der gegenwaertigen Abstammungsforschung leitet sich aus dem methodischen Grundfehler her, dass man lebensgeschichtliche Ablaeufe in physikalische Maassbegriffe einfangen will.

Worauf es hier ankommt, ist die Tatsache, dass eine Grossformation von einem bestimmten Zeitpunkt an, der mit dem ersten Ueberschreiten des Uruguayflusses seine Mindestgrenze hat, in der Artbildung erstarrt ist. Was sich in dieser sicherlich nach vielen Jahrtausenden zaehlenden Zeit nicht einmal im ersten Anfang gezeigt hat, das ist nicht vorhanden; und was nicht vorhanden ist, das kann sich auch nicht zeigen, wenn man die Zeit ver Hundert- oder vertausendfacht.

4. Was man in Wirklichkeit beobachtet, ist eine rein *aussiebende Auslese* unter dem Artenbestand, der schon beim ersten Eindringen in den heutigen Raum vorhanden war. Das geht aus dem langsamen Versickern der beiden Wanderstroeme in suedlicher Richtung und der stetigen Abnahme des Gesamtbestandes eindringlich hervor: Der Kuestenstrom findet als geschlossener Verband schon auf dem 30. Breitengrad sein Ende; vereinzelte Vorposten reichen bis Porto Alegre, die letzten Spitzen bis Nordosturuguay. Der Nordweststrom hat am Suedrand des Hochlandes, von 400 Arten, schon 73 verloren. In ganz Uruguay bleiben von 1000 Regenwaldarten nur noch 200 uebrig, bei Punta Lara in der Naehel der Stadt La Plata nur noch 51.

Um die ganze Wirkungslosigkeit der Auslese bewerten zu koennen, muss man sich vor Augen halten, dass das Klima, wenigstens in Rio Grande do Sul, den Regenwald unbedingt foerdert; dass mit 87 Familien und 362 Gattungen eine gewaltige Auswahl von Ausgangsstammen zur Verfuegung steht; dass die Unterwanderung des Araukarienwaldes und die Ueberwanderung des Kamps eine schier unuebersehbare Menge von neuen Moeglichkeiten, Klein- und Kleinst-

raeumen, schafft, in denen die Mutationen an der Hand der Auslese zu neuen Arten fuehren koennten.

Statt dessen stellen wir nur fest, dass auf der Wanderung fortlaufend vorhandene Arten ausgesiebt werden, bis von dem ganzen Verband nichts mehr uebrig ist. Dabei kann man nicht einmal behaupten, dass diese aussiebende Auslese grundsaeztlich die lebensstuechtigsten Arten bevorteilt. Niemand wird Arten hochtropischer Herkunft wie *Euterpe edulis*, *Heliconia biahii*, *Cecropia adenopus*, die mit dem Kuestenstrom bis an den Suedrand des Hochlandes vordringen, als besonders lebensstuechtig fuer dieses Klima bezeichnen wollen; fallen sie doch dem ersten Nachtfrost zum Opfer, falls sie nicht in besonders geschuetzten Schluchten stehen. Die einzelnen Arten werden also nicht einfach nach dem Mass ihrer besten Daseinsmoeglichkeiten ausgesiebt, sondern auch durch die tausend Zufaelligkeiten der Wanderung zurueckgelassen oder mitgenommen. Eine groessere Lebensstuechtigkeit der Einzelart spielt im Grossversuch der Natur ueberhaupt keine entscheidende Rolle; was sich durchsetzt, sind die natuerlichen Verbaende der Formationen.

5. Es mag zugegeben werden, dass der ortsjunge Regenwald in Rio Grande do Sul als vereinzelter Fall eine zu schmale Grundlage fuer allgemeine Schluesse bietet; deswegen soll hier noch die *Kuestenflora* herangezogen werden, die auf die gleichen Eigenschaften hin untersucht worden ist.

Erdgeschichtlich ist die Kueste die juengste Grosslandschaft Suedbrasilien, da sie durch die quartaere und heute noch fort-dauernde Hebung aufgetaucht ist. Ob ihre Flora ortsjuenger oder ortsaelter ist als der ebenfalls im Quartaer eingewanderte Regenwald, laesst sich kaum feststellen, ist auch hier ohne Bedeutung.

Das noerdliche Drittel der Kueste zwischen dem 31. und 29. Breitegrad ist botanisch gut erforscht; weniger eingehend die Mitte und der Sueden. Bislang sind von der ganzen Kueste 1072 Phanerogamen bekannt. Davon sind 529 = 49% mit der Kampf flora des Huegellandes von Porto Alegre gemeinsam; 289 = 26% stammen aus der ueber den ganzen suedbrasilianischen Raum weitverbreiteten Niedergrassteppe; 237 = 23% gehoeren zu dem augenblicklich in Einwanderung begriffenen Regenwald. Es stellt sich also ohne weiteres heraus, dass rund 98% der Kuestenflora entweder aus geologisch aelteren Raeumen stammen, oder in juengster Zeit vom Suedrand des geschlossenen Regenwaldes aus eingewandert sind. Die auf den ersten Blick uebrigbleibenden 17 "Endemen" der rio-grandischen Kueste halten der Untersuchung nicht stand. Nicht weniger als 6 davon sind Orchideen, deren unsichere Lage schon beim Regenwald herausgestellt wurde; da sie obendrein saemtlich vom aeussersten Nordzipfel stammen, fallen sie als Endemen von vorne-

herein aus. Andere, wie *Eriocaulon megapotamicum*, *Buddleia malmei*, sind neuere Arten mit Fundort an der Kueste, und deshalb weder in ihrem Werte sicher, noch in ihrer weiteren Verbreitung bekannt; schliesslich bleiben noch zwei Arten uebrig, *Gunnera ostenii* und *Androtrichum trigynum*, fuer die im ganzen suedbrasilianischen Bereich keine Abtheilung moeglich ist.

Es steht also fest, dass auch bei der Bewanderung der Kueste keine neuen Arten entstanden sind, obwohl die gleichen Gruende dafuer geltend gemacht werden koennen wie fuer den Regenwald; die Ausgangsstaemme sind sogar noch zahlreicher.

Schluss.

Wir haben also im suedbrasilianischen Raum eine Grossformation, der Regenwald; und eine Teilformation, der Kamp der Kueste: bei denen, mindesten vom ersten Beginn ihrer Einwanderung an, die Mutations-Selektionstheorie der Neudarwinisten versagt.

Damit soll aber nichts gegen die Abstammungslehre als solche gesagt sein; im Gegenteil: der tertiaere Kamp des Hochlandes, die alte Inselflur des Suedostens und der junge Ostrand des Hochlandes beherbergen eine stattliche Anzahl von Eigenschoepfungen, deren certliches Entstehen auf der Hand liegt. Warum verhalten sich die Pflanzenstaemme im gleichen Raum einmal wie Regenwald und Kuestenkamp als erstarrte Gebilde, das anderemal als neue Arten erzeugende Einheiten?

Die Untersuchung dieser Frage ueberschreitet das hier gesteckte Ziel.

Porto Alegre, 14. 4. 1957.

●

RESUMO.

O presente trabalho tem por fim verificar, se a teoria neo-darwiniana sobre a origem das espécies por meio de mutações sujeitas ao crivo da seleção natural, recebe confirmação por parte da flora sul-brasileira.

Após ter colocado o fundamento da pesquisa, caracterizando as grandes paisagens naturais e as formações vegetais mais importantes, o autor passa a estudar, com base nos elementos florísticos, na idade das paisagens modernas e nos fenômenos de contato, a idade relativa das grandes formações: campo, mato de Araucária e selva pluvial subtropical. O resultado é que a selva pluvial constitui a mais nova destas formações.

Em seguida o autor prova, com elementos contidos na exposição anterior e observação direta, que a selva pluvial não é originária no Rio Grande do Sul, mas totalmente imigrada.

A análise comparativa dos elementos florísticos da selva pluvial, quer tomados em si, quer em comparação com os elementos do campo e da mata de Araucária, demonstra que, ao menos desde o começo da imigração em território rio-grandense, não houve nela, nem produção de espécies novas, nem intercâmbio com as outras formações.

Disto segue que durante um lapso de tempo considerável — a imigração começou num período indeterminado do quaternário — os mecanismos de mutação-seleção não se manifestaram. O que na realidade se observa, é uma simples rarefação da flora pluvial em sentido sul, de elementos imigrados, sem vestígio de novas espécies.

O fato é confirmado pelo exemplo da flora costeira do Rio Grande do Sul, totalmente imigrada a partir do campo e da selva pluvial sem produzir novidade.

ABSTRACT.

The author puts the question whether, or not, a confirmation of the neo-darwinian mutation-selection theory on the origin of species can be found in the South Brazilian flora.

After a brief description of the area and the main formations, he inquires into the history of this flora, coming to the conclusion that the rain forest must be considered as the youngest formation, at least on the soil of Rio Grande do Sul; and that, at closer examination, this subtropical rain forest is of recent immigration, and still immigrating into the area of the grass plains and Araucaria woods.

A further analysis of the rain forest, as compared with the more northern forests of the same ecological character, makes it evident that no species formation has taken place in it since the beginning of its immigration into the area southern of the Uruguay River; moreover, no interchange of species, identical or derived, has occurred between the rain forest, and the grass plains and Araucaria woods.

Therefore, the mutation-selection mechanisms prove inoperative for all the time the rain forest is in contact with the two other formations, viz., for a considerable period of the Quaternary Period.

The same result is reached by a supplementary inquiry into the flora of the Quaternary coastal plain: it is totally immigrated from the neighbouring older formations, without producing any novelty.

The general conclusion is that, in the South Brazilian rain forest, selection leads only to a gradual rarefaction of the species present at the beginning of its immigration; and that there is no trace of mutations as a factor of species evolution.

SCHRIFTENNACHWEIS.

Unter Weglassung des allgemeinen und des rein systematischen Schriftums führe ich hier nur die pflanzengeographischen Arbeiten an, die ich unmittelbar benutzt habe.

1. Cabrera, A. L.: Esquema fitogeográfico de la República Argentina, Rev. Mus. La Plata, nueva ser. VIII. Secc. bot. (1953) 87-163.
2. Cabrera, A. L. y Dawson, G.: La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de La Plata, Rev. Mus. La Plata, n. ser Secc. bot. V. (1944) 267-382.
3. Castellanos, A. y Pérez-Moreau, R. A.: Los tipos de vegetación de la República Argentina, Inst. Geogr. Univ. Tucumán, Monogr. 4 (1944) 1-154.

4. **Hauman, L.:** La forêt Valdivienne et ses limites, Fac. Ci. Med. B. Aires, n. 34 (1916) 1-91.
5. **Herter, W.:** Florula uruguayensis, Montevideo (1930), und viele andere Veröffentlichungen ueber die Flora von Uruguay, 1907-1956.
6. **Hoehne, F. C.:** Araucarilândia, Secc. Bot. Inst. Biol. S. Paulo (1930) 1-133.
7. **Hueck, K.:** Die Suedgrenze des tucumanisch-bolivianischen Waldgebietes in Nordwestargentinien, Erdkunde 5, Lf. 4 (1951) 305-310.
8. **Hueck, K.:** Die Araukarienwaelder des noerdlichen Patagonien, Zeitschr. f. Weltforstwissenschaft 15 (4) 1952, 163-167.
9. **Hueck, K.:** Distribuição e habitat natural do Pinheiro do Paraná (*Araucaria angustifolia*), Bol. Fac. Fil. S. Paulo, Bot. n. 10 (1953) 1-24; dasselbe in deutscher Sprache: Forstwiss. Centralbl. 71 (1952) H. 9-10.
10. **Ihering, H.:** A distribuição de campos e matos no Brasil, Rev. Mus. Paulista 7 (1907) 125-178.
11. **Irmscher, E.:** Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente, Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg, 5 (1922) 17-235.
12. **Lindman, C. A. M.:** Vegetationen Rio Grande do Sul (Sydbrasilien), Stockholm 1900, 1-239.
13. **Maack, R.:** Notas complementares à apresentação preliminar do mapa fitogeográfico do Paraná, Arq. Mus. Paran. 7 (1949) 351-361.
14. **Maack, R.:** Mapa fitogeográfico do Estado do Paraná, Inst. Biol. Tecn. Paran. Curitiba 1950.
15. **Malme, G. O. A.:** Zur Kenntnis der Phanerogamenflora des Sandgebietes im Sueden von Rio Grande do Sul, Svensk Bot. Tidskr. 30, n. 1 (1936) 1-29.
16. **Parodi, L. R.:** La vegetación del Departamento de San Martín en Corrientes, Darwiniana 6 (1943) 127-178.
17. **Ragonese, A. E.:** La vegetación de la Provincia de Santa Fe, Darwiniana 5 (1941) 369-416.
18. **Ragonese, A. E. y Castiglioni, J. A.:** Los pinares de *Araucaria angustifolia* en la República Argentina, Bol. Soc. Arg. Bot. 1, n. 2 (1946) 126-147.
19. **Rambo, B.:** A Fisionomia do Rio Grande do Sul, P. Alegre 1942, 360 S. Zweite Auflage 1956.
20. **Rambo, B.:** Estudos botânicos em Sombrio, An. Bot. Herb. Barb. Rodr. 1 (1949) 7-20.
21. **Rambo, B.:** A flora de Cambará, ebendort 111-135.
22. **Rambo, B.:** A Porta de Torres, ebendort 2 (1950) 125-136.
23. **Rambo, B.:** O elemento andino no pinhal rio-grandense, ebendort 3 (1951) 3-39.
24. **Rambo, B.:** A imigração da selva higrófila no Rio Grande do Sul, ebendort 55-91.
25. **Rambo, B.:** Análise geográfica das Compostas rio-grandenses, ebendort 4 (1952) 87-161.
26. **Rambo, B.:** Sapindaceae rio-grandenses, ebendort 161-185.
27. **Rambo, B.:** Estudo comparativo das Leguminosas rio-grandenses, ebendort 5 (1953) 107-184.
28. **Rambo, B.:** História da flora do Planalto rio-grandense, ebendort 185-232.
29. **Rambo, B.:** Análise histórica da flora de Pôrto Alegre, Sellowia (seit 1954 neuer Name der Anais Botânicos do Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, Sta. Catarina) 6 (1954) 9-112.
30. **Rambo, B.:** História da flora do Litoral rio-grandense, ebendort 113-172.

31. Rambo, B.: Der Regenwald am oberen Uruguay, ebendort 7 (1956) 183-233.
32. Rambo, B.: A flora fanerogâmica dos Aparados rio-grandenses, ebendort 255-298.
33. Rambo, B.: Regenwald und Kamp in Rio Grande do Sul, ebendort 8 (1957).
34. Rambo, B.: O gênero *Eryngium* no Rio Grande do Sul, ebendort.
35. Rambo, B.: Die Gattung *Oxypetalum* in Rio Grande do Sul, ebendort 9 (1958) im Druck.
36. Rambo, B.: Geografia das Melastomatáceas rio-grandenses, ebendort, im Druck.
37. Rambo, B.: Herbarium Florae Brasiliae australis, seit 1931, 60.000 Nummern, rund 4.000 Arten.
38. Reitz, R.: Vegetação do morro do Baú, An. Bot. Herb. Barb. Rodr. 2 (1950) 57-70.
39. Stellfaeld, C.: Fitogeografia geral do Estado do Paraná, Arq. Mus. Paran. 7 (1949) 309-350.