

ZUM PROBLEM DER TROPENGRENZE IN DER SAHARA

Mit 9 Abbildungen

WILHELM LAUER und PETER FRANKENBERG

Summary: Concerning the problem of the margin of the tropics in the Sahara.

The plant-geographical margin of the tropics is established with the help of a quantitative floristic method. On the basis of "dominance spectra" limits (hor-isoflors) are defined, which separate different floral regions from one another, thereby allowing a floristic division of the Sahara. One profile for each of the Hoggar and Tibesti mountains supplements the studies in terms of the vertical dimension. The limits arrived at in this way are correlated to climatological parameters and explained in terms of the plant physiology. The paper concludes with a discussion on the plant-geographical dynamics of the individual geo-elements since the Pleistocene.

I. Problemstellung und Methode

In der Sahara vollzieht sich der Übergang von den Tropen zu den Subtropen unter extrem ariden Bedingungen. Die Fixierung des genauen Grenzverlaufs zwischen der Paläotropis und der Holarktis ist daher äußerst schwierig. Auch im Rahmen von ökologischen Untersuchungen ist die Zuordnung der Pflanzenwelt der Sahara zu tropischen oder nichttropischen Pflanzengemeinschaften immer ein Problem gewesen. Klimaklassifikationen, die unter starker Berücksichtigung der Pflanzen konzipiert wurden, entbehren infolgedessen klarer definierter Grenzlinien. Dies gilt namentlich auch für die jüngste Klimaklassifikation „Die Jahreszeitenklimate der Erde“ nach TROLL/PAFFEN.

Die Tropen lassen sich als Klimazone thermisch und hygrisch beschreiben (LAUER, 1975). Infolgedessen hat man auch ihre Grenzen gegen die Außertropen je nach Betrachtungsweise entsprechend definiert. Das thermische Gliederungsprinzip der Erde leitet sich aus ihrer Stellung im Planetensystem ab. Die solaren Tropen – das Gebiet zwischen den Wendekreisen – sind danach ein Strahlungsüberschußgebiet, dem die Außertropen als ein Strahlungsdefizitbereich gegenüberstehen.

Klimaklassifikationen sollten eigentlich vom Strahlungshaushalt, der erst in jüngster Zeit im Brennpunkt ausgedehnter Untersuchungen steht, ausgehen (vgl. Strahlungsindex nach BUDYKO). In Ermangelung solcher Daten wurden in älteren Klimaklassifikationen die Tropen durch Isothermen (meist Jahresisothermen oder Isothermen bestimmter Monate oder auch Andauerwerte) abgegrenzt.

Bereits HUMBOLDT formulierte das thermische Grundprinzip irdischer Klimaeinteilung in seinen „Ideen zur Physiognomik der Gewächse“ mit dem

Satz: „Wer demnach die Natur mit einem Blick zu umfassen und von Lokalphänomenen zu abstrahieren weiß, der sieht, wie mit Zunahme belebender Wärme von den Polen zum Äquator hin sich auch allmählich organische Kraft und Lebensfülle mehren“ (zitiert nach A. v. HUMBOLDT, 1958, S. 204).

Doch schon die Pflanzengeographen der zweiten Hälfte des 19. Jh. (GRISEBACH, SCHIMPER und DE CANDOLLE) machten auf den Wasserhaushalt für die Gliederung der Erde unter dem Eindruck der ausgedehnten Trockengebiete und der an Wassermangel adaptierten Vegetation aufmerksam.

DE CANDOLLE (1874) hatte seinen fünf thermisch definierten Pflanzengruppen – den Megistothermen, Megathermen, Mesothermen, Mikrothermen und Hekistothermen – die hygrisch bestimmte Vegetation der Trockengebiete als Xerothermen der Rangordnung nach gleichwertig gegenübergestellt. Basierend auf dieser Einteilung der irdischen Vegetation hatte W. KÖPPEN (1900) seine Klimaklassifikation aufgebaut und fünf thermischen Hauptklimaten der Erde, die er mit den Buchstaben A, C, D, E und F bezeichnete, die Trockenbereiche (mit xerophytischer Vegetation) als B-Klimate gegenübergestellt. Mit der Ausgliederung eines Trockenklimas als einer Hauptklimazone hatte er sowohl thermische als auch hygrische Prinzipien zur klimatischen Großgliederung der Erde verwandt und vermischt. Dadurch hat er aber gerade den thermischen Tropenbegriff in Frage gestellt. Obwohl KÖPPEN keine eigene Tropendefinition gab, identifizierte man die Tropen in der Folgezeit häufig mit den feuchten A-Klimaten seiner Klassifikation. Diese enden an einer Linie, die KÖPPEN als „Trockengrenze“ bezeichnete. Sie ist hygrisch definiert und grenzt die B-Klimate auch gegen die anderen thermisch definierten Haupttypen ab.

In der Sahara greifen aber tropische Florenelemente eindeutig über diese Trockengrenzlinie weit bis in das Innere der Wüste vor. Da KÖPPEN die tropischen und subtropischen Wüsten (BWh) und Steppen (BSh) als einen Typ gegen die Wüsten und Steppen der gemäßigten Breiten (BWk und BSk) absetzte, verbleiben Nord- und Südrand der Sahara innerhalb des gleichen Klimatyps, obwohl sie thermisch wie hygrisch große Gegensätze aufweisen (Südrand: tropischer Sommerregen, kein Frost; Nordrand: subtropischer Winterregen und regelmäßig auftretender Frost im Winter).

Die pflanzengeographische Situation belegt aber deutlich, daß sich innerhalb der Sahara der entschei-

dende Wandel zwischen den Tropen und Subtropen vollzieht. Dies erweist eine Fülle von Untersuchungen zur Vegetation der Sahara, insbesondere von seiten französischer Geobotaniker.

Im Rahmen eines Arbeitsprogramms des Geographischen Instituts der Universität Bonn hat P. FRANKENBERG für die gesamte Sahara nach der reichlich vorhandenen floristischen Literatur den Versuch gemacht, die Zugehörigkeit der Pflanzenwelt zu einzelnen Arealtypen quantitativ zu ermitteln und kartographisch darzustellen. Arealtypenspektren und Florendominanzen wurden pro Flächeneinheit nach statistischen Methoden ermittelt und damit Räume und Grenzlinien der Dominanz außertropischer, spezifisch saharischer und tropischer Arten festgestellt, die eine Gliederung der Sahara in dreidimensionaler Sicht erlauben. Die Studien bestätigen Beziehungen eines spezifischen Wärmemangels (z. B. Frost, zu geringe Wärmesummen) sowie hygriischer Eigenschaften des Klimas mit dem Verlauf der Grenze zwischen tropischen, endemisch-saharischen und außertropischen Florendominanzen. Es stellt sich heraus, daß innerhalb des Trockengürtels der Erde – so vor allem in der Sahara – deutlich zwischen einem tropischen und einem subtropischen Bereich unterschieden werden muß, da der äquatorwärtige Teil der xeromorphen Vegetation unter megathermen Temperaturbedingungen und zugleich unter tropischem, wenn auch hinsichtlich der Niederschlagsmenge sehr reduziertem Sommerregenregime steht. Der polwärtige Teil der Vegetation zeigt hingegen physiognomische und ökologische Merkmale, die aus einer bemerkbaren Frosteinwirkung und dem mediterranen Niederschlagsregime resultieren. Es gibt also einen ausgedehnten ariden Bereich, der als „trockene Tropen“ den „feuchten Tropen“ gegenübergestellt werden muß. Die trockenen Tropen reichen in Richtung auf die Subtropen bis an die eine Linie, die als thermische Warmtrogengrenze bereits von v. WISSMANN (1948) erkannt worden war.

Selbstverständlich ergeben sich bei der quantitativen Auswertung über einen so großen Raum methodische und sachliche Schwierigkeiten, da die Vegetation der Sahara nicht nur entweder dem paläotropischen oder dem holarktischen Florenreich angehört. Im zentralen Bereich der Sahara besitzt die saharo-arabische Flora ein eigenständiges endemisches Verbreitungsgebiet. Diese Trockenvegetation kann weder eindeutig den Tropen noch den Außertropen zugeordnet werden. Sie verzahnt sich in Grenzgebieten sowohl mit den ausklingenden tropischen wie außertropischen Florenelementen.

Es hat bisher nicht an Versuchen gefehlt, auf qualitativem Wege tropische und nichttropische Flora gegeneinander abzugrenzen. Seit A. DE CANDOLLE hat man die Thermophysik der tropischen Flora derjenigen anderer Floren gegenübergestellt. Bei folgenden Autoren rechnet die Sahara ganz oder nahezu vollständig zur Paläotropis: A. CHEVALIER (1927), P. GRAEBNER

(1929), TH. MONOD (1932), A. ENGLER (in H. MELCHIOR 1964) sowie L. DIELS / R. GOOD (in H. WALTER / H. STRAKA 1970). A. HETTNER (1935) legte die Grenze zwischen Paläotropis und Holarktis in die Nordsahara; nach O. DRUDE (1884), L. DIELS (1945), TH. MONOD (1954), P. QUÉZEL (1965) und L. EMBERGER (in R. SCHNELL 1970) verläuft sie etwa in Wendekreisnähe. Bei A. SUPAN (1896) sowie B. ZOLOTAREVSKY und M. MURAT (1938) liegt sie im Süden der Wüste. A. HAYEK (1926), A. EIG (1931) und J. TROCHAIN (in TH. MONOD 1973) rechnen dagegen die Sahara ganz oder nahezu vollständig dem holarktischen Florenreich zu. A. GRISEBACH (1872) und G. LEMÉE (1967) sehen ihre Stellung weitgehend als intermediär an, wonach sich die eigenständige (endemische) Trockenflora als autonomes Element zwischen die holarktische und paläotropische Flora schiebt.

H. v. WISSMANN (1948) gebührt das Verdienst, als erster auf die Möglichkeit einer Grenzziehung durch Vergleich mit physiologisch interpretierbaren Klimaparametern hingewiesen zu haben (pflanzenklimatische Warmtrogengrenze). Nach v. WISSMANN setzen Frost oder ein spezifischer Mangel an Wärmesummen der Verbreitung warmtropischer Spezies Grenzen. Bei ihm kennzeichnet die Mitteltemperatur des kältesten Monats von 18,3 °C eine entscheidende Wärmemangelgrenze für Warmtropen-Vegetation.

Natürlich hat man auch auf der Basis von Arealgrenzen einzelner Arten Grenzen von Florengebieten aufzuzeigen versucht. Anhand der Abb. 1 läßt der Vergleich einiger typischer Areale tropischer und außertropischer Arten erkennen, daß Grenzen von Einzelarealen kaum einer repräsentativen floristischen Gliederung dienen können. Sie verdeutlichen jedoch, daß es in der Sahara auffallende floristische Mischgebiete gibt, in denen sich die Arealtypen tropischer und außertropischer Arten überlappen.

II. Die Florendominanz als Abgrenzungskriterium von Florenarealen

P. FRANKENBERG (1976) hat Florenelemente auf der Basis von 4700 Pflanzenarten der Sahara und ihrer Randgebiete ausgegliedert. Diese Florenelemente sind im Sinne von KLEOPOW (1941) als *Geolemente*¹⁾ zu verstehen. Mit Hilfe eines Gitternetzes (Maschenweite 80 km²) wurden Tausende von Einzelfunden zu ca. 800 Pflanzenfundorten zusammengefaßt, für die jeweils Geoelementspektren berechnet worden

¹⁾ Ein Florenelement ist definiert als „eine nach bestimmten Gesichtspunkten zusammengefaßte Artengruppe der Flora“ (s. H. WALTER/H. STRAKA 1970, S. 268). Unter der Voraussetzung einer verhältnismäßig gleichen Verbreitung von Arten sind ähnliche Areale Grundlage einer Zusammenfassung von Arten zu Florenelementen. Diese chorologisch definierten Florenelemente bezeichnet man nach KLEOPOW (1941) als Geolemente.

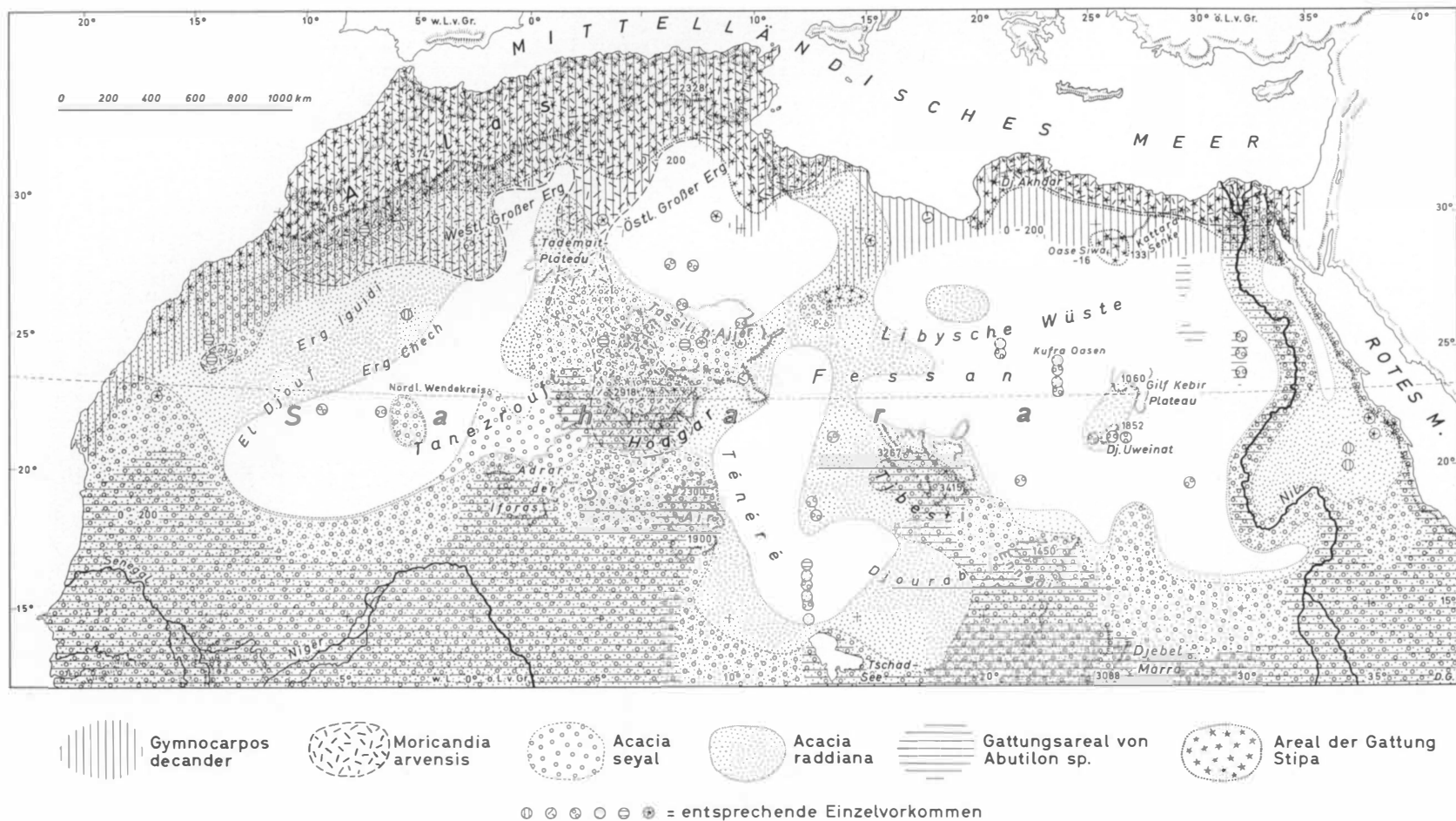


Abb. 1: Beispiele einzelner Areale von Arten verschiedener Geoelemente
 Examples of particular areas with kinds of varying geo-elements

sind (vgl. Abb. 2). Für die Bergländer Hoggar und Tibesti dienten im Rahmen zweier Profile im gleichen Sinne 73 bzw. 77 Einzelfundorte als Grundlage einer ebenfalls auf Goelementspektren basierenden floristischen Höhenstufengliederung.

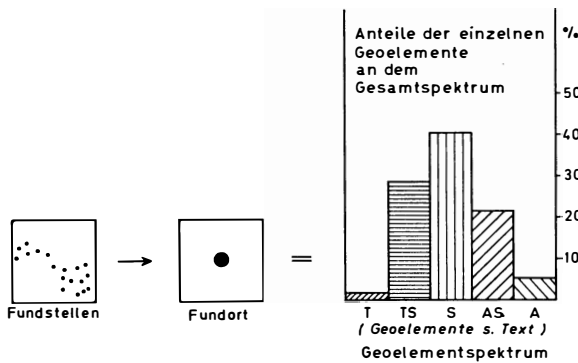


Abb. 2: Beispiel eines Goelementspektrums
An example of a geo-element spectrum

Für die hier herauszuarbeitende Frage einer florengeographischen Tropen-Außertropenabgrenzung hat sich die Gruppierung der Flora in folgende Goelemente als sinnvoll erwiesen²⁾:

- A = Außertropisches Goelement
- AS = Außertropisch/saharo-arabisches Goelement
- S = Saharo-arabisches Goelement
- TS = Tropisch/saharo-arabisches Goelement
- T = Tropisches Goelement.

Das außertropische Goelement (A) faßt Arten zusammen, deren Hauptverbreitungsgebiete im mediterranen und makaronesischen, seltener im irano-turanischen Raum liegen. Dazu gehören z. B. die Arten der Gattung *Stipa*, deren Gattungsareal in Abb. 1 dargestellt ist.

Das außertropisch/saharo-arabische Goelement (AS) beinhaltet Arten (z. B. *Gymnocarpos decander*, *Moricandia arvensis*; vgl. Abb. 1) mit Hauptverbreitungsgebieten im Süden des mediterranen bzw. des irano-turanischen Raumes und im Norden des altweltlichen Trockengürtels.

Das saharo-arabische Goelement (S) umfaßt die ausgesprochene ‚Trockenflora‘ der Sahara und der arabischen Wüsten. Es kann bei einer chorologischen Analyse weder eindeutig der holarktischen

²⁾ Für die spezielle Durchführung der Methode sei auf die in Kürze im Rahmen der Bonner Geographischen Abhandlungen erscheinende Dissertation von P. FRANKENBERG hingewiesen: Florengographische Untersuchungen im Raume der Sahara. Ein Beitrag zur pflanzengeographischen Differenzierung des nordafrikanischen Trockenraumes.

noch der paläotropischen Flora zugeordnet werden, obwohl es genetisch mit der mediterranen und der irano-turanischen Flora enger verwandt ist (vgl. P. QUÉZEL, 1965). Ökologisch erscheinen die saharo-arabischen Arten aufgrund ihrer Verbreitung an extreme Aridität gebunden, weil sie in feuchteren Regionen dem Konkurrenzdruck tropischer (T, TS) bzw. außertropischer (A, AS) Arten kaum gewachsen sind. Das saharo-arabische Goelement wird daher zwischen tropischer (T, TS) und außertropischer (A, AS) Flora stehend angenommen und hier entsprechend neutral gewichtet.

Das tropisch/saharo-arabische Goelement (TS) integriert Arten (z. B. *Acacia rad-diana*, vgl. Abb. 1) einer ‚tropischen Trockenflora‘ mit Verbreitungsschwerpunkten im Süden der Sahara und Arabiens bis in die Wüste Sind sowie im Bereich von Dekkan und Sahel.

Dem tropischen Goelement (T) werden alle Arten (vgl. Gattungsareal von *Abutilon* in Abb. 1) zugerechnet, deren Arealschwerpunkte erst südlich des extrem ariden Gürtels einsetzen; es handelt sich dabei um Pflanzen, die in der Sahel- und Sudanzone verbreitet sind. Pluriregionale Goelemente und Lokalendemiten sind für die hier abgehandelte Fragestellung unberücksichtigt geblieben.

Die kartographische Darstellung der floristisch-statistischen Analyse hat ergeben, daß im Raume der Sahara außertropische, saharo-arabische und tropische Florengebiete – sich mehr oder weniger stark verzahnend – ineinander übergehen und daß besonders die Gebirge, die Westsahara sowie die Nilstromoase ausgesprochene floristische Mischgebiete sind (vgl. Abb. 3).

Die Grenzlinien der Florenregionen³⁾ lassen sich als Hor-Isolfloren⁴⁾ bezeichnen, sie sind Grenzlinien gleicher Goelementdominanz, die Florenregionen gegeneinander abgrenzen.

Eine Florenregion ist hier durch die einheitliche Dominanz eines Florenelementes (Goelementes) in allen dazugehörigen Goelementspektren charakterisiert. Hor-Isolfloren sind jeweils die Isolinie, an der ein Dominanzwechsel auftritt, d. h. wo das Vorherrschen eines Goelementes (Goelementdominanz) aufhört und die Dominanz eines anderen Goelementes einsetzt.

Dominanz ist hier definiert als die einfache (relative) Mehrheit von Arten eines Goelementes gegenüber den einzelnen anderen an einem Fundort. Die einzelnen relativen Anteile der Goelemente eines Fundortes machen sein Goelementspektrum aus.

³⁾ Der Begriff Florenregion ist H. WALTER, H. STRAKA 1970 entlehnt, jedoch nicht im gleichen Sinne definiert, da bislang alle Begriffe wie Florenregion und Florenzone sowie Florengebiet als qualitative Bezeichnungen gedacht waren und nicht auf einer quantitativen Analyse beruhen.

⁴⁾ Hor-Isolflore = Grenzlinie gleicher Goelementdominanz; Hóros (griech. = Grenze) soll dabei auf das Trennen-de hinweisen; Isolflore auf die Gleichartigkeit der Floren-dominanz zu jeweils einer Seite der Grenzlinie.

Ein Raum (Florenregion) ist demnach (im floristischen Sinne) als ‚tropisch‘ zu bezeichnen, wenn in den Geoelementspektren seiner Pflanzenfundorte jeweils eines der beiden tropischen Geoelemente (T oder TS) zumindest die einfache (relative) Mehrheit erreicht.

Bei der detaillierten Auswertung der Geoelementspektren hat sich in der Mehrzahl der Fälle erwiesen, daß an den Hor-Isofloren eine starke Abnahme des Anteils eines Geoelements mit einer deutlichen Zunahme der Anteile eines anderen einhergeht.

Meist sind so an den Hor-Isofloren (Grenzen von Florenregionen) abweichend von einem ansonsten verhältnismäßig kontinuierlichen Florenwandel deutlichere Diskontinuitäten zwischen den Geoelementspektren zu beiden Seiten der Grenzlinie festzustellen. Die Hor-Isofloren trennen daher in der Regel Gebiete unterschiedlicher, in sich aber gleicher Geoelementdominanz sehr deutlich. Diese Trennlinie zwischen Florenregionen ist als *primäre Hor-Isoflöre* bezeichnet worden.

Zur weiteren Abstufung und in der Absicht, eine bessere floristische Differenzierung zu erreichen, wurden auch noch die zweitrangigen Geoelemente gewichtet. Deshalb ist zwischen primären und sekundären Hor-Isofloren unterschieden worden. Eine *sekundäre Hor-Isoflöre* trennt innerhalb eines Raumes gleicher Geoelementdominanz Gebiete, deren Geoelementspektren sich in den jeweils zweitrangigen Geoelementen unterscheiden.

Die *primäre floristische Tropengrenze* (primäre Hor-Isoflöre T) trennt demnach Gebiete mit Dominanz eines tropischen Geoelementes (T, TS) in den Geoelementspektren von solchen der Dominanz jeweils nichttropischer Geoelemente (A, AS, S).

Die *sekundäre floristische Tropengrenze* (sekundäre Hor-Isoflöre ta)⁵⁾ verläuft im Raume der Dominanz saharo-arabischer Arten. Sie trennt dort tropische (TS, T) und außertropische (AS, A) Geoelemente sekundären Ranges. Damit ist die sekundäre floristische Tropengrenze zugleich die sekundäre floristische Außertropengrenze, je nachdem man diese Linie als Limitierung des tropischen oder des außertropischen Bereiches auffaßt.

Die *primäre floristische Außertropengrenze* (primäre Hor-Isoflöre A) scheidet den Raum der Dominanz jeweils eines außertropischen Geoelementes (A oder AS) von Gebieten der Dominanz nicht oder nicht eindeutig außertropischer Flora (S, TS, T).

⁵⁾ Für die primären Grenzen wurden zur Bezeichnung der Hor-Isofloren die Groß-Buchstaben T und A benutzt, die auch die entsprechenden Geoelemente kennzeichnen. Für die sekundäre Grenze wurden die entsprechenden Klein-Buchstaben t und a verwendet, weil hier beide Geoelemente nur noch in ihren sekundären Rängen aneinanderstoßen.

Die Auswertung der Geoelementspektren ergab den in Abb. 3 dargestellten charakteristischen Verlauf der Grenzlinien (Hor-Isofloren) mit ihren dazugehörigen Florenregionen (vgl. Legende zu Abb. 3).

Die primäre Außertropengrenze der Flora (Hor-Isoflöre A) buchtet an der Westküste Nordafrikas im Bereich des Kanarenstroms weit nach Süden aus und verläuft dann entlang dem Südfuß von Anti- und Sahara-Atlas. Von Tunesien nach Osten zieht sie sich etwa in einem Abstand von 250 km küstenparallel bis zum Roten Meer hin.

Die sekundäre floristische Tropengrenze (Hor-Isoflöre ta) verläuft an der Westküste ähnlich der primären, pendelt dann zwischen dem 25. und 30. Breitengrad durch die Sahara nach Osten bis zur Küste des Roten Meeres, buchtet aber hier stark nach Norden aus. Diese Grenzlinie ist per definitionem mit der sekundären floristischen Außertropengrenze identisch (s. o.).

Die primäre Tropengrenze der Flora (Hor-Isoflöre T) verhält sich an der West- und Ostküste analog der sekundären Grenzlinie. Bemerkenswert sind die Ausbuchtungen dieser eigentlichen Tropengrenze nach Norden. Sie umgrenzt die Gebirgskomplexe und verläuft auch in der Westsahara weit im Norden.

Inseln und Zungen selbständiger Florenregionen stellen die Gebirge dar: Hoggar, Tassili n'Ajjer, das Plateau der Eglabs, außerdem einige edaphisch-feuchte Gebiete (azonale Grenze): so z. B. große ägyptische Oasen, das Saoura-Tal, das Nil-Tal. Im Nil-Tal stoßen flußparallel nach Süden bzw. nach Norden die außertropische Florenregion und die tropische Florenregion direkt aneinander, ohne daß die übrigen Florenregionen oder Subflorenregionen wie sonst im gesamten Untersuchungsgebiet dazwischen lägen. Als entscheidend für die Möglichkeit des tropischen Geoelements, die edaphische Feuchte zu einem so extremen Vorstoß nach Norden zu nutzen, muß wohl die Frostfreiheit des Nil-Tals angesehen werden. Mit Auftreten des Frostes schlägt die Geoelementdominanz entscheidend um.

Die Wertung des Verlaufs der Grenzen ergibt, daß die primäre floristische Tropengrenze eine nahezu absolute Linie darstellt. Nördlich von ihr erreicht das tropische Geoelement nämlich mit einer statistisch abgesicherten Signifikanz von über 99% (Phi-Koeffizient)⁶⁾ nur noch relative Anteile von maximal 1% in den Geoelementspektren. Allein im Nil-Tal ziehen sich verhältnismäßig hohe relative Anteile des tropischen Geoelementes bis in das Nil-Delta hinein. Das tropisch/saharo-arabische Geoelement vermag dagegen bis an die sekundäre floristische Tropengrenze immerhin noch jeweils den zweiten Rang in allen entsprechenden Geo-

⁶⁾ Statistische Analyse mit Hilfe von Vier-Felder-Tabellen (Korrelation) und dem Phi-Koeffizienten als Maß des Zusammenhanges zwischen den Variablen (vgl. HASELOFF-HOFFMANN, 1970).

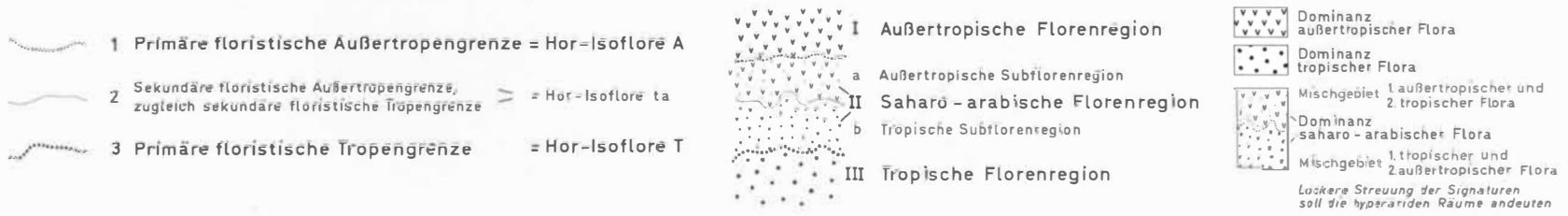
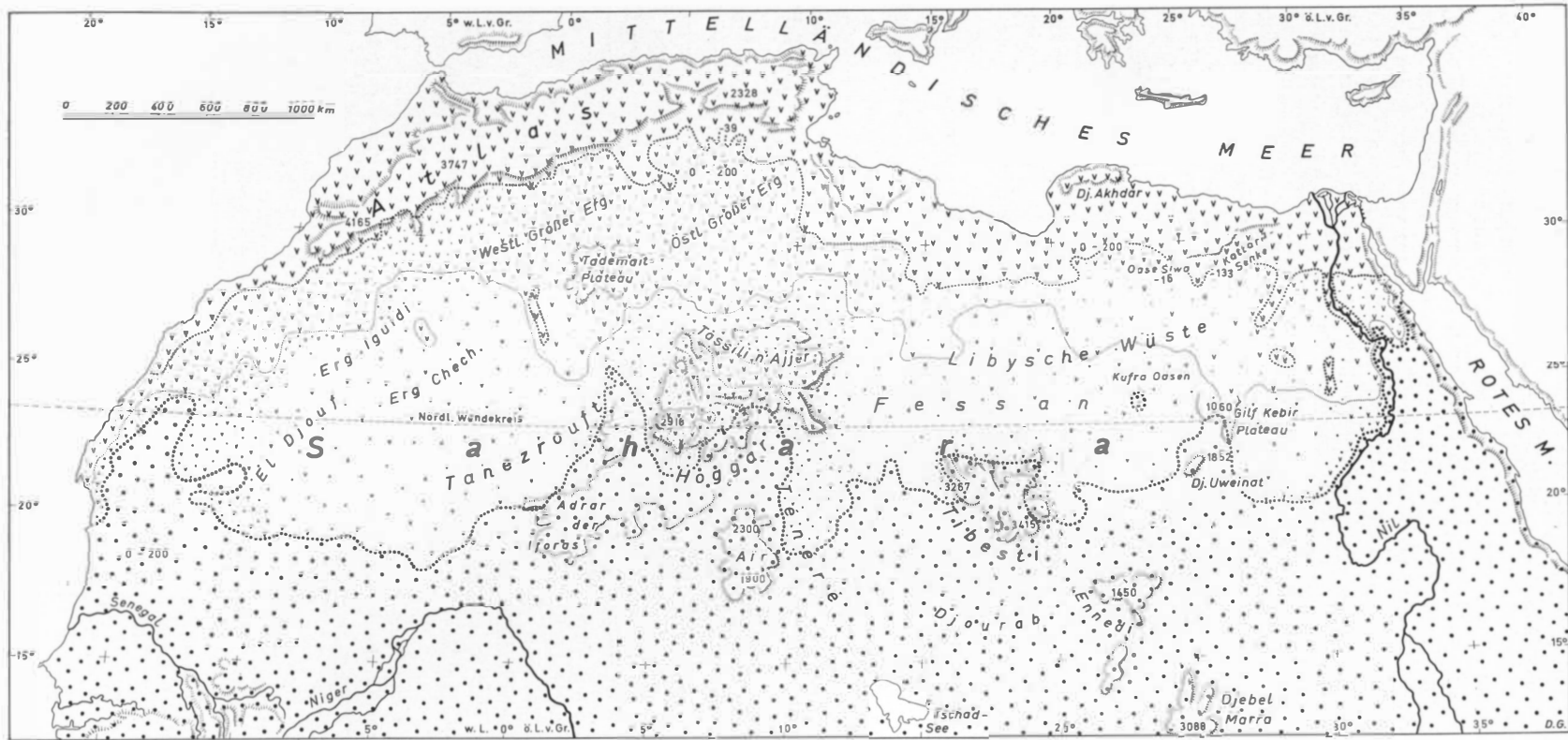


Abb. 3: Karte der Hor-Isifloren und Florenregionen
Map of hor-isoflora and floral regions

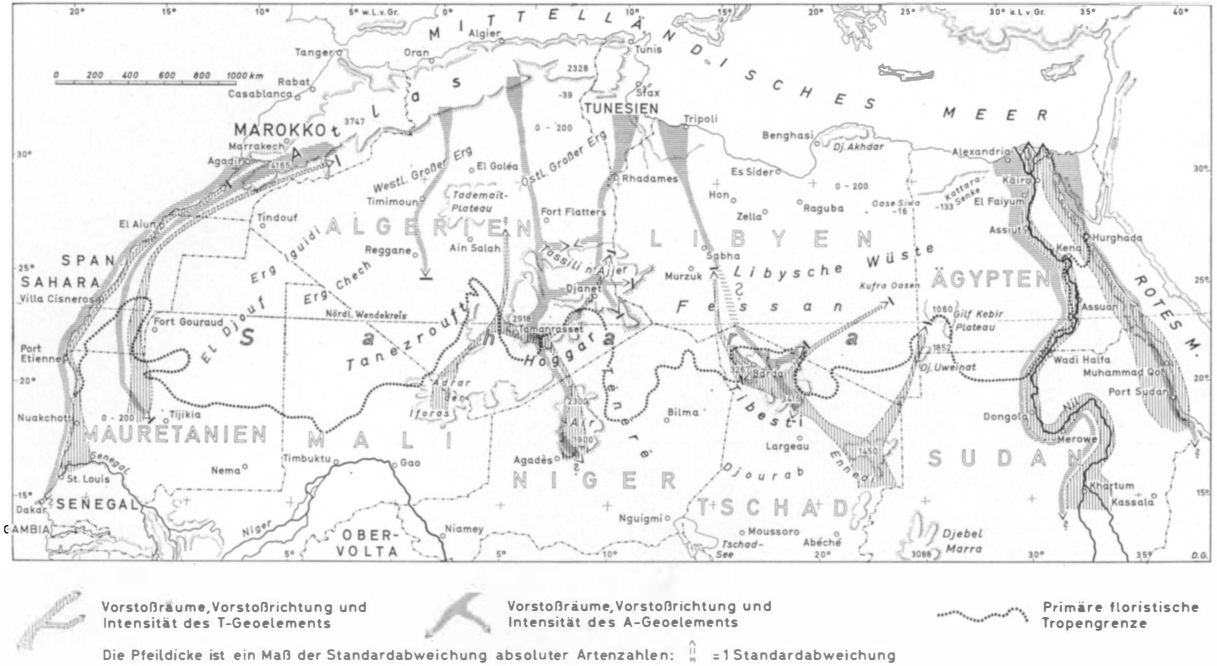


Abb. 4: Die Dynamik der Flora in der Sahara
 The dynamics of flora in the Sahara

elementspektren einzunehmen und ist auch darüber hinaus noch mit Anteilen von mindestens 1–5% an den Geoelementspektren bis an die primäre floristische Außertropengrenze verbreitet, die es aber kaum überschreitet.

Das Ausgreifen einiger Vertreter der ‚tropischen Trockenflora‘ (TS) nach Norden über beide definierten Tropengrenzen hinweg verdeutlicht ein breiteres Spektrum ihrer ökologischen Konstitution, als es der Mehrzahl tropischer Spezies eigen ist. Diese Arten können daher nicht für eine Abgrenzung der Tropen im ökologischen Sinne herangezogen werden.

Auch die außertropischen Geoelemente (A, AS) finden an der primären floristischen Außertropengrenze nicht ihre absolute Begrenzung. Selbst für das außertropische Geoelement (A) läßt sich kein zu dem tropischen Geoelement (T) analoges Verhalten feststellen, denn es erreicht noch weit südlich der primären floristischen Außertropengrenze relative Anteile von über 1% in den Geoelementspektren.

Die außertropische Flora (A) greift also weiter in den Trockenraum aus, als dies die tropische Flora (T) vermag (vgl. Abb. 4). Die außertropische Flora scheint demnach als die progressivere von beiden Elementen (s. Schlußbemerkung) gelten zu können.

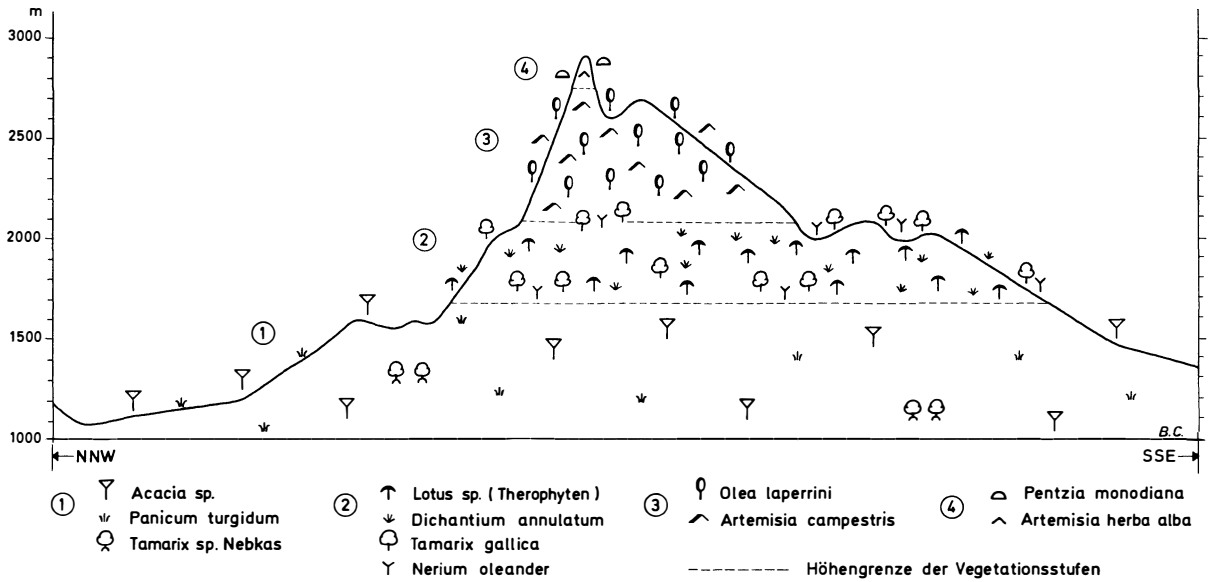
III. Florendominanzen und Vertikalgliederung in der Sahara

Die florengographische Analyse des Hoggar- und Tibesti-Gebirges beschränkt sich auf zwei Profile und

kann damit streng genommen nicht auf die gesamten Gebirgskomplexe bezogen werden. In den beiden Profilen (Abb. 5, Abb. 6) sind florengographische und vegetationskundliche Aspekte integriert.

Das Hoggar-Gebirge zeigt eine deutliche Höhengliederung, die in Abb. 5 dargestellt ist. Die floristische Höhengliederung drückt sich auch im physiognomischen Bild der Vegetation aus. Die Höhengrenzen sind damit auch im Landschaftsbild zu erkennen. Lediglich in der untersten floristischen Stufe unterhalb von 1700 m dominieren vereinzelt tropische Geoelemente. Eine geschlossene warmtropische Höhenstufe tritt jedoch nicht auf, da der Gebirgsfuß des Hoggar erst oberhalb der warmtropischen Höhengrenze einsetzt. Die untere Höhenstufe weist daher überwiegend Dominanz saharo-arabisch/tropisch/saharo-arabischer Geoelementkombination auf (zwischen 1000 und 1700 m) und stellt daher ein Pendant zur tropischen Subflorenregion dar, aus der sie sich erhebt (vgl. Abb. 5). In der Florastufe 2 dominiert eindeutig die saharo-arabisch/außertropisch/saharo-arabisch geprägte Geoelementkombination. Diese Stufe ist damit analog der außertropischen Subflorenregion.

Die Florastufe 3 zwischen 2100 und 2700 m stellt sich als relativ heterogen dar. Es dominieren in der Regel das außertropische und das außertropisch/saharo-arabische Geoelement. Stets nimmt aber das saharo-arabische Geoelement den zweiten Rang in den Spektren ein, wodurch die Analogie zur außertropischen Florenregion nur sehr eingeschränkt gegeben ist. Die Geoelementspektren der Florastufe 4 entsprechen weit-



Florastufe	Vegetation	Veg.-Stufe
4. Obere saharo-arabisch/außertropische Florastufe	Chamaephyten Berggipfel-Wüstensteppenvegetation mit <i>Artemisia herba alba</i> und <i>Pentzia monodiana</i>	Hochgebirgs-wüstensteppe (subtrop.)
2700 m — Obere (partielle) floristische Höhengrenze der Außertropen		
3. Außertropisch i. w. S.*)/saharo-arabische Florastufe	Halbwüstensteppenvegetation mit <i>Olea-Crambe</i> spp.- <i>Artemisia campestris-Aristida</i> sp.	Gebirgs-wüstensteppe (subtrop.)
2100 m — Untere (partielle) floristische Höhengrenze der Außertropen		
2. Untere saharo-arabisch-außertropische Florastufe	Therophyten-Hemikryptophyten Wüstenvegetation mit <i>Lotus-Monsonia-Matthiola-Dichantium</i> spp. und Galeriebushvegetation mit <i>Tamarix-Nerium</i> spp.	Bergkraut-wüste (subtrop.)
1700 m — Sekundäre floristische Höhengrenze der Außertropen Sekundäre floristische Höhengrenze der Tropen		
1. Saharo-arabisch/tropische Florastufe	Chamaephyten-Phanerophyten Wüstenvegetation mit <i>Panicum-Cassia-Acacia</i> spp. und Nebkagaleriebushvegetation mit <i>Tamarix-Farsetia</i> spp.	Busch-wüstensteppe (subtrop.)**)

*) im weiteren Sinne, weil sowohl das A, als auch das AS Geoelement beinhaltend

***) weitgehend an edaphisch feuchte Standorte gebunden

Abb. 5: Höhenstufung der Pflanzenwelt im Hoggargebirge
Vegetation profile of the Hoggar

gehend denjenigen der Florastufe 2. Die Pflanzenwelt der Florastufe 4 setzt sich jedoch aus kälteadaptierteren Arten zusammen, so daß sich beide Stufen in ihrem Vegetationscharakter deutlich unterscheiden.

Die Höhenstufenabfolge im Hoggar-Gebirge stellt keineswegs eine einfache Wiederholung der Nord-Süd-

Abfolge der Florenregionen der Sahara dar, denn nur die beiden unteren Florastufen des Hoggar finden ihr Pendant in den horizontal ausgegliederten Florenregionen. Das Hoggar-Gebirge kann nicht als ein warm-tropisch geprägtes Gebirge angesehen werden, denn in keiner seiner Höhenstufen dominiert durchgehend ei-

nes der tropischen Geoelemente. Aus orographischen Gründen fehlt die untere warmtropische Florastufe, andererseits tritt aber auch keine kalttropische Stufe auf⁷⁾. In der untersten Florastufe nehmen tropische Geoelemente zwar noch den zweiten Rang ein, in den oberen Florastufen fehlen dagegen tropisch-montane Arten vollends. Die Gründe hierfür dürften in der Isolation des Gebirgsstockes liegen. Die Distanzen zu den Gebirgen des tropischen Afrika sind offenbar weder in der jüngeren Vergangenheit noch heute mit den natürlichen Verbreitungsmitteln der Arten zu überwinden gewesen.

Im Gegensatz zu der Gliederung des Hoggar-Profiles ist die florengeographische Höhenstufung des *Tibesti-Gebirges* deutlich durch je eine tropische und eine außertropische Höhenstufe markiert (vgl. Abb. 6). Die Vegetationshöhengliederung hingegen ist vielfältiger und wird von fünf Stufen geprägt, wovon die beiden unteren eindeutig der tropischen und die beiden oberen der außertropischen Florastufe angehören. In die mittlere Vegetationsstufe fällt die primäre floristische Höhengrenze der Warmtropen, weil sich dort allmählich der Übergang von tropischer zu außertropischer Geoelementdominanz vollzieht.

In der Florastufe 1 dominiert an allen Fundorten eindeutig eines der tropischen Geoelemente (T, TS), so daß sie weitgehend der tropischen Florenregion entspricht, aus der sie sich erhebt. Die floristische Höhengrenze der Tropen stellt damit das vertikale Analogon zur horizontalen floristischen Tropengrenze dar. Am Tibesti fehlt allerdings diejenige Höhenstufe, die der untersten Florastufe (1) im Hoggar-Profil entspricht.

Die Florastufe 2 kann aufgrund ihres Florenbestandes (S-AS Geoelementkombination) mit der außertropischen Florenregion (s. Abb. 3) oder der außertropischen Subflorenregion verglichen werden, da die Fundorte den Charakter beider Florenregionen widerspiegeln.

Die Höhengrenze tropischer Florenelemente steigt gegen das Innere des Gebirges – vor allem im Bereich des Tarsos und des Emi Koussi – leicht an und folgt hier den Gesetzen der Massenerhebung. Sicher spielt dabei eine Rolle, daß das Innere des Gebirges sich stärker aufheizt.

Das Tibesti-Gebirge kann insgesamt eher in den Tropenbereich eingefügt werden, da in der deutlich markierten unteren Höhenstufe die warmtropischen Geoelemente durchgehend dominieren.

Die oberste Höhenstufe wird dagegen eindeutig von nichttropischen Geoelementen beherrscht. Mithin weist das Tibesti-Gebirge im floristischen Sinne keine Kalttropenstufe auf, da paläotropisch-montane Arten weitgehend fehlen. Die obere Höhenstufe ist nicht den kalten Tropen, sondern den Außertropen zuzuordnen. Lediglich einigen tropisch-montanen Arten ist es ge-

lungen, in den Höhen des Tibesti Fuß zu fassen. Teilweise handelt es sich dabei heute um Endemiten, teilweise jedoch auch um eurytope Arten. Endemiten sind z. B. *Cboloris tibestica*, *Albuca septentrionalis*, *Phagnalon tibesticum*. Eurytope Arten: *Ficus sycomorus*, *Euphorbia sanguinea*, *Abutilon bidentatum*, *Ochradenus baccatus*, *Sonchus cornutus* etc. (vgl. P. QUÉZEL, 1965, S. 225).

Wahrscheinlich haben diese Arten z. T. unter anderen Klimabedingungen als heute (Endemiten!) über den Djebel Marra das Tibesti-Gebirge erreichen können. Zudem müssen an besonderen Standorten in den Höhen des Tibesti klimatische Bedingungen herrschen, die denen der kalttropischen Florastufe ostafrikanischer Gebirge ähnlich sind.

Insgesamt kann man im nordafrikanischen Raum unter floristischen Gesichtspunkten einen kontinuierlichen Typenwandel der Gebirge von Nord nach Süd feststellen: das Atlas-Gebirge, in dem keine eurytopen tropischen Arten vorkommen, das Hoggar-Gebirge, in dem warmtropische Arten in der untersten Florastufe immerhin den sekundären Rang in den Geoelementspektren einnehmen, das Tibesti-Gebirge mit einer warmtropischen unteren Florastufe, der Djebel Marra, in dem die kalttropische Flora bereits sehr stark in der Höhe repräsentiert ist, andererseits aber besondere holarktische Arten, wie z. B. *Olea laperrini* ihren südlichsten Vorposten in der Höhe erreichen und endlich die eindeutig warm- und kalttropische Gebirge Ostafrikas.

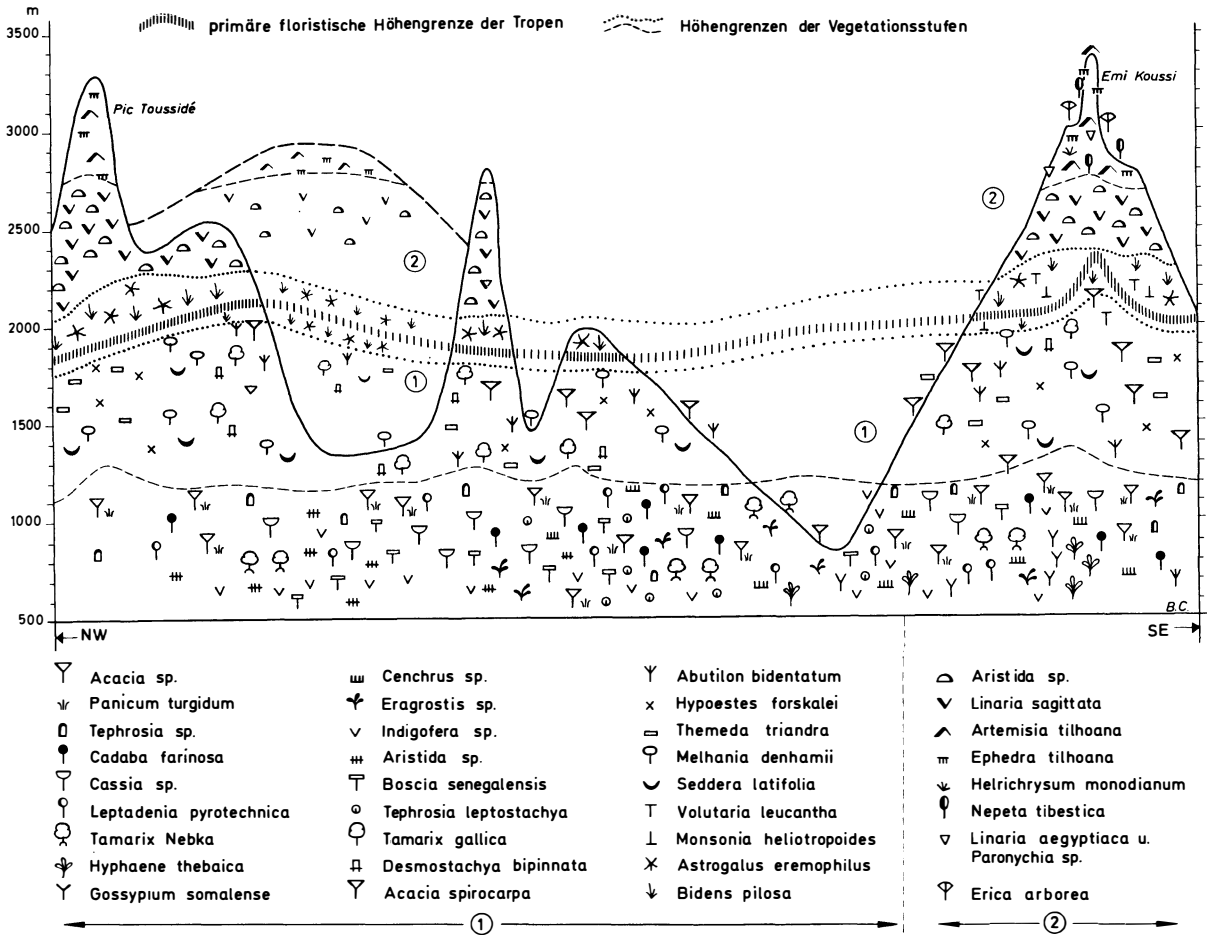
IV. Floristische Tropengrenze und Klimaparameter

Die Summen von Arealgrenzen des gleichen Geoelementes, hier ausgedrückt durch die Hor-Isofloren, stehen ähnlich wie die Grenzen von Einzelarealen mit Umwelteinflüssen in einem engen Zusammenhang.

Wie die floristische Analyse gezeigt hat, verläuft die primäre Tropengrenze der Flora inmitten des Trockenraumes der Sahara, daher kommen die hygrischen Bedingungen kaum als begrenzende Faktoren in Frage, wohl aber die Temperaturverhältnisse. Trotzdem wurde überprüft, inwieweit auch hygrische Faktoren, z. B. die So/Wi-Niederschlagsgrenze, die inmitten der Sahara verläuft, eine limitierende Rolle für die tropische Flora spielen können. Um die Ergebnisse besser abzusichern, wurden die vermuteten Zusammenhänge über eine statistische Korrelationsanalyse mit Hilfe des Phi-Koeffizienten nach einer Vier-Felder-Methode auf ihre Signifikanz getestet⁸⁾.

⁸⁾ Die Korrelationsanalyse wurde auf der Basis von Klimastationen und entsprechenden Geoelementspektren durchgeführt. Dabei ergaben sich vier Möglichkeiten: Geoelementspektrum mit Dominanz tropischer Arten und mindestens dem oben angeführten Temperaturparameter bzw. die jeweils gegenteiligen Fälle. Die Gewichtung der vier Fallzahlen entschied über das Signifikanzniveau.

⁷⁾ Zur Frage der Definition von Warm- und Kalttropen vgl. W. LAUER, 1975, besonders auch die Karte im Anhang.



- | | | | |
|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--|
| ▽ Acacia sp. | ☐ Cenchrus sp. | Y Abutilon bidentatum | △ Aristida sp. |
| ▽ Panicum turgidum | ☐ Eragrostis sp. | x Hypoestes forskalei | ▽ Linaria sagittata |
| □ Tephrosia sp. | ▽ Indigofera sp. | = Themeda triandra | ▲ Artemisia tilhoana |
| ● Cadaba farinosa | ## Aristida sp. | ○ Melhania denhamii | ≡ Ephedra tilhoana |
| ○ Cassia sp. | ⊥ Boscia senegalensis | ∩ Seddera latifolia | ☐ Helichrysum monodianum |
| ○ Leptadenia pyrotechnica | ○ Tephrosia leptostachya | ⊥ Volutaria leucantha | ○ Nepeta tibetica |
| ○ Tamarix Nebka | ○ Tamarix gallica | ⊥ Monsonia heliotropoides | ▽ Linaria aegyptiaca u. Paronychia sp. |
| ☐ Hyphaene thebaica | ☐ Desmostachya bipinnata | × Astrogalus eremophilus | ○ Erica arborea |
| Y Gossypium somalense | ▽ Acacia spirocarpa | ↓ Bidens pilosa | |

Florastufe	Vegetation	Veg.-Stufe
2. Außertropisch/saharo-arabische Mischflorastufe	Chamaephyten Gipfelsteppenvegetation mit <i>Paronychia-Linaria</i> spp. und den Endemiten <i>Artemisia tilhoana</i> , <i>Ephedra tilhoana</i> etc. sowie Nanophanerophyten mit <i>Erica arborea</i> und <i>Nepeta</i> sp.	Hochgebirgs-wüstensteppe (subtrop.)
	Nichtphanerophytische Halbwüstensteppenvegetation mit <i>Aristida-Linaria</i> spp.	2700 m — Gebirgs-wüstensteppe (subtrop.)
1. Tropische Florastufe	Therophyten Wüstensteppenvegetation mit <i>Monsonia-Volutaria-Astragalus-Bidens</i> spp.	2200 m — montane Übergangs-wüstensteppe (trop./subtrop.)
	Chamaephyten-Hemikryptophyten-Phanerophyten Wüstensavanne mit <i>Acacia-Abutilon-Tamarix-Hypoestes-Themeda-Melhania</i> spp.	1800 m — Bergwüsten-savanne (trop.)
	Phanerophyten-Chamaephyten Wüstensavanne mit <i>Acacia-Cassia-Cadaba-Tephrosia-Leptadenia-Panicum</i> spp. und Galeriesavanne mit <i>Hyphaene-Gossypium-Eragrostis-Indigofera</i> ssp. sowie Therophyten-Psammophyten Sahelexklave im Osten mit <i>Aristida-Indigofera</i> spp. und Sahelexklave mit <i>Boscia-Acacia-Cenchrus-Indigofera</i> ssp. im Westen	1200 m — Baumwüsten-savanne (trop.) tw. weitgehend an edaph. feuchte Standorte gebunden

Abb. 6: Höhenstufung der Pflanzenwelt im Tibestigebirge Vegetation profile of the Tibesti

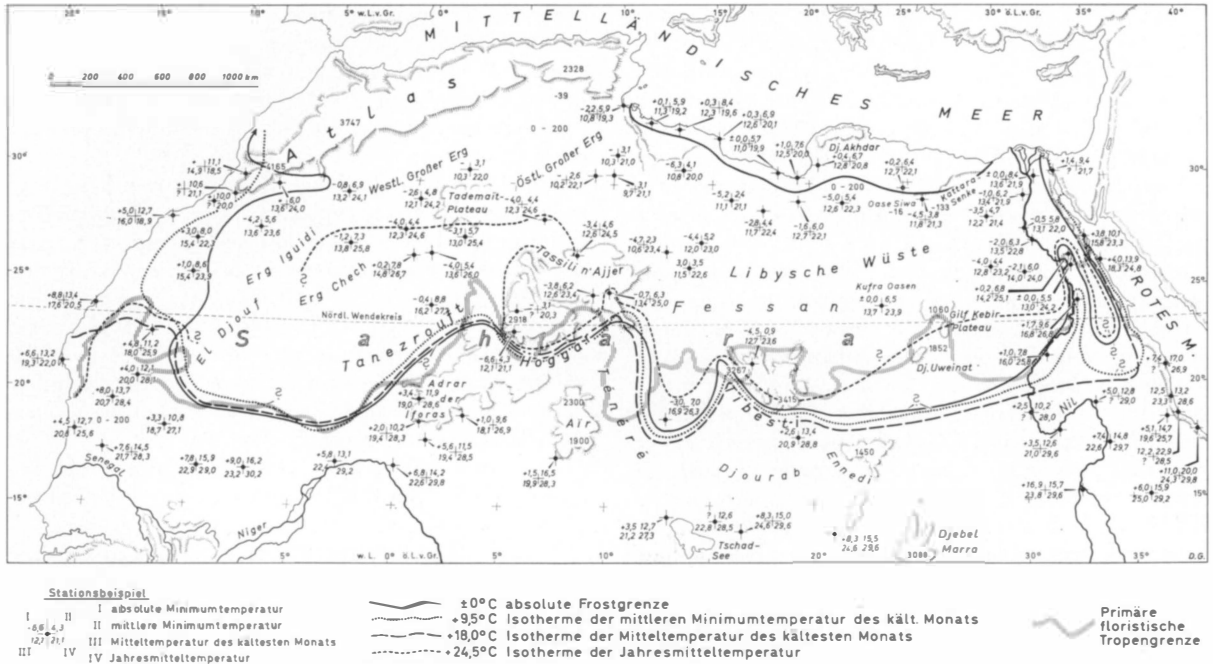


Abb. 7: Isothermen und floristische Tropengrenze in der Sahara
Isotherms and the floristic margin of the tropics in the Sahara

Folgende Temperaturwerte haben sich pflanzenphysiologisch als wirksam herausgestellt und korrelieren mit der primären floristischen Tropengrenze innerhalb einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1–5%:

- absolute Frostgrenze
- mittlere Minimumtemperatur des kältesten Monats 9,5 °C
- Jahresmitteltemperatur 24,5 °C
- Mitteltemperatur des kältesten Monats 18,0 °C

Die Überprüfung des Zusammenhanges zwischen der primären Tropengrenze und hygrischen Parametern ergab, daß ausschließlich die So/Wi-Niederschlagsgrenze sich lediglich für eine Limitierung tropischer Annuellenflora als beziehungsreich erwiesen hat. Diese Lebensformen sind von den vor allem während der Wintermonate auftretenden relativ niedrigen Temperaturen weniger betroffen, da sie als Sommertherophyten diese Zeit in der latenten Lebensphase des Samens überdauern.

Die Temperaturgrenzen dürften hingegen für die Verbreitung aller perennierender Pflanzen physiologisch entscheidend sein. Im Rahmen eines kartographischen Grenzlinienvergleichs macht die Abb. 7 bereits den engen Zusammenhang zwischen den angeführten Temperaturwerten und der primären floristischen Tro-

pengrenze deutlich⁹⁾. Er kann statistisch auf der Basis der einzelnen Stationen als abgesichert gelten (s. o.). Die Abbildung 7 macht darüber hinaus deutlich, daß vor allem an der Westküste Frostgrenze und floristische Tropengrenze stark divergieren. Dort korrelieren aber die Mitteltemperatur des Jahres und die des kältesten Monats eng mit der pflanzengeographischen Grenzlinie. Diese Parameter repräsentieren am besten die Gesamtheit aller für die Ausbildung der primären floristischen Tropengrenze entscheidenden klimatischen Umwelteinflüsse.

Es wird somit deutlich, daß keineswegs nur die Extremwerte der Temperatur der Pflanzenwelt Grenzen setzen, sondern daß ‚mittlere Umweltbedingungen‘ entscheidend sein können. Dies stimmt mit der qualitativ gewonnen Erkenntnis H. v. WISSMANNs gut überein¹⁰⁾. Die Tatsache, daß statistische Analysen keine Aussagen über Kausalitäten erlauben, erfordert eine ökophysiologische Interpretation der statistisch gewonnenen Erkenntnisse über die Zusammenhänge zwischen den Temperaturwerten und der primären floristischen Tropengrenze.

⁹⁾ Die relativ geringe Zahl von Klimastationen in der Sahara erlaubt nur, die Isolinien in dem Freiraum unter großem Vorbehalt zu ziehen.

¹⁰⁾ H. v. WISSMANN (1948, 1966) hatte 1948 wohl versehentlich die Jahresmitteltemperatur von 18,3 °C angeführt, 1966 jedoch die Mitteltemperatur des kältesten Monats von 18,3 °C.

Seit MOLISCH (1897) ist bekannt, daß tropische Pflanzen bereits bei Temperaturen, die knapp über dem Nullpunkt liegen, nach einer gewissen Einwirkungsdauer irreversibel geschädigt werden können. Es handelt sich dabei (vgl. LARCHER 1973b) um erkältungsempfindliche Pflanzen, die bei absoluten Temperaturen zwischen $+2\text{ }^{\circ}\text{C}$ und $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ nach ca. zwei-stündiger Kälteeinwirkung Erkältungsschäden erleiden (vgl. auch K. H. KREEB, 1974, S. 41ff.). Die absolute Frostgrenze repräsentiert wohl sehr gut eine Linie, ab der es zu länger andauernden Temperaturbedingungen in der von LARCHER angeführten Größenordnung kommen kann. Davon werden nahezu alle Spezies des tropischen Geoelementes (T) und ein Großteil der Spezies des tropisch/saharo-arabischen Geoelementes (TS) betroffen. Von den TS Geoelementen reagiert auf jeden Fall *Acacia seyal*, weniger dagegen *Acacia rad-diana* entsprechend, d. h. es gibt wohl eine Reihe von TS Arten, die möglicherweise durch osmotische Gefrierpunktdepressionen diese Temperaturgrenze noch überwinden können (s. Abb. 7).

Es ist anzunehmen, daß den tropischen Arten, die an der Frostgrenze ihre Arealgrenze finden, die Fähigkeit der osmotisch bedingten Gefrierpunktdepressionen weitgehend abgeht, die wahrscheinlich für nahezu alle nur eisempfindlichen Arten (LARCHER, 1973a, S. 271) der Tropen und Subtropen zum Ertragen niedriger Temperaturen entscheidend ist. Dazu kommt wohl noch die Unfähigkeit andersartiger Frostabhärtung, die z. B. in den Arbeiten von K. A. SANTARIUS (1971) dargelegt worden ist.

Die mittlere Minimumtemperatur des kältesten Monats von $9,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ dürfte wohl nur einen anderen Ausdruck der absoluten Frostgrenze darstellen, anzeigend, daß weniger die Tatsache einmaliger Fröste, sondern vielmehr länger andauernde Temperaturen um den Nullpunkt, die im Jahresrhythmus periodisch auftreten, als entscheidende Inhibitoren der Verbreitung vieler tropischer Spezies angesehen werden müssen, was die physiologischen Erkenntnisse vieler Pflanzenökologen nahelegen.

H. v. WISSMANN (1948) hatte bereits deutlich darauf hingewiesen, daß an der Westküste und weiten Strecken der Mittelmeerküste östlich von Gabes keine Fröste auftreten. Diese Räume kann man aber florengeographisch im Sinne der Dominanzmethode auch nicht mehr zu den Tropen rechnen, obwohl an der Westküste noch mehrere tropische Spezies vorkommen (vgl. Abb. 7). In diesen Fällen stellen die Minimumtemperaturen um den Nullpunkt – wie bereits angedeutet – nicht mehr die entscheidenden Inhibitoren. Die Jahresmitteltemperatur und Mitteltemperatur des kältesten Monats repräsentieren hier besser die Grenzbedingungen der Pflanzen, da man annehmen kann, daß tropische Spezies Mindestwärmesummen benötigen, um gegen die Konkurrenz anderer Arten bestehen zu können. Zwei physiologische Bedingungen würden diese Annahme bestätigen: Pflanzen besitzen verschieden

optimale Temperaturbereiche für ihre Entwicklung und ihr Wachstum, wobei gemäß der VAN T'HOFF-schen RTG-Regel¹¹⁾ in erster Linie die Carboxylase und die Reduktion des Kohlenstoffs im Sinne einer Optimumkurve um einen Faktor 2 temperaturabhängig sind.

Eine Gegenüberstellung des Photosyntheseweges tropischer und außertropischer Gräser vermag die Bedeutung verschieden hoher mittlerer Temperaturwerte für die Stoffproduktion zu verdeutlichen. Bestimmte tropische Gräser (z. B. *Panicum*), aber auch tropische Sprosspflanzen (vgl. K. J. TREHARNE, J. P. COOPER, 1969) weisen einen anderen Photosyntheseweg (PEP Carboxylase, C4 Weg) auf als die Mehrzahl der bisher daraufhin untersuchten, meist außertropischen Pflanzen (RUDP Carboxylase, C3 Weg)¹²⁾.

Für den C4 Weg liegen die Temperaturoptima bei $35\text{--}40\text{ }^{\circ}\text{C}$, für den C3 Weg subtropischer Pflanzen bei $20\text{--}30\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Bei hohen Temperaturen ist so die PEP Carboxylase weit leistungsfähiger als die RUDP Carboxylase, umgekehrt verhält es sich bei relativ niedrigen Temperaturen. Möglicherweise reicht daher in Gebieten, die nördlich der genannten Isothermen liegen, das Temperaturangebot für einen Großteil tropischer Spezies nicht mehr aus, in ihrer Stoffproduktion in Konkurrenz zu den Spezies anderer Geoelemente zu treten. Die reproduktiven Phasen des Pflanzenlebens stellen jeweils die empfindlichsten dar. Tropenpflanzen benötigen z. B. höhere Keimungstemperaturen als außertropische Arten, d. h. entscheidend sind die Temperaturansprüche des Keimlings und der jungen Pflanze.

Aus der physiologischen Interpretation der statistisch ermittelten Parameter für die primäre floristische Tropengrenze lassen sich folgende Aussagen ableiten:

1. Die Begrenzung wird durch solche Umweltbedingungen entscheidend beeinflusst, die für die reproduktive Phase der Pflanzen von Bedeutung sind.
2. Temperaturen um den Gefrierpunkt und (oder) mangelndes Wärmeangebot begrenzen die Ausdehnung der Areale fast aller Spezies des tropischen wie auch die Mehrzahl der Arten des tropisch/saharo-arabischen Geoelementes. Sie bestimmen nicht nur die Lebensphasen, sondern die Stoffproduktion der Pflanzen.
3. Während der Frosteinwirkung in der gesamten Breite und Tiefe der Sahara ein gewisser Vorrang für die Lebensbedingungen des tropischen Geoele-

¹¹⁾ RTG = Reaktionsgeschwindigkeit-Temperaturregel, die Aussagen über die Temperaturabhängigkeit chemischer Prozesse macht. Bei Pflanzen führt danach eine Temperaturerhöhung um $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ im Mittel zu einer Verdoppelung der biochemischen Reaktionsgeschwindigkeit.

¹²⁾ PEP Carboxylase: Phosphoenolpyruvat dient als CO_2 Akzeptor. RUDP Carboxylase: Ribulose 1.5 diphosphat dient als CO_2 Akzeptor, jeweils bei der Photosynthese.

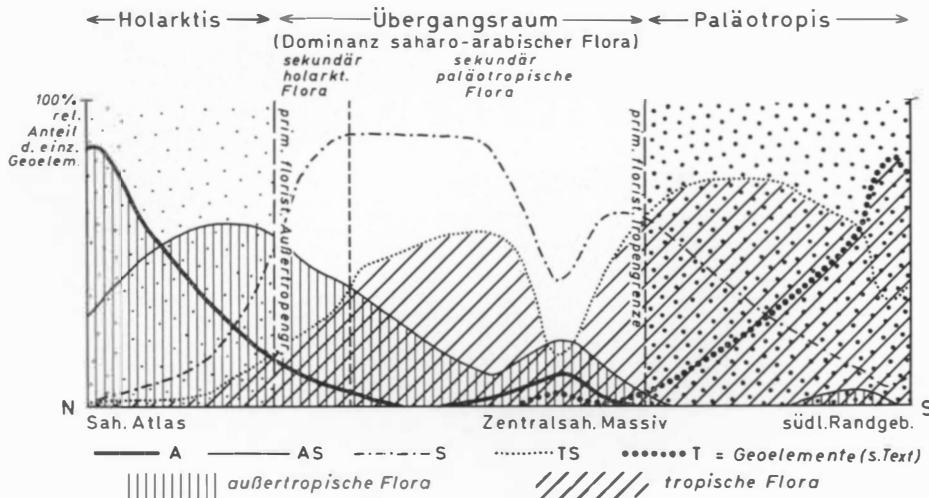


Abb. 8: Relative Anteile der Geoelemente in einem N/S Idealprofil durch die Sahara

In den Zentralsaharischen Gebirgsräumen (Hoggar, Tibesti) kehren sich die Geoelementspektrantenanteile mehr oder weniger zugunsten der außertropischen Flora um.

Ideal-profile (N/S) of relative proportions of the geo-elements in the Sahara

In the central mountain regions (Hoggar, Tibesti) the ideal-profile presents a particular reversal of the relative proportions of geo-elemental spectra. The extratropical flora gains higher percentages.

menten zukommt, rücken die Wärmesummen als Bedingung für ausreichende und konkurrenzfähige vegetative Lebens- und Wachstumsvorgänge im Bereich der frostfreien, ozeanisch geprägten Westküste und in Teilen der Mittelmeerküste in den Vordergrund.

Selten ist jedoch ein Faktor ausschließlich entscheidend. Auch für die Tropengrenze der Flora ist das Zusammenspiel mehrerer Umweltfaktoren ausschlaggebend bezüglich der effektiven Limitierung beider tropischer Geoelemente. Nur gezielte Ökosystemanalysen können hier bessere Ergebnisse zeitigen.

V. Die pflanzengeographische Dynamik der Geoelemente seit dem Pleistozän

Die pflanzengeographische Tropengrenze ist in diesem Beitrag auf der Basis einer floristischen Dominanzmethode definiert worden als eine Grenzlinie, südlich der das tropische Geoelement in den Spektren vorherrscht. Nördlich dieser Grenze dominiert in der Regel das saharo-arabische Geoelement. Das tropisch/saharo-arabische Geoelement nimmt aber bis zur „sekundären“ floristischen Tropengrenze noch jeweils den zweiten Rang ein. Dies drückt das allmähliche Ausklingen tropischer Flora nach Norden aus (vgl. Abb. 8). Der gewählte Arbeitsansatz erlaubte die Anwendung einer quantitativen Analyse des Problems und die statistische Erläuterung von Zusammenhängen zwischen der Pflanzenwelt und ihren Umweltbedingungen, unter denen die klimatischen den Vorrang einnehmen. Das

Bild der derzeitigen floristischen Situation innerhalb der Sahara gleicht jedoch nur einer „Momentaufnahme“, da sowohl die Zusammensetzung der Pflanzenwelt als auch die Umweltbedingungen in Prozeßabläufe eingebettet sind. Namentlich die pleistozänen wie die holozänen Klimaschwankungen haben durchaus weiträumige Verlagerungen der Florenregionen zur Folge gehabt.

Die Zusammensetzung der Flora in den von verschiedenen Autoren beschriebenen „Kernwüsten“ der westlichen Zentralsahara und der libyschen Wüste blieb während des Holozän nahezu konstant, da das hyperaride Klima dieser Räume kaum Schwankungen unterlegen war (COUR, DUZER, 1976). Es persistierte dort eine saharo-arabische Flora, die auch während des ganzen Pleistozän ein ausgeprägtes Beharrungsvermögen wahrscheinlich macht.

Die Oszillationen der Florenregionen haben daher wohl primär in den Randgebieten des Nordens und des Südens der Wüste, in den meernahen Randsäumen und im Bereich durch die Sahara ziehender feuchterer Streifen größere Ausmaße erreicht. Solche meist meridional die Sahara querenden „Feuchtebrücken“ verlaufen im Zuge der Gebirgsmassive wie z. B.: Air – Hoggar – Tassili-n’ Ajjer – Tademait – Atlas oder auch des Nil-Tales. Auch das Tibestigebirge erlebte einen ausgesprochenen Florenwandel während der jüngeren Klimaschwankungen (SCHULZ, 1974).

Da die Tropengrenze vorwiegend thermischen Grenzbedingungen unterliegt, hat während der Kaltzeiten in erster Linie das außertropische Geoelement aktiv in den „floristischen“ Tropenraum eindringen

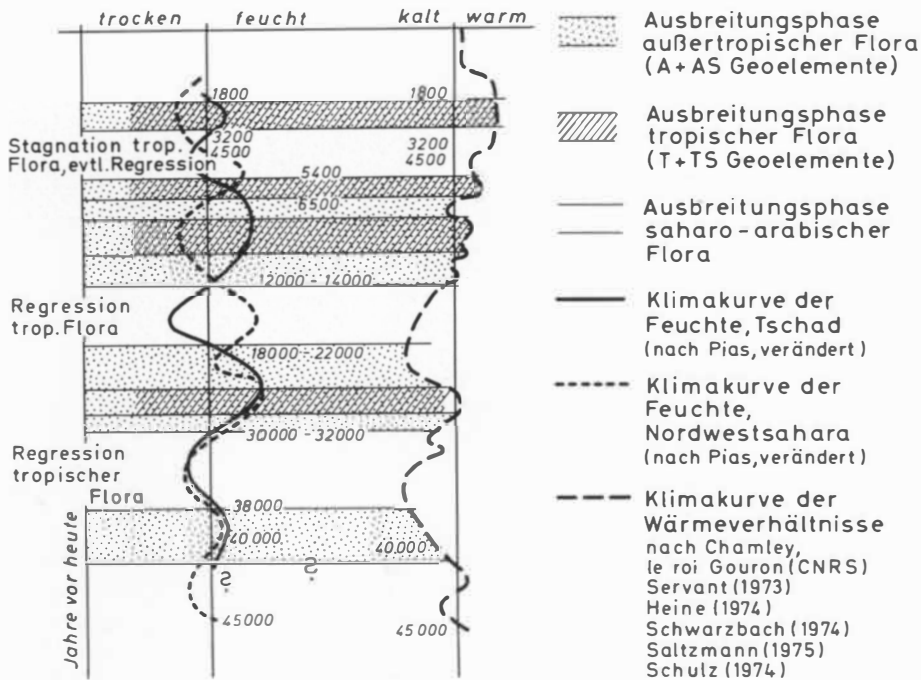


Abb. 9: Klimaschwankungen und Florenwandel in der Sahara
Climatic fluctuations and floral change in the Sahara

können. Kürzere Wärmeschwankungen im Spät- und Postglazial haben dagegen der tropischen Flora kaum zu einer Nordwanderung Vorschub leisten können (vgl. Abb. 9). Diese umgibt zwar heute mit eindeutiger Dominanz noch den Südsaum des Hoggargebirges, konnte jedoch in vertikaler Erstreckung dort kaum an Boden gewinnen. Die Tropenflora reagierte aber recht empfindlich auf ein Kälterwerden der Klimabedingungen, weil optimale thermische Voraussetzungen eine Notwendigkeit für ihren Lebenszyklus darstellen. Nach den bisher bekannten Vorstellungen über die nacheiszeitliche Klimaentwicklung im nordafrikanischen Raum war die Temperatur am Ende der letzten Kaltzeit um ca. 6 °C abgesenkt. In weiteren Phasen (s. Tabelle bei HEINE, 1974) sind Temperaturabsenkungen mit verschiedenen Schwankungsamplituden aufgetreten. Dem stehen lediglich drei Phasen kürzerer Erhöhung der Wärme gegenüber. Nach QUÉZEL, MARTINEZ u. a. (1958 und 1962) sind mediterrane, also ausgesprochen außertropische Arten in den Kaltphasen bis an den Südrand der Sahara vorgedrungen und dominieren an manchen Fundorten noch gegen Ende einer festgestellten neolithischen Feuchtzeit. Der Kontaktbereich zwischen tropischer und außertropischer Flora hat sich also im Bereich der heutigen Sahel/Saharagrenze befunden. Zeitweise muß das saharo-arabische Geoelement bis auf die hyperariden Räume zurückgedrängt worden sein und sich jeweils erst in ausgesprochenen Trockenphasen auf der ganzen Breite der

Sahara zwischen Tropen- und Außertropenflora eingeschoben haben. Heute stellt es das Charakterelement der trockenen Sahara dar und trennt die eigentlich tropischen und außertropischen Geoelemente, deren Grenzen sich im wesentlichen nur noch im Nil-Tal und in den Mischgebieten der Westküste und der Gebirge unmittelbar berühren und verzahnen.

Man wird also resümieren können, daß das außertropische Geoelement im Saharabereich rasche Oszillationen des Klimas zum Vordringen nutzt und als progressives Element bezeichnet werden kann. Dagegen verhält sich die tropische Flora im trockenen Saharabereich im ganzen statisch bis regressiv, indem sie in den „günstigen“, aber nur kurzfristigen wärmeren und feuchteren Epochen schwach vorrückt oder ortsfest bleibt, in kühleren Zeitabschnitten vom außertropischen und in trockeneren vom saharo-arabischen Element unterwandert oder gar zurückgedrängt wird. Das saharo-arabische, xerophytische Geoelement reagiert fast ausschließlich auf hygrische Klimabedingungen und erweitert daher sein Areal vorwiegend während arider Klimaepochen. Bei diesem Geoelement lassen sich regressiv Phasen vermuten, wenn das Klima feuchter und zugleich auch bei kälteren Temperaturen das außertropische Geoelement begünstigt wird. Die Wirkung der nacheiszeitlichen Klimaschwankungen auf die Dynamik der einzelnen Geoelemente im Saharabereich sind in Abb. 9 in einem Schema zusammenfassend dargestellt.

Literatur

- BUDYKO, M. I.: Climate and Life. English Edition by D. H. MILLER, New York-London 1974.
- DE CANDOLLE, A.: Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques. Archives Sci. P.l.y.s. Nat. 50, Genf 1874.
- CHEVALIER, A.: (nach: TH. MONOD) Mission Saharienne Augiéras-Draper, 1927-1928, phanérogames. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, 4, 1932, S. 756-774.
- CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). Les methodes quantitatives d'études des variations du climat au cours du pléistocène. Paris 1974.
- COUR, P. und D. DUZER: Persistence d'un climat hyperaride au Sahara Central et méridional au cours de l'holocène. Rev. de Geogr. phys. et de Géol. dyn. (2), Vol. 18, 1976, S. 175-198.
- DIELS, L.: Pflanzengeographie. Leipzig 1945.
- DRUDE, O.: Die Florenreiche der Erde. Pet. Geogr. Mittg., Erg. H. 74, 1884.
- EIG, A.: Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne, Etude phytogéographique, Fedde. Repert. Spec. nov. Regn. Veget. Beiheft 63, 2 Bde., 1931.
- FRANKENBERG, P.: Florengeographische Untersuchungen im Raume der Sahara. Ein Beitrag zur pflanzengeographischen Differenzierung des nordafrikanischen Trockenraumes. Diss. Bonn 1976 (Bonner Geogr. Abh. 1977, im Druck).
- GRAEBNER, P.: Lehrbuch der Allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig 1929².
- GRISEBACH, A.: Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriß der vergleichenden Geographie der Pflanzen. Leipzig 1872.
- HASELOFF, O. W. und H. J. HOFMANN: Kleines Lehrbuch der Statistik. Berlin 1970.
- HAYEK, A.: Allgemeine Pflanzengeographie. Berlin 1926.
- HEINE, K.: Bemerkungen zu neueren chronostratigraphischen Daten zum Verhältnis glazialer und pluvialer Klimabedingungen. Erdkunde 28, 1974, S. 303-312.
- HETTNER, A.: Die Pflanzenwelt, in: Vergleichende Länderkunde, Bd. 4, Leipzig 1935.
- HUMBOLDT, A. v.: Kosmische Naturbetrachtung. Stuttgart 1958.
- KLEOPOW, J.: Florenanalyse der Laubwälder Osteuropas. Charkow 1941 (in Russisch).
- KÖPPEN, W.: Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihrer Beziehung zur Pflanzenwelt. Geogr. Zeitschr. 6, 1900, S. 593-611.
- KREEB, K. H.: Ökophysiologie der Pflanzen. Bausteine der modernen Physiologie. Stuttgart 1974.
- LARCHER, W.: Ökologie der Pflanzen. UTB 232, Stuttgart 1973.
- : Limiting temperatures for life functions in plants, in: H. PRECHT, J. CHRISTOPHERSEN, H. HENSEL, W. LARCHER (Hrsg.), in: Temperature and Life. Berlin-Heidelberg-New York 1973².
- LAUER, W.: Vom Wesen der Tropen. Klimaökologische Studien zum Inhalt und zur Abgrenzung eines irdischen Landschaftsgürtels. Abh. d. Akad. d. Wiss. u. d. Lit. Mainz, Math.-nat. Kl. Nr. 3, Wiesbaden 1975.
- LEMÉE, G.: Précis de Biogéographie. Paris 1967.
- MELCHIOR, H.: A. Englers Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin 1964¹².
- MOLISCH, H.: Untersuchungen über das Erfrieren von Pflanzen. Jena 1897.
- MONOD, TH.: Mission saharienne Augiéras-Draper 1927-1928, phanérogames, Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, 4, 1932, S. 756-774.
- : La Mauritanie, Notices botaniques et itinéraires commentés, VII^e Congrès International de Botanique, Paris-Nice 1954.
- : Die westliche Sahara, in: Die Sahara und ihre Randgebiete, Bd. III, Regionalgeographie, Hrsg. H. SCHIFFERS, München 1973, S. 26-166.
- PIAS, J.: La végétation du Tchad. Ses rapports avec les sols, Variations paléobotaniques au Quaternaire. Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M., Paris 1970.
- QUÉZEL, P.: La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie. Geobotanica Selecta, Bd. II, Stuttgart 1965.
- und C. MARTINEZ: Etude palynologique de deux diatomites du Borkou. Bulletin Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 49, 1958, S. 253-262.
- und C. MARTINEZ: Premier résultats de l'analyse palynologique de sédiments, in: Missions Berliet Tenéré-Tchad. Arb. et Métiers graphiques, S. 313-327, Paris 1962.
- SALTMANN, B.: A solution for the Northern Hemisphere climatic zonation during a glacial maximum. Quaternary Research, 5, 1975, S. 307-320.
- SANTARIUS, K. A.: Ursachen der Frostschäden und Frostadaptation bei Pflanzen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 84, 1971, S. 425-436.
- SCHIMPER, A. F. W. und A. FABER: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1935³.
- SCHNELL, R.: La phytogéographie des pays tropicaux. Bd. 1, Paris 1970.
- SCHULZ, E.: Pollenanalytische Untersuchungen quartärer Sedimente des Nordwest-Tibesti. Pressedienst Wissenschaft, FU Berlin, 5, 1974, S. 59-69.
- SCHWARZBACH, M.: Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie. Stuttgart 1974³.
- SERVANT, M. und S. SERVANT-VILDARY: Le Plio-Quaternaire du Bassin du Tchad, in: Le Quaternaire, Suppl. Bull. de l'Association Franç. pour l'étude du Quaternaire, 36, Paris 1973, S. 169-175.
- SUPAN, A.: Grundzüge der physischen Erdkunde. Leipzig 1896.
- TREHARNE, K. J. und J. P. COOPER: Effect of temperature on the activity of carboxylase in tropical and temperate Gramineae. J. exp. Bot. 29, 1969, S. 170-175.
- TROLL, C. und K.-H. PAFFEN: Karte der Jahreszeitenklimate der Erde. Erdkunde 18, 1964, Beilage.
- WALTER, H. und H. STRAKA: Arealkunde. Einführung in die Phytologie, Bd. III, 2, Stuttgart 1970².
- WISSMANN, H. v.: Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. Erdkunde 2, 1948, S. 81-92.
- : Die Klimate der Erde, in: J. Blüthgen, Allgemeine Klimogeographie, Berlin 1966, S. 528-529 und Kartenbeilage.
- ZOLOTAREVSKY, B. und M. MURAT: Divisions naturelles du Sahara et sa limite méridionale, la vie dans la région nord-tropicale de l'ancien monde. Soc. de Biogéographie, Mém 6, 1938, S. 335-350.