

# Zur Vegetation und Flora Jordaniens

R. ALBERT, B. PETUTSCHNIG & M. WATZKA

**Abstract: On the vegetation and flora of Jordan.** — Due to Jordan's special geographic position at the intersection between the Mediterranean region, the continentally influenced Irano-Turanian steppe region, and the northern margin of the Saharo-Arabian desert belt, the corresponding three major phytogeographic regions all overlap here. Moreover, elements of the Tropical-Sudanian floral region also occur in the subtropical depression of the rift valley. In many landscapes, a wide variety of ecosystem types converge to form mosaic patterns, especially along the topographically and climatically very heterogeneous steep slopes of the rift valley. On the one hand, this results in a very high biodiversity, on the other hand it complicates categorizing the vegetation into clearly delimited phytocoenological units. The spectrum of vegetation types includes: Mediterranean mixed evergreen woodlands, Maquis, Batha and Semi-steppe-Batha associations (in the region of the trans-Jordanian mountain range); Irano-Turanian xeromorphic dwarf shrubland associations and steppe forest fragments (in dry or cold-influenced sites along the trans-Jordanian mountain range extending toward the NE); Saharo-Arabian semi-desert and desert vegetation (where precipitation is < 100 mm, i.e. to the east, south and in Wadi Araba); as well as the Sudanian *Acacia*-dominated open thorn woodlands (in the lowest-lying areas of Wadi Araba, near the Dead Sea). Special habitats are located along the wadis and in salt affected sites. The present contribution deals with the vegetation ecology here but also discusses adaptational characteristics of xerophytic plants. As an ancient cultural landscape, Jordan has experienced millennia of human use, so that the natural vegetation has been strongly influenced by agricultural practices, above all grazing. Preserving the remaining natural resources represents a crucial task for Jordan.

**Key words:** Phytogeographic regions, Mediterranean vegetation, steppe, desert, xerophytes.

## Einleitung

Die folgenden Ausführungen stützen sich auf Beobachtungen auf eigenen Reisen zwischen 1989 und 2002, insbesondere aber auf die einschlägige Literatur, im wesentlichen auf ZOHARY (1962, 1973), KÜRSCHNER (1986), FREY & KÜRSCHNER (1989a, b), BAIERLE (1993), AL-EISAWI (1996), die sich schwerpunktmäßig mit den Vegetationsverhältnissen im Südwesten des Landes auseinander gesetzt hat. Um eine einheitliche Referenzbasis zu verwenden, entspricht die Nomenklatur der Pflanzen derjenigen in der „Flora Palaestina“ (ZOHARY & FEINBRUN-DOTHAN 1973-1988), auch wenn zwischenzeitlich andere Namen vorgeschlagen wurden. Der besseren Lesbarkeit halber wird – abgesehen von Hinweisen auf speziellere Zusammenhänge – auf eine wiederholte Zitierung dieser Literaturbeiträge im Text verzichtet (siehe auch Kap. Naturwiss. Forschungsgeschichte).

Untersuchungen zu Kryptogamengesellschaften sind eher spärlich vorhanden. Eine eingehende Behandlung dieses Themas würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen. An dieser Stelle sei nur auf die Arbeiten von REICHERT (1937), EL-OQLAH (1992), beide behandeln Flechten, FREY & KÜRSCHNER (1983a), EL-OQLAH & LAHHAM (1985) und EL-OQLAH et al. (1988) zu Bryophyten sowie NATOUR et al. (1992) zu Pilzen verwiesen.

## Klima und Vegetation

### Niederschlagsregime

Wie in Kapitel Klima erläutert, fällt in allen Klimabereichen Jordaniens der Hauptanteil der Niederschläge in den Wintermonaten. Infolge der großklimatischen Rahmenbedingungen im Grenzbereich zwischen dem mediterranen Klima und dem subtropisch-ariden Klima nimmt die jährliche

Niederschlagsmenge von Norden nach Süden sowie von Westen nach Osten kontinuierlich ab. Mit abnehmenden Regenmengen verlängert sich die völlig niederschlagsfreie sommerliche Dürreperiode entsprechend.

Innerhalb dieses Grobmusters gibt es nun einige Besonderheiten:

Als letzte Barriere vor den innerarabischen Wüstengebieten hält das östliche Randgebirge, dessen höchste Erhebungen im südlichen Landesdrittel liegen (die Shera-Berge westlich von Ma'an mit ca. 1800 m), die vom Mittelmeer einströmende Feuchtigkeit zurück. Diese geomorphologisch stark differenzierte, im Norden etwas breitere, im Süden gelegentlich nur wenige Kilometer schmale Gebirgskette unmittelbar am Rand des großen Grabenbruchs ist somit gleichsam das „grüne Rückgrat“ Jordaniens. Der Nord-Süd gerichtete Feuchtegradient entlang dieser insgesamt ca. 360 km langen Gebirgskette verläuft indessen diskontinuierlich: zwar nehmen die Niederschläge gegen Süden ab, doch gibt es im Bereich höherer Bergkuppen durch Steigungsregen bedingte vertikale Niederschlagsgradienten. Dabei verschieben sich in den südlichen Gebirgen die Isohyeten zunehmend in höhere, gleichzeitig kältere Lagen, was nicht ohne Auswirkung auf das Vegetationsmuster bleibt. Auch die tiefen canyonartigen Taleinschnitte der großen, nach Westen in den Grabenbruch entwässernden Flüsse und Wadis tragen durch ihre Lage im Regenschatten und durch steile Temperaturgradienten zur klimatischen und damit vegetationsökologischen Heterogenität der transjordanischen Gebirgskette bei.

Insgesamt ergibt sich somit ein Niederschlagsgradient von rund 600-700 mm in den begünstigten Kuppenlagen Nordjordanien bis zu 100-150 mm an der großen Steilstufe gegen die südjordanischen Wüstengebiete, der immer wieder von orographisch bedingten Diskontinuitäten unterbrochen ist.

Ausgehend vom „grünen“ Kamm dieses Randgebirges verläuft der Niederschlagsgradient in Richtung Osten wegen der Regenschatten-Wirkung relativ steil. Innerhalb von 20 bis 50 km – je nach Topographie des Geländes – verringern sich die Regenfälle von 600-700 (im Norden) bzw. 300 (im Sü-

den) auf rund 100 mm! Die Dauer der regenfreien Sommerdürre verlängert sich auch gegen Osten um 2 bis 3 Monate; mit zunehmender Kontinentalität weichen daneben auch die Temperaturextreme im Tages- wie im Jahresrhythmus stark auseinander.

Spiegelbildlich gibt es einen analogen Niederschlagsgradienten von den Kammlagen des transjordanischen Gebirges in westlicher Richtung. Die Trockenheit im gesamten System des Grabenbruchs ist die unmittelbare Folge der Regenschattenwirkung der israelischen Gebirgslandschaften bzw. (im Süden) der Lage im Randbereich der Negev-Wüste. Niederschlags- und Temperaturgradienten sind nun aufgrund des abrupten Abbruchs und der extremen Steilheit des Geländes mitunter noch dramatischer ausgeprägt als gegen die ostjordanische Platte: innerhalb nur weniger Kilometer Luftlinie fällt das Land um 1200 bis 1800 m NN in den Grabenbruch ab, parallel dazu sinken die Niederschläge von den oben genannten hohen Werten wiederum bis auf rund 100 mm im Bereich Wadi Araba/Totes Meer, bzw. auf etwa 200-300 mm im Jordantal ab. Besonders komplex ist die Situation südlich des Wadi al Hasa im Abschnitt zwischen At Tafila, Dana, Ash Shawbak und Wadi Musa/Petra: enge und scharfe klimatische Gradienten in westlicher, südlicher und östlicher Richtung durchdringen sich in dieser geologisch extrem unruhigen Randlage zum Grabenbruch kleinräumig und mosaikhaft.

### Temperatur

Verschärft wird die Auswirkung der spärlicheren Niederschläge durch die steigenden Temperaturen im sommerheißen kontinentalen ostjordanischen Raum, in südlicher Richtung gegen den Golf von Aqaba, besonders aber in der Depression des Grabenbruchs; gemäßigt wird die Aridität in den höheren, kälteren Lagen aller südlichen Gebirgslandschaften, letztlich auch auf den Gebirgsstöcken des Wadi Rum. Steile Temperaturgradienten in den tief eingeschnittenen Tälern tragen zur Heterogenität der Standortbedingungen entlang des Abhangs zum Grabenbruch bei.

Abgesehen von dem modulierenden Einfluss der Temperatur auf die Wirkung der absoluten Niederschlagshöhe hat das jewei-

lige Temperaturregime aber auch einen direkten Einfluss auf die Vegetation. In den kühlen Hochlagen der Gebirgskette sowie in den kontinental geprägten Steppenbereichen stellen auch tiefe Wintertemperaturen einen wichtigen ökologischen Faktor dar. So hängt besonders die Verbreitung tropisch-subtropischer Florenelemente mit dem Ausbleiben von Frösten sowie bestimmten minimal wirksamen Wärmesummen direkt zusammen: die obere Verbreitungsgrenze der tropischen Sippe *Acacia raddiana* liegt im nördlichen Arealbereich (Grabenbruch im Bereich des Jordantales) bei 300 m, im Süden (Bereich des Golfs von Aqaba) dagegen bei 600 m. Auch die phänologischen Entwicklungsphasen (Keimung, Blüten- und Fruchtentwicklung, Seneszenz) einzelner Pflanzenarten bzw. ganzer Lebensgemeinschaften, die entlang der steilen Gradienten am Grabenrand wachsen, sind innerhalb von nur wenigen Kilometern Luftlinie um Wochen bis Monate verschoben.

## Konzept der phytogeographischen Regionen

Zur Beantwortung der Frage, wie dieses heterogene klimatische Muster die Vegetation bedingt, stellen wir die Pflanzenwelt Jordaniens zunächst in einen größeren Rahmen, bevor wir weiter ins Detail gehen.

Aufgrund seiner besonderen Lage treffen in Jordanien vier von einander deutlich abgrenzbare phytogeographische Regionen (auch „Florenregionen“ genannt) aufeinander. Diese wurden von Geobotanikern und Phytogeographen bereits im 19. Jahrhundert definiert und in die Literatur eingeführt (vgl. etwa BOISSIER 1867, GRISEBACH 1884, DRUDE 1890, RIKLI 1913 u. a.). Jedoch erst von EIG (1946), insbesondere aber von ZOHARY (1973) wurden die bestehenden Ansätze zusammengefasst und als Konzept zur Gliederung der Vegetation des Nahen und Mittleren Ostens in eine allgemein gültige Form gegossen.

### Die mediterrane Region

Zentrum des Anteils an diesem Großraum, der schon von GRISEBACH (1884) als eigenständige Region um den gesamten Mittelmeerraum charakterisiert wurde, ist der niederschlagsreiche Nordwesten Jorda-

niens, um die Städte Salt und Ajlun. Von dort strahlen mediterran geprägte Landschaften entlang der feuchteren Gebirgszüge – vornehmlich in deren Kammlagen und an den westwärts gerichteten Hängen – weit nach Süden aus, und finden ihre Grenze im Bereich von Petra, ihre östliche Grenze im Großraum Amman. Mit diesen mediterran geprägten Territorien innerhalb eines Niederschlagsregimes von rund 650 und 350 mm hat Jordanien den unmittelbaren Anschluss an die ostmediterrane Subregion. Der Mediterranbereich kann ganz allgemein und etwas vereinfacht mit dem Anbaugesamt der Olive, einer der seit alters her wichtigsten Nutzpflanzen der gesamten Region gleichgesetzt werden.

### Die irano-turanische Region

Mit abnehmender Niederschlagshöhe, unter ca. 350 mm, ändert sich das Landschaftsbild mehr oder weniger abrupt – je nach Seehöhe und Topographie, also je nach Steilheit des damit korrelierten Feuchtgradienten: mediterrane Gehölze treten rasch zurück, die sogenannte „xerische Baumgrenze“ ist erreicht. Soweit noch vorhanden, müssen Oliven- und Obstkulturen künstlich bewässert werden. Das zumindest im Frühling und Frühsommer noch einheitliche Grün der Vegetationsdecke löst sich mehr und mehr auf – das mediterrane Landschaftsmosaik weicht dem eintönigeren Bild einer mehr oder weniger offenen Steppenlandschaft.

Im Norden des Landes ziehen sich bei einem Niederschlagsregime von rund 200 mm karge Steppenlandschaften in einem breiten Gürtel gegen die Syrische Wüste. In Mittel- und SüdJordanien umgeben derartige Gebiete allseitig, jedoch relativ schmal das mediterrane Kerngebiet, eingemischt in Bereiche mit jährlichen Regenmengen zwischen ca. 350 und 100 mm.

Mit diesen hier zunächst nur grob skizzierten Landschaftsteilen hat Jordanien Anteil an der irano-turanischen Region. Schon BOISSIER führte diesen phytogeographischen Begriff in die Geobotanik ein. Umrissen wird damit der von typischer Steppenvegetation geprägte mächtige nordhemisphärische Trockenraum, der physiognomisch, floristisch und ökologisch in vielerlei Hinsicht eine

Einheit darstellt. Durch ihre kontinentale Lage ist die irano-turanische Region neben Sommertrockenheit auch durch relativ kalte Winter gekennzeichnet. In der breitesten Auslegung (vgl. ZOHARY 1973) umfasst diese Großregion die Wüste Gobi, die Mongolei, Tibet, die zentralasiatischen Steppengebiete um Aral- und Kaspisee, weite Teile des Iran und Afghanistans, den nördlichen Irak sowie Zentral- und Ost-Anatolien. Der Steppengürtel setzt sich dann an der Levante in einem schmalen Gürtel über Syrien und Palästina in die Sinai-Halbinsel fort. In Ägypten und Libyen, wo die Wüste direkt an das Mittelmeer grenzt, fehlen diese Lebensräume fast gänzlich, tauchen aber in den Atlasländern südlich des mediterranen Gürtels als „Mauretanische Steppengebiete“ wieder auf. Wie an einigen typischen Florenelementen erkennbar (Chenopodiaceen-Zwergsträucher, Gräser, Fabaceen), können letztendlich die heißen, kontinental getönten Trockenräume im Inneren Spaniens mit ihren nördlichsten Ausläufern im Ebrobecken als einzige europäische Anteile in den irano-turanischen Trockengürtel mit einbezogen werden! Mehrfach sind Versuche unternommen worden, Untergliederungen dieses riesigen Areals vorzunehmen. ZOHARY (1973) definiert die palästinensischen Anteile der Region als mesopotamische Florenprovinz innerhalb der ost-irano-turanischen Subregion (vgl. Abb. 1).

### Die saharo-arabische Region

Weite Teile Jordaniens, rund 80 % der Landesfläche, stellen den noch trockeneren Anschluss an die Steppengebiete dar. Die ökologischen Bedingungen sind in erster Linie durch niedrige Regenfälle geprägt, mit einem durchschnittlichen Jahresmittel von 100 mm und darunter. Das allgemeine Klimamuster entspricht indessen immer noch dem des Mittelmeerklimas, nur sind die Winter kürzer und milder, die Sommer noch viel heißer und trockener. In Jordanien gehören große Anteile des Südens, einschließlich des Wadi Rum, alle unteren Hangbereiche des Grabenbruchs (Wadi Araba, Bereich Totes Meer, Jordantal) sowie der gesamte Osten des Landes jenseits der 100 mm Isohyete der östlichen Subregion der saharo-arabischen Region an (ZOHARY 1973, vgl. Abb. 1).

Großflächig durchzieht der breite, pflanzenfeindliche, nordhemisphärische saharo-arabische Wüstengürtel – bereits von BOISSIER (1867) als „Région du Dattier“ charakterisiert – den afrikanischen Kontinent südlich der mauretanischen Steppen und erreicht an der großen Syrte direkt das Mittelmeer. Die Wüste setzt sich dann ostwärts fort und umfasst den Großteil der Halbinsel Sinai sowie weite Teile der arabischen Halbinsel und des mesopotamischen Tieflandes.

Die Vegetation ist insgesamt sehr stark aufgelockert, die Deckung beträgt manchmal nur wenige Prozent. Charakteristisch ist die Konzentration des Pflanzenwuchses auf lokal begünstigte Mikrohabitate („zusammengesogene Vegetation“, nach MONOD 1954 und WALTER 1964), etwa entlang von Wadis und Abzugsrinnen, in Senken, in denen sich Regenwasser aus einem größeren Umkreis sammelt, bzw. um Quellen (Oasen), also überall dort, wo der Vegetation mehr Wasser zur Verfügung steht, als der lokalen Regenmenge pro Flächeneinheit entspricht.

Als wichtigste Kulturpflanze des Wüstengürtels muss die Dattelpalme hervorgehoben werden. Der großen kulturhistorischen Bedeutung des Olivenbaumes rund um das Mittelmeer entspricht diejenige der Dattelpalme (*Phoenix dactylifera*) im saharo-arabischen Großraum. Als Pflanzenart, die es besonders liebt, wenn „die Füße im Wasser“ stehen, jedoch das „Haupt dem Feuer“ ausgesetzt ist, prägte die Dattelpalme und ihre vielfältige anthropogene Nutzung ganz entscheidend die nordafrikanischen und orientalischen Oasenkulturen. Die Grenzen ihres Areals umzeichnen sehr gut den gesamten saharo-arabischen Großraum (ZOHARY & HOPF 1994). Die Heimat der Dattelpalme wird im sudanischen Territorium Vorderasiens vermutet (ZOHARY 1973). Dafür sprechen die heute noch wild wachsenden Vorkommen an Quellaustritten entlang der steinigten Hänge im Gebiet des Toten Meeres und in anderen sudanisch geprägten heißen Wüstenbereichen im Mittleren Osten.

### Die sudanische Region

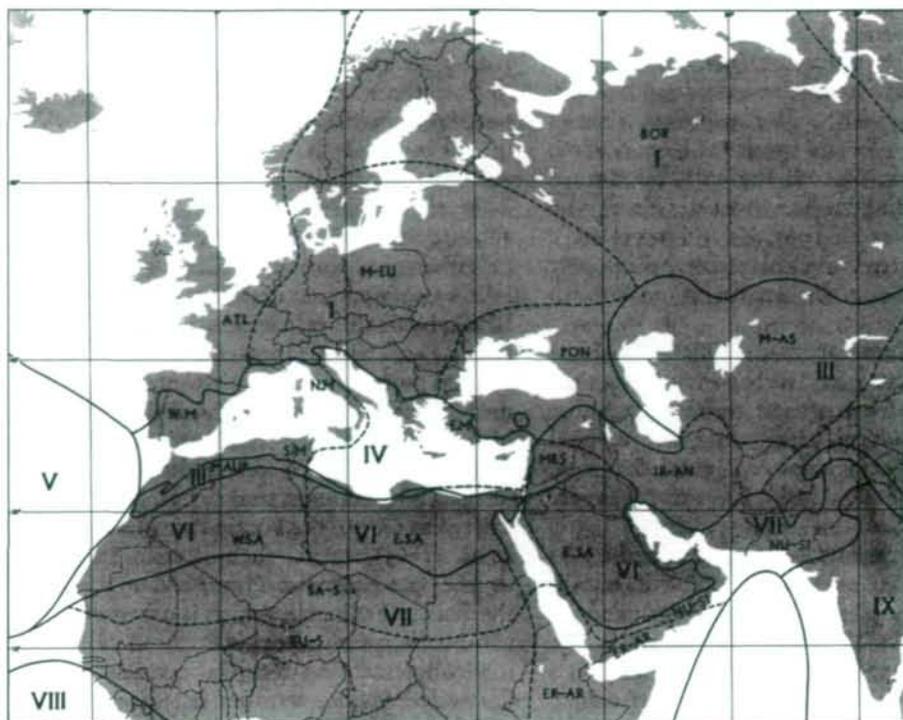
Der Hitzestau in der Depression des großen Grabenbruchs ist der Grund dafür, dass wärmeliebende tropische und subtropische

Floren- und Faunenelemente keilförmig weit nach Norden bis ins untere Jordantal vordringen konnten. Viele dieser Pflanzensippen sind auch in allen tiefgelegenen Wüstengebieten im Großraum um Aqaba weit verbreitet. Auffällige tropische Leitpflanzen sind Akazien (*Acacia raddiana*, *A. tortilis*) und *Calotropis procera*.

So wie die bereits genannten phytogeographischen Einheiten, wurde auch die sudanische Region bereits im 19. Jahrhundert als eigenständige Region charakterisiert (GRISEBACH 1884, DRUDE 1890). Als nördlichster Gürtel des paläotropischen Florenreiches durchzieht diese Region als breites Band zwischen Sahara und den feuchten äquatorialen Wald- bzw. Savannenzonen den afrikanischen Kontinent, umschließt die zentralen Wüsten der arabischen Halbinsel, zieht sich um den Persischen Golf und erreicht über den südlichen Iran schließlich die Trockengebiete Pakistans und Indiens (Wüste Thar). In grober Annäherung darf der Wendekreis des Krebses als Nordgrenze dieser Großregion angenommen werden. Somit vollzieht sich der Übergang zwischen Holarktis und Paläotropis in den Weiten der Sahara bzw. der arabischen Wüstenlandschaften. Entlang des Wadi Araba-Jordan-Grabens dringt die nubio-sindische Provinz der ost-sudanischen Subregion (ZOHARY 1973, vgl. Abb. 1) bis etwa zum 32° Breitengrad vor. Damit zählt die Levante zu den nördlichsten Gegenden auf der Erde, in denen paläotropische Sippen natürlich vorkommen.

Die Abgrenzung dieser Landschaften mit ihren Dorn-Offenwäldern als eigenständiges sudanisches Territorium ist durchaus gerechtfertigt. Dennoch überwiegen in den südlichsten Landesteilen sowie im Grabenbruch neben tropischen Sippen saharo-arabische Florenelemente. BAIERLE (1993) schlägt daher vor, für diese Gebiete den Begriff „sudanische Penetrationszone“ zu verwenden; als „sudanian penetration territory“ wird diese Bezeichnung im übrigen schon in den biogeographischen Übersichtskarten der „Flora Palaestina“ verwendet.

Abb. 1 gibt einen Überblick über die phytogeographische Situation des Großraumes (mit entsprechenden Anschlüssen). Es muss jedoch erwähnt werden, dass zur Ab-



grenzung dieser Regionen bzw. zu ihrer Untergliederung in Subregionen und fallweise noch kleinere Einheiten, den Provinzen, immer wieder z. T. kontroverielle Diskussionen geführt wurden (vgl. Zusammenfassung in ZOHARY 1973).

### Zuordnung der Flora zu den einzelnen phytogeographischen Territorien

Die phytogeographischen Regionen werden auch als „Florenregionen“ bezeichnet (FREY & LÖSCH 1998, BAIERLE 1993), wenn deren floristische Zusammensetzung im Blickpunkt des Interesses steht. Die Abgrenzung bestimmter geographischer (Groß)räume als phytogeographische Regionen stützt sich ja primär auf floristische Vergleiche, die gezeigt haben, dass in diesen Räumen zahlreiche Arten mit sehr ähnlichen Arealmustern zusammentreffen. In weiterer Folge werden die Anteile Jordaniens an den genannten Florenregionen als entsprechende „phytogeographische Territorien“ bezeichnet. Keines der phytogeographischen Territorien Jordaniens setzt sich nun ausschließlich aus Arten der namensgleichen Florenregion zusammen. Die Vegetation eines bestimmten Territoriums wird wohl von einer gewissen Zahl an monoregional verbreiteten Taxa aufgebaut, die

**Abb. 1:** Die für den Großraum des Mittleren Ostens relevanten pflanzengeographischen Regionen. **I euro-sibirische Region**, west-eurosibirische Subregion: ATL atlantische Provinz, BOR boreale Provinz, M-EU mitteleuropäische Provinz, PON pontische Provinz. **II sino-japanische Region**. **III irano-turanische Region**, west-irano-turanische Subregion: MAUR mauretanische Steppen-Provinz, IR-AN irano-anatolische Provinz, M-AS mittelasiatische Provinz; ost-irano-turanische Subregion: C-AS zentralasiatische Provinz. **IV mediterrane Region**, W.M westmed. Subregion, N.M nordmed. Teil, S.M südmed. Teil, E.M ostmed. Subregion. **V makaronesische Region**. **VI saharo-arabische Region**, W.SA west-saharo-arabische Subregion, E.SA ost-saharo-arabische Subregion. **VII sudanische Region**, westsudanische Subregion: SA-S sahelo-sudanische Provinz, EU-S eu-sudanische Provinz; ES ostsudanische Subregion: NU-SI nubio-sindische Provinz, ER-AR eritreo-arabische Provinz. **VIII guineo-kongolesische Region**. **IX indische Region**. **X malaysische Region** (aus ZOHARY 1973).

durchaus landschaftsbestimmend sein können (so wie *Quercus calliprinos* im Mittelmeer, *Artemisia herba-alba* in den Steppen, *Anabasis articulata* und *Haloxylon persicum* in den südlichen Wüsten, oder Akazien-Arten in der sudanischen Penetrationszone); in der Regel überwiegen jedoch bi- bzw. pluri-regionale Taxa. Diese Pflanzensippen haben zwar ihren Verbreitungsschwerpunkt in einer bestimmten Florenregion, strahlen aber dank ihres euröischen Verhaltens oft weit in die benachbarten phytogeographischen Regionen aus.

Die Arealgrößen der in Jordanien lebenden Pflanzenarten sind außerordentlich unterschiedlich: in jeder Region kommen sowohl kleinräumig verbreitete endemische Arten vor, als auch Sippen, deren Areal nahezu der gesamten Großregion entspricht, der diese Art angehört. Beispiele für derartige Großareale liefern vor allem Steppen- und Wüstenpflanzen: *Peganum harmala* und *Salsola vermiculata* reichen in ihrer Verbreitung von Zentralasien bis nach Spanien; *Eremobium aegyptiacum* und viele andere saharo-arabische Sippen schließen mit ihren Arealen den gesamten Wüstenraum vom Atlantik bis zum Persischen Golf ein! An mediterranen Arten gibt es eine Reihe von circummediterranen Sippen (z. B. *Cistus salviifolius*), insgesamt überwiegen aber doch ostmediterrane, z. T. nur an der Levante verbreitete Arten (z. B. *Quercus calliprinos*). Aus Platzgründen kann auf großräumige chorologische Details hier nicht näher eingegangen werden. Auf die Verbreitung wichtiger Sippen wird jedoch fallweise in anderen Zusammenhängen im Text Bezug genommen. Wohl aber seien einige allgemeine Bemerkungen zur territorialen Verbreitung wichtiger Florenelemente in Jordanien vorausgeschickt.

### Mediterrane Arten

In den anthropogen überprägten mediterranen Landschaften mit ihrem Gemisch aus mediterranen und irano-turanischen Florenelementen helfen uns aber charakteristische mediterrane Florenelemente gleichsam als „Leitarten“ sowie ganze Pflanzengesellschaften bei der Abschätzung ihrer phytogeographischen Zugehörigkeit: *Quercus calliprinos*, *Pistacia palaestina*, *Pinus halepensis*, *Calycotome villosa*, *Arbutus andrach-*

*ne*, *Cistus salviifolius* auf den verbliebenen geschlossenen mediterranen Waldflächen oder deren Degradationsstadien, *Sarcopoterium spinosum* oder der rot leuchtende *Ranunculus asiaticus* auf Weideflächen, *Euphorbia hierosolymitana* oder die cremefarbene *Salvia dominica* – oft vergesellschaftet mit *Ballota undulata* – in der Halbsteppe und auf Felsengarriguen, die goldgelben *Chrysanthemum*-Arten *Ch. coronarium* und *Ch. segetum* sowie der überall vorhandene und auch in Steppengebiete weit ausstrahlende gelbe Kreuzblütler *Hirschfeldia incana* auf Brachen und an Äckerrändern, oder *Asphodelus aestivus* auf Intensivweiden.

Weitere auffällige Pflanzenarten, die im wesentlichen auch auf die mediterranen Territorien in Jordanien beschränkt bleiben, oder zumindest hier ihr Massenvorkommen haben, sind u. a.: *Rumex bucephalophorus*, *Silene*-Arten (*S. aegyptiaca*, *S. colorata*, *S. damascena*), *Fumaria capreolata*, *Raphanus rostratum*, zahlreiche Fabaceen wie *Hymenocarpus circinnatus*, *Lathyrus*-Arten (*L. hierosolymitanus*, *L. pseudocicera*), *Medicago*-Arten (*M. rotata*, *M. trunculata*), *Trifolium*-Arten (*T. campestre*, *T. clusii*, *T. clypeatum*, *T. dasyurum*, *T. purpureum*, *T. tomentosum*, *T. scabrum*, *T. stellatum*), *Vicia*-Arten (*V. palaestina*, *V. peregrina*), *Scorpiurus muricatus*; weitere typische mediterrane Sippen sind das großblütige blaue *Erodium gruinum*, *Euphorbia hierosolymitana*, *Ainsworthia trachycarpa*, *Eryngium*-Arten, *Lagoecia cuminoides*, *Orlaya daucooides*, *Cyclamen persicum*, *Styrax officinalis*, *Alkanna tinctoria*, *Echium judaeum*, *Ajuga reptans*, *Majorana syriaca*, einige *Phlomis*-Arten, *Salvia horminum*, *Prasium majus*, einige Disteln, v. a. *Carlina*-Arten, *Notobasis syriaca*, *Silybum marianum*, und andere Asteraceen: *Crepis*-Arten, *Pallenis spinosa*, *Rhagadiolus stellatus*, *Smilax aspera*, und schließlich auch charakteristische Gräser wie *Briza maxima*, *Lagurus ovatus*, einige *Aegilops*-Arten u. a.

Einige der bekannten circummediterran verbreiteten Arten wie *Cercis siliquastrum*, *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus alaternus*, *Myrtus communis*, *Phillyrea media*, *Lavandula stoechas*, *Viburnum tinus* und zahlreiche krautige Sippen gibt es zwar noch in Israel, fanden aber am Grabenbruch ihre östliche Arealgrenze und fehlen auf jordanischem Staatsgebiet.

## Mediterran / irano-turanische Arten

Bei Betrachtung der biregionalen Arten Jordaniens fällt die große Anzahl an sowohl mediterran als auch irano-turanisch verbreiteten Sippen auf. Alle Lebensformen, insbesondere die Annuellen, und alle größeren systematischen Kategorien sind betroffen:

*Quercus ihaburensis* und *Qu. bissieri* (mediterran, mit Tendenzen in den irano-turanischen Bereich), *Silene*-Arten (*S. coniflora*, *S. conoidea*, *S. longipetala*), *Adonis*-Arten, *Delphinium peregrinum*, *Ranunculus millefolius*, *Hypocoum*-Arten, *Biscutella didyma*, *Diploaxis eruroides*, *Eruca sativa*, *Fibigia clypeata*, *Isatis lusitanica*, *Neslia apiculata*, *Lens orientalis*, *Medicago orbicularis* und *M. polymorpha*, *Pyrus syriaca*, *Crataegus aronia*, *Erodium malacoides* und *E. moschatum*, *Malva parviflora*, *Torilis*-Arten, *Asterolinon linumstellatum*, *Anchusa strigosa*, *Cynoglossum creticum*, *Eremostachys laciniata*, *Marrubium vulgare*, *Micromeria myrtifolia*, *Onopordum palaestinum*, *Salvia palaestina* und *S. samuelsenii*, *Ziziphora capitata*, *Scrophularia xanthoglossa*, *Verbascum sinuatum*, *Acanthus syriacus*, *Valerianella vesicaria*, *Calendula arvensis*, *Centaurea*-Arten, *Lactuca tuberosa*, *Phagnalon rupestre*, *Urospermum picroides*, *Asphodeline lutea*, *Muscari commutatum*, *Ornithogalum*-Arten, *Gladiolus italicus*, *Gynandrisis sisyrrinchium*, *Bromus*- und *Hordeum*-Arten, *Crithopsis delileana*.

Die Herkunft vieler dieser Sippen ist aufgrund ihrer ökologischen Ansprüche wohl in der irano-turanischen Steppe zu suchen. Entlang der offenen Übergangslbensräume in den mediterranen Randlagen gelang jedoch, insbesondere dort, wo der Mensch mit Weiden und Ackerland steppenanaloge Lebensräume schuf, allmählich auch die Eroberung des klimatisch günstigeren Mittelmeerraumes. Zusätzlich ist zu bedenken, dass dabei selektiv solche Arten gefördert wurden, die sich durch gewisse Eigenschaften (Unbekömmlichkeit oder Giftigkeit, Wehrhaftigkeit, hohe Regenerationsfähigkeit etc.) den anthropogenen Störfaktoren besser widersetzen konnten.

## Irano-turanische Arten

Auch typische Leitarten der irano-turanischen Steppenregion, wie *Artemisia herba-alba* und *Noaea mucronata* treten im medi-

terranen Randbereich in den lokalen Pflanzengesellschaften auf; ebenso *Pistacia atlantica*. Das Auftauchen der genannten Arten in der Vegetation zeigt jedenfalls an, dass man die zentralen Bereiche des mediterranen Territoriums verlassen hat und sich dem Randbereich des irano-turanischen Territoriums nähert. Beispiele für monoregional verbreitete Steppensippen sind auffällige *Astragalus*-Arten (*A. spinosus*, *A. cretaceus*), die Sträucher *Colutea istria* und *Rhus tripartita*, *Helianthemum vesicarium* (lila blühend), *Salvia spinosa* und *S. syriaca*, *Centaurea damascena* und *C. eryngioides*, die stattliche Distel *Gundelia tournefortii*, *Ixiolirion tataricum*, die wunderschönen dunklen *Iris*-Arten (*Iris nigricans*, *I. atrofusca*, *I. petrana*) einige Steppengräser (*Boissiera squarrosa*, *Stipa barbata*, *S. parviflora*), *Carex pachystylis* u. a. Die irano-turanische Florenregion beherbergt aber auch einige charakteristische Arten, die unter bestimmten, vor allem anthropogen gestörten Standortbedingungen weit in mediterrane Pflanzengesellschaften eindringen können, wie z. B. *Astragalus bethlehemicus*, den man oft auf Weideflächen in höheren Lagen finden kann.

In einigen markanten Fällen erscheint die Zuordnung widersprüchlich: So kommt *Haloxylon persicum* ausschließlich auf Sandflächen im Wadi Rum bzw. Wadi Araba vor – also in Kerngebieten des saharo-arabischen Territoriums Jordaniens und in der sudanischen Penetrationszone. Der stattliche Chenopodiaceen-Kleinbaum ist aber hinsichtlich seines großflächigen, bis in die zentralasiatischen Steppen reichenden Areals eindeutig irano-turanischer Herkunft (ZOHARY 1973, KARIM & QURAAN 1988, DANIN & ORSHAN 1998). Analoges gilt für die sandliebende Wüstenpflanze *Calligonum comosum*. Der Grund dieser Diskrepanz liegt offensichtlich in der speziellen Vorliebe dieser beiden Arten für Sand-Lebensräume.

Die irano-turanische Region gilt als Entstehungs- und Ausbreitungszentrum zahlreicher (trockentoleranter) Sippen: Musterbeispiel ist die Gattung *Astragalus*, mit ca. 1000 auf den Steppengroßraum beschränkten, also endemischen Sippen. Weitere zentrale Gattungen in der Großregion sind *Centaurea* mit ca. 200 und *Cousinia* mit ca. 170 Arten; als dominierende Lebensform haben

sich Chamaephyten (Zwergsträucher) durchgesetzt, hier sind vor allem die Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae) mit zahlreichen Gattungen und Arten (*Hammada*, *Noaea*, *Halogeton*, *Salsola* u. a.), sowie Asteraeen (*Achillea*, *Artemisia* etc.) zu erwähnen. Insgesamt gesehen ist der Steppengürtel eine eigene floren genetische Region, in der neben den genannten eine große Zahl weiterer typischer „Steppentaxa“ entstanden sind bzw. sich evolutiv differenziert haben. Die Region gilt als die florenreichste in der gesamten Holarktis in Bezug auf nicht baumförmige Xerophyten!

### Irano-turanisch / saharo-arabische Arten

Interessant ist auch ein Blick auf die zahlreichen biregionalen Arten auf irano-turanischen und saharo-arabischen Territorien. Hier stehen für Pflanzensippen gegenläufige Wanderwege und Einnischungen offen: einerseits können Steppenarten über entsprechend lokal begünstigte Korridore (etwa Wadis oder feuchtere Höhenzüge) in Wüsten einwandern und sich oft auch nur kleinräumig in Gunstlagen etablieren. Wenn sich andererseits durch fortschreitende Überweidung und Übernutzung, begleitet von Erosionsprozessen und Bodenabtragungen, Steppenlandschaften mit ursprünglich noch weitgehend geschlossener Vegetation in wüstenhafte und offene Standortkomplexe umwandeln, finden hier auch Wüstensippen ideale Lebensbedingungen, sofern die Temperaturen im Winter nicht zu tief abfallen.

Beispiele für biregional verbreitete Sippen sind *Atriplex*-Arten, *Hammada scoparia*, *Erucaria boveana*, *Malcolmia africana*, *Astragalus tribuloides*, *Peganum harmala*, *Anchusa milleri*, *Arnebia*-Arten, *Lappula spinocarpos*, *Kickxia aegyptiaca*, der Vollscharotzer *Cistanche tubulosa*, *Plantago*-Arten (*Pl. notata*, *Pl. ovata*), *Filago desertorum*, *Koelipinia linearis*, *Onopordum alexandrinum*, *Aristida coerulea*, *Schismus arabicus*, *Stipa capensis*, *Stipagrostis plumosa* u. a.

### Saharo-arabische Arten

Auf dem saharo-arabischen Territorium, das flächenmäßig den größten Anteil von Jordanien einnimmt, leben eine ganze Reihe charakteristischer Arten: *Calligonum co-*

*mosum*, *Aizoon hispanicum*, *Gymnocarpus decandrum*, *Paronychia arabica*, *Pteranthus dichotomus*, *Sclerocephalus arabicus*, *Silene arabica* und *S. villosa*, *Anabasis articulata*, *Halogeton alopecuroides*, *Haloxylon persicum*, *Salsola tetrandra*, *Suaeda*-Arten, *Traganum nudatum*, *Anastatica hierochuntica*, *Diploaxis harra*, *Eremobium aegyptiacum*, *Matthiola livida*, *Schimpera arabica*, *Zilla spinosa*, *Reseda*-Arten (*R. decursiva*, *R. muricata*, *R. arabica*), *Neurada procumbens*, *Retama raetam*, *Trigonella arabica* und *Tr. stellata*, *Erodium glaucophyllum*, *Fagonia glutinosa* und *F. mollis*, *Zygophyllum album* und *Z. dumosum*, *Haplophyllum tuberculatum*, *Helianthemum kahiricum*, *Tamarix*-Arten, *Pituranthos*-Arten, *Limonium pruinatum*, *Gomphocarpus sinicus*, *Echiochilon fruticosum*, *Heliotropium arabinense*, *Moltkiopsis ciliata*, *Trichodesma africana*, *Salvia aegyptiaca*, *Stachys aegyptiaca*, *Kickxia acerbianca* und *K. floribunda*, *Scrophularia deserti*, der Wüstenkürbis *Citrullus colocynthis*, *Aaronsohnia factorovskyi*, *Asteriscus graveolens*, *Atractylis*-Arten, *Centaurea aegyptiaca*, *Gymnarrhena micrantha*, *Iflogia spicata*, *Launaea*-Arten (*L. angustifolia*, *L. mucronata*, *L. spinosa*), die einjährigen *Asphodelus*-Arten *A. refractus* und *A. viscidulus*, *Dipcadi erythraeum*, *Pancreatium sickenbergeri*, *Stipagrostis*-Arten u. a.

Im Vergleich zur Größe der Wüstenflächen in Palästina ist die Gesamtzahl der typischen saharo-arabischen Sippen in Jordanien und Israel mit insgesamt nur etwa 300 Arten gering. Diese relative Artenarmut gilt generell für die gesamte saharo-arabische Großregion, die im Gegensatz zu den Nachbarregionen als weniger eigenständige Region betrachtet wird. Eine Analyse vorkommender Taxa quer durch den gesamten Großraum ergibt, dass es sich dabei eigentlich „nur“ um ein Sammelbecken von Trockenspezialisten handelt, die aus den angrenzenden Regionen in den sich erdgeschichtlich relativ spät entwickelnden saharo-arabischen Trockengürtel zwischen Urmittelmeer (Tethys) und den feuchten afrikanischen Tropen vordringen konnten (ZOHARY 1962, QUEZEL 1978). Beispiele für mediterrane Gattungen, die saharo-arabisch verbreitete Arten hervorgebracht haben, sind: *Paronychia*, *Silene*, *Matthiola*, *Lotus*, *Medicago*, *Ononis*, *Erodium*, *Thymus*, *Anthemis*, *Picris*, *Asphodelus* u. a.; als Steppengat-

tungen gelten *Calligonum*, zahlreiche Chenopodiaceen-Gattungen, wie *Anabasis*, *Haloxylon*, *Salsola* und *Suaeda*, *Astragalus*, *Trigonella*, *Tamarix*, *Heliotropium*, *Carthamus*, *Echinops*, *Onopordon*; einige markante Beispiele für Gattungen sudanischen Ursprungs sind *Capparis*, *Cleome*, *Caralluma*, *Gomphocarpus*, *Trichodesma*, *Iphiaea*, *Pulicaria*, *Varthemia*. Mit einigen Mittagsblumengewächsen (Aizoaceae: Gattungen *Aizoon* und *Mesembryanthemum*), *Notoceras*, *Caylusea hexagyna*, *Neurada procumbens*, *Citrullus colocynthis*, *Ifloga*, *Aristida*-Arten u. a. treten noch afrikanische Abkömmlinge hinzu. Dennoch gibt es auch autochthone Sippen wie *Sclerocephalus arabicus*, *Pteranthus dichotomus*, *Gymnocarpus decandrum*, viele z. T. monobzw. oligotypische Brassicaceen (*Anastatica hierochuntica*, *Savignya*, *Zilla*), *Retama*, einige Zygophyllaceen (*Nitraria*, *Zygophyllum*-Arten), *Gymnarrhena micrantha*, einige wenige Geophyten, z. B. *Dipcadi erythraeum*.

### Saharo-arabisch / sudanische Arten

Es gibt zahlreiche Sippen mit biregionaler Verbreitung im saharo-arabischen und sudanischen Territorium, u. a. sind zu nennen: *Forsskaolea tenacissima*, *Caylusea hexagyna*, *Erodium bryoniifolium*, *Monsonia nivea*, *Lavandula*-Arten (*L. pubescens*, *L. coronopifolia*), *Lycium shawii*, *Blepharis ciliaris*, *Asteropterus leyseroides*, *Pulicaria crista* und *P. desertorum*, *Panicum turgidum*, *Stipagrostis*, und andere Grasarten, die mitunter pluriregional verbreitet sind und bis in das mediterrane Territorium vorstoßen (z. B. *Desmostachya bipinnata*, *Hyparrhenia hirta*, *Pennisetum asperifolium*).

### Sudanische Arten

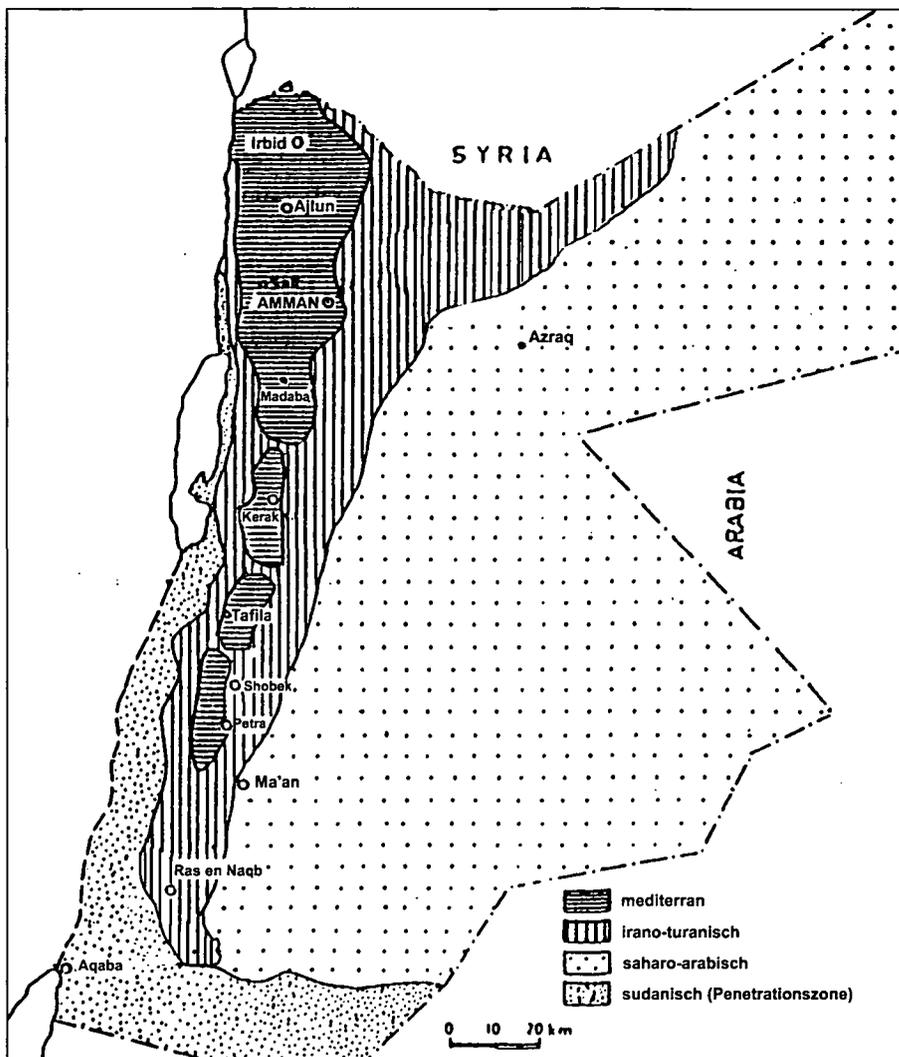
Die typischen sudanischen Elemente – insgesamt handelt es sich dabei um ca. 60 Arten (ZOHARY 1962) – bleiben im gesamten süd-jordanischen Wüstengebiet weitgehend auf die trockensten und heißesten Bereiche beschränkt. Neben den drei Akazien (*Acacia gerrardii*, *A. raddiana* und *A. tortilis*) sind die folgenden Arten besonders typische sudanische Florenelemente: die Baumarten *Maerua crassifolia*, *Moringa peregrina* (Moringaceae, mit nur einer einzigen Gattung als Bindeglied zwischen Capparaceen und Leguminosen), *Balanites aegyptiaca*, *Salvadora persica*, *Ziziphus spina-christi*, der Kleinbaum *Calotropis procera*, sowie die Sträucher

*Capparis cartilaginea*, *Ochradenus baccatus*, *Indigofera articulata* und *Tephrosia apollinea*. Weitere Beispiele sind der auf den Akazien häufig anzutreffende Xylemschmarotzer *Loranthus acaciae*, sowie *Aizoon canariense*, *Mesembryanthemum forsskalii*, *Cleome droserifolia*, *Farsetia aegyptiaca*, *Morettia*-Arten, *Oligomeris linifolia*, *Crotalaria aegyptiaca*, *Zygophyllum simplex*, *Andrachne aspera*, *Abutilon fruticosum*, *Glossonema boveanum*, *Pergularia tomentosa*, *Periploca aphylla* u. a.

### Pluriregional verbreitete Arten (azonale Arten)

Pluriregional verbreitete Taxa, nicht selten mit Großarealen, die von Eurosibirien bis in die Tropen reichen können (eurosibirischer bzw. boreal-tropischer Arealtypus), sind so stark an bestimmte Standortmerkmale gebunden (gewisse Substrattypen, Wassereinfluss, Salzeinfluss, anthropogene Überprägung), dass die Wirkung des Großklimas für ihre Verbreitung nur eine untergeordnete Rolle spielt. Eine Reihe von derartig azonale verbreiteten Arten kommen in zumindest drei phytogeographischen Territorien vor, sofern lokal die Standortbedingungen geeignet sind und sofern diese aufgrund ihrer historischen Arealodynamik oder dank effektiver Ausbreitungsmechanismen dorthin gelangen konnten. Als Beispiele hierfür seien genannt: Chasmophyten wie *Ceterach officinarum*, *Capparis spinosa*, *Hyoscyamus aureus*, *Globularia arabica* und *Varthemia*-Arten, sandliebende Arten wie *Cynodon dactylon* und *Retama raetam*, an permanent (luft)feuchte oder nasse Standorte gebundene Pflanzenarten wie *Adiantum capillus-veneris*, *Nerium oleander*, *Nasturtium officinale*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Phragmites australis*, *Eleocharis palustris*, *Schoenus nigricans*, Halophyten (Salzpflanzen), z. B. *Aeluropus litoralis*, *Juncus*-Arten, *Atriplex*- und *Suaeda*-Arten, *Salicornia* sp., *Tamarix*-Arten, *Samolus valerandi*, *Cressa cretica*.

Besonders zu erwähnen sind innerhalb dieser Gruppe pluriregionaler Arten die zahlreichen Segetal- und Ruderalpflanzen, die uns anzeigen, dass viele der uns geläufigen „heimischen“ synanthrop geförderten Arten, insbesondere Kreuzblütler, aus den mediterranen oder – was als noch wahrscheinlicher angenommen wird – aus den irano-turanischen Lebensräumen des Vorde-



**Abb. 2:** Grober Verlauf der phytogeographischen Regionen in Jordanien nach AL-EISAWI 1996, verändert (südliche mediterrane Bereiche nach BAIERLE 1993, Steppenbereich im Norden nach POORE & ROBERTSON 1963).

ren Orients stammen; als Beispiele seien genannt: *Stellaria media*, *Chenopodium*-Arten (*Ch. album*, *Ch. murale*, *Ch. vulvaria*), *Ranunculus arvensis*, *Capsella bursa-pastoris*, *Cardaria draba*, *Descurainia sophia*, *Erophila verna*, *Raphanus raphanistrum*, *Sinapis alba*, *Sisymbrium officinale*, *Thlaspi perfoliatum*, *Reseda luteola*, *Erodium cicutarium*, *Mercurialis annua*, *Euphorbia peplus*, *Convolvulus arvensis*, *Solanum luteum*, *Sherardia arvensis*, *Lactuca serriola*, *Sonchus oleraceus*. Erwähnenswert ist noch die allen Mediterranreisenden geläufige giftige Meerzwiebel, *Urginea maritima*, deren mediterrane Heimat allgemein angenommen wird, und die auf Grund ihrer hohen Trockentoleranz weit in die irano-turanischen und saharo-arabischen Territorien vordringt, Massenbestände jedoch vorzugsweise an extrem gestörten oder überweideten Stellen entwickelt. Pluriregional verbreitet sind auch zahlreiche Gräser zumeist tropischen Ursprungs, die insbesondere an

gestörten Stellen bis in den Mediterranraum vordringen können; Beispiele hierfür sind *Cynodon dactylon*, *Diplachne fusca*, *Hyparrhenia hirta*, *Imperata cylindrica*, *Paspalum dilatatum*, *Pennisetum asperifolium*, *Polypogon monspeliensis*.

### Vikariierende Arten

Schließlich sei noch das Phänomen der regionalen Vikarianz erwähnt: nächst verwandte Sippen kommen jeweils ausschließlich in bestimmten phytogeographischen Territorien vor, die nicht unbedingt benachbart zu sein brauchen, wie einige Beispiele mediterran-saharo-arabischer Vikarianz zeigen (erstgenannte Art ist auf den Mediterranraum, zweitgenannte auf den Wüstenraum beschränkt): *Reseda alba* – *R. decursiva*; *Erodium moschatum* – *E. deserti*, *Teucrium polium* – *T. leucocladum*, *Calendula arvensis* – *C. tripterocarpa*. Mediterran-irano-turanische Vikarianz ist evident bei folgenden Sippenpaaren: *Erucaria hispanica* – *E. boveana*, *Poa bulbosa* – *Poa eigii*, *Crepis sancta* ssp. *sancta* – *C. sancta* ssp. *obovata*. Seltene triregionale Vikarianz kann bei *Caralluma*-Arten beobachtet werden: *C. europaea* (mediterran), *C. aaronis* (irano-turanisch) und *C. sinaica* (saharo-arabisch); auch jeweils nahe verwandte *Centaurea*- und *Astragalus*-Arten folgen diesem Verbreitungsmuster. Insgesamt wirkt das Phänomen der regionalen Vikarianz eine ganze Reihe interessanter florenge-schichtlicher, chorologischer, genetischer und ökophysiologischer Fragen auf, die weitgehend unbearbeitet sind (vgl. ZOHARY 1962).

### Repräsentanz der verschiedenen Florenelemente in Palästina

Zur Repräsentanz der einzelnen Florenelemente – allerdings für den Großraum Israel und Jordanien zusammen – gibt ZOHARY (1973) folgende Zahlen an: mediterran 38,3 %, irano-turanisch 13,8 %, saharo-arabisch 13,3 %, sudanisch 0,9 %, mediterran-irano-turanisch 16,5 %, mediterran-saharo-arabisch 0,6 %, irano-turanisch-saharo-arabisch 1,4 %, sudanisch-saharo-arabisch 0,9 %. Der Rest von 14,3 % entfällt auf pluriregionale Pflanzensippen anderer Herkunft (euro-sibirisch, boreal-tropischem, tropisch-afrikanisch, südafrikanisch, adventiv amerikanisch).

## Zum Problem der Abgrenzung der einzelnen phytogeographischen Territorien in Jordanien

Die Vegetation weiter Landesteile Jordaniens lässt sich einigermaßen gut den erwähnten vier großen pflanzengeographischen Regionen zuordnen (s. Abb. 2). Dagegen gibt es zum Teil erhebliche Schwierigkeiten, wenn die Grenzen im Feinbereich definiert werden: Aufgrund der komplexen geomorphologischen und klimatischen Situation (extrem zerklüftetes Gebirgsrelief am Steilabbruch zum Grabensystem mit großen Höhenunterschieden auf engem Raum, tief eingeschnittene Wadisysteme, mannigfaltige Wind- und Regenschatten-Wirkungen, Plateaus und Hügel land auf unterschiedlichem Meeresniveau, Depression mit Hitzestau, unterschiedlichste Substrate etc.) sind manche Landesteile nicht eindeutig einer der genannten Großregion zuzuordnen.

### Gebiete mit phytogeographischen Verzahnungen

#### Randgebirge:

Entlang des südlichen Höhenrückens des Randgebirges ziehen sich Mischlandschaften hin, in denen trotz ausreichender Niederschläge mediterrane Elemente infolge Winterkälte zurückweichen und sich mit kalteadaptierten kontinentalen Steppenelementen mischen. Manche Vegetationseinheiten, die durch Arten mit großer ökologischer Amplitude bzw. mit Fraßschutz Eigenschaften geprägt sind (z. B. von *Artemisia herba-alba*- oder *Noaea mucronata* dominierte Gesellschaften), erfuhren dabei eine weitere sekundäre Ausdehnung ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes und stellen heute offensichtlich Dauerstadien in verschiedensten progressiven oder regressiven Sukzessionsreihen dar (BAIERLE 1993). Die weiter oben angeführten „Leitarten“ sind sehr hilfreich, wenn wir uns zumindest grob phytogeographisch oder phytocoenologisch in der Landschaft orientieren wollen.

Besonders hervorzuheben ist in diesem Zusammenhang der gesamte südliche Teil des Randgebirges (zwischen At Tafila und Ras en Naqb), wo sich wie in einem biogeo-

graphischen Brennpunkt alle vier Großregionen auf engstem Raum treffen. So stellt schon GRISEBACH (1884) in seiner „Vegetation der Erde“ – allerdings für den spiegelbildlichen Teil jenseits des Grabenbruchs auf israelischem Gebiet – fest: „Einige Stunden südlich von Hebron, 31° 30' N.B. liegt der merkwürdige Wendepunkt, wo drei Vegetationsgebiete aneinander stoßen, wo die immergrünen Eichen Palästinas aufhören und die Wadis des steinigen Arabiens beginnen und ostwärts über das eingesenkte Jordantal hinaus sich Wüste und Steppe begegnen“. Es ist daher nicht verwunderlich, dass dieses Gebiet als „hot spot“ biologischer Diversität bis heute seine große Anziehungskraft auf Wissenschaftler behalten hat und im Vergleich zu anderen Gebieten Jordaniens sehr gut untersucht ist (KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993).

#### Die südliche Wüste:

Die Wüstengebiete tieferer Lagen südlich des Steilabfalls bei Ras en Naqb und des Jebel al Batra' sind weitere Beispiele für relativ artenreiche Misch-Lebensräume mit saharo-arabischen und sudanischen Florenelementen. In den höheren Lagen (Bereich Ras en Naqb, Gebirge im Wadi Rum) treten noch irano-turanische Sippen hinzu; auch letzte mediterrane Außenposten können sich auf den Wadi Rum-Bergen halten, etwa *Juniperus phoenicea* (in Klufsystemen; vgl. BARSOTTI & CAVALLI 1989), *Ononis natrix* oder *Teucrium polium*. Im unteren Hangfußbereich der Gebirge östlich von Aqaba und entlang des gesamten Grabenbruchs mischen sich auf Grund der unruhigen und kleinräumig zerklüfteten Topographie des Geländes saharo-arabische und sudanische Florenelemente und Vegetationseinheiten. In den tiefsten Tallagen des Wadi Araba kommt auch dem unterschiedlichen Substrat ein Einfluss auf die Verteilung einzelner phytogeographischer Vegetationseinheiten zu. Großflächige Sande sind eher Lebensraum für saharo-arabischen Arten, während auf grobkörnigen Schotterfächern und Schwemmflächen sudanische Elemente, besonders Gehölzarten (Akazien, *Ziziphus spina-christi*, *Balanites aegyptiaca*, *Mearna crassifolia*) – zumindest physiognomisch – dominieren.

### Ostjordanien:

In der breiten Übergangszone zwischen Steppen und saharo-arabisch geprägten Bereichen der syrischen Wüste gibt es entlang der großen, flach nach Osten auslaufenden Wadis unter lokal günstigen hydrologischen Bedingungen besonders artenreiche Mischbestände von Steppen- und Wüstenpflanzen. Zum Beispiel kann sich im Wadi Butm, *Pistacia atlantica* viele Kilometer weit in die Wüste hinausziehen und einen extrazonalen offenen Steppen-Galeriewald mit irano-turanischen aber auch saharo-arabischen Begleitpflanzen aufbauen.

In Jordanien gibt es also viele Landschaftsbereiche, in denen unterschiedliche Ökosystemtypen unmittelbar aneinandergrenzen und sich mosaikhafte durchdringen. Derartige Verzahnungsbereiche bzw. Übergangszonen (Ökotone bzw. Ökoklinen) gelten als Bereiche erhöhter Biodiversität (ODUM 1999, NENTWICH et al. 2004), da Organismen der angrenzenden Lebensräume und bisweilen auch zusätzlich noch typische „Ökoton-Arten“ zusammen auftreten. Insgesamt führen die Randeffekte zu größerer Mannigfaltigkeit: Durch das gemeinsame Wirken der Umweltfaktoren der Nachbarzonen entsteht ein äußerst diverser Lebensraum mit möglichen Synergien und neuen ökologischen Nischen. Die Überprüfung dieses theoretischen Ansatzes und konkreten ökologischen Fragen in diesen Übergangsräumen wäre durchaus lohnenswert.

Die biogeographische Zuordnung von Vegetationseinheiten wird durch die starke anthropogene Überprägung des Landes erschwert. Wir befinden uns entlang des Randgebirges auf dem westlichen Bogen des „Fruchtbaren Halbmondes“, entlang dem vor rund 10.000 Jahren weltweit die ersten Formen der Landwirtschaft entwickelt wurden. Folge dieser „neolithischen Revolution“ war die zunehmend intensive Nutzung der natürlichen Ressourcen durch eine rasch wachsende Bevölkerung, sodass die Einflussnahme auf die Landschaft zunahm und bis heute anhält. Die verschiedenen Nutzungsformen wie Ackerbau, großräumige extensive Beweidung, Holzeinschlag etc. veränderten die Landschaft bleibend und waren

zwangsläufig mit der Herausbildung von Vegetationseinheiten verbunden, in denen Arten mit bestimmten Eigenschaften selektiv gefördert wurden. Dabei kam es auch zu weiträumigen „Grenzüberschreitungen“ von Arten aus benachbarten Florenregionen. Vor allem aber änderte sich im Zuge der immer intensiveren menschlichen Landnutzung auch die Physiognomie der Landschaft dramatisch: mediterrane Wälder und Gebüsche (Macchien) wurden zu Steppen, ehemalige weitgehend geschlossene Steppen wurden zu Halbwüsten und Wüsten, und letztere verödeten. Aus einem rein physiognomischen Blickwinkel verschoben sich gleichsam die biogeographischen Gürtel in Richtung Mittelmeer, und zahlreiche Sippen folgten den sich verändernden Grenzverläufen.

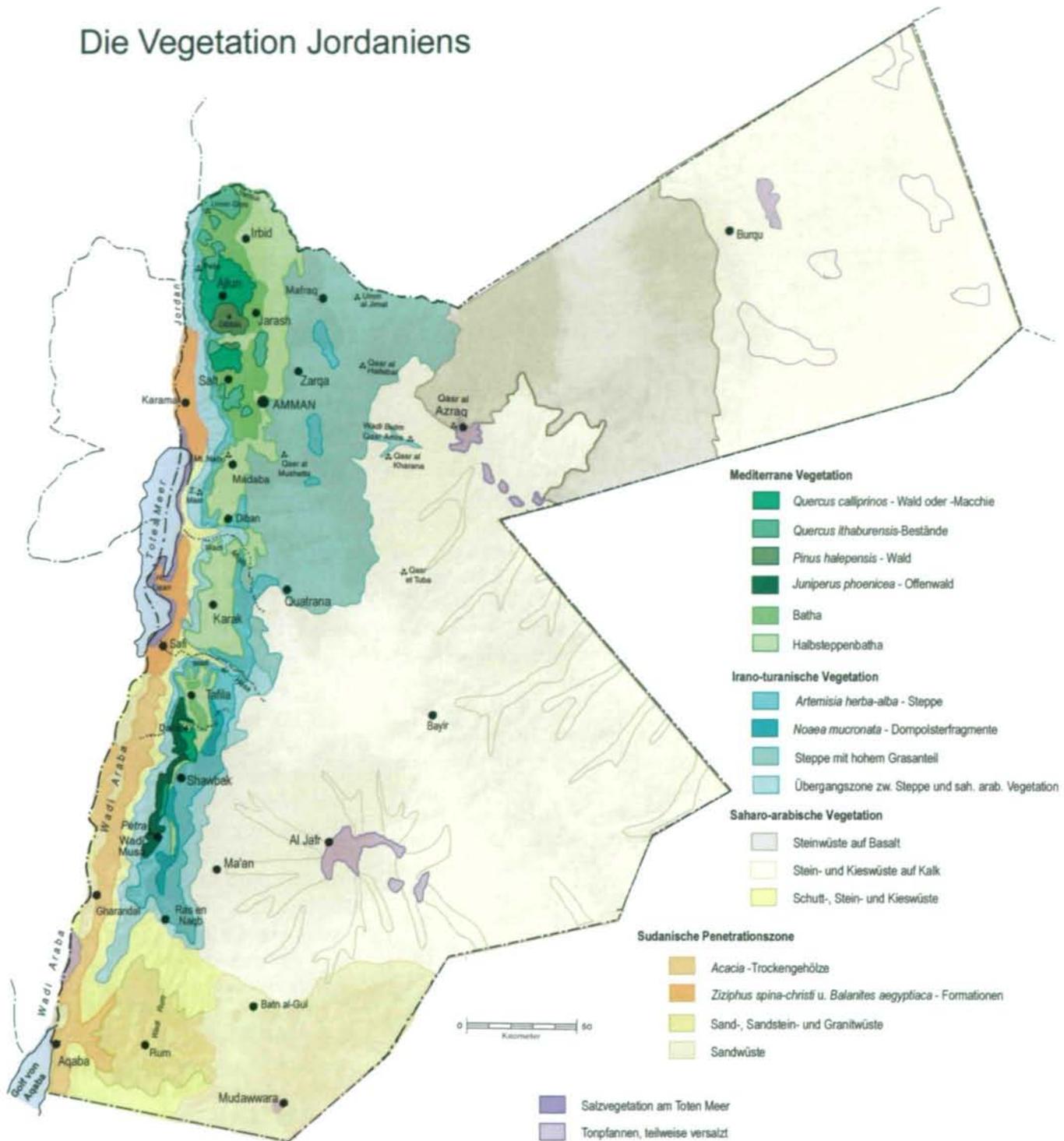
Im folgenden wird versucht, die wichtigsten Vegetationseinheiten Jordaniens zu beschreiben, wobei die einzelnen biogeographischen Zonen als Orientierungshilfe dienen. Die Vegetationskarte (Abb. 3) vermittelt einen groben Überblick über die Gesamtsituation in Jordanien. Aufgrund der oben aufgeführten zahlreichen komplexen Übergangssituationen sowie starken anthropozoogenen Überprägung stößt eine systematische Charakterisierung der Vegetation auf der Basis eindeutiger, phytocoenologisch gut abgrenzbarer Vegetationseinheiten auf große Schwierigkeiten (BAIERLE 1993). Die Darstellung der Vegetation Jordaniens konzentriert sich daher eher auf physiognomische Aspekte der Vegetation und auf charakteristische Pflanzenbestände mit ihren typischen Lebensformen und phytogeographischen „Leitarten“. Pflanzensoziologische Hinweise bleiben auf gut beschriebene und besonders typische Pflanzengesellschaften beschränkt. Auf übergeordnete syntaxonomische Zusammenhänge wird nur ausnahmsweise näher eingegangen (siehe dazu im Detail ZOHARY 1973, 1982, BAIERLE 1993, KÜRSCHNER 1986, FREY & KÜRSCHNER 1989b).

## Die mediterrane Vegetation

### Ökologische Charakterisierung

Die entsprechend dem mediterranen Klimarhythmus vornehmlich in den Wintermonaten fallenden Niederschläge sind

## Die Vegetation Jordaniens



**Abb. 3:** Überblick über die Vegetation Jordaniens, basierend auf der Karte von POORE & ROBERTSON, (1963); verändert nach Angaben von AL-EISAWI (1996); FEINBRUN & ZOHARY (1955), KÜRSCHNER (1986) und BAIERLE (1993). Wo als Vegetationseinheit "Wüste" angeführt ist, handelt es sich um sehr offenen Zwergstrauchgesellschaften, deren Zusammensetzung vom Substrat abhängig ist. Für weitere Details wird auf den Text verwiesen.

noch ausreichend hoch, um die in der Regel noch gut entwickelten Böden tiefgründig zu durchfeuchten. Dies ist eine wesentliche Grundlage für das Gedeihen von Bäumen und für die Etablierung von geschlossenen Wäldern. Auch die landwirtschaftliche Produktion kommt noch ohne künstliche Bewässerung aus, wenn man von Sonderkulturen absieht, und Beweidung ist ganzjährig möglich.

### Klimax-Vegetation und anthropozoogene Umgestaltung

Geschlossener Wald und – in klimatischen und edaphischen Grenzbereichen – natürliche Macchiengesellschaften stellen im Mediterranraum Jordaniens ohne Zweifel die Klimaxvegetation dar. Heute kaum mehr zu beantworten ist die Frage, ob sich aus dem Artenspektrum der rezenten Waldbestände direkte Rückschlüsse auf einen ungestörten Urzustand ziehen lassen. Möglicherweise hat es in diesem Teil des Mediterrans ein länger existierendes stabiles Klimaxstadium nie wirklich gegeben: Erst nach dem Gipfel der letzten Vereisung im Pleistozän wanderten ab ca. 14.000 v. Ch. unter dem Einfluss des pflanzenfreundlichen Mittelmeerklimas die Elemente der rezenten Flora aus den Refugialräumen in das Gebiet des „Fruchtbaren Halbmonds“ ein. Gehölzfluren, teils noch als Steppenwälder, umspannten dann bereits 10.000 v. Ch. das gesamte Gebiet, also auch das jordanische Randgebirge. Schon während dieser Epochen nutzten Menschen als Sammler und Jäger die natürlichen Ressourcen und veränderten dadurch das Land. Nur 2000 Jahre später, rund um 8000 v. Ch., nahm mit der Entwicklung von Ackerbau und Viehzucht die „Neolithische Revolution“ von diesen Gebieten ihren Ausgang, und die Einflussnahme auf die Umwelt verstärkte sich sprunghaft, weil aufgrund der Sesshaftwerdung auch die Bevölkerungsdichte stark anstieg (vgl. ZOHARY 1973, HARRIS 1996, SMITH 1995). Manche Autoren (z. B. LE HOUÉROU 1992) neigen daher zu der Annahme, dass die gesamte nacheiszeitliche Vegetationsentwicklung im Mittelmeerraum von Beginn an vom Menschen und seinen Weidetieren (anthropozoogen) mitgeprägt wurde, sodass eine unbeeinflusste, natürliche Sukzession hier nie ablaufen konnte.

Jedenfalls kann angenommen werden, dass die erhaltenen Wälder bzw. Waldfragmente durch die jahrtausendlang menschliche Landnutzung weitgehend verändert wurden. Wahrscheinlich sind solche Arten gefördert worden, die durch ihre vegetative Regenerationskraft die Schäden durch Feuer, Axt und Überweidung besser überstehen konnten, wie gerade auch *Quercus calliprinos* (vgl. ATKINSON & BEAUMONT 1971, ZOHARY 1973). Unumstritten ist aber die ehemalige viel großflächigere Ausdehnung der jordanischen Wälder.

Heute ist die ursprüngliche Vegetation großflächig zurückgedrängt bzw. anthropogen überprägt. Brandrodung zur Gewinnung von Ackerland, intensive Waldbeweidung, Nutzung von Holz als wichtigster Energiequelle u.a. vielfältige Störungen waren über die Jahrtausende hinweg – wie überall im Mediterran – Gründe für eine großflächige Umgestaltung der Landschaft. Je nach Dauer und Intensität der Nutzung veränderte sich der Wald zu Gebüsch (Macchien) oder zwergstrauchdominierten steppenähnlichen Weidelandschaften, die an der Levante mit der biblischen Bezeichnung „Batha“ belegt wurden, und physiognomisch und ökologisch der „Phrygana“ Griechenlands bzw. der „Garrigue“ im Mittel- und Westmediterran entsprechen. Die Batha-Flächen, die am regelmäßigen Auftreten einer ihrer charakteristischen Leitarten, dem dornigen Rosaceen-Zwergstrauch *Sarcopoterium spinosum* sehr gut erkennbar sind, bedecken heute weite Bereiche des mediterranen Territoriums. So wie diese wehrhafte Art wurden viele andere Pflanzen gefördert, die dem Verbiss mittels Dornen (Lebensform „Distel“ mit zahlreichen Arten), ätherischen Ölen und Bitterstoffen (Lamiaceen-Zwergsträucher, *Cistus*) oder durch Gifte (*Asphodelus*, *Urginea*) Widerstand entgegen setzen konnten. Den trockenen Anschluss an die Batha bildet „Halbsteppenbatha“, mit *Ballota undulata* als Leitart.

Heute nehmen nach ATKINSON & BEAUMONT (1971) die Wälder Jordaniens nur mehr 1 % der Gesamtfläche ein, wobei sich das größte, noch einigermaßen zusammenhängende mediterrane Waldgebiet nach PURSCHKE (1990) in den Gebirgslandschaften um Ajlun am Ostrand des nördlichen

Jordantales befindet, mit südlichen Ausläufern im Bergland östlich von Amman. Nach Süden schließt sich eine größere waldfreie Zone an, und erst südlich von Ash Shawbak gibt es wieder geschlossene, aber nur sehr kleinflächige Eichenbestände.

Die zum Teil weit voneinander entfernten Waldfragmente, zumeist in den Kuppenlagen der Gebirge, wo die menschliche Nutzung schwieriger ist, können als Reste ehemals ausgedehnterer, zusammenhängender Wälder gedeutet werden. Oft blieben Einzelbäume wegen ihrer religiösen Bedeutung, wegen ihrer Funktion als Schattenspendler oder wegen ihrer essbaren Früchte vor der Zerstörung durch den Menschen verschont.

Auch der Erfolg der Wiederanpflanzungen von *Pinus halepensis* im heute völlig waldfreien mediterranen Gebiet zwischen Rashedija, At Tafila und dem Wadi al Hasa ist ein Indiz dafür, dass hier ehemals Wälder, vermutlich *Juniperus phoenicea* – *Pistacia atlantica*-Bestände, gestockt haben müssen (vgl. BAIERLE 1993).

Von ZOHARY sind einige Langzeitbeobachtung zur Regeneration aufgelassener menschlicher Siedlungen, Terrassen, Friedhöfe, Wein- und Ölgärten inmitten bewaldeter Umgebung im jüdischen Bergland überliefert. Demnach startet die natürliche Regeneration nicht mit der Ansiedlung von primären Baum- und Straucharten (*Quercus calliprinos*, *Pistacia palaestina*, *Crataegus aro-nia* u. a.), sondern mit Pionierstadien, die einen hohen Anteil an Annuellen und Hemikryptophyten aufweisen. Nach einigen Jahren stellen sich Zwergstrauch-Gesellschaften ein, die zunächst von *Sarcopoterium spinosum* geprägt sind, in denen aber Zistrosen eine immer größere Rolle spielen. Erst im Schatten dieser Zwergsträucher keimen Zistrosen erfolgreich, die dann ihrerseits bei voller Größe *Sarcopoterium* unterdrücken! Auf manchen Rendzinen siedelten sich gleich nach Ende der Bewirtschaftung Zwergstrauch-Gesellschaften, je nach Ausgangssituation sogar *Cistus*-Gariguen an. Dieses Sukzessionsstadium scheint nun sehr stabil zu sein, und könnte als eine Art Endstadium betrachtet werden, da selbst nach 20 Jahren der Beobachtung keine einzige Keimung von *Quercus calliprinos* beobachtet werden konnte. Erfolgreiche natürliche Ver-

jüngung gab es nur im Kronenschatten benachbarter alter Eichen- und Pistazien, wo der humusreiche und feuchte Boden die zarten Keimlinge während der ersten Jahre am Leben erhält.

An Grenzstandorten mit ungünstigeren klimatischen oder edaphischen Bedingungen, etwa am Rand des Steppenzonen oder dort, wo nach der Waldrodung eine mit starker Erosion verbundene intensive Weidewirtschaft stattfand, scheint unter rezenten Klimabedingungen eine Wiederbewaldung nicht mehr möglich zu sein. Die lokale Dominanz jeweils einer bestimmten Altersklasse in bestimmten Eichenwäldern oder -macchien deutet jedenfalls darauf hin, dass natürliche Verjüngung nur unter besonders günstigen klimatischen Gegebenheiten möglich ist, etwa nach Aufeinanderfolge mehrerer besonders niederschlagsreicher Jahre.

### Abgrenzung

Wie schon erwähnt, liegt das mediterrane Territorium Jordaniens gänzlich im Bereich des Randgebirges. Im Norden zeigt es eine wesentlich größere West-Ost-Ausdehnung als südlich von Madaba, wo der immer schmaler werdende Bereich außerdem noch durch die großen Wadis (v. a. Wadi al Mujib, Wadi al Hasa) unterbrochen wird. Südlich vom Wadi al Hasa, um At Tafila, bis im Bereich von Dana, liegen westlich vom Gebirgskamm die letzten zusammenhängenden mediterranen Landschaften. Noch weiter südlich (bei Ash Shawbak), löst sich das Territorium in sehr kleinräumige Flächen auf, die aufgrund der zunehmenden Höhe des Gebirgszuges unterhalb (westlich) des Kammbereiches liegen, der dort von kältetoleranteren Steppengesellschaften eingenommen wird.

Grundsätzlich vollzieht sich entlang des flachen Ostabfalls des Randgebirges der Übergang zwischen Mediterranlandschaften und Steppen östlich der Kammlage relativ rasch innerhalb einer Distanz von oft nur wenigen Kilometern. Auch wenn das untere Limit der Niederschläge für eine mögliche geschlossene Waldvegetation bei ca. 400-350 mm heute nur mehr dort erkennbar ist, wo sich größere Waldrelikte oder höhere Macchien halten konnten, so sind diese



**Abb. 4:** Obstkulturen in Ajlun im prächtigsten Frühlingskleid, mit Mohn, *Anthemis*-Arten und der gelbblühenden *Hirschfeldia incana*.

Übergänge durch das flächenhafte Vorkommen bestimmter Leitformationen bzw. -arten (mediterrane Batha, Halbsteppenbatha einerseits, *Artemisia herba-alba*, *Noaea mucronata* u. a. Steppenelemente einschließlich der Steppenwaldelemente andererseits) gut erkennbar. Infolge Überweidung hat sich dieser Grenzbereich jedoch flächenmäßig stark ausgeweitet, da Steppenelemente auf den offenen, degradierten Weiden in den Mediterranraum einwandern konnten. Der von ZOHARY geprägte Terminus „mediterran-irano-turanisches Grenzland“ für den breiten Vegetationsgürtel gegen die östlichen Steppen- und Wüstenlandschaften trägt diesen Unschärfen Rechnung. Diese Übergangsbereiche zur Steppe sind im dichter besiedelten Norden des Landes, östlich der Achse Irbid-Jarash-Amman, aufgrund der intensiven landwirtschaftlichen Nutzung besonders ausgedehnt.

Nach Westen, in den Grabenbruch, vollzieht sich der Übergang zur Steppenvegetation noch sehr viel rascher. Im Jordantal zieht sich entlang der obersten Hangbereiche noch eine schmale mediterrane Zone als buntes Mosaik von z. T. uralten Olivenhainen, Obstkulturen, Ackerland, Bathaflächen, Macchien und Waldfragmenten, die sich nach unten sehr bald auflöst und zunehmend mit Steppenelementen verzahnt.

Den südlichen Abschluss bilden die fragmentarischen Eichen- und Wacholder-Bestände sowie Halbsteppenbatha-Forma-

tionen südlich von Ash Shawbak bis in den Bereich von Wadi Musa/Petra. In diesem topographisch und geologisch sehr unruhigen südwestlichen Bereich des Randgebirges, westlich des Hauptkammes entlang der Achse At Tafila – Ash Shawbak – Petra, verläuft die Grenze zu den Nachbarregionen sehr unübersichtlich und löst sie sich am Grabenrand in ein diffuses sehr heterogenes vertikales und horizontales Vegetationsmosaik auf, an dem mediterrane, irano-turanische und saharo-arabische Florenelemente beteiligt sind. In Sondersituationen dringen sogar einzelne sudanische Sippen bis ins Mediterran vor (z. B. *Hammada salicornica*), umgekehrt können auch mediterrane Pflanzen wie z. B. bei *Ceratonia siliqua*, *Quercus calliprinos* und *Juniperus phoenicea* durch die Fähigkeit, Kluftstandorte zu besiedeln, in tiefe Lagen, bis an die Grenzen der sudanischen Penetrationszone hinuntersteigen.

Insgesamt stehen die mediterranen Landschaftsteile in Jordanien auf Grund ihrer Vielfältigkeit und nicht zuletzt auch wegen ihrer farbenprächtigen, reichen Segetalflora den Mittelmeerlandschaften anderer Länder an Schönheit durchaus nicht nach (Abb. 4; Abb. 22 Kap. Böden). Landschaftskomplexe aus Gehölzfragmenten, Weideflächen, teilweise noch kleinräumiges Ackerland, umsäumt von naturnahen Böschungen und Rainen wechseln mit Olivenhainen und diversen Obstkulturen ab. Tendenzen einer allmählichen Umwandlung in großflächige Intensivkulturen und Intensivweiden, sowie Anpflanzungen von Fremdgehölzen (v. a. Akazien und Eukalypten) sind allerdings nicht zu übersehen.

### Lebensformen und Ökophysiologie

Die Vegetation der Ostmediterraneis ist aufgrund der größeren Kontinentalität des Klimas und ihrer Nähe zu Steppen- und Wüstengebieten xerophytischer als ihre westlichen Vikarianten.

Der Anteil der Phanerophyten im mediterranen Florenbereich Jordaniens liegt bei etwa 5 %, gleichwohl sie in den Wald- und Macchienformationen das Vegetationsbild entscheidend prägen. Demgegenüber ist der Anteil an Annuellen, die im „pflanzenfreundlichen“ Winter oder Frühling ihren Vegetationszyklus abschließen, mit rund

50 % in einem ähnlich hohen Bereich wie im übrigen mediterranen Raum. Mit Annäherung an die Steppen- und Wüstenzonen steigt die Bedeutung der Einjährigen weiter an (bis zu 80 %). Dies veranlasste ZOHARY (1973), von einem „therophytischen Pflanzenklima“ für ganz Palästina zu sprechen, das vorwiegend winterannuelle begünstigt. Typisch für einjährige Arten (viele Caryophyllaceen, Brassicaceen, Fabaceen, Asteraaceen, Gräser u. a.) ist ihre hohe Flexibilität: Größe und Zahl der Blüten und Diasporen kann in Abhängigkeit vom standörtlichem Mikroklima extrem schwanken.

Rund 12 % der mediterranen Arten entfallen auf Geophyten, der Rest sind Chamaephyten und Hemikryptophyten. Besonders im Frühjahrsaspekt zeigt sich der Geophyten-Reichtum der Bathaformationen einschließlich der Übergangsbereiche in die Steppen. Die wegen ihrer roten Blüten besonders auffälligen Ranunculaceen *Anemone coronaria* (Blütezeit ca. Februar/März) und *Ranunculus asiaticus* (Blütezeit ca. April), sowie zahlreiche *Allium*-, *Ornithogalum*-, *Bellevalia*- und *Gagea*-Arten sollen hier als Beispiele genügen.

Die an das sommertrockene Mittelmeerklima ideal angepassten typischen Hartlaubgewächse unter den Phanerophyten – *Quercus*, *Ceratonia*, *Olea*, *Arbutus* – können auf Grund ihrer skleromorphen Blätter mit einem hohen Anteil an mechanischen Stütz- und Festigungselementen auch bei beträchtlichen Wasserverlusten im Sommer ihre Gestalt aufrechterhalten (welken also nicht) und physiologisch aktiv bleiben.

In Anbetracht der langen Sommertrockenheit verwundert der oft beträchtliche Anteil an laubwerfenden Arten im Spektrum der Bäume und Sträucher (Phanerophyten), z. B. *Quercus ithaburensis*, *Quercus boissieri*, *Amygdalus korschinskii*, *Crataegus aronia*, *Pistacia palaestina*, *Rhamnus palaestinus*, *Styrax officinalis*, deren hauptsächliche physiologische Aktivität gerade in die am schlechtesten dafür geeignete Jahreszeit fällt. ZOHARY (1960) erklärt dies mit der Herkunft dieser Bäume aus einem kälteren außermediterranen Gebiet, wo aufgrund der größeren Kontinentalität Winterfröste vorkommen und daher ein Blattwurf im Herbst von Vorteil sein kann. Die laubwerfenden

Arten, insbesondere *Q. ithaburensis*, sind jedoch sehr flexibel, reduzieren in milden Wintern ihre Ruheperiode bis auf wenige Wochen, bzw. behalten gelegentlich sogar ihr Laub! Aufgrund der langfristig daraus resultierenden hohen Produktivität halten laubwerfende Arten der Konkurrenz durch die Immergrünen, die ja erheblich in die Ausgestaltung ihrer Blätter investieren müssen, auf Dauer Stand (vgl. dazu EAMUS 1999, SCHULZE et al. 2002).

Die Chamaephyten, die besonders in Ersatzgesellschaften der ehemaligen Wälder und Gebüsche physiognomisch dominieren, behalten ihr Laub meist das gesamte Jahr über, ersetzen aber größere Winterblätter in der Regel durch kleinere Sommerblätter (ZOHARY 1973), um allzu starke Wasserverluste zu vermeiden.

Unabhängig von diesen verschiedenen phänologischen Strategien können alle Baum- und Straucharten der Macchie an den oft steinig und felsigen Standorten mit flachgründigen Böden, tief in die Felspalten oder sogar in weiches Gestein eindringende Wurzeln entwickeln, um die Wasserversorgung auch während der sommerlichen Dürre zu sichern. Auch Zwergsträucher sind dafür bekannt, mächtige Wurzelsysteme auszubilden, die oft ein Mehrfaches der oberirdischen Biomasse ausmachen.

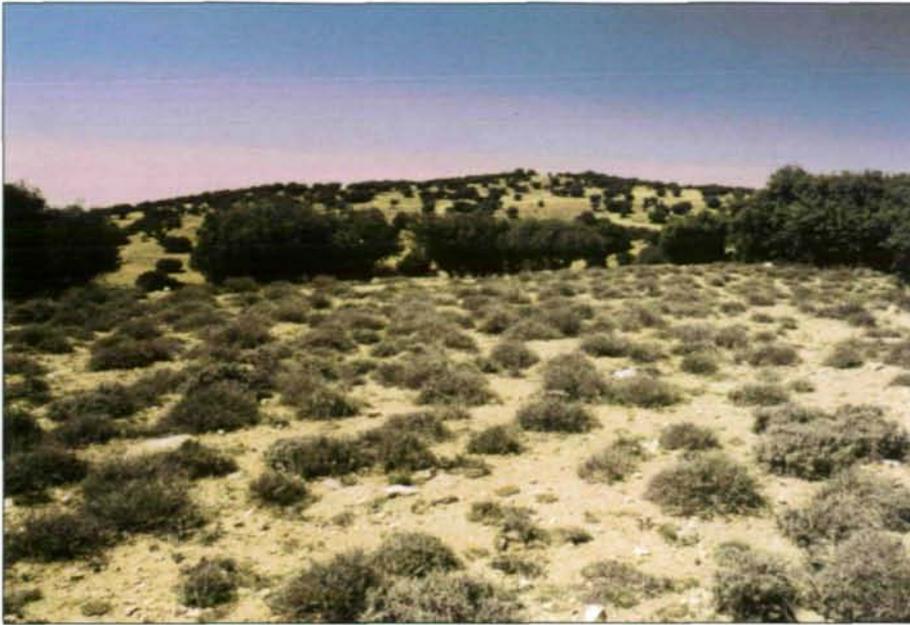
## Die wichtigsten Vegetationseinheiten

### Immergrüne (offene) Laub- und Nadelmischwälder

Ausgeprägte geschlossene Waldformationen sind heute in Jordanien, wie bereits erwähnt, selten und ausschließlich auf Teile des Randgebirges, auf die Hochlagen von Gilead, Moab und Edom beschränkt. Zumeist handelt es sich um mehr oder minder offene Wälder mit allen möglichen Übergängen zu den Degradationsstufen der Macchie und letztlich auch zur Batha mit entsprechend floristischer Vielfaltigkeit.

#### *Quercus calliprinos*-Wälder

Sehr häufig stocken die von Eichen geprägten Wälder auf harten Kalken und Dolomiten des Cenomans und der sich daraus entwickelnden Terra rossa, zeigen aber im Gegensatz zu Beständen der Aleppo-Kiefer



**Abb. 5:** Offener Eichenwald (*Quercus calliprinos*) etwa 10 km südlich von Ash Shawbak. Unterwuchs und Zwischenflächen werden bereits von Kleinsträuchern der Steppenregion eingenommen (*Artemisia herba-alba*, *Noaea mucronata*, *Astragalus bethlehemiticus* u. a.). Foto: K. Spadinger.

(*Pinus halepensis*) weniger ausgeprägte edaphische Präferenz und kommen auch über Rendzinen, im Süden teilweise auch über Sandstein vor.

Als Relikte der ehemals großflächigen Eichenwälder haben sich zwei Kernbereiche erhalten:

a) Die Bestände im Ajlun-Gebirgsland, in Nordjordanien, zwischen rund 500 und 1000 m NN Seehöhe (siehe Abb. 11 Kap. Böden) sind besonders auf den Bergkuppen z. T. noch relativ dicht und hoch (4-6 m), im Randbereich gegen die Siedlungen, etwa um die Ortschaft Ajlun selbst, sind die Eichen aber erheblichem Verbiss unterworfen.

Beispiele für weitere charakteristische Arten in der Baum und Strauchschicht sind die laubwerfende Eiche *Quercus boissieri* (nur in höheren Lagen), *Crataegus aronia*, *Calycotome villosa*, *Pistacia palaestina*, *Rhamnus palaestinus*, *Arbutus andrachne*, *Styrax officinalis*, *Phlomis viscosa* sowie eine Reihe von Lianen: *Lonicera etrusca*, *Rubia tinctorum* und *R. tenuifolia*, *Smilax aspera*, *Tamus communis*; auch die Krautschicht ist typisch mediterran geprägt, mit zahlreichen Orchideen (z. B. *Orchis anatolica*) und anderen Geophyten. Entsprechend dem Artengefüge ist zwischen einer *Quercus calliprinos*-*Pistacia palaestina*-Gesellschaft und einer *Quercus calliprinos*-*Quercus boissieri*-Gesellschaft (in höheren Lagen) unterschieden worden.

b) Niedrige, 2-3,5 m hohe und sehr offene Buschwälder finden sich sehr kleinräumig in höheren Lagen (Kernbereich 1200-1500 m NN) des südlichen Randgebirges, im Bereich zwischen Ash Shawbak und Wadi Musa als xerische und anthropogen stark beeinflusste Variante, die als *Quercus calliprinos*-*Pistacia atlantica*-Gesellschaft beschrieben wurde. In diesen offenen Wäldern mit einem Deckungsgrad von ca. 25 % sind die Eichen mit Bäumen und Sträuchern vergesellschaftet, die entweder rein mediterran (*Ephedra campylopoda*, *Daphne linearifolia*, die Liane *Rubia tenuifolia*), biregional (*Amygdalis communis*, *Cerasus microcarpa*, *Crataegus aronia*) oder irano-turanisch verbreitet sind (*Pistacia atlantica*, *Amygdalus korschinskii*, *Colutea istria*). Der Anteil der Pistazien ist dabei sehr gering. Ursache für das Auftreten von Steppenelementen ist in diesen südlichen Höhenlagen nicht nur der geringe Niederschlag (ca. 300 mm), sondern auch die größere Winterkälte, die anspruchsvollere mediterrane Elemente zurückdrängt, kontinentale Steppenarten dagegen fördert. Auch die Krautschicht wird von mediterranen bzw. biregionalen Arten (*Crataegus aronia*, *Euphorbia hierosolymitana*, *Ballota undulata*, *Poa bulbosa*, u. a.), noch viel mehr aber von irano-turanischen Arten geprägt (*Noaea mucronata*, *Alyssum iranicum*, *Astragalus bethlehemiticus*, *Astragalus platyrhaphis*, *Geranium tuberosum*, *Helianthemum vesicarium*, *Pterocephalus pulverulentus*, *Achillea santolina*, *Artemisia herba-alba*, *Centaurea damascena*, *Stipa barbata*, *Carex pachystylis* u. a.).

Diese noch einigermaßen geschlossenen Bestände sind die südöstlichsten Eichenwälder im gesamten Mittelmeergebiet und zugleich auch die südlichsten mediterran geprägten Wälder im Nahen Osten. Sie gelten als höchst eindrucksvolle phytogeographische und vegetationsökologische Besonderheit! Bemerkenswert ist auch, dass der mediterrane Eichenwald hier physiognomische und floristische Ähnlichkeit mit den Relikten des irano-turanisch geprägten *Pistacia atlantica*-Steppenwaldes aufweist und mit diesem auch teilweise verzahnt vorkommt. Schöne Beispiele eines derartiger Eichen-Steppenwaldes gibt es an den Hängen des Jebel Umm Suwana, ca. 10 km südlich von Ash Shawbak, in 1600 m NN Seehöhe, unmittelbar an der alten Königsstraße (Abb. 5;

s. auch Abb. 9 Landschaftsgeographie). Erst mit beginnender Regenschattenwirkung östlich des Hauptkammes entmischen sich die beiden Waldfragmente. Hier bilden isolierte Einzelbäume oder Baumgruppen von *Pistacia atlantica* und anderen irano-turanischen Gehölzen mit *Artemisia*- und *Noaea*-Steppen, Getreidefeldern und Brachen ein fremdartiges Mosaik.

Etwas weiter nördlich, im Talschluss des Wadi Dana, gibt es im obersten Hangbereich ebenfalls noch relativ dichte Eichenmacchien, die nach unten sehr bald in Halbsteppenbatha übergeht (s. Abb. 10).

Möglicherweise standen die beiden oben genannten, heute isolierten Eichenwälder bzw. Eichenmacchien ehemals in Verbindung. Es wird angenommen, dass entlang der niedrigeren Gebirgszüge früher offene Wälder mit Phönizischem Wacholder, der Aleppokiefer und der Atlantischen Pistazie stockten, da es wahrscheinlich selbst in Kammlagen den Eichen zu trocken war. Im Zuge der Ausweitung von Kulturland, möglicherweise auch unter den sich ändernden Klimabedingungen brach diese Waldbrücke auseinander.

An ihrer südlichen Trockengrenze (Al-Hishi) werden die Eichenbestände unter ca. 1450 m NN durch offene Wälder abgelöst, die durch *Juniperus phoenicea* und *Pistacia atlantica* geprägt sind; an Kluffstandorten steigt *Quercus calliprinos* jedoch weit unter 1000 m NN ins Wadi Araba hinab, besonders entlang des Wadi Fidan (Dana).

An der Ostgrenze des Eichenareals, nur wenige 100 Meter östlich des Kammes des Randgebirges, der als deutliche Klimagrenze zum zunehmend kontinental-ariden ostjordanischen Plateau zu sehen ist, schließen offene Steppenwaldrelikte und Gebüsche mit *Pistacia atlantica*, *Crataegus aronia*, *Rhamnus palaestinus*, *Pyrus syriaca* und *Amygdalus korschinskii* an, die von artenreicher Halbsteppenbatha durchsetzt sind.

Die nördlichen und südlichen Eichenbestände unterliegen seit langem einer starken anthropogenen Nutzung, sodass es letztlich Auffassungssache ist, von „Eichenwäldern“ zu sprechen oder generell den Terminus „*Quercus calliprinos*-Macchie“ zu verwenden, wie dies ZOHARY (1960) in einer klassischen Arbeit über israelische und jor-



danische Eichenwälder tut. Jedenfalls gibt es allerorts Übergänge zu hoher und niedriger Macchie bzw. zu Batha-Formationen, in denen jahrzehntealte Eichen mitunter abenteuerliche Verbissformen zeigen, wenn sie dem Wirkungsbereich der Ziegen nicht rasch genug entwachsen (s. Abb. 43) ! Gegenüber mediterranen Eichen-Urwäldern mit höchstwahrscheinlich viel mächtigeren Bäumen sind die rezenten Eichenbestände eher als hohe Macchien zu betrachten.

#### *Pinus halepensis*-Wälder

*Pinus halepensis*-Wälder sind charakteristisch für die Hochlagen im nördlichen Jordanien zwischen 600 und 1000 m NN und kommen ausschließlich auf hellen Rendzinen mit hohem Kalkgehalt vor, die sich aus weichen, mergeligen Gesteinen der Oberkreide und des Tertiärs entwickelten (ATKINSON & BEAUMONT 1971). Die gute Eignung dieses Bodens für den Ackerbau erklärt den sehr starken Rückgang dieses Waldtyps.

Größere Bestände der Aleppo-Kiefer finden sich noch im Umkreis des Jebel Ajlun sowie in den Hügel- und Gebirgslandschaften südlich des Zarqa-Flusses. Schon ATKINSON & BEAUMONT (1971) führen den Dibbin Wald westlich von Jarash als wichtigstes Beispiel an. Hier beträgt der Anteil die Aleppokiefer 50-80 % des gesamten Baumbestandes (Abb. 6).

**Abb. 6:** *Pinus halepensis*-Wald im Dibbin-Nationalpark südlich von Ajlun. Im Unterwuchs *Arbutus andrachne* (an den rotbraunen Stämmen erkennbar), hauptsächlich aber *Cistus creticus* und *C. salviifolius*. Foto: K. Spadinger.



**Abb. 7:** Mediterranes Waldfragment im Felsgelände von Petra. In den sehr offenen Bestand des Phönizischen Wacholders, *Juniperus phoenicea* (rechts), mischt sich immer wieder der Bockshörndlbaum, *Ceratonia siliqua*. Im Vordergrund links und unter den Wacholderbäumen ist der in Wüstengebieten weit verbreitete Wüstenginster, *Retama raetam*, zu erkennen. Foto: K. Spadinger.

Als wichtigste Gesellschaft ist eine *Pinus halepensis*-*Hypericum serpyllifolium*-Gesellschaft ausgewiesen, mit folgenden charakteristischen Arten in der Baum- und Strauchschicht: *Pinus halepensis*, *Cupressus sempervirens*, *Quercus boissieri*, *Quercus calliprinos*, *Hypericum serpyllifolium*, *Crataegus aronia*, *Sarcopoterium spinosum*, *Ceratonia siliqua*, *Calycotome villosa*, *Ononis natrix*, *Pistacia palaestina*, *Rhamnus palaestinus*, *Cistus creticus* und *C. salviifolius*, *Arbutus andrachne*, *Olea europaea* var. *oleaster*, *Lonicera etrusca*; typische Arten der Krautschicht sind u. a. *Trifolium stellatum*, *Geranium robertianum* var. *purpureum*, *Ruta chalepensis*, *Fumana arabica*, *Helianthemum syriacum*, *Majorana syriaca*, *Thymbra spicata*, *Bellis sylvestris*, *Helichrysum sanguineum*, *Asparagus aphyllus*.

Im Hochland zwischen Ajlun und dem Wadi Zarqa gibt es weiters immer wieder Mischbestände aus *Pinus halepensis* und *Quercus calliprinos*, in denen der Anteil der Aleppo-Kiefer zwischen 5 und 25 % schwankt.

Die Aleppokiefer ist ein typischer Lichtholzbaum, der sich schlecht im Eigenschatten dichter Bestände regeneriert. So kann sich *Pinus halepensis* auch im Unterwuchs von Eichenwäldern nicht entwickeln, während umgekehrt *Quercus calliprinos* in Kiefernwäldern gut aufkommen kann. *Pinus halepensis*-Wälder werden daher von ZOHARY (1962) als ein auf Rendzinen mögliches vor-

letztes Sukzessionsstadium in Richtung eines artenarmen, vorwiegend durch *Quercus calliprinos* dominierten Klimaxwaldes gedeutet.

Aufgrund ihrer Schnellwüchsigkeit wird *Pinus halepensis* heute für Aufforstungen (s. Abb. 12 Kap. Boden) im gesamten mediterranen Landesteil Jordaniens bis weit in den Süden, insbesondere in erosionsgefährdeten entwaldeten Landschaften, eingesetzt (PURSCHKE 1990).

#### *Juniperus phoenicea*-Wälder

Entlang des Randgebirges südlich von At Tafila, ausschließlich östlich des Hauptkammes, finden sich zwischen 900-1500 m NN zumeist auf massigen Sandsteinen z. T. sehr offene *Juniperus phoenicea*-Wälder, die je nach Bedeutung anderer Baumarten als *Juniperus phoenicea*-*Pistacia atlantica*-Gesellschaft oder als *Cupressus sempervirens*-*Juniperus phoenicea*-Gesellschaft beschrieben wurden. *Juniperus phoenicea* und bisweilen auch andere Baumarten (*Pistacia atlantica*, die seltene *P. khinjuk*, *Ceratomia siliqua*) reichen an Gunststandorten, etwa in geschützten Wadis (vgl. Abb. 7) und Klüften in Nord-Exposition, an den Abhängen des Grabenbruchs bis in eine Seehöhe von ca. 750 m NN herab. Wie im Falle der oben erwähnten weit herabreichenden Eichenbestände handelt es sich dabei bereits um extrazonale Vorkommen, die auf Grund des Zusammenwirkens eines günstigen Kleinklimas mit Zusatzwasser, das sich als „run off“ höherer Felspartien in den Kluftsystemen sammelt, bestehen können. Als Beispiel dafür seien Bestände im Wadi Fidan (Dana) genannt, wo der Jahresniederschlag nur mehr ca. 200 mm beträgt.

Besonders für die Wacholderbestände in den höheren Lagen ist noch ungeklärt, inwieweit deren heutige Verbreitung und Struktur ausschließlich Ausdruck edaphischer oder klimatischer Standortgegebenheiten ist, oder ob auch anthropogene Veränderungen stark mitspielen. So sind in den breiten Lücken im Wacholderwald-Gürtel nördlich von Wadi Musa alte Terrassensysteme noch deutlich erkennbar. Vielfach gibt es auch isolierte oft buschförmige Gehölze (Wacholder, Pistazien), deren Deutung als Pionierstadien nach anthropogener Entwaldung oder als Relikte auf Grund ihrer er-

schwerten Zugänglichkeit noch zu klären wäre (vgl. dazu besonders BAIERLE 1993).

Die gegenüber der kalkliebenden Eiche offensichtliche Vorliebe des Wacholders für Sandstein hängt eher damit zusammen, dass dieser unter dem Kalk in tieferen Lagen hervortritt, wo auf Grund der geringeren Wasseransprüche sehr wohl noch Wacholder, jedoch nicht mehr die Eiche wachsen kann. Insgesamt tragen die oft bizarren und verwachsenen, teils uralten Baumgestalten des Phönizischen Wacholders zum besonderen Reiz dieser südjordanischen Berglandschaften bei, insbesondere in Verbindung mit der einzigartigen historischen Kulisse von Petra!

Charakteristische Arten der Baum- und Strauchschicht sind neben dem Phönizischem Wacholder noch *Cupressus sempervirens* (sehr vereinzelt, insbesondere bei Busayra, in der Nähe von Dana und Ar Rashediyya), *Osyris alba*, *Ceratonia siliqua*, *Colutea istria*, *Crataegus aronia*, *Pistacia atlantica*, *Pistacia khinjuk*, *Daphne linearifolia*, *Gomphocarpus sinaicus*, *Thymelea hirsuta*. In der Krautschicht finden sich u. a. *Parietaria alsinifolia*, *Astragalus spinosus*, *Euphorbia hierosolymitana*, *Galium hierochunticum*, *Artemisia herba alba*, *Reichardia tingitana*, *Fritillaria persica*, *Tulipa systola*, *Urginea maritima*.

#### *Quercus ithaburensis*-Wälder

Dieser Baum ist Hauptbestandteil eines sommergrünen Waldtypus, der im Ostmediterranean neben der typischen immergrünen Hartlaubvegetation (*Quercus*, *Ceratonia*, *Olea*) in den tieferen Lagen vorkommt. Im westlichen Mittelmeergebiet fehlen derartige sommergrüne eumediterrane Wälder. Wahrscheinlich ist, dass diese Wälder als Vegetationsrelikte aus einer feuchteren Klimaperiode mit kälteren Wintern stammen, in der laubwerfende Bäume im Mediterran noch bessere Überlebenschancen hatten. Gestützt wird diese Idee durch den vergleichsweise hohen Anteil sommergrüner Elemente im rezenten Eichenwald, wie weiter oben bereits als bemerkenswert hervorgehoben wurde.

Ein Verbreitungsgebiet von *Quercus ithaburensis*, der Tabor-Eiche, beschränkt sich im nördlichen Jordanien auf die Gegend Irbid-Umm Qays-Dayr Abu Sa'id, auf Seehöhen zwischen 300 und 600 m NN v. a.

auf dunkle Rendzina und auf basaltische Böden. In der Baum- und Strauchschicht dieser als *Quercus ithaburensis*-*Stryax officinalis*-Gesellschaft beschriebenen Bestände finden sich neben den namensgebenden Arten u. a. noch *Capparis spinosa*, *Amygdalus korschinskii*, *Crataegus aronia*, *Ceratonia siliqua*, *Calycotome villosa*, *Pistacia palaestina*, *Rhamnus palaestinus*, *Ziziphus lotus*, *Olea europea*. Neben den Lianen *Clematis cirrhosa*, *Rubia tenuifolia*, *Smilax aspera* und *Tamus communis* beherbergt die Krautschicht u. a. *Ruscus aculeatus*, *Anemone coronaria*, *Cyclamen persicum*, *Hordeum bulbosum*, *Pallenis spinosa*, *Tolpis virgata*, *Asparagus aphyllus*, *Hyparrhenia hirta*, *Arum dioscoridis*.

Weitere z. T. stark degradierte südöstlichere Vorkommen betreffen tiefer liegende Abhänge des Yarmuktales, Teile des Irbid-Ar Ramtha Beckens, einige östliche Bereiche der Ajlun-Kette, die Gegend zwischen Amman, Sahab und Jahuda sowie das Plateau von Madaba, alle in Seehöhen zwischen 100 und max. 850 m. In diesen Waldrelikten kommen neben mediterranen Elementen auch der Steppenbaum *Pistacia atlantica* sowie eine ganze Reihe von Arten vor, die weit in die irano-turanische Region ausstrahlen, wie etwa *Hirschfeldia incana*, *Isatis lusitanica*, *Eryngium creticum*, *Centaurea hylalepis*, *Cichorium pumilum*, *Gundelia tourneforti* und *Notobasis syriaca*. Manche Autoren sehen darin ein Indiz, die *Quercus ithaburensis*-Wälder als Relikte ehemals ausgedehnter Steppenwälder einzustufen, was vorerst noch kontroversiell gesehen wird (BAIERLE 1993, KÜRSCHNER 1986, ZOHARY 1973).

#### Immergrüne Laubgebüsche (Macchien)

Bei der Charakterisierung der Eichenwälder wurden die Übergänge zu Degradationsstadien bereits erwähnt. Derartige Gebüsch- bzw. Macchienformationen sind in sehr unterschiedlicher Ausformung (Dichte, Höhe, Artenbestand) in den potenziellen Waldgebieten häufig anzutreffen, sowohl in den Kernbereichen der *Quercus-calliprinos*-Wälder (Abb. 8), als auch im Randbereich zur Steppenvegetation (Abb. 9, 10). Der hohe Artenreichtum in den Macchien lässt sich durch die vielfältigen Nischenbildungen und durch Einfluss der angrenzenden sehr diversen Bathagesellschaften erklären.



**Abb. 8:** Übergänge zwischen geschlossenem Eichenwald (in Kuppenlage) und hoher Macchie mit *Quercus calliprinos*, *Pistacia palaestina* (helleres Laub), *Arbutus andrachne* (blühend) und *Crataegus aronia*; rechts *Pinus halepensis*, im Unterwuchs *Cistus*-Arten; dazwischen Kulturland auf Terra rossa mit Oliven und Obstbäumen (Bergland von Ajlun).

Einige wenige Beispiele („Sacred Woods“ in Israel, oder Jebel Druz in Syrien) haben gezeigt, dass Gebüschformationen nach Wegfall des menschlichen Einflusses allmählich in artenärmere, fast ausschließlich durch *Quercus calliprinos* dominierte Wälder übergehen. Es ist auch gut dokumentiert, dass sich viele Holzgewächse der Macchie, unter



**Abb. 9:** Artenreiche Mischformation aus Macchie und Halbsteppenbatha im Übergangsbereich zwischen Mediterran- und Steppenvvegetation; die blühenden Sträucher links im Bild sind *Colutea istria*, zwischen den Eichen blüht *Calycotome villosa*, in der Mitte *Helianthemum vesicarium* (rosa); zu erkennen sind ferner eine große *Atractylis*-Art sowie ganz links im Vordergrund *Noaea mucronata* (bei Dana, im oberen Hangbereich des Randgebirges). Foto: K. Spadinger.

ungestörten Bedingungen zu relativ hohen Bäumen entwickeln (z. B. *Pistacia palaestina*, *Crataegus aronia*), während diese und sogar die Eichenarten (*Quercus calliprinos*, *Q. ithaburensis*) bei Verbiss durch Weidetiere oft viele Jahre lang eine strauchförmige Wuchsform beibehalten (siehe Abb. 44).

Auf die lokale Vielfalt, die Verbreitung und auf die zahlreichen Übergangsgesellschaften zwischen Wald, Gebüsch und zerstreuten Gehölzgruppen im Kulturland kann im einzelnen hier nicht eingegangen werden.

### Immergrüne Zwergstrauchgesellschaften (Zwerggesträuche, Batha)

Dieser artenreiche Vegetationstypus verleiht heute weiten Teilen der ostmediterranen Landschaft ihr besonderes Gepräge. Zwergstrauchgesellschaften verschiedenster Struktur und mit unterschiedlichem Artengefüge ersetzen einerseits großflächig ehemalige Wald- oder Gebüschformationen; zum anderen stellen sie über flachgründigen Böden in steilem, sonnenexponiertem Gelände, besonders aber in trockenen mediterranen Randlagen die wahrscheinliche Klimaxvegetation dar. Diese jahrtausendealten floristisch eigenständigen Weidelandschaften Palästinas wurden mit dem biblischen Begriff „Batha“<sup>1)</sup> belegt.

Trockenheit gegen den südlichen mediterranen Randbereich, Trockenheit und Winterkälte in Richtung Osten bewirken einen allmählichen Ersatz mediterraner Arten durch Steppenelemente, also eine Umwandlung der typischen Batha in irano-turanisch geprägte Zwergstrauchgesellschaften, die als „Halbsteppenbatha“ bezeichnet wird. Als Grenze gegen die eigentlichen Steppengebiete, die entsprechend sonstiger Rahmenbedingungen (Höhenlage, Exposition, Substrat etc.) variabel ist, kann grob die 300 mm Isohyete gelten. Ihre Ostgrenze erreicht die Batha etwa 25 km östlich von Amman.

<sup>1)</sup> ZOHARY (1973) bezeichnet als „Batha“ niedrige Formationen bis 0,5 m, als „Garrigue“ Zwergstrauchgesellschaften, die auch kleinere Büsche enthalten und bis 1 m NN hoch werden kann. Da die Übergänge fließend sind, wird im Folgenden keine Unterscheidung getroffen und einheitlich der Ausdruck „Batha“ verwendet (siehe dazu auch WALTER & BRECKLE 1991); nur die eher seltenen, bis zu einem Meter hohen *Cistus creticus*-Gebüsche in lichten Eichen- und Kiefernwäldern, auf die hier nicht näher eingegangen wird, sollten als „Garrigue“ bezeichnet werden.

## Batha

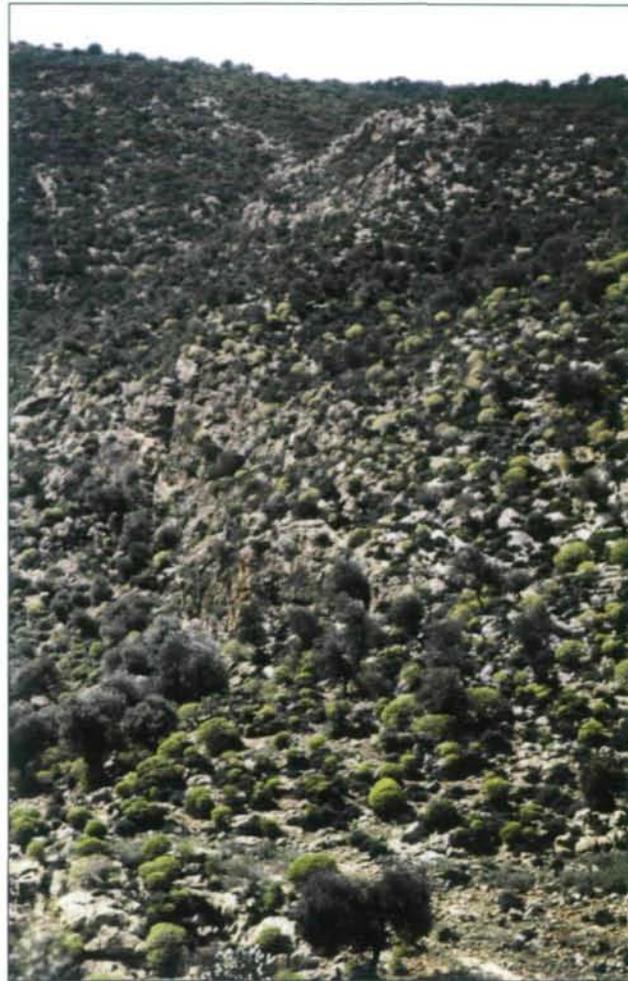
Die Batha als die charakteristische traditionelle Weidelandschaft Palästinas ist eine Ersatzgesellschaft für ehemalige Wälder und Gebüsche unter eumediterranen Bedingungen über Terra rossa, Rendzinen und anderen kalkhaltigen Böden. Leitpflanze ist *Sarcopoterium spinosum*, die dornige Bibernelle, die halbkugelige, allseits dornenbewehrte Pöster ausbildet, die bis zu 80 cm hoch werden und bis zu 75 % Deckung erreichen können (vgl. Abb. 11). Bathaflächen ziehen sich über den gesamten jordanischen Höhenrücken zwischen Irbid bis in die Gegend von Dana. Die spärlicheren Vorkommen im mittleren Abschnitt des Randgebirges zwischen Madaba und At Tafila könnten mit der größeren Trockenheit in diesem etwas tiefer gelegenen Abschnitt zusammenhängen, die zum weitgehenden Ersatz der Bathagesellschaften durch eine trockenolerante Halbsteppenbatha führte (siehe unten).

Erst in den höheren (1000-1400 m) und kühleren Lagen um At Tafila tritt die Batha wieder größerflächig auf, vorzugsweise an Nord- und West-exponierten Hängen. Analog zu den Eichenwäldern sind dies die südöstlichsten Bathaformationen im Mediterrangebiet! Sie sind – wie auch die *Sarcopoterium*-Bestände weiter im Norden gegen ihre Randbereiche zur Steppe hin – stark mit irano-turanischen Florenelementen durchsetzt. Besonders *Artemisia herba-alba* ist mit hoher Stetigkeit vertreten.

Die Untergrenze dieser Batha-Bestände ist eine Trockengrenze, je nach Höhenlage gegen Halbsteppenbatha-Formationen in tieferen, wärmeren Lagen, oder gegen *Artemisia* – Steppen auf den Hochflächen. Die Obergrenze von *Sarcopoterium* ist dagegen eine Kältengrenze, jenseits der eine Ablösung durch Dornpolsterfragmente (siehe unten) erfolgt.

Wichtige und weit verbreitete Arten der typischen Batha (als *Sarcopoterium spinosum* typicum von ZOHARY 1973 beschrieben) sind neben *Sarcopoterium spinosum*:

- Chamaephyten (Zwergsträucher): *Cistus creticus*, *Cistus salviifolius*, *Fumana arabi-ca*, *Fumana thymifolia*, *Majorana syriaca*, *Micromeria nervosa*, *Teucrium polium*;
- Sträucher: *Osyris alba*, *Calycotome villosa*, *Rhamnus palaestinus*;



**Abb. 10:** Übergang vom geschlossenen Eichenwald in der Kammlage des Randgebirges zu Eichen-Macchie mit Wacholder im mittleren Hangbereich, und weiter zu *Euphorbia hierosolymithana*-Halbsteppenbatha am Unterhang; dazwischen stehen Olivenbäume aus ehemaliger Kultur; man beachte die zahlreichen sehr kleinen Verbissformen von *Quercus calliprinos* (bei Dana, im oberen Hangbereich des Randgebirges).



**Abb. 11:** Typische *Sarcopoterium*-Batha auf Kalk zwischen Jarash und Amman. Die spärlichen Waldfragmente auf den Bergkuppen jenseits des intensiv kultivierten Zargatales zeugen von der ehemaligen dichten Waldbedeckung. Foto: K. Spadinger.

- Hemikryptophyten (ausdauernde Kräuter): *Eryngium creticum*, *Andropogon distachyus*;
- Geophyten (Zwiebel-, Knollen- und Rhizompflanzen): *Anemone coronaria*, *Ranunculus asiaticus*, *Ranunculus millefolius*, *Cyclamen persicum*, *Ophrys fusca* und *Orchis anatolica*;
- Therophyten (Annuelle): *Silene aegyptiaca*, *Adonis annua*, *Biscutella didyma*, *Lotus peregrinus*, *Medicago orbicularis*, *Trifolium clusii*, *T. clypeatum*, *T. stellatum*, *Erodium gruinum*, *Linum pubescens*, *Caucalis tenella*, *Chaetosciadium trichospermum*, *Lagoecia cuminoides*, *Parentucellia flaviflora*, *Valeriana vesicaria*, *Rhagadiolus stellatus*,

Typisch für alle Batha-Formationen ist ihr Reichtum an Winterannuellen und Geophyten; neben den bereits genannten Arten sind noch die Gattungen *Tulipa*, *Allium*, *Belvalia*, *Scilla* und *Gynandris* zu erwähnen.

Auf weichem Kalkstein und Mergeln treten *Astragalus cretaceus*, *Onosma aaronsohnii* und *Salvia multicaulis* auf, in tieferen, wärmeren Lagen findet sich *Astragalus spinosus*, ein typisches Steppenelement.

In Abhängigkeit vom gerade erreichten Sukzessionsstadium auf aufgelassenem Kulturland (vgl. auch weiter oben), von der Nutzungsgeschichte und der Intensität der Beweidung sowie von edaphischen Gegebenheiten gibt es eine Reihe weiterer floristischer Varianten. So nimmt in weniger beweideten Beständen der Anteil von ausdauernden Gräsern zu (*Arrhenaterum palaestinum*, *Dactylis glomerata*, *Hordeum bulbosum*, *Piptatherum holciforme*, *Poa bulbosa* u. a.). Aufgelassene Brachen werden neben *Sarcopoterium* von *Ononis*-Arten (*O. antiquorum*, *O. natrix*), *Achillea santolina*, *Lactuca orientalis*, *Phalaris tuberosa* und vielen anderen Arten besiedelt.

In den trockenen Randlagen (Süden, Osten), in denen die *Sarcopoterium*-Bestände (*Sarcopoterietum spinosum semistepposum*, ZOHARY 1973) wahrscheinlich ihre ursprüngliche Verbreitung hatten, treten u.a. noch eine Reihe irano-turanischer Elemente hinzu: die Chamaephyten *Noea mucronata*, *Astragalus bethleheemicus* und *A. spinosus*, *Ononis natrix*, *Euphorbia hierosolymitana*, *Helianthemum vesicarium*, *Heliotropium roundi-*

*folium*, *Phlomis brachyodon*, *Salvia dominica*, *Kickxia aegyptiaca*, *Phagnalon rupestre* sowie die Hemikryptophyten *Eryngium glomeratum*, *Anchusa strigosa* und *Echinops polycera*.

### Halbsteppenbatha

Die Halbsteppenbatha ist ein Mosaik von Übergangsgesellschaften am Rande zur irano-turanischen Steppenlandschaft; sie wird an ihrer Trockengrenze mit 300-250 mm Niederschlag nach Osten und Süden, aber auch am Oberhang des Grabenbruchs nach Westen allmählich von *Artemisia herba-alba* und anderen Steppenelementen unterwandert und schließlich ganz von der Steppe abgelöst. Physiognomisch handelt es sich – wie bei der Batha – zumeist um Mischformationen aus Zwergsträuchern mit anderen Lebensformen. In allen Beständen werden die Flächen zwischen den Zwergsträuchern nach den winterlichen Niederschlägen von einer reichen Therophytenflora eingenommen. Die Gesamtdeckung liegt zwischen 30 und 80 %.

Wie die Batha, so ist auch die Halbsteppenbatha eine in Jordanien weit verbreitete und vielfältige Pflanzenformation, die gleichsam das Verbindungselement zwischen den mediterranen Waldfragmenten bzw. deren Ersatzgesellschaften (also Macchie und Batha) und den Steppenlandschaften darstellen. Vorzugsweise siedelt die Halbsteppenbatha auf den weichen Gesteinen (Kalk, Mergel und Kreide) des Senon und Eozän im mittleren Abschnitt des Randgebirges in den Landschaften Moab und Ammon, wo die hygrisch anspruchsvollere Batha in den Hintergrund tritt.

Halbsteppenbatha-Gesellschaften kennzeichnen auch Teile des Hochlandes rund um At Tafila sowie einen unterschiedlich breiten Streifen am westlichen Abhang des Randgebirges oberhalb von 1000 m NN. Im Süden, im Gebiet von Ash Shawbak-Al Hishi-Wadi Musa, laufen auch die sehr trockenoleranten Varianten der Halbsteppenbatha aus, die dort nur mehr fragmentarisch vorhanden sind. Sie stellen die absolute Südgrenze zonaler mediterraner Vegetation in Asien dar. Auf die gerade in diesem Verschneidungsbereich mit unruhigem Relief auftretende intensive Verzahnung mit benachbarten Vegetationseinheiten – einer-

seits mediterrane Waldfragmente, andererseits Steppen und Steppenwaldrelikte – wurde bereits hingewiesen.

Eine für weite Landesteile, insbesondere Gilead und Ammon, sehr kennzeichnende Pflanzengesellschaft der Halbsteppenbatha ist die *Salvia dominica* – *Ballota undulata* – Gesellschaft (vgl. Abb. 12). Etwas weiter südlich, zwischen Wadi al Hasa und Wadi al Mujib, ist eine Pflanzengesellschaft ähnlicher Zusammensetzung, aber ohne den stattlichen cremefarbenen Salbei als „*Ballota undulata* – *Ononis natrix* – Subassoziation“ beschrieben worden (FEINBRUN & ZOHARY 1955).

In den südlichen Halbsteppenbathas kennzeichnet eine „*Echinops polyceras* – *Ballota undulata* – Gesellschaft“ wärmere Lagen, während in den kühleren, semiariden Hochlagen *Ononis natrix* in einer nach diesem sehr euryöken Zwergstrauch benannten speziellen Gesellschaft dominiert, die nach oben durch Dornpolsterfragmente abgelöst wird (siehe unten). Auch *Phlomis*-Arten (Abb. 13) oder *Euphorbia hierosolymitana* können in der Halbsteppenbatha bisweilen stark hervortreten (Abb. 10). Für weitere Details zu Batha und Halbsteppenbatha im Süden Jordaniens sei speziell auf BAIERLE (1993) und KÜRSCHNER (1986) hingewiesen.

Unter den charakteristischen Arten dieser Pflanzengesellschaften, darunter zahlreichen Einjährigen, überwiegen bereits Taxa des irano-turanischen Florenbereichs, wie z. B. die Chamaephyten *Noaea mucronata*, *Asragalus bethlehemiticus*, *Phlomis brachyodon*, *Verbascum eremobium*, den Hemikryptophyten *Echinops polyceras*, die Therophyten *Minnartia picta* und *Chardinia orientalis*; an mediterran-irano-turanischen Arten sind zu nennen: *Ononis natrix* und *Ballota undulata* (die bis in die saharo-arabische Region ausstrahlt!) als Chamaephyten sowie *Anchusa strigosa* und *Scrophularia xanthoglossa* (Hemikryptophyt) und *Crupina crupinastrum* (Therophyt) u. a.; schließlich gibt es auch noch zahlreiche mediterrane Sippen, wie z. B. die ausdauernden Kräuter *Eryngium glomeratum*, *Convolvulus dorycnium* und *Carlina hispanica*, oder die sehr häufige annuelle Art *Rhagadiolus stellatus*. Auch Gräser sind sehr zahlreich vertreten: eine Reihe von *Bromus*-Arten, teilweise mit mediterraner, teilweise mit irano-turanischer Verbreitung, *Poa bulbosa* mit



**Abb. 12:** *Salvia dominica* – *Ballota undulata* – Halbsteppenbatha am Berg Nebo; im Vordergrund *Salvia dominica*; zu den beiden kennzeichnenden Kleinsträuchern mischen sich bereits irano-turanische Elemente (*Artemisia herba-alba*, *Noaea mucronata* u.a.).



**Abb. 13:** Eine von *Phlomis*-Arten geprägte Halbsteppen-Batha mit Blick durch das Wadi Dana auf das Wadi Araba. Zu erkennen sind die Eichenmacchien und Wacholderbestände an den Hängen des Talschlusses (links im Mittelgrund des Bildes); eine Terrassierung des Kulturlandes ist notwendig um das ab rinnende Regenwasser auf den Terrassen zu sammeln und die Erosion zu bremsen; man beachte die weiß blühenden *Retama raetam*-Büsche inmitten (sub)mediterraner Pflanzenformationen!

triregionaler Verbreitung, ferner einige bereits sehr typische Steppengräser, z. B. *Aegilops kotschyi*, *Boissiera squarrosa* und *Taeniatum crinitum*.

Vor allem im Frühjahr präsentiert sich die Halbsteppenbatha als ein sehr buntes und ansprechendes Vegetationsmosaik, wobei sie im oberen, westlichen Randbereich des Grabenbruchs im Bergland von Edom besonders typisch ausgeprägt ist. Die Verzahnung der Zwergstrauchformationen mit Fragmenten offener Eichen- und Wacholderwälder verleiht der Landschaft im Bereich At Tafila-Dana vor dem Hintergrund der tief unten gleißenden Wüstenflächen des Wadi Araba eine zugleich exotische wie vertraut mediterrane Prägung.

### Litho- und Chasmophytengesellschaften

Dort, wo Fels unmittelbar ansteht, auf exponiertem steinigem Untergrund und an alten Gemäuern, wie etwa in Jarash, finden sich sehr heterogene Pflanzengemeinschaften, deren Struktur und Artenzusammensetzung von der Konsistenz des jeweiligen Substrats und der damit gegebenen Möglichkeiten für lokale Humusbildungen und Wasserspeicherung in Rissen, Spalten oder Höhlungen abhängt. Entscheidend für die Besiedlung solcher Standorte ist die Fähigkeit der Wurzeln, tief in Gesteinsspalten einzudringen.

Wir wollen diese Habitate kurz streifen, weil an diesen sehr offenen Standortkomplexen, wo die unmittelbare Konkurrenz eine geringere Rolle spielt, einige Pflanzen anzutreffen sind, die eigentlich „Außenseiter“ in der zonalen mediterranen Vegetation sind. Viele der Arten kommen auch in den Steppen- und Wüstengebieten vor, sofern sie dort ähnliche Standortkomplexe vorfinden. Am Sonderstandort Fels gibt es also eine mehr oder minder azonal geprägte Vegetation, worauf schon hingewiesen wurde. Inwieweit es sich bei bi- oder multiregionalen Sippen um verschiedene Ökotypen, Varietäten oder Unterarten handelt, ist für die meisten Arten nicht geprüft. Für *Capparis spinosa* ist dokumentiert, dass die Varietät *aravensis* an ähnlichen Standorten in den heißesten Wüstengebieten um das Tote Meer und im Wadi Araba wächst.

Typische Chasmophyten (Felsspaltenspflanzen) sind *Varthemia*-Arten (*V. montana* und *V. iphionoides*; nach diesen Zwergsträuchern werden auch die entsprechenden felsbewohnenden Syntaxa benannt); häufige Arten sind: eine Wildfeige, *Ficus pseudo-sycomorus*, der Kapern-Strauch *Capparis spinosa* var. *aegyptiaca*, *Rhamnus dispermus* (Kreuzdorn), *Podonosma orientalis*, *Ballota saxatilis*, *Globularia arabica*, *Pteroccephalus pulverulentus*, *Centaurea dumulosa* (Chamaephyten), *Parietaria diffusa*, *Umbilicus intermedius*, *Hyoscyamus aureus*, *Centaurea eryngioides* sowie einige ausdauernde Gräser, etwa *Hyparrhenia hirta* (Hemikryptophyten); auch die stammsukkulente *Caralluma europaea* wächst an solchen Standorten.

Neben den genannten Arten, die strikt an felsige Standorte gebunden sind, finden sich immer wieder auch „zonale“ mediterrane Arten der Batha oder Halbsteppenbatha in den Pflanzengesellschaften der Felsen und Felsspalten, wie etwa die Chamaephyten *Euphorbia hierosolymitana*, *Ballota undulata*, *Majorana syriaca*, *Micromeria fruticosa* und *Teucrium polium*.

## Die irano-turanische Steppenvegetation

### Ökologische Charakterisierung

Unterhalb eines kritischen Niederschlagsbereichs, der je nach Höhenlage und Temperaturregime zwischen rund 250 und 350 mm liegt, stoßen viele mediterrane Arten an ihre Verbreitungsgrenzen. Die zunehmende Aridität sowie Kontinentalität des Steppenklimas mit längeren, heißeren Sommern und entsprechend kürzeren, jedoch strengeren Wintern, fördert zunehmend irano-turanische Steppensippen, die an die stärkeren jährlichen und auch diurnalen Klimaschwankungen besser angepasst sind. Für die Vegetation der typischen Steppen gibt es also durch Sommerdürre und Winterkälte zwei Stressperioden, im Extremfall sogar eine doppelte Vegetationsruhe.

Thermisch anspruchsvollere, mediterrane Arten, etwa der Phönizische Wacholder, können hier auch auf hygrischen Gunstandorten aufgrund der sporadisch oder gar regelmäßig vorkommenden Winterfröste nicht mehr existieren. Andererseits verhin-

dert auch die zunehmende Aridität geschlossene hochwüchsige Gehölzformationen. Mit Eintritt in die irano-turanischen Region ist die „xerische Waldgrenze“ erreicht, und nur mehr sehr trockenresistente Bäume (*Pistacia atlantica*, auch *Quercus ithaburensis*), Kleinbäume oder Sträucher können in den an das Mediterran angrenzenden noch etwas niederschlagsreicheren Steppenzonen gedeihen. Damit beginnt die Dominanz der Chamaephyten (Zwergsträucher).<sup>2)</sup>

Diese dominieren im Mittelmeerraum nur in stark degradierten Landschaften, in allen Steppen, Halbwüsten und auch in vielen Wüsten der Erde stellen sie jedoch neben den Gräsern sehr typische landschaftsprägende Elemente dar.

Als Steppen werden ganz allgemein baumlose, außertropische Vegetationsbereiche bezeichnet, in denen xeromorphe Gräser, Hemikryptophyten und Zwergsträucher, daneben auch Geophyten und Therophyten eine mehr oder weniger geschlossene Vegetationsdecke bilden<sup>3)</sup>. In den Steppengebieten des Mittleren Ostens spielen heute allerdings die Gräser meist nur eine untergeordnete Rolle, und es dominieren Zwergsträucher. Da *Artemisia herba-alba* vielerorts dominiert, werden die Steppen an der Levante auch als Wermut-Steppen bezeichnet.

### Klimax-Vegetation und anthropozoogene Umgestaltung

Es wird heute für die Steppen des Nahen Ostens allgemein angenommen, dass der Anteil an Gräsern, etwa *Stipa*- oder *Aristida*-Arten in naturnäheren Stadien ihrer nacheiszeitlichen Entwicklung viel höher war als heute. Reine Grassteppen als Klimax-Vegetation sind jedoch für Palästina auf Grund der zu geringen Niederschläge auszuschließen, eher dürften gemischte Gras-Zwergstrauch-Steppen die ursprüngliche Vegetationsform gewesen sein (vgl. dazu ZOHARY 1962, 1973 und BAIERLE 1993, sowie die dar-

in zitierte reichhaltige Literatur). Zwergsträucher wurden sekundär gefördert (vgl. auch FREY & LÖSCH 1998). Diese gehören vorzugsweise den Pflanzenfamilien der Chenopodiaceen (Gattungen *Salsola*, *Anabasis*, *Noaea*, *Hammada* u.a.), Asteraceen (v. a. Wermut – *Artemisia herba-alba*) und Fabaceen (Gattung *Astragalus*) an. Aufgrund bestimmter Eigenschaften (Bitterstoffe, Oxalat, Dornen, starke vegetative Regenerationskraft etc.) und wegen ihrer gegenüber Gräsern geringeren Bekömmlichkeit haben sie sich als weideresistent erwiesen und konnten sich dadurch stark ausbreiten. Die ursprüngliche Heimat vieler dieser Arten ist wahrscheinlich in den noch trockeneren Anschlusszonen an den Wüstengürtel oder in Gebirgshochlagen (z. B. für *Noaea* als „Dornpolsterpflanze“) zu suchen. Auch das Vorkommen einer Reihe von großen Disteln (z. B. *Cousinia*-, *Echinops*- Arten, *Notobasis syriaca*, *Gundelia tournefortii*) wurde durch die Beweidung begünstigt. Eine anthropogene Umkehr dieser Sukzession tritt heute lokal dort ein, wo *Artemisia herba-alba* zur Verwendung als Brennmaterial in großen Mengen entnommen wird. In der Folge stellt sich ein von *Poa bulbosa* und *Carex pachystylis* geprägter Kurzgrasrasen ein, der zusätzlich durch Viehtritt gefördert wird (BAIERLE 1993).

Die mediterran geprägten Höhenzüge des transjordanischen Randgebirges waren vermutlich ehemals von einem offenen Steppenwald umsäumt (LONG 1957), dessen Leitelemente (v. a. *Pistacia atlantica*) sich nach Osten ausdünnten bzw. sich auf Gunstlagen im Bereich von Abflussrinnen und Wadis zurückzogen. BAIERLE (1993) vermutet als mögliches Steppenwaldgebiet einen schmalen, zwei bis fünf Kilometer breiten und stellenweise unterbrochenen Streifen zwischen At Tafila und Taiyiba, und zwar im Gebiet der Dornpolster-Zwergsträucher-Mischformationen (siehe weiter unten) entlang und östlich der Kammregionen in Höhen von 1200 bis 1500 m NN.

Die Freiflächen zwischen den Gehölzen wurden von einer Grasflur eingenommen. Noch heute gibt es in weniger intensiv genutzten Gebieten Südwestjordanien oberhalb 1200 m NN *Artemisia herba-alba*-Bestände mit *Stipa*-Arten im Unterwuchs (BAIERLE 1993). Auch die Stammformen

<sup>2)</sup> Die Begriffe „Chamaephyten“ bzw. „Zwergsträucher“ umfassen in vorliegender Arbeit holzige Pflanzen bis zu einer Höhe von maximal 1 m.

<sup>3)</sup> Der Begriff „Steppe“ ist für diese Art der Vegetation allerdings umstritten. Im Sinn von Russischen Botanikern (zit. in ZOHARY 1973) dürften nur offene Graslandschaften als Steppe gelten; alle baumlosen Gebiete des Nahen Ostens müssten Wüsten bzw. Halbwüsten genannt werden, entsprechend der angloamerikanischen Bezeichnung „desert“ für derartige Formationen.

der wichtigsten Getreidearten (Weizen, Gerste, Roggen) waren regelmäßig und reichlich in diesen Grasfluren des Steppenwaldes vorhanden und wurden nachweislich schon Tausende von Jahren vor der Entwicklung eines systematischen Ackerbaues in diesem Raum als Wildgetreide genutzt (HARRIS 1996, SMITH 1995). Damit spielte dieser Lebensraum eine wichtige Rolle für die an Getreideanbau gebundene Sesshaftwerdung des Menschen.

Heute sind Steppenwälder bis auf kümmerliche Fragmente verschwunden, oft sind es nur Einzelbäume, die überlebt haben, weil sie als Pfropfunterlagen für verwandte Fruchtbaumarten bzw. wegen Ihrer Früchte (Wildmandeln) oder als Schatten- oder Schneitelbäume (Pistazien) geschont wurden.

Neben der traditionellen Verwendung als Extensivweiden wird ein großer Teil der Steppe auch für Regenfeldbau genutzt. Bis zu einem Niederschlagsregime von ca. 150 mm lassen sich extrem trockenolerante Getreiderassen, vornehmlich Weizen, ohne künstliche Bewässerung kultivieren. Zur Erhaltung der – sehr bescheidenen – Produktivität und eines positiven Wasserhaushalts der Böden sind regelmäßige Brachen notwendig. Die tiefreichenden Wurzelsysteme von *Anabasis syriaca* und *Hammada scoparia* stellen gute Anpassungen an die Bedingungen des Regenfeldbaus dar. Sie können durch den einfachen Nomadenpflug nicht erreicht werden und verbleiben daher in den nur gelegentlich bebauten Feldern stehen. An der Trockengrenze des Regenfeldbaugesbietes werden dadurch diese beiden genannten Steppenarten gegenüber *Artemisia herba-alba* gefördert (BAIERLE 1993). Weizenfelder – oft kaum als solche erkennbar, Brachen, z. T. mit unterschiedlichen Sukzessionsstadien, sowie *Artemisia*-Steppen bilden auf den südlichen Hochflächen ein sehr ansprechendes Landschaftsmosaik (siehe auch Abb. 21).

### Abgrenzung

Im nördlichen Teil Jordaniens (bis etwa At Tafila) umgibt die irano-turanische Steppevegetation das mediterrane Territorium beidseitig des Randgebirges, wobei es dort weit nach Osten zieht. Südlich von At Tafila

hingegen, nehmen irano-turanische Vegetationseinheiten zusätzlich zu den für die mediterrane Vegetation zu trockenen Standorten auch die kältesten Bereiche der Kammlagen ein. Dies führt dazu, dass sie im südlichen Teil des Randgebirges flächenmäßig dominieren. Die Außengrenze des irano-turanischen Territoriums liegt allseitig bei ca. 100-150 mm Niederschlag, wo es vom saharo-arabischen bzw. saharo-arabischen/sudanischen Territorium abgelöst wird.

Auf den unscharfen Grenzverlauf zwischen den mediterranen und irano-turanischen Territorien im südlichen und südwestlichen Teil des Randgebirges und auf den Hochflächen selbst wurde bereits hingewiesen. Eine analoge Situation ergibt sich auch an der Trockengrenze der irano-turanischen Vegetation gegen die Wüste. Entsprechend der unsicheren Zuordnung von Vegetationseinheiten, die mosaikartig von saharo-arabischen, lokal auch schon von sudanischen Florenelementen durchsetzt sind, decken sich die von verschiedenen Autoren dem irano-turanischen Territorium zugewiesenen Gebiete nur in groben Umrissen. Zweckmäßig erscheint es, hier grundsätzlich nur Übergangsbereiche zu definieren. So wird von KÜRSCHNER (1986) der gesamte Bereich entlang des Steilabfalls des Hochplateaus in die südjordaniische Sandsteinwüste südlich und südöstlich von Ras en Naqb als irano-turanisch – saharo-arabisch – nubo-sindisches Mischterritorium ausgewiesen. Unklarheiten bestehen besonders entlang des topographisch und klimatischen sehr heterogenen Steilabfalls zum Grabenbruch. Hier wird entweder eine mediterran – saharo-arabische Übergangsv egetation vermerkt (KÜRSCHNER 1986), oder es werden irano-turanisch – saharo-arabische Vegetationselemente („offene bis sehr offene Zwerggesträuche“), bzw. nur ganz allgemein Vegetationskomplexe ausgewiesen, die Mediterran-, Steppen- und Wüstenelemente enthalten (BAIERLE 1993). Mediterrane Elemente finden sich eher in den (nicht allzu hohen) Kuppenlagen und entlang der Abbruchkante, während saharo-arabische Elemente gegen die Talsohle des Grabenbruchs zunehmend an Bedeutung gewinnen. Im Überschneidungsbereich zwischen Steppen und Wüsten werden Chenopodiaceen-Zwergsträucher mehr und mehr vegetations-

bestimmend. Die Mischzone folgt auch den tiefen Taleinschnitten der großen Wadis (Ma'in, al Mujib, al Hasa), wo sich durch das unruhige Relief sehr heterogene Vegetationskomplexe aus Elementen aller drei phytogeographischen Territorien ergeben, bereichert um azonale Auen-Vegetation im Talgrund. Reste der Steppenvegetation verlieren sich im oberen Jordantal.

Im flachen Tafelland gegen die ostjordanischen Wüsten, zumindest im mittleren und südlichen Teil Jordaniens, ist das irano-turanische Territorium physiognomisch und aufgrund des vorherrschenden Artengefüges im allgemeinen deutlicher abzugrenzen. Auch wenn bei starker Beweidung *Artemisia herba-alba* und andere bekömmlichere Steppenpflanzen zurücktreten und durch Chenopodiaceen, etwa durch *Anabasis syriaca* ersetzt werden, bleibt durch die dichtere Vegetationsdecke der Steppencharakter aufrecht. Als Trockengrenze der typischen Steppenvegetation (und auch des Regenfeldbaus) wird die 150 mm-Isohyete angenommen. Die daran anschließende Übergangzone zum saharo-arabischen Territorium ist durch offene Zwergstrauchformationen geprägt, in welcher Chenopodiaceen zunehmend an Bedeutung gewinnen. Die Breite dieser als Halbwüsten zu bezeichnenden Lebensräume zwischen Steppen und Wüsten ist auch maßgeblich von der Intensität der Beweidung abhängig, die besonders im Nordosten Jordaniens, nicht zuletzt auch auf Grund der Nähe zur Straßenverbindung zwischen Amman und Bagdad, sehr intensiv ist. Typische saharo-arabische Arten wie *Anabasis articulata* und *Halogeton alopecuroides* werden durch Beweidung stark gefördert und rücken in den Steppenraum nach. Zusätzlich werden die Flächen durch Massenvorkommen ungenießbarer (giftiger oder dorniger) Weideunkräuter entwertet (z. B. *Chenopodium*-Arten, *Peganum harmala*, *Onopordum*-Arten, *Xanthium spinosum*; SHARKAS 2001).

Die irano-turanische Region schließt auch derart lebensfeindliche Gebiete wie die Blocklavafelder am Rande zur syrischen Wüste im Norden Jordaniens ein. Generell ist es sehr schwierig, diese Bereiche der jordanischen Steppen auf den weitläufigen, flachen mit Basaltbrocken übersäten Flächen, die sich durch eine sehr spärliche Vegetation

auszeichnen, vom saharo-arabischen Gebiet abzugrenzen. Eine Zuordnung erscheint auf Grund der Dominanz von *Artemisia herba-alba* in den Wadis dieses Gebietes dennoch gerechtfertigt, auch wenn diese kleinräumigen Gunststandorte bereits schon von einer Reihe saharo-arabischer Arten (z. B. *Retama raetam*) besiedelt werden.

### Lebensformen und Ökophysiologie

Auf die dominierende Rolle der Zwergsträucher in Steppengebieten wurde schon hingewiesen. Dank ihrer tiefreichenden Wurzelsysteme und anderer Eigenschaften konnten sich Chamaephyten als holzige Lebensform in allen semiariden und ariden Regionen unserer Erde erfolgreich etablieren. Etwas detaillierter wird auf Anpassungsstrategien an trockene Lebensräume im letzten Kapitel eingegangen.

Der Anteil an Chamaephyten und Hemikryptophyten hält sich mit dem an Annuellen und Geophyten ungefähr die Waage (ca. 48 %, vgl. ZOHARY 1962). Der verbleibende Rest von ca. 4 % wird von Phanerophyten der Steppenwaldrelikte eingenommen. Einzelne dieser Gehölzarten, z. B. *Cercasus microcarpa*, nehmen nicht selten die Wuchsform von Chamaephyten an. Beispiele für Hemikryptophyten sind die zahlreichen Disteln, Beispiele für Geophyten, die einen bedeutsamen Anteil an der Steppenflora einnehmen und an das spezielle Klima mit kalten Wintern und langen Sommern gut angepasst sind, sind die wunderschönen dunklen *Iris*-Arten (*Iris atrofusca*, *Iris nigricans*, *Iris petrana*) und *Ixiolirion tataricum* (Amaryllidaceae). Als Beispiel einer weit verbreiteten Einjährigen, die nach regenreichen Wintern die Steppenlandschaft (etwa das Wadi al Mujib) flächendeckend blässlila überzieht, sei *Erucaria boveana* genannt (s. Abb. 23).

### Die wichtigsten Vegetationseinheiten

#### Steppenwaldrelikte

Schwerpunkt des Vorkommens von *Pistacia atlantica*, *Amygdalus korschinskii* und *Crataegus aronia*, den drei bedeutendsten irano-turanischen Gehölzen im Südwesten Jordaniens, stellen die relativ niederschlagsreichen Hochlagen zwischen At Tafila und Wadi Musa dar, insbesondere um den Jebel Ata'ta. In den selteneren Fällen bilden sie



**Abb. 14.** *Pistacia atlantica*-Bestände als Galeriewald entlang des Wadi Butm („Butm“ = arabisch „Pistazie“) in unmittelbarer Nähe des Wüstenschlosses Qasr Amra; im Wadibett wachsen reichlich Büsche des Wüstenginsters (*Retama raetam*). Foto: K. Spadinger.

kleine Baumgruppen und sehr aufgelockerte Bestände abseits der alten Königsstraße in abgelegenen Tälern (etwa *Pistacia atlantica*-Offenwälder im Wadi as-Sayarin, nordwestlich von Ain Lahda oder im Tla Butm, südlich des Jebel Ata'ta), die physiognomisch den offenen Eichenwäldern (vgl. Abb. 5) ähneln. Zumeist finden sich jedoch einzelne Exemplare der genannten Arten eingestreut in Regenfeldbau- oder Bracheflächen. Wie aus der Begleitflora eindeutig hervorgeht, sind Teile dieser aktuellen Vorkommen entlang des Hauptkammes, vor allem aber westlich davon, als Ersatzgesellschaften ehemaliger Eichen- oder Wacholderwälder zu werten. Es ist also Vorsicht geboten, aus dem

**Abb. 15.** *Pistacia atlantica* mit Fruchtsansätzen im Frühjahr (Wadi Butm). Foto: K. Spadinger.



aktuellen Verbreitungsmuster die Grenzen des ehemaligen weiter verbreiteten Klimax-Steppenwaldes abzuleiten, von dem weiter oben die Rede war. Am ehesten repräsentieren isolierte Einzelbäume östlich des Hauptkammes, inmitten eines Landschaftskomplexes aus Regenfeldbauflächen und dornpolsterreichen Steppen-Gesellschaften mit *Noaea mucronata*, *Astragalus bethlemiticus* und *Artemisia herba-alba* dessen bescheidenen Überreste.

Im Norden finden sich verstreute Einzel-exemplare von *Pistacia atlantica* und *Amygdalus korschinskii* noch in Khirbet Tmeri im östlichen Gilead. Zusätzlich gibt es dort im mediterranen Grenzbereich zur Steppe noch vereinzelt Exemplare der Tabor-Eiche, *Quercus ithaburensis*. Ebenso wie im Süden des Landes ist das heutige spärliche Vorkommen und Verbreitungsmuster der Steppenwaldelemente als Resultat menschlichen Einflusses auch im Norden auf ackerbaulich nicht nutzbare Lagen oder abgelegene Täler beschränkt (vgl. BAIERLE 1993).

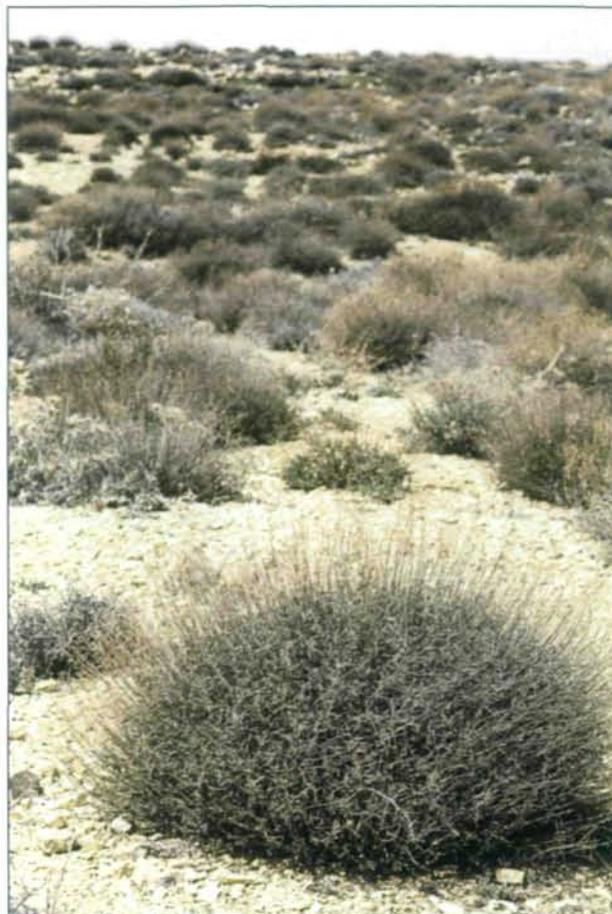
An Wadi- und Kluffstandorten des Westabfalls zum Wadi Araba werden Individuen von *Pistacia atlantica* und *Amygdalus korschinskii* mitunter weit in den saharo-arabischen Einflussbereich verschlagen. Auch entlang des großen Wadi Butm (arab. „Butm“ = Pistazie) zieht sich, wie schon erwähnt, ein *Pistacia atlantica* – Galeriewald weit in die jordanische Wüste (Abb. 14 und 15). Ähnliche Situationen gibt es vereinzelt auch in den Wadis am Westabhang des Randgebirges (s. Abb. 7 Hydrogeologie). Es handelt sich in allen diesen Fällen um extrazonale Vorkommen von Steppenwald-Elementen, die sich dort nur aufgrund der hygrischen Gunstsituation halten konnten. *Pistacia atlantica* besitzt grundsätzlich eine sehr weite ökologische Amplitude und ist als vielseitig vom Menschen genutzte Art oft der einzige Überrest verschiedenster Wald- und Steppenwaldgesellschaften, deren ursprüngliche floristische Zusammensetzung heute nicht mehr rekonstruierbar ist (BAIERLE 1993).

## Zwergsträucher und Dornpolstergesellschaften

Je nach Höhenlage und Kleinklima sowie physikalischen und chemischen Eigenschaften des Untergrunds (Körnigkeit, Kalk-, Gips-, Salzgehalt etc.) entwickeln sich unterschiedliche Zwergstrauch-Formationen. Die intensive Beweidung überlagert allerdings diese Faktoren und führt durch die Förderung der weideresistentesten Arten zu einer Nivellierung des Vegetationsbildes. Aufgrund ihrer breiten ökologischen Amplitude sind *Artemisia herba-alba*, *Noaea mucronata*, aber auch einige andere Zwergsträucher in allen Formationen regelmäßig anzutreffen. Insbesondere der Wermut erfuhr eine weite sekundäre Ausweitung seines ursprünglichen Areals. Nach ihm ist auch die gesamte Klasse benannt, der die irano-turanischer Zwergstrauchformationen syntaxonomisch zugehörig sind. Der ökologische Schwerpunkt von *Noaea* ist gegenüber dem von *Artemisia* etwas zum feuchteren und kühleren Klima verschoben, sodass diese Art die trockensten Ausprägungen der Wermutsteppen meidet.

### Verschiedene Formationen der Wermutsteppe

Typische *Artemisia herba-alba*-Bestände finden sich als Leitformation in der Kernregion des irano-turanischen Territoriums in Jordanien über kalkreichen, salzfreien Böden, wie grauen oder braunen Steppenböden, die leicht mergelig und/oder steinig sein können. Für lössreiche oder alluviale Böden und Segetalstandorte, namentlich im trockeneren Bereichen der Steppe, sind Vergesellschaftungen mit Chenopodiaceen-Zwergsträuchern (*Anabasis syriaca*, *Chenolea arabica*, *Hammada scoparia* und *Hammada eigii*) charakteristisch. Bei leichter Salinität des Untergrundes wird *Artemisia herba-alba* von *Salsola vermiculata* abgelöst. Für die Vergesellschaftungen mit *Artemisia* ergibt sich insgesamt ein sehr vielfältiges Bild, das von Beständen mit thermophilen Arten der sahara-arabischen Florenregion bis zu Einheiten reicht, die den Dornpolsterfluren der höchsten Lagen nahestehen. Im Rahmen dieses Beitrages können nur die wichtigsten *Artemisia*-Formationen exemplarisch vorgestellt werden.



**Abb. 16:** Typische *Artemisia herba-alba*-Steppe bei Ash Shawbak im Frühjahrsaspekt; im Vordergrund *Artemisia* (in der Nähe der Kreuzritterburg Shawbak).

### a) *Artemisia*-Bestände im südlichen Randgebirge

Diese Bestände siedeln in der Regel in nach Osten hin offenen Lagen im Kuppenbereich des Hochlandes oberhalb ca. 1200 m NN (Abb. 16), wo sie entweder die noch höher gelegenen Dornpolster-Steppen bzw.

**Abb. 17:** *Artemisia*-Steppe mit *Helianthemum vesicarium* und einzelnen gelben *Ononis natrix*-Sträuchern (zwischen Ash Shawbak und Petra).



**Abb. 18:** *Artemisia*-Steppe mit *Astragalus zemeraniensis* (Vordergrund) und *Helianthemum vesicarium*; dazwischen reichlich die einjährige *Senecio vernalis* (zwischen Ash Shawbak und Petra).



**Abb. 19:** Sehr offene Steppenvegetation mit *Artemisia herba-alba* und *Asphodeline lutea* am südlichen Ende des iranoturanischen Territoriums bei Ras en Naqb. Das Massenvorkommen von *Asphodeline* deutet auf intensive Beweidung.



die tiefe gelegene mediterran geprägte Halbschneppenbatha konzentrisch umgeben, oder – expositionsabhängig – mit diesen verzahnt sind. Graue Steppenböden, oft stark verdichtet, herrschen als Untergrund vor, die jährlichen Niederschläge liegen zwischen 200 und 250 mm. Vielfach sind die Steppen auf schmale Feldraine und Flurstreifen beschränkt oder *Artemisia* besiedelt streifen-

förmig aufgelassene Ackerflächen. Diese zeigen unterschiedliche Sukzessionsstadien und sind an rechteckigen Bestandesgrenzen und an typischen Segetal-Arten (z. B. *Achillea santolina*, *Onopordum*-Arten oder *Bongardia chrysogonum*) zu erkennen. Lokale Dominanz von *Helianthemum vesicarium* (Abb. 17) oder *Astragalus*-Arten (Abb. 18) verleiht den Steppen im Frühjahr bisweilen eine sehr bunte Färbung.

In den südlichen Grenzlagen am Abfall des östlichen Kalkplateaus gegen die süd-jordanischen Wüsten öffnet sich die Vegetation und wird wüstenhafter, gleichwohl immer noch Steppensippen dominieren (Abb. 19).

Charakteristische Arten neben *Artemisia herba-alba* sind die Dornpöster *Noaea mucronata* und *Astragalus bethlemiticus*, die Zwergsträucher *Astragalus sanctus* und *A. zemeraniensis*, *Ononis natrix*, *Helianthemum vesicarium* und *Ballota undulata*, die Hemikryptophyten *Scorzonera judaica* und *Sc. papposa*, *Tragopogon collinus*, *Asphodeline lutea*, *Poa bulbosa* s.l., *Stipa barbata* agg. und *Carex pachystylis*, die Geophyten *Ranunculus damascenus*, *Colchicum ritchii* und *Gynandris sisyri-chium* sowie die Annuellen *Isatis lusitanica* und *Sisymbrium erysimoides*. Bei starker Überweidung ist eine sekundäre Dominanz von *Asphodelus aestivus* festzustellen. *Anabasis syriaca* kann in feinerdereichen Senken und v. a. auf Feldern, die nur periodisch bebaut werden, eine Massenentwicklung erfahren.

#### b) *Artemisia*-Bestände an der Ostabdachung des Randgebirges

Die gesamten Steppenbereiche gegen die ostjordanische Wüstenlandschaften werden von *Artemisia*-Beständen eingenommen, die sich nach Osten mehr oder weniger rasch auflockern und längs des Randgebirges sowie auch im nordöstlichsten Teil Jordaniens gegen die syrische und arabische Wüste insgesamt sehr ähnlich sind (POORE & ROBERTSON 1963, ZOHARY 1973, BAIERLE 1993).

Östlich des Randbereichs der noch flächenhaften *Artemisia*-Bestände schließt sich eine Durchmischungszone an, in der die für die arideren Steppengebiete und für Wüsten im Nahen Osten charakteristischen Chenopodiaceen-Zwergsträucher mehr und mehr dominieren. Hervorzuheben sind *Anabasis syriaca*, *Atriplex stylosa*, *Halogeton alopecuro-*

ides, *Hammada scoparia*, *Salsola vermiculata*, sowie – als bereits typische Wüstenart – *Anabasis articulata*, die Vorliebe für steinige Standorte hat. Diese Arten kommen auch in den analogen saharo-arabischen Überlappungszonen entlang des Westhanges zum Grabenbruch vor. Dagegen fehlen aufgrund der geringeren topographischen und edaphischen Differenzierung und des kühleren Steppenklimas viele kälteempfindliche und auch viele an eher felsig-steinige Standorte gebundene Arten (wie etwa *Gymnocarpos decandrum*).

Die wichtigsten Arten für diese östlichen Steppenbereiche und ihre ariden Anschlüsse an die Halbwüsten und Wüsten sind (vorwiegend nach FREY & KÜRSCHNER 1989b) neben *Artemisia herba-alba* weitere Chamaephyten (*Atriplex stylosa*, *Noaea mucronata*, *Astragalus spinosus*), ausdauernde krautige Arten (*Astragalus platyraphis*, *Tragopogon collinus*, *Poa bulbosa* s.l., *Carex pachystylis*), Geophyten (*Ranunculus damascenus*, *Tulipa polychroma*) sowie einjährige Arten (*Ceratocephala falcata*, *Alyssum iranicum*, *Matthiola longipetala*, *Torularia torulosa*, *Astragalus cruciatus*, *Androsace maxima*, *Lophochloa berythea*, *Lolium subulatum*).

### c) *Artemisia*-Bestände am Westhang zum Grabenbruch

Die Artenzusammensetzung dieser Bestände ist durch die trocken-warmen Bedingungen in den Bereichen gegen das Wadi Araba zu geprägt. Dies erklärt die größere Zahl von thermophilen und trocken-toleranten Arten, etwa *Fagonia mollis*-Kleinarten. *Stipa barbata* fehlt andererseits. Die untere Grenze dieser Steppengesellschaften gegen den saharo-arabischen Bereich ist – dies wurde schon erwähnt – in dem steilen und sehr heterogene Gelände sehr unscharf. Je nach Gestein, Höhenlage, Exposition, Neigung und – nicht zuletzt je nach Nutzung – sind nach BAIERLE (1993) folgende Arten bzw. Artengruppen – vielfach schon saharo-arabische Sippen – mit *Artemisia* vergesellschaftet: *Farsetia aegyptiaca*, *Helianthemum kahiricum*, *Salvia aegyptiaca*, *Blepharis ciliaris*, *Tetrapogon villosus*, *Stipagrostis*-Arten (*St. ciliata*, *St. radiana*) in den wärmsten und steinigsten Lagen; *Gymnocarpos decandrum* auf eher kalkfreien Standorten in felsig-steinigem Gelände; *Retama raetam* und *Juniperus phoenicea* in Klüf-



ten und engen Wadis; *Urginea maritima* auf schottrigem Untergrund bei starker Beweidung; *Salsola vermiculata*, *Astragalus sanctus*, *Tragopogon collinus* auf karbonatischen Böden v. a. im Bereich des Wadi al Hasa.

**Abb. 20:** *Noaea mucronata*-Dornpolsterfragmente in den Hochlagen von Edom neben einem Getreidefeld (ca. 10 km südlich von Wadi Musa).

### Dornpolstergesellschaften

Die höchsten Lagen der südlichen Plateau- und Gebirgslandschaften (zwischen rund 1300 und 1500 m) werden von kälte-toleranten Vegetationseinheiten besiedelt, die von den Dornpolstern *Noaea mucronata* und *Astragalus bethlehemiticus* gekennzeichnet sind, während *Artemisia herba-alba* eine untergeordnete Rolle spielt. Dazwischen sind immer wieder Regenfeldbauflächen

**Abb. 21:** Die Landschaft in den Hochlagen von Edom südlich von Wadi Musa ist ein Mosaik aus *Noaea mucronata*-Dornpolstergesellschaften und Getreidefeldern an den Grenzen des Regenfeldbaues. Der Blick geht nach Westen über den Graben bis zu den Gebirgen der Negev-Wüste in Israel.



eingestreut (Abb. 20, 21). Diese Steppenformationen, die hier am südlichen Rand des Verbreitungsgebietes nur fragmentarisch vorkommen, bilden ausgedehnte Bestände in den noch höheren Lagen der nördlichen und nordöstlichen Gebirge, sowohl im mediterranen Einflussbereich (Libanon, Jebel Druz in Syrien) als auch weiter im Osten innerhalb der irano-turanischen Region. Die Bestände sind reich an Hemikryptophyten. Ausdauernde Gräser sind regelmäßig vorhanden, jedoch meist stark verbissen und können sich nur im Schutz der Dornpolster in größerer Anzahl halten. Zwischen den Dornpolstern und Zwergsträuchern ist vielfach ein geschlossener Rasen von *Poa bulbosa* s.l. und *Carex pachystylis* zu finden. Auch der mediterran und irano-turanisch verbreitete Kleinstrauch *Cerasus microcarpa* kommt gelegentlich vor.

Charakteristische Arten der Dornpolsterfragmente sind die Zwergsträucher *Noaea mucronata*, *Astragalus bethlehemiticus*, *Ononis natrix*, *Euphorbia hierosolymitana*, *Pteroccephalus pulverulentus*, *Artemisia herba-alba* und *Centaurea dumulosa*, die Hemikryptophyten *Cousinia moabitica*, *Dactylis glomerata*, *Poa bulbosa* s.l., *Carex pachystylis* und *Stipa*-Arten, und die Annuellen *Veronica campylo-poda* und *Bromus tomentellus*.

Aus den Hochlagen über 1000 m NN nördlich von Karak ist eine ähnliche Formation bekannt, in der neben den genannten Arten *Ballota undulata* vorherrscht (FEINBRUN & ZOHARY 1955).

### Felsspalten im irano-turanischen Gebiet

Sonderstandorte auf flachgründigen Schuttdecken, auf anstehendem Gestein oder an schmalen Felskanten werden von einer floristisch durch den Kleinstrauch *Centaurea dumulosa* gekennzeichneten Sondergesellschaft besiedelt. Zum Teil handelt es sich dabei um Sekundärstandorte, die als Ergebnis langfristiger Erosionsprozesse anthropozoogenen Ursprungs sind. Regelmäßige Begleitarten sind die Zwergsträucher *Ononis natrix*, *Pteroccephalus pulverulentus*, *Achillea falcata* und *Varthemia montana* sowie einige ausdauernde Kräuter wie *Dianthus strictus*, *Erysimum crassipes*, *Echinops poly-ceras* oder *Umbilicus intermedius*. Auch Einjäh-

rige, etwa *Minuartia meyeri*, *Bromus*-Arten (*B. tectorum*, *B. fasciculatus*, *B. danthoniae*) sind anzutreffen.

### Übergangsgesellschaften zur Wüste – Formationen mit Chenopodiaceen

Die im folgenden kurz charakterisierten Einheiten, die als xeromorphe offene Zwergstrauchformationen („Zwerggesträuche“) des saharo-arabisch – irano-turanischen Übergangsbereiches bezeichnet werden könnten (KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993), schließen im Osten bzw. am Grabenrand unterhalb der von *Artemisia* dominierten Bestände an und sind mit den noch trocken-toleranteren saharo-arabischen Pflanzengemeinschaften oft eng verzahnt. Die Deckung dieser „Wüstensteppen“ oder „Steppenwüsten“ beträgt je nach Niederschlag und Untergrund ca. 5 bis 60 %. Von den zahlreichen, teilweise sehr heterogenen Pflanzengemeinschaften können hier nur die wichtigsten erwähnt werden, die manchmal ausgedehntere Bestände bilden. Da diese Formationen noch ein mehr oder weniger „diffus“ verteiltes Vegetationsmuster zeigen, werden sie hier im Rahmen der Steppenvegetation erwähnt, gleichwohl einige der unten genannten Arten bereits als eindeutig sahara-arabische Florenelemente ausgewiesen sind (*Halogeton alopecuroides*, *Chenolea arabica*). Für die Mehrheit der vorkommenden Arten ist jedoch eine biregionale Verbreitung charakteristisch.

*Halogeton alopecuroides* bildet östlich der Wasserscheide und des *Artemisia*-Gürtels kleinflächige Bestände auf karbonatischen Böden, oft zusammen mit anderen Chenopodiaceen-Zwergsträuchern (*Salsola vermiculata*, *Anabasis syriaca*, *Chenolea arabica*). Entlang des Westabfalls siedeln *Halogeton*-Bestände v. a. an warmen Porphyrit-Schutthängen (z. B. nordwestlich Al Beida), oder auf höher gelegenen flachen und stark beweideten kalkhältigen und verdichteten Substraten, hier oft gemeinsam mit *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* und *Salsola vermiculata*. In den trockensten Lagen tritt eine Reihe thermophiler saharo-arabischer Arten (z. B. *Gymnocarpus decandrum*, *Asteriscus graveolens*) hinzu. *Halogeton* ist für seine hohe Regenerationskraft nach Verbiss oder Hangrutschungen bekannt, was seine weite Verbreitung zumindest teilweise erklärt (BAIERLE 1993).

Eine von *Hammada eigii* dominierte Formation, die auch im zentralen und nördlichen Teil der Syrischen Wüste häufig ist, kommt v. a. als Segetalgesellschaft auf Alluvialböden in Ebenen und Brachen der Hochländer Ost-Gileads vor.

Noch trockenere Bedingungen in den Steppenrandlagen im Süden und Osten erträgt *Hammada scoparia*, die aufgrund ihrer Unbekömmlichkeit (Oxalat, Bitterstoffe) vom Weidevieh eher gemieden wird, und daher bei intensiver Beweidung lokal sehr stark gefördert werden kann. Mischbestände von *Hammada scoparia* und *Salsola vermiculata* kommen im Osten von Gilead (z. B. Umgebung von Mafraq), Moab und Edom bei jährlichen Niederschlagsregimen zwischen 200 und 80 mm auf feinerdereichen alluvialen Geländeformen eher kleinflächig zur Entfaltung. Gegenüber angrenzenden *Artemisia herba-alba*-Beständen nimmt diese Gesellschaft eher die flachen, stärker degradierten und schlechter drainierten, wahrscheinlich bereits schwach salzhaltigen Lagen ein. An typischen Begleitarten dieser *Salsola*-*Hammada*-Formationen sind noch zu erwähnen: *Bufonia virgata*, *Astragalus tribuloides*, *Erodium deserti*, *Helianthemum salicifolium*, *Verbascum eremobium*, *Lactuca orientalis*, *Lasiopogon muscoides*, sowie einige Geophyten: *Allium artemisietorum*, *Colchicum ritchei*, *Gagea reticula*, *Leopoldia longipes*, *Gynandris sisyrrinchium*, *Poa bulbosa* und *Carex pachystylis*. Kleinflächige Reinbestände von *Salsola vermiculata* finden sich östlich des *Artemisia*-Gürtels über flachen und verfestigten quartären Schottern (Regs).

Am Westhang, insbesondere im Bereich des Wadi al Hasa in 300-600 m NN Seehöhe bildet *Salsola vermiculata* dagegen größere flächige Bestände aus (Abb. 22). Wie oben schon erwähnt, wird dieser Chenopodiaceen-Zwergstrauch durch einen gewissen (niedrigen) Salzgehalt sowie auf gipshaltigen Böden gefördert. *Salsola vermiculata* erträgt aufgrund ihrer hohen Regenerationsfähigkeit zudem intensive Beweidung durch Schafe. Die Begleitflora auf diesen zum Teil stark gestörten Standorten ist sehr reichhaltig und umfasst neben den durch Weidetritt begünstigten Arten *Poa bulbosa* und *Carex pachystylis* (siehe unten) u. a.: *Rumex cyprius*, *Pteranthus dichotomus*, *Noaea mucro-*



**Abb. 22:** *Salsola vermiculata*-Bestand bei Petra; der heiße südexponierte Hang hat im Gegensatz zu artenreicheren *Salsola*-Beständen durch intensive Beweidung wüstenhaften Charakter angenommen.

*nata*, *Matthiola longipetala*, *Notoceras bicorne*, *Astragalus cruciatus*, *Astragalus sanctus*, *Medicago laciniata*, *Erodium deserti*, *Helianthemum salicifolium*, *Pimpinella eriocarpa*, *Plantago ovata*, *Artemisia herba-alba*, *Atractylis*-Arten (*A. cancellata*, *A. serratuloides*), *Picris damascena*, *Reichardia tingitana*, *Scorzonera*-Arten (*S. papposa*, *S. judaica*), *Bromus danthoniae*, *Crithopsis delileana*, *Lolium subulatum*, *Schismus barbatus*. Sehr hoch ist auch der Anteil von Therophyten, darunter zahlreiche Arten mit einer sehr weiten phyto-geographischen Verbreitung: *Silene colorata*, *Ceratocephala falcata*, *Roemeria hybrida*, *Carrichtera annua*, *Erucaria boveana*, *Torularia torulosa*, *Reseda alba*, *Hymenocarpos circinnatus*, *Onobrychis crista-galli*, *Trigonella arabica*, *Euphorbia chamaepeplus*, *Anagallis arvensis*, *Anthemis pseudocotula*, *Calendula tripterocarpa*, *Centaurea pallescens*, *Rhagadiolus stellatus* u. a. Die heterogene floristische Zusammensetzung dokumentiert eindrucksvoll die komplexen phytogeographischen Gegebenheiten im Bereich der tief eingeschnittenen Wadis des Randgebirges. Nach ergiebigen Winterregenfälle können sich die sonst halbwüstenhaften Hänge des Wadi al Mujib in ein Blütenmeer verwandeln (Abb. 23).



**Abb. 23:** Das Wadi Mujib Ende März 1992 nach einem sehr regenreichen Winter; die Zwergsträucher im Übergangsbereich von Steppen zu Wüsten werden von einem Teppich aus bunten Annuellen zugedeckt: *Papaver*, *Astragalus callichrous*, *Erucaria boveana*, *Silene colorata* (rechts vorne) u.v.a. Foto: K. Spadinger.

### Weitere Steppenformationen

#### Gräser

Es wurde im allgemeinen Abschnitt über das irano-turanische Gebiet schon erwähnt, dass Zwergsträucher die vorherrschende Lebensform in den rezenten Steppengebieten des Nahen Osten sind, während Gräser durch die anthropozoogene Nutzung stark zurückgedrängt worden sind. Für das Steppengebiet der Basaltlavafelder im Norden Jordaniens geben jedoch POORE & ROBERTSON (1963) eine großflächig vorherrschende Pflanzengesellschaft von *Poa sinaica* (einer mit der schon oft erwähnten *Poa bulbosa* eng verwandten Art) und *Carex pachystylis* an. Daneben sind noch *Poa bulbosa* selbst sowie die einjährige *Stipa capensis* vertreten. Neben Gräsern finden sich regelmäßig auch diverse Chenopodiaceen-Zwergsträucher und *Artemisia herba-alba*. Möglicherweise ist der hohe Grasanteil die Folge einer systematischen Entfernung der Zwergsträucher, besonders von *Artemisia*, als einziger Energiequelle in diesen weitläufigen, baumlosen Landschaften. Andererseits könnte der *Poa-Carex*-Kurzgrasrasen in stark beweideten Gebieten durch Viehtritt gefördert werden (BAIERLE 1993). Denkbar ist schließlich auch, dass die Gräser im Schutz der vielen Nischen, die ihnen das raue und schlecht begehbbare Gelände aus Basaltblöcken unterschiedlichster Größe bietet, bessere Überlebenschancen haben. *Poa bulbosa-Carex pachystylis*-Kurzrasen kommen auch in vielen Steppenformationen der süd-

lichen Landshälfte bis an die Grenze zur Wüste vor (vgl. dazu auch POORE & ROBERTSON 1963, LONG 1957).

#### *Ziziphus lotus*

Zum Schluss sei noch auf einige steppenartige Formationen im Norden des Landes hingewiesen, die entlang der Abhänge des Randgebirges gegen das Jordantal (zwischen -200 und +300 m NN) als interessante Mischungen mit mediterranen und irano-turanischen Arten bestehen (FEINBRUN & ZOHARY 1955). *Ziziphus lotus*, ein stark verzweigter Dornbusch von ca. 2 m Durchmesser, ist mit folgenden Pflanzenarten vergesellschaftet: *Salvia dominica*, *Kickxia aegyptiaca* und *Phagnalon rupestre* (Zwergsträucher), *Gypsophila arabica*, *Astragalus macrocarpus*, *Ferula communis*, *Convolvulus dorycnium*, *Alkanna strigosa*, *Anchusa strigosa*, *Ajuga chia*, *Carlina hispanica*, *Echinops polyceras* (Hemikryptophyten), *Asphodelus aestivus*, *Allium orientale*, *Gynandris sisyrinchium* (Geophyten) und *Astragalus palaestinus*, *Bromus fasciculatus*, *Stipa capensis* (Annuelle).

## Die saharo-arabische Wüstenvegetation

### Ökologische Charakterisierung

Grundsätzlich herrscht auch hier noch das mediterrane Klimamuster, nur sind die Sommer noch heißer und länger, die Erholungsphasen für die Vegetation umso kürzer. Zudem fallen – wie in allen Wüstengebieten unserer Erde – die Niederschläge während der Wintermonate sporadisch und unregelmäßig, dann aber umso heftiger. Monatelang trocken liegende Wadis können sich innerhalb weniger Stunden in reißende und gefährliche Flüsse verwandeln. Andererseits bleibt in manchen Jahren der Winterregen völlig aus. Einfallender Regen fließt in Wüsten großteils oberflächlich rasch ab und sammelt sich in den Wadisystemen, bzw. in grobschottrige und kiesige Substrate rasch einsickerndes Wasser wird ungebremst in das tiefliegende Grundwasser abgeleitet. Zu echten Bodenbildungen<sup>4)</sup> mit der Möglichkeit zur Wasserspeicherung kommt es nur unter kleinräumigen Gunstsituationen (WALTER &

<sup>4)</sup> wenn im Text dennoch der Begriff „Boden“ verwendet wird, so ist dies synonym mit „Substrat“ oder „Untergrund“ zu verstehen!

BRECKLE 1984, ORSHAN 1986). Je nach Steilheit des Geländes und der Heftigkeit des jeweiligen Regenereignisses verschiebt sich die Relation des direkt in den Untergrund einsickernden und teilweise wieder verdunstenden zum ab rinnenden Wasser. Die Menge an „run off“ nimmt Werte zwischen 10 und 80 % ein (EVENARI 1985a).

Unter rund 70 bis 100 mm Niederschlag pro Jahr – je nach Substrat (siehe unten) – ändert sich das Landschaftsbild markant: die in der Steppe und Halbwüste noch „diffus“ verteilte Vegetation beginnt, sich auf Gunststandorte in periodisch gefluteten Abzugsrinnen und Wadis, auf Senken und zwischen größere Steine zurückzuziehen, wo sich Niederschlagswasser sammelt (MONOD 1954, WALTER 1964). Lokal steht somit der „kontrahiert“ wachsenden Vegetation mehr Wasser zur Verfügung als der pro Flächeneinheit einfallenden Regenmenge entspricht, die alleine nicht mehr ausreicht, um flächenhafte Vegetation mit genügend Feuchtigkeit zu versorgen (vgl. dazu Abb. 3, Kap. Landschaftsgeographie und Abb. 2, Kap. Hydrogeologie). Insbesondere gilt dies für Bäume und Sträucher, die ohne die Grundwasserreserven im Einflussbereich größerer Wadiläufe nicht leben könnten. Berechnungen zeigten, dass in Wüstengebieten mit zusammengezogener Vegetation der (spärlichen) Pflanzendecke de facto gleich viel an Niederschlagswasser zur Verfügung steht wie den (üppigeren) Pflanzenbeständen in etwas feuchteren Klimaten, weil hier wie dort die Relation der Gesamtfläche an transpirierender Oberfläche zum lokal verfügbaren Wasser größenordnungsmäßig gleich ist (WALTER & STADELMANN 1974).

Die Art und Verteilung der Wüstenvegetation außerhalb der Wadis ist stark vom Untergrund und von der Topographie des Geländes, und damit vom gesamten Wasserhaushalt in der Landschaft abhängig. Maßgeblich sind dabei alle gelände- und substratsbedingten Möglichkeiten, Wasser – auch kleinräumig – zurückzuhalten und damit vor der Verdunstung zu schützen.

Tiefgründige Sande sind pflanzenfreundliche Standorte: Das Substrat Sand ist grob genug, dass Regen gut eindringen kann, jedoch auch fein genug um Wasser kapillar zu-

rückzuhalten. So kann Sand in Abhängigkeit seiner Korngröße bis zu 4 % seines Gewichts an Wasser kapillar zurückhalten. Je nach herrschendem Niederschlagsregime sammeln sich also im Untergrund höherer Sandauflagen und im Inneren von Dünen erhebliche Wasservorräte an, die über undurchlässigen Schichten regelrechte Grundwasserlinsen ausbilden können. Entscheidend ist nun, dass die Verdunstung dieser Wasserreserven dadurch verhindert wird, dass aufgrund der (im Vergleich zu Ton) groben Körnung des Substrats die kapillaren Wasserfäden wenige Dezimeter unter der Oberfläche abreißen. Dadurch bleibt der zentrale Wasserkörper hydrisch (und auch thermisch) isoliert, sodass Sand lediglich an seiner Oberfläche austrocknet. Sofern es also den Pflanzen gelingt, durch tiefreichende Bewurzelung den Kontakt zu den Wasservorräten im Inneren des Sandes zu bekommen, leiden sie als „Phreatophyten“ (Grundwasserpflanzen) nicht mehr unmittelbar an Wassermangel (QUEZEL 1965, WALTER & BRECKLE 1984, 1986). Dieses Substrat kann dementsprechend höhere Sträucher (*Retama raetam*) und kleinere Bäume (*Haloxylon persicum*) versorgen. Allerdings müssen Pflanzen hier an die Mobilität des Sandes und die dadurch bedingte Dynamik des Habitates (Verlagerung von Dünen durch Wind) angepasst sein. Tiefgründiger Sand oder sandiger Löss ermöglichen eine lockere diffuse Vegetation sogar bei jährlichen Regenmengen unter 100 mm.

Auch felsiger und zerklüfteter Untergrund sorgt für pflanzenfreundliche Standortkomplexe was verständlich wird, wenn man bedenkt, dass Wasser in Ritzen und Spalten einsickert und sich in Hohlräumen sammelt, sodass es teilweise der Verdunstung entgeht. Die zahlreichen Chasmophyten und Lithophyten können diese Reserven gut nutzen. Teilweise herrschen solche Sondersituationen auch in Hamadas, wo das von den Steinen ablaufende Wasser unter diesen zurückgehalten wird. Dadurch werden etwas feuchtere Nischen an den Kontaktzonen zum umgebenden Feinsubstrat geschaffen, wo die Pflanzen bevorzugt wurzeln. Im steinigen Gelände ist auch Zusatzwasser durch Taubildung an der durch die Rauheit des Geländes stark vergrößerten Oberfläche ins Kalkül zu ziehen.

Die schlechtesten Wasserverhältnisse finden sich in Bereichen mit verkrusteten, ungeschützten Oberflächen, auf denen viel Wasser verdunstet und der Rest in Erosionsrinnen abläuft. Auch ebene Tonflächen oder Tonpfannen, die sich in den niedrigsten, oft abflusslosen Geländeteilen durch Ablagerung der feinsten Sedimentfraktionen ausbilden, sind ungünstige Biotope, da Regenwasser nur sehr langsam einsickert und größtenteils verdunstet. Daher neigen solche Böden in ariden Regionen generell zur Versalzung („Salzpfanneneffekt“) und können selbst bei ausreichender Feuchtigkeit nur von Spezialisten (Halophyten; siehe dazu Biologie) besiedelt werden (WALTER & BRECKLE 1984).

Langzeitbeobachtungen haben gezeigt, dass dann, wenn ein bestimmter Standort erfolgreich von einer Pflanzengemeinschaft eingenommen werden konnte, sich diese auch bei sehr wechselhaften Bedingungen und zeitweise gravierenden Störungen langfristig halten kann (ZOHARY 1962). Ursache der Langzeit-Stabilität von Wüstenökosystemen ist die hohe Plastizität (Resilienz) xerophiler Lebensgemeinschaften (vgl. dazu WALTER & BRECKLE 1984, 1986, ORSHAN 1986, SHMIDA et al. 1986): Unter dem enormen Selektionsdruck des extremen Wüstenklimas entwickelte sich eine Vielzahl an Anpassungsstrategien zur Vermeidung von Wasserverlusten und zur Aufspürung von Wasserreserven. In den nur sporadisch vorhandenen und sehr disjunkt verteilten günstigen Nischen mit spärlicher Vegetation kann eine hohe Diversität koexistierender Arten mit entsprechend unterschiedlichen „life strategies“ aufrechterhalten werden. Da Konkurrenzeffekte mit geringerer Wahrscheinlichkeit auftreten als in dicht geschlossenen Pflanzenbeständen (SHMIDA et al. 1986) können sich, wenn einmal etabliert, auch weniger produktive Arten halten. Zudem wurden solche Arten gefördert, die auf die sehr wechselhafte Verfügbarkeit von Wasser flexibel genug reagieren können, um auch längere Dürreperioden zu überstehen. Beispiele dafür sind Einjährige, die in extrem trockenen Jahren überhaupt nicht keimen oder winzige Kümmerformen ausbilden, die trotzdem noch fruchten, oder Zwergsträucher, deren Blattaustrieb sich nach dem aktuellen Wasserangebot richtet

und die bei längerer Dürre sogar Teile ihres Sprosssystems abwerfen, um Wasser zu sparen (siehe Kap. Biologie). So schwankte etwa zwischen feuchten und trockenen Jahren die Gesamt-Biomasse einer *Hammada scoparia*-Gesellschaft in der Negev-Wüste (Israel) vor allem durch die unterschiedliche Entwicklung der Einjährigen um den Faktor von 4,4; bei Zwergsträuchern lag der „Fluktuationsfaktor“ der Biomasseentwicklung immer noch bei 1,8 (EVENARI et al. 1976).

### Klimax-Vegetation und anthropozoogene Umgestaltung

Als Klimaxvegetation der saharo-arabischen Region können offene bis sehr offene Zwergstrauchformationen unterschiedlichster Zusammensetzung betrachtet werden. Wie sehr im Einzelnen das Großklima und spezielle Standortfaktoren das natürliche Vegetationsmuster bedingen, lässt sich auf Grund der Jahrtausende langen Nutzung als Weideflächen für Schafe, Ziegen und Kamele heute kaum mehr rekonstruieren (WALTER & BRECKLE 1984). Da die genannten Weidetiere zudem deutliche Präferenzen für gewisse Pflanzenarten zeigen (BAIERLE 1993), ist sehr wahrscheinlich, dass sich die Vegetation auch qualitativ verändert hat. Ähnlich wie in Steppengebieten ging der Anteil ausdauernder Gräser und Kräuter, aber auch gewisser Zwergsträucher (z.B. *Gymnocarpus decandrum*) zu Gunsten weniger bekömmlicher Zwergsträucher zurück. Teile der östlichen Hamadas waren ehemals dichter von Zwergsträuchern besiedelt, und es gab auch noch mehr Akazien (*Acacia gerardii*, siehe Absatz *Acacia*, Trockengehölze). Archäozoologischen Befunde belegen zudem für diese Gebiete eine wesentlich reichere Wüstenfauna, (vor allem Gazellen), deren Rückgang nicht nur mit dem anthropozoogenen Einfluss (Bejagung und Konkurrenz durch Weidetiere) sondern auch mit postglazialen Klimaschwankungen zusammenhängen könnte (vgl. dazu LONG 1957). So gut wie sicher ist, dass alle Sträucher und Bäume, die wertvolles Feuerholz liefern (etwa *Haloxylon persicum*) dezimiert wurden.

### Abgrenzung

Saharo-arabische Vegetationseinheiten besiedeln im wesentlichen vier ökologisch

sehr unterschiedliche Standortkomplexe (vgl. dazu auch KÜRSCHNER 1986):

- ostjordanische Steinwüsten (Hamadas)
- Senken, breite Wadis und Salzpfannen im Osten
- Sandwüsten im Süden und Südosten
- die mittleren und unteren Hangfußbereiche des Randgebirges bis ins untere Jordantal, die untere Hügelzone im Wadi Araba
- die Gebirge und Wadisysteme östlich von Aqaba

Auf die vielfältigen Überschneidungen mit Steppenlandschaften, in denen sich bei anthropozoogenen Störungen Wüstenarten mitunter großflächig ausbreiten können sowie auf Sondersituationen am Grabenrand, wo an trocken und heißen Standorten Wüstenarten extrazonal bis ins Mediterran vordringen (z. B. *Gymnocarpos decandrum*, *Reaumuria hirtella*; vgl. BAIERLE 1993), wurde weiter oben schon hingewiesen. Die „Demarkationslinie“ zwischen Steppen und Wüsten wird für den Mittleren Osten generell zwischen den 70 und 100 mm- Isohyeten angenommen (ZOHARY 1973, ORSHAN 1986). Die Übergänge zur sudanischen Penetrationszone in den drei letzten der oben genannten Lebensräumen sind ebenfalls fließend: In den tiefsten und wärmsten Lagen mischen sich ganz allmählich sudanische Florenelemente mit der saharo-arabischen Vegetation. Üblicherweise definiert man erst diejenigen Bereiche, in denen die tropischen Gehölze, insbesondere die Dornakazien, landschaftsbestimmend werden, als sudanisches Territorium bzw. sudanische Penetrationszone (ZOHARY 1973, BAIERLE 1993).

### Lebensformen

Abgesehen von der Dattelpalme, *Phoenix dactylifera*, *Haloxylon* (wörtlich. „Salzbaum“) *persicum* und einigen Sträuchern, vor allem *Retama raetam*, fehlen Phanerophyten in der saharo-arabischen Region. Noch stärker als in den Steppengebieten dominieren xeromorphe Zwergsträucher, besonders aus den Familien der Chenopodiaceen, Fabaceen, Cistaceen und Asteraaceen. Wie für extreme Lebensräume charakteristisch, werden oft weite Flächen von nur wenigen aber besonders gut angepassten Arten besiedelt, die dann in hohen Indivi-

duenzahlen vorhanden sind (z. B. *Anabasis articulata*, *Hammada salicornica*). Der Deckungsgrad der Zwergstrauchgesellschaften beträgt im Durchschnitt 5-10 %, Durch Einjährige kann dieser Wert in Gunstjahren bis auf 35 % erhöht werden (BRECKLE & WALTER 1984, KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993).

Einjährige stellen also die zweite, an Artenzahl sogar dominierende Lebensform dar; ihr Anteil am Artenspektrum kann in manchen Gesellschaften bis zu 65 % betragen (ORSHAN 1996), und sie können nach regenreichen Wintern auch die meiste Biomasse entwickeln (siehe oben). Die meisten Arten sind Ubiquisten im saharo-arabischen Raum und kommen fallweise auch in den Nachbarregionen vor. Therophyten können aufgrund ihres sporadischen Auftretens im Gegensatz zu den viel stärker standortgebundenen Zwergsträuchern zumeist nicht zur Typifizierung von Vegetationsgemeinschaften herangezogen werden (ZOHARY 1973).

Hemikryptophyten und Geophyten kommt in Wüsten einen etwas geringere Bedeutung zu als in den Steppengebieten und im Mediterranraum (vgl. ZOHARY 1962, 1973, DANIN & ORSHAN 1998).

### Die wichtigsten Vegetationseinheiten

Während in den ausgedehnten und eher eintönigen Stein- und Kieswüsten im Osten und Nordosten und auf den Sandwüstenflächen im Süden und Südosten des Landes noch größere Vegetationseinheiten bestehen, stellen die gebirgigen Wüsten des Südwestens ein komplexes Mosaik verschiedenster Landschaftselemente dar. Standorte mit unterschiedlicher Exposition und Hangneigung sowie auf verschiedensten Substraten – von blanken Gestein, in dem nur Chasmo- und Lithophyten Chancen haben, über Geröllhalden und Blockfelder, Schuttfächer bis zu kleinflächigen Stein-, Kies- und Sandwüsten – sind vielfach benachbart und oft kleinräumig ineinander verzahnt. Abzugsrinnen und bisweilen tief eingeschnittene Wadis vermehren die Vielfalt an möglichen Habitattypen.

Aufgrund dieser Vielfaltigkeit hat man es mit Vegetationskomplexen unterschiedlicher Pflanzengesellschaften zu tun, die nicht immer leicht voneinander abzugrenzen sind (BAIERLE 1993) und in der Regel

Sippenspektren beider phytogeographischer „Wüstenregionen“ beherbergen. Die im folgenden für die einzelnen Habitatskomplexe bzw. Substrate als charakteristisch genannten Artengarnituren und Pflanzengesellschaften können entsprechend der Vielgestaltigkeit der Wüstenlandschaften alle möglichen Mischungen einnehmen. Diese werden noch durch instabile Annuellenfluren bereichert, die nur dann auftauchen, wenn nach ausgiebigen Winterregen genügend Feuchtigkeit vorhanden ist.

Der Versuch einer Klassifizierung der Wüstenvegetation wird generell dadurch erschwert, dass viele der genannten Arten auf mehreren Standorttypen vorkommen, da – vereinfachend dargestellt – das Vermögen der Pflanzen, in günstigen Mikronischen inmitten einer ansonsten lebensfeindlichen Umwelt zu keimen und sich zu etablieren, viel stärker von der autökologischen Leistungsfähigkeit der Pflanzen abhängt als von einer durch komplexe Konkurrenz- und Ausschlussprinzipien gesteuerten räumlichen Verteilung, wie dies für unsere geschlossenen heimischen Pflanzenbestände zutrifft (vgl. SCHMIDA et al. 1986)<sup>5)</sup>. Gute Beispiele hierfür liefert *Retama raetam*, eine überaus erfolgreiche Wüstenart, die von Felsspalten im mediterran-irano-turanischen Grenzbereich bis zu Sandflächen im Wadi Araba praktisch alle Standorttypen (außer Salzflächen) besiedeln kann, solange Wasserreserven mittels tiefreichender Wurzeln ausgeschöpft werden können. Auch *Anabasis articulata* und *Zilla spinosa* sind zwei weitere äußerst erfolgreiche Wüstenarten, die eine extrem weite ökologische Amplitude haben. Dennoch gibt es sehr deutliche und auch landschaftsbestimmende Bindungen bestimmter Pflanzenformationen an spezielle Substrattypen, insbesondere dann, wenn diese Substrate großflächiger ausgebildet sind und auf diesen zwangsläufig solche Pflanzenarten dominieren, die besonders gut an die entsprechenden ökologischen Bedingungen angepasst sind, beispielsweise Chasmo- und Lithophyten an felsigen Hänge, oder Psammophyten mit einer Reihe von

<sup>5)</sup> was nicht heißt, dass Konkurrenz keine Rolle spielt! Sehr wohl ist diese wirksam, wenn (oft zufällig) in die selbe Nische gelangende Verbreitungseinheiten (Diasporen) in der Frühphase ihrer Entwicklung nach Regenereignissen synchron keimen.

morphologischen Anpassungen an ein überwiegend sandiges Substrat, etc.

Im folgenden wird versucht, durch Wiedergabe einiger Beispiele aus der vorhandenen Literatur – ergänzt durch eigene Erfahrungen – zumindest ein grobes Bild der insgesamt sehr vielfältigen und auf engem Raum sehr wechselhaften Vegetationsverhältnisse in den jordanischen Wüsten zu entwerfen (vgl. dazu FEINBRUN & ZOHARY 1955, ZOHARY 1973, KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993) Dabei wird zwar von einzelnen Standorttypen und Habitatkomplexen ausgegangen, jedoch wird auch – wo dies eindeutig möglich ist – der geographische Bezug hergestellt.

### Hamadas (Steinwüsten) und Regs (Kieswüsten) in der ostjordanischen Wüste

In diesen eintönigen welligen Wüstenlandschaften des Ostens und Nordostens fehlt eine flächig ausgebildete Vegetation fast vollständig bzw. besteht aus sehr offenen xerophilen Zwergstrauchformationen, die nur nach Regenfällen durch zahlreiche Therophyten ergänzt wird. Pflanzen findet man zumeist nur in kleinen Abzugsrinnen<sup>6)</sup>, Wadis oder auf Sandanwehungen. Im Vergleich zu tieferliegenden und daher wärmeren Hamadas oder Regs (etwa im Wadi Araba) sind die kühleren kontinentalen Wüstenbereiche aufgrund geringerer Wasserverluste durch Evaporation etwas dichter bewachsen und auch artenreicher (AL-EISAWI 1996), sofern die Flächen durch Überweidung nicht degradiert sind. Im Nordosten Jordaniens, E von Burqu, sind die Hamadas, z. T. noch im Bereich der Basaltwüste, durch riesige Tonpfannen unterbrochen, über deren Vegetation wenig bekannt ist.

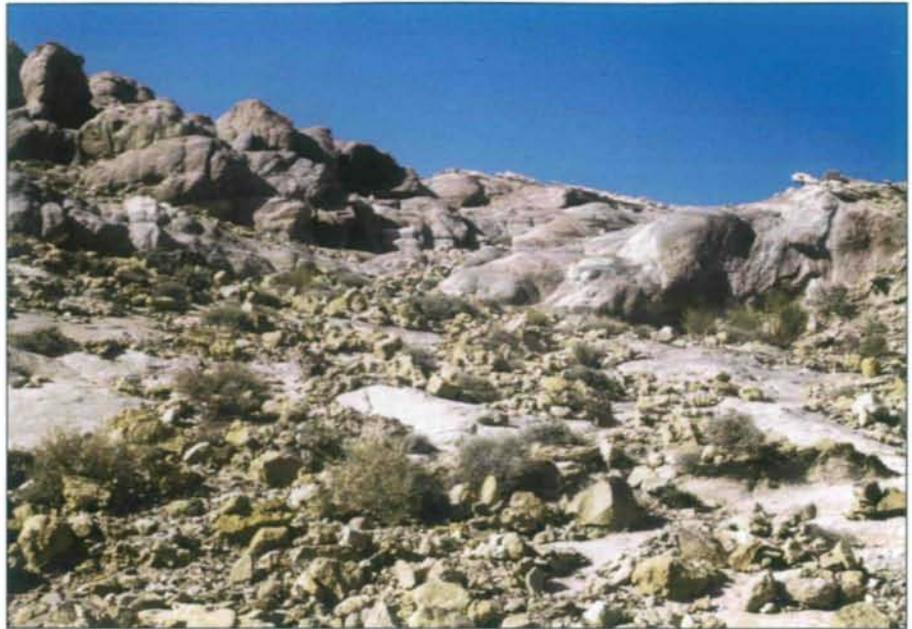
*Anabasis articulata* ist der am weitesten verbreitete Zwergstrauch in der Hamada. Als Stammsukkulente Art mit innerem Wasserspeichergewebe, dicker Cuticula und Wachsüberzügen (blaugrüne Färbung!) sowie physiologisch durch den „C<sub>4</sub>-Typus“ der Photosynthese ausgezeichnet, ist dieser Chenopodiaceen-Zwergstrauch bestens an das Wüstenleben angepasst (vgl. dazu Kapitel Biologie). *Anabasis articulata* ist eines der

<sup>6)</sup> insoferne verschwimmen hier die Habitattypen (vgl. Absatz Vegetation in Abflussrinnen, Wadis).

markantesten saharo-arabischen Florenelemente überhaupt und wächst auf Substraten unterschiedlichster geologischer Herkunft und Konsistenz (Felspalten bis Sandböden), solange der Salzgehalt nicht zu hoch ist und Sandauflagen nicht zu tiefgründig sind. Die Pflanze ist auch in der gesamten Sahara weit verbreitet. Nach ihr werden alle syntaxonomischen Einheiten der Halbwüsten- und Wüsten-Zwergsträucher zur großen Klasse der *Anabasetea articulatae* zusammengefasst (ZOHARY 1973). Auf gips- oder etwas salzreicheren Standorten tritt *Anabasis* zurück, und *Salsola*-Bestände (*S. vermiculata*, *S. tetrandra*) vermitteln zu halophytischer Vegetation (ZOHARY 1962). Nur bei extremer Degradation der Hamada, wie für Bereiche zwischen Ma'an und Al Jafr berichtet (vgl. KÜRSCHNER 1986), fehlt auch *Anabasis*, die als am wenigsten bekömmlicher Zwergstrauch vom Vieh zuletzt angenommen wird (BAIERLE 1993).

Für die Gebiete um Bayir, östlich von Al Jafr, und östlich von Azraq werden neben *Anabasis articulata* noch folgende Pflanzenarten in den Beständen mit maximal 10 % Deckung angegeben (KÜRSCHNER 1986):

- Zwergsträucher: *Ephedra alte*, *Atriplex halimus*, *Chenolea arabica* (kann nach BAIERLE 1993 lokal auf mergeligen Standorten dominieren), *Salsola tetrandra*, *Seidlitzia rosmarinus*, *Zilla spinosa*, *Helianthemum stipulatum*, *Asteriscus graveolens*;
- Hemikryptophyten: *Astragalus*-Arten (*A. palaestinus*, *A. trachoniticus*), *Onobrychis ptolemaica*, *Erodium hirtum*, *Ferula communis*, *Launaea nudicaulis*, *Poa sinaica*, *Stipa parviflora*;
- Therophyten: *Aizoon hispanicum*, *Herniaria hirsuta*, *Pteranthus dichotomus*, *Spergularia diandra*, *Adonis aestivalis*, *Roemeria hybrida*, *Erucaria boveana*, *Matthiola livida*, *Reboudia pinnata*, *Torularia torulosa*, *Astragalus tribuloides* var. *minutus*, *Trigonella stellata*, *Erodium*-Arten (*E. bryoniifolium*, *E. deserti*), *Tetradiclis tenella*, *Althaea ludwigii*, *Helianthemum ledifolium*, *Limonium thouinii*, *Artemisia linearifolia*, *Gastrocotyle hispida*, *Lappula spinocarpus*, *Plantago*-Arten (*P. coronopus* ssp. *commutatus*, *P. ovata*), *Aaronsohnia factorovskii*, *Asteriscus pygmaeus*, *Centaurea sinaica*, *Filago desertorum*, *Gymnarrhena micrantha*, *Picris damascena*, *Reichardia tingit-*



*ana*, *Eremopyrum bonaepartis*, *Schismus arabicus*, *Stipa capensis*;

- Geophyten: *Allium rothii*, *Bellevalia*-Arten (*B. mosheovii*, *B. zoharyi*), *Gynandrisis sisyrrinchium*.

#### Schutt-, Geröll-, Stein- und Kieswüsten in SüdJordanien

An allen Gebirgshängen und stellenweise auch im flacheren Hangfußbereich im Wadi Araba gibt es ein Mosaik verschiedener klein- und großflächig auftretender Substrate unterschiedlichster Körnung und geologischer Zusammensetzung: anstehender Fels, Schutthalden mit Gesteinsblöcken, Hamadas, Regs sowie sandige Kiese und Schotter mit unterschiedlichem Feinsedimentanteilen. Auf den felsigen und steinigen Rohböden liegt die Vegetationsdeckung bei 5-15 %, kann aber nach regenreichen Wintern mit guter Entwicklung von Einjährigen vorübergehend bis zu 35 %, bzw. bei ungünstigen lokalen Rahmenbedingungen weit unter 5 % betragen. Abb. 24 gibt das Beispiel einer artenreichen Stein- bzw. Felswüstenformation aus dem oberen Bereich des Westabfalls des Randgebirges im Bereich von Petra, und Abb. 25 zeigt einen ebenso artenreichen Ausschnitt einer Steinwüste aus dem Naturreservat „Wadi Mujib“.

#### Westabfall des Randgebirges zum Wadi Araba (BAIERLE 1993)

##### a) *Anabasis articulata*-Bestände

Wie in den kühleren östlichen Wüsten-

**Abb. 24:** Kleinräumige Steinwüste bei Petra; die Fläche wird u.a. von den Zwergsträuchern *Gymnocarpus decandrum*, *Hammada scoparia*, *Helianthemum kahiricum* und *Echiochilon fruticosum* besiedelt; in der Felsnische rechts ist *Retama raetam* zu erkennen.  
Foto: K. Spadinger.



**Abb. 25:** Artenreiche Steinwüste in der „Wadi Mujib Nature Reserve“; erkennbar sind *Zygophyllum dumosum* (hellgrüne Sträucher, Mitte und rechts) sowie *Anabasis articulata* (Mittelgrund links); daneben sind noch eine Reihe weiterer typischer saharo-arabischer Zwergsträucher vorhanden.

gebieten, so bildet diese Pflanzenart auch am Westhang des Gebirges die häufigste und am weitesten verbreiteten Zwergstrauchformation der Wüstenzone. Neben perfekter Anpassung der Art an das Wüstenleben mag dies auch eine Langzeitfolge der Beweidung sein, da – wie weiter oben schon dargelegt – *Anabasis articulata* vom Vieh sehr ungern als Futterpflanze angenommen wird. Dazu kommt noch die weitgehende Indifferenz von *Anabasis* gegenüber dem geologischen Untergrund und der Ausprägung des Substrats: sie besiedelt kretazische Kalke ebenso wie Sandstein-, Granit- oder Porphyritabhängen und vermag auf blankem Fels – als Chasmophyt – ebenso gut zu überleben wie auf Schutthängen, Hamadas und Regs; lediglich tiefgründigere Sande scheint *Anabasis* zu meiden. Auf Hamadas über Kalken sind *Aellenia lancifolia* und *Helianthemum kahiricum* häufig mit *Anabasis articulata* vergesellschaftet.

#### b) *Gymnocarpus decandrum*-Bestände

Bestände dieses der Familie der Nelkengewächse angehörigen Zwergstrauchs nehmen am Westhang des Berglandes Standorte bis ca. 700 m NN, in besonders geschützten Lagen sogar bis 1000 m NN ein, die durch ihren felsig-steinigen Charakter mit meist größeren Anteilen an anstehendem Fels und stärkeren Hangneigungen ausgezeichnet sind. Bevorzugt werden Granit- und Porphyritsubstrate, die auf Grund ihrer Klüftigkeit lokal günstige Wasserverhältnisse bieten und infolge dunkler Gesteinsfärbungen sehr heiß

werden können. Gemeinsam mit *Gymnocarpus* treten hier regelmäßig einige thermophile Arten mit oft biregionaler Verbreitung in saharo-arabischen und sudanischen Territorien auf: die Sträucher *Ephedra alte*, *Ochradenus baccatus*, *Retama raetam* (z. T. in Felspalten) und *Lycium shawii*, die Zwergsträucher *Farsetia aegyptiaca*, *Lavandula coronopifolia*, *Salvia aegyptiaca*, *Kickxia spartioides* und *Blepharis ciliaris*, sowie die Hemikryptophyten *Trichodesma ehrenbergii*, *Stipagrostis raddiana*, *Tetrapogon villosus* u. a. Mit einem ähnlichen Muster an Begleitarten besiedelt *Gymnocarpus decandrum* auch im Wadi Rum und in den Granitmassiven um Aqaba regelmäßig die felsig-steinigen Hänge (siehe unten). Kleinflächig und weniger weit verbreitet gibt es auch *Gymnocarpus*-Bestände über Sandstein und auf felsig-kalkigem und mergeligem Gelände. Diese sehr charakteristische und thermisch anspruchsvolle Pflanze fehlt jedoch in den kühleren ostjordanischen Wüsten jenseits der Wasserscheide.

#### d) *Zygophyllum dumosum*-Bestände

*Zygophyllum dumosum*-Bestände sind charakteristische und weit verbreitete Vegetationseinheiten auf steinigen, schuttreichen oder sandig-kiesigen Hängen aus Sedimentgesteinen wie Kalken, Dolomiten und Sandsteinen im untersten Bereich der Hügelstufe sowie – allerdings nur kleinflächig – im Wadi Araba. Mit dem bis zu einem Meter großen Zwergstrauch *Zygophyllum dumosum* ist oft *Anabasis articulata*, gelegentlich auch *Gymnocarpus decandrum* vergesellschaftet; typische sandliebende Arten wie *Fagonia glutinosa*, *Atractylis carduus* und *Stipagrostis obtusa* sind Begleitarten auf Sandstein. *Zygophyllum dumosum* fehlt im Wadi Rum und – wie *Gymnocarpus decandrum* – östlich der Wasserscheide. Erwähnenswert ist noch, dass die *Zygophyllum dumosum*-Gesellschaft endemisch für die Region Sinai-Halbinsel, Negev und das südwestliche Jordanien ist (ZOHARY 1973).

Die Begleitflora in allen drei oben genannten Formationen ist dem Artenspektrum der ostjordanischen Hamadas nicht unähnlich. Es finden sich u. a. häufig die Zwergsträucher *Halogeton alopecuroides*, *Fagonia mollis* und *Reaumuria hirtella*, die Hemikryptophyten *Diploaxis harra* und *Erodium hirtum*, die Geophyten *Bellevalia deser-*

torum und *Gagea reticulata* sowie zahlreiche Therophyten, unter denen besonders *Astragalus tribuloides* als sehr häufige und (gemeinsam mit *Diploaxis harra*) aspektbestimmende Art herauszuheben ist. Weit verbreitete Einjährige sind ferner *Rumex cyprius*, *Pteranthus dichotomus*, *Spergula fallax*, *Spergularia diandra*, *Erucaria boveana*, *Matthiola longipetala*, *Medicago laciniata*, *Trigonella stellata*, *Erodium*-Arten (*E. bryoniifolium*, *E. deserti*), *Lappula spinocarpos*, *Plantago ovata*, *Scabiosa porphyro-neura*, *Aaronsohnia factorovskyi*, *Anthemis melampodina*, *Asteriscus pygmaeus*, *Filago desertorum*, *Gymnarrhena micrantha*, *Koelpinia linearis*, *Lasiopogon muscoides*, *Picris damascena*, *Reichardia tingitana*, *Asphodelus tenuifolius*, *Stipa capensis*, *Bromus fasciculatus* u. a.

Nördlich von Fenan (im Wadi Khalid) tritt als Besonderheit an einem südexponierten Sandsteinhang eine von dem v.a. auf der Sinai-Halbinsel verbreiteten Zwergstrauch *Salsola cyclophylla* eingenommene Formation auf (BAIERLE 1993).

In den zahlreichen Felsspalten entlang des Westabfalls, die hinsichtlich der Wasser-  
verfügbarkeit günstig sind, findet man regelmäßig die Zwergsträucher *Polygala sinaica*, *Helianthemum sancti-antonii*, *Ballota undulata*, *Teucrium polium*, *Globularia arabica*, *Phagnalon barbeyanum* und *Ph. rupestre*, *V. themia montana* und *V. iphionoides* sowie *Pituranthos tortuosus* und *Aristida coerulescens* (Hemikryptophyten).

#### e) Gebirge um Aqaba

Beispiel einer Felsschutt-Wüste an den Hängen des kristallinen Grundgebirges mit stellenweise anstehendem kristallinem Gestein (Wadi Mran, ca. 25 km östlich von Aqaba, 650-700 m NN Seehöhe; eigene Beobachtungen):

- Sträucher: *Zilla spinosa*, *Ochradenus baccatus*, *Pergularia tomentosa*, *Lycium shawii*;
- Chamaephyten: *Gymnocarpos decandrum*, *Anabasis articulata*, *Farsetia aegyptiaca*, *Astragalus spinosus*, *Fagonia arabica* und *F. mollis*, *Haplophyllum tuberculatum*, *Polygala sinaica*, *Helianthemum kahiricum*, *Heliotropium arbainense*, *Lavandula pubescens*, *Salvia deserti*, *Teucrium leucocladum*, *Iphionia mucronata*;
- Hemikryptophyten: *Cheilanthes fragrans*, *Forsskaolea tenacissima*, *Morettia parviflo-*

*ra*, *Robbairia delileana*, *Cleome trinervia*, *Astragalus sparsus*, *Kickxia acerbiana*, *Blepharis ciliaris*, *Plantago albicans*, *Launaea nudicaulis*, *Pulicaria desertorum*;

- Stammsukkulente: *Caralluma sinaica*;
- Therophyten: *Parietaria alsinifolia*, *Rumex vesicarius*, *Aizoon canariense*, *Matthiola longipetala*, *Lotononis platycarpa*, *Trigonella stellata*, *Erodium bryoniifolium*, *Pimpinella cretica*, *Anchusa aegyptiaca*, *Echium rawolfii*, *Callipeltis cucullaria*, *Aaronsohnia factorovskyi*, *Centaurea sinaica*, *Filago contracta*, *Senecio flavus*, *Asphodelus tenuifolius*, *Aristida adscensionis*, *Schismus arabicus*, *Stipa capensis*.

Der Vordergrund auf Abb. 9 (Kap. Geologie) vermittelt den Aspekt einer typischen Hamada; die Zwergsträucher sind vorwiegend *Hammada salicornica*.

#### f) Wadi Rum (KÜRSCHNER 1986; eigene Beobachtungen)

Die steinigen Hänge des Grundgebirges aus präkambrischen Graniten, über das die mächtigen Sandsteinblöcke als Inselberge aufragen, sind als Schutt- und Kieswüsten zu bezeichnen („debris and gravel desert“; KÜRSCHNER 1986). Dank der unterschiedlichen Exposition und Heterogenität des Geländes ist die Vegetation sehr artenreich und vielfältig: zwischen den Felsbrocken unterschiedlichster Größe gibt es immer wieder schattige und geschützte Nischen, in den sich das von den Steinen abrinnde Wasser sammeln kann. Flachere Wannen mit Feinsedimenten oder Sanden sind Lebensraum für viele Einjährige. *Anabasis articulata* und *Gymnocarpos decandrum* sind hier – wie auch sonst in steilem, steinigem Gelände in SüdJordanien – regelmäßige und z. T. formationsbestimmende Elemente. Als Besonderheit ist auf dem steinigen Grund nicht selten die Stammsukkulente *Caralluma aaronis*, die Photosynthese nach dem wassersparenden CAM-Typus (siehe Kap. Biologie) betreibt, anzutreffen. Im Schutze der Felsnischen finden auch die Sträucher *Cerasus microcarpa*, *Rhamnus dispermus* und *Lycium shawii* gute Lebensbedingungen. Daneben sind u.a. folgende Arten anzutreffen:

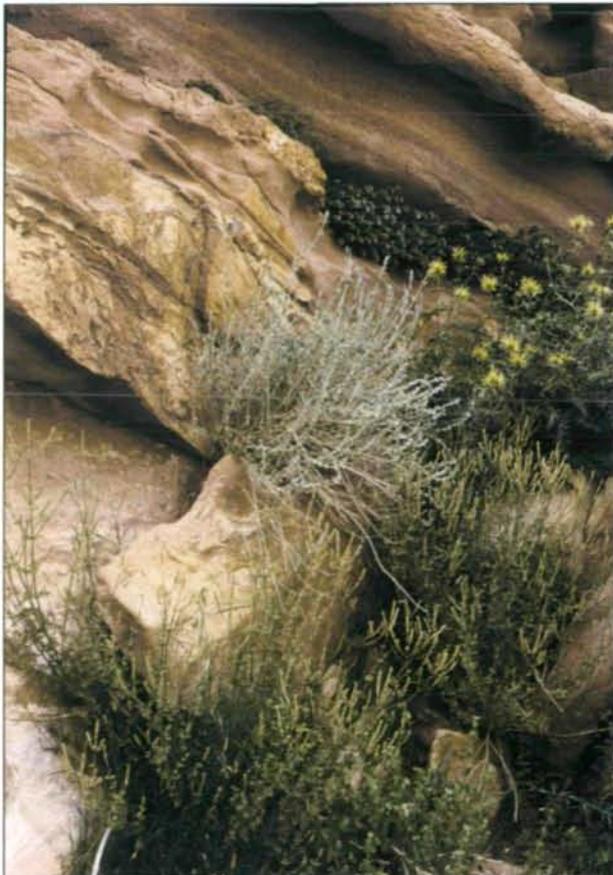
- Chamaephyten: *Ephedra alte*, *Aellenia lancifolia*, *Halogeton alopecuroides*, *Aerva persica*, *Farsetia aegyptiaca*, *Astragalus spinosus*, *Ononis natrix*, *Fagonia arabica* und



**Abb. 26:** *Helianthemum sancti-antonii* an einem Sandsteinfelsen im Wadi Rum.  
Foto: K. Spadinger.

*F. mollis*, *Polygala sinaica*, *Helianthemum*-Arten (*H. kahiricum*, *H. sancti-antonii*) (Abb. 26), *Reaumuria hirtella*, *Heliotropium arbainense*, *Ballota undulata*, *Lavandula coronopifolia*, *Salvia aegyptiaca*, *Stachys aegyptiaca*, *Iphiona scabra*;

- Hemikryptophyten: *Forsskaolea tenacissima*, *Robbairia delileana*, *Diploaxis harra*, *Reseda muricata*, *Psoralea flaccida*, *Tricho-*



**Abb. 27:** Üppige Pflanzengesellschaft im zerklüfteten Sandsteinfels im Wadi Rum; zu erkennen sind von unten nach oben: *Ballota saxatilis*, *Lavandula pubescens* (auch Bildmitte), *Stachys aegyptiaca* (filzig behaart), *Echinops glaberrimus* und *Podonosma orientalis* (in einer Felsnische).

*desma africana*, *Kickxia acerbiana*, *Verbascum sinuatum*, *Plantago albicans*, *Launea nudicaulis*, *Hyparrhenia hirta*, *Pennisetum ciliare*,

- Therophyten: *Parietaria alsinifolia*, *Rumex cyprius*, *Pteranthus dichotomus*, *Telephium sphaerospermum*, *Papaver* sp., *Matthiola longipetala*, *Caylusea hexagyna*, *Astragalus tribuloides*, *Hippocrepis bicon torta*, *Medicago truncatula*, *Trigonella stellata*, *Erodium bryoniifolium*, *Paracaryum intermedium*, *Linnaria haelava*, *Plantago maris-mortui*, *Callipeltis aperta*, *Scabiosa porphyroneura*, *Aaronsohnia factorovskyi*, *Asteropterus leyseroides*, *Filago contracta*, *Ifloga spicata*, *Reichardia tingitana*, *Tripleurospermum auriculatum*, *Asphodelus tenuifolius*, *Schismus arabicus*, *Stipa capensis*,
- Geophyten: *Urginea maritima*, *Gynandrisis sisyrrinchium*

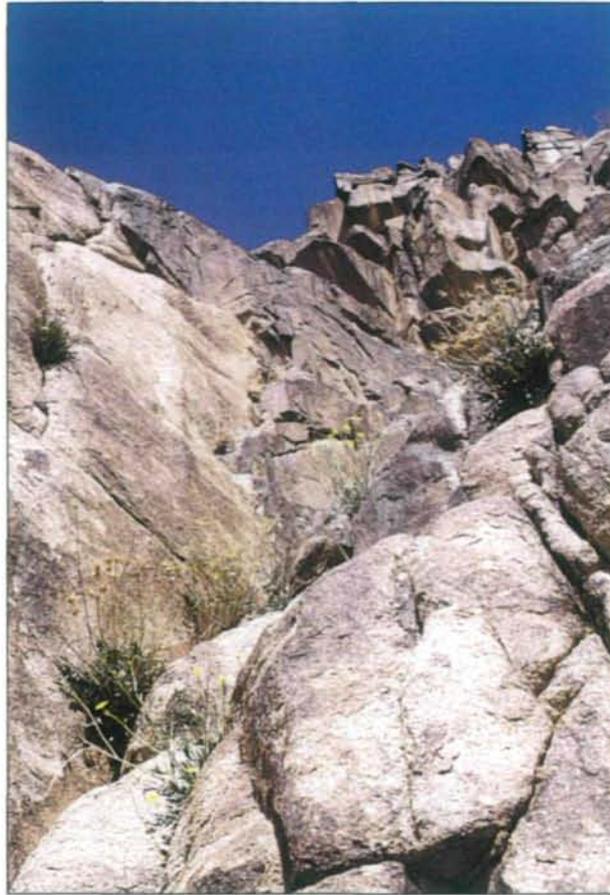
Die Vegetation auf den Sandsteinblöcken selbst, die bis zu 1750 m NN Höhe erreichen können (Jebel Rum), ist auf Grund ihrer Unwegsbarkeit nur sehr wenig untersucht worden (vgl. QISHAWI et al. 1999). Entlang der Bergflanken gibt es zahlreiche hydrisch begünstigte Sonderstandorte in Felsritzen, Spalten, unter großen Steinen und Überhängen. Hier finden sich neben kommunen Wadipflanzen wie *Ballota saxatilis*, *Lavandula pubescens* und *Stachys aegyptiaca* u. a. auch typische Felspaltenbewohner (Chasmophyten), etwa die Sträucher *Capparis cartilaginea*, *C. spinosa* var. *arvensis* und *Rhamnus dispermus*, die Zwergsträucher *Micromeria sinaica*, *Satureja thymbrifolia* (endemisch), *Tripteris vaillantii* und die beiden *Varthemia*-Arten (*V. iphionoides* und *V. montana*) sowie die Farne *Cheilanthes fragrans* und *Ceterach officinarum*. An ausdauernden Kräutern sind *Ankyropetalum gypsophiloides*, *Centaurea eryngioides* und *Asparagus stipularis* zu erwähnen. Abb. 27 und 28 zeigen zwei Ausschnitte aus diesen sehr diversen Pflanzengesellschaften in den Sandsteinfelsen.

Aber auch viele der für den kristallinen Hangfußbereich angegeben typischen Wüstenpflanzen können auf den Sandsteinfelsen dort gedeihen, wo sich im unebenen Gelände Feinsediment ansammelt. Mit zunehmender Seehöhe steigt dabei der Anteil an iranoturanischen Florenelementen, von denen als Beispiele der Strauch *Colutea istria*, die Cha-

maephyten *Noaea mucronata*, *Salsola vermiculata*, *Astragalus spinosus* und *Artemisia herba-alba*, die Hemikryptophyten *Scrophularia xylorrhiza*, *Verbascum fruticosum*, *Echinops*-Arten und *Carex pachystylis* genannt werden sollen; schließlich treten noch zahlreiche Arten mit mediterraner bzw. mediterran – irano-turanischer Verbreitung hinzu: *Euphorbia hierosolymitana*, *Ballota*-Arten (*B. saxatilis* und *B. undulata*), *Ajuga chia*, *Teucrium polium* (Chamaephyten), *Psoralea flaccida*, *Hyoscyamus aureus*, *Inula viscosa* (Hemikryptophyten) und *Urginea maritima* (Geophyt) sowie *Notobasis syriaca* (annuell) u. a., die an geschützten Stellen bisweilen auch in der Steinwüste am kristallinen Hangfuß anzutreffen sind. Auf die besondere „phyto-geographische Mixtur“ im Wadi Rum wurde weiter oben schon hingewiesen.

Sehr auffällig sind die zerstreuten Reliktorkommen von *Pistacia atlantica*, *P. khinjuk* und *Juniperus phoenicea* auf den Inselbergen (QISHAWI et al. 1999). Diese relik-tären und extrazonalen Baum-Vorkommen gelten als Indiz dafür, dass sich während der letzten Jahrtausende ein Klimawandel in Richtung zunehmender Aridisierung vollzogen hat. Unter dem aktuellen Niederschlagsregime von ca. 80-100 mm ist die natürliche Verjüngung der genannten Bäume nicht mehr möglich (BARSOTTI & CAVALLI 1989), sodass diese Arten hier aussterben werden. Zusammen mit den Vorkommen der oben genannten mediterran geprägten Sippen illustriert das Vorkommen dieser Bäume zugleich auch die wichtige Rolle, die Gebirge als Refugialstandorte spielen, von denen aus bei Eintritt günstigerer Bedingungen eine rasche Neubesiedlung des Umlandes ausgehen könnte (vgl. dazu DANIN 1999a, b).

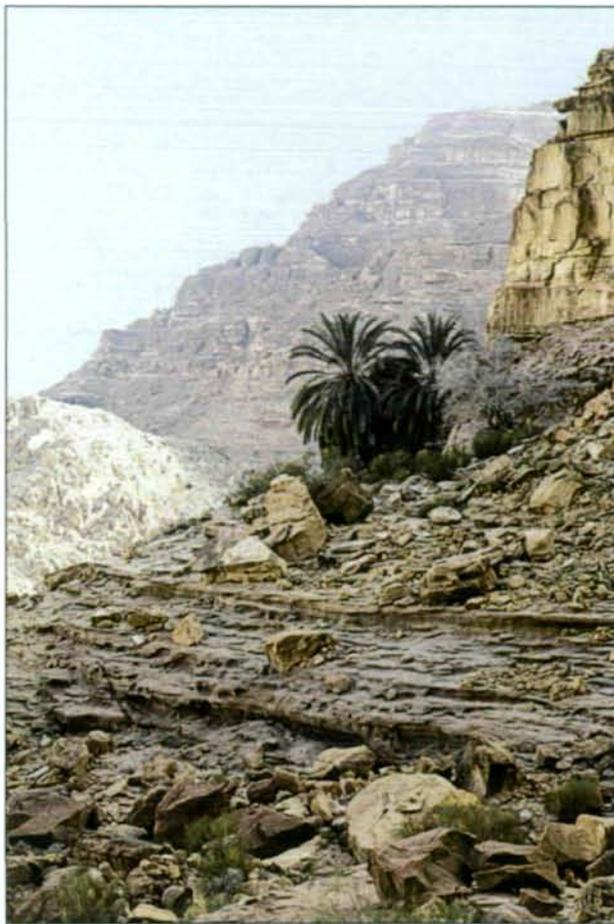
Als Sonderstandorte im Wadi Rum sind insbesondere die engen und steilen, oft im Dauerschatten liegenden „Siks“ zu erwähnen, also enge Schluchten, in denen sich abrinrendes Regenwasser sammelt und in Kolken nach besonders regenreichen Jahren auch während des Sommers nicht verdunstet. An solchen Stellen finden sich häufig eine Wild-Feige, *Ficus pseudo-sycomorus*, als Beispiel eines sudanisch-tropischen Elements, sowie die Sträucher *Rhamnus dispermus* und *Gomphocarpus sinaicus*.



**Abb. 28:** Chasmophytengesellschaft am Sandsteinfels im Wadi Rum mit *Tripteris vaillantii* (gelbe Blütenköpfchen) und *Centaurea eryngioides*. Foto: K. Spadinger.

Eine weitere Besonderheit inmitten der wüstenhaften Landschaft des Wadi Rum sind die zahlreichen Quellaustritte: Regenwasser kann in den porösen Sandstein eindringen und sickert allmählich in die Tiefe, findet aber dort, wo der wasserundurchlässige kristalline Sockel ansteht, wiederum seinen Weg nach außen. Entlang dieser oft weit oberhalb der sandigen Talsohle liegenden Quellhorizonte gibt es ein schmales Band zusammengezogener azonaler Vegetation mit z.T. sehr hydrophilen Arten. Oft steht Wasser das ganze Jahr über in den Wannen und Kolken im Bereich der Quellaustritte. An den Felsen dieser feuchten Nischen wächst der hydrophile Farn *Adiantum capillus-veneris*, um die Quelltümpel wächst Schilf oder *Arundo donax*, *Samolus valerandi*, *Mentha longifolia*, *Schoenus nigricans* und andere permanent feuchtigkeitsbedürftige Pflanzen. Nicht selten stehen auch Dattelpalmen in diesen kleinen Oasen mitten am sonst wüstenhaften Felshang (Abb. 29)! Im Einflussbereich des Quellhorizonts, direkt am feuchten Sandsteinfelsen, finden sich zudem regelmäßig die Lithophyten *Valantia hispida*, *Galium canum* und *Podonosma orientalis*.

**Abb. 29:** Quellaustritt an der Naht zwischen dem kristallinen Grundgestein und den darüber liegenden paläozoischen Sandsteinen im Wadi Rum; neben Dattelpalmen siedeln an dieser Kleinoase noch *Retama raetam* und *Ficus pseudo-sycomorus* (noch nicht ausgetrieben).



#### g) Sandstein-Wüste zwischen Quweira und Ras en Naqb

Nördlich und nordöstlich von Quweira ist die Landschaft zwischen einer Seehöhe von ca. 800 und 1200 m NN durch stark erodierten weißen Sandstein mit z. T. steilen Erhebungen charakterisiert. Die Flanken dieser Hügel tragen wüstenhafte Zwergstrauchformationen, in denen *Artemisia monosperma* und *Echiochilon fruticosum* dominieren, während alluviale Terrassen aus sandigem Lehm im Hangfußbereich vom Dornstrauch *Zilla spinosa* eingenommen werden. Neben diesen Arten finden sich regelmäßig noch (vgl. KÜRSCHNER 1986):

- Chamaephyten: *Polygala sinaica*, *Helianthemum lippii* und *H. sancti-antonii*, *Heliotropium dignum*, *Solanum sinaicum*, *Scorzonera tortuosissima*;
- Hemikryptophyten: *Dianthus sinaicus*, *Anabasis syriaca*, *Astragalus aaronsohnianus*, *A. zemeraniensis*, *Psoralea flaccida*, *Pituranthos triradiatus*, *Scrophularia xylorrhiza*, *Centaurea eryngioides*, *Stipa parviflora*, *Stipagrostis ciliata*, *Cyperus capitatus*;
- Therophyten: *Matthiola aspera*, *Hippocre-*

*pis bicontorta*, *Ononis serrata*, *Linaria haelava*, *Scabiosa porphyroneura*, *Asteropterus leyseroides*.

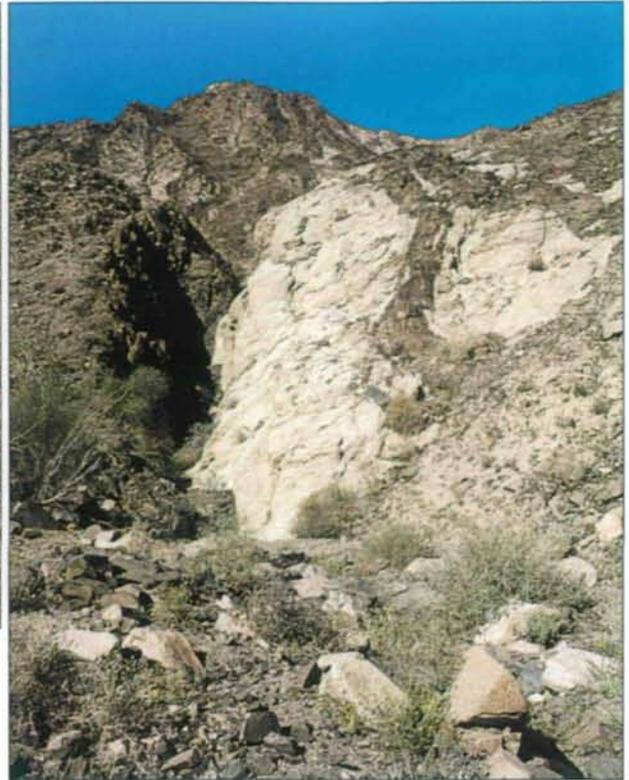
Vegetation in Abzugsrinnen, Wadis und auf alluvialen Schwemmfächern entlang des Westabfalls des Randgebirges, im Wadi Araba und im Süden des Landes (BAIERLE 1993, JENNY et al. 1990, eigene Beobachtungen)

Diese Standortkomplexe heben sich aufgrund der ihnen gemeinsamen besseren Wasserversorgung von den umliegenden Wüstenbereichen ab. Kleinflächig (etwa in schmalen Abzugsrinnen oder im Oberlauf steiler und steiniger Wadis) und großflächig (in breiteren Wadis und auf den weiten intramontanen Talebenen östlich und nordöstlich von Aqaba, bzw. auf den Schwemmfächern – „gravel fans“ – an der Mündung von Seitenwadis ins Wadi Araba) ist die Vegetation an diesen Gunststandorten dichter zusammengezogen. Der hydrologische „Bonus“ liegt auf der Hand: nach den heftigen Regenereignissen im Winter wird entlang dieser „Wassersammelkanäle“ der Untergrund tiefgründiger durchfeuchtet als auf ebenen Wüstenflächen durch diffusen Regen. Dadurch sickert mehr Wasser in die Tiefe und füllt die Grundwasserhorizonte auf, sodass diese höher anstehen und von den Pflanzenwurzeln erreicht werden können. Mit der Länge des Wadilaufes verbessert sich das Wasserregime kontinuierlich. Im Oberlauf können zunächst nur Einjährige und Zwergsträucher die günstige Situation im Wadi nutzen, während im Unterlauf die Grundwasserreserven nachhaltig genug aufgefüllt werden, um zusätzlich auch phreatophytische Sträucher und Bäume (v. a. *Retama*, Akazien und Tamarisken) zu versorgen. Wahrscheinlich ist, dass diese Grundwasserreserven zusätzlich auch über Aquifere gespeist werden, die die Niederschläge aus dem Bergland durch Lockersedimentschichten in das Wadi Araba ableiten.

Der Oberlauf der Wadis ist in der Regel noch reich an großen Steinen und Schotter, untermischt mit Kies, Sand und Feinsediment, und bietet viele geschützte Kleinstandorte. Dementsprechend artenreich sind derartige Wadiläufe, die nach eigenen Beobachtungen in steilerem Gelände auf einem Abschnitt von etwa 100 m bisweilen



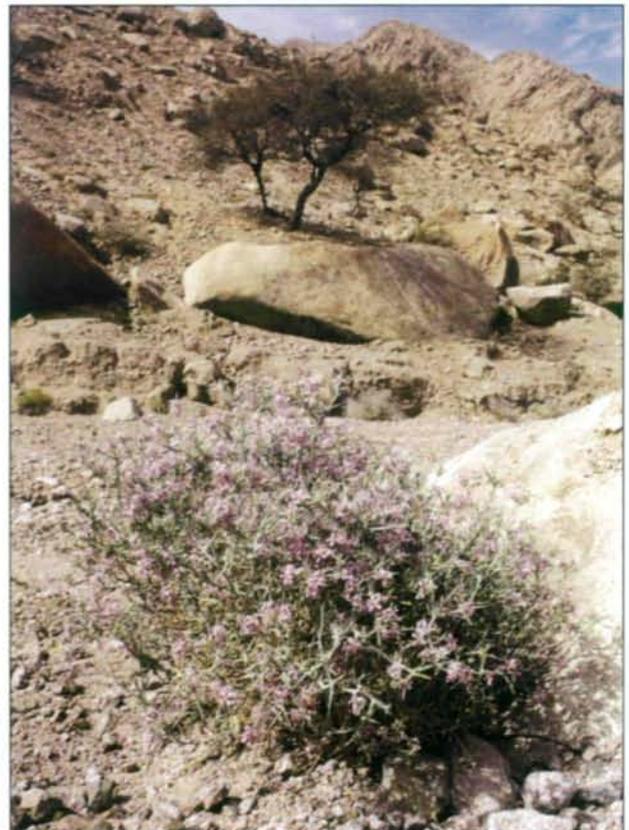
**Abb. 30:** Dicht bewachsener steiler Wadi-Oberlauf mit *Ballota undulata* (links im Vordergrund), *Varthemia montana* (mit dürren Sprossen vom Vorjahr), *Lycium shawii* (Bildmitte) u.v.a.



**Abb. 31:** Nach Austritt aus einer tektonischen Verwerfung verbreitert sich ein enges Wadi; zu erkennen sind *Pulicaria* sp. (gelb blühend, halbrechts im Vordergrund), dahinter am Fuß des Hanges ein größerer *Pergularia tomentosa*-Strauch; links am Spaltausgang steht *Retama raetam*, in der kleinen Schlucht besiedelt *Capparis* sp. (blaugrünes Laub) die Wand. Foto: K. Spadinger.



**Abb. 32:** Flaches Wadi in größerer Seehöhe; dominierende Pflanzen sind *Zygophyllum dumosum* (rechts im Vordergrund), *Retama raetam* und *Zilla spinosa*.



**Abb. 33:** Am Rand des kiesig-schottrigen Bettes eines etwas größeren und flacheren Wadi steht *Zilla spinosa* (Vordergrund) und etwas erhöht *Acacia raddiana*. Foto: K. Spadinger.



**Abb. 34:** Blick durch ein kleines Seitenwadi mit *Ochradenus baccatus* (Vordergrund) in ein breites Tal, das von feineren Sedimenten bedeckt ist. Das Seitenwadi am Gegenhang erweitert sich nach dem engen, felsigen Oberlauf im unteren Bereich zu einem breiten, mit *Acacia raddiana* bewachsenen Schotterfächer. Die zahlreichen tiefen Abzugsrinnen und hohen Schotterbänke lassen die Kraft der Wassermassen nach Regenfällen im Winter erahnen.

**Abb. 35:** Auf den sandig-schottrigen Schwemmflächen in den tiefsten Tallagen sind *Zilla spinosa* (Vordergrund) und Akazien regelmäßig vorhanden; der flache Schuttfächer aus dem linken Seitenwadi trägt eine insgesamt artenreiche Vegetation saharo-arabischer und sudanischer Florenelemente.



über 80 Arten beherbergen! Die Wadis verbreitern und verflachen sich im Unterlauf, und der Anteil an Grobsedimenten geht zurück. In den tiefsten Lagen laufen sie in kiesig-sandige, oft verfestigte Schwemmebenen aus, die in der Regel etwas artenärmer sind. Die Abbildungen 30 bis 36 zeigen Beispiele unterschiedlich steiler und weiter Wadis aus den Bergen östlich von Aqaba (ca. 200-800 m NN Seehöhe), die etwa der geschilderten Abfolge entsprechen.

Alle größeren, oft tief eingeschnittenen Wadis des Randgebirges und der Berge nordöstlich von Aqaba bilden in Richtung ihrer Mündung mächtige Schotterfächer. Auch diese bestehen in der Regel aus einer heterogenen Mischung an Sedimenten unterschiedlichster Korngrößen, mit größeren Gesteinsblöcken, Grobschotter und oft auch mit verfestigtem Kies und Sand. Sie werden von zahlreichen kleineren und größeren Abzugsrinnen durchzogen, die etwas dichtere Vegetation aufweisen. Dies bedingt, dass auf den von ferne kahl und unwirtlich erscheinenden Schotterfächern eine erstaunliche Artenvielfalt herrscht. Auf allen breiten Schwemmflächen gibt es zwar in Bezug auf die Bäume (v. a. Akazien) eine homogene, in Bezug auf die Sträucher, Zwergsträucher und ausdauernden Kräuter – und noch viel mehr bezüglich der Therophyten – eine sehr inhomogene räumliche Verteilung.

Die folgenden Beispiele können nur schlaglichtartig die enorme Vielfältigkeit an Artenkombinationen in den Wadis aufzeigen, die sich durch unterschiedliche Substratbeschaffenheit, Hydrologie, Exposition, Besonderheiten des Einzugsgebietes und des Umlandes etc. und – sicher nicht zu unterschätzen – als Folgen anthropozoogener Nutzung ergeben. In Abhängigkeit dieser Standortfaktoren gibt es zwar häufig Dominanzen bestimmter Arten, doch differieren insgesamt die Artengarnituren auch in benachbarten Wadis mitunter beträchtlich. Dominant sind *Retama raetam* und/oder *Zilla spinosa*<sup>7)</sup> und/oder *Hammada salicornica*; auch die beiden Sträucher *Ochradenus baccatus* und *Lycium shawii* sowie *Citrullus colocynthis*, der Wüstenkürbis, und *Cucumis prophetarum*, die „Wüstengurke“, zwei Bewohner sandiger Wadibetten, sind in wärmeren Lagen sehr häufig. Insbesondere in kleineren Wadis wird die Vegetation physiognomisch eher von den wadi-unspezifischen (zonalen) Zwergsträuchern der Umgebung beherrscht: das hydrologisch begünstigte Wadi ist gleichsam ein „Vegetations-Konzentrat“ des Umfelds! Der Anteil an Annuellen ist – wie überall in der Wüste – auch in den Wadis wechselhaft. All dies erschwert eine systematische Einteilung und

<sup>7)</sup> ZOHARY (1973) definiert sogar eine „*Retama raetam*-*Zilla spinosa*-Gesellschaft“

Gliederung der Wadivegetation (ZOHARY 1973, BAIERLE 1993).

Akazien-Arten treten als charakteristische Grundwasserarten („Phreatophyten“) in allen größeren Wadis und auf Schwemmfächern tieferer Lagen regelmäßig auf, gemeinsam mit weiteren Florenelementen, die für die sudanische Penetrationszone typisch sind. Darauf wird im Absatz „Acacia, Trockengehölze“ gesondert eingegangen. Dagegen mischen sich in den Wadis der kühleren ostjordanischen Wüsten unter die saharo-arabischen Elemente eine Reihe von iranoturischen Sippen, die nur hier am Gunstandort so weit in die Wüste vordringen können (z. B. *Achillea fragrantissima* und *Artemisia herba-alba*, *Astragalus*-Arten).

In der folgenden Liste sind die für den gesamten Standortkomplex typischen und häufigen Arten zusammengefasst; welche davon im jeweiligen Lebensraum vertreten sind, hängt stark von den jeweiligen Rahmenbedingungen ab:

- Bäume: *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis*, seltener *A. gerrardii* (bei Gharandal);
- Sträucher: *Zilla spinosa*, *Ochradenus baccatus*, *Retama raetam*, *Lycium shawii*;
- Chamaephyten: *Anabasis articulata*, *Astragalus spinosus*, *Crotalaria aegyptiaca*, *Fagonia arabica* und *F. mollis*, *Helianthemum lippii*, *Salvia aegyptiaca* und *S. deserti*, *Anvillea garcini*, *Asteriscus graveolens*;
- Hemikryptophyten: *Forsskaolea tenacissima*, *Diplotaxis harra*, *Oligomeris linifolia*, *Robbairia delileana*, *Cassia italica*, *Fagonia glutinosa*, *Trichodesma africana*, *Kickxia floribunda*, *Citrullus colocynthis*, *Cucumis prophetarum*, *Atractylis carduus*, *Pulicaria desertorum*, *Hyparrhenia hirta*, *Pennisetum ciliare*, *Tetrapogon villosus*, *Stipagrostis*-Arten;
- Therophyten: *Parietaria alsinifolia*, *Rumex vesicarius*, *Aizoon canariense*, *Pteranthus dichotomus*, *Silene arabica*, *Spergularia diandra*, *Atriplex dimorphostegia*, *Cleome arabica*, *Bassia muricata*, *Erucaria boveana*, *Roemeria hybrida*, *Matthiola longipetala*, *Caylusea hexagyna*, *Astragalus schimperi*, *A. tribuloides*, *Medicago laciniata*, *Trigonella stellata*, *Neurada procumbens*, *Erodium bryoniifolium* und *E. laciniatum*, *Zygophyllum simplex*, *Anchusa aegyptiaca*, *Echium rauwolfii*, *Gastrocotyle hispida*, *Paracaryum*



**Abb. 36:** Der Wüstenkürbis (*Citrullus colocynthis*) ist eine der häufigsten Wadipflanzen im gesamten saharo-arabischen Großraum.

*intermedium*, *Linaria haelava*, *Plantago ovata*, *Plantago cylindrica*, *Callipeltis cucullaria*, *Scabiosa eremophila*, *Aaronsohnia factorovskyi*, *Anthemis*-Arten, *Asteriscus pygmaeus*, *Asteropteris leyseroides*, *Calendula tripterocarpa*, *Centaurea pallens* und *C. sinaica*, *Filago contracta* und *Filago desertorum*, *Ifloga rueppellii* und *I. spicata*, *Koelpinia linearis*, *Lasiopogon muscoides*, *Picris cyanocarpa*, *Reichardia tingitana*, *Senecio flavus*, *Asphodelus tenuifolius*, *Schismus barbatus*, *Stipa capensis*.

#### Schottrige und steinige und z.T. steile Wadis im südlichen Bergland

sind dank zahlreicher Nischen noch durch eine Reihe weiterer Arten charakterisiert:

- Sträucher: *Pergularia tomentosa*, *Periploca aphylla*;
- Chamaephyten: *Gymnocarpus decandrum*, *Farsetia aegyptiaca*, *Haplophyllum tuberculatum*, *Helianthemum kahiricum*, *Heliotropium arbainense*, *Lavandula coronopifolia*, *Teucrium leucocladum*, *Kickxia spartioides*, *Atractylis phaeolepis*, *Iphiona mucronata*;
- Hemikryptophyten: *Gypsophila arabica*, *Pituranthos tortuosus*, *Salvia lanigera*, *Scrophularia deserti* und *S. xylorrhiza*, *Blepharis ciliaris*, *Launaea nudicaulis*;
- Stammsukkulente: *Caralluma aaronis* und *C. sinaica*.

#### Sandig-kiesige, z. T. verdichtete flache Rinnen, alluviale Schwemmebenen und Schuttfächer

werden – abgesehen von den Dornakazien – regelmäßig von *Hammada salicornica*

besiedelt, die eine der häufigsten Arten im Wadi Araba und in den intramontanen Tal-landschaften der Gebirge nördlich und nordöstlich von Aqaba ist. Weitere besonders charakteristische Arten sind *Aerva persica*, ein weißfilzig behaarter Amarantaceen-Zwergstrauch und das kräftige Gras *Panicum turgidum*. Beides sind sudanische Elemente, die in Wadis wärmerer Bereiche der saharo-arabischen Region sehr stark vegetationsbestimmend sind. Zusätzlich finden sich noch regelmäßig die ausdauernden krautigen Arten *Polycarpha repens*, *Morettia parviflora* und *M. philaeana*, *Monsonia nivea*, *Fagonia glutinosa*, *Lasiurus scindicus* sowie der Chamaephyt *Zygophyllum dumosum* (bes. im Wadi Araba und um das Tote Meer).

#### Sandige, flache Wadis

tragen auf Grund geringerer Nischenbildungen eine artenärmere Vegetation, in der neben *Hammada salicornica* – sofern das Substrat tiefgründig und das Wadibett weitläufig genug ist – schon der sandliebende Kleinbaum *Haloxylon persicum* („Saksaul“) und *Calligonum comosum* Fuß fassen können. Auch *Panicum turgidum*, sowie die beiden euryöken Wüstenpflanzen *Zilla spinosa* und *Retama raetam*, die insgesamt eine breite Palette von Standorten einnehmen können, besiedeln häufig sandige Wadiläufe. Gelegentlich treten im Wadi Araba und vor allem im Gebiet um das Tote Meer noch Tamarisken hinzu (*Tamarix aphylla*, *T. jordanis*, *T. nilotica*), die auf hoch liegende Grundwasserhorizonte angewiesen sind. Unter den Einjährigen finden sich viele der weiter oben genannten Arten auch hier wieder, insbesondere die psammophilen Sippen *Silene villosa*, *Bassia muricata*, *Savignya parviflora*, *Lotus halophilus*, *Erodium bryoniifolium*, *Plantago cylindrica*, *Ifloga rueppellii* und *I. spicata*, *Cutandia dichotoma*.

Die breiten, sandigen Wadis im Wadi Araba leiten floristisch bereits zu den großen südjordanischen Sandwüstenflächen über (siehe Absatz Sandwüsten in SüdJordanien).

#### Wadis in den ostjordanischen Wüstengebieten

Die wenigen hiezu vorliegenden Beobachtungen (KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993) werden durch eigene Erfahrungen ergänzt. Bemerkenswert ist, dass in den ge-

schützten Bereichen der Wadis mediterran und irano-turanisch verbreitete Sippen Zuflucht finden, hier also gleichsam „extrazonale“ Vorkommen haben (z. B. *Anabasis syriaca*, *Peganum harmala*, *Eryngium glomeratum*, *Anchusa italica*, *Teucrium polium*, *Artemisia herba-alba*, *Calendula arvensis* und viele der Einjährigen). Allerdings stammen sämtliche vorliegenden Artenlisten aus steppennahen Randlagen der Wüstengebiete.

#### Wadis in der Basalt-Steinwüste im Norden (eigene Beobachtungen)

Die Basaltsteinwüsten (und -steppen) werden von Wadis durchzogen, deren tief in das wellige Gelände eingegrabenes Bett überwiegend kiesig-sandige, bisweilen sogar noch feinere Sedimente (Schluff, Ton) enthält. Als Folge der periodisch starken Wasserführung sind vereinzelt auch Grobsedimente und Steine vorhanden. Die tiefsten Bereiche dieser Wadis beherbergen nur Einjährige. Ausdauernde Arten können sich infolge der heftigen Überschwemmungen hier nicht etablieren, sondern konzentrieren sich als Saum in den etwas höheren Randbereichen. Das dominierende Gehölz ist der Wüstenginster, *Retama raetam*. Beispiele weiterer Arten in einem Wadi ca. 1 km östlich von Azraq sind u. a. (eigene Beobachtungen):

- Chamaephyten: *Anabasis articulata*, *Hammada scoparia*, *Salsola vermiculata*, *Astragalus spinosus*, *Artemisia herba-alba*;
- Hemikryptophyten: *Peganum harmala*, *Citrullus colocynthis*;
- Therophyten: *Herniaria hirsuta*, *Bassia muricata*, *Erucaria boveana*, *Lepidium aucheri*, *Torularia torulosa*, *Reseda alba*, *Trigonella stellata*, *Malva parviflora*, *Callipeltis cucullaria*, *Aaronsohnia factorovskiyi*, *Stipa capensis*;

#### Wadis zwischen Ma'an – Al Jafr (KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993)

Die nur leicht welligen Hamadas und Regs östlich des *Artemisia*-Gürtels über einem geologischen Untergrund aus kretazischen Kalken und pleistozänen Schottern werden von Rinnen und Wadis durchzogen, deren Substrat aus kalkreichen Schottern und Feinmaterial besteht. *Retama raetam* ist wieder physiognomisch dominierend, jedoch tritt häufig auch *Achillea fragrantissima*

auf, sodass BAIERLE (1993) die für die Ostwüsten typische Pflanzengesellschaft in den größeren Wadis sogar nach diesem Zwergstrauch benennt. Einige der Arten zeigen Bodenversalzung (*Atriplex halimus*, *Seidlitzia rosmarinus*, *Salsola*-Arten, *Hordeum marinum*), Gips (*Atriplex stylosa*) oder tiefgründigen Sand (*Haloxylon persicum*) an. Es wurden folgende Arten festgestellt:

- Sträucher: *Ephedra* sp., *Atriplex stylosa*, *Atriplex halimus*, *Haloxylon persicum*, *Retama raetam*;
- Chamaephyten: *Aellenia lancifolia*, *Anabasis articulata*, *A. syriaca*, *Halogeton alopecuroides*, *Salsola tetrandra*, *S. longifolia*, *S. vermiculata* und *Seidlitzia rosmarinus*, *Zilla spinosa*, *Astragalus bethlehemiticus*, *A. spinosus*, *Helianthemum sessiliflorum*, *Teucrium polium*, *Thymus bovei*, *Achillea fragrantissima*, *Artemisia herba-alba*, *Lactuca orientalis*;
- Hemikryptophyten: *Astragalus acinaciferus*, *Onobrychis ptolemaica*, *Fagonia bruguieri*, *Peganum harmala*, *Eryngium glomeratum*, *Pituranthos tortuosus*, *Anchusa italica*, *Salvia lanigera*, *Launaea nudicaulis*, *Scorzonera pusilla*, *Cynodon dactylon*, *Poa sinaica*;
- Geophyten: *Bellevalia stepporum*, *Gynandris sisyrrinchium*;
- Therophyten: *Rumex vesicarius*, *Erucaria boveana*, *Savignya parviflora*, *Sisymbrium bilobum*, *Caylusea hexagyna*, *Reseda decursiva*, *Astragalus corrugatus*, *A. tribuloides*, *Trigonella moabitica*, *Vicia monantha*, *Erodium laciniatum*, *Matthiola longipetala*, *Erodium deserti*, *Malva parviflora*, *Helianthemum ledifolium*, *Gastrocotyle hispida*, *Plantago amplexicaulis*, *Pl. ciliata*, *Pl. coronopus*, *Calendula arvensis*, *Centaurea ammocyanus*, *C. pallescens*, *Filago pyramidata*, *Tripleurospermum auriculatum*, *Hordeum marinum*, *Lolium rigidum*, *Schismus barbatus*.

### Sandwüsten in SüdJordanien

Sandwüsten finden sich südlich der Steilstufe von Ras en-Naqb zwischen Quweira, Aqaba und Mudawwara und im Wadi Araba. Die Sande entstanden hierbei vorwiegend aus kambrischem bis ordovizischem Nubischem Sandstein und präkambrischen Graniten. Entsprechend reichen die Sandfärbungen von rötlichen und braunen Tönungen (Wadi Rum) über grau in allen Ab-

stufungen bis zu blendend weiß (im Wadi Araba). Auf die Sondersituation für Pflanzen auf Sand wurde bereits hingewiesen: Das im Sandkörper gespeicherte und vor Verdunstung geschützte Wasser kann von entsprechend tiefwurzelnden Pflanzen während des ganzen Jahres genutzt werden. Im Gegensatz zu Kies-, Stein- oder Felswüsten mit zusammengezogener Vegetation, tragen Sandwüsten auch in sehr ariden Gegenden eine zwar sehr offene, aber doch diffus verteilte Vegetationsdecke. Auch Einjährige können sich nach ausreichendem Winter-niederschlag flächenhaft ausbreiten und die Sandwüste zum Blühen bringen (*Maresia pygmaea*, *Eremobium aegyptiacum*, *Silene*-Arten, u. a.).

Landschaftsprägend sind größere Sträucher, in erster Linie der „Saksaul“, *Haloxylon persicum* (s. Abb. 6, Hydrogeologie). Dieses irano-turanisches Florenelement hat auf der Sinai-Halbinsel die westlichste, in Nordarabien die südlichste Grenze seines riesigen Areals, das sich über Ostpersien, die aralokaspischen Sandwüsten bis nach Westchina erstreckt. Besonders kennzeichnend sind „Saksaul-Wälder“ für die Karakum-Wüste. In SüdJordanien besiedelt die Art tiefgründige Sandflächen und Sanddünen im Wadi Rum und Wadi Araba. Irano-turanischen Ursprungs ist auch der Strauch *Calligonum comosum*, der in den Sandwüsten außerhalb des Wadi Araba allerdings nur sehr zerstreut vorkommt. Die dritte sehr charakteristische sandbewohnende Art ist der ostsudanisch verbreitete Zwergstrauch *Hammada salicornica*. Er ist auf allen größeren Sandflächen im Süden Jordaniens regelmäßig anzutreffen und bildet in den sandigen Ebenen um Quweira und im Wadi Rum ausgedehnte Bestände. Alle drei genannten, auf Sand so erfolgreichen Arten folgen dem C<sub>4</sub> Typus der Photosynthese und können so mit den Wasserreserven im Sandkörper, an die sie mit ihren tiefreichenden Wurzelsystemen herankommen, sehr sparsam umgehen (siehe Kap. Biologie). Auch *Retama raetam* muss als regelmäßiger Bewohner der Sandwüsten genannt werden – immerhin hat ZOHARY (1962) einen Teil der Sandpflanzengesellschaften im Nahen Osten als Klasse der „Retametea raetami“ syntaxonomisch zusammengefasst, während die von *Hammada salicornica* dominierten psammophilen Ve-

getationsformationen in der Klasse der Hammadetea salicornicae vereint sind. Als häufigste Einjährige ist schließlich noch *Eremobium aegyptiacum* hervorzuheben.

#### Sandflächen im Wadi Araba (KÜRSCHNER 1986, BAIERLE 1993, eigene Beobachtungen)

Sandlandschaften ziehen sich, oft nur schmalbündig zwischen Regs, schotterreichen Schwemmfächern und Tonpfannen, fast ohne Unterbrechung durch das gesamte Wadi Araba. Die vier oben genannten typischen sandbewohnenden Arten besiedeln Dünen und andere äolische Sandformationen, weite, aufgefächerte sandige oder kiesig-sandige Wadiläufe mit geringem Gefälle sowie sandige Schwemmfächer. An ihren Rändern werden sie von psammophilen Zwergstrauchformationen abgelöst, in denen *Traganum nudatum*, *Helianthemum sessiliflorum*, *Echiochilon fruticosum*, *Convolvulus lanatus* und andere Arten lokal größere Bedeutung erlangen.

Artengarnitur auf Sandflächen im Wadi Araba:

- Sträucher: *Calligonum comosum*, *Haloxylon persicum*, *Retama raetam*;
- Zwergsträucher: *Hammada salicornica*, *Traganum nudatum*, *Helianthemum sessiliflorum*, *Echiochilon fruticosum*, *Heliotropium digynum*, *Moltkiopsis ciliata*, *Convolvulus lanatus*, *Atractylis carduus*;
- Hemikryptophyten: *Polycarpha repens*, *Fagonia glutinosa*, *Atractylis carduus*, *Lauanaea mucronata*, *Asthenatherum forsskalii*, *Stipagrostis plumosa*, *St. raddiana*;
- Geophyten: *Dipcadi erythraeum*, *Pancreatium sickenbergeri*;
- Therophyten:
  - a) Unspezifisch auf Sand verbreitete Arten, meist in Wadis: *Polycarpon succulentum*, *Silene villosa*, *Bassia muricata*, *Savignya parviflora*, *Schimpera arabica*, *Astragalus annularis*, *Medicago laciniata*, *Ononis serrata*, *Neurada procumbens*, *Erodium bryoniifolium*, *Zygophyllum simplex*, *Linaria haelava*, *Plantago cylindrica*, *Centaurea pallescens*, *Ifloga spicata*, *Koelpinia linearis*, *Reichardia tingitana*, *Senecio glaucus*, *Asphodelus viscidulus*, *Cutandia memphitica*, *Schismus barbatus*;
  - b) Arten mit Verbreitungsschwerpunkt auf äolischen Sanden: *Eremobium aegypti-*

*acum*, *Astragalus gyzensis*, *A. schimperi*, *A. trimestris*, *Lotus halophilus*, *Monsonia nivea*, *Crucianella membranacea*, *Scabiosa eremophila*, *Asphodelus refractus*.

#### Sandflächen im Wadi Rum

Die Ebenen zwischen den Zeugenbergen werden von rotbraunen Sanden unterschiedlicher Mächtigkeit ausgefüllt, die im wesentlichen das Ergebnis äolischer Verwitterung der nubischen Sandsteinformationen paläozoischen Ursprungs darstellen. In Situationen wo regelmäßig Sand angeweht wird, kam es kleinräumig zur Ausbildung von Sanddünen, die mitunter über 10 Meter Mächtigkeit erreichen. Wo die Sandauflagen über dem steinig-schottrigem Untergrund flach sind, werden die psammophilen Pflanzengemeinschaften lokal von Reg- und Hamada-Vegetation abgelöst.

Entsprechend der Mächtigkeit der Sandauflagen übernimmt jeweils eine Art die Dominanz: *Hammada salicornica* bevorzugt ebene Sandauflagen (s. Abb. 21 Kap. Geologie), *Haloxylon persicum* besiedelt eher tiefgründigen Sand oder Dünen, die dadurch auch stabilisiert werden, oder zieht sich, oft gemeinsam mit *Retama raetam*, auf Bereiche zurück, die aus den Wadis und Abflussrinnen der Gebirgsstöcke zusätzlich mit Wasser gespeist werden (Abb. 37). Diese sandigen, in die Ebenen auslaufenden Wadis sind an zusammengezogener Vegetation deutlich erkennbar. *Anabasis articulata* kann durchaus auch Sand besiedeln, dominiert aber nur auf sehr flachgründigen Standorten. So ist die Vegetation der Talsohle ein Mosaik aus Pflanzenformationen, die Mischbestände der genannten Arten mit unterschiedlicher Zusammensetzung darstellen (vgl. dazu QISHAWI et al. 1999). Nicht zuletzt ist die aktuelle Ausprägung der Vegetation auch durch die Wirkung des Menschen und seiner Weidetiere mitgestaltet worden. *Hammada salicornica* stellt – im Gegensatz zu *Anabasis articulata* – eine gute Kamel-Weide dar, und *Haloxylon persicum* wird wegen des hohen Brennwertes seines Holzes von den Beduinen geschätzt und ebenso wie *Hammada* von Kamelen gerne beweidet. Es ist anzunehmen, dass die Saksaul-Bäume im Wadi Rum einst dichter standen. Wahrscheinlich hat es auch von *Acacia raddiana* früher größere Bestände ge-

geben. Heute findet man Akazien nur mehr sehr vereinzelt in den Randlagen der Sandflächen im Bereich einmündender Wadis (BARSOTTI & CAVALLI 1989; siehe auch Absatz „Acacia, Trockengehölze“).

Die Artengarnituren sind den Sandgesellschaften im Wadi Araba durchaus ähnlich, sodass auf eine detailliertere Darstellung hier verzichtet wird. Einige psammophile sudanische Elemente erreichen das Wadi Rum, dessen Sandflächen zwischen 700 und 1000 m NN Seehöhe liegen, nicht mehr: *Zygophyllum simplex*, *Convolvulus lanatus* u. a., dafür treten Arten hinzu, denen es im Wadi Araba zu heiß und zu trocken ist, etwa *Maresia pygmaea* (Abb. 38), oder *Antisciadium isosciadium*.

#### Sandflächen an der südlichen Grenze (Mudawwara)

Von KÜRSCHNER (1986) gibt es einige Aufzeichnungen über die Sandvegetation in 720 m NN Seehöhe im Süden Jordaniens, aus der Gegend um Mudawwara. Demnach spielt der Saksaul auch in diesem Teil der Sandwüsten eine ähnlich wichtige Rolle als dünenstabilisierende Pflanzenart und als Energiequelle für die Beduinen wie im Wadi Rum. Neben *Haloxylon persicum* und einigen der oben genannten Pflanzenarten tritt zusätzlich *Artemisia judaica* auf, die in den südjordanischen Sandwüsten ansonsten nur sporadisch auftritt und in sandigen Wadibetten mit dem Saksaul eine spezielle Pflanzengesellschaft ausbildet (ZOHARY 1973).

### Die (sub)tropisch-sudanische Vegetation – „Sudanische Penetrationszone“

#### Ökologische Charakterisierung

Innerhalb der sudanischen Penetrationszone repräsentieren die Bäume die bemerkenswerteste Lebensform. Der relative Anteil der übrigen Lebensformen deckt sich weitgehend mit dem des saharo-arabischen Artenspektrums. Die auffälligsten und zugleich auch landschaftsprägenden Florenelemente sind die Akazienarten, die ausschließlich in Wadis und auf Schwemmfächern vorkommen und die als die nördlichsten Ausläufer der tropischen Savannenlandschaften Zentral- und Ostafrikas betrachtet werden können. Da – anders als bei diesen – hier im



**Abb. 37:** Mächtiger, etwa 5 m hoher Saksaul (*Haloxylon persicum*) im Wadi Rum; neben einem zweiten etwas kleineren Exemplar noch *Hammada salicornica*. Foto: K. Spadinger.

Unterwuchs saharo-arabische Taxa gegenüber sudanischen Sippen dominieren, prägte ZOHARY (1973) hierfür den Begriff der „Pseudosavanne“ und fasste diese syntaxonomisch als Klasse der Acacietea tortilis subsudanica (ZOHARY 1973) zusammen. Ihr gehören auch *Ziziphus spina-christi*, *Balanites aegyptiaca* und andere sudanische Florenelemente an. Zur Frage, warum sich bei jährlichen Niederschlagsmengen von nur ca. 50-100 mm (also weit unterhalb des Wertes an der xerischen Baumgrenze!) überhaupt Offenwälder halten und reproduzieren können, muss bedacht werden, dass einerseits alle diese Bäume als Phreatophyten („Grundwasserpflanzen“) mit ihrem tiefreichenden Wurzelsystem an die

**Abb. 38:** Im zeitigen Frühling überziehen nach Regenereignissen zahlreiche Einjährige die Sandflächen des Wadi Rum; *Maresia pygmaea* ist eine häufig anzutreffende Art; das zarte Gras ist *Schismus barbatus*, das kleine Pflänzchen am oberen Bildrand und rechts neben *Maresia* ist *Ifloga spicata*.



Grundwasserströme angeschlossen sind, und dass andererseits die größeren Wadis in ihrem Einzugsbereich von den Niederschlägen in den Hochlagen des Randgebirges profitieren.

### Klimax-Vegetation und anthropozoogene Umgestaltung

Die Gehölze sudanischer Verbreitung sind als Tertiärrelikte aufzufassen. Bis zum späten Miozän besiedelte eine tropische Flora weite Teile des Nahen Ostens. Nach deren Niedergang im Pliozän im Zuge tiefgreifender Klimaänderungen konnten sich entlang des Wadi-Araba-Jordan-Grabens dennoch zahlreiche Sippen als Relikte halten. Ausschlaggebend dafür waren zum einen frostfreie und relativ warme Winter, zum anderen die ergiebigen Grundwasserkörper in den Schwemmfächern unterhalb der Wadimündungen bzw. entlang der Wadiläufe. Auch im Bereich der zahlreichen Oasen und Quellaustritte mit anstehendem Grundwasser fanden sich geeignete Refugien. Dementsprechend konnten sich diese Formationen nur an solchen Sonderstandorten halten (vgl. dazu ZOHARY 1962).

In analoger Weise werden die reliktierten „Wüstensavannen“ aus lockeren Beständen der gleichen bzw. nah verwandter Baumarten (*Acacia raddiana*, *A. seyal*, *Balanites aegyptiaca*, *Maerua crassifolia*, u. a.) in den Wadis der zentralen Sahara, die durch Niederschläge aus dem Hoggar- und Tassili n'Ajjer-Massiv gespeist werden, als Zeugen eines früheren viel pflanzenfreundlicheren Klimas gedeutet, das in weiten Bereichen heute nahezu vegetationsloser Wüstenflächen eine reiche Savannenvegetation ermöglichte (vgl. dazu QUEZEL 1965).

Die Trockengehölze im System des Grabenbruchs stehen vermutlich seit biblischen Zeiten unter starkem anthropozoogenem Nutzungsdruck. Die Akazien-Bestände auf den Schwemmfächern und in den Wadis und ihr Unterwuchs werden intensiv beweidet, da es sich hierbei um Flächen relativ dichten Bewuchses inmitten vegetationsarmer Umgebungen handelt. Kamele vermögen zudem die kleinblättrigen, dornigen Zweige der Akazien noch als Futter anzunehmen. Weiters liefern alle Bäume und größeren Sträucher eine begehrtes Feuerholz. Schließlich wurden auch Teile der Le-

bensräume der sudanischen Vegetation in landwirtschaftliche Flächen umgewandelt: aufgrund des günstigen Klimas im Jordangraben werden die flacheren, fruchtbaren Schwemmfächen im Umkreis der dicht besiedelten Oasen, die bevorzugte Standorte der tropischen Gehölzformationen sind, schon seit urdenklichen Zeiten kultiviert (ZOHARY 1962). Der Bewässerungsfeldbau auf den Schwemmebenen am Süd- und Ostufer des Toten Meeres (Ghor und Bereiche der Halbinsel bzw. Landverbindung Lisan) wurde in den vergangenen Jahrzehnten noch weiter vorangetrieben, sodass die Dezimierung der natürlichen Bestände anhält. Somit sind heute nur mehr Reste dieser tropisch-sudanischen Vegetation vorhanden.

### Abgrenzung

Die sudanischen Florenelemente sind fast ausschließlich auf frostfreie Gebiete des Wadi Araba-Jordan-Grabens und der tiefer liegenden Wüstenbereiche im Umkreis von Aqaba beschränkt. Je nach Wärmeanspruch (bzw. Kälteempfindlichkeit) können sudanische Arten ins saharo-arabische Territorium ausstrahlen (z. B. *Acacia raddiana* und *Hammada salicornica* ins Wadi Rum; *Acacia gerrardii* bis in das Becken von Al Jafr, also in Regionen, in denen Frostereignisse durchaus keine Seltenheit sind). Da umgekehrt auch viele saharo-arabische Elemente bis in die tiefsten Lagen des Wadi Araba oder in die Region des Toten Meeres vordringen können (siehe Absatz „Die wichtigsten Vegetationseinheiten“), resultieren daraus generelle Mischvorkommen von Arten beider Großregionen in den heißesten Teilen der jordanischen Wüsten, worauf schon wiederholt hingewiesen wurde.

Umriss und Verlauf der sudanischen Penetrationszone sind durch die Areale der *Acacia*-Arten definiert. Diese enden etwa beim 32. Breitengrad im unteren Jordantal. Rechnet man die wenigen noch erhaltenen reliktierten Außenposten der kältetolerantesten Akazienart *A. gerrardii* östlich der Wasserscheide mit ein, so liegt in den kühleren Wüsten im Osten die Nordgrenze des Areals zwischen Ma'an und Al Jafr (vgl. BAIERLE 1993). Der Kernbereich der sudanischen Vegetation deckt sich jedenfalls mit der Verbreitung der beiden häufigen Akazienarten (*A. raddiana* und *A. tortilis*).

## Die wichtigsten Vegetationseinheiten

### Acacia – Trockengehölze

#### („Dornsavannen“, Pseudosavannen)

Die schönsten Akazien-Dornsavannen findet man auf den Schuttfächern im südlichen Teil des Wadi Araba (vgl. Abb. 39; und Abb. 7, Kapitel Landschaftsgeographie). Die Verteilung der *Acacia*-Arten in Wadis und auf Schwemmfächern ist von klimatischen Gegebenheiten und vom Wasserangebot abhängig. Letzteres wird durch Größe, Einzugsbereich und Auffächerungsgrad des Fließsystems bestimmt (BAIERLE 1993). *Acacia raddiana*, ein meist 4-8 Meter hoher Baum, findet sich vornehmlich in den größeren Wadis und ist die am weitesten verbreitete Akazienart mit einer weiten thermischen Amplitude und relativ hohen Feuchtigkeitsansprüchen. Sie steigt in den Wadis Südjordaniens bis über 600 m NN. *Acacia tortilis*, ein etwas kleinerer Baum – oder besser Groß-Strauch – der sich schon knapp über dem Boden in mehrere gleich starke Stämme verzeigt und oft schirmförmige Gestalt annehmen kann, ist die trockenresistenteste Akazien-Art mit den höchsten Wärmeansprüchen. Sie wächst in Wadis oft in Mischbeständen mit *Acacia raddiana*, ist aber vor allem kennzeichnend für die mächtigen Schotterfächer im Wadi Araba unterhalb von 200 m NN Seehöhe, wo die Durchschnittstemperaturen im Winter nicht unter 14°C fallen (ORSHAN 1986). *Acacia gerrardii* ist sehr selten, kommt nur in einigen Wadis bei Gharandal vor, erreicht aber als einzige Akazienart die östliche Wüste (siehe oben). In den Wadis siedeln die Akazien zumeist in den etwas höheren Randbereichen (vgl. Abb. 33, Kap. Geologie), wo die Jungpflanzen bei Starkregen nicht mehr von den Fluten erreicht und fortgespült werden (BAIERLE 1993).

Die Physiognomie der Bestände wird durch die vereinzelt stehenden, keine geschlossene Schicht aufbauenden Akazien bestimmt (vgl. Abb. 5, Kap. Hydrogeologie). Nicht selten leuchten die roten Blüten von *Loranthus acaciae* aus den lichten Kronen der Bäume hervor. Den Unterwuchs bilden extrem lückig stehende Zwergsträucher (*Gymnocarpus decandrum*, *Anabasis articulata*, *Hammada salicornica*, *Aerva persica*, *Farsetia aegyptiaca*, *Fagonia*-Arten, *Helian-*



*themum lippii*, *Asteriscus graveolens*, *Iphiona scabra* u. a.). Die sudanisch verbreiteten Sträucher *Ochradenus baccatus* und *Lycium shawii* sind regelmäßig anzutreffen. Auch ausdauernde Gräser fehlen nicht (*Panicum turgidum*, *Lasiurus scindicus* u. a.). An ausdauernden Kräutern sind *Forsskaolea tenacissima*, *Cleome droserifolia*, *Diplotaxis harra*, *Fagonia glutinosa* und *Launea mucronata* häufig (bezüglich weiteren Arten, insbesondere der Annuellen, siehe Artenlisten in Absatz „Vegetation in Abzugsrinnen, Wadis“).

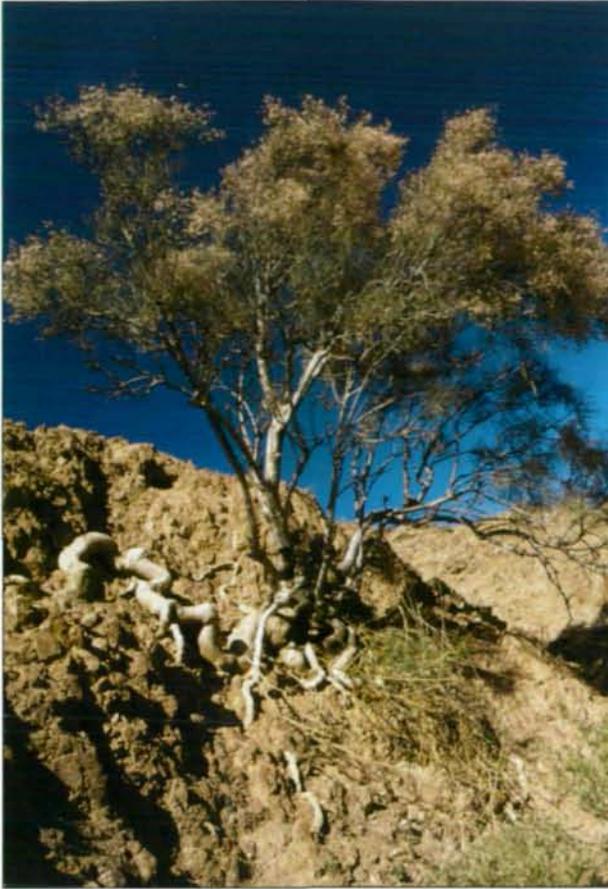
#### Formationen mit *Ziziphus spina-christi* und anderen tropische Bäumen und Sträuchern

Gegenüber den Dornakazien treten andere sudanische Gehölze stark in den Hintergrund. *Ziziphus spina-christi* findet man auf den flachen Alluvionen der großen Seitenwadis (Wadi Dana, Wadi Fenan, Wadi al Hasa) in kiesig-grusigen Wadibetten und auf Wadi-Hochterrassen, meist zusammen mit Akazien. Seltener trifft man hier auch auf *Maerua crassifolia*, *Moringa peregrina* (Abb. 40) und *Balanites aegyptiaca*. *Ziziphus spina-christi* blieb wegen seiner essbaren Früchte vor Schlägerungen meist verschont, ja wird sogar kultiviert (BAIERLE 1993).

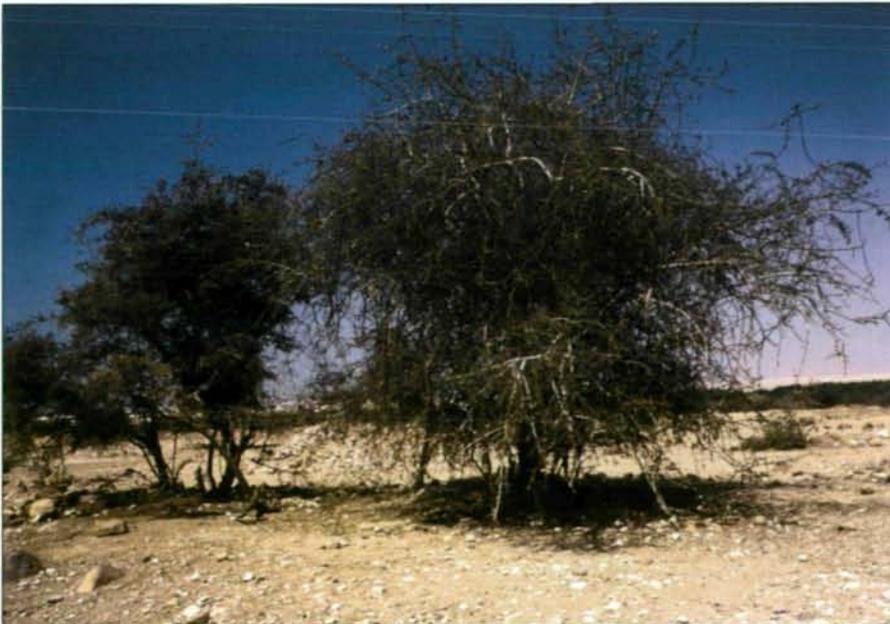
Häufiger findet man Bestände der genannten Arten, die als „*Ziziphus spina-christi* – *Balanites aegyptiaca*“-Gesellschaft beschrieben wurde (1973), im Umkreis des Toten Meeres, vor allem im Bereich der noch salzfreien, höher gelegenen Oasen auf

**Abb. 39:** Dornsavanne auf einem Schuttfächer im Wadi Araba; neben den schon am Grunde fächerförmig verzweigten, schirmförmigen Bäumen (*Acacia tortilis*) sind einige kleinere Bäume mit deutlichem Stamm und Krone zu erkennen (*A. raddiana*; Bildmitte, halblinks). Foto: K. Spadinger.

**Abb. 40:** Blühender *Moringa peregrina*-Baum im Wadi Feinan. Foto: K. Spadinger.



**Abb. 41:** *Balanites aegyptiaca* (Bildmitte) und *Ziziphus spina-christi* (links) auf der Lisan-Landverbindung; rechts im Hintergrund stehen Tamarisken auf den Salzflächen im Bereich des Strandes des Toten Meers. Foto: K. Spadinger.



den Schwemmlächen im Süden (z. B. Ghor As Safi, Ghor Faifa) und im Bereich der Lisan-Halbinsel bzw. Lisan-Landverbindung (z. B. Al Mazra'a), meist nur als Gehölzfragmente oder schmale Streifen inmitten von bewässertem Kulturland (Abb. 41). Sporadisch trifft man auf *Ziziphus spina-christi* oder andere sudanische Bäume auch im süd-

lichen Teil (S Dayr'Alla) im unteren Jordantal und in den untersten Abschnitten der in den Grabenbruch einmündenden Seitenwadis (FEINBRUN & ZOHARY 1955, KÜRSCHNER 1986, AL-EISAWI 1996).

Neben den genannten Baumarten sind zumeist noch vorhanden: *Acacia raddiana*, *Salvadora persica* (Strauch oder Kleinbaum), die Sträucher *Ochradenus baccatus*, *Nitraria retusa* (zeigt Bodenversalzung an), *Abutilon hirtum*, *Lycium shawii*, *Solanum incanum*, diverse Zwergsträucher, besonders *Aerva persica*, die ausdauernden Kräuter *Cassia italica*, *Alhagi maurorum* und *Convolvulus glomeratus* sowie eine Reihe weiterer saharo-arabischer Arten, inklusive Annuelle. Besonders erwähnenswert ist der giftige Kleinbaum *Calotropis procera*, der in den allerwärmsten Lagen um das Tote Meer sehr häufig vorkommt und eine sehr auffällige und typische Leitpflanze für die tropische Vegetation darstellt (ZOHARY 1973, KÜRSCHNER 1986, eigene Beobachtungen).

Bemerkenswert ist das von AL-EISAWI (1996) erwähnte Vorkommen von *Ziziphus nummularia* im nördlichen Teil des untern Jordantals. Hier mischt sich im Hangfußbereich dieser tropische Strauch bereits mit mediterranen Eichenwaldfragmenten.

Als letzte Art sei noch die tropische Palme *Hyphaene thebaica*, eine Charakterart xerotropischer Wadigesellschaften genannt, die an den Mündungen der Seitenwadis im südlichsten Teil des Wadi Araba kleinere Bestände bildet, insgesamt aber sehr selten ist (KÜRSCHNER 1986).

## Azonale Standorte: Wasserläufe und Salzstandorte

Die Vegetation an Wasserläufen und salzbeeinflussten Standorten kann als azonale bezeichnet werden, da die klimatischen Rahmenbedingungen gegenüber den stark wirksamen Standortfaktoren „Wasser“ und „Salz“ in den Hintergrund treten, sodass vielfach pluriregionale Arten dominieren. In charakteristischer Weise findet man in beiden Fällen mit abnehmendem Einfluss des prägenden Faktors eine deutliche Zonierung, die zur Vegetation des Umlandes überleitet (vgl. ZOHARY 1973, FREY & KÜRSCHNER 1983b, WINTER 1990). Hydro-

phytische und halophytische Vegetationseinheiten zeigen in ariden Gebieten, aufgrund der hohen Verdunstung und der damit zusammenhängenden gelegentlichen Versalzung von Grund- und Oberflächenwässern, einige Gemeinsamkeiten und Übergänge.

### Wasserläufe – Hydrophytische Vegetation

Die hier vorgestellten Wasserläufe sind von den schon oben abgehandelten Wadis dadurch deutlich unterschieden, dass sie zumindest in Teilbereichen ganzjährig Wasser führen (zur Hydrogeologie des Landes vgl. im Einzelnen Kap. Hydrogeologie). Dies bedingt, dass auch Wasserpflanzen (Hydrophyten) vorhanden sind und eine auf permanente Feuchtigkeit angewiesene Auenvegetation ausgebildet ist.

Die Ufer des Jordan und seiner Nebenflüsse sowie die großen, das Bergland in westliche Richtung entwässernden Flüsse und Wadis (Yarmuk, Zarka, Wadi Wala, Wadi al Mujib, Wadi al Hasa, Wadi Dana, Wadi Musa, u. a.) bilden das Zentrum hydrophytischer Vegetation in Jordanien. Viele Arten temperater, aber auch tropischer Gebiete erreichen hier ihre Verbreitungsgrenzen (ZOHARY 1962).

### Vegetation am Jordan

Die inneren Uferbereiche des Jordanflusses besiedelt eine Pflanzengemeinschaft, deren wesentlichste Komponenten *Populus euphratica* und *Tamarix jordanis* sind. Die Pappeln nehmen dabei die Frontstellung gegen die freie Wasserfläche ein, die Tamarisken stehen zumeist etwas versetzt dahinter. Weiter landeinwärts treten noch weitere Tamariskenarten hinzu (*Tamarix palaestina* und *T. tetragyna*). Die Tamarisken sind an die im Sommer regelmäßig trockenfallenden und sich daher mit Salz anreichernden Uferbereiche dank ihrer hohen Salztoleranz sehr gut angepasst (vgl. Kap. Biologie). Im Schutz dieser Bäume trifft man oft die Sträucher *Atriplex halimus*, *Prosopis farcta*, *Lycium europaeum* (den auch bei uns heimischen Bocksdom) und die ausdauernde krautige Pflanze *Glycyrrhiza glabra*. Wo die Bäume entfernt wurden, nehmen v.a. *Glycyrrhiza* und *Prosopis* große Flächen ein (FEINBRUN & ZOHARY 1955, ZOHARY 1973).

In früheren Zeiten floss der Jordan, schmal gesäumt vom grünen Band der Pappeln und Tamarisken, wie ein Fremdling durch eine karge, wüstenhafte Landschaft. Dieses Bild hat sich grundlegend gewandelt: Im Gefolge der intensiven landwirtschaftlichen Erschließung und Nutzung des Jordantals ist die ursprüngliche Auenvegetation am Jordan weitgehend zerstört und nur mehr fragmentarisch erhalten. Die wüstenhaften Talebenen sind dank künstlicher Bewässerung grün und in hoch produktive landwirtschaftliche Flächen umgewandelt worden, insbesondere nach Errichtung des East Ghor-Kanales. Durch zunehmende Wasserentnahme auf beiden Seiten des Flusses sanken Wasserspiegel und Grundwasserspiegel stark ab (vgl. Kap. Hydrogeologie).

### Vegetation in Wadis mit ganzjähriger Wasserführung (BAIERLE 1993, eigene Beobachtungen)

Nur die größeren Wadisysteme, die das Bergland in Richtung Totes Meer und Wadi Araba entwässern, insbesondere das Wadi Mujib als zweitgrößtes Flusssystem des Landes, führen ganzjährig Wasser – zumindest in oberflächennahen Grundwasserströmen. Alle diese „allochthonen“ Wadis erhalten ihr Wasser von Niederschlägen in den regenreicheren Berglagen, während ihre Sohle im ariden saharo-arabischen Territorium liegt. Ihr Bett ist als Folge der starken Reliefenergie zumeist tief in den Sandstein eingegraben. Die kiesig-sandigen oder schottrigen Wadibetten führen nur im Winter und Frühling über ihren gesamten Lauf Wasser und liegen später im Jahr über weite Bereiche trocken, vor allem in ihrem Unterlauf. Das in den wasserzügigen Sedimenten oberflächennah strömende Grundwasser kann jedoch ganzjährig von den Wurzeln hydrophytischer Pflanzenarten erreicht werden. Immer wieder tritt auch Grundwasser im Bereich des Wadibettes zu Tage, sodass zumindest abschnittsweise auch Oberflächenwasser ganzjährig zur Verfügung steht.

In seichten Abschnitten des Bachbettes oder unmittelbar am Ufer finden sich Hydrophytenfluren, die besonders reich an azonalen, teilweise auch bei uns heimischen Arten sind: *Nasturtium officinale*, *Apium nodiflorum*, *Berula erecta*, *Centaureum tenuiflorum*, *Mentha longifolia*, *Veronica anagallis-*

*aquatica*, *Juncus arabicus*, *Polypogon monspeliensis*, *Cyperus laevigatus*, *Schoenus nigricans*.

In Tümpeln und Kolken finden sich auch submerse Pflanzen wie Armleuchter-Algen (Characeae) und *Zannichellia palustris*. Um diese Stillgewässer stehen Röhrichte aus *Phragmites australis*, *Saccharum ravennae* (in tieferen Lagen unter 500 m NN), *Thypha domingensis*, *Schoenus nigricans*, *Scirpus holoschoenus*.

Besonders kennzeichnend sind jedoch die bis zu fünf Meter hohen dichten Gebüsche aus Tamarisken (*Tamarix jordanis*, *T. nilotica*) und Oleander (*Nerium oleander* und das hohe „Spanische Rohr“, *Arundo donax*, die die Wadiläufe begleiten (s. dazu Abb. 3, Kap. Hydrogeologie). Diese Formationen reichen von der Hügelzone des Wadi Araba bis über 1000 m NN (Petra). Beide Sträucher zeichnen sich durch hohe Regenerationskraft aus. Besonders der etwas tiefer im Wadibett stehende Oleander kann den Sediment-Umlagerungen nach Flutwellen gut widerstehen. Gelegentlich finden sich in Kontakt mit *Tamarix jordanis* auch *Salix acmophylla*-Bestände, die in den allerhöchsten Bachabschnitten über 1000 m NN die Tamarisken ablösen. Gelegentlich kommt in den Wadigehölzen noch *Vitex agnus-castus* vor. Die seltener überfluteten und daher vor Umlagerung weitgehend geschützten höheren Uferbereiche werden in breiteren Wadis von *Populus euphratica* eingenommen. Auf noch höheren Randterrassen, im Übergang zur zonalen Steppen- und Wüstenvegetation, siedeln sich *Retama raetam* und *Atriplex halimus* an.

Mit *Nerium oleander* und *Vitex agnus-castus* haben mediterrane Gehölze am Aufbau der Fluss- und Wadivegetation in Wüstengebieten somit erheblichen Anteil. Viele der genannten typischen Fluss- bzw. Wadi-Pflanzen sind azonale Vegetationsbestandteile in Auen des gesamten Mittelmeerraumes und seiner trockenen Anschlüsse (Nordafrika, Vorderer Orient).

Die Wadi-Ausflüsse in das Wadi Araba werden nach KÜRSCHNER (1986) von nicht näher charakterisierten Beständen aus *Phoenix dactylifera*, *Desmostachya bipinnata* und *Saccharum* sp. eingenommen.

## Quellaustritte

Die Vegetation von Quellen mit ganzjähriger Wasserschüttung unterscheidet sich nicht wesentlich von der Vegetation entsprechender wasserreicher Wadiabschnitte der gleichen Höhenstufe. An den Wänden ständig luftfeuchter Höhlungen um den Quellaustritt findet sich regelmäßig der boreal-tropisch verbreitete Farn *Adiantum capillis-veneris*. Meist tritt auch *Phoenix dactylifera* an kleineren, manchmal auch brackischen Quellhorizonten in wärmeren Lagen zusätzlich zu den oben erwähnten Arten auf.

## Salzstandorte – Halophytische Vegetation

Gemeinsamkeiten von hydrophytischer und halophytischer Vegetation wurden oben bereits kurz angesprochen. Sie sind darauf zurückzuführen, dass die Genese salzhaltiger Standorte meist im Zusammenhang mit dem Vorhandensein von mehr oder weniger salzhaltigem Wasser steht. Durch die hohe Verdunstung gibt es langfristig auch bei sehr niedrigen, noch im Normalbereich von Oberflächenwässern liegenden Ionengehalten unvermeidliche Konzentrierungsprozesse („Salzpfanneneffekt“). Dabei spielen entweder salzhaltiges Grundwasser (das aus geologischen Salzablagerungen gespeist wird), Flüsse mit erhöhter Salzfracht (z. B. enthält der Jordan ca. 1 g/l NaCl im Unterlauf; ZOHARY 1973) oder in abflusslose Senken abfließendes Oberflächenwasser eine Rolle. ZOHARY unterscheidet demnach zwischen zwei Typen von Salzflächen, den „automorphen“ und den „hydromorphen“. Erstere entstehen dadurch, dass Grundwasser salzhaltige Sedimente auslaugt (z. B. die Lisan-Mergel in der Umgebung des Toten Meeres), im feinsedimentreichen Substrat kapillar aufsteigt und nach Verdunstung die oberflächlichen Bodenschichten mit Salz imprägniert. Hydromorphe Salzstandorte bilden sich hingegen nach Verdunstung des stets etwas salzhaltigen Oberflächenwassers in abflusslosen flachen Senken. Langfristig bilden sich in diesen Salzpfannen mächtige Schichten salzig-toniger Sedimentkrusten, die entweder völlig vegetationslos sind oder bestenfalls in ihrem Randbereich von extrem saltoleranten Pflanzen (Halophyten) besiedelt werden können. Diese „Sabhkas“, wie derartige Flächen genannt werden, kön-

nen in niederschlagsreichen Jahren vorübergehend zu Salzseen werden.

Auch das Tote Meer ist letztlich Produkt von Verdunstungsvorgängen, die während trockenerer Klimaperioden in den tiefsten Bereichen des sich seit Beginn des Pliozäns ausformenden Grabenbruchsystems wiederholt zur Ausbildung von Salzseen führten, die z. T. mächtige salzhaltige Sedimente hinterließen.

Kleinflächig tritt Substratsversalzung, insbesondere auf Feinsedimenten, im gesamten Wüstenbereich immer wieder sporadisch dort auf, wo Wasser nicht rasch genug abrinnt und Salz sich nach Verdunstung anreichern kann. Solche Situationen gibt es im Umkreis von Quellaustritten und Oasen. In diesem Zusammenhang ist auch auf das enorme Problem der Versalzung landwirtschaftlich genutzter Böden in ariden Klimazonen hinzuweisen, das überall dort besteht, wo mit Systemen künstlicher Bewässerung nicht sorgfältig genug umgegangen wird oder gar salzhaltiges Grundwasser als Gießwasser Verwendung findet.

Im Einflussbereich von Flüssen und von längere Zeit Wasser führenden Wadis kann in flacheren Randbereichen das oberflächennahe Grundwasser aufsteigen und verdunsten. Bei entsprechender Salzbelastung des Gewässers kommt es – wie im Jordantal der Fall – lokal zu Bodenversalzungen.

Dort ergeben sich Verbindungen zwischen hydrophytischer und halophytischer Vegetation, wobei manche Arten wie *Atriplex halimus*, *Prosopis farcta*, *Zygophyllum*-Arten, ganz besonders aber Arten der Gattung *Tamarix*, an beiden Standortkomplexen vorkommen. Ebenso ergeben sich Verknüpfungen und Mischungen zwischen azonaler und zonaler Vegetation: in den äußersten, noch wenig salzbeeinflussten Zonen um Sabkhas in den Wüstengebieten finden sich in der Regel noch typische zonale, entsprechend salztolerante Arten wie *Mesembryanthemum nodiflorum*, *Aizoon canariense*, *Atriplex halimus*, *Salsola tetrandra*, *Seidlitzia rosmarinus*, *Nitraria retusa* u. a.

### Wichtige Salzstandorte in Jordanien

Halophile Vegetation findet man um das Tote Meer, insbesondere im Bereich der

Halbinsel Lisan und am Südufer, in der Senke von Azraq, in kleineren und größeren Sabkhas des Wadi Araba, ferner im Jordantal, im Becken von Al Jafra und – isoliert – im Südwesten des Landes. Die Salzgehalte der noch Vegetation führenden Böden können bis zu 7 % betragen (ZOHARY 1973). Solange neben Salz noch genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, siedeln Hygrohalophyten, trockene Standorte werden dagegen von Xerohalophyten eingenommen (bzgl. Salztoleranzmechanismen siehe Kap. Biologie von Wüstenpflanzen).

### Totes Meer

Abgesehen von Flächen im unmittelbaren Uferbereich sind Salzstandorte im Bereich des Toten Meeres entweder automorph entstanden (etwa auf der Halbinsel Lisan) oder sie verdanken ihre Genese dem Austritt salzhaltiger Quellen im untersten Hangbereich.

Zwei Beispiele für Zonierungen im Uferbereich mit abnehmendem Salzgehalt (a bis g):

- 1) (a) *Salicornia europaea* (annuell), *Arthrocnemum macrostachyum* (ausdauernd); (b) *Tamarix tetragyna* – *Aeluropus littoralis*; (c) Salzwasser-Röhricht aus *Phragmites australis* – *Juncus arabicus*; (d) *Suaeda aegyptiaca* – *Seidlitzia rosmarinus* (FREY & KÜRSCHNER 1983b);
- 2) (a) *Arthrocnemum macrostachyum*; (b) *Tamarix tetragyna* – *Nitraria retusa*; (c) *Tamarix tetragyna* – *Suaeda monoica*; (d) *Suaeda monoica*; (e) *Suaeda monoica* – *Tamarix nilotica*; (f) *Tamarix nilotica* – *Haloxylon persicum*; (g) *Tamarix nilotica* – *Atriplex halimus* (ZOHARY 1973).

Am Quellaustritten mit leicht salzhaltigem Wasser im Hangfußbereich des Randgebirges können die folgende Arten angetroffen werden (eigene Beobachtungen): *Phoenix dactylifera*, an ihrem natürlichen Standort; *Mesembryanthemum nodiflorum*, *Suaeda fruticosa*, *Nitraria retusa*, *Reaumuria hirtella*, *Tamarix* sp., *Frankenia pulverulenta*, *Limonium pruinatum*, *Juncus arabicus*, *Arundo donax*, *Imperata cylindrica*, *Polypogon monspeliensis*.

*Salsola baryosma*-, *S. tetrandra*-, *Suaeda fruticosa*- und *Anabasis setifera*-Bestände nehmen um das Tote Meer und im unteren Jordantal, wo es immer wieder Fragmente halophiler Vegetation gibt, den äußersten

Gürtel des Zonierungskomplexes der halophytischen Vegetation ein.

### Azraq

Die Salzflächen in den tiefsten Bereichen der Azraq-Senke sind nur teilweise die Folge von Evaporationsprozessen, zudem ist noch salzführendes Grundwasser involviert (s. Abb. 20, Kap. Hydrogeologie).

Zonierung (mit abnehmendem Salzgehalt): (a) *Halopeplis amplexicaulis* – *Cressa cretica* (annuell, erst nach dem Trockenfallen der Salzflächen im Sommer auftretend); (b) *Halocnemum strobilaceum* (ausdauernd); (c) offene Salzwiesen mit *Aeluropus litoralis*; (d) *Tamarix passerinoides* – *Nitraria retusa* – *Juncus arabicus*; (e) *Phragmites australis*; (f) *Salsola tetrandra* – *Suaeda fruticosa*; (g) *Prosopis farcta* – *Reaumuria alternifolia* – *Frankenia hirsuta*; (h) Ende des Transektes, mit Artenmischungen, die bereits zur zonalen Vegetation der Halbwüsten überleiten: *Atriplex halimus* – *Salsola vermiculata* – *Seidlitzia rosmarinus* – *Suaeda vermiculata*. Zonierung und Artenzusammensetzung hängen auch von anthropozoogenen Faktoren wie Beweidung, Holzeinschlag (Tamarisken), Bodenverfestigung, Grundwasserentnahme etc. ab (WINTER 1990).

### Wadi Araba

Im Wadi Araba gibt es drei größere Sabkhas (eine weitere im Südwesten des Landes, bei Mudawwara). Eine typische Sabkha zeigt folgendes Vegetationsprofil (ABED 2002; eigene Beobachtungen):

(a) *Phoenix dactylifera* und Akazien in den Randbereichen; die Blätter der Akazien sind als Zeichen starker Salzaufnahme bisweilen sehr sukkulent („fleischig“); (b) *Juncus arabicus* – *Tamarix* sp. – *Nitraria retusa*; (c) *Nitraria retusa*-Reinbestände; (d) *Cressa cretica* als Pionierpflanze (siehe Abb. 29 in Kap. Boden ).

In der Umgebung salziger Quellaustritte in Oasen des Wadi Araba finden sich folgendes Arten (ZOHARY 1973): *Atriplex halimus*, *Suaeda aegyptiaca*, *Suaeda vermiculata*, *Alhagi maurorum*, *Nitraria retusa*, *Tamarix nilotica*, *T. tetragyna*, *T. arvensis*, *Frankenia hirsuta*, *Cressa cretica*, *Juncus arabicus*, *Aeluropus litoralis*, *Desmostachya bipinnata*,

*Phragmites australis*, *Phoenix dactylifera*.

### Salzpflanzenfluren in der Senke von Al Jafr

Die abflusslosen, noch nicht extrem versalzten und periodisch feuchten Beckenlandschaften bei Al Jafr werden manchmal noch als „Qa'a“ (arabisch: Schlammflächen, vgl. dazu ABED 2002) bezeichnet.

Charakteristische Arten sind vor allem Chenopodiaceen (nach FREY & KÜRSCHNER 1989b): *Anabasis articulata*, *Atriplex halimus*, *Halogeton alopecuroides*, *Haloxyton persicum*, *Salsola tetrandra*, *Salsola vermiculata*, *Seidlitzia rosmarinus*, *Peganum harmala*, *Cynodon dactylon*, *Hordeum marinum* var. *pubescens*.

### Strand des Roten Meeres

Auch hier können im Uferbereich salzbeeinflusste Flächen gefunden werden, deren Artenzusammensetzung jener am Toten Meer ähnlich ist. Wichtige Arten sind *Atriplex halimus*, *Suaeda aegyptiaca*, *Suaeda monoica*, *Tamarix negevensis*, *T. tetragyna*, *Typha angustata*; auf reinen Sandböden treten noch *Salsola baryosma*, *Traganum nudatum*, *Alhagi maurorum* und *Cressa cretica* hinzu (ZOHARY 1973).

### Beispiel eines Vegetationsgradienten am Westhang des Randgebirges

Zum Abschluss der vorangegangenen Beschreibung der Vegetation Jordaniens, soll anhand eines Transektes noch einmal beispielhaft die hohe Diversität an kleinräumigen Standorten am westlichen Grabenrand veranschaulicht werden. Abb. 42 (aus BAERLE 1993) gibt eine Übersicht über die Vegetationsstrukturen entlang eines West-Ost-Transektes im Gebiet Fenan, Dana und Jebel Ata'ta. Ähnliche Muster sind entlang des gesamten Wadi Araba anzutreffen. Einige weitere Beispiele finden sich bei WALTER & BRECKLE (1991). Prominente Vegetationseinheiten aller vier phytogeographischen Territorien sind auf eine Luftlinie von nur wenigen Kilometern zusammengedrängt und im steilen Hangbereich miteinander verzahnt. Mediterrane Arten können an Klufstandorten weit in irano-turanisches Territorium vordringen, z. B. *Juniperus phoe-*



gen (etwa dem Negev-Hochland) getrennt ist und ca. 40 Endemiten beherbergt; nach SHMIDA (1984) sind dies 9,4 % der endemischen Arten des „Flora Palaestina“-Gebietes. Zweites Zentrum ist die heiße Wüstenzone im Grabenbruch, quasi eingezwängt zwischen Gebirgsketten; hier kommen etwa 25 endemische Pflanzenarten vor. So taucht in einigen Gattungen als Art-Epithet „*maris-mortui*“ auf (z. B. *Plantago*, *Iphiona*, *Anthemis*). Beispiel eines endemischen Chenopodiaceen-Zwergstrauchs im Bereich des Toten Meeres ist *Suaeda asphaltica*, Beispiel einer für ganz Palästina häufigen endemischen Pflanzengesellschaft ist die *Zygophyllum dumosum*-Assoziation (ZOHARY 1973).

KARIM & QURAAN (1988) führen mit Bezugnahme auf den „Resources Report for the Middle East“ (International Union for Conservation of Nature) von den in Jordanien endemischen Arten folgende namentlich an: *Onopordum transjordanicum*, *Convolvulus jordanensis*, *Eremostachys transjordanica*, *Astragalus azraquensis*, *Onosma aaronsohnii*, *Herniaria acrochaeta*, *Anthemis tenuicarpa*, *Cousinia austrojordanica*, *Diploaxis villosa*, *Crocus moabiticus*, *Salvia peratica*, *Psoralea flaccida*, *Plantago maris-mortui*, *Iris petrana* und *Iris nigricans*. Die schöne, schwarzblütige *Iris nigricans* ist die Nationalpflanze Jordaniens, sie kommt im Wadi al Mujib und in der Gegend um Madaba vor.

BAIERLE (1993) fügt für Edom weitere Endemiten hinzu, die sich auf zwei regionale Schwerpunkte mit jeweils unterschiedlichen beteiligten Taxa aufteilen: Eine Gruppe mit *Astragalus adpressiusculus*, *Astragalus zemerianensis*, *Cousinia dayi*, *Cousinia moabitica*, u. a. besiedelt vor allem die kühlen Lagen im Kammbereich des Randgebirges und die daran anschließenden Flächen mit *Noaea mucronata*-Dornpolstergesellschaften. Felsige und felsig-sandige Standorte des warmen Westabhangs stellen das zweite Endemiten-Zentrum dar, mit Arten wie *Crucianella transjordanica*, *Galium sinaicum*, *Matthiola arabica*, *Phlomis platystegia*, *Onobrychis wettsteinii*, *Verbascum petrae*, *Tanacetum santolinoides* und *Daphne linearifolia*. Letztere Art ist im Hochland von Edom endemisch und kommt auch sehr häufig im Talkessel von Petra mit seinen engen Wadisystemen vor, oft gemeinsam mit den süd-

lichsten und tiefst gelegenen Waldfragmenten aus mediterranen Gehölzen (*Quercus calliprinos*, *Pistacia atlantica*, *Juniperus phoenicea*) (BAIERLE 1993).

Ein Phänomen, das dem des Endemismus in Bezug auf die Verbreitungsstruktur ähnelt, liegt im Relikt-vorkommen verschiedener Taxa. Auch diese weisen im betrachteten Gebiet eine sehr eingeschränkte Verbreitung auf. *Juniperus phoenicea* oder *Lavandula dentata* auf Nubischen Sandsteinen in Edom sind z. B. durch beträchtliche Distanzen von ihren Kernarealen getrennt. Dies erklärt sich aus der Florengeschichte: *Juniperus phoenicea* kann als Rest einer in feuchteren Perioden sich weiter nach Süden erstreckenden zonalen mediterranen Vegetation gedeutet werden (BAIERLE 1993). Solche Relikte konnten sich außerhalb ihres eigentlichen Verbreitungsschwerpunktes nur an Gunststandorten halten, wie sie der zerklüftete nubische Sandstein mit seinem erhöhten Wasserangebot für zahlreiche Arten bietet (z. B. *Galium incanum*, *Rubia tenuifolia*, *Ononis natrix*, *Ballota saxatilis* u. v. a.; vgl. Absatz „Schutt-, Geröll-, Stein- und Kieswüsten in SüdJordanien“, sowie die umfangreichen Ausführungen und Beispiele von DANIN 1999a, b). Nach SHMIDA et al. (1986) lässt sich der vergleichsweise hohe Anteil an relikttären Sippen in Wüstengebieten zumindest teilweise durch die geringere Bedeutung der Konkurrenz in den offenen Lebensräumen erklären. Als Beispiele führt er die Gattungen *Anastatica*, *Cynomorium*, *Ephedra* und *Gymnarrhena* an. Auf den Relikt-Charakter der sudanischen Baumbestände im Wadi Araba wurde im Absatz „Die wichtigsten Vegetationseinheiten“ schon hingewiesen.

## Menschlicher Einfluss auf die Vegetation

Durch seine Lage im Südwesten des „Fruchtbaren Halbmondes“ wurden die Naturräume Jordaniens seit Jahrtausenden durch die menschliche Nutzung mitgeprägt. In dieser mit reichen natürlichen Ressourcen gesegneten Region entlang des Zagros-Gebirges (Persien), der Gebirgsketten in der südöstlichen Türkei und der levantinischen Berglandschaften fand der Übergang der menschlichen Gesellschaft zur Sesshaftigkeit statt.

Die Spuren gewisser Vorformen der (Wild)-Getreidenutzung und des Beginns der Domestikation der wichtigsten altweltlichen Getreidearten (Emmer, Einkorn, Gerste), von Hülsenfrüchten (Linsen, Erbsen, Kichererbsen) und der ersten Haustierrassen (Ziegen und Schafe) reichen weit zurück und bezeugen ackerbauliche Aktivitäten im Vorderen Orient seit rund 10.000 Jahren. Älteste Spuren fanden sich dabei in Jericho (vgl. SMITH 1995, HARRIS 1996).

In der langen Tradition der Landnutzung durch den Menschen sowie in der reichen und bewegten kulturhistorischen Vergangenheit sind die Gründe dafür zu sehen, dass die Landschaften Jordaniens heute sehr stark anthropogen überprägt sind. Eine systematische Übersicht über die vielfältigen menschlichen Einflussnahmen würde den Rahmen dieser Beitrags sprengen; es können nur einige wenige Schlaglichter auf vergangene, noch mehr aber auf einige besorgniserregende rezente Aspekte der Landentwicklung geworfen werden.

### Wald

Jede intensivere landwirtschaftliche Tätigkeit – Ackerbau ebenso wie Gewinnung von Weideland – setzte unweigerlich großflächige Rodungen voraus. Unterstützt durch die heftigen Regenfälle im Winter, ist freigelegter Waldboden bei nachfolgendem Wechsel zwischen Beackerung und Brache einer stetigen Erosion ausgesetzt. Insbesondere im trockenen Randbereich ist dadurch eine Wiederherstellung der früherer Klimax-Waldvegetation in vielen Fällen nicht mehr möglich (vgl. PURSCHKE 1990). Bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts waren zudem Holz und lokal erzeugte Holzkohle die wichtigste Energiequelle und sind es für einen großen Teil der ländlichen Bevölkerung heute noch. Besonders nach den Einwanderungswellen durch Palästinenser stieg der Bedarf an Holzkohle stark an, und erst nach 1955 entschärfte sich die Situation durch zunehmende Nutzung fossiler Brennstoffe.

Im Zusammenhang mit dem Rückgang der Waldflächen sind noch zwei historische Ereignisse zu nennen. Eine der bedeutsamsten Kupfererzverhüttungen der Antike lag in Fenan in der Hügelzone des Wadi Araba und war – wie an Holzkohlenresten nach-



**Abb. 43:** „Bonsai“-Verbissformen von Eichen (*Quercus calliprinos*) auf Weideflächen in der Nähe von Ajfun.

weisbar (BAIERLE 1993) – für eine Ausbeutung der Saksaul-Wälder in der Hügelzone im Wadi Araba, vermutlich auch der Wälder des Berglandes verantwortlich. Eine Phase der Waldvernichtung, die insbesondere die Pistazien- und Eichenwälder in Edom betraf, war Bau und Betrieb der Hejaz-Eisenbahn zwischen der Türkei und Saudi Arabien während des Ersten Weltkrieges, die über weite Strecken mit Holzkohle betrieben wurde. Damals war im Hochland von Edom noch genügend Holz vorhanden, um sogar den Bau einer Stichbahn (der „Forest Railway“) von Uneiza nach Ash Shawbak zu rechtfertigen, welche Nachschub für die Hauptstrecke liefern sollte (vgl. ATKINSON & BEAUMONT 1971).

Permanente Störungen ergeben sich auch aus der Beweidung von Wäldern. Waldweide ist zwar behördlich untersagt, wird aber in den größeren Waldgebieten des Nordens regelmäßig betrieben (Abb. 43). Ebenso werden alle offenen Waldflächen und Baumfluren im Süden beweidet. Dies wirkt sich auf die floristische Zusammensetzung, besonders aber auf die Verjüngung der Bestände aus, in denen häufig skurril geformte Verbissformen zu beobachten sind.



**Abb. 44:** Aufforstungen von *Pinus halepensis* im stark degradierten Kulturland nördlich von Amman; zwischen den kleinen Feldern und rechts am Hang verkarstete Batha-Flächen mit *Sarcopoterium spinosum*; als Erosionsschutz sind quer zum Hang laufende Steinwälle eingezogen, die ein Abrinnen des Wassers verhindern sollen.

Bedauerlicherweise regt ein offiziell gefördertes Landentwicklungsprogramm zur Steigerung der landwirtschaftlichen Produktion private Landbesitzer heute immer noch an, Wald in Kulturland umzuwandeln (AL-EISAWI 1996). Andererseits sieht man auf einer Reise durch Jordaniens immer wieder Flächen, die mit Aleppokiefern aufgeforstet wurden, sowohl im Norden, etwa nördlich von Amman (s. Abb. 44) als auch weiter im Süden, etwa um Petra. Diese Forste sind an der Regelmäßigkeit ihrer Baumreihen entlang von Terrassen gut erkennbar. Leider fallen durch Unachtsamkeit immer wieder Teile dieser relativ dicht stehenden Bestände Waldbränden zum Opfer. Nicht immer wird jedoch mit heimischen Bäumen aufgeforstet. Insbesondere in den mediterranen Randbereichen werden häufig Fremdgehölze, v.a. trocken-tolerante australische *Eucalyptus*- und *Acacia*-Arten auf Halbsteppenbathas angepflanzt.

#### Ackerland und Weiden

Es gibt in Jordanien keine wirksamen Regulierungen der Beweidung und Landnutzung. Gründe für diese unbefriedigende Situation liegen nach SHARKAS (2001) in einem komplexen Zusammenwirken sozioökonomischer und historischer, mit gewohnheitsrechtlichen Land-Ansprüchen verbunden Faktoren, wie

- Selbstverständnis der traditionellen nomadischen Lebensform in der Landbevölkerung und damit zusammenhängend

- Abhängigkeit des ökonomischen und sozialen Status der Nomaden von der Größe ihrer Herden;
- ungeklärte Verhältnisse des Landbesitzes;
- unkontrolliertes Queren von Grenzen nach Syrien, in den Irak und nach Saudi Arabien durch Beduinen;
- Schwierigkeit seitens der Regierung, entsprechende politischen Maßnahmen zur Regulation der Landnutzung auch mit Zwang durchzusetzen.

Tatsächlich verschlechterten sich die ökologischen Rahmenbedingungen v.a. in Steppen-, Halbwüsten- und Wüstengebieten, insbesondere im dichter besiedelten Nordteil des Landes (Irbid, Großraum Amman und Az Zarka, Al Mafraq, lokal um Azraq) in den vergangenen 50 Jahren stetig (vgl. dazu SHARKAS 2001, KHRESAT et al. 1998, AL-EISAWI 1996). Das Land ist meist in öffentlichem Besitz. Beduinen und sesshafte Bauern glauben dennoch, ein Anrecht darauf zu haben, das Land nach eigenem Gutdünken als Weiden, Äcker oder Quelle für Brennmaterial etc. zu nutzen, wobei auch Schutzgebiete (z. B. Azraq) nicht verschont werden. Gefördert wird diese Vorgangsweise durch gesetzliche Bestimmungen, wonach Beduinen Besitzrechte erlangen, wenn sie 15 Jahre hindurch das Land kontinuierlich bebauen. Um nun die Nutzungsansprüche zu festigen, werden bis in die Grenzregion des Regenfeldbaues bei ca. 150 bis 200 mm Niederschlag großflächig Felder angelegt, wobei neuerdings dank der Verfügbarkeit moderner Technologien oft tiefgründig gepflügt wird. Die natürliche Vegetationsdecke wird dadurch entfernt, Regen und Wind können an der ungeschützten umgebrochenen Erde ansetzen. Auch sesshafte Bauern weiten die Bestellung von Feldern auf Steppenflächen kontinuierlich aus.

Die traditionelle Bewirtschaftungsform des Regenfeldbaues („rain fed agriculture“) ist an und für sich eine nachhaltige Form des Ackerbaues in Steppen und mediterranen Grenzgebieten. Durch einen regelmäßigen Wechsel zwischen Kultivierung und Brache bleibt die Bodenfruchtbarkeit erhalten, und der Wasserhaushalt kann sich stabilisieren. Bei Verwendung der einfachen Nomadenpflüge wird zudem relativ flach umgebrochen, sodass die Pflanzen zum Teil noch an

der Ackeroberfläche verbleiben und einen gewissen Verdunstungsschutz gewähren (SHARKAS 2001). Die Anzahl der Brachejahre zwischen zwei Inkulturnahmen steigt mit zunehmender Entfernung vom Hauptkamm des Randgebirges und beträgt in Trockenlagen meist mehrere Jahre (BAIERLE 1993). Es werden vor allem trockenresistente Weizen- und Gerstenrassen angebaut.

Zwangsläufig ergeben sich durch diese extensive Bewirtschaftung geringe Erträge. Unter dem Druck, mehr Nahrungsmittel für die wachsende Bevölkerung zu produzieren, begnügt man sich in den Grenzlagen nicht mehr mit dieser schonenden Anbauform, sondern geht zu künstlicher Bewässerung über und weitet die Felder sogar bis über den Grenzbereich des Regenfeldbaus aus. Die besten Weidegründe werden umgepflügt. Bewässerungswasser wird entweder mit Lastwägen und Tankwägen herangeschafft, oder es werden Grundwasserreserven angezapft, wie etwa im Becken von Azraq. Oft werden die neuen Techniken nicht sorgfältig genug angewendet, um Erosion und Bodenversalzung zu verhindern. Obwohl Bewässerungsfeldbau in größerem Umfang erst seit den 1980er Jahren betrieben wird, mussten viele Flächen inzwischen aufgegeben werden, da die Produktivität drastisch absank und die Bestellung der Felder unrentabel wurde.

Im Hintergrund aller dieser Nutzungsintensivierungen steht letztlich auch die Bemühung, den Verlust der fruchtbarsten mediterranen Gebiete in der „West Bank“ zu kompensieren. So fielen auch in Steppengebieten („marginal land“) weiter südlich seit etwa 1970 *Artemisia*- und *Noaea*-Bestände als relativ gute Weidegründe der Kultivierung zum Opfer. Obgleich die kalkreichen Böden, insbesondere über Löss, bei künstlicher Bewässerung zunächst sehr fruchtbar sind, ist heute der Getreidebau auch hier kaum mehr rentabel, und man pflanzt eher Grünfutter für Tiere (AL-EISAWI 1996).

Infolge der Ausweitung von Ackerland – bewässert wie unbewässert – erhöht sich der Druck auf das verbleibende Weideland kontinuierlich. Da die meisten Beduinen – wie oben schon erwähnt – Lastwägen oder „pickups“ besitzen, werden Wasser und sonstige Güter, wie etwa Zusatzfutter, in Trockenperioden (z. B. Luzerne) zu den Herden

gebracht, so dass diese länger als früher in einem bestimmten Gebiet verweilen und die Ressourcen bis zur Neige ausschöpfen. Die nach dem Regen frisch austreibenden Pflanzen, vor allem die Einjährigen, werden rasch wieder abgefressen, wenn das Vieh gleichsam auf „Warteposition“ sein kann. Auch der unregelmäßige Kraftfahrzeugverkehr im Zuge des Wasser- und Gütertransports sowie der motorisierten Begleitung der Herden verursacht erhebliche Schäden.

Ein weiterer Faktor in der Kausalkette, die letztlich zu großflächiger Desertifikation führt, ist die grenzüberschreitende Beweidung. Im Norden und Nordosten des Landes ziehen zahlreiche Hirten aus Syrien, dem Irak und aus Saudi Arabien über die Grenzen, um ihre Tiere auf den relativ besseren Weideflächen der ostjordanischen Steppen und Wüsten weiden zu lassen. So traf SHARKAS (2001) nach eigenem Bericht bei seinen Feldarbeiten auf einen Saudi-Beduinen, der mit 15.000 Schafen und Ziegen durch die Wüstengebiete Jordaniens wanderte.

Auf die vielfältigen Folgen der (auch mäßigen) Beweidung in Bezug auf Artengarnituren, Bodenverdichtung, Erosion etc. wurde in den Kapiteln über die Vegetation des Landes mehrfach hingewiesen. Die natürliche Regenerationsfähigkeit ausdauernder Pflanzen kann sich bei extremem Verbiss nach einiger Zeit völlig erschöpfen (PURSCHKE 1990). Wertvolle Weidepflanzen (*Salsola vermiculata*, *Achillea fragrantissima*, *Artemisia herba-alba*, *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis* u. a.) werden durch *Anabasis*-Arten (*A. setifera*, *A. articulata*, *A. syriaca*), *Peganum harmala*, *Onopordum*-Arten, *Xanthium spinosum*, *Chenopodium*-Arten u. a. ersetzt. Auch einjährige Gräser und Kräuter (z. B. *Stipa capensis* und *Erucaria boveana*) sind durch Überweidung stark gefährdet. In dem Maße, wie sich die Vegetationsdecke auflichtet, setzt die Bodenerosion durch Wasser und Wind ein.

Das Ungleichgewicht zwischen den kontinuierlich steigenden menschlichen Bedürfnissen und der Verknappung der natürlichen Ressourcen muss bei weiterhin fehlender Kontrolle und fortschreitender Nutzungsintensivierung zwangsläufig größer werden. Die völlige Verarmung der ländlichen Bevölkerung ist nur mehr eine Frage

der Zeit. Trotz staatlicher Bemühungen, die Situation durch angepasste Nutzungsformen („Safe-Land-Use-Maßnahmen“, vgl. PURSCHKE 1990) zu verbessern, scheint sich diese Entwicklung einstweilen noch fortzusetzen. Tatsächlich trifft man bei der Durchquerung Jordaniens auf Schritt und Tritt auf die Spuren der Beweidung. Selbst die trockensten Bereiche der jordanischen Wüsten bleiben vor regelmäßiger starker Beweidung nicht verschont (vgl. Abb. 16 Kap. Böden; Abb. 1, Kap. Landschaftsgeographie). Für den Besucher aus humiden Regionen ist nicht leicht nachvollziehbar, wie Herden von vielen 100 Stück Schafen und Ziegen in völlig verödet erscheinenden Wüstenlandschaften noch auf produktive Weise gehalten werden können.

Nach einer Studie von KHRESAT et al. (1998) gibt es auch im mediterranen nordwestlichen Teil Jordaniens, einem der wichtigsten landwirtschaftlichen Gebiete des Landes, inzwischen deutliche Anzeichen von Bodendegradation und Überweidung. Einerseits gewannen in den letzten Jahren Disteln, giftige und unbekömmliche Pflanzen (siehe oben) als Weideunkräuter lokal die Überhand, andererseits zeigen sich überall deutliche Erosionsspuren. Auf intensiv bewirtschafteten Äckern verarmen die Böden mangels Zufuhr organischer Substanzen an Humus und Stickstoff. Da zusätzlich als Folge von Winderosion ein Eintrag von kalkhaltigem Feinstaub erfolgt, tritt stellenweise Alkalinisierung ein, wodurch Phosphat zusätzlich festgelegt wird. Nach Verlust der Bodenfruchtbarkeit sinkt die Produktivität stark ab, und die Pflanzendecke lichtet sich auf. Die Autoren dieser Studie sehen in den daraufhin einsetzenden Erosionsprozessen durch Wasser und Wind den Hauptgrund der Landzerstörung.

Jordanische Wissenschaftler begannen schon vor einiger Zeit, sich dem Problem der Desertifikation zuzuwenden. Eine Langzeitstudie über Möglichkeiten zur Regeneration degradierter Flächen im Steppengürtel bei Al-Mowaqqar, etwa 30 km südöstlich von Amman, sei als Beispiel genannt. Die Versuche zeigten, dass durch Ausschluss von Weidetieren und nach Entfernung von unerwünschten Unkräutern schon nach kurzer Zeit positive Veränderungen einsetzen: Di-

versität und Produktivität der Flächen stiegen bereits nach sechs Jahren durch Einwanderung von Arten, die sich ohne Beweidung gut entwickelten, auf etwa das Vierfache des Wertes gegenüber den degradierten nicht geschützten Nachbarflächen (ABU-IRMAILEH 1994b).

Andere Experimente (ABU-IRMAILEH 1994a) im Rahmen dieses Langzeitprojekts zeigten aber auch, dass speziell auf extrem degradierten, offenen Kalkböden mit einem hohem Anteil an Feinsedimenten die Regeneration der Wildpflanzen mit hohem Futterwert (*Atriplex halimus*, *Hammada eigii*, *Salsola vermiculata*, *Cardaria draba*, *Astragalus hamosus*, *Achillea fragrantissima*, einige Gräser wie *Aegilops crassa*, *Poa sinaica* und *Schismus arabica*) aus Samen sehr schwierig ist. Die oberflächliche Kruste, die sich nach Austrocknung der verschlammten Bodenoberfläche bildet, behindert das Durchbrechen der Keimlinge. Abhilfe kann nur dadurch geschaffen werden, die Böden solange feucht zu halten, bis diese Kruste von den Keimlingen aus eigener Kraft durchstoßen werden kann. Als Maßnahmen zur Beschleunigung der Revitalisierung von Steppenlandschaften empfiehlt der Autor daher die Anlage von Terrassen oder kleinerer Gräben, um Regenwasser etwas aufzustauen. Auch die Anpflanzung gut wüchsiger, salztoleranter heimischer (*Atriplex halimus*) oder eingeführter Futterpflanzen (*Atriplex nummularia*, Australien) könnte den Regenerationsprozess beschleunigen.

Urbanisierung, unkontrolliertes Bauen sowie Ausweitung von Industrieanlagen in den letzten Jahrzehnten haben insbesondere im dicht besiedelten Norden ebenfalls zu großen Verlusten von fruchtbarem Weideland und Ackerland geführt. Die größten Städte Jordaniens, Amman und Irbid, liegen in einem relativ niederschlagsreichen, für Wintergetreide und Sommerfrüchte gut geeigneten Anbaugbiet. Zur Entlastung dieser Flächen förderte die Politik daher die Ansiedlung von Industrie-Anlagen im östlich gelegenen Steppengebiet, was allerdings die labilen semiariden bis ariden Steppenökosysteme noch stärkerem Druck aussetzt (BARHAM & MENSCHING 1987, AL-EISAWI 1996).

## Jordantal und Totes Meer

Das Jordantal ist dank der Verfügbarkeit von Wasser seit langem besiedelt und kultiviert. In den letzten Jahrzehnten gewann die Bewässerungskultur gegenüber der Viehzucht immer mehr an Bedeutung. Über 14.000 ha sind von Bewässerungsnetzen intensiv durchzogen, und die natürliche Vegetation wurde bis auf wenige Reste von Kulturland abgelöst. Das günstige subtropische Klima im Grabenbruch erlaubt den Anbau vielerlei Sorten von Gemüse und Obst, einschließlich Zitrusfrüchten und Bananen während des ganzen Jahres. Die hauptsächliche Form der Bewässerung ist die „Tröpfchenbewässerung“ durch Schläuche („drip-irrigation“), mittels der Wasser dadurch relativ ökonomisch genutzt wird, dass es sehr nahe an die Pflanzenwurzeln herangebracht wird. Dennoch wird Bodenversalzung stellenweise zum Problem, v.a. dann, wenn mit leicht salzhaltigem Grundwasser bzw. mit Jordanwasser selbst mittels der alten Methode des einfachen Überschwemmens der Felder bewässert wird (FLATHE 1968, BOGENRIEDER 1982). Auch im Umkreis der Oasen auf den flachen Schwemmfächern des Toten Meeres (As Safi, Al Mazra'a, Suwayma, u. a.), den bevorzugten Standorten tropischer Gehölze, dehnen sich Bewässerungskulturen mehr und mehr aus. Trotzdem deckt die heimische Wirtschaft den Nahrungsmittelbedarf der jordanischen Bevölkerung nur zu etwa 40 % (vgl. PURSCHKE 1990, AL-EISAWI 1986). Bemerkenswert ist, dass viele primär an (leicht) salzhaltigen Standorten verbreitete Pflanzen, wie *Prosopis farcta*, *Alhagi maurorum* oder *Desmostachya bipinnata*, aufgrund zunehmenden Salzgehaltes massiv als Unkräuter in Bewässerungskulturen eindringen. Auch die tropische Gehölze wie *Ziziphus spina-christi*, *Balanites aegyptiaca*, *Calotropis procera*, sowie auch *Ricinus communis* (ursprünglich nicht in Jordanien heimisch) sind lokal synanthrop gefördert (ZOHARY 1973).

Im Wadi Araba unterliegen v.a. die Schuttfächer, die Ränder der Tonpfannen und die Wadis intensiver Beweidung und Holznutzung durch Nomaden. Zudem bestehen Entwicklungspläne, die vereinzelt schon existierenden Bewässerungskulturen nach Beispielen auf israelischer Seite auszuweiten. Diese Vorhaben hängen allerdings

maßgeblich vom weiteren Verlauf des Friedensprozesses zwischen Jordanien und Israel ab (AL-EISAWI 1996).

## Biologie von Wüstenpflanzen

Die Überlebensstrategie der homoiohydren (eigenfeuchten) Höheren Pflanzen<sup>8)</sup> in Wüsten sind außerordentlich vielfältig, und je nach Lebensform und systematischer Stellung werden die unterschiedlichsten Wege eingeschlagen: Therophyten und Geophyten, teilweise auch Hemikryptophyten, deren Spross im Frühsommer bald vertrocknet, sind Trockenheitsvermeider („Drought avoiders“), die als Samen oder mit unterirdischen Überdauerungsorganen die Sommerdürre überleben. Phanerophyten, Chamaephyten und etwas länger aktiv bleibende Hemikryptophyten sind dagegen echte Xerophyten, die zur erfolgreichen Bewältigung des Wüstenstandortes ein komplexes Muster an Toleranzmechanismen gegenüber der meist kombinierten Wirkung extremer Trockenheit, hoher Einstrahlung, hoher Temperaturen und gelegentlicher Bodenversalzung entwickeln mussten. Die so erfolgreiche und allgemein bekannte Strategie der wasserspeichernden Sukkulente (Musterbeispiele: Kakteen in der Neuen Welt, Crassulaceen, Euphorbiaceen und Asclepiadaceen in der Alten Welt) hat sich im saharo-arabischen Raum nicht durchgesetzt, weil die Niederschläge insgesamt zu niedrig sind, um große internen Wasserreservoirs regelmäßig auffüllen zu können; zudem sind die Nachttemperaturen für den speziellen Photosynthesemechanismus der typischen Sukkulente (CAM-Stoffwechsel, s. unten) zu hoch. Nur die reliktdäre Gattung *Caralluma* kommt in Jordanien vor (zur Biologie von Wüstenpflanzen vgl. WALTER & STADELMANN 1974, EVENARI et al. 1982, WALTER & BRECKLE 1984, 1986, EVENARI 1985b, DANIN & ORSHAN 1998, BATANOUNY 2001, GUTTERMAN 2002).

<sup>8)</sup> Poikilohydre (wechselfeuchte) Niedere Pflanzen wie Algen und Moose und manche Farne sind grundsätzlich nur bei hoher Feuchtigkeit aktiv. Höhere Pflanzen sind fast ausnahmslos homoiohydrioch (eigenfeucht), d. h. sie können auch bei hoher Lufttrockenheit ihren Wassergehalt auf einem hohen Niveau halten. Poikilohydre Höhere Pflanzen fehlen im saharo-arabischen Raum, sind aber in manchen anderen Extremwüsten vorhanden (z. B. *Myrothamnus flabelliformis* in der Namib).

### Anatomisch-morphologische Anpassungen

Die Wasserabgabe über die gesamte Blattoberfläche wird durch dicke nach außen gerichtete Zellwände mit mächtiger Cuticula (z. B. *Nerium*-Blätter) reduziert, die oft Wachsüberzüge tragen, die den Blättern einen bläulichen Schimmer verleihen (z. B. *Anabasis* und andere *Chenopodiaceen*, *Zilla*, *Capparis*, *Blepharis*, *Launaea*). Auch die dicht drüsige Behaarung zur Absonderung wasserabweisender ätherischer Öle (*Cleome*-Arten, *Ononis natrix*) kann die Transpiration zusätzlich eindämmen. Viele Blätter sind behaart oder gelegentlich von einem dichten Haarfilz überzogen (z. B. *Morettia*, *Aerva*, *Bassia*, *Stachys aegyptiaca*, *Astragalus*-Arten). Dies bezweckt, dass die am Blatt vorbeistreichende trockene Luft abgebremst wird, so dass sich zwischen den Haaren unmittelbar über der Blattoberfläche ein etwas feuchteres Mikroklima einstellen kann. Dadurch verflacht sich der Diffusionsgradient zwischen dem wassergesättigten Blattinnenraum und der trockenen Atmosphäre, und Wasserdampf diffundiert bei geöffneten Spalten langsamer nach außen. Der selbe Effekt eines erhöhten „Grenzflächenwiderstandes“ der Wasserabgabe ergibt sich, wenn die Spaltöffnungen in Vertiefungen der Epidermis sitzen (z. B. *Nerium oleander*) oder von Cuticula-Leisten der Nachbarzellen überwölbt sind.

Auch Rollblätter (z. B. viele Gräser) und Faltblätter (z. B. Akazien, *Cassia*, *Astragalus*-Arten) dienen dem Zweck, die mit den Spaltöffnung versehenen Blattoberflächen durch Ausbildung eines etwas feuchteren Hohlraumes gegen Austrocknung zu schützen. Oft ist nur der Blattrand aufgewölbt, um die vorbeistreichende Luft abzubremsen (z. B. *Helianthemum*-Arten).

„Sklerophyllie“ (oder „Hartlaubigkeit“) durch Ausbildung innerer Festigungsgewebe verleiht den Blättern vieler Arten auch bei Wasserverlust und nachlassendem Turgor eine ausreichende mechanische Festigkeit (z. B. *Attractylis*-Arten, *Eryngium*, *Blepharis*, viele Gräser).

Mit steigender Trockentoleranz besteht innerhalb von Sippen die Tendenz, immer kleinere Blätter auszubilden, woraus sich zwangsläufig ein sparsamer Wasserverbrauch

ergibt. Eindrucksvolle Anpassungsreihen des Merkmals „Mikrophyllie“ zeigen die Gattungen *Astragalus*, *Helianthemum*, *Tamarix*, *Salvia*, *Kickxia* oder *Centaurea*. Dass dabei auch weniger CO<sub>2</sub> aufgenommen wird, und die Pflanzen weniger Substanz produzieren und langsamer wachsen, ist in den offenen und konkurrenzarmen Wüstenstandorten offenbar kein Selektionsnachteil (siehe auch weiter unten).

Viele Arten werfen ihre Blätter mit dem Beginn der Trockenheit ab und bleiben als sogenannte „Rutensträucher“ während des Sommers aktiv (z. B. *Retama raetam*, *Ochradenus baccatus*, *Amygdalus arabicus*, *Pituranthos*, *Zilla spinosa*, *Launaea spinosa*, u. a.). Der kreisrunde Stamm mit einem günstigerem Verhältnis zwischen (transpirierender) Oberfläche und Volumen übernimmt die Photosynthese. Dieser Trend setzt sich so weit fort, dass manche Arten überhaupt keine Blätter mehr anlegen, z. B. *Haloxylon persicum*, *Tamarix aphylla*, *Ephedra*-Arten, *Calligonum comosum* u. a. In Hinblick auf den Wasserhaushalt besonders günstig ist die Kombination von Blattlosigkeit mit der Ausbildung von wasserspeichernden Geweben (wie dies bei den Kakteen realisiert ist). Stammsukkulente sind einige der sehr erfolgreichen *Chenopodiaceen* (*Anabasis articulata*, *Hammada*-Arten, auch *Haloxylon persicum*) sowie die Gattung *Caralluma* (*Asclepiadaceae*). Über den speziellen Gasaustausch dieser Lebensformen wird weiter unten noch zu reden sein.

Eine relative Reduktion der Oberfläche wird – im Prinzip wie bei Stämmen – auch durch (im Querschnitt) runde Blätter erreicht, die in der Regel durch ein inneres Wassergewebe auch sukulent sind. Derartige Blattformen finden sich bei vielen *Chenopodiaceen* der Gattungen *Salsola*, *Suaeda*, bei *Gymnocarpos decandrum*, *Zygophyllum*-Arten, *Reaumuria*, bei allen Arten der *Aizoaceen* (*Mesembryanthemum*-Arten, *Aizoon hispanicum*). In geringerem Ausmaß sind auch die Blätter mancher *Brassicaceen* sukulent (z. B. *Moricandia*).

Einige der genannten Strukturen dienen auch als Schutz vor zu starker Einstrahlung und damit verbundener Überhitzung. Eine Blattemperatur von 55°C gilt als Lebensgrenze, wobei Wüstenarten hinsichtlich ih-

rer Hitzetoleranz nur wenig über Pflanzen gemäßiger Breiten liegen. Der Wüstenboden kann oberflächlich Temperaturen erreichen, die weit darüber hinaus gehen. Die Hitze wirkt als Infrarotstrahlung, bzw. direkt als Lufttemperatur auf die Blätter ein. „Mikrophyllie“ begünstigt den konvektiven Wärmeübergang beträchtlich; auch die vertikalen Blattstellungen durch Zusammenfallen („Tagesschlaf“) der Acacien-Blätter (u. a. Leguminosen) verhindern Überhitzung, da die mittägliche Sonnenstrahlung flach auf die Blattspreiten auftrifft.

Dichte Behaarung sowie dickwandige, wachsüberzogenen und glänzende Blattoberflächen reflektieren Sonnenlicht mitunter um mehr als 50 % (EHLERINGER 1985). Die dadurch niedrig gehaltenen Blatttemperaturen bremsen auch die Wasserabgabe erheblich. Bei guter Wasserversorgung, etwa bei permanentem Grundwasseranschluss, transpirieren Wüstenpflanzen ähnlich stark wie Pflanzen gemäßiger Breiten. Der dadurch erzielte Effekt der Transpirationskühlung schützt die Blätter vor Überhitzung, funktioniert aber nur, solange Wasser zur Verfügung steht. Die Transpirationskühlung als Mittel zur Absenkung der Blatttemperaturen, im Extremfall um ca. 10°C, ist eindrucksvoll für den Wüstenkürbis (*Citrullus colocynthis*) nachgewiesen worden (LANGE 1959).

Hohe Transpirationsraten sind auch für andere Phreatophyten festgestellt worden (Akazien, *Haloxylon persicum*, *Retama raetam*). Tiefgehende, weit verzweigte Wurzelsysteme sind Voraussetzung für das Überleben von Grundwasserpflanzen, sind aber auch bei allen Zwergsträuchern die Regel. Das Verhältnis von Wurzelmasse zur Masse der oberirdischen Sprosssteile ist bei Wüstenpflanzen ganz allgemein sehr hoch. Es müssen ja große Volumina an Boden nach Wasserreserven „abgesucht“ werden. Alle sandbewohnenden Pflanzen bilden tiefreichende Wurzeln aus, da die Wasserreserven erst ab ca. 1 m Tiefe verfügbar werden. Eine sehr erfolgreiche und weit verbreitete Grundwasserpflanze ist der Wüstenginster (*Retama raetam*), der regelmäßig in Wadiläufen anzutreffen ist. Er wächst überall dort, wo er gut an Wasserreserven herankommt: in Felsspalten (in denen Wasser vor Verdunstung geschützt ist) ebenso wie in sandi-

gen und kiesigen Wadis oder in den weiten Sandwüsten (Wadi Rum, Wadi Araba).

## Physiologische Anpassungen

### Osmotische Adaptation

In trockenen Wüstenböden ist die Wasserverfügbarkeit<sup>9)</sup> gering. Sofern nicht das Grundwasser angezapft werden kann, müssen die Pflanzen durch Speicherung osmotisch wirksamer niedermolekularer Stoffe („Osmolyte“) ihr Wasserpotential in den Zellen so weit absenken, dass eine Wasseraufnahme möglich wird. Aufgenommene anorganische Ionen und von den Pflanzen selbst hergestellte lösliche Kohlenhydrate und organische Säuren sind die wichtigsten Osmolyte. Ganz besonders notwendig ist die „osmotische Adaptation“ – wie diese Anreicherung von Osmolyten genannt wird – für Pflanzen salzhaltiger Standorte, wo Wasser auch in feuchten Böden osmotisch sehr stark gebunden ist. Das Phänomen der osmotischer Anpassung verbindet aus ökophysiologischer Sicht das Problem der Wüstenpflanzen mit dem von Salzpflanzen.

Schon Heinrich WALTER stellte in den 1930er Jahren für Pflanzen in Trockengebieten Arizonas (v. a. Sonora-Wüste) fest, dass die überdauernden Blätter von Chamaephyten und Sträuchern negativere osmotische Potentiale aufweisen als Annuelle, die nur in der feuchten Jahreszeit aktiv sind (vgl. WALTER & STADELMANN 1974). In eigenen Messungen (ALBERT et al. 2000) an Wüstenpflanzen verschiedener Regionen, u. a. aus Jordanien, konnte gezeigt werden, dass anorganische Ionen (zumeist Na<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup> und Cl<sup>-</sup>, manchmal auch Ca<sup>2+</sup> und SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>) bei der Einstellung niedriger osmotischer Potentiale eine wichtigere Rolle als für Pflanzen

<sup>9)</sup> Thermodynamisch lässt sich die Wasserverfügbarkeit in einem bestimmten Medium als „Wasserpotential“ darstellen und formal als Druckgröße in Megapascal (MPa) messen bzw. berechnen. Physikalische Trockenheit, osmotische Wasserbindung bei Anwesenheit hoher Salzkonzentrationen sowie matrikale Wasserbindung an Strukturen setzen die Wasserverfügbarkeit (also das Wasserpotential) in einem System herab. Als „osmotisches Potential“ wird derjenige Anteil des Wasserpotentials bezeichnet, der zu Lasten der osmotisch wirksamen organischen Verbindungen bzw. anorganischen Ionen geht. Destilliertes Wasser hat definitionsgemäß ein Wasserpotential von 0, in jedem anderen System hat das aktuelle Wasserpotential ein negatives Vorzeichen. Wasser kann nur aus Systemen mit einem höheren (also weniger negativen) Wasserpotential in Systeme mit geringerem (also noch negativeren) Wasserpotential fließen.

temperater Zonen spielen. Dies hängt mit der leichten Verfügbarkeit dieser Ionen in den zur Versalzung neigenden Böden arider Gebiete zusammen.

Salzspeicherung ist dennoch kein generelles Merkmal von Wüstenpflanzen. Grob könnte differenziert werden in:

a) konstitutiv ionen- bzw. salzarme Taxa: die Gattung *Ephedra*, Resedaceen, Fabaceen, Geraniaceen, Gattung *Fagonia* (Zygophyllaceae), Rutaceen, der Großteil der Cistaceen, Apiaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen, einschließlich der stammsukkulenten Gattung *Caralluma*, Boraginaceen, Lamiaceen, Poaceen und Cyperaceen gehören diesem Typus an. Die osmotische Anpassung ist nicht sehr ausgeprägt, und die osmotischen Potentiale der Zellen liegen in der selben Größenordnung wie bei Pflanzen gemäßiger Zonen. Sofern Wasser nicht aus tiefen Bodenschichten oder aus dem Grundwasser geschöpft werden kann, bleiben diese Arten auf hydrologisch begünstigte Wadibereiche beschränkt.

b) konstitutiv ionen- und salzspeichernde Taxa: hierzu zählen eine Reihe besonders erfolgreicher Pflanzenfamilien, in erster Linie die Aizoaceen, Chenopodiaceen, Zygophyllaceen (außer *Fagonia*), Tamaricaceen, Frankeniaceen (Gattung *Reaumuria*), Plumbaginaceen, ferner die überwiegende Mehrzahl der Caryophyllaceen, Brassicaceen, Capparaceen, teilweise Asteraaceen. Auf Grund ihres Vermögens zu effizienter osmotischer Adaptation mittels Ionen-speicherung besiedeln Angehörige dieser Familien neben trockenen Wüstenstandorten häufig auch salzbelastete Böden.

Physiologische Probleme ergeben sich aufgrund der Toxizität höherer Konzentrationen von NaCl und anderer anorganischen Ionen im Cytoplasma. Durch eine zellinterne Verteilung (Kompartimentierung) der Salzionen in die zentrale, leblose Vakuole der Zellen wird dieses Toxizitätsproblem zwar gelöst, doch ergibt sich daraus eine osmotische Imbalance innerhalb der Zellen: um nicht entwässert zu werden, müssen im ionenarmen Cytoplasma niedermolekulare Verbindungen synthetisiert und angereichert werden, die den osmotischen Ausgleich zur Vakuole herstellen. Tatsäch-

lich konnten in allen salzspeichernden Pflanzen derartige Substanzen gefunden werden, die mit dem Namen „cytoplasmatische Osmolyte“ (engl. „compatible solutes“) belegt wurden. Neuerdings wird vermutet, dass diese Verbindungen ganz allgemein als Schutzstoffe bei niedrigem Wasserpotential in der Zellen wirken, indem sie empfindliche Strukturen wie Enzyme und Membransysteme vor der Denaturierung bei Wassermangel schützen (vgl. SCHULZE et al. 2002). Diese Hypothese wird dadurch gestützt, dass alle diese Verbindungen auch in nicht salzspeichernden trocken-toleranten Familien regelmäßig vorkommen!

Es handelt sich dabei im wesentlichen um folgende Verbindungen (Vorkommen meist taxonspezifisch):

- **Prolin:** Ephedraceen, Aizoaceen, Brassicaceen, Zygophyllaceen, Frankeniaceen, Asteraceen, Poaceen; in Spuren aber weiter verbreitet, u. a. auch in *Helianthemum* (Cistaceae) und (seltener) in Caryophyllaceen.
- **Betaine:**  
Glycinbetain: Portulacaceae, Chenopodiaceae, Capparaceae, Convolvulaceae, Asteraceae, Poaceae;  $\beta$ -Alaninbetain: Plumbaginaceae; Betonicin: Lamiaceae;
- **Cyclite:**  
Pinit: v. a. Aizoaceae, Caryophyllaceae, Leguminosen, Zygophyllaceae; Bornesit: Boraginaceae;
- **Hexite (Mannit, Sorbit):**  
bes. Ephedraceae und Apiaceae; Globulariaceae, Plantaginaceae.

Die Ausführungen über salzspeichernde Wüstenpflanzen leiten direkt zum Problem der Halophyten (Salzpflanzen) über. Ausreichende osmotische Adaptation, die insbesondere Xerohalophyten an salzhaltigen und trockenen Standorten vollziehen müssen, ist die Grundvoraussetzung ihres Überlebens. Eine interne Salzkompartmentierung und regelmäßige Bildung der oben genannten cytoplasmatischen Schutzstoffe ist lebensnotwendig. Gegen eine Überschwemmung mit Salzionen, die zusammen mit dem aufgenommenen Wasser unvermeidlich in den Spross nachgeliefert werden, schützen sich die Halophyten durch einen Reihe von Salzregulationsmechanismen. Eine weit verbreitete Strategie ist etwa die Abgabe von Salzionen durch spezielle Drüsen, die an den photosyn-

thetisierenden Organen sitzen (z. B. Tamarisken, *Cressa cretica*, Plumbaginaceae). Die Ausbildung von stark sukkulenten Organen ist ebenfalls als Salzregulationsstrategie zu sehen: durch zusätzliche Wasseraufnahme werden die aufgenommenen Ionen in den Zellen verdünnt. Die zahlreichen blatt- und stamm-sukkulente halophilen Chenopodiaceen sind dafür typische Beispiele (bezüglich weiterer Einzelheiten s. ALBERT 1982).

### Einige Aspekte zu Wasserhaushalt, Photosynthese und Produktivität

Das große Dilemma der Wüstenpflanzen besteht darin, einer beständigen Gefahr zwischen „Verhungern“ und „Verdursten“ ausgesetzt zu sein. Die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme über die geöffneten Stomata ist stets mit unvermeidlichen Wasserverlusten verbunden. Voraussetzung des Überlebens in Wüsten ist somit ein sehr ökonomischer Wasserhaushalt. Neben den oben erwähnten anatomisch-morphologischen sind auch einige physiologische Anpassungen dafür verantwortlich.

### Gute Regulation der Spaltöffnungsbewegungen

Heute bereits als klassisch geltende Arbeiten an ausgewählten Pflanzen der Negev-Wüste zeigten, dass deren Spaltöffnungen sehr viel feiner reguliert werden als es Kulturpflanzen (Aprikosen, Wein) vermögen. Bei den einzelnen untersuchten Pflanzenarten (*Hammada scoparia*, *Reaumuria negevensis*, *Zygophyllum dumosum*, *Artemisia herba-alba*, *Citrullus colocynthis*) gibt es dabei unterschiedliche Schwellenwerte für die Wirksamkeit von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Wassergehalt des Substrats als Steuergrößen. Besonders bemerkenswert ist, dass die Spaltöffnungen von Wüstenpflanzen unabhängig von Änderungen des Wasserpotentials im Blattgewebe bereits auf geringfügige Änderungen der relativen Luftfeuchte reagieren. Dadurch schließen sie gleichsam prophylaktisch ihre Spaltöffnungen und wappnen sich gegen die drohende Austrocknung. (vgl. dazu LANGE et al. 1969, SCHULZE et al. 1972a, b).

### CAM und $\text{C}_4$ -Syndrom

Als besonders wirkungsvolle Anpassung an die Trockenheit ist die Ausbildung der wassersparenden Photosynthesetypen

„CAM“ (Crassulacean Acid Metabolism) und „ $\text{C}_4$ “<sup>10)</sup> zu erwähnen: Beide Stoffwechselformen vollziehen die Primärfixierung des Kohlendioxids über das Enzym PEP-Carboxylase, das eine wesentlich höhere Affinität zu  $\text{CO}_2$  hat als das die Primärfixierung von  $\text{CO}_2$  steuernde Enzym der  $\text{C}_3$ -Pflanzen<sup>11)</sup>, die „RUBISCO“ (Ribulose-bisphosphat-Carboxylase). Die geringere Effizienz dieses Enzyms beruht auf einer Nebenreaktion mit Sauerstoff wodurch im Rahmen eines komplizierten biochemischen Vorgangs, der sogenannten „Lichtatmung“, ein Teil des assimilierten Kohlenstoffs wieder verloren geht.

CAM-Pflanzen halten ihre Spaltöffnungen während der kühleren und feuchteren Nachtstunden offen – verlieren dabei also weniger Wasser – und bauen aus dem aufgenommenen  $\text{CO}_2$  Äpfelsäure (Malat) als Zwischenspeicher für Kohlenstoff auf. Untertags bleiben die Spaltöffnungen geschlossen,  $\text{CO}_2$  wird aus Malat freigesetzt und mit Hilfe der Sonnenenergie und des Enzyms RUBISCO zu wertvollen Photosyntheseprodukten aufgebaut.  $\text{C}_4$ -Pflanzen öffnen wie alle  $\text{C}_3$ -Pflanzen ihre Spaltöffnungen dagegen unternachts und nehmen unter Wasserdampfabgabe  $\text{CO}_2$  auf. Die beiden Enzyme sind jedoch räumlich unterschiedlich verteilt: das äußere Blattgewebe (Mesophyll) enthält die PEP-Carboxylase, mit deren Hilfe  $\text{CO}_2$  zunächst als Malat (wie die CAM-Pflanzen) oder Aspartat festgelegt wird. Diese Verbindungen werden zu Zellen ins Blattinneren weitergeleitet, die um die Gefäßbündel liegen und RUBISCO enthalten. Hier wird  $\text{CO}_2$  aus Malat wieder freigesetzt, durch RUBISCO fixiert und in den Stoffwechsel eingeschleust. Das im Zuge der erwähnten Nebenreaktion der RUBISCO (Lichtatmung) freigesetzte  $\text{CO}_2$  diffundiert nach außen, wird aber durch die PEP-Carboxylase in den äußeren Mesophyllzellen refixiert und kann dadurch nicht verloren gehen. Die unterschiedliche Leistung der beiden Zelltypen im Rahmen der photosynthetischen  $\text{CO}_2$ -Fixierung manifestiert sich auch in einer deutlichen cytologisch-anatomischen Differenzierung, die als „Kranztypus“ bezeichnet wurde).

<sup>10)</sup> die Bezeichnung „ $\text{C}_4$ “ bezieht sich auf das primäre Produkt der  $\text{CO}_2$ -Fixierung (Oxalacetat), einer Verbindung mit vier Kohlenstoffatomen.

<sup>11)</sup> Primärprodukt der „ $\text{C}_3$ “-Pflanzen ist eine Säure mit drei Kohlenstoffatomen (Phosphoenolpyruvat).

In letzter Konsequenz ergibt sich für den  $C_4$ - und CAM-Metabolismus eine günstigere „Ökonomie des Wasserverbrauchs“ („water use efficiency“): pro Gramm aufgebauter Trockenmasse verlieren  $C_3$  Pflanzen ca. 600 g Wasser,  $C_4$  Pflanzen dagegen nur ca. 300 g, CAM-Pflanzen (die ihre Spaltöffnungen nur in den kühleren und feuchteren Nächten öffnen) sogar nur zwischen 50 und 250 g! (bzgl. weiterer Details s. SCHULZE et al. 2002).

CAM-Pflanzen sind in den Wüsten des Nahen Ostens nur durch die relativ seltenen stammsukkulente *Caralluma*-Arten (Asclepiadaceae) repräsentiert. Diese sind hier an ihrer Existenzgrenze, da die Nachttemperaturen für eine effiziente Äpfelsäure-Produktion zu hoch liegen. Das Klima in den saharo-arabischen Wüsten ist für Sukkulente mit CAM-Stoffwechsel daher generell nicht geeignet (LANGE et al. 1975).

Eine ganz wesentliche Rolle spielen indessen die  $C_4$ -Pflanzen. Die weiter oben erwähnten umfangreichen Photosynthesemessungen der deutschen Arbeitsgruppe um LANGE und SCHULZE ergaben, dass die  $C_4$ -Pflanze *Hammada scoparia* (Chenopodiaceae) mit Hilfe dieser speziellen Photosynthesestrategie während der gesamten sommerlichen Trockenperiode hohe Photosyntheseraten aufrecht halten konnte und erst im Herbst Andeutungen eines mittäglichen Spaltenschlusses zeigte. Demgegenüber schlossen die untersuchten  $C_3$ -Arten (*Zygophyllum dumosum*, *Artemisia herba-alba* und *Reaumuria negevensis*) regelmäßig über Mittag ihre Spaltöffnungen, sparten dadurch zwar Wasser ein, verminderten aber damit gleichzeitig ihre Photosynthese. Die größere Stabilität des  $CO_2$ - und Wasserhaushaltes von  $C_4$ -Pflanzen sowie deren höhere Produktivität ist auch für nordamerikanische Wüstengebiete bestätigt worden (EHLERINGER 1985).

Bis auf wenige Ausnahmen, die Halophyten betreffen (etwa die blattsukkulente Arten *Halopeplis amplexicaulis*, *Suaeda salsa*, *S. vera* und *S. palaestina* sowie die stammsukkulente *Salicornia*- und *Arthrocnemum*-Arten), sind sämtliche Chenopodiaceen-Gattungen in Steppen und Wüstengebieten Jordaniens  $C_4$ -Pflanzen! Nach WINTER (1981) sind die ausgedehnten Trockenräume im Mittleren Osten und Mittelasien ein Ausbreitungszentrum für Chenopodiaceen-Sip-

pen mit  $C_4$ -Photosynthese, speziell in Bezug auf die Gattung *Salsola* mit ca. 120 Arten, aber auch auf die Gattung *Calligonum* (Polygonaceae) mit rund 70 Arten. Innerhalb dieses Verwandtschaftskreises der Caryophyllidae taucht das  $C_4$ -Syndrom sporadisch in allen Familien auf. Inwieweit die in Jordanien vorkommenden Gattungen und Arten davon betroffen sind, ist ungeklärt, abgesehen vom  $C_4$ -Charakter der Gattung *Polycarphaea* (Caryophyllaceae) und (der nicht heimischen) Gattung *Amaranthus* (Amaranthaceae) (vgl. dazu SAGE & MONSON 1999). Innerhalb der Höheren Pflanzen hat sich der  $C_4$ -Metabolismus mehrfach und unabhängig voneinander herausgebildet. In dem erwähnten Buch von SAGE & MONSON sind noch die Gattungen *Cleome*, *Tribulus*, *Blepharis*, *Heliotropium* genannt. Der  $C_4$ -Charakter der jordanischen Arten dieser Gattungen müsste aber noch überprüft werden. Gut gesichert ist ferner die  $C_4$ -Photosynthese der allermeisten Gattungen und Arten der Poaceen aus Unterfamilien mit tropischer Verbreitung (*Aristida*, *Aeluropus*, *Cynodon*, *Desmostachya*, *Hyparrhenia*, *Imperata*, *Panicum*, *Penisetum*, *Saccharum*).

Erst in neuerer Zeit ist aufgedeckt worden, dass es auch Übergangstypen zwischen  $C_3$ - und  $C_4$ -Photosynthese gibt, die für die Gattungen *Moricandia*, *Diplotaxis* und einige Gräser (z. B. *Panicum*) beschrieben wurden (SAGE & MONSON 1999).

Die wichtigsten am  $C_4$ -Metabolismus involvierten Enzyme sind wärmebedürftiger als die Enzyme des  $C_3$ -Stoffwechsels. Zudem ist die Lichtsättigung der Photosynthese von  $C_4$ -Pflanzen höher, sodass die hohen Strahlungsintensitäten in der Wüste noch für den Substanzzuwachs genutzt werden können. In Kombination mit der günstigeren Ökonomie des Wasserverbrauchs ergeben sich daraus ganz offensichtlich große Vorteile in allen trockenen, heißen und lichtdurchfluteten Ökosystemen. Daher verwundert die Dominanz der  $C_4$ -Chenopodiaceen in den jordanischen Steppen und Wüsten (hier auch zunehmend von  $C_4$ -Gräsern wie *Panicum*, *Stipagrostis*, *Hyparrhenia*)<sup>12)</sup> nicht. Sehr eindrucksvoll konnte etwa für wildwachsende Gräser in Ägypten gezeigt werden (BAT-ANOUNY et al. 1988), dass von insgesamt 225 untersuchten Arten 47 % ihre Photo-

synthese nach dem  $C_3$ -Muster und 53 % nach dem  $C_4$ -Muster betrieben, wobei regional der Anteil ersterer von Norden nach Süden stark abnahm. Zudem waren  $C_3$ -Gräser überwiegend winterannuelle oder ausdauernde Arten, deren hauptsächliche Produktionsperiode im Winter lag. Für die Verteilung der beiden Photosynthesetypen könnte in Jordanien ein durchaus ähnlicher Nord-Süd-Gradient bestehen.

Zur Frage der Koexistenz der verschiedenen Photosynthesetypen ist zu bemerken, dass das  $C_4$ -Syndrom ja nicht die einzige Anpassungsstrategie an Trockenheit ist. Wenn andere, weiter oben genannte anatomisch-morphologische bzw. physiologisch-biochemische Merkmale perfekt ausgebildet sind, kann der „Nachteil“ des weniger ökonomischen Wasserhaushaltes der  $C_3$ -Pflanzen durchaus kompensiert werden, zumal der Konkurrenzdruck in den offenen Vegetationseinheiten der Wüste nicht sehr hoch ist (vgl. SHMIDA et al. 1986). In etwas kühleren und höheren Lagen können zudem  $C_4$ -Pflanzen infolge der hohen Wärmebedürftigkeit bzw. Kälteempfindlichkeit der  $C_4$ -Schlüsselenzyme nicht mehr optimal gedeihen. Jedenfalls ist auffällig, dass die Bedeutung der  $C_4$ -Arten von der Wüste zum Mediterran stark abnimmt: lokal können Wüsten Pflanzengemeinschaften bestehen, die bezüglich ihrer bestandsbildenden Arten ausschließlich aus  $C_4$ -Pflanzen bestehen (z. B. Sandwüsten mit *Hammada salicornica* und *Haloxylon persicum*; Steinwüsten mit *Anabasis articulata*). Andererseits dominieren unter hydrologisch günstigeren Bedingungen lokal auch reine  $C_3$ -Gesellschaften, etwa *Retama raeitam*-*Zilla spinosa*-Assoziationen in Wadis. In den Übergangsbereichen zwischen Wüsten und Steppen mit Chenopodiaceen-Gesellschaften (*Salsola vermiculata*, *Halogeton alopecuroides*, *Hammada articulata*, *Anabasis syriaca*) bleibt dieser hohe Anteil an  $C_4$ -Typen noch erhalten. Erst in den zentralen Steppenbereichen erlangen mit *Artemisia* und anderen Zwergsträuchern, die nicht der Familie der Gänsefußgewächse angehören (*Astragalus*-Arten, *Achillea fragrantissima*, *Centaurea*-Arten, u. v. a.),  $C_3$ -Pflanzen eine flächenhafte Dominanz. Mit *Noaea*

*mucronata* ist die  $C_4$ -Flora aber noch gut vertreten. Erst in den mediterranen Pflanzengesellschaften ziehen sich (wie auch in allen nördlichen Klimazonen)  $C_4$ -Pflanzen auf konkurrenzarme Sonderstandorte zurück.

### Komplexe Regulationen

Auf die weit verbreitete Flexibilität der immergrünen Zwergsträucher in Hinblick auf die Ausgestaltung ihrer Blätter wurde bereits hingewiesen. Größere Winterblätter werden in der Regel durch kleinere Sommerblätter abgelöst, und bei großer Trockenheit kann der Austrieb sogar ganz unterbleiben. Die Möglichkeiten zur Anpassung der Gesamtfläche der transpirierenden Organe an die aktuelle Verfügbarkeit von Wasser gehen aber noch viel weiter. Je nach Wuchsform können verschiedene Sprosssteile vertrocknen und abgeworfen werden. Nach Art und Weise dieses Vorgangs unterschied ZOHARY eine Reihe unterschiedlicher „ökologischer Wasserhaushaltstypen“ (siehe Zusammenfassung in WALTER & BRECKLE 1986). In den allermeisten Fällen sind es die Blätter, die abfallen; die chlorophyllführenden Stämme übernehmen hernach die Photosynthese. Neben den weiter oben gebrachten Beispielen für Übergangsformen zu Rutensträuchern folgen *Lycium shawii*, *Noaea mucronata* und – bei starker Dürre – auch die Akazien dieser Strategie. Stammsukkulente Chenopodiaceen lassen die Rinde der älteren Stammbereiche oder ihre Seitentriebe vertrocknen. Der Großteil der ausdauernden xerophytischen Chamaephyten und Sträucher (gute Beispiele sind *Artemisia herba-alba*, *Zygophyllum dumosum*, *Retama raeitam*) reduzieren in der trockenen Jahreszeit die Gesamtfläche der transpirierenden Oberfläche durch Blatt- bzw. Sprossabwurf. Dieses Phänomen ist vom israelischen Wüstenökologen M. EVENARI sehr treffend als „Survival by partial death“ genannt worden (EVENARI et al. 1982): nur nach dem Absterben eines Teiles des Sprosses reicht das vorhandene Wasser aus, um das Überleben des Individuums zu sichern. Resultat ist die sehr unregelmäßige Wuchsform vieler Zwergsträucher. De facto kann ein Individuum auch als „Kolonie“ von Sprossen gesehen werden, die um das wenige verfügbare Wasser in direkter Konkurrenz stehen! Beispiele für die oberirdische Bio-

<sup>12)</sup> Auch in allen subtropischen und tropischen Grassteppen und Savannen dominieren  $C_4$ -Gräser.

**Abb. 45:** Einjährigenflur im Wadi Ma'in nach ausgiebigen Winterregen: *Papaver* sp., *Erucaria boveana*, *Crepis* sp.; man beachte die von Einjährigen überzogenen steilen Hänge (Wadi Ma'in, März 1992).



masse einiger Zwergsträucher im Sommer im Vergleich zur winterlichen Biomasse stammen von ZOHARY (1973): *Artemisia herba-alba* 72 %, *Zygophyllum dumosum* 96 %, *Noaea mucronata* 100 %, *Hammada scoparia* 72 %, *Anabasis* sp. 67 %.

Eine außerordentlich hohe phänotypische Plastizität und Vielfältigkeit an Überlebensstrategien haben einjährige Pflanzen entwickelt, die ihren Lebensrhythmus exakt mit der Menge an vorhandenem Wasser abstimmen (vgl. WALTER & BRECKLE 1984, GUTTERMAN 2002). Individuen ein und derselben Art bleiben nach regenreichen Wintern viel länger aktiv und produzieren ein Vielfaches an Biomasse und damit an Diasporen als in trockenen Jahren. Wachstum und Entwicklung von Einjährigen werden maßgeblich durch Hormone (Cytokinine und Abscisinsäure) gesteuert, deren Synthese vermutlich auch vom Wasserpotential in den Wurzelspitzen abhängt, das sehr empfindlich auf die wechselnde Umgebungsfeuchte reagiert (vgl. dazu SCHULZE et al. 2002).

Bei überdurchschnittlich hohen Regengemengen stellen die Annuellen oft weit über 50 % der gesamten Biomasse (Abb. 45).

Während ausdauernde Xerophyten mit den knappen Ressourcen langfristig ökonomisch umgehen, nutzen Einjährige als perfekte Opportunisten rasch und intensiv das vorübergehend reiche Angebot (SHMIDA et al. 1986).

### Diasporenausbreitung und Keimung

Auf die zahlreichen, teilweise hochspezialisierten Strategien, die im Zusammenhang mit der Reproduktion unter den ungünstigen Lebensbedingungen in der Wüste entwickelt worden sind, kann hier nur kurz eingegangen werden (bzgl. Details s. EVENARI et al. 1982, WALTER & BRECKLE 1984, JENNY & HALFMANN 1993, GUTTERMAN 1993, 1994, JENNY 1994).

Im Unterschied zu Arten an mitteleuropäischen Standorten, bei denen eine mehr oder weniger weite Ausbreitung der Diasporen<sup>13)</sup> (Teleochorie) günstig ist, entwickelten viele Wüstenpflanzen Strategien, welche hinsichtlich eines möglichen Transportes der Diasporen durch die wirksamen Medien Wind, Wasser und Tiere neutral sind (Ateleochorie) oder eine Ausbreitung sogar aktiv verhindern (Antiteleochorie). Die Selektion förderte also offenbar die Tendenz, Diasporen in der Nähe des günstigen Kleinstandortes zu deponieren, der von der Mutterpflanze erfolgreich besiedelt werden konnte. Hier kann auch von den frei werdenden Nährstoffen nach dem Tod der Mutterpflanze gezehrt werden. Gegenüber den vielen unbesiedelbaren Bereichen in Wüsten herrschen hier also größere Überlebenschancen (EVENARI 1985b, JENNY & SMETTAN 1991, JENNY & HALFMANN 1993).

So besitzen manche Früchte seitliche Fortsätze, um sich im Sand zu verankern (*Matthiola*-Arten), Grannen, die sich hygroskopisch krümmen und die Samen in den Boden drehen (alle *Erodium*-Arten), stachelige Fortsätze, die das windbewegte Abrollen auf Sand bremsen (z. B. *Bassia muricata*) u. a. Eigenschaften. Die Samen mancher Pflanzen verschleimen und bleiben am Substrat kleben (z. B. *Eremobium aegyptiacum*, *Lepidium aucheri*, *Plantago cylindrica*, *Pl. coronopus*).

Trotz des möglichen Vorteils von Ateleochorie und Antiteleochorie schlagen nicht

<sup>13)</sup> Als Diasporen werden die konkrete Ausbreitungseinheiten bezeichnet. Das können Samen, Früchte oder ganze Fruchtsstände sein.

alle Wüstenpflanzen diese Strategie ein. Da die Extrembedingungen in Wüsten mit starken Niederschlagsschwankungen, Substratbewegungen etc. immer wieder eine Neubesiedlung von Standorten erlauben, bringen auch Fernausbreitungs-Mechanismen Selektionsvorteile. So bilden manche Arten – gleichsam als Kompromiss – an derselben Pflanze zweierlei Diasporentypen aus: solche, die eher der (Fern)-Ausbreitung dienen und solche, die das Verbleiben der nächsten Generation am Standort sichern sollen. Das Phänomen, dass Diasporen auf zwei oder mehrere Ausbreitungsagentien setzen, wird als Diplo- bzw. Polychorie bezeichnet und wird durch unterschiedliche Ausgestaltung der Diasporen (morphologische Heterodiasporie) erreicht (vgl. JENNY 1994). *Emex spinosa* bildet knapp über der Bodenoberfläche dicht gepackt mehrere größere Früchte aus, höher am Spross dagegen etwas kleinere Früchte, die stärker bedornt sind und eher teleochoren Charakter aufweisen. Analog sind oberirdische Früchte von *Gymnarrhena micrantha* (Asteraceae) mit einem Pappus ausgestattet, während unterirdisch gebildete keinen Pappus tragen und im Bereich der abgestorbenen Mutterpflanze zur Keimung kommen. In trockenen Jahren werden ausschließlich unterirdische Früchte gebildet. Heterochorie ist ein weitverbreitetes Phänomen (z. B. noch bei *Atriplex*-Arten, *Microparacaryum* sp., *Calendula* sp., *Ifloga spicata*, *Picris*-Arten). Bei einigen Gattungen kann Diplochorie auch an derselben Diaspore wirksam werden: die Diasporen (Karyopsen) von *Aristida*-Arten tragen eine Granne, die verzweigt ist; der längere Ast trägt Wimpern und fördert die Windverbreitung (Anemochorie), während die beiden kleineren Äste bei Befeuchtung zu hygroskopischen Drehbewegungen fähig sind und die Diaspore im sandigen Substrat verankern (JENNY et al. 1990). Ein Beispiel für sukzedane Diplochorie liefern schließlich *Erodium*-Arten, deren Samen eine fedrig behaarte lange Granne tragen. In einer ersten teleochoren Phase wirkt Wind als Ausbreitungsagens. In einer zweiten, durch Befeuchtung ausgelösten Phase, dreht sich die Basis der Granne hygroskopisch ein und hemmt durch Einbohren der Diaspore in das Substrat deren weitere Ausbreitung (antiteleochore Phase; vgl. JENNY 1994).

Möglichkeiten um die Überlebenschancen der Nachkommen zu erhöhen sind weiters Strategien, die zur gezielten Ausbreitung an günstige Standorte führen. Hier ist einerseits die Anpassung der Diasporen an den Transport durch fließendes Wasser in Wadis zu nennen, andererseits die Verbreitung durch Tiere, die ja selbst an Standorte mit Vegetation, also mit guten Wachstumsbedingungen für Pflanzen gebunden sind.

Die großen runden und hartschaligen Früchte des Wüstenkürbisses, *Citrullus colocynthis*, trocknen nach ihrer Reifung an der Pflanze aus, ohne die Samen zu entlassen. Durch Wasser können die leichten Kürbisse im Wadibett, dem von *Citrullus* ausschließlich besiedelten Standorttyp, sehr weit verfrachtet werden. Der Wüstenginster (*Retama raetam*), den wir wiederholt als sehr typische Wadi-bewohnende Pflanzenart erwähnt haben, bildet harte Nüsschen aus. Die Keimung ist erst nach Abrieb und mechanischer Verletzung ihrer Schale in den sedimentführenden Sturzfluten im Wadibett nach heftigen Niederschlägen möglich.

„Trampelkletten“ sind Diasporen-Formen, die an eine Ausbreitung durch Dromedare angepasst sind (Epizoochorie). Das bekannteste Beispiel liefert *Neurada procumbens*, eine Sandpflanze, deren Diasporen polar aufgebaut sind. Eine Seite ist abgeplattet, die andere aufgewölbt und stachelig. Wenn die Diaspore in der Position, in der sie gebildet wird (nämlich mit der stacheligen Seite nach oben) flach am Boden liegt, kann sie an der Sohle eines Dromedars haften bleiben. Fällt sie nach einiger Zeit ab und kommt mit der glatten, flachen Seite nach oben zu liegen, wird sie durch ein darauf tretendes Tier nicht mehr weitertransportiert, sondern in das Substrat hinein gedrückt, wo die Stacheln einer Verankerung im sandigen Substrat dienen. Akazienfrüchte sind ein Beispiel für Endozoochorie, da eine Keimung erst nach Darmassage in Gazellen oder domestizierten Weidetieren möglich ist (HALEVY 1974). Der Dünger für die erste Entwicklung der Jungpflanze, insbesondere für ein rasches Wachstum der Wurzeln in die Tiefe, wird also gleich mitgeliefert. Für die Akazien ist es ja besonders wichtig, möglichst rasch an das Grundwasser heranzukommen.

Schließlich gibt es trotz aller Nachteile auch Wüstenarten, die zumindest teilweise auf ungezielte Fernverbreitung der Diasporen, vor allem durch Wind setzen (Anemochorie). Pflanzenarten mit dieser Strategie sind oft sehr weitverbreitete, euryöke Arten wie Chenopodiaceen oder bilden sehr kleine Samen aus (Asclepiadaceae).

Erwähnenswert sind hydrochastische, also mit quellungsbedingten Bewegungen verbundene Strategien, die die Ausbreitung mit besonders günstigen feuchten Startbedingungen für die Keimlinge kombinieren. Nach Absterben der kleinen annuellen und trotzdem verholzten Pflänzchen von *Asteriscus pygmaeus* krümmen sich die Hüllblätter und schützen die reifen Achänen. Nach jedem Regenereignis öffnen sich die Hüllblätter hydrochastisch, und einige Früchte können vom Regen herausgespült oder mechanisch herausgeschlagen werden. Dieser Vorgang wiederholt sich nach jedem Regen. Eine ähnliche Form der Samenausbreitung betreibt *Aizoon hispanicum*. Durch die etappenweise Ausbreitung, oft auf Jahre verteilt, erhöht sich die Überlebenschance dieser Arten. *Anastatica hierochuntica*, die echte „Rose von Jericho“, ist ein weiteres sehr bekanntes Beispiel für Quellungsbewegungen: die einjährige, ebenfalls verholzte Pflanze bildet einen reich verzweigten Fruchtstand aus, der sich nach dem Tod der Pflanze einrollt. Nach jedem Regen drehen sich durch einseitige Quellungsprozesse die einzelnen Äste des Fruchtstandes fächerförmig nach außen und entlassen einige Früchte. Auch dieses Verfahren kann sich über Jahre hinziehen. Zusätzlich ergibt sich noch eine gewisse Fernverbreitung dadurch, dass die bei Trockenheit abgerundeten Fruchtstände durch den Wind weiterbewegt werden.

Entscheidend für den Erfolg der Keimung ist die von zahlreichen Faktoren gesteuerte Regulation der Dormanzphase. Auf die hohe phänotypische Plastizität der Keimung von Wüstenpflanzen hat besonders GUTTERMAN (1993, 1994, 2002) hingewiesen, der auch zahlreiche Beispiele bringt. Die Samen desselben Individuums reagieren vielfach nicht synchron auf eintretende Umweltfaktoren. Zumeist keimt beim ersten Regenereignis nur ein Teil der Samen, weitere Anteile keimen etappenweise in nachfol-

genden Niederschlagsphasen. Die Samen richten sich sozusagen nach einer inneren Uhr („dispersal water clock“; EVENARI 1985b). Niederschlagsereignisse sind in Wüsten meist sporadisch und jeweils von sehr unterschiedlicher Dauer und Intensität. Bei gestaffelter Keimung erhöht sich somit die Chance beträchtlich, dass wenigstens ein Teil der Nachkommenschaft während eines heftigeren Regenereignisses keimt, das den erfolgreichen Abschluss des Lebenszyklus ermöglicht. Als möglicher Grund für die variable Dormanzphase werden unterschiedliche Gehalte an keimungshemmenden Substanzen (Penole, Cumarinderivat, etc.) in der Samenschale angenommen, deren Auswaschung mehr oder weniger viel Regen benötigt. Sehr komplex ist die Zusammenwirkung von Temperatur, Feuchtigkeit und Licht zur Unterbrechung der Dormanz, und nur in wenigen gut untersuchten Fällen konnten die Mechanismen aufgedeckt werden (vgl. dazu GUTTERMAN 1993). Groß sind auch die Samenbanken in Wüstenböden, die es ermöglichen, dass sich nach reichlichem Regen die Wüste mit dichten Blütenteppichen überzieht (s. Abb. 45)!

### **Einige Beispiele von pflanzlichen Konstitutionstypen mit guter Anpassung an aride Lebensräume**

Die Befassung mit autökologischen und stressphysiologischen Fragen hat gezeigt, dass Taxa, die sich erfolgreich in extremen Lebensräumen (Meeresküsten und Salzwüsten, schwermetallreiche Standorte, Hochgebirge und Tundra, etc.) durchgesetzt haben, meist durch eine Kombination charakteristischer anatomisch-morphologischer, physiologisch-biochemischer und anderer Merkmale ausgezeichnet sind. Dies gilt auch für Bewohner des Extremlebensraumes der Wüste. Lebensnotwendige spezielle Anpassungen an extreme Umweltbedingungen muss mit dem Einsatz von Stoffen und Energie „erkaufte“ werden, die ansonsten in Wachstum investiert werden könnten. Da im Extremklima der Wüste spezielle Toleranzmechanismen von größerer Bedeutung sind als die mit hoher Wuchsleistung verbundene große Konkurrenzkraft (wie dies in geschlossenen Pflanzenbeständen der Fall ist), waren diese zusätzlichen Investitionen nicht mit Selektionsnachteilen verbunden

und konnten im Laufe der Evolution perfektioniert werden.

Einige Beispiele für derartige Merkmalskombinationen bei prominenten Pflanzenfamilien sind zum Abschluss angeführt, die auch zeigen sollen, dass ein Verständnis des Erfolgs spezieller Taxa in Extremhabitaten nur aus einer ganzheitlichen Betrachtung ihrer „Biologie“ möglich ist (vgl. OSMOND et al. 1980, KINZEL 1982, CRAWFORD 1989, POLLACK & ALBERT 1990, CHOO & ALBERT 1997, ALBERT et al. 2000, SCHULZE et al. 2002). Höchstwahrscheinlich treten zu den unten beispielhaft angeführten, v.a. physiologischen Eigenschaften bei den einzelnen Familien noch weitere Merkmale hinzu (etwa biochemisch-ökologische, reproduktionsbiologische, genetische, chorologische, ausbreitungsökologische, ...), die uns noch verborgen sind, deren Aufdeckung aber lohnende Ziele der wissenschaftlichen Forschung zum Thema „Wüste“ darstellen könnten.

#### Chenopodiaceae:

- Tendenz zu effizienter Ionenaufnahme und besonders guter osmotischer Anpassung;
- hohe Salztoleranz;
- Familienweites Vorkommen von Glycinbetain als cytoplasmatisches Osmotikum in hohen Konzentrationen;
- besondere „Blasenhaare“ als wirksame Absalzmechanismen bei der Gattung *Atriplex*;
- Neigung zu sukkulenten Blatt- und Stammstrukturen;
- Photosynthese nach dem C<sub>4</sub>-Muster in zahlreichen Taxa.

#### Poaceae:

- Neigung zu xeromorphen Blattstrukturen, die dafür sorgen, dass bei vorübergehendem Turgorverlust die Blätter nicht kollabieren;
- häufig ausgebildete Roll- oder Faltblätter;
- verfügen über einen sehr fein regulierbaren Spaltöffnungstypus;
- häufiges Auftreten von C<sub>4</sub>-Typen der Photosynthese;
- effiziente Kalium-Aufnahme und Speicherung von Zuckern als Mittel zur osmotischen Adaptation ihrer Blattzellen.

#### Leguminosen (Mimosaceae, Caesalpinaceae, Fabaceae):

- bewegliche, oft behaarte Fiederblättchen („Faltblattes“) als Strahlungsschutz bei hohem Sonnenstand und als Transpirationsschutz;
- Kleinblättrigkeit als Schutz vor Überhitzung und Maßnahme zur Herabsetzung der Verdunstung;
- tiefreichende Bewurzelung der baumförmigen Vertreter;
- hohe Gehalte des cyclischen Zuckeralkohols Pinit als Mittel zu osmotischer Anpassung und als Schutzstoff bei niedrigem Wasserpotential in den Blättern;
- Biologische Stickstoff-Fixierung fördert die Besiedlung der unentwickelten, extrem humusarmen Rohböden in Wüsten.

#### Boraginaceae:

- regelmäßige Behaarung;
- generelles Vorkommen des Cyclits Bornesit als mögliche cytoplasmatisches Osmolyte;
- Fruktane (Polymerisationsprodukte aus Fruktose-Einheiten) als rasch verfügbare Fruktose-Quelle für osmotische Anpassungen;
- Schleime (Poly-Galakturonsäuren) in den Zellen und Zellwänden als Austrocknungsschutz.

#### Tamaricaceae:

- hoher Grad an taxonomischer Diversität und Ökotypen-Ausbildung (vgl. Flora Palaestina);
- Kleinblättrigkeit, gelegentlich auch Typus des „Rutenstrauchs“ (*Tamarix aphylla*);
- Absalzdrüsen, die ihre Aktivität dem jeweiligen Salzgehalt des Substrats anpassen;
- Cyclite als cytoplasmatische Osmolyte.

Zygophyllaceen sind wie Chenopodiaceen ausgesprochene „Ionensammler“, passen sich also osmotisch gut an Trocken- und Salzstandorte an. Als cytoplasmatischer Osmolyt wird reichlich Prolin gespeichert, gelegentlich kommen noch Glycinbetain und Cyclite vor. Eine bunte Palette diverser Cyclite könnte schließlich für den großen Erfolg der Asteraceen in Trockenräumen (z. B. *Artemisia*-, *Pulicaria*-, *Centaurea*-Arten; *Anvillea radiata*). mit verantwortlich sein.

## Literatur

- ABED A.M. (2002): An overview of an inland sabkha in Jordan: the Taba Sabkha, southern Wadi Araba. — In: BARTH H.-J. & B. BÖER (Eds.): Sabkha ecosystems, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London: 83-97.
- ABU-IRMAILEH B.E. (1994a): Problems in revegetation from seed of rangelands on calcareous silty clay soils in Jordan. — *J. Arid Environ.* **27**: 375-385.
- ABU-IRMAILEH B.E. (1994b): Al-Mowaqqar, a model for arid rangelands in Jordan: botanical composition and productivity. — *J. Arid Environ.* **28**: 155-162.
- ALBERT R. (1982): Halophyten. — In: KINZEL H. (Ed.), Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 33-204.
- ALBERT R., PFUNDNER G., HERTENBERGER G., KÄSTENBAUER T. & M. WATZKA (2000): The phytotype approach to understanding halophytes and xerophytes. — In: BRECKLE S.-W., SCHWEIZER B. & U. ARNDT (Eds.), Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung. Beiträge des 1. Symposiums der A.F.W. Schimper-Stiftung von H. und E. WALTER, Stuttgart-Hohenheim, Oktober 1998, Verlag Günter Heimbach, Stuttgart: 69-87.
- AL-EISAWI D. (1996): Fifty Years „Vegetation of Jordan“. — Regional Office for Science and Technology for the Arab States, UNESCO, Cairo: 1-284.
- ATKINSON K. & P. BEAUMONT (1971): The forests of Jordan. — *Economic Botany* **25**: 305-311.
- BAIERLE H.-U. (1993): Vegetation und Flora im südwestlichen Jordanien. — *Dissertationes Botanicae* **200**, Verlag J. Cramer, Berlin & Stuttgart: 1-254.
- BARHAM N. & H.G. MENSCHING (1987): Agrargeographische Folgen der Urbanisierung von Amman/Jordanien. — *Erdkunde* **41**: 241-246.
- BARSOITI G. & S. CAVALLI (1989): Sulla presenza di vegetazione arborea relitta nel deserto della Giordania Meridionale. — *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno* **10**: 47-57.
- BATANOUNY K.H. (2001): Plants in the deserts of the Middle East. — Springer-Verlag, Berlin: 1-193.
- BATANOUNY K.H., STICHLER W. & H. ZIEGLER (1988): Photosynthetic pathways, distribution, and ecological characteristics of grass species in Egypt. — *Oecologia* **75**: 539-548.
- BOGENRIEDER A. (1982): Bodenversalzung in der Bewässerungswirtschaft arider Zonen. — *Naturwiss. Rundschau* **35**(3): 103-109.
- BOISSIER P.E. (1867-1888): *Flora Orientalis*. — 5 Bände & Suppl., Genf-Leipzig-Paris-Neuschâtel.
- CHOO Y.-S. & R. ALBERT (1997): The phytotype concept – an approach integrating plant ecology and systematics. — *Phyton (Austria)* **37**: 93-106.
- CRAWFORD R.M.M. (1989): Studies in plant survival – ecological case histories of plant adaptation to adversity. — Blackwell Scientific Publications: 1-296.
- DANIN A. & G. ORSHAN (Eds.) (1998): *Vegetation of Israel. I. Desert and coastal vegetation*. — Backhuys Publishers, Leiden: 1-357.
- DANIN A. (1999a): Desert rocks as plant refugia in the Near East. — *The Botanical Review* **65**: 93-170.
- DANIN A. (1999b): Sandstone outcrops – a major refugium of mediterranean flora in the xeric part of Jordan. — *Israel J. Plant Sci.* **47**: 179-187.
- DRUDE O. (1890): *Handbuch der Pflanzengeographie*. — Verlag W. Engelhorn, Stuttgart: 1-582.
- EAMUS D. (1999): Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. — *Trends in Ecology & Evolution (TREE)* **14**: 11-16.
- EHLERINGER J. (1985): Annuals and perennials of warm deserts. — In CHABOT B.F. & H.A. MOONEY (Eds.), *Physiological ecology of North American plant communities*, Chapman & Hall, New York: 162-180.
- EIG A. (1946): Synopsis of the phytogeographical units of Palestine. — *Palestine J. Bot., Jerusalem Ser.* **3**: 183-367.
- EL-OQLA A.A. (1992): The lichen flora of Jordan. A catalogue of species and ecological notes. — *Dirasta* **19B**: 109-121.
- EL-OQLAH A.A., FREY W. & H. KÜRSCHNER (1988): The bryophyte flora of Transjordan. A catalogue of species and floristic elements. — *Willdenowia* **18**: 253-279.
- EL-OQLAH A.A. & J. LAHHAM (1985): Mosses from northern part of Jordan. — *Candollea* **40**: 147-151.
- EVENARI M. (1985a): The desert environment. — In: EVENARI M., NOY-MEIR I. & D. GOODALL (Eds.), *Hot deserts and arid shrublands, Ecosystems of the world, Vol 12A*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam: 1-22.
- EVENARI M. (1985b): Adaptations of plants and animals to the desert environment. — In: EVENARI M., NOY-MEIR I. & D. GOODALL (Eds.), *Hot deserts and arid shrublands, Ecosystems of the world, Vol 12A*, Elsevier Science Publishers, Amsterdam: 79-92.
- EVENARI M., SCHULZE E.-D., LANGE O.L., KAPPEN L. & U. BUSCHBOM (1976): Plant production in arid and semi-arid areas. — In: LANGE O.L., KAPPEN L. & E.D. SCHULZE (Eds.), *Ecological Studies. Analysis and Synthesis, Vol. 19*, Water and plant life, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 439-451.
- EVENARI M., SHANAN L. & N. TADMOR (1982): The Negev: the challenge of a desert. — Harvard University Press, Cambridge, Mass., 2<sup>nd</sup> ed.: 1-437.
- FEINBRUN N. & M. ZOHARY (1955): A geobotanical survey of Transjordan. — *Bull. Res. Council of Israel* **5D**: 5-36.
- FLATHE H. (1968): Geoelektrische Untersuchung der Grundwasserversalzung im südlichen Jordantal. — *Geol. Jb.* **85**: 767-782.
- FREY W. & H. KÜRSCHNER (1983a): New records of bryophytes from Transjordan with remarks on

- phytogeography and endemism in SW Asiatic mosses. — *Lindbergia* **9**: 121-132.
- FREY W. & H. KÜRSCHNER (1983b): Photosyntheseweg und Zonierung von Halophyten an Salzseen in der Türkei, in Jordanien und im Iran. — *Flora* **173**: 293-310.
- FREY W. & H. KÜRSCHNER (1989a): Vorderer Orient. Vegetation. — Tübinger Atlas Vorderer Orient, Karte A VI 1 Vorderer Orient, Dr. L. REICHERT, Wiesbaden.
- FREY W. & H. KÜRSCHNER (1989b): Die Vegetation im Vorderen Orient. Erläuterung zur Karte A VI 1 Vorderer Orient. Vegetation. des „Tübinger Atlas des Vorderen Orient“. — Beihefte Tübinger Atlas Vorderer Orient, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. **30**, Dr. L. REICHERT, Wiesbaden: 1-92.
- FREY W. & R. LÖSCH (1998): Lehrbuch der Geobotanik. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-436.
- GRISEBACH A. (1884): Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung, 2. Aufl., 2 Bde. — Verlag W. Engelmann, Leipzig: 567-594.
- GUTTERMAN Y. (1993): Seed germination in desert plants. — Springer Verlag, Berlin: 1-253.
- GUTTERMAN Y. (1994): Strategies of seed dispersal and germination in plants inhabiting deserts. — *The Botanical Review* **60**: 373-425.
- GUTTERMAN Y. (2002): Survival strategies of annual desert plants. — Springer Verlag, Berlin: 1-348.
- HALEVY G. (1974): Effects of gazelles and seed beetles (Bruchidae) on germination and establishment of *Acacia* species. — *Israel J. Bot.* **23**: 120-126.
- HARRIS D.R. (Ed.) (1996): The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia. — UCL Press, London.
- JENNY M. (1994): Diasporenausbreitung in Pflanzengemeinschaften. — *Beitr. Biol. Pflanzen* **68**: 1-24.
- JENNY M. & J. HALFMANN (1993): Vergleichende ausbreitungsbiologische Analyse dreier physiognomisch ähnlicher Pflanzengemeinschaften arider und gemäßigter Zonen, — *Flora* **188**: 213 – 225.
- JENNY M. & U. SMETTAN (1991): Distributional pattern of plants on a sand dune and the adjacent playa in the Wadi Araba (Jordan). — *Flora et Vegetation Mundi* **IX**: 155-166.
- JENNY M., SMETTAN U. & M. FACKLAM-MONIAK (1990): Soil-vegetation relationship at several arid microsites in the Wadi Araba (Jordan). — *Vegetatio* **89**: 149-164.
- KARIM F. M. & S.A. QURAAAN (1988): Wild Flowers of Jordan. — Yarmouk University Publications, Office of the Dean of Research and Graduate Studies, Irbid/Jordan: 1-68.
- KHRESAT S.A., RAWAJFIH T. & M. MOHAMMAD (1998): Land degradation in north-western Jordan: causes and processes. — *J. Arid Environ.* **39**: 923-629.
- KINZEL H. (Ed.) (1982): Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. — Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 1-534.
- KÖNNE I. & M. WANKE (1970): Petra: Landschaft und Pflanzenwelt. — In: LINDNER M. (Ed.): Petra und das Königreich der Nabatäer, Delp'sche Verlagsbuchhandlung, München und Bad Windsheim: 233-256.
- KÜRSCHNER H. (1986): A physiognomical-ecological classification of the vegetation of southern Jordan. — In: KÜRSCHNER H. (Ed.): Contribution to the vegetation of Southwest Asia, Beihefte Tübinger Atlas Vorderer Orient, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. **24**, Dr. L. REICHERT, Wiesbaden: 45-79.
- LANGE O.L. (1959): Untersuchungen über Wärmehaushalt und Hitzresistenz mauretanischer Wüsten- und Savannpflanzen. — *Flora* **147**: 595-651.
- LANGE O.L., KOCH W. & E.D. SCHULZE (1969): CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflanzen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **82**: 39-61.
- LE HOUÉROU H.N. (1992): Outline of the biological history of the Sahara. — *J. Arid Environ.* **22**: 3-30.
- LONG G.A. (1957): The bioclimatology and vegetation of eastern Jordan. — *FAO/57/2/1109*, FAO, Rome.
- MONOD T. (1954): Modes contracté et diffus de la végétation saharienne. — In: CLOUDSLEY-THOMPSON J.L. (Ed.), *Biology of deserts*, Proc. Symp. Biology of hot and cold deserts, London: 35-44.
- NATOUR R.M., SALHAB, A.S., EL-MOUMANI A.R. & # SABA (1992): Wild mushrooms in Jordan. — *Dirasat* **19B**: 47-60.
- NENTWICH W., BACHER S, BEIERKUHLEIN C, BRANDL R. & G. GRABHERR (2004): Ökologie. — Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg & Berlin: 1-466.
- ODUM E.P. (1999): Ökologie. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 3. Aufl.: 1-471.
- ORSHAN G. (1986): The deserts of the Middle East. — In: EVENARI M., NOY-MEIR I. & D. GOODALL (Eds.), *Hot deserts and arid shrublands*, Ecosystems of the world, Vol. **12B**, Elsevier Science Publishers, Amsterdam: 1-28.
- OSMOND C.B., BJÖRKMAN O. & D. ANDERSON (1980): Physiological processes in plant ecology: toward a synthesis with *Atriplex*. — *Ecological Studies* **36**, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York: 1-468.
- POLLACK J. & R. ALBERT (1990): Stoffwechselphysiologische Charakterisierung der Boraginaceen unter besonderer Berücksichtigung ökologischer Aspekte. — *Flora* **184**: 151-168.
- POORE M.E.D. & V.C. ROBERTSON (1963): An approach to the rapid description and mapping of biological habitats based on a survey of the Hashemite Kingdom of Jordan by Hunting Technical Services Ltd. and on the work of the British Jordan Expedition. — Sub-commission on conservation of terrestrial biological communities of the International Biological Programme (IBP), UNESCO: 1-67.

- PURSCHE D. (1990): Das nordostjordanische Hochland. Analyse und Bewertung des Naturraumes als agrares Nutzungspotential. — Dissertation, Ravensburg.
- QISHAWI M., EL-MOGHRABI L., TAQSH G., HAMMAD A. & BDOUR M. (1999): Wadi Rum Protected Area – Flora Baseline survey. — The World Bank second tourism development project, Wadi Rum project, Aqaba Regional Authority, The Royal Society for the Conservation of Nature, the Hashemite Kingdom of Jordan. 111 pp.
- QUEZEL P. (1965): La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart : 1-333.
- QUÉZEL P. (1978): Analysis of the Flora of Mediterranean and Saharian Africa. — Ann. Missouri Bot. Gard. **65**: 479-534.
- REICHERT I. (1937): Eine lichenographische Skizze Palästinas. — Verhandlungen der Zool.-Bot. Gesellschaft in Wien: 288-296.
- RIKLI M. (1913): Geographie der Pflanzen. Florenreiche. — In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften **4**: 776-857.
- SAGE R.F. & R.K. MONSON (Eds.) (1999): C<sub>4</sub> plant biology. — Academic Press, San Diego: 1-596.
- SCHULZE E.-D., BECK E. & K. MÜLLER-HOHENSTEIN (2002): Pflanzenökologie. — Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg & Berlin: 1-846.
- SCHULZE E.D., LANGE O.L. & W. KOCH (1972a): Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste. II. Die Wirkung der Außenfaktoren auf CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Transpiration am Ende der Trockenheit. — Oecologia **8**: 334-355.
- SCHULZE E.D., LANGE O.L. & W. KOCH (1972b): Ökophysiologische Untersuchungen an Wild- und Kulturpflanzen der Negev-Wüste. III. Netto-photosynthese und Transpiration am Ende der Trockenheit. — Oecologia **9**: 317-340.
- SHARKAS O. (2001): Vegetation degradation in northeastern Jordan. — In: BRECKLE S.-W., VESTE M. & W. WUCHERER (Eds), Sustainable land use in deserts, Springer-Verlag, Berlin: 208-217.
- SHMIDA A. (1984): Endemism in the flora of Israel. — Bot. Jahrb. Syst. **104**: 537-567.
- SHMIDA A., EVENARI M. & I. NOY-MEIR (1986): Hot desert ecosystems: an integrated view. — In: EVENARI M., NOY-MEIR I. & D. GOODALL (Eds.), Hot deserts and arid shrublands, Ecosystems of the world, Vol **12B**, Elsevier Science Publishers, Amsterdam: 379-387.
- SMITH B.D. (1995): The emergence of agriculture. — Scientific American Library **54**, New York: 1-231.
- WALTER H. (1964): Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung, 2. Aufl., Vol. 1. — Gustav Fischer Verlag, Jena: 1-743.
- WALTER H. & S.W. BRECKLE (1984): Ökologie der Erde, Band 2 – Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. — UTB für Wissenschaft, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-461.
- WALTER H. & S.W. BRECKLE (1986): Ökologie der Erde, Band 3 – Spezielle Ökologie der Gemäßigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. — UTB für Wissenschaft, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-587.
- WALTER H. & S.W. BRECKLE (1991): Ökologie der Erde, Band 4 – Gemäßigte und arktische Zonen außerhalb Euro-Nordasiens. — UTB für Wissenschaft, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1-586.
- WALTER H. & E. STADELMANN (1974): A new approach to the water relations of desert plants. — In: BROWN G.W. (Ed), Desert biology, Academic Press, New York and London, Vol II: 213-601.
- WINTER E. (1990): Characteristics and distribution of halophytes at a Jordanian saltpan. — Flora **184**: 341-367.
- WINTER K. (1981): C<sub>4</sub> plants of high biomass in arid regions of Asia – occurrence of C<sub>4</sub> photosynthesis in Chenopodiaceae and Polygonaceae from the Middle East and USSR. — Oecologia (Berl.) **48**: 100-106.
- ZOHARY M. (1960): The Maquis of *Quercus calliprinos* in Israel and Jordan. — Bull. Res. Council of Israel **9D**: 51-72.
- ZOHARY M. (1962): Plant Life of Palestine. Israel and Jordan. — Chronica Botanica – New Series of Plant Science Books **33**, The Ronald Press Company, New York: 1-262.
- ZOHARY M. (1973): The geobotanical foundations of the Middle East (Geobotanica selecta 3), 2 vols. — G. Fischer, Stuttgart: 1-739.
- ZOHARY M. (1982): Vegetation of Israel and adjacent areas. — Beihefte Tübinger Atlas Vorderer Orient, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. **7**. Dr. L. REICHERT, Wiesbaden: 1-171.
- ZOHARY M. & N. FEINBRUN-DOZHAN (1973-1988): Flora Palaestina, Vol. 1-4. — The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem: 1966-1988.
- ZOHARY D. & M. HOPF (1994): Domestication of plants in the old world. 2<sup>nd</sup> ed. — Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford: 1-279.

#### Anschriften der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Roland ALBERT  
Margarete WATZKA  
Universität Wien  
Institut für Ökologie und Naturschutz  
Althanstraße 14  
A-1090 Wien/Austria  
E-Mail: [ralbert@pflaphy.pph.univie.ac.at](mailto:ralbert@pflaphy.pph.univie.ac.at)

Mag. Bibiane PETUTSCHNIG  
147 South Oxford Street, Apt. 4B  
Brooklyn NY 11217  
USA

E-Mail: [b.petutschnig@gmx.at](mailto:b.petutschnig@gmx.at)

## Verzeichnis aller im Text erwähnten Pflanzenarten

**Abkürzungen der phytogeographischen Stellung:** M= mediterran, E-M=ostmediterran, SE-M=südostmediterran, S-M=südmediterran, IT= irano-turanisch, W-IT= west-irano-turanisch, SA= saharo-arabisch, E-SA= ost-saharo-arabisch, Sud= sudanisch, TROP= tropisch, ES= eurosibirisch, MAK= makkaronesisch, E-AFR=ostafrikanisch, S-AFR= südafrikanisch, END=endemisch, PLURI=pluriregional, > = strahlt aus in benachbarte Region(en) aus (also z.B. IT>=irano-turanisch mit Ausstrahlungen in Nachbargebiete, IT>M = irano-turanisch mit Ausstrahlungen ins Mediterran, etc.). **Abkürzungen der Lebensformen:** Ph=Phanerophyten (Bäume und Sträucher >1m), Ch=Chamaephyten (Zwergsträucher <1m), HK= Hemikryptophyten (ausdauernde krautige Pflanzen), G=Geophyten (Zwiebel-, Knollen- und Rhizompflanzen), Th=Therophyten (Annuelle, Einjährige).

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Aaronsohnia factorovskyi</i>	Asteraceae	E-SA (PAL, IRAK, AR)	Th	<i>Anastatica hierochuntica</i>	Brassicaceae	SA>SUD	Th
<i>Abutilon fruticosum</i>	Malvaceae	SUD	Ph-Str	<i>Anchusa aegyptiaca</i>	Boraginaceae	SA>E-M, W-IT	Th
<i>Abutilon hirtum</i>	Malvaceae	SUD, TROP	Ph-Str	<i>Anchusa italica</i>	Boraginaceae	M, IT, ES	Hk
<i>Acacia gerrardii</i>	Mimosaceae	SUD, E-AFR, SINIAI	Ph-B	<i>Anchusa milleri</i>	Boraginaceae	W-IT, E-SA	Th
<i>Acacia raddiana</i>	Mimosaceae	SUD>E-AFR	Ph-B	<i>Anchusa strigosa</i>	Boraginaceae	E-M, W-IT	Hk
<i>Acacia tortilis</i>	Mimosaceae	SUD>E-AFR	Ph-B, Str	<i>Andrachne aspera</i>	Euphorbiaceae	E-SUD>SA, IT	Ch
<i>Acanthus syriacus</i>	Acanthaceae	E-M, W-IT	Hk	<i>Andropogon distachyus</i>	Poaceae	M, TROP AFR, MAK	Hk
<i>Achillea falcata</i>	Asteraceae	W-IT	Ch	<i>Androsace maxima</i>	Primulaceae	M, W-IT>ES	Th
<i>Achillea fragrantissima</i>	Asteraceae	W-IT	Ch	<i>Anemone coronaria</i>	Ranunculaceae	M	G
<i>Achillea santolina</i>	Asteraceae	W-IT>M	Hk	<i>Anisosciadium isosciadium</i>	Apiaceae	E-SA	Th
<i>Adiantum capillus-veneris</i>	Adiantaceae	M, IT, ES >	Hk	<i>Ankyropetalum gypsophiloides</i>	Caryophyllaceae	W-IT	Ch
<i>Adonis aestivalis</i>	Ranunculaceae	M, IT, ES	Th	<i>Anthemis melampodina</i>	Asteraceae	E-SA	Th
<i>Adonis annua</i>	Ranunculaceae	M>ES	Th	<i>Anthemis pseudocotula</i>	Asteraceae	E-M, W-IT, E-SA	Th
<i>Aegilops crassa</i>	Poaceae	IT	Th	<i>Anthemis tenuicarpa</i>	Asteraceae	W-IT (END)	Th
<i>Aegilops kotschy</i>	Poaceae	IT, SA	Th	<i>Apium nodiflorum</i>	Apiaceae	PLURI	Hk
<i>Aellenia lancifolia</i>	Chenopodiaceae	W-IT (PAL, SYRIA)	HK	<i>Arbutus andrachne</i>	Ericaceae	E-M	Ph-B
<i>Aeluropus littoralis</i>	Poaceae	M, IT	Hk	<i>Aristida adscensionis</i>	Poaceae	SA	Th
<i>Aerva persica</i>	Amaranthaceae	TROP	Ch	<i>Aristida coerulescens</i>	Poaceae	IT, SA, TROP	Hk
<i>Ainsworthia trachycarpa</i>	Apiaceae	E-M>W-IT	Th	<i>Arnebia linearifolia</i>	Boraginaceae	W-IT, SA	Th
<i>Aizoon canariense</i>	Aizoaceae	SUD>SA, S-AFR, MAK	Th	<i>Arrhenatherum palaestinum</i>	Poaceae	E-M	Hk
<i>Aizoon hispanicum</i>	Aizoaceae	SA>	Th	<i>Artemisia herba-alba</i>	Asteraceae	W-IT	Ch
<i>Ajuga chia</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT	Hk-Ch	<i>Artemisia judaica</i>	Asteraceae	E-SA	Ch
<i>Ajuga iva</i>	Lamiaceae	M	Hk	<i>Artemisia monosperma</i>	Asteraceae	SA>M	Ch
<i>Alhagi maurorum</i>	Fabaceae	IT>M, SUD, SA	Ch	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	Chenopodiaceae	M, SA>	Ch
<i>Alkanna strigosa</i>	Boraginaceae	E-M	Hk	<i>Arum dioscoridis</i>	Araceae	E-M>W-IT	G
<i>Alkanna tinctoria</i>	Boraginaceae	M	Hk	<i>Arundo donax</i>	Poaceae	M, IT, ES	HK
<i>Allium artemisietorum</i>	Lilaceae	W-IT	G	<i>Asparagus aphyllus</i>	Lilaceae	SE-M	G
<i>Allium orientale</i>	Lilaceae	E-M	G	<i>Asparagus stipularis</i>	Lilaceae	S-M, SA, MAK	Str
<i>Allium rothii</i>	Lilaceae	W-IT	G	<i>Asphodeline lutea</i>	Lilaceae	W-IT	Hk
<i>Althaea ludwigii</i>	Malvaceae	SA>W-IT, SUD	Th-Hk	<i>Asphodelus aestivus</i>	Lilaceae	M	G
<i>Alyssum iranicum</i>	Brassicaceae	IT	Hk	<i>Asphodelus refractus</i>	Lilaceae	SA	Th
<i>Amygdalus arabica</i>	Rosaceae	W-IT	Ph-Str	<i>Asphodelus tenuifolius</i>	Lilaceae	SA, SUD>M	Th
<i>Amygdalus communis</i>	Rosaceae	E-M, W-IT	Ph-B	<i>Asphodelus viscidulus</i>	Lilaceae	SA	Tj
<i>Amygdalus korschinskii</i>	Rosaceae	W-IT	Ph-B, Str	<i>Asteriscus graveolens</i>	Asteraceae	SA>SUD	Ch
<i>Anabasis articulata</i>	Chenopodiaceae	SA>IT	Ch	<i>Asteriscus pygmaeus</i>	Asteraceae	SA>W-IT	Th
<i>Anabasis syriaca</i>	Chenopodiaceae	W-IT (PAL, SYRIA)	HK	<i>Asterolinon linum-stellatum</i>	Primulaceae	M, W-IT	Th
<i>Anagallis arvensis</i>	Primulaceae	M, IT, ES	Th	<i>Asteropterus leyseroides</i>	Asteraceae	SA	Th

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Asthenatherum forsskalii</i>	Poaceae	SA, IT	Hk	<i>Bongardia chrysogonum</i>	Berberidaceae	E-M, W-IT	Hk
<i>Astragalus aaronsohnianus</i>	Fabaceae	E-SA	Hk	<i>Briza maxima</i>	Poaceae	M	Th
<i>Astragalus acinaciferus</i>	Fabaceae	E-SA	Hk	<i>Bromus danthoniae</i>	Poaceae	IT	Th
<i>Astragalus adpressiusculus</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Bromus fasciculatus</i>	Poaceae	SE-M>W-IT, SA	Th
<i>Astragalus azraqensis</i>	Fabaceae	?	?	<i>Bromus tectorum</i>	Poaceae	M, IT, SA>ES	Th
<i>Astragalus betlehmiticus</i>	Fabaceae	W-IT	Ch	<i>Bromus tomentellus</i>	Poaceae	W-IT, E-M	Hk
<i>Astragalus callichrous</i>	Fabaceae	E-SA>M	Th	<i>Bufonia virgata</i>	Caryophyllaceae	E-M	Th
<i>Astragalus corrugatus</i>	Fabaceae	W-IT, SA	Th	<i>Calendula arvensis</i>	Asteraceae	M, W-IT>SA, M-EU	Th
<i>Astragalus cretaceus</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Calendula tripterocarpa</i>	Asteraceae	SA	Th
<i>Astragalus cruciatus</i>	Fabaceae	M, SA>IT	Th	<i>Calligonum comosum</i>	Polygonaceae	SA, W-IT	Ph-Str
<i>Astragalus gyzensis</i>	Fabaceae	SA	Th	<i>Callipeltis aperta</i>	Rubiaceae	W-IT, E-SA	Th
<i>Astragalus hamosus</i>	Fabaceae	M>IT	Th	<i>Callipeltis cucullaria</i>	Rubiaceae	W-IT, SA	Th
<i>Astragalus macrocarpus</i>	Fabaceae	E-M	Hk	<i>Calotropis procera</i>	Asclepiadaceae	SUD>E-SA	Ph-B, Str
<i>Astragalus palaestinus</i>	Fabaceae	E-M, W-IT	Th	<i>Calycotome villosa</i>	Fabaceae	M	Ph-Str
<i>Astragalus platyraphis</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Capparis cartilaginea</i>	Capparaceae	SUD	Ch
<i>Astragalus sanctus</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Capparis spinosa</i>	Capparaceae	M>IT	Ch
<i>Astragalus schimperi</i>	Fabaceae	E-SA	Th	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Brassicaceae	PLURI	Th
<i>Astragalus sparsus</i>	Fabaceae	E-SA	Hk	<i>Caralluma aaronis</i>	Asclepiadaceae	W-IT (END)	SUK
<i>Astragalus spinosus</i>	Fabaceae	W-IT>SA	Ch	<i>Caralluma europaea</i>	Asclepiadaceae	E-M (END)	SUK
<i>Astragalus trachoniticus</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Caralluma sinaica</i>	Asclepiadaceae	E-SA	SUK
<i>Astragalus tribuloides</i>	Fabaceae	IT, SA	Th	<i>Cardaria draba</i>	Brassicaceae	M, IT>ES	Hk
<i>Astragalus trimestris</i>	Fabaceae	SA>M	Th	<i>Carex pachystylis</i>	Cyperaceae	IT	Hk
<i>Astragalus zemeraniensis</i>	Fabaceae	W-IT	Hk	<i>Carlina hispanica</i>	Asteraceae	E-M	Hk
<i>Atractylis cancellata</i>	Asteraceae	M	Th	<i>Carrichtera annua</i>	Brassicaceae	SA>	Th
<i>Atractylis carduus</i>	Asteraceae	SA>M	Hk	<i>Cassia italica</i>	Caesalpiniaceae	SUD>E-AFR	Hk
<i>Atractylis phaeolepis</i>	Asteraceae	W-SA	Ch	<i>Caucalis tenella</i>	Apiaceae	E-M, W-IT	Th
<i>Atractylis serratuloides</i>	Asteraceae	SA	Ch	<i>Caylusea hexagyna</i>	Resedaceae	E-SUD>SA	Th
<i>Atriplex dimorphostegia</i>	Chenopodiaceae	IT, SA	Th	<i>Centaurea aegyptiaca</i>	Asteraceae	E-SA	Hk
<i>Atriplex halimus</i>	Chenopodiaceae	M, SA	Ph-Str	<i>Centaurea ammocyanus</i>	Asteraceae	E-SA	Th
<i>Atriplex stylosa</i>	Chenopodiaceae	SA	Ch	<i>Centaurea damascena</i>	Asteraceae	W-IT	Ch
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Zygophyllaceae	SUD	Ph-B	<i>Centaurea dumulosa</i>	Asteraceae	W-IT	Ch
<i>Ballota saxatilis</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT	Ch	<i>Centaurea eryngioides</i>	Asteraceae	W-IT	Hk
<i>Ballota undulata</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT, E-SA	Ch	<i>Centaurea hyalolepis</i>	Asteraceae	E-M, W-IT	Th
<i>Bassia muricata</i>	Chenopodiaceae	W-IT, E-SA	Th	<i>Centaurea pallescens</i>	Asteraceae	E-SA	Th
<i>Bellevalia desertorum</i>	Lilaceae	W-IT, E-SA	G	<i>Centaurea sinaica</i>	Asteraceae	E-SA	Th
<i>Bellevalia mosheovii</i>	Lilaceae	W-IT	G	<i>Centaurium tenuiflorum</i>	Gentianaceae	M, W-IT	Th
<i>Bellevalia stepporum</i>	Lilaceae	W-IT	G	<i>Cerasus microcarpa</i>	Rosaceae	M, W-IT	Ph-Str
<i>Bellevalia zoharyi</i>	Lilaceae	W-IT (END)	G	<i>Ceratocephala falcata</i>	Ranunculaceae	E-M, IT>ES	Th
<i>Bellis sylvestris</i>	Asteraceae	M>W-IT	Hk	<i>Ceratonia siliqua</i>	Caesalpiniaceae	M	Ph-B
<i>Berula erecta</i>	Apiaceae	ES, N-M	Hk	<i>Ceterach officinarum</i>	Aspleniaceae	M;IT;ES>SUD	Hk
<i>Biscutella didyma</i>	Brassicaceae	M, W-IT	Th	<i>Chaetosciadium trichospermum</i>	Apiaceae	E-M	Th
<i>Blepharis ciliaris</i>	Acanthaceae	SA, SUD	Hk	<i>Chardinia orientalis</i>	Asteraceae	IT	Th
<i>Boissiera squarrosa</i>	Poaceae	IT	Th	<i>Cheilanthes fragrans</i>	Sinopteridaceae	M>W-ES, W-IT	Hk

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Chenolea arabica</i>	Chenopodiaceae	SA	Ch	<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	M, IT, ES	Hk
<i>Chenopodium album</i>	Chenopodiaceae	PLURI	Th	<i>Daphne linearifolia</i>	Thymelaeaceae	E-M (END)	Ph-Str
<i>Chenopodium murale</i>	Chenopodiaceae	PLURI	Th	<i>Delphinium peregrinum</i>	Ranunculaceae	M, W-IT	Th
<i>Chenopodium vulvaria</i>	Chenopodiaceae	M, IT, ES>SA	Th	<i>Descurainia sophia</i>	Brassicaceae	M, IT, ES	Th
<i>Chrysanthemum coronarium</i>	Asteraceae	M	Th	<i>Desmostachya bipinnata</i>	Poaceae	SUD>SA, M, IT	Hk
<i>Chrysanthemum segetum</i>	Asteraceae	M>W-IT, ES	Th	<i>Dianthus sinaicus</i>	Caryophyllaceae	W-IT	Hk
<i>Cichorium pumilum</i>	Asteraceae	M, W-IT	Th	<i>Dianthus strictus</i>	Caryophyllaceae	E-M>IT	Hk
<i>Cistanche tubulosa</i>	Orobanchaceae	IT, SA, SUD, E-AFR	Parasit	<i>Dipcadi erythraeum</i>	Lilaceae	SA	G
<i>Cistus creticus</i>	Cistaceae	M>ES	Ch	<i>Diplachne fusca</i>	Poaceae	TROP	Hk
<i>Cistus salviifolius</i>	Cistaceae	M	Ch	<i>Diplotaxis erucoides</i>	Brassicaceae	M>IT, SA	Th
<i>Citrullus colocynthis</i>	Cucurbitaceae	SA	Hk	<i>Diplotaxis harra</i>	Brassicaceae	SA	Hk
<i>Clematis cirrhosa</i>	Ranunculaceae	M	Liane	<i>Diplotaxis villosa</i>	Brassicaceae	SA	Th
<i>Cleome arabica</i>	Capparaceae	SUD>SA	Th	<i>Echinops glaberrimus</i>	Asteraceae	E-SA	Hk
<i>Cleome droserifolia</i>	Capparaceae	E-SUD	Ch	<i>Echinops polyceras</i>	Asteraceae	W-IT	Hk
<i>Cleome trinervia</i>	Capparaceae	SA, E-SUD	Hk	<i>Echiochilon fruticosum</i>	Boraginaceae	SA	Ch
<i>Colchicum ritchei</i>	Lilaceae	SA	G	<i>Echium judaeum</i>	Boraginaceae	E-M	Th
<i>Colutea istria</i>	Fabaceae	W-IT>TROP	Ph-Str	<i>Echium rauwolfii</i>	Boraginaceae	SA	Th
<i>Convolvulus arvensis</i>	Convolvulaceae	BOR-TROP	Hk	<i>Eleocharis palustris</i>	Cyperaceae	ES, M, IT	Hk
<i>Convolvulus dorycnium</i>	Convolvulaceae	E-M>W-IT	Hk	<i>Emex spinosa</i>	Polygonaceae	M>SA	Th
<i>Convolvulus glomeratus</i>	Convolvulaceae	SUD	Hk	<i>Ephedra alte</i>	Ephedraceae	E-SA	Ph-Str
<i>Convolvulus jordanensis</i>	Convolvulaceae	E-SA, W-IT (END)	Hk	<i>Ephedra campylopoda</i>	Ephedraceae	E-M	Ph-Str
<i>Convolvulus lanatus</i>	Convolvulaceae	E-SA	Ch	<i>Eremobium aegyptiacum</i>	Brassicaceae	SA>SUD	Th
<i>Cousinia austrojordanica</i>	Asteraceae	W-IT? (END)	Hk ?	<i>Eremopyrum bonaepartis</i>	Poaceae	IT	Th
<i>Cousinia dayi</i>	Asteraceae	W-IT	Hk	<i>Eremostachys laciniata</i>	Lamiaceae	W-IT, E-M	Hk
<i>Cousinia moabitica</i>	Asteraceae	W-IT (END)	Hk	<i>Eremostachys transjordanica</i>	Lamiaceae	W-IT (END)	Hk
<i>Crataegus aronia</i>	Rosaceae	E-M, W-IT	Ph-B, Str	<i>Erodium bryoniifolium</i>	Geraniaceae	E-SA, E-SUD	Th
<i>Crepis sancta</i>	Asteraceae	M, W-IT, SA	Th	<i>Erodium cicutarium</i>	Geraniaceae	M, IT, ES	Th
<i>Crepis sancta ssp. ovata</i>	Asteraceae	SA	Th	<i>Erodium deserti</i>	Geraniaceae	SA	Th
<i>Crepis sancta ssp. sancta</i>	Asteraceae	M, W-IT	Th	<i>Erodium glaucophyllum</i>	Geraniaceae	SA>W-IT	Hk
<i>Cressa cretica</i>	Convolvulaceae	M, IT	Hk	<i>Erodium gruinum</i>	Geraniaceae	E-M	Th
<i>Crithopsis delileana</i>	Poaceae	M, IT	Th	<i>Erodium hirtum</i>	Geraniaceae	SA	Hk
<i>Crotalaria aegyptiaca</i>	Fabaceae	SUD	Ch	<i>Erodium laciniatum</i>	Geraniaceae	M, SA	Th
<i>Crucianella membranacea</i>	Rubiaceae	E-SA	Th	<i>Erodium malacoides</i>	Geraniaceae	M, IT>ES	Th
<i>Crupina crupinastrum</i>	Asteraceae	M, W-IT	Th	<i>Erodium moschatum</i>	Geraniaceae	M, IT>ES, SUD	Th
<i>Cucumis prophetarum</i>	Cucurbitaceae	E-SA>SUD	Hk	<i>Erophila verna</i>	Brassicaceae	M, IT, ES	Th
<i>Cupressus sempervirens</i>	Cupressaceae	E-M	Ph-B	<i>Eruca sativa</i>	Brassicaceae	M, IT>SA, ES	Th
<i>Cutandia dichotoma</i>	Poaceae	IT, SA	Th	<i>Erucaria boveana</i>	Brassicaceae	E-SA>IT	Th
<i>Cutandia memphitica</i>	Poaceae	SA, IT>M	Th	<i>Erucaria hispanica</i>	Brassicaceae	E-M	Th
<i>Cyclamen persicum</i>	Primulaceae	E-M	G	<i>Eryngium creticum</i>	Apiaceae	E-M>W-IT	Hk
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	BOR-TROP	Hk	<i>Eryngium glomeratum</i>	Apiaceae	E-M>IT	Hk
<i>Cynoglossum creticum</i>	Boraginaceae	M, IT	Hk	<i>Erysimum crassipes</i>	Brassicaceae	W-IT>M	Hk
<i>Cyperus capitatus</i>	Cyperaceae	M	Hk	<i>Euphorbia chamaepeplus</i>	Euphorbiaceae	IT, SA	Th
<i>Cyperus laevigatus</i>	Cyperaceae	M, IT, SA, TROP	Hk	<i>Euphorbia hierosolymitana</i>	Euphorbiaceae	E-M>IT	Ch

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Euphorbia peplus</i>	Euphorbiaceae	M, IT, ES	Th	<i>Hammada scoparia</i>	Chenopodiaceae	IT, SA>SPANIEN	Ch
<i>Fagonia arabica</i>	Zygophyllaceae	E-SA	Ch	<i>Haplophyllum tuberculatum</i>	Rutaceae	SA	Hk-Ch
<i>Fagonia bruguieri</i>	Zygophyllaceae	SA>IT	Hk	<i>Helianthemum kahircicum</i>	Cistaceae	E-SA	Ch
<i>Fagonia glutinosa</i>	Zygophyllaceae	SA	Hk-Ch	<i>Helianthemum ledifolium</i>	Cistaceae	M>SA, W-IT	Th
<i>Fagonia mollis</i>	Zygophyllaceae	E-SA	Ch	<i>Helianthemum lippii</i>	Cistaceae	SA, E-SUD	Ch
<i>Farsetia aegyptiaca</i>	Brassicaceae	SA, E-SUD	Ch	<i>Helianthemum salicifolium</i>	Cistaceae	M, W-IT, ES	Th
<i>Ferula communis</i>	Apiaceae	M	Hk	<i>Helianthemum sancti-antonii</i>	Cistaceae	SA	Ch
<i>Fibigia clypeata</i>	Brassicaceae	E-M, W-IT	Hk	<i>Helianthemum sessiliflorum</i>	Cistaceae	SA>M	Ch
<i>Ficus pseudo-sycomorus</i>	Moraceae	E-SUD	Ph-B	<i>Helianthemum stipulatum</i>	Cistaceae	SA>SE-M, SUD	Ch
<i>Filago contracta (=Evax contracta)</i>	Asteraceae	W-IT>E-M	Th	<i>Helianthemum syriacum</i>	Cistaceae	M	Hk
<i>Filago desertorum</i>	Asteraceae	W-IT, SA	Th	<i>Helianthemum vesicarium</i>	Cistaceae	W-IT>M	Ch-Hk
<i>Filago pyramidata</i>	Asteraceae	M>IT	Th	<i>Helichrysum sanguineum</i>	Asteraceae	E-M	Hk
<i>Forsskaolea tenacissima</i>	Urticaceae	SA, E-SUD	Hk	<i>Heliotropium arbainense</i>	Boraginaceae	SA>TROP	Ch
<i>Frankenia hirsuta</i>	Frankeniaceae	M, ES>IT	Hk-Ch	<i>Heliotropium digynum</i>	Boraginaceae	SA	Ch
<i>Frankenia pulverulenta</i>	Frankeniaceae	M, IT, ES	Th	<i>Heliotropium rotundifolium</i>	Boraginaceae	W-IT	Ch
<i>Fritillaria persica</i>	Lilaceae	E-M, W-IT	G	<i>Herniaria hirsuta</i>	Caryophyllaceae	M, IT, ES	Th
<i>Fumana arabica</i>	Cistaceae	M>IT	Ch	<i>Hippocrepis bicontorta</i>	Fabaceae	SA	Th
<i>Fumana thymifolia</i>	Cistaceae	M	Ch	<i>Hirschfeldia incana</i>	Brassicaceae	M, IT	Th
<i>Fumaria capreolata</i>	Papaveraceae	M, ES	Th	<i>Hordeum bulbosum</i>	Poaceae	M, IT	Hk
<i>Gagea reticulata</i>	Lilaceae	W-IT	G	<i>Hordeum marinum</i>	Poaceae	M, IT>ES	Th
<i>Galium canum</i>	Rubiaceae	E-M>W-IT	Hk	<i>Hymenocarpus circinnatus</i>	Fabaceae	M	Th
<i>Galium hierochunticum</i>	Rubiaceae	E-SA (END)	Th	<i>Hyoscyamus aureus</i>	Solanaceae	E-M, W-IT	Hk
<i>Galium incanum</i>	Rubiaceae	E-M	Hk	<i>Hyparrhenia hirta</i>	Poaceae	M, IT, SA>TROP	Hk
<i>Galium sinaicum</i>	Rubiaceae	E-SA	Hk	<i>Hypericum serpyllifolium</i>	Hypericaceae	E-M	Ch
<i>Gastrocotyle hispida</i>	Boraginaceae	IT, SA	Th	<i>Hyphaene thebaica</i>	Arecaceae	SUD	Ph-B
<i>Geranium robertianum</i>	Geraniaceae	M, ES	Th	<i>Ifloga rueppelli</i>	Asteraceae	E-SA (S-PAL, SINAI)	Th
<i>Geranium tuberosum</i>	Geraniaceae	M, IT, ES	G	<i>Ifloga spicata</i>	Asteraceae	SA>M, MAK	Th
<i>Gladiolus italicus</i>	Iridaceae	M, W-IT	G	<i>Imperata cylindrica</i>	Poaceae	M, IT, SA, TROP	Hk
<i>Globularia arabica</i>	Globulariaceae	E-SA>E-M	Ch	<i>Indigofera articulata</i>	Fabaceae	TROP	Ph-Str
<i>Glossonema boveanum</i>	Asclepiadaceae	SUD	Hk	<i>Inula viscosa</i>	Asteraceae	M	Hk-Ch
<i>Glycyrrhiza glabra</i>	Fabaceae	M, IT, ES	Hk	<i>Iphiona mucronata</i>	Asteraceae	E-SA	Ch
<i>Gomphocarpus sinaicus</i>	Asclepiadaceae	E-SA	Ph-Str	<i>Iphiona scabra</i>	Asteraceae	E-SA>SUD	Ch
<i>Gundelia tournefortii</i>	Asteraceae	W-IT	Hk	<i>Iris atrofusca</i>	Iridaceae	W-IT (END)	G
<i>Gymnarrhena micrantha</i>	Asteraceae	SA>W-IT	Th	<i>Iris nigricans</i>	Iridaceae	W-IT (END)	G
<i>Gymnocarpus decandrum</i>	Caryophyllaceae	SA	Ch	<i>Iris petrana</i>	Iridaceae	W-IT (END)	G
<i>Gynandris sisyrrinchium</i>	Iridaceae	M, W-IT	G	<i>Isatis lusitanica</i>	Brassicaceae	E-M, W-IT	Th
<i>Gypsophila arabica</i>	Caryophyllaceae	W-IT>SA	Ch	<i>Ixiolirion tataricum</i>	Amaryllidaceae	IT	G
<i>Halochnemum strobilaceum</i>	Chenopodiaceae	M, IT, SA>ES	Ch	<i>Juncus arabicus</i>	Juncaceae	W-IT	Hk
<i>Halogeton alopecuroides</i>	Chenopodiaceae	SA	Ch	<i>Juniperus phoenicea</i>	Cupressaceae	E-M	Ph-B, Str
<i>Halopeplis amplexicaulis</i>	Chenopodiaceae	M>SA	Th	<i>Kickxia acerbiana</i>	Scrophulariaceae	E-SA	Hk
<i>Haloxyton persicum</i>	Chenopodiaceae	IT>SA	Ph-Str, B	<i>Kickxia aegyptiaca</i>	Scrophulariaceae	M, SA>	Ch
<i>Hammada eigii</i>	Chenopodiaceae	W-IT	Hk-Ch	<i>Kickxia floribunda</i>	Scrophulariaceae	E-SA	Hk
<i>Hammada salicornica</i>	Chenopodiaceae	E-SUD	Ch	<i>Kickxia spartioides</i>	Scrophulariaceae	SA, SUD, MAK	Ch

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Koelpinia linearis</i>	Asteraceae	IT, SA	Th	<i>Matthiola livida</i>	Brassicaceae	SA	Th
<i>Lactuca orientalis</i>	Asteraceae	IT	Ch	<i>Matthiola longipetala</i>	Brassicaceae	E-M, W-IT	Th
<i>Lactuca serriola</i>	Asteraceae	M, IT, ES, SUD	Th-Hk	<i>Medicago laciniata</i>	Fabaceae	SA	Th
<i>Lactuca tuberosa</i>	Asteraceae	E-M, W-IT	G	<i>Medicago orbicularis</i>	Fabaceae	M, IT>	Th
<i>Lagoecia cuminoides</i>	Apiaceae	E-M>W-IT	Th	<i>Medicago polymorpha</i>	Fabaceae	M, W-IT, ES	Th
<i>Lagurus ovatus</i>	Poaceae	M	Th	<i>Medicago rotata</i>	Fabaceae	E-M	Th
<i>Lappula spinocarpos</i>	Boraginaceae	IT, SA	Th	<i>Medicago truncatula</i>	Fabaceae	M>ES, SA	Th
<i>Lasiopogon muscioides</i>	Asteraceae	SA>W-IT	Th	<i>Mentha longifolia</i>	Lamiaceae	PLURI	Hk
<i>Lasiurus scindicus</i>	Poaceae	SA, SUD	Hk	<i>Mercurialis annua</i>	Euphorbiaceae	M, ES	Th
<i>Lathyrus hierosolymitanus</i>	Fabaceae	E-M	Th	<i>Mesembryanthemum forsskahlii</i>	Aizoaceae	SUD>SA	Th
<i>Lathyrus pseudocicera</i>	Fabaceae	E-M	Th	<i>Mesembryanthemum nodiflorum</i>	Aizoaceae	M, SA, W-ES (S-AFR)	Th
<i>Launaea angustifolia</i>	Asteraceae	E-SA	Th	<i>Micromeria fruticosa</i>	Lamiaceae	E-M	Ch
<i>Launaea mucronata</i>	Asteraceae	SA	Hk	<i>Micromeria myrtifolia</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT	Ch
<i>Launaea nudicaulis</i>	Asteraceae	SA>SUD, IT	Hk	<i>Micromeria nervosa</i>	Lamiaceae	M	Ch
<i>Launaea spinosa</i>	Asteraceae	SA	Ch	<i>Micromeria sinaica</i>	Lamiaceae	E-SA	Ch
<i>Lavandula coronopifolia</i>	Lamiaceae	SA, SUD	Ch	<i>Minuartia meyeri</i>	Caryophyllaceae	IT	Th
<i>Lavandula pubescens</i>	Lamiaceae	E-SA, E-SUD	Ch	<i>Minuartia picta</i>	Caryophyllaceae	IT>M, SA	Th
<i>Lens orientalis</i>	Fabaceae	E-M, IT	Th	<i>Moltkiopsis ciliata</i>	Boraginaceae	SA>M, SUD	Ch
<i>Leopoldia longipes</i>	Lilaceae	W-IT, E-SA	G	<i>Monsonia nivea</i>	Geraniaceae	SA, SUD	Hk
<i>Lepidium aucheri</i>	Brassicaceae	W-IT	Th	<i>Morettia parviflora</i>	Brassicaceae	E-SUD	Hk
<i>Limonium pruinosum</i>	Plumbaginaceae	SA	Hk	<i>Morettia phillaeana</i>	Brassicaceae	E-SUD	Hk
<i>Limonium thouinii</i>	Plumbaginaceae	SA	Th	<i>Moringa peregrina</i>	Moringaceae	E-SUD	Ph-B
<i>Linaria haelava</i>	Scrophulariaceae	E-SA	Th	<i>Muscari commutatum</i>	Lilaceae	M, W-IT	G
<i>Linum pubescens</i>	Linaceae	E-M	Th	<i>Nasturtium officinale</i>	Brassicaceae	PLURI	Hk
<i>Lolium subulatum</i>	Poaceae	IT	Th	<i>Nerium oleander</i>	Apocynaceae	M>IT, SA	Ph-Str
<i>Lolium rigidum</i>	Poaceae	M, IT	Th	<i>Neslia apiculata</i>	Brassicaceae	W-IT, ES	Th
<i>Lonicera etrusca</i>	Caprifoliaceae	E-M	Liane	<i>Neurada procumbens</i>	Neuradaceae	SA>SUD	Th
<i>Lophochloa berythea</i>	Poaceae	E-M, W-IT	Th	<i>Nitraria retusa</i>	Zygophyllaceae	SA>SUD	Ph-Str
<i>Loranthus acaciae</i> rasit	Loranthaceae	E-SUD	Hemipa-	<i>Noaea mucronata</i>	Chenopodiaceae	IT>M	Ch
<i>Lotononis platycarpa</i>	Fabaceae	SA, SUD	Th	<i>Notobasis syriaca</i>	Asteraceae	M>W-IT	Th
<i>Lotus halophilus</i>	Fabaceae	M>SA	Th	<i>Notoceras bicornis</i>	Brassicaceae	SA>	Th
<i>Lotus peregrinus</i>	Fabaceae	E-M	Hk	<i>Ochradenus baccatus</i>	Resedaceae	SUD>SA	Ph-Str
<i>Lycium europaeum</i>	Solanaceae	M, ES	Ph-Str	<i>Olea europaea</i>	Oleaceae	M	Ph-B
<i>Lycium shawii</i>	Solanaceae	E-SA, E-SUD	Ph-Str	<i>Oligomeris linifolia</i>	Resedaceae	SUD> SA	Th-Hk
<i>Maerua crassifolia</i>	Capparaceae	SUD	Ph-B	<i>Onobrychis crista-galli</i>	Fabaceae	SA>IT	Th
<i>Majorana syriaca</i>	Lamiaceae	E-M	Ch	<i>Onobrychis ptolemaica</i>	Fabaceae	W-IT, SA	Hk
<i>Malcolmia africana</i>	Brassicaceae	IT, SA>M	Th	<i>Onobrychis wettsteinii</i>	Fabaceae	W-IT	Hk
<i>Malva parviflora</i>	Malvaceae	M, IT	Th	<i>Ononis antiquorum</i>	Fabaceae	E-M, W-IT>ES	Hk
<i>Maresia pygmaea</i>	Brassicaceae	E-SA	Th	<i>Ononis natrix</i>	Fabaceae	M>	Ch
<i>Marrubium vulgare</i>	Lamiaceae	M, IT	Ch	<i>Ononis serrata</i>	Fabaceae	M, SA	Th
<i>Matthiola arabica</i>	Brassicaceae	SA	Hk	<i>Onopordum alexandrinum</i>	Asteraceae	W-IT, E-SA	Hk
<i>Matthiola aspera</i>	Brassicaceae	SA (END)	Th	<i>Onopordum palaestinum</i>	Asteraceae	E-M, W-IT	bienn
				<i>Onopordum transjordanicum</i>	Asteraceae	W-IT (END)	bienn

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Onosma aaronsohnii</i>	Boraginaceae	W-IT (END)	Hk	<i>Plantago coronopus</i>	Plantaginaceae	M, W-IT, SA	Th
<i>Ophrys fleischmannii</i> (=fusca)	Orchidaceae	E-M	G	<i>Plantago cylindrica</i>	Plantaginaceae	E-SA	Th
<i>Orchis anatolica</i>	Orchidaceae	E-M>W-IT	G	<i>Plantago maris-mortui</i>	Plantaginaceae	E-SA (END)	Th
<i>Orlaya daucooides</i>	Apiaceae	M>W-IT	Th	<i>Plantago notata</i>	Plantaginaceae	W-IT, SA	Th
<i>Ornithogalum sp.</i>	Lilaceae			<i>Plantago ovata</i>	Plantaginaceae	W-IT, SA	Th-Hk
G				<i>Poa bulbosa</i>	Poaceae	M, IT, ES	Hk
<i>Osyris alba</i>	Santalaceae	M, W-EU	Ch	<i>Poa eigii</i>	Poaceae	W-IT (END)	Hk
<i>Pallenis spinosa</i>	Asteraceae	M, W-IT	Th	<i>Poa sinaica</i>	Poaceae	IT	Hk
<i>Pancratium sickenbergeri</i>	Amaryllidaceae	SA	G	<i>Podonosma orientalis</i>	Boraginaceae	E-M, W-IT	Hk
<i>Panicum turgidum</i>	Poaceae	SA, SUD	Hk	<i>Polycarpha repens</i>	Caryophyllaceae	N-SUD>SA	Hk
<i>Paracaryum intermedium</i>	Boraginaceae	IT, E-SA	Th	<i>Polycarpon succulentum</i>	Caryophyllaceae	E-SA	Th
<i>Parentuccella flaviflora</i>	Scrophulariaceae	E-M, IT	Th	<i>Polygala sinaica</i>	Polygalaceae	SUD	Ch
<i>Parietaria alsinifolia</i>	Urticaceae	SA>	Th	<i>Polypogon monspeliensis</i>	Poaceae	M, IT, SA>TROP	Th
<i>Parietaria diffusa</i>	Urticaceae	M, IT>SUD, ES	Hk	<i>Populus euphratica</i>	Salicaceae	IT, SA	Ph-B
<i>Paronychia arabica</i>	Caryophyllaceae	SA>M, SUD	Th	<i>Prasium majus</i>	Lamiaceae	M	Ch
<i>Paspalum dilatatum</i>	Poaceae	TROP. AMERIKA	Hk	<i>Prosopis farcta</i>	Mimosaceae	W-IT>M, SA	Ch-Ph-Str
<i>Peganum harmala</i>	Zygophyllaceae	IT, SA>M, ES	Hk	<i>Psoralea flaccida</i>	Fabaceae	E-M	Hk
<i>Pennisetum asperifolium</i>	Poaceae	S-M, TROP, S-AFR	Hk	<i>Pteranthus dichotomus</i>	Caryophyllaceae	SA>IT, M, SUD	Th
<i>Pennisetum ciliare</i>	Poaceae	SA>SUD, M, TROP	Hk	<i>Pterocephalus pulverulentus</i>	Dipsacaceae	W-IT	Ch
<i>Pergularia tomentosa</i>	Asclepiadaceae	SUD>SA	Ph-Str	<i>Pulicaria crispa</i>	Asteraceae	SA, SUD	Ch
<i>Periploca aphylla</i>	Asclepiadaceae	SUD>E-SA	Ph	<i>Pulicaria desertorum</i>	Asteraceae	E-SA, E-SUD	Th-Hk
<i>Phagnalon barbeyanum</i>	Asteraceae	E-SA (PAL, SINAI, ÄGYPTEN)	Ch	<i>Pyrus syriaca</i>	Rosaceae	E-M, W-IT	Ph-B
<i>Phagnalon rupestre</i>	Asteraceae	M, W-IT	Ch	<i>Quercus boissieri</i>	Fagaceae	E-M, W-IT	Ph-B
<i>Phalaris tuberosa</i>	Poaceae	M> IT	Hk	<i>Quercus calliprinos</i>	Fagaceae	E-M	Ph-B
<i>Phlomis brachyodon</i>	Lamiaceae	W-IT	Ch	<i>Quercus ithaburensis</i>	Fagaceae	E-M (PAL, TÜRKEI)	Ph-B
<i>Phlomis platystegia</i>	Lamiaceae	E-M, IT	Ch	<i>Ranunculus arvensis</i>	Ranunculaceae	M, IT, ES	Th
<i>Phlomis viscosa</i>	Lamiaceae	E-M	Ph-Str	<i>Ranunculus asiaticus</i>	Ranunculaceae	M>W-IT	G
<i>Phoenix dactylifera</i>	Arecaceae	SA>SUD	Ph-B	<i>Ranunculus damascenus</i>	Ranunculaceae	W-IT	G
<i>Phragmites australis</i>	Poaceae	PLURI	Hk	<i>Ranunculus millefolius</i>	Ranunculaceae	E-M, W-IT	G
<i>Picris cyanocarpa</i>	Asteraceae	E-SA (PAL, SINAI, AR)	Th	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Brassicaceae	M, ES	Th
<i>Picris damascena</i>	Asteraceae	W-IT	Th	<i>Raphanus rostratum</i>	Brassicaceae	E-M	Th
<i>Pimpinella cretica</i>	Apiaceae	E-M>	Th	<i>Reaumuria alternifolia</i>	Tamaricaceae	IT	Ch
<i>Pimpinella eriocarpa</i>	Apiaceae	W-IT	Th	<i>Reaumuria hirtella</i>	Tamaricaceae	W-IT	Ch
<i>Pinus halepensis</i>	Pinaceae	M	Ph-B	<i>Reboudia pinnata</i>	Brassicaceae	E-SA	Th
<i>Piptatherum holciforme</i>	Poaceae	E-M, W-IT	Hk	<i>Reichardia tingitana</i>	Asteraceae	W-IT, E-SA	Th
<i>Pistacia atlantica</i>	Anacardiaceae	IT	Ph-B	<i>Reseda arabica</i>	Resedaceae	SA	Th
<i>Pistacia khinjuk</i>	Anacardiaceae	IT	Ph-B	<i>Reseda decursiva</i>	Resedaceae	SA	Th
<i>Pistacia palaestina</i>	Anacardiaceae	E-M>	Ph-B, Str	<i>Reseda luteola</i>	Resedaceae	M>ES, IT	Th-Hk
<i>Pituranthos tortuosus</i>	Apiaceae	E-SA	Hk	<i>Reseda muricata</i>	Resedaceae	E-SA	Hk
<i>Pituranthos triradiatus</i>	Apiaceae	E-SA	Hk	<i>Retama raetam</i>	Fabaceae	SA>IT, M	Ph-Str
<i>Plantago albicans</i>	Plantaginaceae	M, SA	Hk	<i>Rhagadiolus stellatus</i>	Asteraceae	M>W-IT	Th
<i>Plantago amplexicaulis</i>	Plantaginaceae	E-SA	Th	<i>Rhamnus dispermus</i>	Rhamnaceae	E-SA	Ph-Str
<i>Plantago ciliata</i>	Plantaginaceae	SA	Th	<i>Rhamnus palaestinus</i>	Rhamnaceae	E-M	Ph-Str

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Rhus tripartita</i>	Anacardiaceae	W-IT>M, SA	Ph-Str	<i>Sclerocephalus arabicus</i>	Caryophyllaceae	SA	Th
<i>Robbireia delileana</i>	Caryophyllaceae	SA, SUD	Hk	<i>Scorpiurus muricatus</i>	Fabaceae	M>IT	Th
<i>Roemeria hybrida</i>	Papaveraceae	M, IT>SA, ES	Th	<i>Scorzonera judaica</i>	Asteraceae	W-IT	Hk
<i>Rubia tenuifolia</i>	Rubiaceae	M	Liane	<i>Scorzonera papposa</i>	Asteraceae	W-IT>E-M	Hk
<i>Rubia tinctorum</i>	Rubiaceae	M, IT	Liane	<i>Scorzonera pusilla</i>	Asteraceae	IT	Hk
<i>Rumex bucephalophorus</i>	Polygonaceae	M	Th	<i>Scorzonera tortuosissima</i>	Asteraceae	W-IT	Ch
<i>Rumex cyprius</i>	Polygonaceae	IT, SA>E-M	Th	<i>Scrophularia deserti</i>	Scrophulariaceae	E-SA	Hk
<i>Rumex vesicarius</i>	Polygonaceae	SA>M, SUD	Th	<i>Scrophularia xanthoglossa</i>	Scrophulariaceae	E-M	Hk-Ch
<i>Ruscus aculeatus</i>	Lilaceae	M>ES	Halbstr.	<i>Scrophularia xylorrhiza</i>	Scrophulariaceae	W-IT	Hk
<i>Ruta chalepensis</i>	Rutaceae	M	Ch	<i>Seidlitzia rosmarinus</i>	Chenopodiaceae	E-SA>IT, E-SUD	Ch
<i>Saccharum ravennae</i>	Poaceae	M, IT	Hk	<i>Senecio flavus</i>	Asteraceae	SA, SUD	Th
<i>Salicornia europaea</i>	Chenopodiaceae	M, ES	Th	<i>Senecio glaucus</i>	Asteraceae	W-IT	Th
<i>Salix acmophylla</i>	Salicaceae	E-M, IT	Ph-B, Str	<i>Senecio vernalis</i>	Asteraceae	E-M, W-IT>M-EU	Th
<i>Salsola baryosma</i>	Chenopodiaceae	SUD>SA	Ch	<i>Sherardia arvensis</i>	Rubiaceae	M, W-IT, ES	Th
<i>Salsola cyclophylla</i>	Chenopodiaceae	?	?	<i>Silene aegyptiaca</i>	Caryophyllaceae	E-M	Th
<i>Salsola longifolia</i>	Chenopodiaceae	SA>M	Ch	<i>Silene arabica</i>	Caryophyllaceae	E-SA	Th
<i>Salsola tetrandra</i>	Chenopodiaceae	SA, (SUD)	Ch	<i>Silene colorata</i>	Caryophyllaceae	M	Th
<i>Salsola vermiculata</i>	Chenopodiaceae	IT, SA	Ch	<i>Silene coniflora</i>	Caryophyllaceae	W-IT>S-M	Th
<i>Salvadora persica</i>	Salvadoraceae	SUD	Ph-B, Str	<i>Silene conoidea</i>	Caryophyllaceae	E-M, W-IT	Th
<i>Salvia aegyptiaca</i>	Lamiaceae	SA>SUD	Ch	<i>Silene damascena</i>	Caryophyllaceae	E-M	Th
<i>Salvia deserti</i>	Lamiaceae	E-SA	Ch	<i>Silene longipetala</i>	Caryophyllaceae	E-M>W-IT	Hk
<i>Salvia dominica</i>	Lamiaceae	E-M	Ch	<i>Silene villosa</i>	Caryophyllaceae	SA	Th
<i>Salvia horminum</i>	Lamiaceae	E-M>W-IT	Th	<i>Silybum marianum</i>	Asteraceae	M, IT>ES	Th
<i>Salvia lanigera</i>	Lamiaceae	S-M, SA	Hk	<i>Sinapis alba</i>	Brassicaceae	M, IT	Th
<i>Salvia multicaulis</i>	Lamiaceae	W-IT	Ch	<i>Sisymbrium bilobum</i>	Brassicaceae	W-IT	Th
<i>Salvia palaestina</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT	Hk	<i>Sisymbrium erysimoides</i>	Brassicaceae	M, SA>SUD, MAK	Th
<i>Salvia peratica</i>	Lamiaceae	E-M (END)	Hk	<i>Sisymbrium officinale</i>	Brassicaceae	M, IT, ES	Th
<i>Salvia samuelssonii</i>	Lamiaceae	E-M, W-IT	Hk	<i>Smilax aspera</i>	Lilaceae	M>	Liane
<i>Salvia spinosa</i>	Lamiaceae	IT>E-SA, E-SUD	Hk	<i>Solanum incanum</i>	Solanaceae	SUD	Ph-Str
<i>Salvia syriaca</i>	Lamiaceae	W-IT>E-M	Hk	<i>Solanum luteum</i>	Solanaceae	M, W-IT, ES	Th
<i>Samolus valerandi</i>	Primulaceae	BOR-TROP	Hk	<i>Solanum sinaicum</i>	Solanaceae	E-SA	Hk-Ch
<i>Sarcopoterium spinosum</i>	Rosaceae	E-M	Ch	<i>Sonchus oleraceus</i>	Asteraceae	ES, M, IT	Hk
<i>Satureja thymbrifolia</i>	Lamiaceae	W-IT, E-SA (END)	Ch	<i>Spergula fallax</i>	Caryophyllaceae	SA>M, SUD	Th
<i>Savignya parviflora</i>	Brassicaceae	SA	Th	<i>Spergularia diandra</i>	Caryophyllaceae	M, IT, SA	Th
<i>Scabiosa eremophila</i>	Dipsacaceae	E-SA	Th	<i>Stachys aegyptiaca</i>	Lamiaceae	E-SA	Ch
<i>Scabiosa porphyroneura</i>	Dipsacaceae	W-IT, E-SA	Th	<i>Stellaria media</i>	Caryophyllaceae	PLURI	Th
<i>Schimpera arabica</i>	Brassicaceae	E-SA	Th	<i>Stipa barbata</i>	Poaceae	IT	Hk
<i>Schismus arabicus</i>	Poaceae	IT, SA>M	Th	<i>Stipa capensis</i>	Poaceae	IT, SA>M	Th
<i>Schismus barbatus</i>	Poaceae	IT, SA>M	Th	<i>Stipa parviflora</i>	Poaceae	IT>M	Hk
<i>Schoenus nigricans</i>	Cyperaceae	M, IT, ES, S-AFR	Hk	<i>Stipagrostis ciliata</i>	Poaceae	SA, S-AFR	Hk
<i>Scilla sp.</i>	Lilaceae			<i>Stipagrostis obtusa</i>	Poaceae	SA, SUD, TROP	Hk
G				<i>Stipagrostis plumosa</i>	Poaceae	IT, SA>SUD	Hk
<i>Scirpus holoschoenus</i>	Cyperaceae	M, IT>ES	Hk	<i>Stipagrostis raddiana</i>	Poaceae	SA	Hk

Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.	Art	Familie	Phytogr. Stellung	Lebensf.
<i>Styrax officinalis</i>	Styracaceae	E-M	Ph-Str	<i>Tripleurospermum auriculatum</i>	Asteraceae	W-IT	Th
<i>Suaeda aegyptiaca</i>	Chenopodiaceae	E-SA	Ch	<i>Tripteris vaillantii</i>	Asteraceae	E-SA, SUD (S-PAL, SINAI, AR)	Ch
<i>Suaeda fruticosa</i>	Chenopodiaceae	SUD>SA, (SUD>TROP AFR)	Ch	<i>Tulipa polychroma</i>	Lilaceae	W-IT	G
<i>Suaeda monoica</i>	Chenopodiaceae	SUD>SA, TROP	Ph-Str	<i>Tulipa systola</i>	Lilaceae	W-IT	G
<i>Suaeda vermiculata</i>	Chenopodiaceae	SA>SUD	Ch	<i>Typha domingensis</i>	Typhaceae	M, IT	Hk
<i>Taeniatherum crinitum</i>	Poaceae	IT	Th	<i>Umbilicus intermedius</i>	Crassulaceae	E-M, W-IT	Hk
<i>Tamarix aphylla</i>	Tamaricaceae	SUD>SA	Ph-B-Str	<i>Urginea maritima</i>	Lilaceae	M	G
<i>Tamarix arvensis</i>	Tamaricaceae	E-SA, E-SUD	Ph-Str	<i>Urospermum picroides</i>	Asteraceae	M, W-IT	Th
<i>Tamarix jordanis</i>	Tamaricaceae	E-M	Ph-Str	<i>Valantia hispida</i>	Rubiaceae	M, W-IT	Th
<i>Tamarix negevensis</i>	Tamaricaceae	SA	Ph-B-Str	<i>Valerianella vesicaria</i>	Valerianaceae	E-M, W-IT	Th
<i>Tamarix nilotica</i>	Tamaricaceae	SA>SUD, M	Ph-Str	<i>Varthemia iphionoides</i>	Asteraceae	E-M	Ch
<i>Tamarix palaestina</i>	Tamaricaceae	SA	Ph-Str	<i>Varthemia montana</i>	Asteraceae	SA	Ch
<i>Tamarix passerinoides</i>	Tamaricaceae	E-SA, E-SUD	Ph-Str	<i>Verbascum eremobium</i>	Scrophulariaceae	W-IT	Ch
<i>Tamarix tetragyna</i>	Tamaricaceae	E-M, SA	Ph-Str	<i>Verbascum fruticosum</i>	Scrophulariaceae	W-IT	Hk
<i>Tamus communis</i>	Dioscoreaceae	M>W-IT	Liane	<i>Verbascum petrae</i>	Scrophulariaceae	E-SA (END)	bienn
<i>Tanacetum santolinoides</i>	Asteraceae	W-IT	Hk-Ch	<i>Verbascum sinuatum</i>	Scrophulariaceae	M, W-IT	bienn
<i>Telephium sphaerospermum</i>	Caryophyllaceae	SA, E-SUD	Th	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Scrophulariaceae	BOR-TROP	Hk
<i>Tephrosia apollinea</i>	Fabaceae	SUD, E-AFR	Ch	<i>Veronica campylopoda</i>	Scrophulariaceae	IT	Th
<i>Tetradiclis tenella</i>	Zygophyllaceae	W-IT>SA	Th	<i>Vicia monantha</i>	Fabaceae	S-M, W-IT	Th
<i>Tetrapogon villosus</i>	Poaceae	SA	Hk	<i>Vicia palaestina</i>	Fabaceae	E-M	Th
<i>Teucrium leucocladum</i>	Lamiaceae	E-SA	Ch	<i>Vicia peregrina</i>	Fabaceae	M, IT	Th
<i>Teucrium polium</i>	Lamiaceae	M, W-IT	Ch	<i>Vitex agnus-castus</i>	Verbenaceae	M>IT	Ph-Str
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	Brassicaceae	M, IT>ES	Th	<i>Xanthium spinosum</i>	Asteraceae	BOR-TROP	Th
<i>Thymbra spicata</i>	Lamiaceae	E-M	Ch	<i>Zanichellia palustris</i>	Zannichelliaceae	BOR-TROP	Wasserpfl
<i>Thymelea hirsuta</i>	Thymelaeaceae	M, SA	Ph-Str	<i>Zanichellia palustris</i>	Zannichelliaceae	BOR-TROP	Wasserpfl
<i>Thymus bovei</i>	Lamiaceae	E-SA	Ch	<i>Zilla spinosa</i>	Brassicaceae	SA	Ch
<i>Tolpis virgata</i>	Asteraceae	M	Hk	<i>Ziziphora capitata</i>	Lamiaceae	M, W-IT	Th
<i>Torularia torulosa</i>	Brassicaceae	IT>SA	Th	<i>Ziziphus lotus</i>	Rhamnaceae	M, SUD	Ph-Str
<i>Traganum nudatum</i>	Chenopodiaceae	SA>SUD, (SA)	Ch	<i>Ziziphus nummularia</i>	Rhamnaceae	SUD	Ph-Str
<i>Tragopogon collinus</i>	Asteraceae	W-IT	Hk	<i>Ziziphus spina-christi</i>	Rhamnaceae	SUD>SA, IT, M	Ph-B
<i>Trichodesma africana</i>	Boraginaceae	SA, SUD, TROP	Th-Hk	<i>Zygophyllum album</i>	Zygophyllaceae	SA>M	Hk
<i>Trichodesma ehrenbergii</i>	Boraginaceae	E-SUD	Th-Hk	<i>Zygophyllum dumosum</i>	Zygophyllaceae	E-SA	Ch
<i>Trifolium campestre</i>	Fabaceae	M>ES, IT	Th	<i>Zygophyllum simplex</i>	Zygophyllaceae	E-SUD	Th
<i>Trifolium clusii</i>	Fabaceae	E-M>W-M, W-IT	Th				
<i>Trifolium clypeatum</i>	Fabaceae	E-M	Th				
<i>Trifolium dasyurum</i>	Fabaceae	E-M>IT	Th				
<i>Trifolium purpureum</i>	Fabaceae	M	Th				
<i>Trifolium scabrum</i>	Fabaceae	M>IT, ES	Th				
<i>Trifolium stellatum</i>	Fabaceae	M	Th				
<i>Trifolium tomentosum</i>	Fabaceae	M, W-IT, ES	Th				
<i>Trigonella arabica</i>	Fabaceae	SA>M	Th				
<i>Trigonella moabitica</i>	Fabaceae	IT	Th				
<i>Trigonella stellata</i>	Fabaceae	SA>W-IT	Th				

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denisia](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [0014](#)

Autor(en)/Author(s): Albert Roland, Petutschnig Bibiane, Watzka Margarete

Artikel/Article: [Zur Vegetation und Flora Jordaniens 133-220](#)