

# Aktuelle Beiträge

## Zur Vegetation und Ökologie des Kilimandjaro

Von ULRICH KULL, Stuttgart

Mit 12 Farbbildern auf 4 Tafeln<sup>1</sup> und 19 Schwarzweiß-Abbildungen

### Zusammenfassung

In Ergänzung zu der Darstellung von CARLÉ (1977) in diesen Jahreshften werden einige geologische Beobachtungen mitgeteilt. Die Höhenzonierung der Vegetation wird unter Charakterisierung der am üblichen Aufstiegsweg häufigen Arten dargestellt. Dabei werden die Vegetationsstufen (Orobiome) des Bergwaldes, der Ericaceen (mit den Zonen Gras-Moor-Land, Ericaceen-Busch und afroalpine Zone s. str.) und der alpinen Wüste beschrieben. Für die Vegetationsarmut der alpinen Wüste ist die extreme Trockenheit verantwortlich; die Anordnung der Pflanzen am Rand von Steinen wird durch das Vorliegen von Wassertaschen und die Verfügbarkeit von Nebelniederschlag erklärt und mit den Verhältnissen im Negev verglichen. Systematik und Ökologie der Dendrosenecien werden zusammenfassend dargestellt und Evolutionsvorgänge in der afroalpinen Flora an Beispielen aufgezeigt.

### Vorwort

Vor einigen Jahren erschien in diesen Jahreshften ein umfangreicher Aufsatz über den Kilimandjaro (CARLÉ 1977), der mittlerweile verschiedenen Reiseführern und Text-Bildbänden als Quelle diente. Daher mag es von Wert sein, diese Arbeit durch botanische und einige wenige geologische Beobachtungen zu ergänzen und eine ausführlichere Beschreibung der Vegetationszonen unter Heranziehung der neueren Bearbeitungen zu geben und durch Abbildungen zu veranschaulichen. Alle Beobachtungen stammen von der üblichen Aufstiegsroute Marangu – Mandarahütte – Horombohütte – Kibohütte – Kraterand – Uhuru Peak (vgl. dazu CARLÉ 1977) und aus der Zeit um den Jahreswechsel 1985/86. Die Vegetation der oberen Höhenstufen des Kilimandjaro ist aber nur wenig jahreszeitenabhängig, so daß die Aspektschilderungen einigermaßen allgemeingültig sein dürften. Dies zeigt auch der Vergleich mit den verschiedenen Beschreibungen in der Literatur (vgl. unten) und mit den Vegetationsbildern in TOBLER-WOLFF und TOBLER (1914), HEDBERG (1964) und WALTER (1973).

### Geologische Beobachtungen

Die geologischen Beobachtungen sollen die ausführliche Beschreibung von CARLÉ hinsichtlich einiger Punkte ergänzen, die am Aufstiegsweg von Interesse

---

<sup>1</sup> gestiftet vom Verfasser (Anm. d. Red.).



Abb. 1: Kilimandjaro-Massiv von Südwesten. Links Kibo-, rechts Mawenzi-Gipfel, beide mit Neuschnee. Über dem dunklen Bergwald die helle Zone des Gras-Moor-Landes, darüber – wieder dunkler – der Ericaceen-Busch und die afroalpine Stufe s. str.

sein können. Die zum Verständnis dieser Beobachtungen erforderlichen geologischen Zusammenhänge und die Route findet man bei CARLÉ dargestellt.

In der Umgebung der Horombohütte findet man unmittelbar unterhalb der Hütten erstmals auf dem Aufstiegsweg typische rhombenporphyrische Laven. Sie gehören zu den Förderprodukten des Kibo. Die großen hellen Feldspat-Porphyroblasten fallen im frischen Bruch sofort auf. Die Morphologie des schmalen Lavastroms ist trotz der Vegetationsdecke (vorwiegend *Philippia*-Gebüsch) zu erkennen. Sein Dach ist eingesunken und zum Teil eingebrochen, da sich die Lava im zentralen Teil noch bewegte, als die seitlichen Ränder bereits erstarrt waren und auch die Oberfläche schon eine harte Kruste besaß. In dem Lavastrom kommen daher sogar tunnelartige Hohlräume mit steilen Wänden vor (SAMPSON 1981).

Auf dem üblichen Weg der „Upper Route“ erreicht man wenig oberhalb der Horombohütte nach dem Passieren einer großen sumpfigen Mulde und des Quellhorizontes mit „Last Water“ (ca. 1 km ab Horombohütte) die „Zebrafelsen“, die linkerhand den weiteren Aufstiegsweg begleiten. Es handelt sich um einen Lavastrom, dessen Gestein ein Limburgit mit Einsprenglingen von Augit, Olivin und Hornblenden („Lamprobolit“) ist.

Die namengebende helle und dunkle Streifung der Felsen ist eine oberflächliche Färbung und wird auf Erosionswirkungen und Ablagerungen durch darüber herabströmendes Wasser zurückgeführt. Der Limburgitstrom kann nordwärts bis zum Parasitärkrater East Lava Hill am Sattel verfolgt werden. Dort



Abb. 2: Kraterrand des Kibo vom Uhuru-Peak aus.

wurde er offenbar aus einer Spalte gefördert, da der Kraterhügel selbst nur aus Pyroklastika aufgebaut zu sein scheint. Der Limburgitstrom tritt auf der Karte von CARLÉ (1977, S. 95; dort mit P 2 bezeichnet) deutlich in Erscheinung.

Bei der langen Wanderung über den Sattel fallen im westlichen Teil, gegen die Kibo-Basis zu, ausgewitterte Feldspäte auf, die man hier bequem sammeln kann. Sie erreichen zum Teil eine Länge von mehr als 5 cm. Gelegentlich sind sie, bedingt durch die Solifluktuationsvorgänge, sogar in Mustern angeordnet. Diese Feldspat-Rhomboide entstammen den Rhombenporphyr-Laven, die man im Rahmen der Vulkanstratigraphie der Rhombenporphyr-Gruppe und der Caldera-Randgruppe zuordnen kann. Die Feldspäte sind Anorthoklase, eine relativ seltene Form trikliner Feldspäte aus der Albit-Orthoklas-Reihe. Diese Mischreihe hat bei Temperaturen unter 650 °C eine große Mischungslücke; Anorthoklas kann daher nur bei sehr rascher Abkühlung erhalten bleiben. Eine weitere Möglichkeit, derartige Anorthoklase (aus der Caldera-Randgruppe) zu sammeln, besteht am Kraterrand am Weg von Gillman's Point zum Uhuru Peak nach Passieren von Stella Point. Hier wittern die helleren Feldspäte aus dunkler, schlackiger Lava aus. Sie sind meistens vor einer dunklen Verwitterungskruste überzogen. Die von CARLÉ vom Kraterrand beschriebenen Augite haben wir nicht beobachtet und an einigen untersuchten Felsen anstehender Lava auch keine deutlich erkennbaren Augiteinsprenglinge wahrgenommen. Allerdings lagen etwa zwei Drittel der Strecke von Gillman's Point bis zum Uhuru Peak unter Schnee und Firn. Am Gipfel des Uhuru Peak endlich findet man schlackige Lava mit größeren Feldspat-Rhomboiden und kleineren Nephelin-Einsprenglingen.



Abb. 3: Anorthoklas-Feldspäte. Links: vom westlichen Sattel; rechts: vom Kraterrand nahe Stella Point. Als Maßstab: wahre Gesamtlänge des großen Kristalls links unten: 4,5 cm.

### Höhenzonierung der Vegetation

Die Vegetationszonen am Kilimandjaro sind ausführlich zuerst von VOLKENS (1897) beschrieben worden. Eine Aufzählung der wichtigen Pflanzenarten findet man bei ENGLER (1925). Eine sehr gute und knappe Übersicht über die Vegetationsverhältnisse am üblichen Aufstiegsweg gab COTTON (1930). Weitere

---

#### Tafel 1

Farbbild 1: Baumsenecien: *Senecio johnstonii* OLIV. ssp. *cottonii* (HUTCH. et TAYL.) MABB. in einer nassen Senke mit *Carex monostachya*. Oberhalb der Horombo-Hütte, ca. 3 850 m. Vorne *Philippia*-Gebüsch. In der Senke keine Ericaceen.

Farbbild 2: Baumsenecien: *Senecio johnstonii* OLIV. ssp. *johnstonii*, Gebirgsökotyp (= *S. kilimanjari* MILDBR.) in einer Senke bei ca. 3 600 m (Gebiet der Korongos). Das *Philippia*-Gebüsch zeigt Brandeinwirkung, auch der Mantel abgestorbener Blätter an den Baumsenecien ist zum Teil zerstört.

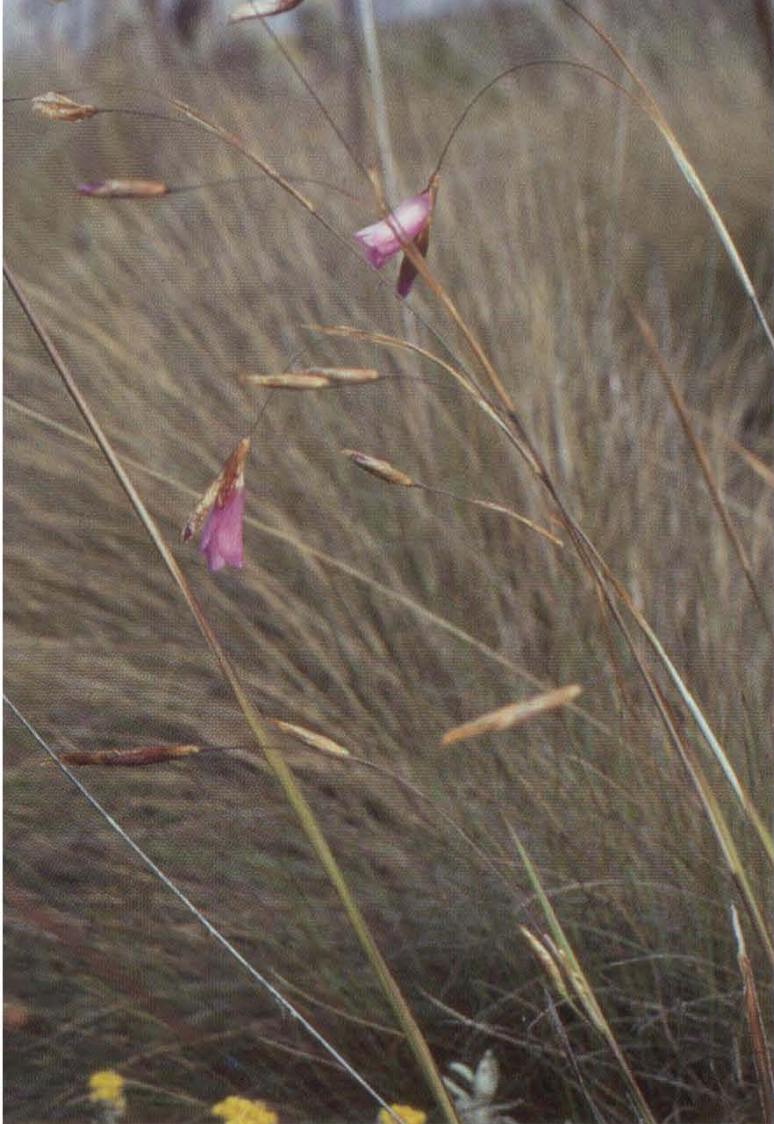
#### Tafel 2

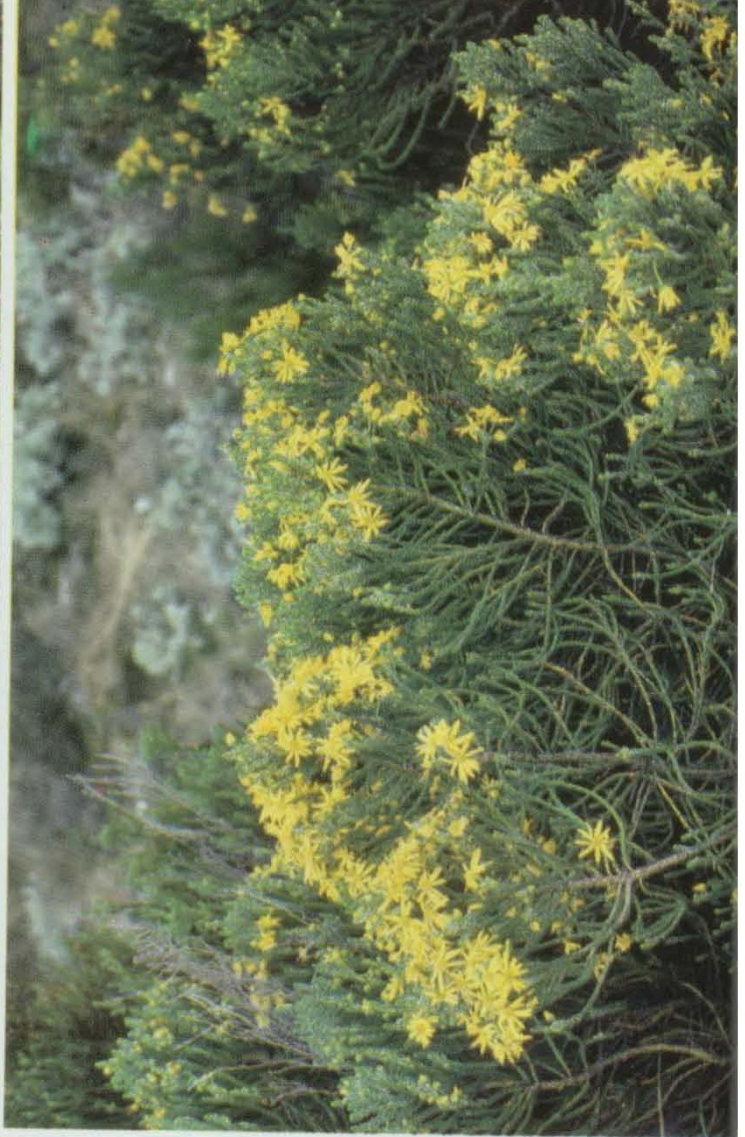
Farbbild 3: Vegetation in der Stufe der alpinen Wüste nahe dem Westfuß des Mawenzi auf dem Sattel (ca. 4 300 m). Die hier ziemlich dicht wachsenden Horstgräser sind an Steinen lokalisiert.

Farbbild 4: Gras-Moor-Land mit Ericaceen nahe der Waldgrenze. Im Hintergrund der Parasitärkrater Kifinika (ca. 3 200 m). Vorne links *Erica* und *Philippia*.











Darstellungen stammen von SCHLIEBEN (1937), HEDBERG (1951), GREENWAY (1974) und COE (1981). Die Pflanzensoziologie der Vegetationsstufen auf der Südseite oberhalb des Bergwaldes beschrieb KLÖTZLI (1958). Die alpine Stufe wurde ökologisch zunächst von SALT (1954) und dann in einer umfangreichen Monographie von HEDBERG (1964) bearbeitet. Die hier gegebene Beschreibung stellt vor allem die häufigen und leicht kenntlichen Arten der verschiedenen Vegetationszonen vor und versucht, einige Ungenauigkeiten und Irrtümer in der Literatur zu korrigieren.

Eine Kilimandjaro-Besteigung beginnt üblicherweise in Marangu. Hier befindet man sich in der Stufe des Kulturlandes, die ungefähr bei 900–1000 m die Baumsavanne ablöst. Das dichte Kulturland um Marangu ist durch Pflanzungen und Gärten mit mehreren Pflanzenstockwerken gekennzeichnet. Man findet vor allem Kaffee- und Bananenplantagen, daneben Mais, Maniok, Kartoffeln, Taro und Gemüse (nach GREENWAY 1974 darunter insbesondere Erbsen, Bataten, Kohl) sowie Obstbäume (Mango, Gujave, Citrus).

### Bergwald-Stufe

In einer Höhe von 1500–1800 m beginnt die Stufe des Bergwaldes, in Marangu unmittelbar am Tor des Nationalparks. Die Untergrenze des Bergwaldes ist heute mit Sicherheit eine künstliche Rodungsgrenze. Im Bereich des Bergwaldes werden die höchsten Niederschläge am Kilimandjaro gemessen, nach oben nehmen sie dann fortlaufend ab (vgl. HEDBERG 1964). Der Bergwald ist dadurch auch in der Trockenzeit noch sehr feucht. Epiphyten sind nicht selten; es handelt sich dabei bevorzugt um Moose und Farne und im höheren nebelreichen Teil des Waldes um zahlreiche Flechten. Lianen fehlen nicht, wie mehrfach in der Literatur angegeben ist; sie sind allerdings nur an Rändern von Lichtungen häufiger und somit nicht vegetationsbestimmend. Der Bergwald ist durch eine

---

#### Tafel 3

Farbbild 5: *Dierama pendulum* (L. FIL.) BAK.; Iridaceae, ca. 3 400 m.

Farbbild 6: *Disa deckenii* RCHB. FIL.; Orchidaceae, ca. 3 000 m.

Farbbild 7: *Hebenstretia dentata* L.; Scrophulariaceae, ca. 3 500 m. Ericoide Wuchsform.

Farbbild 8: *Haplocarpha ruepellii* (SCH. BIP.) BEAUVERD; Asteraceae, ca. 3 900 m. Bodenrosetten-Pflanze.

#### Tafel 4

Farbbild 9: *Impatiens kilimanjari* OLIV.; Balsaminaceae, ca. 2 800 m, im Bergwald. Endemit des Kilimandjaro.

Farbbild 10: *Senecio cyaneus* O. HOFFM.; Asteraceae, ca. 3 100 m, oberhalb des Bergwaldes.

Farbbild 11: *Aristea alata* BAKER; Iridaceae, ca. 3 400 m.

Farbbild 12: *Euryops dacrydioides* OLIV.; Asteraceae, ca. 3 900 m, oberhalb der Horombo-Hütte. Ericoide Wuchsform.

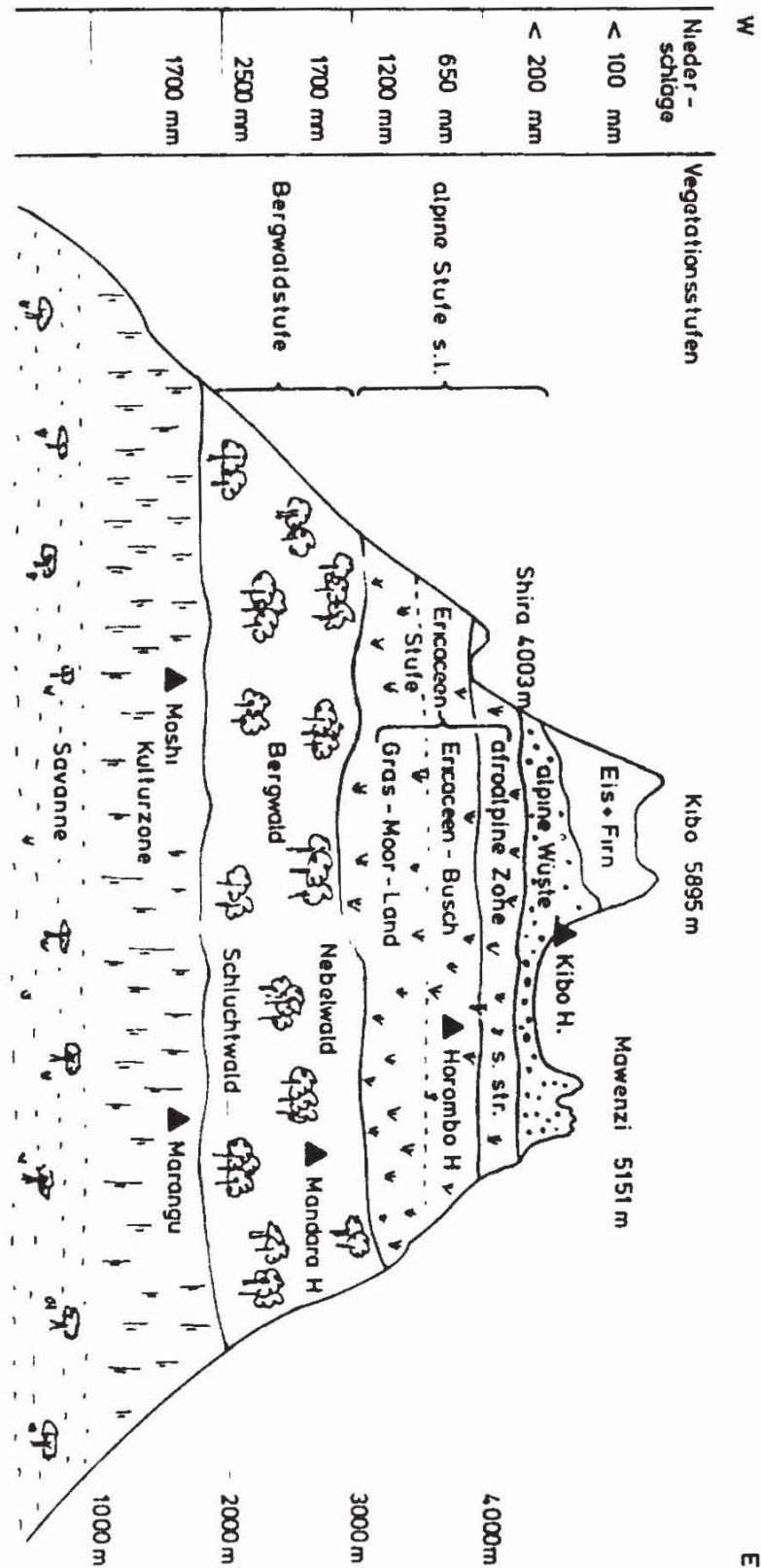


Abb. 4: Höhenzonierung der Vegetation am Kilimandjaro. (Zeichnung: U. BÄCHLE)

hohe Artenvielfalt charakterisiert. Nur wenige Formen lassen sich leicht erkennen. Unter den Bäumen sind die Araliacee *Schefflera* mit ihren charakteristischen Blättern, die Euphorbiacee *Macaranga* und die durch helles Laub und



Abb. 5: Bergwald: Nebelwaldstufe, nahe Mandara-Hütte. Mit *Hagenia* (vorne rechts) und *Podocarpus*. Zahlreiche Flechten.

dunkle Rinde gekennzeichnete Loganiacee *Nuxia* bemerkenswert. Auffällig sind weiterhin Baumfarne (*Cyathea manniana*), die mehrere Meter hohe Waldlobelie (*Lobelia giberroa* = *L. volkensii*) und ein großer, strauchiger oder baumförmiger *Hypericum* (*H. lanceolatum*). An Holzpflanzen rankt häufig *Begonia meyeri-johannis*, gelegentlich auch *Piper* empor. Unter den Bodenpflanzen des Waldes sind häufig: *Kalanchoe*, *Crassula*, *Viola eminii*, *Haemanthus eurysiphon* mit roten kugeligen Blütenständen, die großblütigen Springkräuter *Impatiens pseudoviola* und *I. kilimanjari*, die im Wuchs an ein Bingelkraut erinnernde Urticacee *Pilea johnstonii*, die blaublühende Leguminose *Parochetus communis* und *Selaginella*, die ganze Teppiche bilden kann. Orchideen haben wir im Bergwald nicht beobachtet; die vorkommenden Arten wurden von VOLKENS (1906) beschrieben. Auf Waldlichtungen sind das Wandelröschen *Lantana*, der Korbblütler *Erlangea* und Sträucher von *Clerodendron* anzutreffen; vielfach aber sind ganze Flächen von Adlerfarn überwuchert. Mit zunehmender Höhe tritt unter den Waldbäumen immer häufiger *Erica arborea* auf.

Die höheren Teile des Bergwaldes haben häufige Nebel. Dieser „Nebelwald“ ist am bequemsten in der Umgebung der Mandarahütte und auf dem Weg von dieser bis zum oberen Waldrand zu studieren. Kennzeichnend für ihn sind die Bäume *Podocarpus milanjanus* und *Hagenia abyssinica* (Rosaceae), der strauchige *Hypericum lanceolatum* und zahlreiche epiphytische Flechten. Die *Hagenia-Podocarpus*-Zone ist zwar am Kilimandjaro nicht so deutlich wie am Mt. Kenya ausgebildet (vgl. COE 1981), aber doch gut zu erkennen (ENGLER 1925). Weitere

leicht kenntliche Bäume, vor allem nahe dem Waldrand, sind die Ericaceen *Erica arborea* und *Agauria salicifolia*.

### Ericaceen-Stufe

Die Obergrenze des Bergwaldes wird bei 2 800 bis 3 100 m erreicht und liegt damit infolge der geringeren Niederschläge deutlich niedriger als am Mt. Kenya. In geschützten Mulden erreicht der Wald die größten Höhen. Auch an Westhängen steigt er oft besonders hoch, da die austrocknenden Winde bevorzugt von Osten her kommen. An den Parasitärkratern der Rombo-Zone beobachtet man allerdings auch – vermutlich edaphisch bedingte – hochgelegene Waldinseln an östlich geneigten Hängen. Der Übergang zwischen dem Bergwald und der Zone des Gras-Moor-Landes wird durch einen Ericaceen-Wald und -Buschwald als Ökoton vermittelt (vgl. KLÖTZLI 1958). Hier treten neben *Erica arborea* auch die Ericaceen *Philippia excelsa* und *Agauria salicifolia* baumförmig auf; in der Strauchschicht findet man *Philippia trimera*, *Hypericum lanceolatum* und den gelben Ginster *Adenocarpus mannii*. Der Übergang ist ferner gekennzeichnet durch die strauchige zypressenartige Composite *Stoebe kili-mandscharica*, die am Waldrand bis zu 7 m hoch werden soll. Das Blaugrün ihrer Sträucher hebt sich deutlich gegen das Grün der *Philippia* ab. Als weitere Charakterart tritt der blauviolett blühende strauchige *Senecio cyaneus* (Farbbild



Abb. 6: Ericaceen-Buschwald (Ökoton) nahe der Obergrenze des Bergwaldes bei ca. 3 100 m; mit *Erica arborea* L. und *Agauria salicifolia* (COMM.) HOOK f. (links von der Bildmitte).

10) auf. Ferner findet man die ersten Zwergsträucher der nadelblättrigen *Ericaceae Blaeria*.

Die Obergrenze des Bergwaldes ist keinesfalls die Baumgrenze und auch keine orographische Waldgrenze (HEDBERG 1951). Bäume von *Erica arborea* kommen vereinzelt noch wesentlich höher vor (vgl. z. B. SALT 1954), und die Baum-Senecien reichen am Kilimandjaro bis über 4 000 m hinauf. Bis zu welchen Höhen derartige Bäume in den ostafrikanischen Hochgebirgen auftreten und inwieweit sie sich zu ganzen Beständen zusammenschließen, hängt stark von der Wasserverfügbarkeit ab. Am Mt. Kenya steigt die dortige Baum-Senecien-Art *Senecio keniodendron* bis etwa 4 650 m und bildet in Höhen über 4 000 m „waldartige“ Bestände.

Für die nun folgende Zone der strauchbestandenen Grasflächen wählen wir die Bezeichnung **Gras-Moor-Land**. Sie wurde schon von VOLKENS (1897) als Moorland bezeichnet und von KLÖTZLI (1958) als *Exotheca-Agrostis*-Grasland-Gesellschaft detailliert beschrieben. Sie ist durch weite Grasflächen mit Sträuchern und Strauchgruppen gekennzeichnet. Allerdings liegt kein dichter Grasteppich vor, sondern zwischen den Horstgräsern ist der Boden entweder offen oder von Moosen und Flechten bedeckt. So ist auch seine weithin torfig-moorige Beschaffenheit leicht zu erkennen. Zur Blütezeit erinnern die Grasflächen an den Aspekt einer europäischen Blumenwiese (SCHLIEBEN 1937). Zu den horstbildenden Gräsern gehören neben den charakteristischen *Exotheca abyssinica* und *Agrostis volkensis* auch Vertreter von *Festuca*, *Koeleria* und *Pentaschistis*. Als Sträucher findet man *Philippia trimera* und *excelsa*, *Erica arborea*, *Adenocarpus mannii* und den gelbblühenden *Rubus volkensis*. Zu den Zwergsträuchern zählen die Scrophulariaceen *Hebenstretia dentata* (Farbbild 7) und *Selago corymbosa* sowie die *Helichrysum*-Arten *H. meyeri-johannis* (äußere Brakteen rot; charakteristisch für diese Vegetationszone), *H. argyranthum* (Brakteen grünlich-weiß) und *H. kilimanjari* (Brakteen braun-gelb, Blätter mit Zitronengeruch).

Die Blumenwiesen werden gebildet von *Dierama pendulum* (Iridacee; Farbbild 5), die an Orchis erinnernde *Disa deckenii* (Farbbild 6; die stattlichere *Disa stairsii* haben wir nicht beobachtet), *Wahlenbergia*, *Scabiosa columbaria* und der blauen Iridacee *Aristea alata* (Farbbild 11). Dazwischen erscheinen die hochwüchsigen Pflanzen der Fackellilie *Kniphofia thomsonii* (gelb oder orangefarben), der Königskerze *Celsia floccosa* und der *Artemisia afra*. Verbreitet ist auch *Lycopodium clavatum*. Die *Anemone thomsonii* blüht weiß; die Blüten sind gelegentlich rötlich überlaufen und vor allem die Außenseite der Kronblätter ist oft rotstreifig. So erklärt sich wohl die in der Literatur mehrfach gefundene falsche Angabe von roten Blüten. In den feuchteren Grasflächen erscheinen Bestände der Riesenlobelie *Lobelia deckenii*; sie sind aber keinesfalls auf feuchte Senken beschränkt. An etwas steileren Hängen stehen die *Philippia*-Büsche dichter und dazwischen erscheint *Protea kilimandjarica*. Die *Lobelia* und *Protea* werden von Vögeln bestäubt. Wir haben den Blütenbesuch durch *Nectarinia* allerdings nur am Mt. Kenya bei *Lobelia keniensis* beobachtet.

An den *Protea*-Sträuchern fiel auf, daß die oberen Teile abgestorben waren. Dies ist eine Buschbrand-Folge. Die Gras-Moor-Land-Zone verdankt ihre typische Ausbildung nämlich den häufigen, durch den Menschen verursachten



Abb. 7: *Protea-Philippia*-Gebüsch bei ca. 3 500 m.

Bränden, wie schon von MEYER (1900) vermutet worden war. HEDBERG (1951) zitiert UHLIG, der 1901 äußerte, daß alles verbrannt sei, „die Reste 2 m hoch, daneben  $\frac{1}{2}$  m hohe, selten blühende Schießlinge“. Von einem großen Brand auf der Südseite des Kilimandjaro im Jahr 1963 berichtet HEDBERG (1964). Zum Zeitpunkt unseres Besuches zeigten *Erica* und *Philippia* ebenso wie *Protea* reichlich Stockausschläge von der Basis her, die bereits eine Höhe von 1–1,5 m erreicht hatten. Der letzte großflächige Brand dürfte demnach 1983 oder 1984 stattgefunden haben. Die unterschiedliche Regenerationsfähigkeit der Pflanzen nach einem Brand hat sicher für die Artenzusammensetzung im Bereich des Gras-Moor-Landes und zum Teil noch in der folgenden Zone des Ericaceen-Busches große Bedeutung (vgl. BECK 1983). Die sehr feuerresistente *Protea* blühte bei unserem Besuch bereits lebhaft, *Philippia* und *Helichrysum* hingegen kaum, so daß z. B. *Helichrysum meyeri-johannis* nicht blühend beobachtet werden konnte.

Die *Philippia-Protea*-Gebüsche leiten über zur Vegetationszone des Ericaceen-Busches, der *Philippia-Blaeria johnstonii*-Gesellschaft von KLÖTZLI, die an den nun ab 3 400–3 500 m steiler werdenden Hängen ausgebildet ist. Ab etwa 3 500 m durchschneiden auch zum Teil tiefe Schluchten (Korongos genannt) den Berghang. Dadurch kommt es zu einer Verzahnung sehr unterschiedlicher Pflanzengesellschaften und daher zu hohem Artenreichtum. Dies geht schon aus den Daten der ersten Botaniker hervor, die in der Kilimandjaro-Gebirgsstufe gesammelt haben: viele Fundortangaben beziehen sich auf dieses Gebiet, so gehört z. B. die häufig genannte „Johannesschlucht“ zu den Koron-



Abb. 8: Ericaceen-Busch unterhalb der Horombo-Hütte bei ca. 3700 m; im Hintergrund der Mawenzi. Vorwiegend *Philippia trimera* ENGL.

gos. Von dieser Vegetationszone an ist auch mit regelmäßigen Nachtfrösten zu rechnen. Die typischen Arten sind *Philippia trimera*, *Blaeria johnstonii*, strau- chige *Erica arborea*, *Adenocarpus mannii*, *Stoebe kilimandscharica* und *Hebens- tretia dentata*. In den Korongos findet man *Myrica meyeri-johannis*, *Swertia kili- mandjarica* und in den höheren Lagen *Geranium kilimandscharicum* mit rötlich überlaufenen Blättern. Die Rubiacee *Anthospermum usambarensis* kommt bevorzugt an den Felsen der Korongos vor. An Wegrändern treten nicht selten die hochwüchsige Umbellifere *Peucedanum kerstenii* und der klei- ne *Senecio purtschelleri* auf. Feuchte Mulden in den Korongos sind auch der be- vorzugte Standort der ersten Baum-Senecien, die bisher üblicherweise als *Senecio kilimanjari* bezeichnet wurden. Nach Untersuchungen von MABBERLEY (1973) handelt es sich dabei nur um einen Gebirgsökotyp von *Senecio johnsto- nii* (vgl. unten). Diese Dendrosenecien bilden kleine Bäume von meist 3–5 m Höhe. An feuchten Standorten findet man ferner *Alchemilla johnstonii* und den leuchtend gelben niederliegenden *Ranunculus oreophytus*.

Beim weiteren Aufstieg verändert sich die Artenzusammensetzung allmäh- lich. In der Umgebung und oberhalb der Horombohütte ist eine *Philippia-Heli- chrysum-Euryops*-Gesellschaft entwickelt. Neben *Philippia trimera* tritt hier *Euryops dacrydioides* (Farbbild 12) bestandbildend auf. Daneben findet man die beiden *Blaeria*-Arten *B. filago* und *johnstonii* und mehrere *Helichrysum*; *H. cy- mosum* und *H. splendidum* sind gelb, *H. newii*, *H. citrispinum* var. *hoehnelii* und *H. argyranthum* haben weiße Brakteen. *Helichrysum newii* wird beim weiteren Aufstieg dominierend, so daß sich *Philippia-Helichrysum newii*- und *Helichry-*



Abb. 9: *Peucedanum kerstenii* ENGL., bei ca. 3700 m in einem Korongo unterhalb der Horombo-Hütte.

*sum newii*-*Euryops*-Gesellschaften entwickeln, mit denen die afroalpine Zone s. str. bei etwa 3900 m einsetzt. Nun macht sich die nach oben zunehmende Trockenheit immer deutlicher bemerkbar; die offene Vegetation läßt größere Flächen von nacktem Boden frei und feuchtigkeitsbedürftige Arten kommen nur noch an sumpfigen Orten vor.





Abb. 10: Afroalpine Stufe s. str.: *Helichrysum-Euryops*-Gesellschaft mit *Helichrysum newii* und *Euryops dacrydioides* sowie *Philippia*. Bei ca. 4 100 m, unterhalb des Sattels.

Eine große nasse Senke in Verbindung mit der Quellmulde von „Last Water“ wenig oberhalb der Horombohütte zeigt die schon von VOLKENS (1897) beschriebene Vegetation feuchter Mulden in dieser Höhenstufe. In Beständen von *Carex monostachya* findet man zahlreiche Individuen von *Senecio johnstonii* ssp. *cottonii*. Randlich treten bestandbildend zwei *Alchemilla*-Arten auf; *A. argyrophylla* besitzt silbergraue tief eingeschnittene Blätter, *A. johnstonii* grüne, seicht eingebuchtete Blätter und Zweige von hellerem Rot. *Philippia* besiedelt die nassen Senken nicht. Der bis zu etwa 6–7 m hohe *Senecio cottonii* kommt nicht nur in den feuchten Mulden vor, sondern nahe dem Wasser auch in Schluchten (z. B. unmittelbar hinter der Horombohütte) und ferner insbesondere an der Basis steiler Felsen, wie man z. B. an den Zebrafelsen beobachten kann (vgl. SCHLIEBEN 1937 a, SCHÜZ 1958). Immer aber sind es relativ kleine Gruppen; nie entsteht ein größerer dichter Bestand, wie etwa am Mt. Kenya. Offenbar sind die Standorte am Kilimandjaro zu trocken, und möglicherweise verhindern auch die Auswirkungen der Brände, die sich infolge der höheren Trockenheit besser ausbreiten können, die Ausbildung größerer Bestände (vgl. BECK 1983). Wir haben im Bereich der Korongos mehrere durch Brand abgetötete Exemplare, sehr wahrscheinlich der „*S. kilimanjari*“-Form, beobachtet.

Die alpine Vegetationsstufe beginnt auf unserem Weg (Upper Route) mit der *Helichrysum-Euryops*-Gesellschaft an der Basis der Zebrafelsen. Unter den *Helichrysum*-Arten herrschen *H. newii* und *H. citrispinum* var. *hoehnelii* vor, daneben tritt *H. cymosum* auf. *Euryops* reicht bis über 4 000 m, ebenso *Philippia*. Einzelexemplare von beiden wurden schon bis ca. 4 300 m gefunden. Am Weg



Abb. 11: *Helichrysum newii* OLIV. et HIERN. (oben) und *Helichrysum citrispinum* DELILE var. *boehnelii* (SCHWEINF.) HEDB. (unten); bei ca. 4 000 m.

beobachtet man mehrfach *Philippia*-Pflanzen mit stark verdickten Basen; HEDBERG (1964) führt diese Wuchsform auf Feuereinwirkung zurück. Die Häufigkeit von *Helichrysum newii* nimmt zunächst ab; vom Sattel an verschwindet aber *H. boehnelii* und *H. newii* tritt in der niederliegenden forma *brevicaulis* (Abb. 12) wieder auf. Weitere nicht seltene Arten sind *Satureja kilimandschari*, *Bartsia kilimandscharica* und *B. petitiana*, *Arabis alpina* und die Rosettenpflanzen *Swertia crassiuscula* und *Haplocarpha ruepellii* sowie *Carduus keniensis*. Ferner treten mehrere kleinwüchsige *Senecio*-Arten auf, die mit einzelnen Individuen bis zum Kibohang reichen, so vor allem *Senecio telekii*, *S. purtschelleri* und *S. meyeri-johannis*.

### Alpine Wüste

Den Übergang zur alpinen Wüste, die auf dem Sattel entwickelt ist, bildet eine *Helichrysum newii*-*Festuca abyssinica*-Gesellschaft. Dieses Ökoton ist unterhalb des Sattels und insbesondere am Mawenzi-Fuß gut entwickelt, da hier lokal mehr Feuchtigkeit zur Verfügung steht (Jahresniederschlag 175–200 mm, vgl. SALT 1954; WALTER et al. 1975). Dies ist aus den Windverhältnissen zu verstehen (vgl. CARLÉ 1977 und SALT 1954). Daß der Süd- und Osthang des Kibo trotz teilweise höherer Niederschläge (vgl. HEDBERG 1964) trockener ist, hängt wahrscheinlich mit den Aufwinden vom Sattel her (vgl. CARLÉ 1977) zusammen. Die Übergangsgesellschaft ist charakterisiert durch *Helichrysum newii* in der niederliegenden Form und die Gräser *Festuca abyssinica* und *F. kili-*

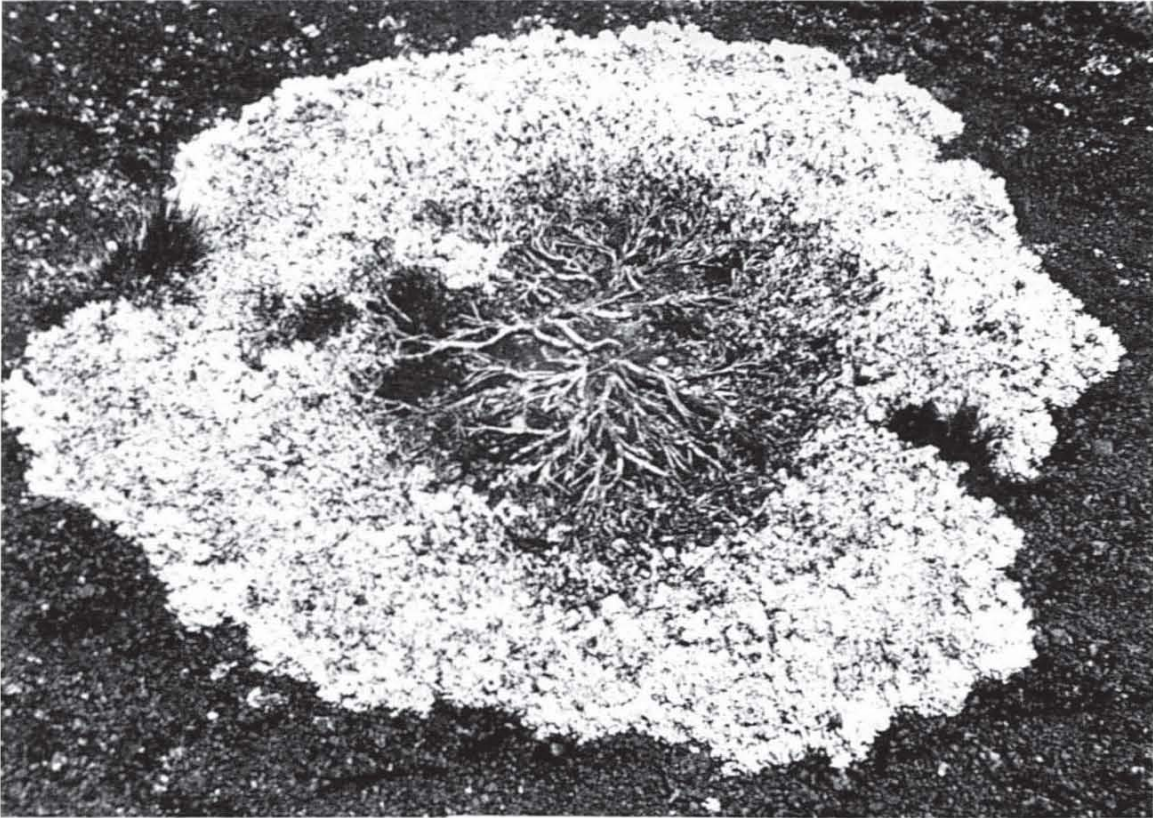


Abb. 12: *Helichrysum newii* forma *brevicaulis* auf dem Sattel bei ca. 4 500 m.

*manjarica*. Ferner kommen *Helichrysum cymosum*, *Arabis alpina* und die weitere Crucifere *Subularia monticola*, die rosettenbildende Composite *Nannoseris schimperii* und die Umbellifere *Haplosciadium* vor.

Die alpine Vegetationsstufe ist gekennzeichnet durch ein ausgeprägtes Tageszeitenklima (vgl. WALTER und BRECKLE 1984) mit täglichem Frostwechsel; in HEDBERGS trefflicher Charakterisierung: „jeden Tag Sommer, jede Nacht Winter“. Ferner wirkt sich die Solifluktion aus; selbst an flachen Hängen ist der Boden in Bewegung. Hinzu kommt mit zunehmender Höhe eine starke Abnahme der Niederschläge. Die genauesten Angaben hierzu findet man bei HEDBERG (1964). Bei der Horombohütte liegt der Jahresniederschlag noch bei 650 mm, im Sattelbereich unter 200, zum Teil wohl unter 100 mm. Gleichzeitig werden die Schwankungen der Niederschlagsmengen von Jahr zu Jahr mit zunehmender Höhe immer größer. Die Pflanzen des Sattels sind also einer außerordentlichen Trockenheit ausgesetzt, die durch die Porosität des Gesteins noch zusätzlich erhöht sein kann. Nachts kann es zur Bildung von Kammeis kommen, das dann frühmorgens weitgehend verdunstet. Die Pflanzen müssen aufgrund dieser Umweltbedingungen fortdauernd an Kälte und an Trockenheit adaptiert sein, eine Überhitzung vermeiden und rasche Temperaturwechsel gefahrlos überstehen können.

Auf dem Sattel ist die Vegetation wüstenhaft. Die Ursache ist nicht, wie mehrfach behauptet wurde, die Kälte, sondern die Trockenheit. Darauf hat schon VOLKENS (1897) hingewiesen. Es ist also falsch, von einer „Kältewüste“ zu sprechen. Neben der niederliegenden Form von *Helichrysum newii* und ein-



Abb. 13: Alpine Wüste: einzelne Horstgräser an Steinen. Auf dem Sattel bei ca. 4 500 m.

zelenen *H. cymosum* findet man Gräser der Gattungen *Festuca*, *Pentstemon* (bildet die größten Horste), *Koeleria* und *Deschampsia* sowie die erwähnten kleinen Senecien. Einige kleine Mulden der ebenen Sattelfläche mit Feinboden weisen eine dichtere Vegetation mit *Carex* auf (HEDBERG 1964); zum Zeitpunkt unseres Besuches waren sie weitgehend vertrocknet. Große Flächen sind nur von Flechten besiedelt. Größere Pflanzenpolster sind stets an Steinblöcke (Erratiker) gebunden und selbst kleine Pflanzen treten ausschließlich am Rand von Steinen auf. HEDBERG (1964) hat dies auf Solifluktion zurückgeführt; große Steine verhindern nämlich das Bodenfließen, so daß Keimlinge Fuß fassen und heranwachsen können. Verschiedentlich wurde auch angenommen, daß die Steine Windschutz bieten würden. Dies kann aber infolge der jahreszeitlich wechselnden Windverhältnisse (CARLÉ 1977) nicht entscheidend sein. Da nach unseren Beobachtungen auch in völlig ebenen Bereichen des Sattels nahe den erwähnten Mulden, wo Solifluktion kaum wirksam sein kann, die Pflanzen streng an die Steine gebunden sind, ist anzunehmen, daß die Verfügbarkeit einer größeren Wassermenge diese Pflanzenanordnung bestimmt. Unter den Steinen bilden sich infolge der geringeren Verdunstung Wassertaschen aus und außerdem ist an den Steinen der von diesen abfließende Nebelniederschlag für die Pflanzen verfügbar. Möglicherweise spielt auch die randliche Erwärmung der Steine durch die Strahlung für das Wurzelwachstum eine Rolle. Der Wuchs der höheren Pflanzen jeweils gebunden an Steine und das Vorkommen der zahlreichen Flechten erinnert an Verhältnisse in der Negev-Wüste. Für die Ve-

getationsarmut der alpinen Stufe des Kilimandjaro ist also zweifellos die Trockenheit verantwortlich.

Die Tierwelt der alpinen Wüste des Kilimandjaro wurde von SALT (1954) untersucht. Er stellte fest, daß sich die meisten Insekten bevorzugt unter den Pflanzen am Boden aufhalten und daß 12 von 14 pterygoten Insekten des Sattelbereiches flugunfähig sind. Eine solche Anpassung an die windreiche alpine Stufe ist auch vom Ruwenzori bekannt.

Nahe der Kibohütte (4700 m) haben wir nur noch einzelne Gräser beobachtet, bei etwa 4600 m ein nicht sicher bestimmtes *Senecio*. Jedoch gibt es auch in der Hochregion des Kibo noch verschiedene Blütenpflanzen. Entsprechend den Klimaverhältnissen steigen diese im Westen am wenigsten hoch; von oberhalb des Shira-Plateaus wird *Senecio telekii* bei ca. 4600 m als höchste Blütenpflanze angegeben (SALT 1954). Auf der Ostseite reichen *Senecio meyeri-johannis* bis gegen 4900 m, *Arabis alpina* und *Senecio purtschelleri* bis ca. 5000 m und *Senecio telekii* soll noch höher gehen. An den Fumarolen im Bereich des Reusch-Kraters wurden erstmals 1952 von SAMPSON Pflanzen gefunden, deren Zahl bereits 1954 zugenommen hatte (SAMPSON 1981). Unklar bleibt, ob dies auf eine Zunahme der Fumarolentätigkeit zurückgeht, wie SAMPSON vermutete, oder ob nur eine Folge mehrerer klimatisch günstiger Jahre die Ursache ist. Gefunden wurden *Helichrysum newii* (COE 1981), *Senecio purtschelleri*, *Nannoseris schimperii* und *Arabis alpina* (SAMPSON). Hier taucht die Frage auf, wie die Diasporen zu den Standorten im Reusch-Krater gelangten. Jene der Compositen dürften hinreichend flugfähig sein, aber für die *Arabis*-Samen steht eine Erklärung aus.

### Zur Ökologie der afroalpinen Vegetation

Die vorherrschenden Lebensformen der Pflanzen der alpinen Stufe im weiteren Sinn können in das gebräuchliche Schema von RAUNKIAER schlecht eingeordnet werden. Sinnvollerweise erfolgt die Gliederung nach HEDBERG (1964) in:

- Horstgräser: mit Knospen, die durch tote Pflanzenteile gut isoliert und geschützt sind
- Polsterpflanzen
- Stengellose Rosettenpflanzen: ihre Blattrosetten nehmen die Bodentemperatur an (z. B. *Haplocarpha*, *Swertia crassiuscula*)
- Hartlaubpflanzen: mit sklerenchymreichen Blättern. Diese können flächig (*Protea*) oder nadel- bis schuppenförmig (= ericoid) ausgebildet sein (*Ericaceen*, *Hebenstretia*, *Selago*, *Stoebe*, *Euryops*). Ferner kommen mäßig sklerophylle, aber von einem dichten Filz toter Haare bedeckte Blätter vor (*Helichrysum*, *Senecio telekii*).
- Riesenrosetten- oder Schaftpflanzen: (Baumsenecien, Riesenlobelien). Sie sind die interessantesten Charakterpflanzen der Höhenstufe der äquatorialen Gebirge Afrikas und zeigen die interessantesten Anpassungen an die besonderen Umweltbedingungen. Ähnliche Lebensformen gibt es auch in anderen tropischen und subtropischen Hochgebirgen, so in den südamerikanischen Anden die Espeletien und die Bromeliacee *Puya*, auf Hawaii die

Gattung *Argyroxiphium* und auf den Kanaren einige Arten der Gattung *Echium* (COTTON 1943; HEDBERG 1964).

Bevor wir auf die ökologischen Anpassungen der Dendrosenecien und Riesenlobelien eingehen, soll hier kurz die Systematik von *Dendrosenecio* und ihre etwas verwirrende Geschichte Erwähnung finden (HAUMAN 1935; HEDBERG 1957; MABBERLEY 1973). Als erste Baumsenecien-Art wurde aus dem oberen Bergwald des Kilimandjaro im Jahr 1887 *Senecio johnstonii* von OLIVER beschrieben und anfänglich wurden alle Dendrosenecien unter diesem Namen zusammengefaßt. Genauere Untersuchungen zeigten Unterschiede zwischen den Pflanzen der verschiedenen Gebirge und auch bei solchen unterschiedlicher Höhenbereiche am gleichen Bergmassiv. So wurden nach 1920 zahlreiche neue Arten beschrieben. Vom Kilimandjaro wurde eine Gebirgsform *S. kilimanjari* 1922 durch MILDBRAED bekannt gemacht und 1930 durch COTTON eine weitere Gebirgsform gesammelt, die *S. cottonii* HUTCH. et TAYLOR benannt wurde. Die Bezeichnung *S. johnstonii* war somit auf die vorwiegend um 3 000 m vorkommende Bergwald-Form beschränkt. Da in den Standardwerken Abbildungen der Gebirgsformen mit dem alten Namen *S. johnstonii* versehen waren (z. B. ENGLER, Pflanzenwelt Afrikas I, Tafel 18; von dort übernommen in WETTSTEIN, Handbuch der systematischen Botanik; ferner TOBLER-WOLFF u. TOBLER, Tafel 18 a + b) führte dies mehrfach zu Verwirrungen. Die Merkmale der verschiedenen Arten sind bei HAUMAN (1935) und HEDBERG (1969) aufgelistet. Eine Neubearbeitung durch MABBERLEY (1973) hat nun gezeigt, daß es zwischen verschiedenen *Dendrosenecio*-Arten fließende Übergänge gibt und eine klare Abtrennung einer so großen Artenzahl nicht möglich ist. MABBERLEY unterscheidet daher nur drei Arten: *Senecio johnstonii*, *S. keniiodendron* und *S. brassica*. Am Kilimandjaro findet man *S. johnstonii* ssp. *johnstonii*, wozu auch die als *S. kilimanjari* beschriebenen Formen als Ökotypen gehören, und *S. johnstonii* ssp. *cottonii*. Die erstgenannte Unterart hat in der Regel dünnere Stämme und verzweigt sich mehr bogig. Die Blätter verschmälern sich zumeist allmählich in den Stiel. Die Blütenköpfe besitzen große (1,3 – 2 cm lange) Strahlblüten und bis zu 100 Röhrenblüten. Der Höhenbereich beträgt 2 450 – ca. 4 000 m. Die Unterart *cottonii* besitzt dickere Stämme und gedrungenere Blattrosetten und ist weniger verzweigt. Die Blattspreite ist an der Basis abgerundet bis herzförmig. Die Blütenköpfe besitzen etwa 150 Röhrenblüten und kleine (bis 1 cm lange) zurückgebogene Strahlblüten. Die Blätter sind unterseits stärker behaart als bei der ssp. *johnstonii*. Als Höhenbereich wird 3 700 – ca. 4 500 m angegeben.

Die Dendrosenecien wachsen sehr langsam (HAUMAN 1935; SCHÜZ 1958; HEDBERG 1969 a). Genauere Untersuchungen hierzu wurden von BECK et al. (1980, 1984) und SMITH und YOUNG (1982) bei *Senecio keniiodendron* am Mt. Kenya durchgeführt. Unverzweigte Pflanzen produzieren im Jahr etwa 50 Blätter und zeigen ein jährliches Längenwachstum der Achse von etwa 3 cm. Das mittlere Alter unverzweigter Stämme lag bei etwa 35 Jahren. Nach der Bildung eines Blütenstandes verzweigt sich der Sproß; danach ist das Sproßwachstum anfänglich auf bis über 5 cm jährlich gesteigert, nimmt aber dann wieder ab. Diese Zahlen sind nur mit Vorsicht auf den Kilimandjaro zu übertragen, da die Blüte, der stets eine Verzweigung folgt, stark von den klimatischen Bedin-

gungen abhängt und daher in sehr unregelmäßigen Abständen stattfindet. Nach der Blüte bilden die Dendrosenecien sehr viele Samen. Etwa 20 % davon sind keimfähig und nach Untersuchungen von BECK am Mt. Kenya ist die Zahl der Jungpflanzen nach drei Jahren weit geringer als 1 % der keimfähigen Samen.

Besonders interessant ist naturgemäß die Frage, mit welchen Schutzeinrichtungen die Riesenrosettenpflanzen dem täglichen Frostwechselklima begegnen. Charakteristisch ist die Bildung der sogenannten Nachtknospen, die man bei den Dendrosenecien und den Riesenlobelien festgestellt hat (HEDBERG 1964, BECK et al. 1982) und die auch von den Espeletien der Anden bekannt geworden ist (LARCHER 1975). Man versteht darunter die Tatsache, daß sich die älteren Blätter nachts einwärtskrümmen und so die zentrale Knospe vor Kälte schützen. Die so erreichte Isolierwirkung genügt, um eine Schädigung der Knospe bis zum folgenden Morgen zu verhindern. Die älteren Blätter werden unterkühlt; bei *Senecio* erfolgt auch eine extrazelluläre Eisbildung, die keine Frostschäden verursacht. Bei *Senecio cottonii* gefrieren nach BECK die jüngeren Blätter erst bei tieferen Temperaturen als die adulten. Die Espeletien der Anden ertragen hingegen ein Gefrieren ihrer Blätter nicht (RADA et al. 1985). Die Stämme der Dendrosenecien sind durch eine relativ dicke Borke und den Mantel toter Blätter recht gut isoliert.

Bei *Lobelia deckenii* wird in von den Blattbasen gebildeten Zisternen Wasser akkumuliert, in dem sich ein Polysaccharidschleim ansammelt. Beim Schließen der Blätter zur Nachtknospe wird dieses Wasser zwischen den Blättern hochgedrückt und bildet infolge seiner Wärmekapazität und der Freisetzung von Wärme beim Gefrieren einen zusätzlichen Wärmeschutz. Durch den Schleim ist das Wasser vermutlich auch beträchtlich unterkühlbar. Die Vakuolen der Epidermiszellen der Lobelien enthalten ebenfalls reichlich Schleim. Wir haben beobachtet, daß die Blätter der Dendrosenecien am Kilimandjaro ziemlich hohe Schleimgehalte aufweisen, die durchaus dem Frostschutz dienen könnten (vgl. DISTELBARTH und KULL 1985). Die Riesenlobelien sind durch ihr Zisternenwasser auch einigermaßen gegen Schädigung durch Feuer geschützt (BECK 1983), während die Dendrosenecien sehr gefährdet sind, da das Feuer die abgestorbenen Blätter leicht erfaßt.

### Evolutionvorgänge in der afroalpinen Flora

Die ostafrikanischen Hochgebirge bestehen aus einzelnen vorherrschend vulkanischen und daher vom Entstehen an getrennten Gebirgsmassiven. Sie bilden Inseln temperierten Klimas in der tropischen Klimazone. Ihre Gebirgsflora entstand aus Elementen der Vegetation der tieferen Stufen. Daher haben sich parallele Evolutionsprozesse abgespielt. Man kann also von einer adaptiven Radiation sprechen (HEDBERG 1969). Im Gegensatz zu der Evolution in einem echten Archipel bestand aber die Möglichkeit, daß sich die Arten allmählich an das Gebirgsklima adaptierten (MABBERLEY 1973). Unklar ist die Veränderung der Zonen der Gebirgsvegetation während des Pleistocäns (COETZEE 1964; HEDBERG 1969). Vor allem läßt sich nicht entscheiden, wie sich die neben der Temperaturerniedrigung wichtige Veränderung der Niederschläge



Abb. 14: Wald-Riesenlobelie *Lobelia giberroa* HEMSL.; im Bergwald bei ca. 2 400 m.

ausgewirkt hat (NILSSON 1983). Mit Sicherheit sind sich aber auch während der ungünstigen Klimabedingungen die alpinen Vegetationszonen nicht so nahe gekommen, daß ein Vegetationsaustausch hätte ohne weiteres stattfinden können. Die Isolation der Einheiten der Gebirgsvegetation wurde nie aufgehoben; ein Transfer von Arten zwischen den Gebirgen muß also durch einen Diasporentransport über große Strecken erfolgt sein. Dafür steht eine sehr lange, zumindest bis ins jüngste Tertiär zurückreichende Zeit zur Verfügung, nicht – wie in Mitteleuropa – nur das Postglazial! HEDBERG (1969) diskutiert Zyklone als Transportmedium. Der Transport von Diasporen mit dem Wind und über





Abb. 15: *Lobelia deckenii* (ASCHERS.) HEMSL.; im Gras-Moor-Land bei ca. 3 400 m.

Tiere, die durch Stürme verschlagen werden, verläuft generell sehr effektiv (FORD 1985). Da kleine isolierte Gründerpopulationen vorlagen, ist bei der Herausbildung der vikariierenden Arten anfänglich die genetische Drift sehr wirksam gewesen. Dies zeigen beispielsweise die früher als Arten aufgefaßten Unterarten von *Lobelia deckenii*; so unterscheiden sich *Lobelia deckenii* vom Kilimandjaro und *Lobelia deckenii* ssp. *keniensis* vom Mt. Kenya nur in wenigen Merkmalen der Blüte, für die man keinen selektiven Wert angeben kann.



Abb. 16: *Lobelia telekii* SCHWEINF. vom Mt. Kenya nahe Hut Tarn, ca. 4500 m.

Auch werden beide in gleicher Weise durch *Nectarinia* bestäubt. Die Riesenlobelien der ostafrikanischen Hochgebirge sind in zwei deutlich geschiedene Gruppen gegliedert (*L. deckenii*- und *L. telekii*-Gruppe). Diese müssen älter sein, als die Artaufspaltungen innerhalb der Gruppen. Ausgangsformen sind große Waldlobelien gewesen, die sich natürlich mittlerweile auch weiter evolviert haben. Da sie im ursprünglichen Lebensraum verblieben sind, dürften sie aber gestaltlich den Ausgangsformen noch nahe stehen. Im Kilimandjaro-Bergwald und ebenso am Mt. Kenya ist dies *Lobelia giberroa* (MABBERLEY 1974). Die Hochgebirgsarten haben in getrennter Evolution ähnliche Merkmalskombina-



Abb. 17: *Senecio keniodendron* R. E. FR. et TH. FR. jr. vom Mt. Kenya, Teleki-Valley, ca. 4 000 m.

tionen (stärker pachykauler Bau, kleinere Blätter, Nachtknospenbildung) entwickelt, wie ein Vergleich von *Lobelia deckenii* und *L. telekii* (vom Mt. Kenya) zeigt.

Das Ausmaß der unterschiedlichen Differenzierung der Gebirgsarten der einzelnen ostafrikanischen Hochgebirge ist sehr verschieden. Es gibt Fälle von fließenden Übergängen, so daß keine eindeutige Festlegung vikariierender Arten oder Unterarten der einzelnen Gebirge möglich ist. Beispielsweise kann *Carduus keniensis* von „*Carduus kilimandscharicus*“ nicht abgetrennt werden



Abb. 18: *Senecio brassica* R. E. FR. et TH. FR. jr. vom Mt. Kenya, Gras-Moor-Land bei 3700 m am Aufstieg zum Teleki-Valley.

(HEDBERG 1957). In anderen Fällen lassen sich eindeutige Unterarten (z. B. bei *Philippia trimera* und den Baum-Senecien) oder sogar Arten (z. B. *Lobelia*, *Helichrysum*) unterscheiden. Das Ausmaß des evolutiven Wandels ist also sehr unterschiedlich. Ob eine echte genetische Separation der vikariierenden Arten stattgefunden hat, ist in der Regel unbekannt. In der Natur sind die Genpools durch die räumliche Trennung separiert.

Bei den Dendrosenecien ist eine Waldform von *Senecio johnstonii* als Ausgangsform anzunehmen, die etwa die Gestalt und die Ansprüche der ssp. *refractisquamatum* oder *battiscombei* (aus Kenya) gehabt haben dürfte (MABBERLEY 1973). Die Evolution der Dendrosenecien ist am Mt. Kenya am weitesten fortgeschritten; dort sind zwei selbständige Arten in unterschiedlichen Lebensräumen entstanden, die alpine *S. keni dendron* und die ans Moorland angepaßte Art *S. brassica*. Die Architektur von *Senecio brassica* entspricht übrigens jener von *Lobelia deckenii* weitgehend; beide bilden kriechende Achsen. Am Kilimandjaro ist die Differenzierung der Dendrosenecien geringer: die Waldform reicht in den Gras-Moor-Land-Bereich und bildet dort den Ökotyp „*S. kilimanjari*“. Durch Anpassung an die Bedingungen der alpinen Zone entstand die Unterart ssp. *cottonii*. Unklar ist die erste Entstehung der baumartigen Senecien. Eine Bildung im Bergwald ist nicht wahrscheinlich, da es sich bei diesen Schopfbäumen um Bautypen handelt, die vor allem beim Fehlen einer Konkurrenz um das Licht vorteilhaft sein können. Im Wald ist gerade die Konkurrenz um den Lichtfaktor aber sehr ausgeprägt. MABBERLEY (1973) nimmt aufgrund der Pachykaulie unter Aufnahme einer Hypothese von CORNER an, daß



Abb. 19: Stamm von *Senecio kenioidendron* (Mt. Kenya, Teleki-Valley, 4 100 m). Die dicke korkreiche Borke wirkt in dem nicht vom Mantel abgestorbener Blätter bedeckten Stammbereich als Isolation gegen die nächtliche Kälte.

es sich um sehr altertümliche Baumformen handelt, die sich in den ostafrikanischen Gebirgen als Relikte erhalten haben, weil sie sich an die klimatischen Bedingungen der Höhenstufen adaptieren konnten. Die krautigen Senecien wären nach dieser Auffassung die abgeleiteten progressiven Formen.

Auch an den *Impatiens*-Arten der ostafrikanischen Bergwälder lassen sich Evolutionsprozesse ablesen (GREY-WILSON 1980). Zunächst sind innerhalb der Gattung zwei große Gruppen deutlich getrennt; die spindelfrüchtigen Arten

kommen in Afrika, Südindien und Südostasien vor („Gondwana-Verbreitung“), die linearfrüchtigen in Europa, Nord- und Ostasien und Nordamerika. Innerhalb von Afrika kam es durch die mehrfachen Vegetationsverschiebungen infolge der pleistozänen Klimaveränderungen (COETZEE 1964) zur Isolierung von Populationen, die sich zum Teil später wieder vermischen konnten, so daß Artenschwärme mit Hybridarten entstanden. Die Evolution der afrikanischen *Impatiens*-Arten ging wohl von den ostafrikanischen Gebirgen aus; diese Annahme erklärt das heutige Artenmuster am besten. Die Artengruppe von *Impatiens kilimanjari* besteht aus 6 Arten; davon treten 4 im Ruwenzori-Gebiet auf, *I. kilimanjari* ist ein Kilimandjaro-Endemit und *I. ulugurensis* Endemit der Uluguru-Berge. Die andere im Kilimandjaro-Wald häufige Art, *I. pseudoviola*, gehört zu *I. wallerana*-Gruppe (*I. wallerana* ist der gültige Name der bekannten Art *I. sultani*, der Stammform des „Fleißigen Lieschen“). Die meisten Arten dieser Gruppe sind Endemiten der tansanischen Uluguru-Berge.

### Dank

Für wertvolle Auskünfte habe ich Herrn Prof. Dr. E. BECK, Bayreuth, zu danken. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. S. SEYBOLD vom Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart, der einen Teil der Belege überhaupt erst bestimmte und mir bei der Beschaffung von Literatur behilflich war. Die Belege der am Kilimandjaro gesammelten Pflanzen befinden sich im Herbarium des Staatl. Museums für Naturkunde in Stuttgart (STU) unter den Sammler-Nummern 5638–5737.

### Schrifttum

- BECK, E. (1983): Frost- und Feuerresistenz tropisch-alpiner Pflanzen. – Naturwiss. Rundsch., 36: 105–109.
- BECK, E., R. SCHEIBE, M. SENSER, and W. MÜLLER (1980): Estimation of leaf and stem growth of unbranched *Senecio keniodendron* trees. – Flora, 170: 68–76.
- BECK, E., M. SENSER, R. SCHEIBE, H. M. STEIGER, and P. PONGRATZ (1982): Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine „giant rosette“ plants. – Plant Cell Environm., 5: 215–222.
- BECK, E., I. SCHLÜTTER, R. SCHEIBE, and E. D. SCHULZE (1984): Growth rates and population rejuvenation of East African giant groundsels (*Dendrosenecio keniodendron*). – Flora, 175: 243–248.
- CARLÉ, W. (1977): Der Kilimandjaro. – Jh. Ges. Naturkde. Württ., 132: 50–109.
- COE, M. J. (1981): Kilimanjaro-Flora. – In: Guide to Mt. Kenya and Kilimanjaro, ed. I. ALLAN; Nairobi, p. 58–63.
- COETZEE, J. A. (1964): Evidence for a considerable depression of the vegetation belts during the upper Pleistocene on the East African mountains. – Nature, 204: 564–566.
- COTTON, A. D. (1930): A visit to Kilimandjaro. – Bull. Misc. Inf. Kew, 1930: 97–121.
- (1943): The megaphytic habit in the tree *Senecios* and other genera. – Proc. Linn. Soc. London, 156: 158–168.
- DISTELBARTH, H., and U. KULL (1985): Physiological investigations of leaf mucilages. II. The mucilage of *Taxus baccata* L. and of *Thuja occidentalis* L. – Israel J. Bot., 34: 113–128.
- ENGLER, A. (1925): Die Pflanzenwelt Afrikas, Band V, Teil 1. – Leipzig.

- FORD, M. J. (1985): The changing climate: responses of the natural fauna and flora. – London.
- GREENWAY, P. J. (1974): The vegetation and flora of Mt. Kilimandjaro. – Tanzania Notes and Rec., 64: 97–107.
- GREY-WILSON, C. (1980): Impatiens of Africa. – Rotterdam.
- HAUMAN, L. (1935): Les *Senecio arborescens* du Congo. – Rev. Zool. Bot. Afr., 28: 1–76.
- HEDBERG, O. (1951): Vegetation belts of the East African mountains. – Svensk Bot. Tidskr., 45: 140–202.
- (1957): Afroalpine vascular plants. A taxonomic revision. – Symb. Bot. Upsal., 15: 1–411.
- (1964): Features of afroalpine plant ecology. – Acta Phytogeogr. Svecica, 49: 1–144.
- (1969): Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. – Biol. J. Linn. Soc., 1: 135–148.
- (1969 a): Growth rate of the East African giant *Senecios*. – Nature, 222: 163–164.
- KLÖTZLI, F. (1958): Zur Pflanzensoziologie des Südhanges der alpinen Stufe des Kilimandjaro. – Ber. Geobot. Inst. Rübel, 1957: 33–58.
- LARCHER, W. (1975): Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Anden. – Anz. math.-nat. Kl. Österr. Akad. Wiss., 11: 194–213.
- MABBERLEY, D. J. (1973): Evolution in the giant groundsels. – Kew Bull., 28: 61–96.
- (1974): The pachycaul *Lobelias* of Africa and St. Helena. – Kew Bull., 29: 535–584.
- MEYER, H. (1900): Der Kilimandjaro. Reisen und Studien. – Berlin.
- NILSSON, T. (1983): The Pleistocene. Geology and life in the Quarternary ice age. – Stuttgart.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZOCAR, and F. MEINZER (1985): Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. – Plant Cell Environm., 8: 501–507.
- SALT, G. (1954): A contribution to the ecology of upper Kilimandjaro. – J. Ecol., 42: 375–423.
- SAMPSON, D. N. (1953): Notes on the flora of Kilimanjaro. – Tansan. Notes and Records, 34: 68–69.
- (1981): The geology and volcanology of Kilimanjaro. – In: Guide to Mt. Kenya and Kilimanjaro, ed. I. ALLAN, Nairobi, p. 207–218.
- SCHLIEBEN, H. J. (1937): Vegetationsgürtel des Kilimandscharo. – Ernährung d. Pflanze, 33: 216–223.
- (1937 a): Die Riesengreiskraut-Gewächse des Kilimandscharo. – Natur u. Volk, 67: 602–608.
- SCHÜZ, E. (1958): Über Riesen-Greiskräuter (*Dendrosenecio*). – Natur u. Volk, 88: 407–412.
- SMITH, A. P., and T. P. YOUNG (1982): The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. – Oecologia, 55: 243–247.
- TOBLER-WOLFF, G., and F. TOBLER (1914): Vegetationsbilder vom Kilimandscharo. – Vegetationsbilder 12. Reihe, Heft 2/3.
- VOLKENS, G. (1897): Der Kilimandscharo. Darstellung der allgemeinen Ergebnisse eines fünfzehnmonatigen Aufenthaltes im Dschaggalande. – Berlin.
- (1906): Die Orchideen des Kilimandscharo. – Orchis, 1: 1–9.
- WALTER, H. (1973): Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band I: Die tropischen und subtropischen Zonen. – 3. Aufl., Stuttgart.
- WALTER, H., E. HARNICKELL und D. MÜLLER-DOMBOIS (1975): Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde. Begleittext. – Stuttgart.

WALTER, H., und S. W. BRECKLE (1984): Ökologie der Erde. Band 2: Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. – Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. ULRICH KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart,  
Ulmer Str. 227, D-7000 Stuttgart 60