

Die Biologie der Weideunkräuter
***Lobelia achrochila* (E. Wimm.) und *Kniphofia foliosa* Hochst.**
und ihre Einnischung in die Vegetation des Bale Mountains
Nationalpark, Äthiopien

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
an der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

Vorgelegt von
Pascale A. Nauke
aus Hamburg

Bayreuth, im Oktober 2005

Meinen Eltern

Vollständiger Abdruck der Dissertation der vom Dekan der Fakultät Biologie/Chemie/Geowissenschaften der Universität Bayreuth genehmigten Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.).

1. Gutachter: Herr Prof. Dr. E. Beck

2. Gutachter: Herr Prof. Dr. K. Müller-Hohenstein

Tag des Kolloquiums: 13. Februar 2006

INHALTVERZEICHNIS

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	V
DANKSAGUNG	VI
1 EINLEITUNG	1
1.1 Der Bale Mountains Nationalpark	2
1.1.1 Das Arbeitsgebiet im Bale Mountains Nationalpark	3
1.1.2 Landnutzung am Bale Mts. Nationalpark und die Folgen	6
1.1.3 Der Haustier- und Wildbestand	8
1.2 Allgemeine Einführung zu den untersuchten Weideunkräutern <i>Lobelia achrochila</i> und <i>Kniphofia foliosa</i>	9
1.2.1 Taxonomie der Lobelien	11
1.2.2 Die Taxonomie von <i>Kniphofia foliosa</i> Hochst	12
1.3 Aufgabenstellung	16
2. MATERIAL UND METHODEN	18
2.1. Lage der Untersuchungsflächen	18
2.2 Vegetationskundliche Untersuchungen	23
2.2.1 Die Vegetation der Plots	23
2.2.2 Analyse der Bodensamenbank	25
2.2.3 Identifizierung der Pflanzen	26
2.3 Biologie von <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.)	27
2.3.1 Untersuchung der Samen und der Verbreitungsfähigkeit von <i>Lobelia achrochila</i> ..	27
2.3.2 Untersuchung der Populationsdynamik	28
2.4 Untersuchung von <i>Kniphofia foliosa</i> und ihrer Standorte	29
2.4.1 Die regenerative Verbreitung von <i>Kniphofia foliosa</i>	29
2.4.2 Versuche zur Bekämpfung von <i>Kniphofia foliosa</i>	29
2.5 Bodenuntersuchungen	31
2.5.1 Bestimmung der Bodenart	31
2.5.2 Bodenprobennahme	31
2.5.3 Bestimmung von Textur, pH-Wert, C/N Verhältnis und wasserlöslichem Phosphat	32
2.6 Statistik	33
3. ERGEBNISSE UND DISKUSSION	35
3.1 Geobotanische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes	35
3.1.1 Floristische Beschreibung und Vergleich der im BMNP (BMNP-3 – BMNP-5) und der außerhalb liegenden Standorte (Din-9 – Din-12)	36
3.1.2 Floristische Untersuchung der Vegetationsentwicklung auf ehemaligen Haustierweiden (Standorte Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8)	42
3.1.3 Untersuchung der Vegetationsstruktur im Jahr 2001	52
3.1.4 Bodenanalysen	54
3.1.4 Samenbank	56
3.1.5 Das dynamische Potential der alpinen Vegetation im BMNP	59
3.2 <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.), eine bisher vernachlässigte Art	63
3.2.1 Morphologische Beschreibung von <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.):	63

3.3 Biologie, Populationsdynamik und Konkurrenzverhalten von <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.) und <i>Kniphofia foliosa</i> Hochst.	72
3.3.1 Ausbreitung, Vermehrung und Konkurrenz von <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.)	72
3.3.2 Die Lobelien-Standorte.....	76
3.3.3 Ausbreitung, Vermehrung und Konkurrenz von <i>Kniphofia foliosa</i> (Hochst.)	86
4. ABSCHLUSSDISKUSSION.....	94
4.1 Die Fitness der Weideunkräuter <i>Lobelia achrochila</i> (E. Wimm.) und <i>Kniphofia foliosa</i> Hochst.	95
4.2 Die Regenerationsmöglichkeit der Vegetation nach Nutzungsänderung und Eindämmung der Weideunkräuter	96
4.3 Empfehlung zum weiteren Vorgehen	99
5. ZUSAMMENFASSUNG	101
6. SUMMARY	103
7. REFERENZEN	105
8. ANHANG.....	113

Abkürzungsverzeichnis

BMNP	Bale Mountains Nationalpark (allg.); hier Bezeichnung für den abgeäunten Teilbereich um das Headquarter des Nationalparks nahe Dinsho Stadt
BMNP- BMNPs	Bezeichnungszusatz für die im alten Teil (seit 1972) des abgeäunten liegenden Standorte
BMNPneu-	Bezeichnungszusatz für die im neuen Teil (seit 1997) des abgeäunten BMNPs liegenden Standorte
BS-	Bezeichnung der <i>Lobelia achrochila</i> Population im Boka-Shet Valley
D-	Bezeichnung der <i>Lobelia achrochila</i> Population im Dinsho Valley
Din-	Bezeichnungszusatz der außerhalb des Nationalparks liegenden Standorte
EWCO	Ethiopian Wildlife Conservation Organisation
EWCP	Ethiopian Wolf Conservation Project
TLU	Tropical Lifestock Unit (=250 kg Standard Zebu Ochse)
W-	Bezeichnung der <i>Lobelia achrochila</i> Populationen im Web Valley

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. E. Beck für die Vergabe des Themas und für sein stetes Interesse am Fortgang dieser Arbeit. Ich danke ihm außerdem sehr für seine konstruktive Kritik, seine fortwährende Diskussionsbereitschaft und seinen Zuspruch in schwierigen Phasen der Feldarbeit und der Entstehung der Dissertationsschrift.

Bei Herrn Prof. Dr. M. Fetene bedanke ich mich herzlich für die freundliche Aufnahme in Äthiopien, seine ausgezeichnete Betreuung und Hilfestellungen während meiner Aufenthalte in Äthiopien.

Für die umgehende und unkomplizierte Erteilung einer Arbeits- und Forschungserlaubnis danke ich der Ethiopian Wildlife Conservation Organisation, und dem Orominya Regionalparlament, beide Addis Abeba, Äthiopien.

Ich möchte mich besonders bei Herrn Fikadu Garedew, Warden des Bale Mountains National Park, Äthiopien, und seinen Mitarbeitern bedanken. Bei ihnen in ihrem Park zu arbeiten und zu wohnen erwies sich als ein wunderbares Erlebnis. Ganz besonders möchte ich aber Herrn Shiferaw Tadesse und Herrn Daneal Ejegu (leider viel zu früh verstorben) nennen und ihnen für ihre bedingungslose und aufrichtige Freundschaft und ihre Begleitung meiner Arbeit in Dinsho und Umgebung danken.

Für die Möglichkeit der Nutzung des Tropisch-alpinen Gewächshauses sei Herrn Prof. Dr. Aas vom Ökologisch-Botanischen Garten Bayreuth an dieser Stelle gedankt. Seinen Mitarbeitern, Frau Dr. Marianne Lauerer, Herrn Guido Arneth und Frau H. Donner-Heise danke ich herzlich für ihre langfristige und zuverlässige Mitbetreuung meiner Samenbankproben und Keimungsversuche.

Bedanken möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. W. Zech (Lehrstuhl Bodenkunde) und seinen Mitarbeitern Frau Karin Jeschke (CNS-Analyse) und Herrn Dr. Haumeier (Phosphat-P-Analyse) und ebenfalls bei Herrn Prof. Dr. B. Huwe (Lehrstuhl Bodenphysik) und seiner Mitarbeiterin Frau Angela Mergner (Bodentextur-Analyse) für die Erlaubnis zur Durchführung von bodenchemischen und -physikalischen Analysen.

Ebenfalls bedanken möchte ich mich bei Herrn Armin Springer für die Erstellung von Raster-elektronenmikroskopischen Aufnahmen von einzelnen Samen der *Lobelia achrochila* in der Abteilung Rasterelektronenmikroskopie bei Herrn Prof. Dr. G. Acker.

Dem Deutschen Akademischen Austausch Dienst (DAAD) danke ich für die Gewährung eines zweijährigen Forschungsstipendiums.

Bedanken möchte ich mich auch bei den Mitarbeitern des National Herbarium in Addis Abeba, insbesondere Herrn Prof. Dr. Sebsebe Demissaw, Miss Sue Edwards und Herrn Melaku Wondafrash, für ihre Hilfe und Unterstützung bei der Identifizierung meiner Pflanzenbelege.

Meine Freunden Katja und Alexander Hartig, Ulrike Schaz, Andrea Hartmann, Martin Krauß und Andreas Hemp danke ich für ihr genaues und sorgsames Korrekturlesen. Katja danke ich insbesondere sehr für ihre konstruktiven Fragen und Hinweise. Außerdem möchte ich Jan Axmacher für seine Hilfe bei der Statistik und Axel Schaz für seine Hilfe bei Computerproblemen danken.

Allen meinen Freunden, Andrea und Martin, Nicole und Xavier, Christiane und Herbert, Silke und Laurenz, Pia und Markus, Katja und Alexander, Ivonne und Jürgen, Ulrike und Axel, Andreas und Claudia, Edith, Tilman, Edelgard und Johannes in Deutschland, danke ich für ihre vielfältige Unterstützung auf allen Gebieten des Lebens, ihre Fröhlichkeit und die schönen gemeinsamen Stunden. Bei meinen Freunden in Äthiopien, Yoseph, Yonas, Aglilu, Musei, Fidre, Mesfin, Aul, Wegayu und Sophia bedanke ich mich für ihre herzliche Aufnahme und die wunderbare, erlebnisreiche und unvergessliche Zeit mit ihnen.

Meinen Eltern und meiner Schwester Dianne danke ich von ganzem Herzen für ihre tatkräftige seelische Unterstützung und ihre zahlreichen ausführlichen Briefe aus der Heimat nach Äthiopien. Ihre Begeisterung und ihr Interesse an meinen Erlebnissen in Äthiopien ließen mich erkennen, welch wunderbare und einzigartige Chance ich mit dieser Dissertation hatte, etwas Unvergessliches kennen zulernen und zu vollbringen.

Ganz zum Schluss möchte ich mich noch bei jemandem bedanken (auch wenn sie diesen Dank nicht verstehen werden), die mir viele witzige Erlebnisse beschert haben: den Warthogs des Bale Mountains National Park Areal um das Headquarter in Dinsho herum. Freunde, Eure Spielchen und Streiche werde ich nicht vergessen !!

1 Einleitung

Ausgedehnte Grasflächen treten in vielen Bereichen der Erde insbesondere dort auf, wo es relativ lange Trockenzeiten gibt. In temperaten Regionen zählen zu den natürlichen Grasländern die Steppen Eurasiens, die Prärien Nordamerikas, die Pampas Südamerikas und das Veld in Südafrika. In den tropischen Regionen der Erde umfasst der Begriff Savanne alle Vegetationsformen von reinem Grasland bis hin zu offener Gehölzvegetation mit Grasunterwuchs (Cox & Moore, 1999). Obgleich saisonale Trockenheit ein sehr wichtiger Faktor für die Graslandvegetation ist, haben Feuer und Beweidung häufig einen stärkeren Einfluss. Insbesondere die intensive Nutzung von Graslandflächen durch Beweidung führt oft zu Degradierung und Habitatfragmentierung. Bei Überweidung kommt es potentiell zum Verlust an α -, zumindest aber β -Diversität (Collins et al., 1998). Häufig wird allerdings dieser Diversitätsverlust durch das verstärkte Auftreten von ungenießbaren oder sogar giftigen Weideunkräutern kompensiert (Hart, 2001; Bullock et al., 2001; Olf & Ritchie, 1998).

Während der langjährigen Zusammenarbeit in diversen Projekten zwischen der Addis Abeba Universität (Äthiopien) und der Universität Bayreuth in Äthiopien, rückten in den letzten Jahren immer stärker Projekte in den Vordergrund, in denen es um die Untersuchung der Folgen anthropogener Nutzung von Naturräumen ging. Als eines der dringendsten Probleme zeichnete sich dabei zunehmend die Überweidungsproblematik ab, ausgelöst durch starkes Bevölkerungswachstum in den letzten Jahrzehnten.

Sehr deutlich erkennbar ist diese Veränderung am nördlichen Rand des Bale Mountains Nationalparks (Abb. 1), der aus einigen Gemeinschaftsprojekten bereits bekannt ist. Da der größte Teil der subalpinen und alpinen Zone des Nationalparks, die potentiell als Ackerfläche und Weide geeignet ist (Succow, 1989), entweder bereits genutzt wird oder wegen Überweidung und Verunkrautung nicht mehr nutzbar ist, hat sich besonders in den letzten fünf Jahren die bereits bestehende Landflucht verstärkt. So wächst die Bevölkerung der Stadt Dinsho, an deren Rand sich das Headquarter des Bale Mts. Nationalparks in einer ca. 120 ha großen eingezäunten Fläche befindet (im folgenden "BMNP" genannt), seit ein paar Jahren um 5 % jährlich (Flintan (2000); belegt seit etwa 1996).

In unmittelbarer Nähe von Dinsho und dem eingezäunten Nationalparkteil BMNP sind sowohl von Haustieren intensiv beweidete als auch ausschließlich von Wild genutzte Flächen vorhanden. Das Headquarter des Nationalparks bietet mit seinem bereits existierenden kleinen Wissenschaftszentrum daher einen idealen Ausgangspunkt für eine Studie über Weidenutzung und Weideunkräuter.

In der etwas weiteren Umgebung des BMNP dominieren zwei Weideunkräuter auf den intensiv genutzten Weideflächen, *Lobelia achrochila* (E. Wimmer) und *Kniphofia foliosa* (Hochst.). Außer diesen beiden Arten haben sich im Verlauf dieser Untersuchung zwei weitere Arten zu einem ähnlichen Problem entwickelt, *Solanum giganteum* (Jacq.) und *Euphorbia dumalis* (S. Carter). Aus Gründen der Machbarkeit dieser Arbeit konnten sie allerdings nicht mehr in die Untersuchungen einbezogen werden.

In Abstimmung und Zusammenarbeit mit der Addis Abeba Universität und der Nationalparkverwaltung wurden von 1998 bis 2002 Untersuchungen der Vegetation unter verschiedener Weidenutzung innerhalb und außerhalb des gezäunten Nationalparkteils durchgeführt und die Biologie der beiden Weideunkräuter *L. achrochila* und *K. foliosa* an ausgewählten Standorten untersucht.

1.1 Der Bale Mountains Nationalpark

Der Bale Mountains Nationalpark wurde 1972 in der südäthiopischen Region Bale angelegt und umfasst den größten Teil des Bale Bergmassivs. Diese Region ist das größte zusammenhängende Hochlandgebiet über 3000 m in Afrika (Miehe & Miehe 1994). Es bildet zusammen mit dem Arsi Massiv das südöstliche äthiopische Hochland, welches vom westlichen oder zentralen Hochland durch den Ostafrikanischen Graben getrennt ist. Beide Hochlandteile entstanden durch vulkanische Aktivitäten in Verbindung mit der Entstehung des Großen Graben vor etwa 40 bis 25 Mill. Jahren.

Das Klima Äthiopiens wird großräumig von der Innertropischen Konvergenz bestimmt. Die im Südosten Äthiopiens gelegenen Bale Mountains haben, als Teil der Region mit zwei Regenzeiten, eine längere, niederschlagsreichere Regenzeit von Juli bis September und eine kürzere, niederschlagsärmere von April bis Ende Mai (Miehe & Miehe 1994; Hurni 1982).

Eine vegetationskundlich wichtige Variante dieses Klimas tritt in Höhen über 3000 m auf und ist durch den täglichen Frostwechsel gekennzeichnet ("Frostwechselklima", Troll, 1943). Hedberg (1964) beschreibt dieses Tageszeitenklima als „Summer every day, winter every night“.

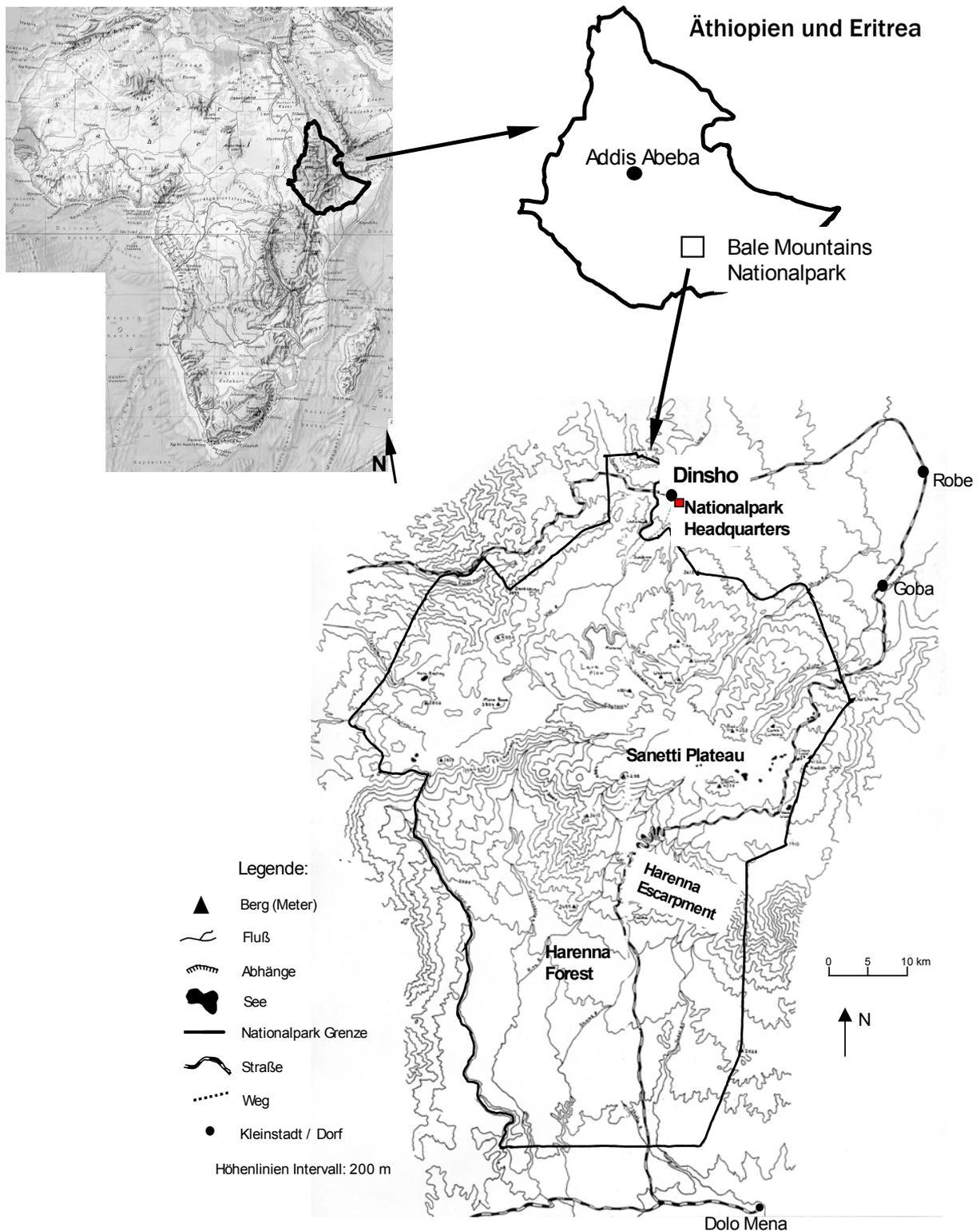


Abb. 1: Geographische Position des Bale Mountains Nationalpark in Äthiopien

1.1.1 Das Arbeitsgebiet im Bale Mountains Nationalpark

Der Bale Mountains Nationalpark liegt etwa 400 km südöstlich der Hauptstadt Addis Abeba. Er erstreckt sich von $6^{\circ}40'$ bis $7^{\circ}10'$ n.Br. und $39^{\circ}30'$ bis 40° ö.L. (Abb. 1) und umfaßt ein Areal von 2471 km^2 mit Höhen zwischen 1500 und 4377 m (Gashaw & Fetene, 1996; Hillman, 1986).

Der Nationalpark wurde in der Region Bale angelegt, um das größte, noch zusammenhängende Habitat des Ethiopian Wolf (*Canis simensis*, Gottelli & Sillero-Zubiri, 1992) und des Mountain Nyala (*Tragelaphus buxtoni* Leydekker) zu schützen. Zugleich wurde mit der Anlage dieses Nationalparks aber auch ein Naturraum mit einzigartiger Vegetation unter Schutz gestellt. In der montanen und der afroalpinen Zone oberhalb von 2800 m treten etwa 30 % aller für Äthiopien endemischen Pflanzenarten auf, wie z. B. *Euphorbia dumalis*, *Lobelia rhynchopetalum*, *L. achrochila*, *Acanthus sennii*, *Kniphofia foliosa*, *Sedum baleense* und *Carduus pyramidalis* (Friis et al., 1994; Miede & Miede 1994).

Drei kleinere, klimatisch verschiedene Regionen können im Bale Mountains Massiv unterschieden werden: Der trockenere nördliche Bereich um die Städte Robe und Goba, das ebenfalls verhältnismäßig trockene, bis auf 4377 m ansteigende Sanetti Plateau und der feuchtere südliche Teil, der das Harenna Escarpment mit dem Harenna Forest, einem der größten zusammenhängenden Waldgebiete Äthiopiens, umfasst. Der mittlere jährliche Niederschlag im nördlichen Bereich um die Städte Goba und Robe liegt bei 850 bis 1000 mm (Miede & Miede, 1994). Von den übrigen Regionen liegen keine entsprechenden Daten vor. Sicher ist, dass die jährliche Niederschlagsverteilung mit zunehmender Höhe unregelmäßiger wird.

Entsprechend den klimatischen Regionen kann die Vegetation der Bale Mountains ebenfalls in drei Zonen eingeteilt werden. Zum einen in die nördlichen Abhänge zwischen 3000 und 3800 m, die stark anthropogen beeinflusst sind. Sie sind heutzutage geprägt von montanem Weideland und offenen, verstreut liegenden *Juniperus/Hagenia/Hypericum* Wäldern, welche Reste des ehemaligen dichten *Hagenia-Juniperus* Waldes darstellen. Oberhalb der Baumgrenze (ab 3400 m) bildet *Erica arborea* einen eigenen, z. T. anthropogen durch Feuer bedingten Vegetationsgürtel. Darüber beginnt, zum zweiten, ab 3800 m das zentrale Sanetti-Plateau mit einer eher spärlichen, ebenfalls durch Beweidung überprägten afroalpinen Vegetation. Diese reicht bis zum höchsten Punkt, dem Tullu Deemtu auf 4377 m hinauf. Die dritte Zone umfasst den südlichen Steilhang, das sogenannte Harenna Escarpment, der eine zonale Höhenstufung der Waldtypen von oben nach unten aufweist (Gashaw & Fetene, 1996; Hillman, 1988; Uhlig, 1988): *Erica/Hagenia/Hypericum*-Wälder (2700 – 3300 m), Bambuswald (*Arundinaria alpina*) (2100 – 2700 m), *Scheffleria/ Hagenia*-Wald (2400 – 2800 m) und am Fuße des Escarpments *Aningeria*- und *Podocarpus*-Wälder (1550 – 2350 m).

Das Untersuchungsgebiet dieser Dissertation liegt in der nördlichen Zone der Bale Mts. in einer Höhenlage zwischen 2950 und 3200 m. Es grenzt direkt an die öffentlichen Weiden der Kleinstadt Dinsho (7° 1' n.Br., 39° 45' ö.L.).

Aufgrund der Höhe des Gebietes tritt nicht das für Südäthiopien typische bimodale Niederschlagsmuster sondern ein unimodales auf (Abb. 2). Auf die große achtmonatige Regenzeit folgt eine viermonatige Trockenzeit von Oktober bis März. Allerdings sind beide Perioden nicht durchgehend. Innerhalb der großen Regenzeit tritt von Mai bis Anfang Juni eine Periode mit geringeren Niederschlägen auf und in der Trockenzeit fallen in manchen Jahren Niederschläge von bis zu 160 mm pro Monat. Außerdem schwanken die jährlichen Niederschlagsmengen beträchtlich, von 685 mm (1983) bis 2124 mm (1992). Der durchschnittliche Jahresniederschlag am Bale Mts. Headquarter bei Dinsho im Zeitraum von 1983 – 2002 betrug 1324 ± 402 mm.

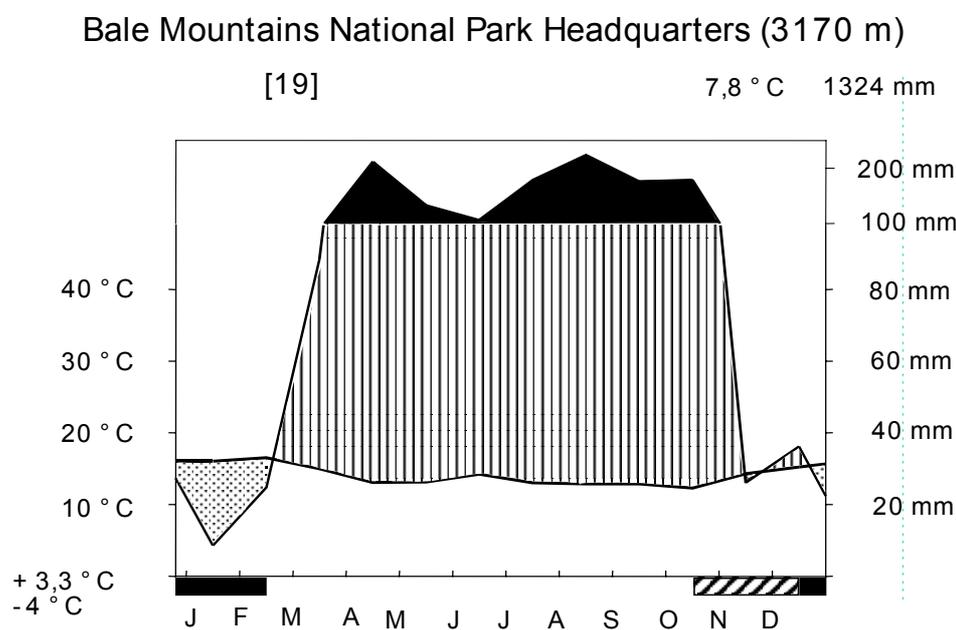


Abb. 2: Klimadiagramm des Bale Mountains Nationalparks bei Dinsho (Südäthiopien). Die Abbildung basiert auf Klimadaten, die von der Nationalparkverwaltung zwischen 1983 und 2002 erhoben wurden.

(Datenverwendung mit freundlicher Genehmigung der Ethiopian Wildlife Conservation Organisation, Addis Abeba.)

Die ursprüngliche Waldvegetation ist durch Beweidung weitestgehend zu Weideland degradiert und nur noch in einigen kleinen Beständen vorhanden. Während der letzten dreißig Jahre hatte die Verwaltung des Nationalparks die Aufgabe, die Bewegung der ländlichen Bevölkerung im Nationalpark zu kontrollieren, die Abholzung von Waldgebieten und Erica-Buschland einzuschränken und potentielle Ackerflächen innerhalb des Parks nachhaltig vor der Nutzbarmachung zu bewahren. Da befahrbare Wege und notwendige Ausstattung weitgehend fehlen, bleibt die Kontrolle aber hauptsächlich auf das Dinsho/Gaysay Gebiet, Teile des Web Valleys und zeitweise entlang der Hauptstraße von Dinsho nach Goba und Mena beschränkt. Haustiere konnten auf längere Sicht nur aus dem

Gaysay Grasland und dem eingezäunten Teil um die Parkverwaltung herausgehalten werden.

Die zunehmende politische Stabilität der letzten 10 Jahre hat dazu beigetragen, den Tourismus in diesem Teil des östlichen Hochlandes zu entwickeln.

1.1.2 Landnutzung am Bale Mts. Nationalpark und die Folgen

Die ursprüngliche Bevölkerung der Bale Mountains waren ost-kuschitische Viehzüchter vom Volk der Oromo. Im Verlauf des letzten Jahrhunderts kam es zu einer Vermischung mit anderen Volksgruppen aufgrund der Einwanderung von Somalies aus dem Tiefland südlich des Harena Waldes und der gezielten Ansiedelung von Amharen während der "Derg"¹ Periode, so dass die heutige Bevölkerung der Bale Mountains ein Gemisch mehrerer Volksgruppen darstellt.

Den Oromos als traditionellen Viehzüchtern ist die Größe und Zusammensetzung ihrer Herden wichtiger als der Ackerbau. Wie in vielen von der Weltbank und der UN als ökonomisch unterentwickelt eingestuften Ländern Afrikas ist auch heute noch der Besitz von Haustieren mit Reichtum, Ansehen und einer gesicherten Position in der Hierarchie des Dorfes oder der Kleinstadt verbunden. Generell werden Haustiere als sichere Geldanlage und Versicherung gesehen, da sie eine gewisse Unabhängigkeit von unvorhersehbaren klimatischen Ereignissen darstellen. Sie können, je nach Bedarf, verkauft oder für eigene Bedürfnisse verwendet werden.

Beweidung durch große Herbivoren stellt allerdings eine komplexe Belastung mit direkten und indirekten Einflüssen auf Pflanzen- und Tiergemeinschaften dar. Die Folgen des direkten Einflusses durch selektive Herbivorie und Trampeln zeigen sich in der Verschiebung der Anteile einzelner Pflanzenarten an der Gesamtvegetation (McIntyre et al., 2003; Hart, 2001; Landsberg et al., 1999; Olf & Ritchie, 1998) wobei die wiederkehrende Störung bestimmte Regenerations- und Verbreitungsarten begünstigen (Olf & Ritchie, 1998). Infolgedessen ändern sich sowohl Diversität (Wahren et al., 1994; Pucheta et al., 1992), als auch Struktur und Produktivität der Vegetation (Bullock et al., 2001; Jones, 2000; Olf & Ritchie, 1998; McIntyre et al., 1995; Pucheta et al., 1992; Milchunas et al., 1988).

Die indirekten Folgen der Beweidung werden vielfach erst durch längerfristige Änderungen sowohl in der Zusammensetzung von Artengemeinschaften, als auch der hydrologischen

¹ Derg (Amharisch): Verwaltungsrat während der marxistisch-leninistisch ausgerichteten Militärdiktatur (1974 - 1991) unter der Führung von Major Mengistu Haile Mariam.

und pedologischen Prozesse erkennbar, die meist zu einer Verminderung der Ressourcen führen (Landsberg et al., 1999). Wichtige Faktoren in dieser Entwicklung sind sowohl der Grad der Nutzungsintensität als auch die Art der Beweidung (Olf & Ritchie, 1998; McIntyre et al., 2003). Bereits bei geringer Beweidung steigt die Artenzahl zunächst an, während die stehende Biomasse abnimmt (Bullock et al., 2001; Hart, 2001; Watkinson & Ormerod, 2001; Olf & Ritchie, 1998; Castillo & Osorio, 1995; Milchunas et al., 1988). Mengenmäßig dominierende Arten werden, sofern sie keine Schutzmechanismen besitzen, meist stärker verbissen, wodurch die Vegetationsdecke geöffnet wird. Die verbesserte Lichtversorgung bis zur Bodenoberfläche fördert den Anteil ursprünglich nicht-dominanter Arten (Hart 2001; Olf & Ritchie, 1998; Milchunas et al., 1988), da sowohl Pflanzen aus der Samenbank auskeimen (Smith et al., 2000; Collins et al., 1998) als auch neue Arten mit anderen Vermehrungsstrategien einwandern können (Pucheta et al., 1992). Die Wuchsform der Pflanzen tendiert unter zunehmendem Beweidungsdruck zur Verkleinerung und so konzentriert sich die Biomasse verstärkt in Bodennähe (Hector et al., 1999; Landsberg et al., 1999; Olf & Ritchie, 1998; McIntyre et al., 1995; Díaz et al., 1992; Pels & Verweij, 1992). Außerdem siedeln sich zunehmend flachwachsende Rosetten, mattenformende, annuelle Arten und horstbildende Gräser an, die in geringerem Maße auch in der weniger beweideten Vegetation vorkommen, aber dort oft begrenzte Flecken (patches) bilden (Díaz et al., 1994; Milchunas & Lauenroth, 1993; Pels & Verweij, 1992; Díaz et al., 1992). Die Dichte und die Menge an stehender Biomasse der krautigen Vegetation nimmt aber zwangsläufig ab (Jones, 2000). Diese Entwicklung in der Vegetationsstruktur setzt sich unter moderater Beweidung fort (McIntyre et al., 1995). Wie sehr sich die Zusammensetzung der Vegetation über einen bestimmten Zeitraum ändert und wie sie dem Beweidungsdruck ausweicht, wurde in Langzeit-Experimenten mit gezäunten und ungezäunten Weideflächen in verschiedenen Regionen der Erde, zum Beispiel in den USA (Hart, 2001; Collins et al., 1998; Milchunas et al., 1998), Großbritannien (Bullock et al., 2001; Smith et al., 2000), Australien (Wahren et al., 1994) und Argentinien (Pucheta et al., 1992) untersucht.

Bei sehr starker Beweidung setzt ein Trend in die entgegengesetzte Richtung ein, die Artenzahl nimmt wieder ab und es kommt zur Ansiedlung und Ausbreitung unerwünschter, oft giftiger Arten (McIntyre et al., 1995; Milchunas et al., 1988). Des Weiteren verringert sich durch die geringere Menge an Streu sowohl die Humusaufgabe als auch der Nährstoffeintrag. Als Folge davon ist auf stark beweideten Flächen die Aktivität der Bodenorganismen herabgesetzt, wozu die Verdichtung des Bodens durch große Herbivoren noch zusätzlich beiträgt (Landsberg et al., 1999; Olf & Ritchie, 1998). Erhöht sich der Beweidungsdruck noch weiter, kommt es infolge der Überweidung zur Degradation und

Lückigkeit der gesamten Vegetationsdecke, die unter ungünstigen Bedingungen zu Erosion und Verlust der Weideflächen führen kann (Landsberg et al., 1999; Milchunas et al., 1988). Die Tragkapazität für Weidetiere ist für jede Fläche verschieden und hängt in hohem Maße vom Klima, der Wasserversorgung und der Produktivität der Vegetation ab. Ausgeprägte Kalt- oder Trockenzeiten verschärfen den Effekt der Beweidung zusätzlich, da während solcher Zeiten die Futterqualität und -quantität geringer sind und deshalb die Auswirkung des Beweidungsdrucks steigt.

1.1.3 Der Haustier- und Wildbestand

Regelmäßige Zählungen der Haustiere von Gottelli & Sillero-Zubiri (1992) ergaben eine maximale Dichte von 46 Tropical Livestock Units (TLU)² pro km² im Web Valley zu jeder Jahreszeit. Bei früheren Zählungen in den Jahren 1984 – 1986 lag diese Zahl noch bei 5 – 8 TLU pro km² (Hillman, 1988 zitiert in Miede & Miede, 1994). Leider sind keine neueren verlässlichen Zahlen vorhanden. Zum Vergleich sei Hofstede (1995) zitiert, der 1 – 7 TLU pro km² als moderate Beweidung betrachtet und bei 7 – 60 TLU pro km² von starker Beweidung spricht.

Bei der Interpretation dieser Zahlen ist zu berücksichtigen, dass die Herden ungleichmäßig verteilt sind und sich häufig auf Weideflächen in der Nähe der Siedlungen konzentrieren (Miede & Miede 1994). Während des Tages wandern große Haustierherden über dieselben Weideflächen oder bleiben sogar den ganzen Tag an derselben Stelle. Daraus resultiert ein enormer Weidedruck und naturgemäß eine dramatische Veränderung der Struktur der Pflanzendecke bis hin zur vollständigen Zerstörung der Vegetation. Die häufig beobachtete starke Zunahme ungenießbarer Pflanzenarten, die für die Verschlechterung der Qualität des Weidelandes verantwortlich sind, wurde hier ebenfalls schon beobachtet. Das mittlerweile verbreitete Vorkommen von *Kniphofia foliosa* und *Lobelia achrochila* macht Teile dieses Gebietes als Weideland nur noch eingeschränkt nutzbar.

Die Weideflächen des abgezaunten Teils des Nationalparks werden dagegen mehr oder weniger ausschließlich von Wild beweidet. Da genaues Zahlenmaterial zu der Größe des Wildbestandes fehlt, konnte der Tierbestand nur geschätzt werden. Stephens et al. (2001) geben nach Zählungen für den BMNP eine Größenordnung von 40 – 60 Nyalas an. Eigene Beobachtungen von zwei Herden und einigen männlichen Einzelgängern ergaben insgesamt etwa 50 Nyalas. Für die Berechnung einer Tragkapazität beim Mountain Nyala (*Tragelaphus buxtonii*) nimmt man pro Nyala etwa 1 TLU an (Brown, 1969). Für eine TLU

² 1 TLU = 250 kg Standard Zebu Ochse (entspricht 1 Rind, 10 Schafen, 11 Ziegen oder 0.8 Kamelen)
Angaben aus: FAO (1988), Guidelines: Land evaluation for extensive grazing.

wird zwischen 2500 und 3000 m Höhe eine Weidefläche von 1 - 1,5 ha als ausreichend angesehen (Brown, 1969). Auf die Fläche des BMNP bezogen (1,2 km²), würde das die potentielle Versorgung von 120 – 150 Tiere bedeuten. Da aber nur ein Teil des Geländes als Weideland nutzbar ist und der andere durch mehr oder weniger dichten Baum- und Buschbestand als Weidefläche wegfällt, verringert sich diese Zahl erheblich. Eine Annahme von 40 bis 60 Tieren ist daher durchaus die im Rahmen der Tragekapazität für Nyalas mögliche Zahl. Im eingezäunten Teil des Nationalparks leben allerdings noch andere herbivore Wildarten. So ergibt sich unter Einbezug dieser Arten (6 Meneliks Bushbocks, 10 Red Bushbocks, 25 – 30 Warthogs) ein Gesamtbesatz von etwa 65 TLU auf den eingezäunten 120 ha.

Die Vegetation im abgezaunten Teil des Nationalparks ist dennoch verhältnismäßig üppig, verglichen mit den ungezäunten und überweideten Haustierweiden. Dieser Kontrast von üppiger Vegetation im BMNP einerseits und weitgehend unbrauchbarer Weide außerhalb andererseits erschwert die Bemühungen um eine verbesserte Akzeptanz des Nationalparks durch die lokale Bevölkerung. Zu Beginn dieser Dissertation 1998 wurden nur selten illegale Zaunöffnungen auf der Dinsho zugewandten Seite und Beweidung durch Haustiere in diesem eingezäunten Teil des Bale Mountains National Park (BMNP) beobachtet. Heutzutage konkurrieren Haustiere regelmäßig mit dem Wild um diese 120 ha große Fläche.

1.2 Allgemeine Einführung zu den untersuchten Weideunkräutern *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa*

Die Veränderung einer Vegetation durch Beweidung stellt die Gesamtheit der Reaktionen jeder einzelnen Pflanzenart auf die Störung dar. Die Fähigkeit der einzelnen Art in einer beweideten Vegetation zu bestehen, beruht auf der Summe ihrer Möglichkeiten, die Schädigung an wichtigen Entwicklungszeitpunkten zu verhindern, oder durch Kompensationswachstum von Pflanzenteilen, der ganzen Pflanze (Rhizomaustrieb) oder durch Samenproduktion zu tolerieren (Bullock et al., 2001; Olf et al., 1999; Augustine & McNaughton, 1998; Birske, 1996; Díaz et al., 1992). Wie bei den meisten Stressarten lassen sich auch hier zwei Strategien unterscheiden: Pflanzenarten, die Beweidung tolerieren (T-Strategie) und solche, die Herbivorie mittels einer Kombination von mechanischen und biochemischen Eigenschaften, wie z. B. der Produktion von bitteren oder giftigen Inhaltsstoffen oder von Dornen, vermeiden (E-Strategie). Überweidung fördert

die Verbreitung von Arten dieser beiden Typen, was dazu führen kann, dass große Teil der Vegetation für die Beweidung unbrauchbar werden. Als Folge müssen neue Flächen erschlossen oder die vorhandenen noch intensiver genutzt werden. Letzteres erhöht wiederum die Wahrscheinlichkeit, durch Überweidung auch dieses Weideland an ungenießbare oder sogar giftige Pflanzenarten zu verlieren. Daher ist die Erprobung von Bekämpfungs- oder zumindest Kontrollmaßnahmen sehr wichtig. Allerdings existieren gerade in Ländern der dritten Welt vielfach die Methoden zur Kontrolle der Unkräuter bisher nicht oder sind bei der einheimischen Bevölkerung unpopulär (Steden & Alkämper, 1988).

Eine nachhaltige Kontrolle von Unkräutern erfordert Kenntnisse über ihre Konkurrenzkraft, d.h. ihre ökologischen Ansprüche, ihre Biologie und insbesondere ihres Regenerationspotentials. Einige Arten, wie zum Beispiel *Kniphofia foliosa*, *Euphorbia dumalis*, *Artemisia afra*, *Solanum giganteum* und *Lobelia achrochila* (die in dieser Dissertation umfassend beschrieben wird), breiten ihre Populationen energisch in die vorhandenen Weideflächen hinein aus. Das trifft sowohl auf die beweideten Areale im gezäunten Teil des Nationalparks als auch für die öffentlichen Grasflächen um Dinhsa herum zu.

Am Anfang der Feldstudien für diese Arbeit im Jahr 1998 wurden zwei Arten aus dieser Gruppe von Unkräutern ausgewählt, *Kniphofia foliosa* und *Lobelia achrochila*, die beide zu der Lebensform „Rosettenpflanze“ gehören und in Äthiopien endemisch sind. Die Identität der Lobelie war nicht eindeutig geklärt und auch der Typus-Beleg im Herbarium von Kew Gardens ist unvollständig. Der Beleg im National Herbarium in der Addis Abeba Universität war *Lobelia rhynchopetalum* Hemsl. als Ökotyp oder Tieflandform zugeordnet. Daher war eine gründliche Neu-Beschreibung dieser Art angezeigt.

Kniphofia foliosa dagegen war schon 1995 als Weideunkraut erkannt worden, das sich auf großen Bereichen der überweideten Grasflächen nahe des eingezäunten Nationalparks ausbreitete und die guten Weidekräuter zurückdrängte (pers. Mitteilungen von Shiferaw Tadesse, Daneal Ejegu, Fekadu Garede (Warden, Bale Mts. National Park)). Diese Art besitzt ein starkes Rhizom, das etwa 15 cm tief im Boden liegt und das schon bald nach der Keimung der Samen angelegt wird. Da Rhizompflanzen viel schwerer auszurotten sind als andere Pflanzen, wurde bislang noch kein Mittel gegen *K. foliosa* gefunden.

Kniphofia foliosa findet andererseits als ethnomedizinische Pflanze großes Interesse und mehrere pharmazeutisch wichtige Inhaltsstoffe wurden daraus isoliert (Bringmann et al., 1999; Ridley et al., 1996; Dagne & Steglich, 1984). Man kann vermuten, dass die biologisch aktiven Inhaltsstoffe zum Fraßschutz beitragen und zusammen mit dem Rhizom die Konkurrenzstärke der Pflanzen bilden.

1.2.1 Taxonomie der Lobelien

Die Gattung *Lobelia* wurde nach Matthias de l'Obel (1538 –1616) benannt. Ursprünglich wurde diese Gattung zur Familie der *Campanulaceae* gezählt, aber seit einigen Jahren wird ihr der Rang einer Familie, der *Lobeliaceae*, zugeordnet (Thulin, 1983).

Bis zur Etablierung molekularbiologischer Methoden wurden die verschiedenen Gattungen der Lobelien hauptsächlich anhand ihrer Blütenmerkmale, der Wuchsform (Knox, 1993; Mabberley, 1976), und der Anzahl ihrer Chromosomen (Lammers, 1993; Knox & Kowal, 1993; Lammers & Hensol, 1992) unterschieden. Mit der Möglichkeit der DNA Untersuchung (cpDNA Analyse, Knox, 1993, 1994; Knox et al., 1993), wird die phylogenetische Verwandtschaft zwischen den verschiedenen *Lobelia*-Arten zunehmend klarer. Beide äthiopischen großen Lobelien, *L. rhynchopetalum* Hemsl. und *Lobelia achrochila* (E. Wimm.), gehören zur Subgattung Tupa (Lammers, 1993; Knox & Kowal, 1993).

Große Lobelien enthalten Milchröhren und produzieren in allen Teilen der Pflanze Milchsaft. Die Analyse des Latex verschiedenener *Lobelia*-Arten erbrachte annähernd 20 verschiedene Alkaloide, die aufgrund ihres bitteren Geschmacks und ihrer Toxizität als Fraßschutz interpretiert werden können. Die Hauptkomponente des Milchsafts von *Lobelia inflata*, das Alkaloid Lobelin (Abb. 3), wurde im Jahre 1921 von H. Wieland beschrieben und in den medizinischen Gebrauch zur Aufhebung von Lähmungserscheinungen des Atemzentrums nach Vergiftungen eingeführt. Später wurde es auch in anderen *Lobelia*-Arten gefunden (Hegnauer, 1966, 1989; Brandt, 1951). Biochemisch gesehen gehört Lobelin zu den Nicotiana-Alkaloiden. Alkaloide werden normalerweise als Phytoalexine gebildet, d. h. als Antwort auf eine Verletzung der Pflanze. Im Milchsaft der großen Lobelien scheinen diese dauerhaft enthalten zu sein. Gelegentlich werden die zarten Blattknospen aus der Mitte der Rosette jedoch von Mountain Nyalas und Pavianen gefressen.

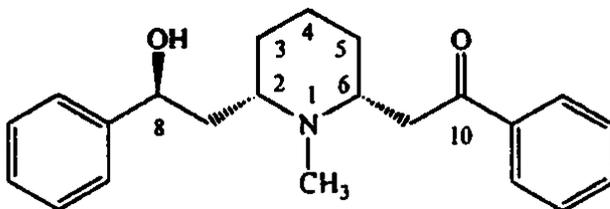


Abb. 3: Strukturformel von Lobelin (2S,6R,8S-(-)-Lobelin)

Die Sektion *Rhynchopetalum* ist morphologisch uneinheitlich. Die Zuordnung beruht auf der Chromosomenzahl ($x = 14$) und der geographischen Verbreitung (Ostafrika). Die äthiopischen Vertreter sind hapaxanthe, einstämmige Pflanzen, die durch eine

endständige (terminale) große „Riesenrosette“ gekennzeichnet sind. Die abgestorbenen Blätter bilden keinen persistenten Mantel am Stamm.

Tausende der rötlichen, violetten oder blauen Blüten der äthiopischen Lobelien sind in einer terminalen unverzweigten mehrere Meter hohen Infloreszenz vereinigt. Im Verlauf meist mehrerer Monate entwickelt sich die Infloreszenz aus dem apikalen Meristem im Zentrum der Blattknospe. Die Blütezeit der großen Infloreszenz dauert ebenfalls einige Monate. Aufblühen und Reifen der Blüten erfolgt von unten nach oben. Die Tragblätter der Blüten sind um einiges länger als diese. Die Kelch ist 5 blättrig und verwachsen, die sympetale Corolla zygomorph und – in der Sektion Rhynchopetalum – einlippig. Die Blüten sind zwittrig, sehr oft resupinat und proterandrisch. Die Filamente sind unverwachsen, während die Antheren eine Röhre bilden. Der unterständige Fruchtknoten ist zweiteilig septiert. An der axialen Plazenta entwickeln sich die Samenanlagen, aus denen unzählige winzige Samen hervorgehen.

Bis 1993 wurde *Lobelia* cf. *achrochila* als Unterart oder Tieflandform von *L. rhynchopetalum* betrachtet (Mabberley 1974; E. Wimmer 1948, 1953). Die Erstbeschreibung zur Identifizierung von *L. cf. achrochila* stammt von E. Wimmer (1948). Allerdings fertigte er diese Beschreibung auf der Grundlage von unvollständigem Herbariummaterial (Wien) an. Es fehlen daher Beschreibungen von Wurzeln, Stamm und Blüten. Der erste Vorschlag *Lobelia* cf. *achrochila* als Art zu führen, stammt von E. B. Knox (1993). Die Sammlung von Material für dessen neue Beschreibung wurde in Arsi gemacht und ein Isotyp im Herbarium der Smithsonian Instituts in Washington, ein weiteres, allerdings unvollständiges Exemplar in den Royal Kew Gardens, London, hinterlegt. Allerdings gibt Knox trotzdem keine genaue Beschreibung dieser Art in seiner Veröffentlichung von 1993. Das im Nationalherbarium in der Universität Addis Abeba vorliegende Exemplar enthält Teile von Blättern und einige Blüten aber keine Stammteile und auch keine Abschnitte der Infloreszenz.

In dieser Dissertation werden deshalb Individuen der Bale Mts. Populationen von *Lobelia* cf. *achrochila* *de novo* beschrieben und mit *L. rhynchopetalum* Hemsl. verglichen. Der Name *Lobelia achrochila* wird akzeptiert und deshalb der Zusatz „cf.“ weggelassen.

1.2.2 Die Taxonomie von *Kniphofia foliosa* Hochst

Die Gattung *Kniphofia* Moench gehört zur Familie der *Asphodeliaceae*, die Sebsebe & Nordal 1997 von der Familie der *Aloaceae* (z. B. *Aloe* ssp.) abtrennten. Die *Asphodeliaceae* sind in Europa, Asien und Afrika, hier insbesondere in Südafrika weit verbreitet.

In Äthiopien ist diese Familie mit fünf Gattungen und 12 Arten vertreten (Sebsebe & Nordal, 1997). Die Arten haben sehr unterschiedliche Wuchsformen: ausdauernde Kräuter mit Rhizom, Geophyten, kleine hochspezialisierte Blattsukkulente, stengellose Kräuter, Büsche, Kletterpflanzen und baumartige Formen. Außer der Gattung *Kniphofia* zeigt keine weitere Gattung ein sekundäres Dickenwachstum (Smith & van Wyk, 1998). Die meisten Arten der Familie *Asphodelaceae* werden durch Vögel oder Insekten, darunter auch Ameisen, bestäubt (Smith & van Wyk, 1998).

Pflanzen der Gattung *Kniphofia* wachsen meist auf wasserzügigen Böden an Berghängen mit skelettreichem Untergrund. Ihr Habitat reicht von tiefliegender feuchter Savanne auf 900 m bis zur afroalpinen Zone bei 4400 m (Sebsebe & Nordal, 1997).

1.2.2.1 Inhaltsstoffe der Asphodeliaceae

Vertreter der *Asphodeliaceae* enthalten Chelidonsäure, Alkaloide, Anthrachinone und Saponine. Dagne & Steglich publizierten 1984 einen neuen Vertreter der Anthrachinon-Familie, der das dominierende Anthrachinon in den Wurzeln von *Kniphofia foliosa* darstellt und den Namen "Knipholon" bekam (Abb. 4). Später wurde dieses Knipholon auch aus dem Rhizom, den Blättern, Blüten und Samen dieser und anderer *Kniphofia* Arten extrahiert (Berhanu et al., 1986). Berhanu et al. (1986) and Yenesew et al. (1988) schlugen deshalb vor, Knipholon, das in sieben von acht *Kniphofia* Arten vorkommt, als chemischen Marker der Gattung *Kniphofia* zu werten.

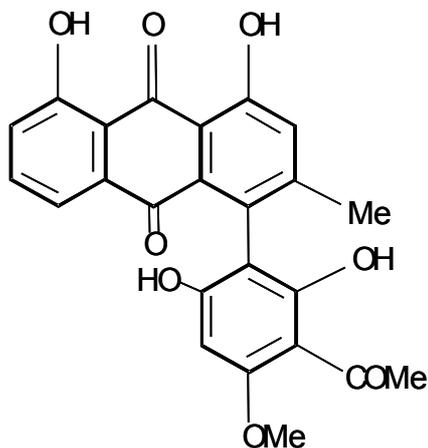


Abb. 4: Strukturformel von Knipholon
(Dagne & Steglich, 1984)

Van Wyk et al. (1995) haben sieben Anthrachinone in den Rhizomen von 46 Arten der Gattungen *Asphodelus*, *Asphodeline*, *Bulbine*, *Bulbinella* und *Kniphofia* beschrieben. Nur in den Gattungen *Bulbine*, *Bulbinella* und *Kniphofia* wurde ebenfalls Knipholon gefunden, so dass sich diese drei von den anderen Gattungen der Familie unterscheiden und eine monophyletische Einheit bilden (Van Wyk et al., 1995).

Knipholon und seine beiden Ausgangsstoffe Chrysophanol und Acetylphloroglucinol sind von besonderem Interesse. Das Chrysophanol hat einen antiabsorbierenden und dehydrierenden, also abführenden Effekt (Frohne & Jensen, 1992). Knipholon und seine Derivate werden als eine neue Gruppe von potentiellen Antimalaria Mitteln betrachtet, da sie im in-vitro Test aktiv sowohl gegen Chloroquin-empfindliche als auch Chloroquin-immune Rassen von *Plasmodium falciparum* wirken (Bringmann et al., 1999; Ridley et al., 1996). Die antiplasmodiale Aktivität basiert auf der Kombination der hydroxylierten Anthrachinonhälfte des Moleküls und der Acetylphloroglucinol Einheit (Dagne & Steglich, 1984). In der Ethnomedizin werden die Wurzeln von *Kniphofia foliosa* bei der Behandlung von Unterleibskrämpfen eingesetzt.

1.2.2.2 Morphologie der Gattung Kniphofia

Nach Sebsebe & Nordal (1997) umfasst die Gattung *Kniphofia* in Äthiopien allgemein krautige, ausdauernde, mittelgroße Pflanzen. Ihre Blattanatomie ist dorsiventral, nicht sukkulent und die Blätter stehen in einer terminalen oder basalen Rosette. Die endemischen *Kniphofia* Arten sind Klone, können sich aber auch generativ fortpflanzen.

Die klonale Mutterpflanze entwickelt lateral im Boden wachsende kurze Rhizome, an denen die neuen Tochterpflanzen gebildet werden. Zunächst garantiert die Verbindung zwischen Klon und Mutterpflanze das erfolgreiche Etablieren des Klons auf dem Standort (Alpert, 1996). Im Laufe der Zeit verrottet die Verbindung zur Mutterpflanze.

Die zahlenmäßigen Verhältnisse von Mutter- zu Tochterpflanzen sind in den Habitaten von *K. foliosa* ganz unterschiedlich und hängen wohl von der Güte der Standortfaktoren ab (Marais, 1973).

Die hier untersuchte Art *Kniphofia foliosa* Hochst. (1844) ist eine robuste Rosettenpflanze, die in dichten Gruppen gedeiht. Sie wächst an Wegrändern, auf überweideten Flächen, an Abhängen mit steinigem Untergrund und wird auch noch auf Berggipfeln von 2050 m bis 4200 m gefunden. Sie ist endemisch für das Äthiopische Hochland.

Die linealischen, dunkel- bis grau-grünen Blätter von *K. foliosa* stehen in einer basalen Rosette in 4 bis 5 Orthostichen. Sie werden 20 – 100 cm lang und 2 – 4 (- 7) cm breit (Abb. 5). In der Region um Dinsho wächst diese Art stammlos, besitzt aber im Boden ein dickes, gut entwickeltes Rhizom. Bei *K. foliosa* beginnt bereits der Keimling mit der Rhizombildung. Das klonale Wachstum ist ein Teil des Konkurrenzvorteils von *K. foliosa*. Ausgehend von den Rhizomen entwickeln sich lange, dünne Wurzeln, die manchmal bis zu 0,6 m tief in den Boden eindringen.

Die massive, aufrechte Infloreszenz entspringt dem zentralen Meristem der Blattrosette und wird 30 – 150 cm hoch. Die Blüten selbst entwickeln sich in den oberen 25 bis 40 cm und stehen sehr dicht. Sie blühen apikalwärts auf. Pro Tag reifen bei *K. foliosa* 50 – 65 Blüten heran (Teklehaymanot, unpubl.). Unterhalb der Infloreszenz befinden sich einige sterile Brakteen. Diese zunächst weißen oder grünlichen Tragblätter verfärben sich braun, wenn die Samen reifen. Die Blüten sind gelb bis rot und oftmals am Apex stärker rot gefärbt, so daß die Infloreszenz zweifarbig erscheint (Abb. 5). Die Perigonblätter sind zu einer zylindrischen Röhre mit weiter Öffnung und nur leicht verengter Basis verwachsen. Die Blüte wird 18 – 27 mm lang. Bei der Anthese strecken sich die sechs Staubblätter. Sie werden bis zu 15 mm lang, wobei die Staubblätter etwas länger als der Stempel sind und aus der Blütenröhre herausragen (Sebsebe & Nordal, 1997). Die Blüte ist protandrisch. Die Narbe bleibt bis zum Austritt aus der Blütenröhre geschlossen. Nach der Öffnung der Narbenlappen bleibt sie 71 – 78 Stunden empfängnisaktiv (Teklehaymanot, unpubl.). Die Frucht von *K. foliosa* ist eine eiförmige, vielsamige Kapsel. Die Hochblütezeit der Art reicht in der Umgebung von Dinsho von Mitte Juli bis Ende August (Teklehaymanot, unpubl.). Bestäuber sind vor allem Bienen, aber auch Vögel können die Blüten besuchen und bestäuben.



Abb. 5: Blühende Exemplare von *Kniphofia foliosa* (Hochst) Pflanzen (Photo: M. Lauerer, 1998)

1.3 Aufgabenstellung

Seit der Gründung des Bale Mountains Nationalpark im Jahre 1972 und der ersten Zäunung eines 90 ha großen Teil-Areals des Nationalparks (BMNP) in der Nachbarschaft der Kleinstadt Dinsho nahm die Entwicklung der Vegetation innerhalb und außerhalb des Nationalparks einen unterschiedlichen Verlauf. Während im BMNP fast ausschließlich Wild äst, werden die außerhalb gelegenen Flächen äußerst intensiv von Haustieren beweidet.

Die ursprünglich in dieser Höhenstufe vorhandene geschlossene Waldvegetation ist durch Rodung und anschließende Beweidung zu Grasland außerhalb des BMNP und zu einer offenen Waldvegetation innerhalb des BMNP degradiert. Die Überstockung der Weideflächen außerhalb des BMNP mit Haustieren hat mittlerweile zu einem gravierenden Versorgungsproblem in der Trockenzeit geführt. Die Regeneration der Vegetation dieser Flächen und deren nachhaltige Nutzbarkeit sind daher von allergrößter Bedeutung. Zwei verschiedene Szenarien sind langfristig denkbar: Bleibt die Situation unverändert, dann fördert die Überweidung die weitere Ausbreitung von Weideunkräutern mit fatalen Konsequenzen für das Weidemanagement. Die Alternative wäre eine aktive und nachhaltige Unkrautbekämpfung und Reduktion der Beweidungsintensität. Dann sollte eine Regeneration der Weideflächen möglich sein.

Mit dieser Arbeit soll ein Beitrag zur Erarbeitung einer Bekämpfungsstrategie von Weideunkräutern geliefert werden. Zwei Pflanzenarten, *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa*, wurden dafür ausgewählt und deren Biologie und Populationsdynamik näher untersucht. Da von *L. achrochila* noch keine gültige Beschreibung existierte, wird die Pflanze hier ausführlich dargestellt. *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa* wachsen reichlich in der Umgebung von Dinsho und dem BMNP Gelände.

Die beiden sich rasch ausbreitenden Arten besiedeln unterschiedliche Areale der Weideflächen. *L. achrochila* steht bevorzugt an Hängen, *K. foliosa* dagegen besiedelt ebenere, unterschiedlich feuchte Standorte. Beide Arten enthalten chemische Inhaltsstoffe, die sie mutmaßlich vor Tierfraß schützen.

In die Untersuchung der Biologie dieser Weideunkräuter wird notwendigerweise auch die potentiell natürliche Vegetation und andere Standortsfaktoren miteinbezogen. Ein Teil dieser Dissertation beschäftigt sich daher mit der Vegetation des Gebietes und deren Dynamik, die wichtige Gesichtspunkte bei der Beurteilung des Regenerationspotentials sind.

Zunächst wurde die langfristige Vegetationsentwicklung auf den seit 30 Jahren getrennten Weideflächen dokumentiert. Sie zeigt die Artenzusammensetzung von intensiv von Haustieren beweideten und moderat von Wild genutzten Arealen. Nach einer Zeitspanne von drei Jahrzehnten sollte sich die unterschiedliche Nutzung der Flächen in der

Vegetationszusammensetzung widerspiegeln. Die beiden Vegetationstypen stellen die Vergleichsflächen für weitere Experimente dar.

Als nächstes wurde die kurzfristig erfassbare Dynamik der Vegetation verfolgt. Diese erfolgte in zwei Ansätzen:

Zum einen wurden die Teile des Nationalparks untersucht, die zu einem späteren Zeitpunkt eingezäunt und damit vor der Intensivbeweidung durch Haustiere ausgeschlossen worden waren. Im Jahr vor Beginn dieser Untersuchungen (1997) waren diese Flächen in den BMNP integriert und seither nur noch vom Wild genutzt worden.

Zum anderen wurden zwei Zäune um jeweils 100 m² große Weideflächen errichtet, einer im BMNP, der andere außerhalb. Die Zäune wurden so gebaut, dass Beweidung vollständig verhindert wird. Auf diesen Versuchsflächen wurde die kurzfristige Vegetationsentwicklung über einen Zeitraum von 2 bzw. 3 Jahren verfolgt.

In welchem Umfang die Vegetation der ehemals überweideten Flächen wieder hergestellt werden könnte bzw. welche Artenkombination sich einstellen würde, wird durch einen Blick in die Bodensamenbank erkennbar. Bei der Untersuchung einer Vegetation und ihrer Dynamik stellt die Bodendiasporenbank deshalb einen wichtigen Schlüsselfaktor als Regenerationsquelle der Vegetation dar. Diasporen umfassen alle funktionellen Verbreitungseinheiten. In dieser Arbeit beschränkt sich der Begriff „Diasporenbank“ auf alle lebenden Samen und wird deshalb als „Bodensamenbank“ bezeichnet.

Zur Untersuchung einer Bodensamenbank gehört auch das Keimungspotential, d. h. die Vitalität und Langlebigkeit der Samen, die sich in einer Bodenprobe ansammeln können. Deshalb wurden auch Keimungsexperimente mit Proben von Haustier- und Wildbeweideten Vegetationsstandorten durchgeführt.

Im Zusammenhang mit der Vegetationsdynamik sollten auch mögliche Bekämpfungsstrategien für die untersuchten Weideunkräuter entwickelt werden. Experimente dafür wurden vor allem für die Bekämpfung von *Kniphofia foliosa* durchgeführt.

2. Material und Methoden

2.1. Lage der Untersuchungsflächen

Nach der Begehung des BMNP und seiner angrenzenden Umgebung wurden im Oktober 1998 Flächen innerhalb und außerhalb des BMNP für längerfristige Beobachtungen (1999 – 2002) ausgewählt und markiert. Abb. 6 zeigt die Lage der bearbeiteten Vegetationsflächen. Insgesamt wurden 16 Standorte mit unterschiedlichen Beweidungsintensitäten ausgewählt (Standort Z-1 – BS-16). Auf der Gesamtfläche eines jeden Standortes wurden mehrere Einzelflächen von der vorher bestimmten Größe des Minimumareals bearbeitet, die als „Plots“ bezeichnet werden und mit der Standortnummer und dem Zusatz A - E benannt sind (Bsp. Z-1A). Auf diesen Plots wurden in den Jahren 1999 bis 2002 die Relevés erhoben.

Die Standorte Z-1 und Z-2 sind Versuchsflächen von je 100 m² Größe, die mit Stacheldraht in verschiedenen Höhen so abgezaunt wurden, dass sie gegen jegliche Beweidung geschützt waren. Standort Z-1 wurde mit Genehmigung des Ethiopian Wildlife Conservation Organisation (EWCO, Addis Abeba) und der Nationalparkverwaltung im Jahr 2000 im alten Teil des BMNP eingerichtet, Standort Z-2 im Jahr 1999 außerhalb des BMNP auf einer stark beweideten Fläche mit hohem Anteil an *Kniphofia foliosa*. Sechs weitere Standorte befanden sich innerhalb des BMNP (Standorte BMNP-3 – BMNPneu-8) und repräsentieren die seit 30 Jahren nur vom Wild genutzte Vegetation (Standorte BMNP-3 – BMNP-5) und die erst seit 1997 ebenso beweideten Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8. Die Standortnummer 6 wurde nicht vergeben.

Acht der Flächen befanden sich außerhalb des BMNP (Standorte Din-9 – BS-16) und zeigen die stark beweidete Vegetation. Die Standorte W-14 – BS-16 liegen außerhalb der Luftaufnahme. Die Standorte W-14 und W-15 lagen etwa 8 km südlich von Standort D-13 im Web Valley und Standort BS-16 etwa 7 km östlich von Standort BMNPneu-8 im Boka-Shet Valley. Die Standorte werden in Tab. 1 kurz charakterisiert. Abb. 7 zeigt einige Standorte im und um den BMNP und drei der vier Lobelien-Standorte.

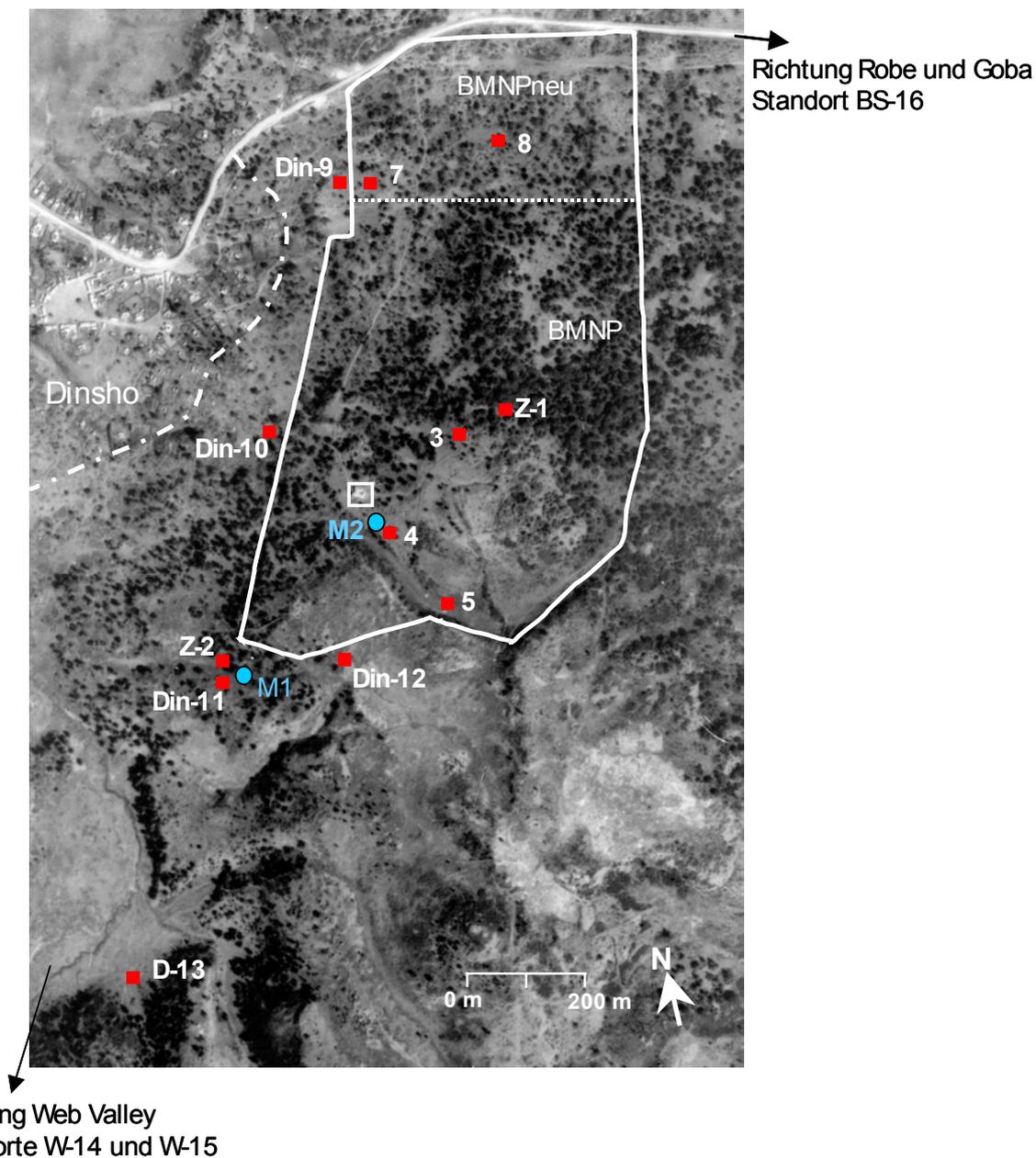


Abb. 6: Überblick über die Lage der Standorte im und um das eingezäunte Bale Mountains Nationalparkgebiet. Die Standorte W-14, W-15 und BS-16 liegen außerhalb dieses Ausschnitts. (Luftbildaufnahme von 1972, mit freundlicher Genehmigung von Ethiopian Mapping Authority).

Durchgehende weiße Linie: Zaun des Nationalparks; gepunktete Linie: Grenze des Nationalparks vor 1997; unterbrochene Linie: heutiger Verlauf der Stadtgrenze von Dinsho. Rote Quadrate: Lage der Standorte im Gelände; blaue Kreise (M1 und M2): Standort der Minimumarealaufnahmen; weißes Quadrat: Nationalparkverwaltung und Touristenunterkunft.

Die in der Abb. 6 angegebenen Standort-Nummern beziehen sich auf die folgenden Schutzstufen:

Bezeichnung	Schutzstufen	Standort Nummern
Eigene Versuchsflächen (100 m ²)	vollkommener Schutz	Standort Z-1 – Z-2
BMNP, gezäunt seit 1972	unvollständig geschützt	Standort BMNP-3 – BMNP-5
BMNP, gezäunt seit 1997	unvollständig geschützt	Standort BMNPneu-7 – BMNPneu-8
öffentliche Weide	kein Schutz	Standort Din-9 – BS-16

Tab. 1: Überblick über die untersuchten Standorte und deren wichtigsten Merkmale.
 „Haustiere“: umfasst alle in Dinsho verbreiteten Nutztiere, wie Schafe, Ziegen, Rinder, Pferde und Esel.

Standort Nr.	Anzahl der bearbeiteten Plots	Lage	Beweidung durch	Bemerkungen
Z-1	3	gezäunt in 2000	Keine Beweidung	100 m ² Versuchsfläche innerhalb des BMNP
Z-2	4	gezäunt in 1999	Keine Beweidung	100 m ² Versuchsfläche außerhalb des BMNP
BMNP-3	3	BMNP, seit 1972	Wild	zeitweise als Campingplatz genutzt
BMNP-4	3	BMNP, seit 1972	Wild	umgeben von sich rasch ausbreitenden <i>Hypericum revolutum</i> und <i>Solanum giganteum</i> -Büschen
BMNP-5	3	BMNP, seit 1972	Wild	am Talgrund
BMNP neu-7	4	BMNP, seit 1997	Wild	gelegentlich auch von Haustieren illegal beweidet
BMNP neu-8	5	BMNP, seit 1997	Wild	nur selten von Haustieren illegal beweidet
Din-9	2	außerhalb BMNP	Haustiere	intensiv beweidete Fläche
Din-10	5	außerhalb BMNP	Haustiere	intensiv beweidete Fläche
Din-11	4	außerhalb BMNP	Haustiere	in einer großen <i>Kniphofia foliosa</i> Population, intensiv beweidete Fläche
Din-12	2	außerhalb BMNP	Haustiere	intensiv beweidete Fläche
D-13	6	außerhalb BMNP	Haustiere	Lobelien-Standort im Dinsho Valley, mittlere Beweidungsintensität
W-14 ³	13	außerhalb BMNP	Haustiere	Lobelien-Standort im Web Valley, geringe Beweidungsintensität
W-15 ³	5	außerhalb BMNP	Haustiere	Lobelien-Standort im Web Valley, geringe Beweidungsintensität
BS-16 ³	10	außerhalb BMNP	Haustiere	Lobelien-Standort im Boka-Shet Valley, hohe Beweidungsintensität

³ Standorte liegen außerhalb des Kartenausschnitts von Abb. 2.



Abb. 7A: Ausgewählte Vegetationsstandorte aus dem BMNP (A – D) und außerhalb des BMNP (E – F):
A: Standort BMNP-3; B: Standort BMNP-4;
C: Standort BMNPneu-7; D: Standort BMNPneu-8
E: Standort Z-2 im Vordergrund. mit Blick auf Standort Din-11; F: Standort Din-10



Abb. 7B: Standorte von *Lobelia achrochila*.
A: Standort W-14 aus dem Web Valley; B: Standort D-13 aus dem Dinsho Valley;
C: Standort BS-16 aus dem Boka-Shet Valley.

2.2 Vegetationskundliche Untersuchungen

2.2.1 Die Vegetation der Plots

Die unterschiedliche Beweidungsintensität der Flächen in und um den BMNP hat zur Ausbildung von bestimmten Vegetationsmustern geführt, die in der vorliegenden Studie untersucht und beschrieben werden sollen. Im Untersuchungszeitraum 1998 - 2002 wurden insgesamt sieben Feldkampagnen durchgeführt. In den ersten beiden Jahren, 1998 und 1999, fanden pro Jahr zwei längere Forschungsaufenthalte statt, in den darauf folgenden Jahren 2000 – 2002 je einer am Beginn der kleinen Regenzeit von März bis Mai. Die Relevés wurden mit der siebenteiligen Braun-Blanquet Skala, wie sie bei Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) beschrieben wurde, erstellt. Das Minimumareal der Krautschicht wurde nach der Tangenten-Methode von Cain (1938) im Oktober 1998 bestimmt (Abb. 8). Hiernach wird die Größe der Fläche als Minimumareal benannt, bei der eine Flächenvergrößerung um 10 % einen maximalen Artenzahlzuwachs von 10 % bedeutet. An zwei verschiedenen Positionen außerhalb (M1) und innerhalb (M2) des BMNP wurden jeweils die Minimumareale bestimmt. Sie betragen 4 m². In Abb. 6 ist die Position der beiden Minimumarealplots durch blaue Kreise gekennzeichnet.

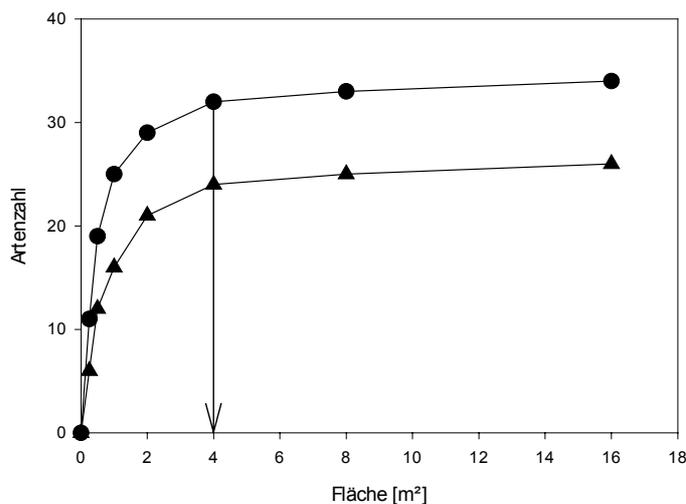


Abb. 8: Bestimmung des Minimumareals

Gefüllte Kreise: Minimumareal-Bestimmung außerhalb des BMNP (M1); Dreiecke: Minimumareal-Bestimmung innerhalb des BMNP (M2), Pfeil: Größe des Minimumareals

Für die Plots der Standorte Z-1 – Din-12 ist ein durchgehender Datenbestand für vier Jahre, erhoben jeweils am Beginn der Vegetationsperiode, vorhanden. Pro Standort wurden zwischen zwei und fünf Plots von jeweils der Größe des Minimumareals angelegt (Tab. 2).

Auf den vier *Lobelia achrochila* - Standorten D-13 – BS-16 wurden alle Untersuchungen im Mai 2002 durchgeführt. Alle vier Standorte werden täglich von Haustieren beweidet, allerdings mit unterschiedlicher Intensität. Die Auswahl der Plots auf den Standorten erfolgte nach ihrer Position innerhalb oder außerhalb der Lobelien-Population. Die

Zusammensetzung der Vegetation wurde auf einer dem Minimumareal entsprechenden Plotgröße untersucht. In Tab. 2 sind alle Plots beschrieben.

Tab. 2: Übersicht über alle Plots, deren Lage, Eigenschaften und untersuchten Parameter. Vegetation = Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet; BM = Biomasse-Bestimmung; Samenbank = Bodenentnahme für Keimversuch; Boden = Probenentnahme mit Pürckhauer-Bohrstock für bodenkundliche Analysen (pH, C/N, Textur und wasserlösliches Phosphat-P), Profil = Bodenprofil, Entnahme von Proben für bodenkundliche Analysen (pH, C/N, Textur und wasserlös. Phosphat-P).

Plot Bezeichnung	Lage	Bearbeitungszeitraum	Höhe ü. NN. [m]	Gesamtdeckung [%]	Exposition	Neigung	Analysen
Z-1A Z-1B Z-1C	in Versuchsfläche	2000 - 2002	3240	100	NE	0°	Vegetation BM
Z-2A Z-2B Z-2C Z-2D	in Versuchsfläche	1999 - 2002	3045	100	WSW	0°	Vegetation Boden BM
BMNP-3A BMNP-3B BMNP-3C	BMNP	1999 - 2002	3250	100	N	0°	Vegetation Samenbank BM
BMNP-4A BMNP-4B BMNP-4C	BMNP	1999 - 2002	3200	100	SW	10°	Vegetation
BMNP-5A BMNP-5B BMNP-5C	BMNP	1999 - 2002	3180	90	NW	0	Vegetation Boden
BMNPneu-7A BMNPneu-7B BMNPneu-7C BMNPneu-7D	BMNP	1999 - 2002	3050	100	NW	0°	Vegetation Samenbank BM
BMNPneu-8A BMNPneu-8B BMNPneu-8C BMNPneu-8D BMNPneu-8E	BMNP	1999 - 2002	3050	100	N	0°	Vegetation Samenbank BM
Din-9A Din-9B	außerhalb BMNP	1999 - 2002	3050	80	NW	0°	Vegetation Samenbank BM
Din-10A Din-10B Din-10C Din-10D Din-10E	außerhalb BMNP	1999 - 2002	3050 3050 3045 3045 3042	80	NW	0 0 20 20 15	Vegetation Samenbank Boden
Din-11A Din-11B Din-11C Din-11D	außerhalb BMNP	1999 - 2002	3045	80	SW	0 0 0 5	Vegetation Samenbank Boden BM
Din-12A Din-12B	außerhalb BMNP	1999 - 2002	3200	70	S	10°	Vegetation

D-13A	außerhalb Lobelien Population	2002	3004	85	W	25°	Vegetation Samenbank Profil
D-13B			3004	65	E	30°	
D-13C	innerhalb Lobelien Population	2002	3002	75	W	25°	Vegetation Samenbank Profil
D-13D			3000	85	NW	10°	
D-13E			3002	80	E	20°	
D-13F			3000	60	NE	30°	
W-14A	außerhalb Lobelien Population	2002	3140	80	NW	25°	Vegetation Samenbank Profil Boden
W-14B			3137	80	NW	20°	
W-14C			3130	85	NW	20°	
W-14D			3040	90	W	25°	
W-14E			3127	60	NW	25°	
W-14F			3120	90	W	5°	
W-14G	innerhalb Lobelien Population	2002	3135	100	NW	20°	Vegetation Samenbank Profil Boden
W-14H			3134	80	NW	20°	
W-14J			3132	60	W	25°	
W-14K			3130	65	NNW	20°	
W-14L			3127	40	NW	15°	
W-14M			3125	85	WNW	25°	
W-14N			3122	60	NW	5°	
W-15A	außerhalb Lobelien Population	2002	3110	30	NW	30°	Vegetation Boden
W-15B			3104	100	NW	0°	
W-15C			3107	90	E	10°	
W-15D	innerhalb Lobelien Population	2002	3105	90	NW	10°	Vegetation Boden
W-15E			3102	75	NW	0°	
BS-16A	außerhalb Lobelien Population	2002	2955	50	S	20°	Vegetation Boden
BS-16B			2943	85	W	5°	
BS-16C			2942,5	85	W	0°	
BS-16D			2942	95	W	0°	
BS-16E			2942	90	W	0°	
BS-16F	innerhalb Lobelien Population	2002	2950	85	W	15°	Vegetation Boden
BS-16G			2945	80	W	5°	
BS-16H			1944	70	W	5°	
BS-16J			2948	60	N	40°	
BS-16K			2950	95	W	0°	

2.2.2 Analyse der Bodensamenbank

Zur Untersuchung der Bodensamenbank wurden Bodenproben mit einem Bohrstock von 4,1 cm Durchmesser genommen. Die oberen 5 – 6 cm aller Bohrstock-Kerne eines jeden Standortes wurden vereinigt und luftgetrocknet. Die Proben wurden dann als 1,5 cm dicke Schicht auf einer Unterlage aus Sand, Einheitserde und Lehm (im Volumenverhältnis 4:6:4) in Pikierschalen (500x700x70 mm, *Edm. Romberg & Sohn GmbH & Co. KG*, Ellerau, Deutschland) ausgebracht. Eine Kontrollschale enthielt nur die Mischung der Unterlage. Die sechs Pikierschalen wurden im tropisch-alpinen Gewächshaus des Ökologisch Botanischen

Gartens der Universität Bayreuth, in dem das Klima der tropischen Höhenlagen ab 3000 m simuliert wird, aufgestellt und die Keimung der Samen beobachtet.

Die Proben für die Untersuchung der Vegetation der Bodensamenbank der verschieden stark beweideten Standorte wurden im Oktober 1999 genommen. Je 20 Bohrkern wurden aus der direkten Umgebung der Plots der Standorte BMNP-3, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 im BMNP und der Standorte Din-9, Din-10 und Din-11 außerhalb des BMNP genommen und, wie oben beschrieben, behandelt. Im Gewächshaus wurden die Schalen während der ersten drei Monate an jedem dritten Tag geprüft und das Keimdatum aller neu hinzugekommenen Keimlinge mit einer kleinen Fahne markiert. Nach vier Monaten konnte der Abstand der Keimlingszählung auf drei Wochen vergrößert werden. Am Ende wurde nur noch jeden zweiten Monat nach neuen Keimlingen gesucht. Zu drei verschiedenen Zeitpunkten und am Ende des Versuchs wurden alle identifizierten Pflanzenindividuen aus den Schalen entfernt und herbarisiert. Nach zwei Jahren wurde das Experiment beendet.

Da zwischen Probenentnahme in der Mitte der Trockenzeit in Äthiopien und Ausbringen der Proben in Bayreuth umständehalber etwas mehr als zwei Monate verstrichen und das Tageszeitenklima dieser Hochgebirgsregion im Tropisch-alpinen Spezialgewächshaus zwar nachgeahmt wird, allerdings ohne „Trockenperiode“, wurden die Proben am Ende des Versuchs unter dem Mikroskop nach ungekeimten Samen abgesucht.

Für die Feststellung der Keimungsrate von *Lobelia achrochila* in Konkurrenz zur Vegetation wurde von September 2002 an ein Samenbankversuch durchgeführt. An den Standorten D-13 und W-14 wurden ebenfalls jeweils 20 Bodenproben aus der Nähe von kürzlich verblühten Lobelien mit dem Bohrstock genommen und wie oben beschrieben getrocknet und behandelt. Bis November 2003 blieben die Schalen im tropisch-alpinen Gewächshaus stehen und wurden regelmäßig auf Keimlinge von *L. achrochila* geprüft.

2.2.3 Identifizierung der Pflanzen

Als Bestimmungsgrundlage für die Pflanzenarten diente die „Flora of Ethiopia and Eritrea“ (Hedberg & Edwards, 1989, 1995; Edwards et al., 1995, 1997, 2000), die zweite Auflage der „Upland Kenya Wild Flowers“ (Agnew & Agnew, 1994) und das National Herbarium in Addis Abeba. Am Ende des letzten Forschungsaufenthaltes 2002 wurde das seit November 1998 geführte Arbeitsherbarium dem National Herbarium in Addis Abeba übergeben.

2.3 Biologie von *Lobelia achrochila* (E. Wimm.)

Für die Beschreibung der *Lobelia achrochila* wurden folgende Parameter gemessen: Gesamtgröße der Pflanze ohne und mit Infloreszenz, Blattlänge und -breite, Stammlänge, Rosettengröße und Wurzellänge. Neben den morphometrischen Daten wurde die Samenzahl pro Blüte und gesamter Infloreszenz und die Blattproduktion pro Jahr bestimmt. In 2002 wurden von zwei Populationen 26 reife, noch geschlossene Samenkapseln gesammelt, geöffnet, 1000 Samen abgezählt und gewogen. Nach dem Wiegen der gesamten Samenmenge, wurde die Gesamtzahl der Samen pro Blüte und Infloreszenz berechnet. Für die Ermittlung der jährlichen Blattproduktion wurden die äußeren Blätter der zentralen Blattknospe von 17 Individuen markiert und nach 40 Tagen die Anzahl der neu hinzugekommenen Blätter zwischen den markierten und dem Blattkegel gezählt. Hochgerechnet auf ein Jahr ergab sich daraus die Gesamtblattproduktion.

2.3.1 Untersuchung der Samen und der Verbreitungsfähigkeit von *Lobelia achrochila*

Aufgrund der Beschreibung von geflügelten Samen von nahe verwandten Subsektionen (Mabberley, 1974, 1975) und von einigen ostafrikanischen Arten (Knox, 1993), wurden Samen der *Lobelia achrochila* genauer untersucht. Aufgrund ihrer Größe von weniger als einem Millimeter wurden ihre Oberflächeneigenschaften und ihre Form mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht.

Untersuchung der Samenoberfläche mit dem Environmental Scanning Electron Microscope (ESEM)

Die Untersuchung der Samenoberflächen mit ESEM XL-30 wurde in der Abteilung für Elektronenmikroskopie der Universität Bayreuth durchgeführt.

Voraussetzung für die Untersuchung einer Probe mit ESEM ist, dass die Probe frei von flüchtigen Lösungsmitteln und elektrisch leitend ist. Da eine biologische Probe normalerweise diese Kriterien nicht erfüllt, muss die Probe für das ESEM vorbereitet werden (Flegler et al., 1993). Die Vorbereitung von *Lobelia achrochila*-Samen begann mit dem Befestigen der Samen mit einem Stück Klebefolie auf einer Metallhalterung. Dann wurde die Samenoberfläche elektrisch leitend gemacht, indem sie 2 x 1 min mit einer Schicht aus Gold (Dicke 10 – 30 nm) in einem S150A Sputter Coater (Edwards, Crawley, West Sussex, Großbritannien) überzogen wurde. Das Sputtern erfolgt in einer kleinen Vakuum-Kammer, in die Argon mit einer festgelegten Rate einströmt. Zwischen den zwei Polen wird eine Spannungsdifferenz von 100 bis 2000 V angelegt. Die besputterten Proben wurden dann in einem Philips ESEM XL-30 (Fei Deutschland GmbH, Kassel, Deutschland)

als sekundäre elektronische Bilder im Vakuummodus mit einer Beschleunigungsspannung von 15 kV aufgezeichnet.

Untersuchung der Keimfähigkeit von *Lobelia achrochila*

Die Feststellung der potentiellen Keimfähigkeit erfolgte durch das Ausbringen von 2 x 1000 Samen auf Standard-Anzuchterde in zwei Pikierschalen (500x700x70 mm, *Edm. Romberg & Sohn GmbH & Co. KG*, Ellerau, Deutschland). Sie wurden im tropisch-alpinen Gewächshaus des Ökologisch Botanischen Gartens Bayreuth aufgestellt und regelmäßig gewässert. Nach vier Monaten wurden die Keimlinge gezählt und die Keimungsrate berechnet.

2.3.2 Untersuchung der Populationsdynamik

Die Keimlingsentwicklung und Keimungsrate von *L. achrochila* im natürlichem Habitat wurde mit einer indirekten Methode bestimmt. Innerhalb der schon beschriebenen Lobelien-Standorte D-13, W-14, W-15 und BS-16 (Abb. 1, Tab. 1 bzw. 2) wurden 13 Flächen von jeweils 100 m² ausgewählt und markiert. Dann wurden die in fünf Alters- bzw. Größenkategorien eingeteilten Lobelien-Rosetten gezählt:

1. Keimlinge mit weniger als 10 Blättern (wahrscheinlich 2002 gekeimt),
2. Juvenile Rosetten mit 10 – 40 Blättern (wahrscheinlich 2001 gekeimt),
3. acaulescente (stammlose) Rosetten mit mehr als 40 Blättern (zwei oder mehr Jahre alt),
4. Rosetten mit Stamm und
5. verblühte, abgestorbene Individuen.

Als Anhaltspunkt für das Alter der Pflanzen diente der Zeitpunkt des letzten Mastjahres 1998. Es wurde angenommen, dass alle noch stammlosen Pflanzen von diesem Blühereignis stammen und erst danach gekeimt haben.

Für die Berechnung der Etablierungsrate wurde die Anzahl der gekeimten und lebenden Rosetten pro abgestorbener Rosette berechnet. Da die Anzahl der pro Infloreszenz produzierten Samen bekannt ist, konnte der prozentuale Anteil der etablierten Rosetten davon berechnet werden.

2.4 Untersuchung von *Kniphofia foliosa* und ihrer Standorte

Die Fackellilie, *Kniphofia foliosa*, wächst an sehr unterschiedlichen Standorten, aber besonders stark auf intensiv beweideten Flächen im Umkreis von Dinsho und dem BMNP. Da mit der Ausbreitung von *Kniphofia foliosa* die nutzbare Weidefläche abnimmt, wurden Versuche zur Reproduktionsbiologie und zur Eindämmung der Pflanze vorgenommen.

2.4.1 Die regenerative Verbreitung von *Kniphofia foliosa*

Normalerweise verbreitet sich *K. foliosa* mit einem verzweigten Rhizom, so dass die Pflanzen eines Bestandes auch Klone einer einzigen Mutterpflanze sein können. Außerdem produziert *K. foliosa* zusätzlich jedes Jahr einen Blütenstand und Samen. Um die Möglichkeit der erfolgreichen Eroberung neuer Standorte abzuschätzen, wurde die Keimungsrate dieser Samen bestimmt.

An insgesamt fünf verschiedenen *Kniphofia*-Standorten wurde im Jahr 2000 jeweils eine 9 m² große Fläche vorbereitet: zwei der Flächen lagen außerhalb des BMNP, zwei innerhalb und eine fünfte im völlig geschützten Standort 2 (Abb. 9). Die Keimung der Samen der um diese Versuchsflächen herum stehenden *Kniphofia*-Pflanzen wurden verhindert, indem nach der Samenreife die oberen 20 cm abgetragen und der Boden darunter umgegraben wurde.

Nun wurden 5 x 2000 Samen abgezählt und jeweils alle willkürlich auf einer Hälfte der Flächen ausgestreut. Die andere Hälfte blieb samenfrei. Regelmäßig wurden diese Flächen nach Keimlingen und später nach Jungpflanzen überprüft.

2.4.2 Versuche zur Bekämpfung von *Kniphofia foliosa*

Der Standort Z-2, die völlig geschützte Versuchsfläche außerhalb des BMNP, wurde in vier Subquadrate eingeteilt und auf dreien dieser Subquadrate eine Methode zur Bekämpfung von *Kniphofia* getestet (Abb. 9).

Subquadrat 1:

Entfernung von *Kniphofia foliosa* durch vollständiges Ausgraben: In diesem Subquadrat wurden 1999 drei *Kniphofia*-Pflanzen vollständig, inklusive Rhizome und der tief reichenden Wurzeln, ausgegraben.

Subquadrat 2:

Oberirdische Entfernung von *K. foliosa* Sprossen: Vierzehn Pflanzen in diesem Subquadrat wurden genau markiert, registriert und die Rosetten direkt an der Bodenoberfläche abgeschnitten. Dieses wurde während der Regenzeit mehrfach wiederholt, in der Trockenzeit war es nicht notwendig, da die oberirdischen Teile absterben. Immer zu Beginn

und während der Regenzeit der nächsten Jahre 1999 – 2002 wurde die Entwicklung der oberirdischen Sprosse registriert, und dann die Sprosse vollständig abgeschnitten.

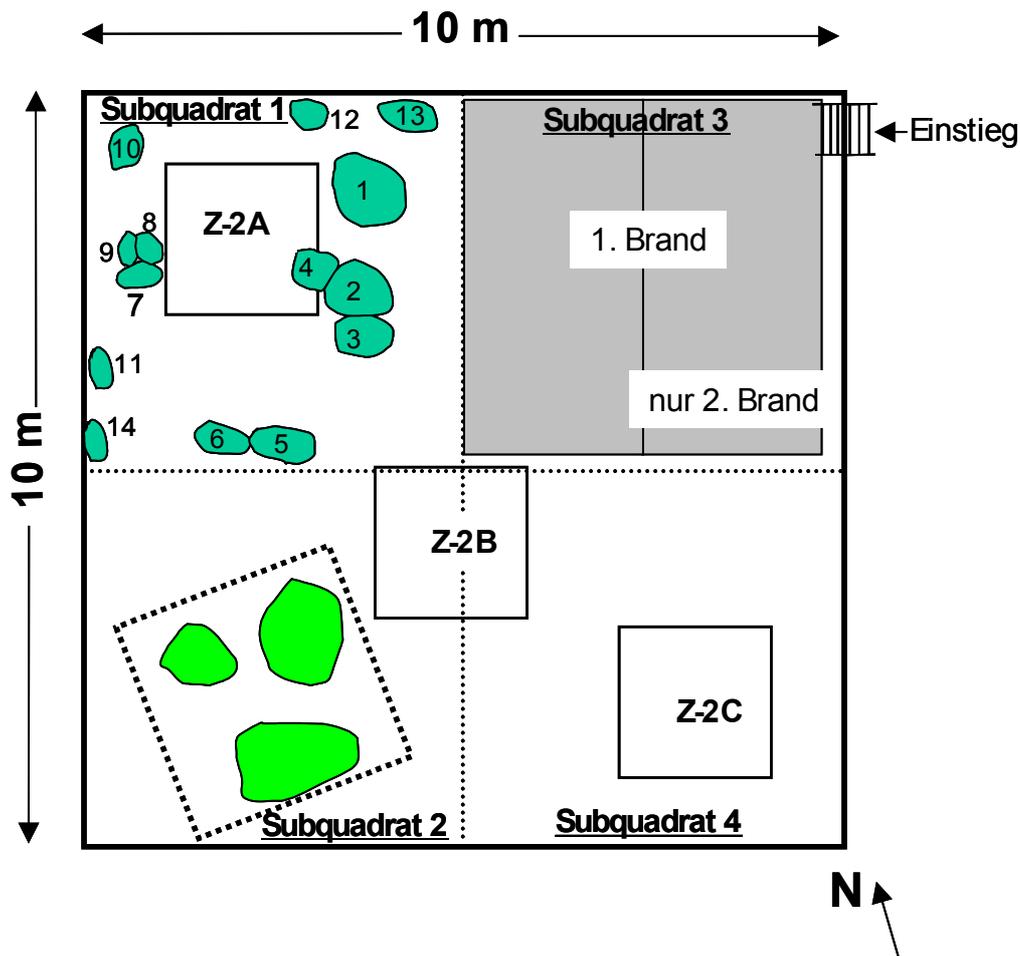


Abb. 9: Standort Z-2: Anlage der Versuche zur Bekämpfung von *Kniphofia foliosa*. Quadrate: Plots Z-2A – Z-2C (Tab. 2); gelbgrüne Flächen: ausgegrabene *Kniphofia foliosa* Pflanzen; grüne Flächen mit Nummern: *K. foliosa* - Pflanzen deren Sprosse abgeschnitten wurden; grau unterlegte Fläche: abgebranntes Areal; punktiertes Quadrat: Plot E (Versuchsfläche für Samenkeimung von *K. foliosa*)

Subquadrat 3:

Abbrennen der oberirdischen Sprosse: Am Ende der Trockenzeit Anfang März 2002 wurde Subquadrat 3 mit Erlaubnis des EWCO Headquarters, Addis Abeba, und der Parkverwaltung abgebrannt. Ein Ausbreiten des Feuers wurde durch eine vegetationsfreie Rinne verhindert. Um die Pflanzen abbrennen zu können, wurden die ganzen Pflanzen mit Kerosin übergossen und angezündet. Das Feuer ließ nur verbrannte Stümpfe der Rosetten übrig. Während der nächsten vier Wochen wurde die Vegetationsentwicklung verfolgt und am Ende eine Vegetationsanalyse gemacht. Danach wurde dieses Subquadrat geteilt und eine Hälfte erneut abgebrannt. Nach einer Woche wurde die Vegetationsentwicklung noch einmal untersucht.

Subquadrat 4: Kontrollfläche

Dieses Subquadrat wurde als Kontrollfläche benutzt (Abb. 9). Hier wurde sowohl die Vegetationsentwicklung in einer vollständig geschützten Fläche dokumentiert, als auch die Ausbreitung von *Kniphofia foliosa* von den Rändern her beobachtet.

Zusätzlich wurden drei Vegetationsflächen (2x2 m²) markiert (Plots Z-2A – Z-2C; Abb. 9) und vegetationskundlich bearbeitet.

2.5 Bodenuntersuchungen

Da vermutet wird, dass eine unterschiedliche Nutzung der Areale, intensive Beweidung durch Haustiere oder extensive durch Wild, zu einer Veränderung von Bodenparametern führen könnte, wurden verschiedene Bodenuntersuchungen durchgeführt. Im Zusammenhang mit der Vegetationsdokumentation wurden die Auswirkungen der unterschiedlichen Beweidungsintensitäten auf den seit 30 Jahren unter Schutz stehenden und auf den ungeschützten Flächen untersucht. Bei den *Lobelien*-Standorten dagegen stand die Frage nach den Standortbedingungen für die Ansiedlung und Ausbreitung von *Lobelia achrochila* im Vordergrund.

2.5.1 Bestimmung der Bodenart

Die Beschreibung des Bodenaufbaus wurde unmittelbar am Standort vorgenommen. Die Feldansprache der Horizonte erfolgte nach Farbe und Wurzeltiefe. Eine erste grobe Strukturanalyse wurde an Ort und Stelle mittels Fingerprobe gemacht.

2.5.2 Bodenprobennahme

Die Bodenprobennahme erfolgte zum einen aus den Bodenprofilen und zum anderen mit einem Bohrstock. Aus den Profilen wurde auch die Homogenität der Bodenschichtung sowie der Verteilung der Wurzeln ermittelt. Die Probennahme mit dem Pürckhauer-Bohrstock (0,5 m lang und 3 cm Durchmesser) dagegen diente der genaueren Beschreibung des Oberbodens bis 0,5 m Tiefe, um die für die Vegetation relevanten Unterschiede des Bodens zwischen den einzelnen Standorten besser herausarbeiten zu können. Die Position der Bodenprofile ist in Tab. 2 aufgeführt. Sie wurden maximal 0,7 m tief gegraben, obgleich die Wurzeltiefe der Vegetation nur 0,5 m tief reichte. Damit sollte ein vollständigeres Bild des Bodens erhalten werden. Der C-Horizont lag zu tief und konnte daher nicht erreicht werden. In jedem Profil wurden aus der Mitte der Horizonte Bodenproben entnommen.

An den Lobelien-Standorten D-13 und W-14 wurden Bodenprofile parallel zu den bearbeiteten Plots gegraben (Tab. 2). Insgesamt wurden sechs Profile im Standort W-14 angelegt, von denen jeweils drei im Lobelien Stand und drei außerhalb lagen. Weitere vier Profile wurden im Standort D-13 gegraben, von denen drei außerhalb des Lobelien-Standortes lagen und einer innerhalb. Auch hier wurden aus jedem Horizont Bodenproben entnommen, luftgetrocknet und nach Bayreuth gebracht.

Im Unterschied zu den Vegetationsplots wurden in den untersuchten Lobelien-Standorten W-14 und BS-16 auch Bodenproben mit einem Pürckhauer-Bohrstock genommen (Tab. 2). Anhand dieser Proben sollte gezeigt werden, ob der Standort in dem für *Lobelia* wichtigen Bereich bis 0,5 m Tiefe homogen ist. Die insgesamt 10 Bohrstockkerne wurden jeweils in die erkennbaren Horizonte zerlegt. Nach dem Aussieben von Steinen und Wurzeln wurden die Proben im Ofen bei 105 °C getrocknet. Jeweils 150 g wurden abgewogen und zur Analyse nach Deutschland gebracht.

2.5.3 Bestimmung von Textur, pH-Wert, C/N Verhältnis und wasserlöslichem Phosphat-P

Textur

Die Korngrößenverteilung wurde nach dem Entfernen der organischen Bestandteile durch vierstündiges Kochen bei 90 °C in 30 % H₂O₂ und anschließender Dispergierung mit 5 % Natrium-hexa-metaphosphat bestimmt. Grob-, Mittel- und Feinsand mit Korngrößen von 630 µm, 200 µm und 63 µm wurden durch Sieben getrennt. Die Schluff- und Tonfraktionen wurden mit der Pipettmethode in einem 1 l Standzylinder nach Gee & Bauder (1986) bestimmt. Nach gründlicher Durchmischung der Bodensuspension wurden nach temperaturabhängiger Sedimentationszeit aus definierten Positionen Proben (10 ml) entnommen, wie die Sandfraktionen bei 80 °C über Nacht getrocknet und am nächsten Tag ausgewogen. Die festgelegte Sedimentationszeit stellt sicher, dass in den Proben nur Partikel mit einem definierten Korngrößenbereich enthalten sind.

pH-Messung in KCl-Lösung und H₂O

Der pH-Wert der Proben wurde in 1 M KCl-Lösung und in Wasser mit einem Verhältnis von Mineralboden:Lösung bzw. Wasser von 1:2,5 mit einer Standard Glaselektrode im Überstand gemessen.

CNS- Analyse

Die Gesamtgehalte von C, N und S wurden durch trockene Verbrennung und gaschromatographische Trennung im CNS-Autoanalysator (Vario El, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland) bestimmt. Zwischen 60 und 80 mg fein

gemahlener Boden wurde in ein Zinn-Hütchen zusammen mit der gleichen Menge Wolframoxid (WO_3) als Oxidationskatalysator eingewogen. Der quantitative Aufschluß basiert auf der explosiven Verbrennung bei 1150°C in einer hoch mit Sauerstoff angereicherten Heliumatmosphäre in einem leeren Verbrennungsrohr.

Wasserlösliches Phosphat-P

Die Bestimmung von wasserlöslichem Phosphat-P erfolgte photometrisch nach der Molybdänblau-Methode (van der Paauw, 1971; Sissingh, 1971). Ein Gramm luftgetrockneter Boden mit einer Korngröße von $<2\text{ mm}$ wurde in ein 100 ml Fläschchen eingewogen und mit 1 ml VE Wasser über Nacht stehen gelassen. Nach einer Stunde Schütteln mit 50 ml VE Wasser am nächsten Morgen wurde die Bodenlösung mit einem phosphatfreien Filter (Schleicher & Schüll, No. 589³ Blauband) abfiltriert. 9 ml des Filtrats wurden mit 1 ml Mischreagenz (in 5 M Schwefelsäure gelöstes Ammoniumheptamolybdat ($\text{H}_{24}\text{Mo}_7\text{N}_6\text{O}_{24} \times 4\text{H}_2\text{O}$), Kaliumantimon-(III)-oxidtartrat ($\text{C}_4\text{H}_4\text{KO}_7\text{Sb} \times 0,5\text{H}_2\text{O}$) und Ascorbinsäure) versetzt und 30 min geschüttelt. Danach wurde die O. D. bei 882 nm gemessen und das Phosphat-P anhand von Eichkurven berechnet.

2.6 Statistik

Der Vergleich der Artenzahlen der Plots erfolgte mit der *Varianzanalyse (ANOVA)*, dem *Mann-Whitney-U Test* oder dem *Kruskall-Wallis Test*. Alle genannten Tests wurden im Statistik-programm SPSS für Windows 10.0.1 (2001) durchgeführt. Welcher der Tests durchgeführt werden konnte, beruhte auf den Voruntersuchungen nach Normalverteilung (*Kolmogorov-Smirnov-Test*) und *Levene's Test* auf Homogenität der Varianz. Für diese Tests wurde ebenfalls SPSS verwendet. Ausgehend von den Rohtabellen wurden die Relevés mit TWINSPAN im Programm PC-ORD für Windows (McCune & Mefford, 1999) geclustert.

Die daran anschließende Berechnung der β -Diversität der Vegetation in PC-ORD beruht auf der Ähnlichkeit des Pflanzenbestandes. Bei dem hier verwendeten Sørensen-Index wird aber nur das Vorkommen oder Fehlen berücksichtigt und die Ähnlichkeit dann in Prozent angegeben.

Für die Berechnung der Ähnlichkeiten unter Berücksichtigung der Abundanzen wurde der relative euklidische Distanz-Index verwendet. Die graphische Darstellung der Distanzen der Relevés oder Plots zueinander erfolgte mit der *nicht-metrischen zweidimensionalen Skalierung (NMDS)* in PC-ORD.

Die Abhängigkeit der Relevés von edaphischen und abiotischen Gradienten wurde mit Hilfe der *Kanonischen Korrespondenzanalyse (CCA)* berechnet. Diese Ordinationstechnik zeigt

die Verteilungsmuster innerhalb der floristischen Daten auf, die am besten durch die gemessenen Parameter erklärt werden können (Jongman et al., 1987). Die hier verwendeten Parameter umfassen die Neigung des Reliefs, die Meereshöhe der Standorte und ihre Exposition. Des Weiteren wurden auch Bodenparameter, wie pH, Textur, C/N Verhältnis und Phosphat-P-Gehalt verwendet.

3. Ergebnisse und Diskussion

Dreißig Jahre nachdem ein Teil des Bale Mountains Nationalparks gezäunt und damit vor Beweidung durch Haustiere geschützt worden ist, wurde die Zusammensetzung der Vegetation in diesem abgezünten Teil (genannt „BMNP“) und einigen angrenzenden beweideten Flächen mittels Vegetationsaufnahmen nach der Braun-Blanquet Methode (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974) dokumentiert. Der Vergleich dieser Aufnahmen zeigt die Auswirkung der Beweidung auf die Vegetationszusammensetzung (Kapitel 3.1) und auf die Möglichkeit zur Regeneration einer natürlichen Vegetation. Lage und Zuordnung der einzelnen Standorte ist in Tab. 2 zusammengestellt.

Bekanntlich setzen sich in stark beweideten bis überweideten Flächen Pflanzenarten durch, die entweder Beweidung tolerieren, oder diese mit bestimmten Strategien verhindern (Bullock et al. 2001; Landsberg et al., 1999; Olf et al., 1999). Im Grasland der näheren Umgebung von Dinsho und des BMNPs sind dies insgesamt vier Arten: *Solanum giganteum* Jacq., *Euphorbia dumalis* S. Carter, *Kniphofia foliosa* Hochst. und *Lobelia achrochila* (E. Wimm.), von denen die beiden letztgenannten in der vorliegenden Studie im Detail untersucht wurden.

Zunächst wird eine geobotanische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes vorgenommen (Kapitel 3.1) und daran anschließend *Lobelia achrochila* als neue Art in Bale detailliert beschrieben (Kapitel 3.2). Abschließend werden die Biologie und die Populationsdynamik von *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa* und ihre Überlebensstrategien unter Beweidungsdruck erörtert (Kapitel 3.3).

Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurden in einigen Abbildungen die Zusätze der Standortbezeichnungen „Z“, „BMNP“, „BMNPneu“ und „Din“ weggelassen.

3.1 Geobotanische Charakterisierung des Untersuchungsgebietes

Die heutige Vegetation in der Umgebung der Stadt Dinsho am Rande des BMNP gehört zu den sekundären Kurzgrasweiden und besteht aus einer Mischung aus krautigen Annuellen und Perennen, aus Gräsern und vereinzelt Büschen und Bäumen.

Im Rahmen der floristischen Vegetationsaufnahmen wurden insgesamt 94 Taxa von Gefäßpflanzen erfaßt, die sich auf 64 verschiedene Gattungen und 29 Familien verteilen. Da verschiedene Grasarten im vegetativen Zustand nicht eindeutig bestimmbar sind, wurden sie in einer Artengruppe unter der Bezeichnung „Poaceae div. spec.“ zusammengefaßt. Drei der insgesamt 94 Taxa konnten nur bis zur Gattung bestimmt werden, eine Art konnte gar nicht identifiziert werden und wird als „Spezies 1“ bezeichnet.

Die übrigen 90 Taxa konnten bis zur Art bestimmt werden. Die Familie der *Asteraceae* ist mit den meisten Arten (16) vertreten. Die nächsthäufig vertretenen Familien sind *Lamiaceae* und *Poaceae* mit 10 bzw. 11 Arten.

Während der Jahre 1999 - 2002 wurden ein- bis zweimal jährlich Vegetationsaufnahmen durchgeführt. Die diesen zugrunde liegenden Plotflächen entsprechen der Größe der Minimumareale von 4 m² (Abb. 8). Innerhalb dieser Flächen sind mindestens 90 % der für die Bestimmung des Minimumareals erfaßten Arten vorhanden.

3.1.1 Floristische Beschreibung und Vergleich der im BMNP (BMNP-3 – BMNP-5) und der außerhalb liegenden Standorte (Din-9 – Din-12)

Ein in den wechselfeuchten Tropen auftretendes Problem der Vegetationserfassung ist der saisonale Wechsel von Regen- und Trockenzeiten. Während das gesamte Gebiet der Bale Mountains am Ende der Regenzeiten einen wenigstens im Prinzip üppigen Pflanzenbestand aufweist (soweit er nicht abgeweidet wird), erscheinen weite Flächen in den Trockenzeiten fast vegetationslos. Der Vergleich des Artenspektrums in der kleinen und der großen Regenzeit ergab in der kleinen Regenzeit (März – April) einen geringfügig höheren Artenbestand, der sich jedoch hinsichtlich der Artenzahl von dem am Ende der großen Regenzeit (Juni - Oktober) nicht signifikant unterschied ($F_{2,24} = 1,991$, $P > 0,05$). Fünf der identifizierten Arten, *Plantago palmata*, *Pentaschistis trisetoides*, *Bromus pectinatus*, *Trifolium elgonense* und *Aira caryophyllea*, treten nur am Ende der Regenzeit in Erscheinung. Sie stehen innerhalb der Plots nur vereinzelt, gehören aber zum allgemeinen Artenbestand des Gebietes. Beim Vergleich der Aufnahmen aus der kleinen Regenzeit und dem Ende der großen zeigt sich, dass es sich bei den meisten Taxa um Arten handelt, die während der ganzen Regenzeit präsent sind. Für den Vegetationsvergleich werden die Vegetationsaufnahmen der kleinen Regenzeit als repräsentativ betrachtet.

Um die räumliche Variation innerhalb eines Standortes beurteilen zu können, wurden mehrere Plots von der Größe des Minimumareals innerhalb eines Standortes angelegt und beprobt. Beim zeitgleichen floristischen Vergleich der Plots eines einzelnen Standortes zeigten sich erwartungsgemäß nur geringfügige Unterschiede im Artenspektrum. Da aber diese Arten einen Braun-Blanquet Deckungsgrad von „r“ (einzelnes Exemplar, geringe Deckung) oder „+“ (wenige Exemplare mit geringer Deckung) haben, konnten diese Unterschiede vernachlässigt und der jeweilige Standort insgesamt als phytosoziologisch homogen betrachtet werden.

Für den Vergleich der Vegetation der Standorte innerhalb und außerhalb des BMNP wurden die Vegetationsaufnahmen aus den Jahren 1999 bis 2002 der Standorte BMNP-3 - BMNP-5 und Din-9 - Din-12 zusammengefasst, da davon ausgegangen wurde, dass Änderungen in

der Vegetationszusammensetzung innerhalb der letzten vier Jahre im Hinblick auf die seit 30 Jahren bestehende Einzäunung nicht gravierend sein sollten (Montalvo et al., 1993; Hill et al., 1992; Milchunas et al., 1990; Belsky, 1987; McNaughton, 1983). Über alle vier Untersuchungsjahre hinweg wurde deshalb die Stetigkeit jeder einzelnen Art für jeden Standort ermittelt (Tab. 4). Alle Arten, die nur ein einziges Mal in einem Relevé auftreten, wurden mit einem Stern (*) als „präsent“ in die Tabelle aufgenommen. Außerdem sind in Tab. 4 die ökologischen Habitatansprüche „feucht“ und „trocken“ und die vegetationskundliche Merkmale „Weide“ und „Wald“ angegeben. In dieser Hinsicht korrespondierende Arten wurden zu ökologischen Gruppen zusammengefaßt und deren prozentualer Anteil an der jeweiligen Gesamtartenzahl bestimmt (Tab. 3).

Die Varianzanalyse der Gesamtartenzahlen der Standorte innerhalb (BMNP-3 - BMNP-5) und außerhalb des BMNPs (Din-9 - Din-12) zeigt, dass es keine statistisch signifikanten Unterschiede in den Artenzahlen der geschützten und der nicht geschützten Standorte gibt ($P > 0,05$). Die Varianzanalyse sowohl der beiden ökologischen Merkmale wie auch der beiden vegetationskundlichen Merkmale ergab ebenfalls keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen diesen Standorten (in allen Fällen $P > 0,05$). Bei näherer Betrachtung lassen sich aber doch Trends zwischen den geschützten und den ungeschützten Standorten erkennen.

Tab. 3: Gesamtartenzahl der Standorte innerhalb und außerhalb des BMNP und Übersicht über den Anteil der ökologischen und soziologischen Zeigerarten an der Gesamtartenzahlen (Angaben in % der Gesamtartenzahl). Die Reihenfolge der Standorte entspricht der in Tab. 4.

Der Begriff „feucht“ umfasst die in der Literatur („Flora of Ethiopia and Eritrea“ und „Upland Kenya wild flowers“) genannten Begriffe wet, moist, damp und marshy.

Standort Nummer (vgl. Tab 4)	Gesamt- artenzahl pro Standort	Anteile [%]					
		Ökologische Zeigerarten			Soziologische Zeigerarten		
		feucht	trocken	indifferent	Weide	Wald	unbestimmt
BMNP-4	41	44	5	51	32	15	53
BMNP-5	41	44	10	46	37	24	39
BMNP-3	27	59	4	37	41	4	55
Din-12	38	42	5	53	34	18	48
Din-9	37	51	5	44	43	16	41
Din-10	43	49	7	44	40	12	48
Din-11	51	45	8	47	39	16	45

So liegt die durchschnittliche Artenzahl der Plots im BMNP bei 37 ± 7 Arten und außerhalb bei 42 ± 6 . Insgesamt finden sich auf den Standorten im BMNP 60 Arten, von denen 18 Arten (30 %) jeweils nur in einem einzigen Relevé auftreten. Außerhalb des BMNP dagegen wurden insgesamt 66 Arten gefunden, von denen 5 Arten (8 %) auf jeweils nur ein

einziges Relevé beschränkt sind. Die Artenzahl im von Wild beweideten BMNP liegt demnach geringfügig niedriger als die Artenzahl der von Haustieren genutzten Flächen außerhalb des BMNP. Die Spanne der Gesamtartenzahlen der einzelnen Standorte der beiden Beweidungs-kategorien ist sehr groß, so hat der Standort Din-11 mit 51 Arten fast die doppelte Artenzahl wie der im BMNP gelegene Standort BMNP-3 (27 Arten).

In der ökologischen Kategorie „feuchtes Habitat“ wurden ebenfalls, wie oben erwähnt, keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten innerhalb und außerhalb des BMNP gefunden. Die Betrachtung der Artenzusammensetzung der einzelnen Standorte (Tab. 3) zeigt allerdings ein differenzierteres Bild. Die prozentualen Anteile der Feuchtezeigerarten liegen in den Standorten außerhalb höher als in den Standorten innerhalb des BMNPs, da letzteren viele der außerhalb vorkommenden Feuchtezeiger fehlen oder nur auf einem Relevé präsent (*, vgl. Tab. 4) sind. So wurden z.B. *Centella asiatica*, *Cerastium octandrum*, *Cotula abyssinica*, *Dichrocephala integrifolia*, *Isolepis setacea*, *Rumex nepalensis* und *Trifolium semipilosum* var. *brunelli* kaum innerhalb des BMNPs gefunden. Standort BMNP-3 hat anteilig die größte Artengruppe in der Kategorie „feucht“: Mehr als die Hälfte der Arten des Standortes bevorzugen feuchtere Habitats. Einen hohen Anteil, nämlich ebenfalls über 50 % Feuchte-liebender Arten zeigt auch der Standort Din-9. Der Standort Din-12 hat im Gegensatz dazu von allen Standorten den geringsten Anteil an Arten der Kategorie „feucht“.

Tab. 4: Stetigkeitstabelle der auf den BMNP Standorten BMNP-3 – BMNP-5 und den außerhalb liegenden Standorten Din-9 – Din-12 vorkommenden Arten mit ihren ökologischen und vegetationskundlichen Zeigerwerten, soweit bekannt.
 Angaben in Stetigkeitsklassen: I = <20 %; II = 21-40 %; III = 41-60 %; IV = 61-80 %; V = 81-100 %;
 * = Art nur in einem Relevé präsent

	Standort							Zeigerwerte			
	BMNP-			Din-				ökologische		vegetations-	
	4	5	3	12	9	10	11	feucht	trocken	Weide	Wald
<i>Alchemilla pedata</i>	III	III	.	.	IV	III	V	■		■	
<i>Taraxacum officinalis</i>	*	III	.	.	II	I	II			■	
<i>Crepis carbonaria</i>	*	II	.	.	IV	IV	IV			■	
<i>Hypericum peplidifolium</i>	*	I	.	.	II	*	II	■			
<i>Coryza variegata</i>	*	I	.	*	.	I	III				
<i>Satureja biflora</i>	*	II	.	.	*	*	*		■	■	
<i>Isolepis setaceae</i>	.	.	I	III	V	I	*	■			
<i>Cerastium octandrum</i>	*	.	.	III	II	*	II	■			
<i>Trif. spananthum</i>	.	.	.	III	*	I	I			■	
<i>Otula abyssinica</i>	.	.	.	V	*	II	III	■			
<i>Centella asiatica</i>	.	.	.	III	*	IV	*				
<i>Dichrocephala integrifolia</i>	.	*	.	IV	II	.	III	■			■
<i>Carduus chamaecephalum</i>	*	V	.	V	.	.	IV			■	
<i>Cyperus rigidifolius</i>	*	I	.	.	V	.	*	■			
<i>Stachys aculeolata</i>	I	II	.	.	.	I	III	■			■
<i>Salvia merjamie</i>	*	I	.	.	.	I	III			■	
<i>Gnaphalium rubrifolium</i>	*	*	.	.	*	.	I	■			■
<i>Swertia spec.</i>	*	.	*	.	.	*	*	■			
<i>Ceranium arabicum ssp arabicum</i>	II	I	*	■			
<i>Andropogon amethysticum</i>	II	.	III	.	*	.	.			■	
<i>Trif. semipilosum var intermedium</i>	.	.	I	*	.	.	I	■			
<i>Swertia schimperii</i>	.	.	I	.	*	.	I	■			
<i>Lobelia erlangeriana</i>	*	.	.	II	.	.	I				
<i>Alchemilla gunae</i>	.	*	.	.	II	I	.				
<i>Veronica abyssinica</i>	*	*	I			■	
<i>Anchusa spec.</i>	.	.	.	*	.	*	*		■		
<i>Helichrysum harennensis</i>	.	*	*		■		■
<i>Odenlandia goreensis</i>	.	*	.	.	.	I	.	■		■	
<i>Argyrolobium rupestre ssp remotum</i>	.	.	*	.	.	I	.	■		■	
<i>Salvia nilotica</i>	II	II				
<i>Kniphofia foliosa</i>	I	V			■	
<i>Arabis alpina</i>	*	II	.	■			
<i>Trif. semipilosum var brunelli</i>	*	.	.	.	*	II	.	■			
<i>Digitaria abyssinica</i>	II	.	II			■	
<i>Rumex nepalensis</i>	.	.	.	IV	.	.	II	■			
<i>Nepetea azurea</i>	.	.	.	III	.	.	*				
<i>Trif. multinervum</i>	.	.	*	III	.	.	.	■		■	
<i>Erodium moschatum</i>	.	II	.	III	.	.	.	■			
<i>Veronica glandulosa</i>	.	II	.	*	.	.	.				■
<i>Hypericum revolutum</i>	III	.	*				
<i>Thymus schimperiana</i>	.	.	III		■		
<i>Poa schimperiana</i>	.	.	I	■			
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	.	.	.	III	.	.	.				
<i>Haplosciadium abyssinicum</i>	.	.	.	IV	.	.	.			■	
<i>Merendera schimperiana</i>	.	.	.	II	.	.	.				■
<i>Cyniopsis humifusa</i>	III	.	.				■
<i>Hypoxis villosa</i>	I	.				
<i>Poaceae div. spec.</i>	V	V	V	V	V	V	V				
<i>Trif. burchellianum var johnstohnii</i>	V	V	V	III	IV	V	V	■			
<i>Agrocharis melanantha</i>	V	V	V	III	V	V	V			■	
<i>Trif. semipilosum var semipilosum</i>	V	V	V	IV	IV	II	IV				
<i>Oxalis corniculata</i>	IV	V	II	V	V	II	V				
<i>Cyperus plateilema</i>	II	V	IV	V	V	I	V			■	
<i>Satureja simensis</i>	III	II	.	*	*	I	II	■			
<i>Odenlandia monanthos</i>	I	*	V	V	V	V	V			■	
<i>Kyllingia spec</i>	III	II	III	III	III	I	IV				
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	*	II	III	II	II	II	III	■			
<i>Alchemilla abyssinica</i>	V	V	V	IV	.	II	V	■			
<i>Commelina africana</i>	V	III	III	*	.	II	II				
<i>Haplocarpha schimperii</i>	II	III	.	V	III	I	IV		■		■
<i>Galium spurimum ssp africanum</i>	II	IV	.	*	*	.	III				■
<i>Satureja paradoxa</i>	IV	III	.	V	II	I	V	■			■
<i>Pennisetum humile</i>	.	*	III	II	IV	IV	IV	■		■	
<i>Species 1</i>	*	II	.	IV	*	II	I	■			■
<i>Haplocarpha rueppellii</i>	I	II	.	*	IV	V	II	■			
<i>Trif. cryptopodium</i>	*	II	I	.	V	II	II	■		■	
<i>Cerastium afromontanum</i>	*	II	*	*	.	I	*	■			■
<i>Plantago africana</i>	*	*	*	.	III	II	III	■			
<i>Viola abyssinica</i>	*	■			
<i>Helichrysum odoratissimum</i>	*				
<i>Veronica persica</i>	*				
<i>Carex simensis</i>	.	*	■			
<i>Artemisia afra</i>	.	*		■		
<i>Satureja pseudosimense</i>	.	*				■
<i>Polygala steudneri</i>	.	.	*			■	
<i>Cyanothis barbata</i>	.	.	*	■			
<i>Eragrostis schweinfurthii</i>	.	.	.	*	.	.	.				■
<i>Anagallis serpens</i>	*	■			

Die für die Höhenlage des Untersuchungsgebietes natürliche Vegetation wäre ein mehr oder weniger lichter Wald aus vorherrschend *Hagenia abyssinica* und *Juniperus procera* (Miehe & Miehe, 1994; Hillman, 1986). Durch Abholzung und Beweidung ist dieser während der letzten 30 Jahre auf einige Restflächen reduziert worden. Es wurde deshalb der Anteil der typischen Weidearten und der typischerweise im Wald und an Waldrändern vorkommenden Arten an der jeweiligen Gesamtartenzahl bestimmt.

Auch in diesen beiden vegetationskundlichen Kategorien wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten mit unterschiedlichen Beweidungsintensitäten festgestellt (beide $P > 0,05$). An allen Standorten aber war der Anteil der Weidezeigerarten deutlich höher als der Anteil der Waldarten (Tab. 3). Die größte Differenz zwischen beiden Kategorien tritt am Standort BMNP-3 auf, an dem die Weidearten einen Anteil von über 40 % haben, aber nur eine walddtypische Art (entspricht einem Anteil von 4 %) gefunden wurde. Im Gegensatz dazu gehören am Standort BMNP-5 fast $\frac{1}{4}$ der Arten in die Kategorie „Waldzeiger“. Das ist zugleich auch der höchste Anteil in dieser Kategorie aller Standorte. Alle anderen Standorte haben weniger als $\frac{1}{5}$ typische Waldarten.

Im folgenden Abschnitt werden einzelne Standorte aufgrund ihrer scheinbaren Ähnlichkeit in der Artenzusammensetzung (Tab. 4) miteinander verglichen. Die Standorte BMNP-3 und Din-12 liegen auf Hügelkuppen und weisen damit eine ähnliche Standortsituation auf. Ihnen beiden fehlen bestimmte, für feuchte Habitate typische Arten, wie zum Beispiel *Alchemilla pedata*, *Hypericum peplidifolium* und *Arabis alpina*, sowie einige Arten von Waldstandorten (*Stachys aculeolata*, *Gnaphalium rubrifolium* und *Helichrysum harenensis*). Dadurch unterscheiden sie sich von allen anderen Standorten. Im direkten Vergleich der Standorte BMNP-3 und Din-12 zeigt sich aber, dass Standort BMNP-3 mehr von Feuchte-liebenden Weidezeigern dominiert wird, während Standort Din-12 einen vergleichsweise hohen Anteil an Waldarten hat und in geringerem Maße von Feuchte-liebenden Arten besiedelt ist. Diese Unterschiede in der Artenkombination lassen sich durch die Berechnung des Distanzindex nach Sørensen verdeutlichen, der eine Distanz von 49 % zwischen den Artenkombinationen der beiden Standorte angibt.

Die außerhalb des BMNP liegenden Standorte Din-9 – Din-11 sind außer von einem hohen Anteil an Feuchte-liebenden Arten auch noch durch hohe Anteile von Weidezeigerarten gekennzeichnet. Offensichtlich sind diese Standorte schon lange waldfrei und bieten aufgrund ihrer verhältnismäßig hohen Feuchte vor allem Weidezeigerarten gute Wuchsbedingungen.

Mit Hilfe des Sørensen-Index lassen sich die Unterschiede in der Artenzusammensetzung der Dauerflächen bewerten. Die nach dem Sørensen-Index berechnete Ähnlichkeit der

innerhalb des BMNP gelegenen Standorte ergibt eine mindestens 49-prozentige Übereinstimmung der Artenzusammensetzungen.

Die Berechnungen des Sørensen-Indexes für die außerhalb des BMNP liegenden Standorte ergibt dagegen größere Unterschiede. Mit einer Ausnahme (Standorte Din-9 und Din-10: 40 %) liegen die Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen 60 und 90 %.

Die Standorte Din-10 und Din-11, die von allen fünf Standorten außerhalb des BMNP die größten Übereinstimmungen der prozentualen Anteile aller ökologischen Merkmale zeigen, haben aber aufgrund ihrer unterschiedlichen Artenzusammensetzung einen Distanzindex von 0,6 (= 60 %). An beiden Standorten finden sich Feuchte-liebende Arten, deren Herkunft vor allem das Grasland ist. Arten des Waldes sind nur mit sehr geringem Anteil vertreten.

Die für eine Berechnung des Sørensen Indexes notwendige Reduktion der Abundanzdaten auf 1 (vorhanden) und 0 (nicht vorhanden) reduziert die Merkmale der Vegetationsstruktur der Standorte erheblich. Deshalb wurde zusätzlich die Distanz der einzelnen Relevés zueinander für 1999 bis 2002 mit dem relativen euklidischen Distanzindex berechnet. Dieser Index berücksichtigt die Abundanzen jeder einzelnen Art innerhalb des Relevés und wird in einer nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung (NMDS) graphisch dargestellt (Abb. A, Anhang S. 113-114). Da der relative euklidische Index die Distanzen der Relevés nur in Relation zueinander berechnet, sind die Achsen der Graphik dimensionslos.

Die Relevés der Standorte BMNP-4 und BMNP-5 liegen in allen Untersuchungsjahren relativ eng beisammen. Das gleiche gilt für die meisten Relevés der Standorte Din-9 und Din-10, die mit nur wenigen Ausnahmen ebenfalls keine großen Distanzen aufweisen. Die Nähe aller Relevés des Standortes BMNP-3 zu denen der Standorte Din-9 und Din-10 zeigt, dass die oben erwähnte Vegetation dieses Standortes den feuchteren Standorten außerhalb des BMNP ähnlicher ist als den übrigen im BMNP gelegenen Flächen. In ähnlicher Weise zeigt die relativ große Entfernung der Relevés von Standort BMNP-3 zu denen des Standorts Din-12, dass die Vergleichbarkeit der Lage nicht unbedingt zur Ausbildung gleicher Artenzusammensetzung führt.

Die restlichen Relevés der außerhalb des BMNP liegenden Standorte wurden relativ weit voneinander entfernt angeordnet. Die Betrachtung der Gesamttabelle (Tab. A, Anhang S. 113-114) aller Relevés im Anhang zeigt allerdings, dass die Anordnung nicht unbedingt eine Veränderung der Artenzusammensetzung widerspiegelt, als vielmehr Fluktuationen im Auftreten der Arten zwischen den Jahren.

Abschließend läßt sich deshalb folgendes sagen:

Die Vegetationszusammensetzung hat sich durch die 30 Jahre lange Beweidung durch Wild nicht grundlegend gegenüber der durch Haustierbeweidung intensiv genutzten verändert.

Jedoch zeigen sich Trends in den ökologischen und vegetationskundlichen Merkmalen, ebenso wie in der Gesamtartenzahl der einzelnen Standorte, die in der unterschiedlichen Beweidungsintensität begründet sein könnten. Die Standorte außerhalb des BMNP weisen mehr Feuchte-liebende Arten auf, während im BMNP (mit Ausnahme von Standort BMNP-3) die Standortmerkmale eher auf trockenere Bedingungen hinweisen. Außerdem führt die stärkere Beweidung der Flächen außerhalb des BMNP zu einer Erhöhung der Artendiversität.

Zur Ergänzung der floristischen Analyse werden in Kapitel 3.1.3 die strukturellen Merkmale beschrieben.

3.1.2 Floristische Untersuchung der Vegetationsentwicklung auf ehemaligen Haustierweiden (Standorte Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8)

Zur Ergänzung der Untersuchungen zur langfristigen Vegetationsentwicklung wurden Experimente durchgeführt, die kurzfristige Veränderungen durch Beweidungsausschluss erkennen lassen sollten. Es war zu erwarten, dass sich Veränderungen oder Trends besonders in den Anfangsjahren einer Nutzungsänderung zeigen. Allerdings müssen bei kurzfristigen Experimenten auch meteorologische Einflüsse berücksichtigt werden.

Es wurden im Jahr 1999 außerhalb des BMNP (Standort Z-2) und im Jahr 2000 im BMNP (Standort Z-1) jeweils eine Versuchsflächen von 100 m² eingezäunt. Weder innerhalb noch außerhalb des Nationalparks sind Verringerungen der verfügbaren Weideflächen durch z. B. Einzäunungen von Versuchsflächen gern gesehen. Darum erstreckte sich die erwirkte Erlaubnis nur auf insgesamt zwei Musterplots, so dass eine statistische Absicherung der Daten nicht möglich war. Die Zäunung garantierte einen zwei bzw. dreijährigen Schutz gegen Beweidung jeglicher Art. Außerdem wurden Flächen analysiert, die im Zuge der Erweiterung des BMNP 1997 von intensiv genutzten Haustierweiden in ausschließlich dem Wild vorbehaltenen umgewandelt wurden. Auf diesen Flächen befinden sich die Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8.

Verglichen werden von den Standorten Z-1 und Z-2 die Vegetation des Jahres der Zäunung (1999 bzw. 2000) mit dem Abschlußjahr der Untersuchung 2002. Bei den Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8 werden die Daten des zweiten (1999) und fünften Jahres (2002) nach der Einzäunung verglichen. Auf allen vier Standorten wurden die Aufnahmen der einzelnen Plots zusammen gefaßt, indem die Stetigkeit der Arten in den Plots der jeweiligen Standorte bestimmt wurde.

3.1.2.1 Entwicklung der Gesamtartenzahlen

Auf dreien der untersuchten Standorte (Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8) sank die Gesamtartenzahl nach der Zäunung (Abb. 10). Am Standort Z-1 dagegen nahm die Gesamtartenzahl zwischen den Jahren 2000 und 2002 zu.

Auf den Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8 war die Gesamtartenzahl im zweiten Jahr ihrer Eingliederung in den BMNP gleich. Nach weiteren drei Jahren ohne Haustierbeweidung haben die Gesamtartenzahlen auf beiden Standorten abgenommen. Auf Standort BMNPneu-8 mit nur drei Arten Unterschied fiel die Veränderung allerdings geringer aus als am Standort BMNPneu-7, an dem sich die Gesamtartenzahl um ein Drittel von 34 auf 22 Arten verringerte (Abb. 10).

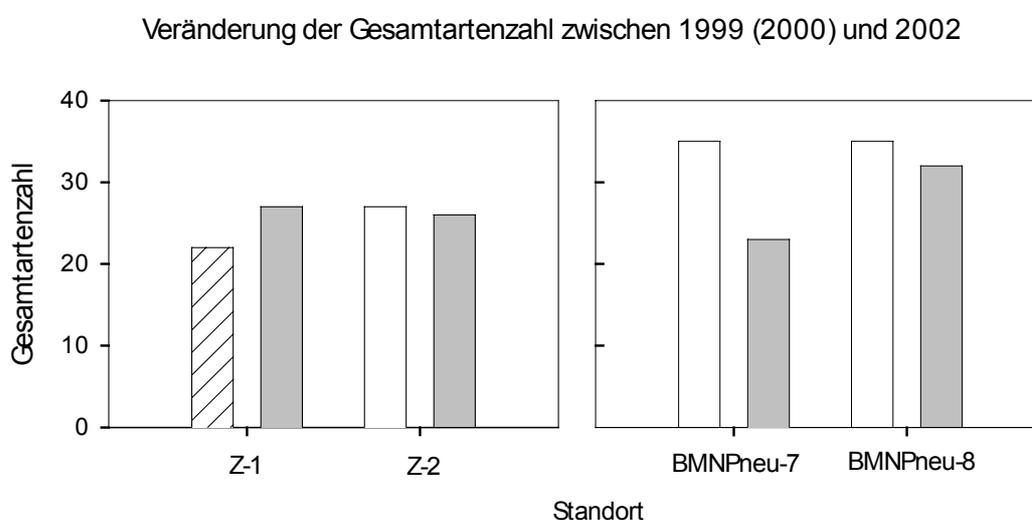


Abb. 10: Veränderung der Gesamtartenzahl auf den Standorten Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 zwischen 1999 (bzw. 2000 für Standort Z-1) und 2002 nach Verringerung der Beweidung. Gestreift: Gesamtartenzahl von 2000; weiß: Gesamtartenzahl von 1999, grau: Gesamtartenzahl von 2002

Die Niederschlagsverteilungen bis zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahmen im Mai und im vorangegangenen Jahr sind in Tab. 3 dargestellt. In den Untersuchungsjahren 1999 bis 2002 variiert der bis Ende April gefallene Niederschlag nur wenig (Tab. 5).

Tab. 5: Menge der Niederschläge (Januar bis April) bis zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahmen in den Untersuchungsjahren 1999 – 2002 und der Gesamtniederschlag des jeweiligen vorangehenden Jahres. Der durchschnittliche Jahresniederschlag von 1983 bis 2002 beträgt 1324 ± 402 mm.

Jahr	Niederschlagsmenge	
	Januar - April	des Vorjahres
1998	-	1332
1999	294,8	1011
2000	219,5	1084
2001	204,6	987
2002	276,7	-

Allerdings waren die Verteilung der Niederschläge in den Monaten Januar bis April unterschiedlich und z. B. die Trockenzeit 2000 deutlich länger (Tab. B, Anhang S. 115). Dieses führte zu einer langsameren Erholung und Ergrünung der Vegetation. Die Vegetationsaufnahmen im Mai 2000 spiegeln diese langsame Erholung wieder (Tab. D1, Anhang S. 117), da hauptsächlich nur Arten mit hoher Stetigkeit auftraten. Der Gesamtniederschlag, gemessen jeweils im Jahr vor der Vegetationsaufnahme, sank zwar von 1998 bis 2001 um fast 350 mm von 1332 auf 987 mm/a, liegt aber immer noch im zwanzigjährigen Durchschnitt von 1324 ± 402 mm Niederschlag pro Jahr.

3.1.2.2 Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8: floristische und ökologische Untersuchung der Vegetationsveränderung bei eingeschränkter Beweidung

Bei der Aufschlüsselung der Arten nach ökologischen Ansprüchen werden Unterschiede im Artenspektrum zwischen 1999 und 2002 deutlich (Tab. 6).

Die größten und deutlichsten Veränderungen traten in der Gruppe derjenigen Arten auf, die feuchte Standorte bevorzugen. Am Standort BMNPneu-7 sank die Zahl der Feuchte-liebenden Arten um vier von 12 auf 8 Arten, während die Zahl der Trockenzeiger konstant blieb. Im Gegensatz dazu stieg die Zahl der Feuchte-liebenden Arten am Standort BMNPneu-8 um mehr als ein Drittel (von 15 auf 21) an, da von den 12 neu angesiedelten Arten 9 feuchte Standorte bevorzugten. Unter Berücksichtigung der Niederschlagsmenge des jeweiligen vorangegangenen Jahres (Tab. 5) bedeutet das, dass sich trotz sinkender Niederschlagsmengen am Standort BMNPneu-8 wieder Feuchte-liebende Arten angesiedelt haben. Vier von ihnen (*Craterostigma pumilum*, *Pennisetum thunbergii*, *Deschampsia caespitosa* und *Sebaea brachyphylla*) sind tatsächlich ausschließlich auf diesen beiden Standorten zu finden. Alle weiteren Arten sind Bestandteil der Vegetation außerhalb und innerhalb des BMNP (vgl. Tab. C, Anhang S. 116). Die Anzahl der Arten trockener Standorte blieb dagegen zahlenmäßig gleich. Insgesamt ist Standort BMNPneu-7 daher 2002 anscheinend trockener und Standort BMNPneu-8 feuchter geworden.

Tab. 6: Vergleich der Artenzahlen mit ökologischen und vegetationskundlichen Zeigerwerten der Untersuchungsjahre 1999 und 2002. Mehrfachnennungen (feucht, Wald, etc.) sind möglich.

	Standort BMNPneu-7		Standort BMNPneu-8	
	1999	2002	1999	2002
Gesamtartenzahl	34	22	34	31
feucht	12	8	15	21
trocken	3	3	2	2
Weide	14	11	14	15
Wald	6	3	7	7

In den vegetationskundlichen Kategorien „Weide“ und „Wald“ traten nur am Standort BMNPneu-7 Unterschiede auf. Drei Weide- und drei Waldzeiger verschwanden in der Zeit zwischen 1999 und 2002. Am Standort BMNPneu-8 blieben die Zahlen entweder unverändert (Wald) oder erhöhten sich um eine Art (Weide).

Tab. 8 zeigt die Veränderungen in den Artenzusammensetzungen. An beiden Standorten zusammengenommen verschwanden 20 Arten (42 %) im Untersuchungszeitraum, zum Beispiel *Cerastium afromontanum*, *Conyza variegata*, *Helichrysum harenensis*, *Poa schimperii* und *Taraxacum officinalis* (Tab. 8). Jedoch hatten sich im gleichen Zeitraum 13 Arten (32 %) neu eingefunden, zum Beispiel *Alchemilla gunae*, *Anagallis serpens*, *Craterostigma pumilum*, *Dichrocephala chrysanthemifolia*, *Gnaphalium rubrifolium* und *Oldenlandia goreensis*. Ein Drittel der Arten ist somit innerhalb der drei Beobachtungsjahre „ausgetauscht“ worden (Tab. 8). Die mit dem Sørensen Index berechnete Distanz für den Standort BMNPneu-7 zwischen 1999 und 2002 beträgt 36 % und für den Standort BMNPneu-8 22 %.

Unter Berücksichtigung von Präsenz oder Absenz von Arten im Vergleich zwischen den beiden Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8 und den Standorten BMNP-3 – BMNP-5 bzw. den außerhalb liegenden Din-9 - Din-12 mit dem Distanzindex nach Sørensen ergibt sich überraschenderweise (Tab. 7), dass sich die Zusammensetzung der Vegetation durch die Unterschutzstellung nicht an die Vegetation der Flächen innerhalb des BMNP annähert. Die Distanz zu diesen Standorten nimmt sogar noch zu, während sich zu den Flächen außerhalb des Parks nahezu keine Änderung (Standort BMNPneu-7) oder sogar eine Annäherung zeigt (Standort BMNPneu-8).

Tab. 7: Berechnung des Distanzindexes nach Sørensen der Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8 für die Jahre 1999 und 2002 zu den Standorten im BMNP und den außerhalb liegenden.

	Im Jahr	Distanzindex im Vergleich zu	
		im BMNP	außerhalb
Standort BMNPneu-7	1999	43 ± 2	45 ± 10
	2002	47 ± 5	46 ± 6
Standort BMNPneu-8	1999	47 ± 4	52 ± 8
	2002	55 ± 5	44 ± 11

Tab. 8: Stetigkeitstabelle der Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8 der Untersuchungsjahre 1999 und 2002 im Vergleich, mit dazugehörigen ökologischen und vegetationskundlichen Eigenschaften. Der Berechnung der Stetigkeiten liegen am Standort BMNPneu-7 vier Relevés und am Standort BMNPneu-8 fünf Relevés zugrunde.

	Standort BMNPneu-				Zeigerwerte			
	7-99		8-99		7-02		8-02	
	7-99	7-02	8-99	8-02	ökologisch feucht	ökologisch trocken	vegetations- kundlich Weide	vegetations- kundlich Wald
<i>Poa schimperiana</i>	II	.	II	.	■			
<i>Cerastium afromontanum</i>	IV	.	II	.			■	■
<i>Taraxacum officinalis</i>	V	.	I	.		■		■
<i>Helichrysum harennensis</i>	II	.	I	.		■		■
<i>Conyza variegata</i>	II	.	I	.			■	
<i>Trifolium semipilosum</i> var. <i>intermedium</i>	II	.	I	.			■	
<i>Trifolium spananthum</i>	II	II	.	.		■		
<i>Thymus schimperiana</i>	II	II	II	.	■	■		
<i>Commelina africana</i>	IV	IV	.	.	■			
<i>Satureja paradoxa</i>	III	III	.	.				
<i>Kylingia spec</i>	III	II	.	.				
<i>Satureja biflora</i>	II	II	.	.		■	■	
<i>Euphorbia dumalis</i>	II	II	II	.				■
<i>Cyperus plateilema</i>	II	.	I	I			■	
<i>Dichrocephala integrifolia</i>	III	.	II	I	■			■
<i>Hypericum peploidifolium</i>	III	.	V	IV	■			
<i>Polygala steudneri</i>	II	.	I	IV			■	
<i>Andropogon amethysticum</i>	II	.	I	I	■		■	
<i>Haplocarpha rueppellii</i>	.	.	II	I	■			
<i>Centella asiatica</i>	.	II	I	II			■	
<i>Satureja simensis</i>	.	II	I	I	■			■
<i>Plantago africana</i>	.	II	I	I			■	
<i>Viola abyssinica</i>	.	.	I	II	■			
<i>Carex conferta</i>	.	.	I	I	■			■
<i>Odenlandia goreensis</i>	.	II	.	II	■		■	
<i>Poaceae</i> div. spec.	V	V	V	V	■			
<i>Trifolium burchellianum</i> var. <i>johnstohnii</i>	V	V	V	V	■			
<i>Agrocharis melanantha</i>	V	V	V	V			■	
<i>Trifolium semipilosum</i> var. <i>semipilosum</i>	IV	V	V	II			■	
<i>Alchemilla abyssinica</i>	IV	IV	II	III	■			■
<i>Alchemilla pedata</i>	V	V	V	V	■		■	
<i>Odenlandia monanthos</i>	V	V	III	IV			■	
<i>Oxalis corniculata</i>	V	III	II	III			■	
<i>Pennisetum humile</i>	V	V	II	II	■		■	
<i>Crepis carbonaria</i>	II	IV	III	IV			■	
<i>Eragrostis schweinfurthii</i>	II	.	.	.	■			■
<i>Poa annua</i>	II	.	.	.			■	
<i>Nepetea azurea</i>	II	.	.	.				
<i>Conyza gouanii</i>	II	.	.	.				
<i>Isolepis setaceae</i>	IV	.	.	.	■			
<i>Veronica abyssinica</i>	II	.	.	.			■	
<i>Trifolium multinervum</i>	III	.	.	.	■			
<i>Helictotrichon elongatum</i>	.	.	IV	.				
<i>Helichrysum forsskahlii</i>	.	.	I	.			■	
<i>Pentaschistis pictigluma</i> var. <i>gracilis</i>	.	.	I	.	■			
<i>Lobelia erlangeriana</i>	.	.	I	.				
<i>Hypericum revolutum</i>	.	.	I	.				
<i>Helichrysum odoratissimum</i>	.	.	I	.				
<i>Trifolium cryptopodium</i>	.	.	III	.	■		■	
<i>Craterostigma pumilum</i>	.	II	.	.		■		
<i>Digitaria abyssinica</i>	.	II	.	.			■	
<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	.	I	■			
<i>Seabea brachyophylla</i>	.	.	.	I	■			■
<i>Argyrobolium rupestre</i> ssp. <i>remotum</i>	.	.	.	I			■	
<i>Pennisetum thunbergii</i>	.	.	.	II		■		
<i>Gnaphalium rubrifolium</i>	.	.	.	I	■			■
<i>Anagallis serpens</i>	.	.	.	I			■	
<i>Alchemilla gunae</i>	.	.	.	IV				
Species 1	.	.	.	I				
<i>Anchusa spec.</i>	.	.	.	I		■		
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	.	.	.	II	■			■

3.1.2.3 Standort Z-1 und Z-2: floristische und ökologische Untersuchung bei völliger Unterschutzstellung

Da auf den Standorten Z-1 und Z-2 die Beweidung gänzlich ausgeschlossen war, konnte sich die Vegetation vollkommen unbeeinflusst entwickeln. Obgleich ein Untersuchungszeitraum von zwei bzw. drei Jahren relativ kurz ist, wurde eine deutlichere Vegetationsänderung erwartet als auf den vorher beschriebenen Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8.

Auf beiden Standorten veränderten sich sowohl die Gesamtartenzahl als auch die ökologischen und vegetationskundlichen Zeigerarten (Tab. 9). Wie auch schon auf den Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8, zeigte die Vegetationsentwicklung im Beobachtungszeitraum eine Zunahme Feuchte-liebender Arten (Tab. 9). Am Standort Z-1 ist diese Zunahme besonders deutlich, da hier 2002 fünf Arten in dieser Kategorie dazugekommen sind. Die Verteilung dieser neu hinzugekommenen Arten auf alle Plots zeigt (Tab. D1 und 2, Anhang S. 117-118), dass es sich dabei nicht um eine lokale Veränderung handelt, sondern den gesamten Standort betrifft. Ebenfalls zugenommen haben auf beiden Standorten Arten mit dem vegetationskundlichen Merkmal „Wald“.

Tab. 9: Gesamtartenzahl und Anzahl der Arten mit ökologischen und vegetationskundlichen Zeigerwerten auf den Standorten Z-1 und Z-2 im Vergleich der Untersuchungsjahre 1999 (bzw. 2000) und 2002.

Ökologische und vegetationskundliche Zeigerwerte	Standort Z-1		Standort Z-2	
	2000	2002	1999	2002
Gesamtartenzahl	22	26	27	26
feucht	7	11	9	11
trocken	2	1	2	3
Weide	5	7	12	10
Wald	4	7	3	5

Der Vergleich der Artenzusammensetzung ergab am Standort Z-1 eine Veränderung von einem Drittel, da 3 Arten verschwanden und 7 Arten hinzukamen (Tab. 10). Dieser Anstieg auf Standort 1 von 2000 zu 2002 wird darauf zurückgeführt, dass das Untersuchungsjahr 2000 eine verlängerte Trockenzeit hatte, in der bis März vergleichsweise weniger Niederschlag gefallen war. Dadurch verzögerte sich die Entwicklung der Vegetation, die sich bis zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahme noch nicht vollständig erholt hatte. Das Ergebnis wird daher nicht als Gegensatz zu den Ergebnissen der Standorte Z-2, BMNPneu-7

und BMNPneu-8 gesehen. Die Berechnung der floristischen Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren 2000 und 2002 mit dem Sørensen Index beträgt für diesen Standort 20 %.

Tab. 10: Stetigkeitstabelle der Vegetation von Standort Z-1 und Z-2 im Vergleich der Jahre 1999 (bzw. 2000) und 2002. Weiterhin sind die ökologischen und vegetationskundlichen Zeigerwerte gekennzeichnet. Die Berechnung der Stetigkeit beruht am Standort Z-1 auf vier und am Standort Z-2 auf drei Relevés.

	Standort Z-				Zeigerwerte					
	1-00		1-02		2-99		2-02		ökologisch	vegetations-
	1-00	1-02	2-99	2-02	feucht	trocken	Weide	Wald		
<i>Geranium arabicum ssp arabicum</i>	III	II	.	.						
<i>Cyanothis barbata</i>	II	II	.	.						
<i>Cycniopsis humifusa</i>	II	II	.	.						
<i>Kyllingia spec</i>	IV	III	.	.						
<i>Species 1</i>	III	III	.	.						
<i>Cerastium afromontanum</i>	IV	IV	II	.						
<i>Anchusa spec.</i>	II	.	IV	V						
<i>Hypericum peplidifolium</i>	III	III	IV	IV						
<i>Oldenlandia monanthos</i>	IV	IV	V	II						
<i>Thymus schimperi</i>	III	IV	IV	IV						
<i>Poaceae gem. spec.</i>	V	V	V	V						
<i>Trifolium burchellianum var johnstohnii</i>	V	V	IV	V						
<i>Agrocharis melanantha</i>	V	V	V	V						
<i>Alchemilla abyssinica</i>	V	V	V	V						
<i>Satureja paradoxa</i>	V	V	V	V						
<i>Trifolium semipilosum var semipilosum</i>	V	V	V	V						
<i>Cyperus plateilema</i>	V	V	V	II						
<i>Commelina africana</i>	V	V	V	V						
<i>Oxalis comiculata</i>	IV	V	V	V						
<i>Satureja pseudosimense</i>	IV	V	.	.						
<i>Kniphofia foliosa</i>	.	.	II	II						
<i>Andropogon amethysticum</i>	.	.	IV	II						
<i>Veronica abyssinica</i>	.	.	IV	II						
<i>Plantago africana</i>	.	.	IV	II						
<i>Alchemilla pedata</i>	.	.	IV	II						
<i>Carduus chamaecephalum</i>	.	.	IV	IV						
<i>Crepis carbonaria</i>	.	II	II	V						
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	.	III	V	V						
<i>Stachys aculeolata</i>	.	III	.	IV						
<i>Hypericum revolutum</i>	II	.	.	II						
<i>Satureja simensis</i>	II	.	.	II						
<i>Polygala steudneri</i>	II	.	.	.						
<i>Stellaria sennii</i>	.	II	.	.						
<i>Swertia schimperi</i>	.	II	.	.						
<i>Oldenlandia goreense</i>	.	II	.	.						
<i>Monopsis stellarioides</i>	.	II	II	.						
<i>Taraxacum officinalis</i>	.	.	IV	.						
<i>Conyza variegata</i>	.	.	II	.						
<i>Cerastium octandrum</i>	.	.	II	.						
<i>Nepetea azurea</i>	.	.	II	.						
<i>Eleusine floccifolia</i>	.	.	II	.						
<i>Haplocarpha schimperi</i>	.	.	.	V						
<i>Viola abyssinica</i>	.	.	.	IV						
<i>Euphorbia dumalis</i>	.	.	.	IV						

Am Standort Z-2 (Tab. 9) veränderte sich die Artenzahl, anders als am Standort Z-1, nur unwesentlich, aber die Veränderung der floristischen Zusammensetzung war etwa gleich groß: Sieben von 28 Arten verschwanden und 6 kamen neu hinzu (Tab. 10). In diesem Fall ergab die Berechnung des Distanzindex nach Sørensen im Beobachtungszeitraum einen Wert von 24 %. Einige der dominanten Arten, z. B. *Alchemilla abyssinica*, *A. pedata* und *Agrocharis melanantha*, haben auf den unterschiedlich stark genutzten Flächen unterschiedliche Größen. Sie bilden unter starker Beweidung im Vergleich kleinere Blätter und flach am Boden liegende Rosetten, und unter geringerer Beweidung hochwachsende Rosetten mit größeren Blättern. Am Standort Z-2 ist dies deutlich zu sehen, da mit jedem Jahr des vollständigen Schutzes die Vegetationshöhe steigt.

Die im Jahr 2002 neu hinzugekommenen Arten auf beiden Standorten sind mehrheitlich typische Waldarten. Am Standort Z-1 gehören 4 der 7 neuen Arten (*Stellaria sennii*, *Swertia schimperi*, *Stachys aculeolata* und *Dichrocephala chrysanthemifolia*) in diese Kategorie und am Standort Z-2 sind es 3 von 6 Arten (*Satureja simensis*, *Stachys aculeolata* und *Euphorbia dumalis*). Insgesamt betrachtet haben sich auf Standort Z-1 schon nach zwei Jahren ohne Beweidung vermehrt Feuchte-liebende, typischerweise im Wald- und an Waldrändern stehende Arten angesiedelt, während Standort Z-2 weiterhin von Feuchte-liebenden Weidezeigern geprägt ist (Tab. 10).

Während in Tab. 9 die Artenunterschiede auf Standortebene zwischen dem Jahr der Einzäunung (1999 bzw. 2000) und dem Ende des Experiments (2002) dargestellt sind, wird in diesem Abschnitt die Zusammensetzung der Vegetation der einzelnen Relevés der Standorte näher betrachtet. Wie schon in Kapitel 3.1.1 beschrieben, kann mit dem relativen euklidischen Distanzindex unter Einbeziehung der Abundanzen der einzelnen Arten eine relative Distanz zwischen den Relevés berechnet und in einer NMDS dargestellt werden (Abb. 11A und Abb. 11B).

Der Vergleich der Vegetationszusammensetzung der Relevés des Standortes Z-1 in den Jahren 2000 und 2002 und des Standortes Z-2 von 1999 und 2002 unter Berücksichtigung der Abundanzen wird in Abb. 11A und 11B gezeigt. Die Berechnung für die Anordnung der Relevés erfolgte mit dem relativen euklidischen Distanzindex in PC-ORD.

In beiden Abbildungen, Abb. 11A und 11B, bilden bestimmte Relevés Gruppen aus. Die eine Gruppe besteht aus Relevés der Standorte BMNP-4 – BMNP-5 der Jahre 1999/2000 und 2002 (rote Kreise und Dreiecke), die andere besteht aus den Relevés der Standorte Din-9 – Din-11 des Jahres 1999 (11B) bzw. 2000 (11A) (blaue Dreiecke). Diese Anordnung zeigt, dass sich die Relevés der jeweiligen Gruppe untereinander in ihren Artenzusammensetzungen und -abundanzen relativ ähnlicher sind, als zu den Relevés der jeweils anderen Gruppe (Abb. 11A und Abb. 11B).

Der Standort Z-1 wurde innerhalb des BMNP durch Zäunung eingerichtet, womit die Beweidung durch Wild verhindert wurde. Die Relevés dieses Standortes von beiden Aufnahmezeitpunkten (2000 und 2002) wurden in die Gruppe der Relevés der Standorte BMNP-4 – BMNP-5 (rote Kreise) eingeordnet (Abb. 11A). Dabei ist nur eine geringfügige Verschiebung des Schwerpunktes der vier Relevés von 2000 nach 2002 zu erkennen.

Die Relevés des Standortes Z-2 liegen 1999 nahe bei der Gruppe der Relevés der Standorte Din-9 und Din-10 (außerhalb) (dunkelblaue Quadrate, Abb. 11B). Da dieser Standort durch Zäunung eines von Haustieren stark beweideten Areals entstand, war diese Zuordnung erwartet worden. In 2002 dagegen werden zwei seiner Relevés (2B2 und 2C2) in die Gruppe der Relevés der Standorte BMNP-4 und BMNP-5 eingeordnet. Aber auch das dritte Relevé (2A2) liegt an einer von seiner ursprünglichen Position abweichenden Stelle. Die Vegetation hat sich also nicht nur, wie in Tab. 8 gezeigt, durch einen Austausch von Arten verändert, sondern auch in der Abundanz ihrer dominanten Arten. Die Vegetationstabellen im Anhang (Tab. D1 und D2, Anhang S. 117-118) zeigen eben diese Entwicklung der Vegetation.

Insgesamt hat auch auf diesen vollkommen vor Beweidung geschützten Flächen der Artenaustausch nicht zu einer grundsätzlichen Veränderung der Vegetation geführt. Die Entwicklung der Vegetation unter Beweidungsausschluss auf Z-2 geht in allen Merkmalen, d. h. in Abundanzänderungen der vorhandenen und bekannten Arten und dem Austausch einiger weniger Arten, in Richtung der Vegetation des BMNP.

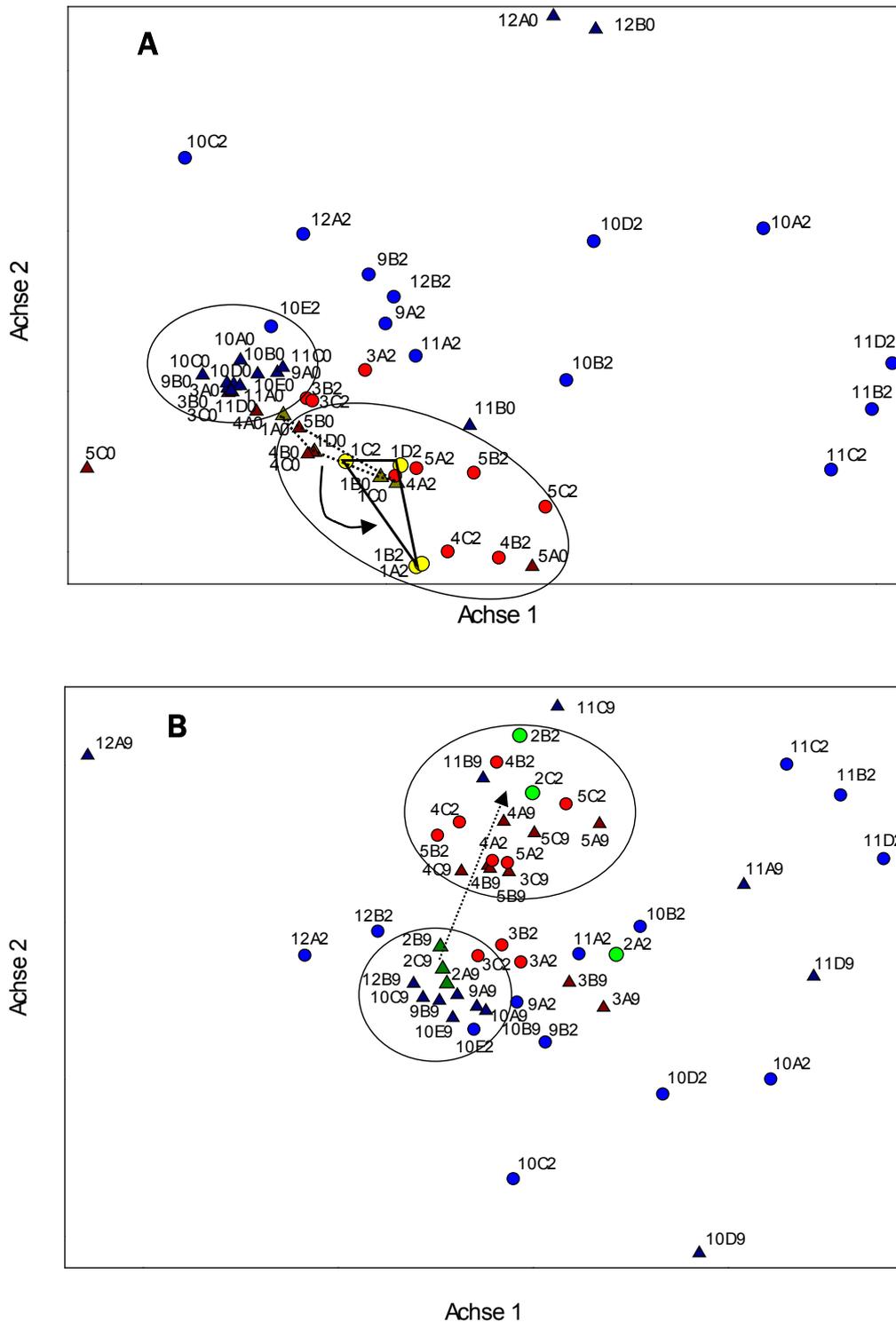


Abb. 11: NMDS auf der Grundlage des relativen euklidischen Distanzindexes für Standort Z-1 der Untersuchungsjahre 2000 und 2002 (A) und für Standort Z-2 der Untersuchungsjahre 1999 und 2002 (B).

Rot: Relevés der Standorte BMNP-3 - BMNP-5 in 2002 (Kreise) bzw. in 1999 (Dreiecke); Blau: Relevés der Standorte Din-9 - Din-12 in 2002 (Kreise) bzw. in 1999 (Dreiecke); Gelb: Relevés des Standorts Z-1 in 2002 (Kreise) bzw. in 2000 (Dreiecke) (A); Grün: Standort Z-2 in 2002 (Kreise) und 1999 (Dreiecke) (B)

Die eingekreisten Relevés umfassen die beiden im Text genannten Relevé-Gruppen. Die in Abb. 11A gezeichnete Verbindung der gelben Kreise sowie der gelben Dreiecke zeigen die Position der Relevés des Standorts Z-1 im Versuchsverlauf. In beiden Abbildungen wird die Verschiebung der Relevés von Standort Z-1 und Z-2 mit einem Pfeil gezeigt.

3.1.3 Untersuchung der Vegetationsstruktur im Jahr 2001

Zusätzlich zur floristischen Untersuchung wurde auch die Vegetationsstruktur analysiert. Diese strukturelle Beschreibung der Standorte bezieht sowohl die Vegetationshöhe und die Dichte der Vegetationsdecke aller untersuchten Standorte mit ein als auch die Gesamtbiomasse und die jeweiligen Anteile an *Poaceae*, Kräutern und - wegen der potentiellen Stickstoffbindung - an *Fabaceae*. Die oberirdische Biomasse wurde am Ende der kleinen Regenzeit 2001 auf den Standorten BMNP-3, BMNP-4, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 im BMNP, auf den Standorten Din-9 und Din-11 außerhalb des Parks und auf den 1999 bzw. 2000 eingezäunten Standorten Z-1 und Z-2 geerntet. Die Abb. 12A-D zeigen Beispiele der Vegetation mit unterschiedlicher Höhe und Deckung innerhalb und außerhalb des BMNPs.



Abb. 12: Unterschiedliche Vegetationsstrukturen der untersuchten Standorte. Die Abbildungen A und B zeigen eine Ansicht und eine Detailaufnahme des Standortes Din-11 außerhalb des BMNP und die Abbildungen C und D eine Ansicht und eine Detailansicht des Standortes BMNP-4 innerhalb des BMNP. Durchmesser der Kameraverschlusskappe: 5,2 cm.

Zuerst werden diejenigen Standorte verglichen, die seit 30 Jahren Wildweide (Standorte BMNP-3 – BMNP-5) oder Haustierweide (Standorte Din-9 – Din-12) waren. Auf allen Standorten im BMNP war die Vegetationshöhe sowie die Deckung deutlich größer als außerhalb (Tab. 11). Die Analyse der Varianzen der Deckungswerte der Vegetation belegt

die sichtbaren Unterschiede zwischen den beiden Behandlungen mit hoher Signifikanz ($F_{1,7}=28$; $P<0.01$) (Abb. 12A-D).

Der Vergleich der Vegetationshöhe und des Deckungsgrades der Standorte Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 mit den Standorten der langfristigen Unterschutzstellung (Standorte BMNP-3 - BMNP-5) bzw. intensiven Weidenutzung (Standorte Din-9 - Din-12) ergibt, dass die Nutzungsänderung bzw. Unterschutzstellung eine tiefgreifende Änderung der Vegetationsstruktur zur Folge hatte. Alle vier Standorte (Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8) hatten 2001 eine mit den BMNP Standorten BMNP-3 - BMNP-5 vergleichbare Dichte und Höhe der Vegetationsdecke erreicht (Tab. 11). Am Standort Z-1 war die Vegetation sogar doppelt so hoch als am Vergleichsstandort BMNP-4.

Tab. 11: Strukturelle Parameter der Vegetation aller untersuchter Standorte.

Standort Nummern	Bemerkungen	Krautige Vegetation	
		Höhe [cm]	Deckung [%]
Z-1	gezäunt in 2000	18,0	100
Z-2	gezäunt in 1999	12,0	100
BMNP-3 - BMNP-5	BMNP, seit 1972	7 ± 1,5	97 ± 5
BMNPneu-7 - BMNPneu-8	BMNP, seit 1997	7,5	100
Din-9 - Din-12	außerhalb BMNP	1,6 ± 0,2	78 ± 4

Aufgrund der unterschiedlichen Höhe und Deckung der Vegetation ist die oberirdische, stehende Pflanzenbiomasse der Standorte ebenfalls verschieden. Sie lag bei den nicht eingezäunten Standorten innerhalb des BMNPs mehr als doppelt so hoch wie außerhalb. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Kategorien ist die Ansammlung toter Biomasse im BMNP, die eine dichte, mehrere Zentimeter dicke Auflage auf der Bodenoberfläche bildet. Sie wurde, da gut identifizierbar, in die allgemeine Biomasse einbezogen.

Die Aufteilung der Biomasse in die drei funktionellen Gruppen *Poaceae*, *Fabaceae* und andere Kräuter bestätigt die vegetationskundlichen Beobachtungen. Die Biomasseanteile von *Poaceae* und Kräutern waren zwischen den beiden Nutzungsformen deutlich verschieden verteilt (Tab. 12). Innerhalb des BMNP war der Biomasseanteil der *Poaceae* nahezu doppelt so hoch wie derjenige der Kräuter, während sich dieses Verhältnis außerhalb des BMNPs umkehrt: Auf den Standorten Din-9 und Din-11 ist der Anteil der Kräuter fast doppelt so hoch wie der Anteil der *Poaceae*.

In der Kategorie *Fabaceae* treten dagegen auf allen Standorten im BMNP nur geringe Unterschiede auf. Außerhalb des BMNP scheint ein deutlicher Unterschied im Anteil der *Fabaceae* an der Gesamtbiomasse der Standorte Din-9 und Din-11 zu bestehen. An beiden Standorten liegt mit 0,4 g (Standort Din-9) und 2,9 g (Standort Din-11) das Trockengewicht

der *Fabaceae* deutlich unter dem aller anderen Standorte (Tab. E, Anhang S. 119). Sie reagieren offensichtlich mit niedrigem Wuchs und der Ausbildung von kleineren Fiederblättern auf die Beweidung außerhalb des BMNP und bilden daher nicht viel Biomasse.

Tab. 12: Vergleich der oberirdischen, stehenden Pflanzenbiomassen der Standorte mit verändertem Weidedruck. Ernte erfolgte in der kleinen Regenzeit 2001. Die Angaben zur Biomasse beziehen sich auf eine Fläche von jeweils 0.25 m².

Standort Nummer	Gesamtbiomasse TG [g]	Anteil an Gesamtbiomasse		
		Kräuter [%]	<i>Poaceae</i> [%]	<i>Fabaceae</i> [%]
Z-1	92,1	30,6	61,6	7,7
Z-2	104,2	38,4	54,8	6,7
BMNP-3	43,2	39,1	52,8	8,1
BMNP-4	50,1	30,3	62,1	7,6
BMNPneu-7	54,4	30,7	61,7	7,5
BMNPneu-8	65,2	25,6	66,8	7,5
Din-9	18,4	66,8	31,0	2,2
Din-11	24,1	52,7	35,3	12,0

Unter der Bedingung der Wild-Beweidung ist die Gesamtbiomasse (Trockengewicht) auf den seit langem in den Park eingegliederten Standorten BMNP-3 und BMNP-4 genauso groß wie auf den seit fünf Jahren gezäunten Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8. Dass aber auch das Wild einen beträchtlichen Beweidungsdruck ausübt, zeigt der Vergleich der diesen Tieren zugänglichen Flächen (Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8) mit den völlig von der Beweidung ausgeschlossenen (Standorten Z-1 und Z-2). Diese wiederum lieferten doppelt so viel oberirdische Biomasse wie die beweideten (Tab. 12).

3.1.4 Bodenanalysen

An zwei Vegetationsstandorten im BMNP (Profile BMNP-3 und BMNP-5) und zwei außerhalb (Profile Din-10 und Din-11) wurden im Jahr 2001 Bodenprofile gegraben. In der Feldansprache wurden die Bodenprofile aufgrund von Farbänderungen in Horizonte eingeteilt, aus jedem Horizont Proben entnommen und in Bayreuth analysiert. Eine Auswahl ihrer Kennwerte ist in Abb. 13 zusammengestellt.

In den A-Horizonten von drei Profilen liegen die Gehalte an organischem Kohlenstoff (C_{org}) mit 53 – 80 g/kg sehr hoch, selbst die Unterböden weisen mit >5 g/kg noch vergleichsweise hohe Gehalte auf. Daraus ergibt sich die relativ dunklere Farbe der A-Horizonte gegenüber den darunter liegenden, womit die vor Ort anhand der Farbe

vorgenommene Einteilung der Horizonte bestätigt wird. Die C/N-Verhältnisse sind mit Werten zwischen 6,9 und 12,5 in allen Horizonten relativ eng.

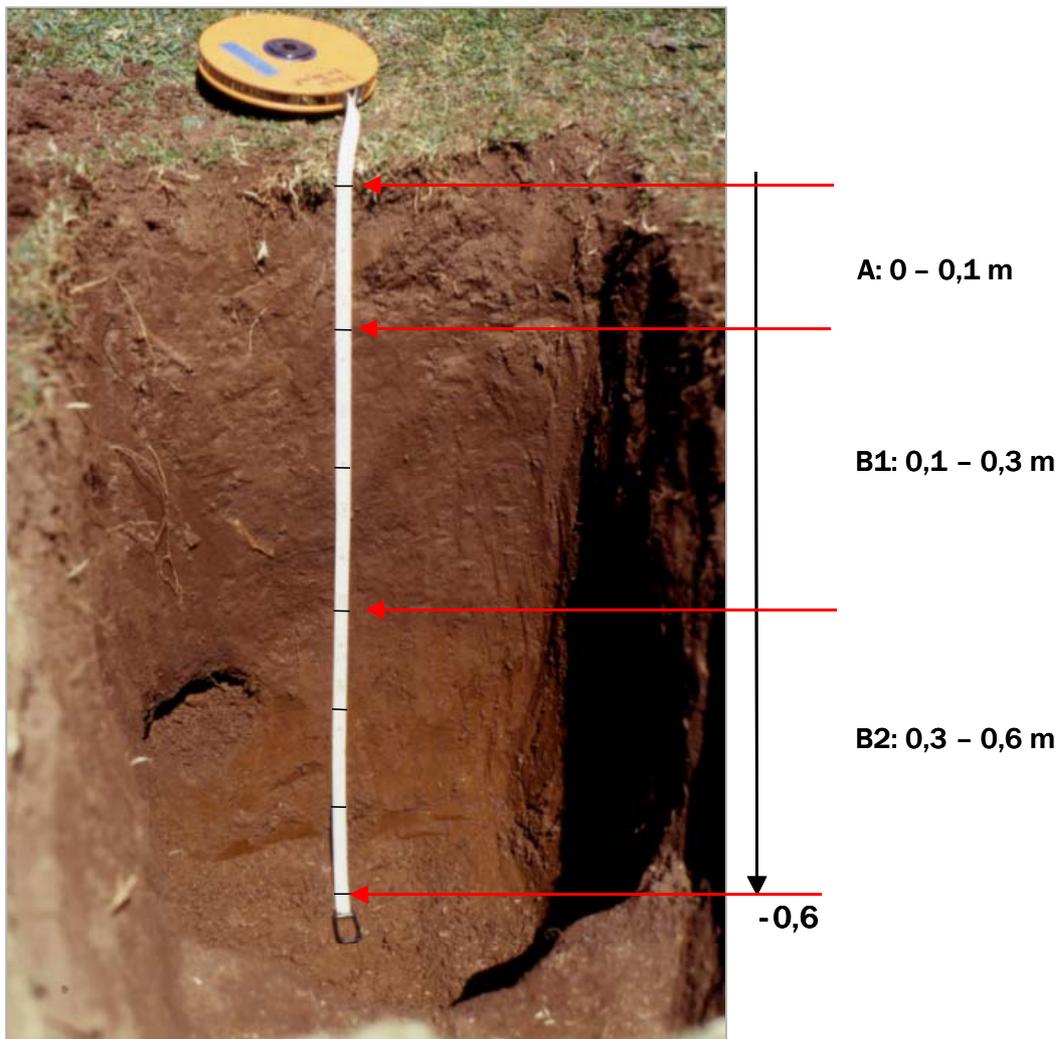


Abb. 13: Bodenprofil am Standort Din-10 außerhalb des BMNP. Die Tiefe des Profils beträgt etwa 0,6 m. (Photo P. Nauke 2001)

Die pH(KCl)-Werte liegen zwischen 4,2 und 4,9 (pH(H₂O): 5,3 – 5,7), womit die Böden als mäßig sauer anzusprechen sind. In den Profilen Din-10 und Din-11 nimmt die Versauerung nach unten hin zu, während die beiden anderen Profile keine Änderung der pH-Werte mit der Tiefe aufweisen. Der Gehalt an Phosphat-P im wässrigen Bodenextrakt liegt zwischen 0,39 und 0,58 mg/kg Boden in allen Horizonten (Tab. 13), womit Unterschiede in der P-Versorgung innerhalb und außerhalb des BMNP vermutlich gering sind.

Die Textur der Böden ist im gesamten Profil als toniger Lehm anzusprechen, mit Ausnahme des B-Horizontes im Profil BMNP-3, der ein sandiger Lehm ist. Insgesamt unterscheiden sich die beprobten Profile innerhalb und außerhalb des BMNP nur wenig.

Tab. 13: Zusammenstellung der Ergebnisse der untersuchten Bodenprofile im BMNP (Profile BMNP-3 und BMNP-5) und außerhalb des BMNP (Profile Din-10 und Din-11). n.b. = nicht bestimmt

Horizont	Tiefe [cm]	C _{org} [g/kg]	C/N	pH		Wasserlös. Phosphat-P [mg/kg]	Sand [g/kg]	Schluff [g/kg]	Ton [g/kg]
				KCl	H ₂ O				
Profil BMNP-3									
A1	0-10	86	12,5	4,7	5,5	0,58	125	466	340
A2	10-22	61	11,8	4,8	5,6	0,49	75	331	420
B	22-60	20	11,3	4,6	5,7	0,55	271	478	178
Profil BMNP-5									
A	0-30	33	10,0	4,4	5,5	0,46	86	388	447
B	40	22	11,0	4,6	5,7	0,52	65	339	541
Profil Din-10									
A	0-10	59	11,7	4,8	5,5	0,51	108	391	425
B1	10-30	8	8,4	4,4	5,5	0,42	65	269	587
B2	30-60	19	11,6	4,3	5,4	0,39	n.b.	n.b.	n.b.
Profil Din-11									
A	0-10	53	11,1	4,9	5,5	0,45	68	425	430
B1	10-30	5	6,8	4,6	5,7	0,41	57	425	430
B2	30-60	24	12,2	4,2	5,3	0,50	n.b.	n.b.	n.b.

3.1.4 Samenbank

Für die Regeneration der natürlichen Vegetation nach Ausschluß der Beweidung ist die Samenbank im Boden ein wichtiger Faktor. Proben für die Untersuchung der Samenbank wurden von den BMNP Standorten BMNP-3, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 und von den außerhalb liegenden Standorten Din-9, Din-10 und Din-11 genommen.

Während des Beobachtungszeitraumes der Bodensamenbank in den Jahren 2000 - 2002 wurden die Keimlinge bei Erscheinen mit kleinen Fähnchen markiert. In den ersten drei Monaten des Versuchs wurden 1250 Keimlinge gezählt, was 82 % der Gesamtzahl der im gesamten Versuchszeitraum aufgegangenen Keimlingen entspricht. In den darauf folgenden Monaten nahm die Keimungsrate stetig ab. Regelmäßig wurden blühende oder anderweitig identifizierbare Pflanzenindividuen aus den Keimschalen entfernt, um das Auskeimen weiterer Samen nicht zu behindern.

Die Pflanzenarten, die aus der Bodensamenbank auskeimen, gehören den Gruppen der *Poaceae* und Kräutern dieses Gebietes an, wie *Alchemilla abyssinica*, *A. pedata*,

Andropogon amethystinum, *Dichrocephala chrysanthemifolia*, *Helichrysum spec.*, *Isolepis setacea*, *Lobelia erlangeriana*, *Monopsis stellarioides*, *Oxalis corniculatus*, *Pennisetum humile* und *Trifolium burchellianum* var. *johnstonii* (Tab. F1, Anhang S. 119).

3.1.4.1 Anzahl und Verteilung der Keimlinge der Samenbank

Insgesamt konnten von 1511 Keimlingen aller sechs Samenbankproben 1345 Keimlinge (= 89 %) 45 Taxa zugeordnet werden, 1 Art konnte nicht bestimmt werden. Diese war vom natürlichen Standort in Dinsho bekannt als „Species 1“. Die restlichen 11 % starben ab, bevor sie bestimmbar waren. In Abb. 14 ist die Gesamtkeimlingszahl und der Anteil an *Poaceae*, Kräutern und *Fabaceae* jedes Standorts im Vergleich dargestellt.

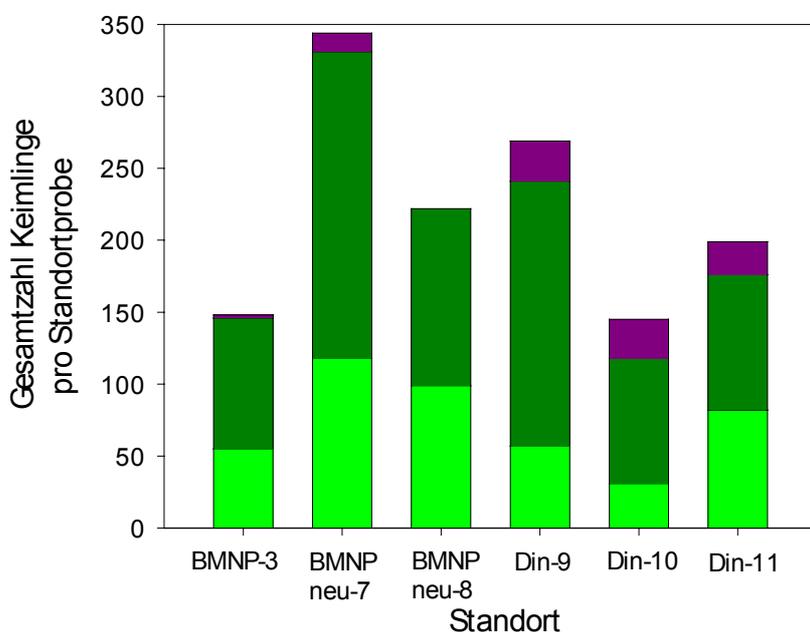


Abb. 14: Gesamtzahl der Keimlinge aus der Samenbank der Standorte BMNP-3, BMNPneu-7, BMNPneu-8, Din-9, Din-10 und Din-11. Angegeben ist jeweils auch der zahlenmäßige Anteil der drei Kategorien *Poaceae* (hellgrün), Kräuter (dunkelgrün) und *Fabaceae* (violett).

Die meisten Keimlinge wurden in der Probe vom Standort BMNPneu-7 gefunden (362 Keimlinge) und die wenigsten in der des Standortes 10 (145 Keimlinge). Auf allen Standorten gehören die meisten Keimlinge zur Kategorie Kräuter, die auch die meisten Arten umfaßt (Tab. 14). Die *Fabaceae* sind in der Samenbank mit dem geringsten Artenspektrum vertreten: *Trifolium burchellianum* var. *johnstonii*, *T. multinervum* und *T. spananthum*. In keiner der Keimschalen wurde eine der einheimischen Baumarten gefunden.

Die meisten Keimlinge wurden als *Oxalis corniculata* (158 Keimlinge) identifiziert, gefolgt von *Isolepis setaceae* (136 Keimlinge) und *Eragrostis schweinfurthii* var. *schweinfurthii* (109 Keimlinge). Mit über 80 Keimlingen vertreten sind außerdem *Deschampsia*

caespitosa (87 Keimlinge), *Trifolium burchellianum* var. *johnstonii* (86 Keimlinge) und *Helichrysum odoratissimum* (81 Keimlinge) (Tab. F1, Anhang S. 119).

Die Diversität der Proben vom BMNP ist nur geringfügig kleiner ($21,7 \pm 4,9$) als in den Proben von den außerhalb gelegenen Flächen ($24 \pm 2,6$).

Tab. 14: Gesamtartenzahl der Keimlinge der sechs Standorte und der jeweilige Anteil an *Poaceae*, Kräuter und *Fabaceae*.

Standort	Gesamtartenzahl	<i>Poaceae</i>		Kräuter		<i>Fabaceae</i>	
		Anzahl	%	Anzahl	%	Anzahl	%
BMNP-3	16	4	25	11	69	1	6
BMNPneu-7	28	8	29	19	68	1	4
BMNPneu-8	21	5	24	16	76	0	0
Din-9	26	8	31	16	62	2	8
Din-10	20	5	25	13	65	2	10
Din-11	25	7	28	17	68	1	4

Von allen 45 Arten sind 7 Arten nur auf den BMNP Standorten zu finden und 6 Arten nur außerhalb des BMNP. Zu den ausschließlich im BMNP auftretenden Arten gehören zum Beispiel *Aira caryophyllea*, *Viola abyssinica*, *Galium spurimum* spp. *africanum*, und *Cotula abyssinica*. Nur außerhalb des BMNP treten dagegen *Carex conferta*, *Centella asiatica*, *Stellaria sennii* und *Helichrysum formosissimum* var *guilelmi* auf (Tab. F1, Anhang S. 119). 12 Arten waren nur mit 1 – 4 Keimlingen insgesamt vertreten.

3.1.4.2 Vergleich der Artenzusammensetzung der Samenbank und der Vegetation am natürlichen Standort

Der Vergleich der Samenbank mit der Vegetation der entsprechenden Vegetationsstandorte vor Ort zeigt, dass die Samenbank nur einen kleinen Teil der auf den natürlichen Standorten vorkommenden Arten enthält (Tab. F2, Anhang S. 120). Von insgesamt 91 der an den Standorten vorkommenden Arten kommen fast 50 % auch nur dort vor. Von den übrigen 45 gemeinsamen Arten wurden acht ausschließlich in der Samenbank gefunden. Allerdings wurden von diesen acht Arten die drei Arten der Familie *Poaceae* (*Deschampsia flexuosa*, *Aira caryophyllea* und *Festuca abyssinica*) vor Ort wahrscheinlich als im vegetativen Stadium nicht bestimmbar in die Artengruppe „*Poaceae* div. spec.“ eingeordnet.

Die Regeneration der Vegetation durch die Samenbank ist daher limitiert.

3.1.4.3 Mikroskopische Untersuchung der Bodenproben auf Samen

Da die Samenbank-Keimversuche sich auf die obersten 5 cm des Bodens beschränkten, wurden die Böden stichprobenartig bis zu einer Tiefe von 12 cm mikroskopisch untersucht. Jedoch wurden keine Samen der in dieser Höhenstufe einheimischen Baumarten *Hagenia abyssinica* oder *Juniperus procera* in den Proben gefunden.

Das Ergebnis macht deutlich, dass eine Waldregeneration nach Ausschluß der Beweidung aus der Samenbank heraus unwahrscheinlich ist. Sowohl Baumarten, als auch weideempfindlichere krautige Arten fehlen vollständig in der Samenbank. Waldregeneration braucht daher entweder forstliche Unterstützung oder zufällige Ereignisse, d.h. sehr lange Zeiträume.

3.1.5 Das dynamische Potential der alpinen Vegetation im BMNP

Erwartungsgemäß sollte sich die Vegetation einer stark genutzten Viehweide verändern, wenn die Beweidung verringert oder vollständig verhindert wird. Weideverträgliche Arten und Weideunkräuter sollten zurückgehen oder verschwinden und sich die ursprüngliche Vegetation im Laufe der Zeit wieder einstellen. In welchem Zeitraum dieser Regenerationsprozess verläuft und zu welchem Ergebnis dieser führen könnte, wurde an der tropisch-alpinen Vegetation an und in der abgezaunten Teilfläche des Bale Mountains Nationalpark (BMNP) untersucht. Bedauerlicherweise steht in diesem ganzen Gebiet keine unbeeinflusste Vegetation mehr zur Verfügung, die als Nullfläche die ursprüngliche Vegetation zeigt. Daher wird angenommen, dass die Regeneration der überweideten Flächen allenfalls zu einer sehr offenen Gehölzformation führen würde, wie sie inselartig noch an unzugänglicheren Stellen und im BMNP angetroffen wird.

Für diese Untersuchung standen Flächen unterschiedlicher Nutzung zur Verfügung. Zum einen solche, die als öffentliche Weide dienen, zum anderen Flächen, die seit 30 bzw. 7 Jahren nur noch von Wild genutzt werden, und außerdem extra angelegte Versuchsflächen, auf denen die Beweidung gänzlich ausgeschlossen war (Abb. 6). Auf letzteren konnte die Anfangsphase der Vegetationsentwicklung, d. h. die ersten 2 bzw. 3 Jahre, auf bereits vorher nur als Wildweide genutzten bzw. bis dahin stark beweideten öffentlichen Flächen verfolgt werden.

Die am deutlichsten sichtbare Veränderung der Vegetation betraf erwartungsgemäß die Vegetationsstruktur. Unter vollständigem Beweidungsschutz entwickelt sich eine 12 – 18 cm hohe Gras- und Krautschicht, die unter Wildbeweidung nur noch bis zu 8 cm hoch wird und bei Haustierbeweidung maximal 2 cm erreicht (Tab. 11). Beweidung verändert

bekanntlich die Physiognomie der Krautschicht (Landsberg et al., 1999; McIntyre et al., 1995; Milchunas et al., 1988; McNaughton, 1983), indem sie bei hochwachsenden Arten die Fitness durch Entnahme von Biomasse inklusive der Reproduktionsorgane beeinträchtigt (Bullock et al., 2001; Landsberg et al., 1999). Kleinwüchsigkeit bzw. die Fähigkeit dazu (Pucheta et al., 1992; Milchunas et al., 1988) sind demnach unter Beweidung ein Konkurrenzvorteil der vorhandenen Arten und der kleinwüchsigen Arten insgesamt. Deshalb finden sich vor allem auf stark beweideten Flächen Vertreter der Lebensformen „acaulescente Rosettenpflanze“ und „Annuelle“ (McIntyre & Lavorel, 2001). Diese Änderung in der Wuchshöhe zeigt sich sehr deutlich an der um mehr als die Hälfte niedrigeren Vegetation außerhalb des BMNP (Tab. 11). Einige der dominanten Pflanzenarten, wie *Alchemilla abyssinica*, *A. pedata*, *Carduus chamaecephalus*, *Agrocharis melanantha*, *Haplocarpha rueppellii*, *H. schimperii* bilden außerhalb im Vergleich zum BMNP flach am Boden wachsende Rosetten aus deutlich kleineren Blättern. Dass es sich hierbei offensichtlich um eine Reaktion derselben Arten auf Beweidung handelt und nicht um ihre genetische Vielfalt zeigt ihre Entwicklung auf den Plots des Standorts Z-2. Im zweiten und dritten Jahr der Zäunung bildeten dieselben *Alchemilla abyssinica*-Pflanzen wieder große Blätter an langen Blattstielen aus wie auf den anderen geschützten Flächen (BMNP-4 und BMNP-5). Dasselbe wurde an zwei weiteren Arten (*Alchemilla pedata*, *Agrocharis melananta*) ebenfalls beobachtet.

Die Reduzierung bzw. Verhinderung der kontinuierlichen Biomasse-Entnahme durch Beweidung führte neben der Veränderung der Vegetationshöhe auch zu einer Zunahme der Quantität der oberirdischen Biomasse. Auf allen mehr oder weniger vollkommen geschützten Standorten (Z-1 – BMNPneu-8) wurde deutlich mehr Biomasse als außerhalb des BMNP (Standort Din-9 – Din-12) gefunden. Es hat sich eine dicke organische Auflage gebildet, die die Etablierung von Pflanzenarten erschweren kann (Milchunas & Lauenroth, 1993; Pucheta et al., 1992; Hill et al., 1992; Penfound, 1964). Noy-Meir et al. (1989) nannten dieses als eines der charakteristischen Kriterien von lange beschützten Flächen im Vergleich mit beweideten Flächen. Der bis zu doppelt so hohe Anteil der *Poaceae* gegenüber den Kräutern an der Gesamtbiomasse im BMNP und auf den geschützten Standorten Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 geht allerdings auf die Ansammlung der von ihnen gebildeten toten Biomasse zurück. Diese kann bis zu 80 % der stehenden Biomasse auf unbeweideten Flächen ausmachen (Jones, 2000; Fensham et al., 1999; Hofstede et al. 1995; Milchunas & Lauenroth, 1993). Beweidung wiederum reduziert signifikant Gesamtbiomasse und Vegetationsdecke (Tab. 11 und Tab. 12), da die Ansammlung von toter Biomasse verhindert wird. Auf den stark beweideten Standorten

Din-9 – Din-12 ist deshalb der Anteil der *Poaceae* an der Gesamtbiomasse geringer als der Anteil der Kräuter.

Die Kennwerte der Bodenproben zeigen keine nennenswerten Unterschiede zwischen dem BMNP und den außerhalb liegenden Flächen. Der Boden ist mäßig sauer, mit relativ engem C/N Verhältnis (zwischen 6,9 und 12,5) und hohem Gehalt an organischem Kohlenstoff in den A Horizonten. Das C/N Verhältnis zeigt eine gute Zersetzungsrate des organischen Materials an. Im Vergleich mit Phosphatwerten von Weinert & Masaurek (1984) für dieses Gebiet ist der Gehalt an Phosphat-P deutlich niedriger. Allerdings wurde in dieser vorliegenden Arbeit der Gehalt an wasserlöslichem Phosphat-P bestimmt, das nur wenige Prozent der Gesamt- Phosphatmenge ausmacht.

Mazurek und Weinert (1984) hatten bei ihren Analysen vergleichbare Werte (bis auf den Phosphat Gehalt) erhalten und ordneten die Böden in die Ordnung Alfisol nach der USDA Soil Taxonomy (Soil Survey Staff 1999) ein. Die Tonanreicherung in den mittleren bzw. unteren Horizonten in den hier bearbeiteten Bodenprofilen würde ebenfalls für diese Einordnung sprechen.

Die Interpretation der floristischen Dynamik ist dagegen ungleich schwieriger. Generell vergrößern dominierende Arten ihre eigene Abundanz bei verringertem Beweidungsdruck auf Kosten der Arten mit geringerem Deckungsgrad. Untersuchungen in Argentinien auf 2250 m Höhe von Pucheta et al. (1992) ergaben, dass die Einzäunung von Weideflächen für 12 Jahre nicht zur grundsätzlichen Veränderung der Artenzusammensetzung führt, sondern zu einer Förderung der dominanten Arten. In langjährigen Experimenten wurde dieses ebenfalls in tieferen Lagen von Hart (2001) in Colorado (USA) und Bullock et al. (2001) in Großbritannien und von Díaz et al. (1994) im argentinischen Hochland und Wahren et al. (1994) im australischen Hochland beobachtet und beschrieben. Auch auf den in dieser Studie untersuchten Flächen setzen sich unter reduzierter Beweidung die dominanten Arten, wie *Agrocharis melanantha*, *Alchemilla abyssinica*, *Satureja paradoxa*, *Trifolium semipilosum* var *semipilosum*, *T. burchellianum* var *johnstohnii* und die Artengruppe „*Poaceae* div. spec.“, wieder stärker durch und erreichen höchste Deckungsgrade. Mit der zunehmenden Abundanz dieser ohnehin dominierenden Arten wird die Vegetation physiognomisch einheitlicher, da gleichzeitig ein hoher Anteil der Arten nur mit sehr geringer Deckung bzw. Stetigkeit vorhanden ist. Auf den BMNP Standorten betrifft das insgesamt 42 % der Arten (z. B. *Alchemilla gunae*, *Cerastium octandrum*, *Dichrocephala integrifolia*, *Lobelia erlangeriana*, *Trifolium multinervum*, *Veronica abyssinica* und *Viola abyssinica*), wobei 30 % der Arten (= 18 Arten) dabei mit weniger als 10 % Stetigkeit auftreten (Stetigkeit „*“, d.h. sie wurden nur auf einem der Relevés gefunden, vgl.

Tab. 4) und 12 % (7 Arten) nur auf einem der Standort (Stetigkeitsklasse „I“). Deshalb ist diese Entwicklung nicht mit einer nennenswerten Verringerung der α -Diversität verbunden, da trotz allem 60 Arten auf den BMNP Standorten gefunden wurden, im Vergleich zu 66 Arten außerhalb des BMNP.

Auf den beweideten Standorten Din-9 bis Din-12 dagegen sind die Abundanzen der Arten gleichmäßiger verteilt. Die dominanten Arten treten mit geringerer Abundanz und Stetigkeit auf als im BMNP, so dass mehr Arten ebenfalls eine höhere Stetigkeit erreichen können. Nur 6 % der Arten außerhalb des BMNP (= 9 Arten, z. B. *Satureja biflora*, *Geranium arabicum* ssp. *arabicum*, *Andropogon amethysticum*, *Anchusa* spec., *Helichrysum harenensis*, *Eragrostis schweinfurthii* und *Anagallis serpens*) treten ein einziges Mal auf einem der Relevés auf (Stetigkeit „*“) und weitere 10 Arten sind mit Stetigkeitsklasse „I“ auf einem einzigen Standort vorhanden. Diese Zusammensetzung der Abundanzen der 66 Arten erklärt die großen Distanzen in der NMDS (vgl. Abb. A, Anhang S. 123) im Vergleich zueinander. Die Beweidung durch große Herbivoren führt, laut Crawley (1983) (zitiert in Milchunas et al. (1992)) und Milchunas et al. (1988), üblicherweise zu einer höheren Heterogenität in der beweideten Pflanzengesellschaft. Auch Noy-Meir et al. (1989) berichten aus Israel, dass die Heterogenität mit der Beweidungsstärke zunimmt.

Gleichwohl zeigen die Aufnahmen der Standorte Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8, dass sich auch das Artenspektrum bei der Unterschutzstellung ändert. Der Bearbeitungszeitraum 1999 – 2002 liegt noch innerhalb der ersten sieben Jahre, die von Bullock et al. (2001) und Hill et al. (1992) als die Zeitspanne der stärksten Veränderungen in der Artenzusammensetzung beschrieben wurde. So sinken zwar die Artenzahlen ab, aber bis zu einem Drittel der Arten werden durch andere ersetzt und der Verlust damit teilweise kompensiert. Trotz abnehmender Jahresniederschläge (Tab. 5) sind die meisten dieser neu angesiedelten Arten, d. h. 64 % der Arten am Standort BMNPneu-7 und BMNPneu-8 (11 von 17 Arten) und 50 % der Arten (6 von 12 Arten) der Standorte Z-1 und Z-2, Feuchtezeiger. Obgleich diese Arten vor allem auf den Standorten außerhalb des BMNP vorkommen und dort teilweise mit höherer Abundanz stehen, könnte man daraus schließen, dass Feuchtezeiger ohne besonderen Fraßschutz stark unter Beweidung leiden und deshalb bei nachlassendem Weidedruck eine größere Fitness zeigen. Aus den Stetigkeitstabellen Tab. 8 und Tab. 10 ergibt sich, dass es sich bei den Feuchtezeigern um Weidekräuter (*Satureja simensis*, *Andropogon amethysticum*, *Pennisetum thunbergii*), Störungszeiger (*Deschampsia caespitosa*, *Sebaea brachyphylla*, *Centella asiatica*, *Digitaria abyssinica*) und Waldarten (*Dichrocephala chrysanthemifolia*, *Stachys aculeata*, *Stellaria sennii*) handelt, die reichlich Samen produzieren und deshalb relativ mobil sind. Ihre Verteilung insbesondere auf den Standorten Z-1 und Z-2 spiegelt dabei den Einfluß der

Umgebung des Standortes wieder. Die neuen Arten des Standortes Z-1 sind zum überwiegenden Teil Arten, die Wälder und Waldränder bevorzugen (vier Arten von sieben), so dass sich die Vegetation unter diesen Bedingungen in Richtung einer Waldlandschaft zu entwickeln scheint, wie sie im BMNP teilweise vorhanden ist. Auf dem Standort Z-2 dagegen bleiben die Weidezeiger dominant.

Die Folgen der langjährigen unterschiedlichen Weidenutzung innerhalb und außerhalb der gezäunten Fläche des Nationalparks (BMNP) zeigen sich nicht, wie erwartet, in der Vegetationszusammensetzung, sondern in der Dominanzverschiebung der häufigsten Arten und besonders deutlich in den strukturellen Parametern der Vegetation, wie der Höhe des Aufwuchses, der Vegetationsdeckung und der Biomasse.

Die Veränderung der Vegetation auf den Standorten mit reduzierter und ausgeschlossener Beweidung (Standorte Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8) beruht ebenfalls nicht nur auf floristischen Merkmalen. Auf dreien dieser Flächen (Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8) wurde eine Annäherung dieser Vegetation aufgrund von veränderten strukturellen Merkmalen (höhere stehende Biomasse und geschlossene Vegetationsdecke, vgl. Tab. 11 und Tab. 12) und Abundanzverschiebung der dominanten Arten an die Vegetation des BMNP beobachtet. Der Standort Z-1 dagegen zeigt gegenüber dem Ausgangszustand kaum Veränderungen. Allerdings ist die Entwicklung auf den Standorten BMNPneu-7 und BMNPneu-8 nicht so eindeutig ausgeprägt, dass die Vegetation der Standorte einer der beiden Vegetationsformen, d.h. Haustier- oder Wildweide, zugeordnet werden kann.

3.2 *Lobelia achrochila* (E. Wimm.), eine bisher vernachlässigte Art

Die bisherige Einordnung von *Lobelia achrochila* als Ökotyp oder Tieflandform von *Lobelia rhyngopetalum* wurde schon 1993 von Knox bestritten, der *L. achrochila* den Rang einer Art zuerkannte, allerdings keine detaillierte Beschreibung der Pflanze lieferte. In diesem Kapitel wird deshalb *Lobelia achrochila* für die Bale Mountains *de novo* beschrieben.

3.2 1 Morphologische Beschreibung von *Lobelia achrochila* (E. Wimm.):

Das Erscheinungsbild von *Lobelia achrochila*, die auf einem kurzen Stamm eine große, terminale Blattrosette trägt, entspricht Hedbergs (1964) Lebensform Riesenrosettenpflanze. Im vegetativen Stadium wird diese Rosettenpflanze bis zur Spitze des Blattkegels in der Mitte der Rosette $0,7 \pm 0,08$ m (Abb. 15A) hoch. Mit voll entwickelter Infloreszenz erreicht *L. achrochila* eine Höhe von $2,5 \pm 0,3$ m ($n = 20$) (Abb. 15B).



Abb. 15A: Rosetten von *Lobelia achrochila*
(E. Wimmer) (Photo P. Nauke, 2001)
Hintergrund: *Euphorbia dumalis*



15B: Blühende Exemplare von *Lobelia achrochila* (Photo P. Nauke, 2000)
Hintergrund: *Juniperus procera*

3.2.1.1. Der Stamm

Der Stamm von *L. achrochila* ist ein schlanker, unverzweigter und fast gleichmäßig dicker Zylinder, der durch primäres Wachstum gebildet wird (Abb. 16). Im Zentrum liegt ein wasserspeicherndes Mark, welches den oberen und unteren Teil ausfüllt, während der mittlere Teil hohl wird. Der aufrechte Stamm der nicht blühenden *L. achrochila* wird $33 \pm 6,7$ cm hoch und hat einen Durchmesser von $9 \pm 0,2$ cm ($n = 16$).

Das zentrale, wasserspeichernde Mark (Durchmesser 2,3 cm) ist nach außen hin von einem sehr dünnen, harten Holzzylinder umgeben. Daraufhin folgt das Phloëm und die Milchröhren. Um dieses herum befindet sich eine massive Rindenschicht, in der in regelmäßigen Abständen Gefäßbündel umgeben von Milchröhren verlaufen. Nach außen ist der Stammzylinder von *L. achrochila* von einer Epidermis (1 mm) und einer Korkschicht (4 – 5 mm) umgeben.

Die Dauer des kurzstämmigen vegetativen Stadiums ist bisher nicht bekannt. In dieser Zeit wächst der Hauptstamm fast ausschließlich durch primäres Dickenwachstum. Dabei entsteht ein Stammabschnitt, der 5 cm tief in den Bodens hineinragen kann, bevor er in die Hauptwurzel übergeht. Abb. 16 zeigt einen Querschnitt durch diesen noch im Boden steckenden Teil des Sprosses.

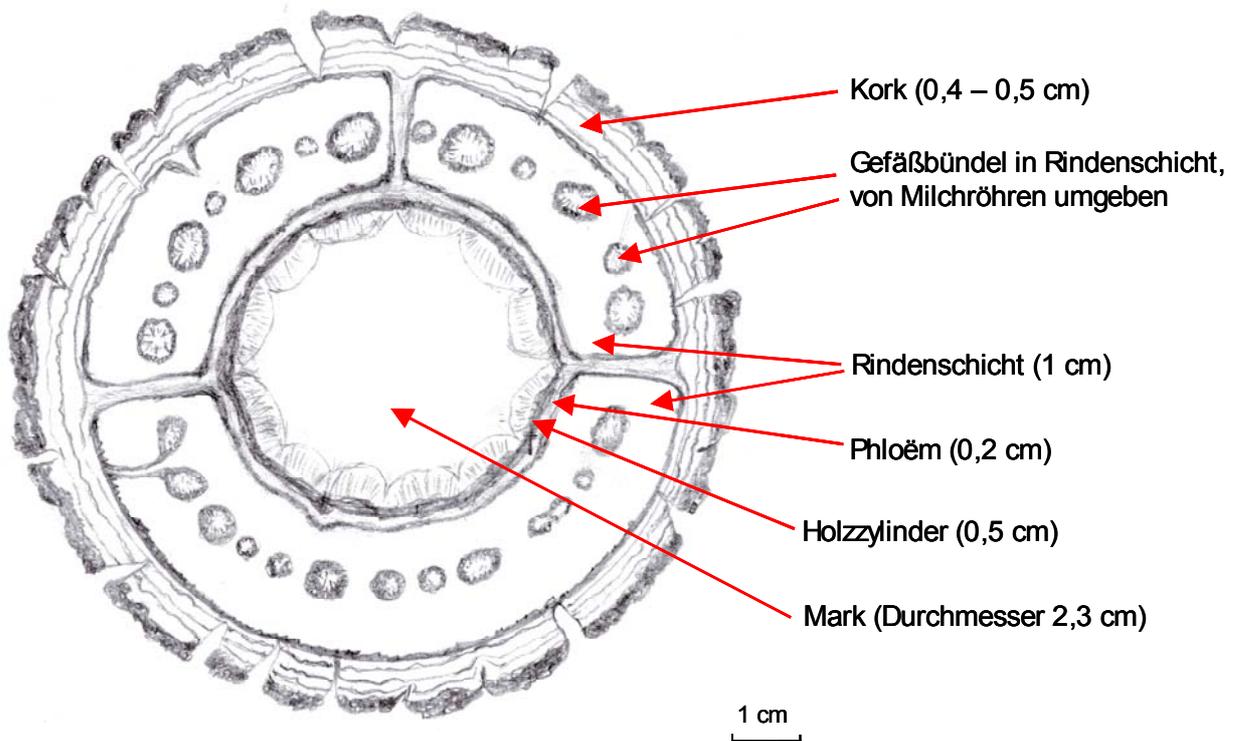


Abb. 16: Querschnitt durch den Stamm von *L. achrochila* (Zeichnung: P. Nauke, 2000)

3.2.1.2 Die Blattrosette

Die Blätter der *Lobelia achrochila* sind spiralgig in einer Rosette um die zentrale kegelförmige Blattknospe herum angeordnet (Abb. 21). Die lanzettlichen, ganzrandigen adulten Rosettenblätter erreichen eine Größe von $42,4 \pm 5,1 \times 11,6 \pm 1$ cm ($n = 200$) und sind filzig behaart. Nachdem die jungen Blätter die konische Blattknospe verlassen haben, wachsen sie noch etwa $5,6 \pm 2,5$ cm in die Länge (von $37,1 \pm 4,8$ ($n = 20$) auf $42,4 \pm 5,1$ cm), und $1,8 \pm 0,5$ cm in die Breite (von $9,7 \pm 1,1$ ($n = 20$) auf $11,6 \pm 1,1$ ($n = 200$)).

Die maximale Blattproduktion einer *L. achrochila*-Rosette wurde für ein Jahr extrapoliert, indem die Ablöserate der junger Blätter vom Blattkegel 40 Tage lang in der Hauptwachstumszeit bestimmt wurde. Die äußersten Blätter der Blattknospe wurden markiert und nach Ablauf der Zeit die neu dazu gekommenen zwischen den markierten und der Blattknospe gezählt. Bei konstanter Blattproduktion, würden in einem Jahr 237 ± 51 Blätter produziert. Gleichzeitig sterben im selben Zeitraum 141 ± 48 Blätter ab. Daraus ergibt sich eine Nettoneubildung von 96 ± 3 Blättern. Allerdings könnte die Bildungsrate in der Trockenzeit geringer und die Mortalität höher sein.

Die runden Keimblätter unterscheiden sich deutlich von den Blättern adulter Pflanzen (Abb. 17). Kurz nach der Keimung strecken sie sich und werden lanzettlich. Auf der Oberfläche sind sie spärlich behaart.



Abb. 17: Keimlinge von *Lobelia achrochila*, vier Monate nach dem Aussäen im Tropisch-alpinen Gewächshaus der Universität Bayreuth (Photo P. Nauke, 2002).

Im Zuge der Infloreszenzentwicklung beginnt sich die Blattrosette von *L. achrochila* durch interkalares Wachstum zu strecken. Wenn der Blütenstand vollständig entwickelt ist, beginnen die Rosettenblätter zu welken. Dieser Vorgang ist abgeschlossen, wenn die Samen reif sind.



Abb. 18: *Lobelia achrochila* Rosette mit junger Infloreszenz und beginnender Streckung der Blattinternodien (Photo P. Nauke, 2001)

3.2.1.3 Die Wurzeln

Vom Wurzelsystem der *Lobelia achrochila* fehlt bisher jede Angabe. Die Pflanze besitzt ein allorhizes Wurzelsystem, dessen Hauptwurzel sich nach unten verjüngt. Die Seitenwurzeln entspringen sowohl am sich verjüngenden Teil der Hauptwurzel und als auch am Übergang vom Stamm zur Wurzel (Abb. 19B).

Lobelia achrochila beginnt frühzeitig nach der Keimung mit der Bildung der Hauptwurzel, die senkrecht in den Boden hinein wächst und auf ihrer gesamten Länge Seitenwurzeln bildet (Abb. 19A). Die untersten 10 cm der Hauptwurzel verdrehen sich und spalten sich in ca. 30 cm Tiefe in zwei Teile. Die Hauptwurzeln erwachsener Pflanzen erreichen eine Gesamtlänge von durchschnittlich 41 ± 1 cm ($n = 6$).

Die Vermutung, dass benachbarte Rosetten von *L. achrochila* durch Rhizome verbunden sind, konnte durch Ausgraben mehrere Pflanzen unterschiedlicher Entwicklungsstadien widerlegt werden.



Abb. 19A: Junge *L. achrochila* mit Hauptwurzel und einigen Seitenwurzeln (Photo P. Nauke, 2002)



Abb. 19B: Adulte *L. achrochila* Pflanze mit allorhizem Wurzelsystem (Photo P. Nauke, 2000)

3.2.1.4 Die Infloreszenz

Die dichte, zylindrische und unverzweigte Infloreszenz von *L. achrochila* erreicht eine Länge von bis zu $0,86 \pm 0,02$ m ($n = 20$) (Abb. 15B). In den obersten 16 ± 3 cm finden sich verkümmerte Blüten oder nur noch Brakteen. Die Gesamtzahl der Blüten beträgt 512 ± 91 pro Pflanze ($n = 20$). Das Auszählen der Samen von rund 30 Samenkapseln ergab, dass bei *L. achrochila* durchschnittlich 53 Samen pro Blüte gebildet werden. Hochgerechnet mit der Anzahl der Blüten ergibt das 27000 ± 4700 Samen pro Individuum.

Die resupinaten Blüten sitzen an 4 – 8 cm langen, kurz behaarten Stielen. Die Brakteen sind länger als die Blüten und werden $98 \pm 2,6$ mm ($n = 20$) lang. Der Calyx wird von fünf verwachsenen Sepalen gebildet, die annähernd länglich dreieckig bis linear sind. Sie werden $37 \pm 1,4$ mm ($n = 20$) lang und sind mit kurzen Haaren bedeckt. Die sympetale Krone ist zygomorph und lila-blau (Abb. 20). Sie ist 75 ± 23 mm ($n = 20$) lang und wird bei *L. achrochila* aus fünf zu einer einzigen Lippe verwachsenen Petalen gebildet, die an der Oberseite bis zur Basis gespalten ist. Die Außenseite der Krone ist glatt, während die Innenseite kurze weißlichgraue Haare trägt.



Abb. 20: Blüte von *Lobelia achrochila* (Photo P. Nauke, 2000)

Die Blüte ist zwittrig und protandrisch. Die Filamente der 5 Staubblätter sind an ihrer Außenseite im oberen Bereich mehr oder weniger dicht behaart. Sie werden 41 ± 10 mm ($n = 20$) lang und sind für den größten Teil (25 ± 16 mm) frei, während die Antheren ($16 \pm 2,1$ mm lang) zur Antheren-Röhre verwachsen sind. Bei dieser Art haben die Antheren unterschiedliche Längen: Drei der fünf überragen ein Paar deutlich kürzerer und an der Spitze behaarter Antheren.

Mit der Narbe wird der Griffel insgesamt $44 \pm 1,5$ mm ($n = 20$) lang und überragt damit die Stamina um ca. 3 mm. Die noch geschlossene Narbe stößt durch die Antheren-Röhre und

drückt dadurch den Pollen nach draußen. Erst danach entfaltet sich die Narbe. Der unterständige Fruchtknoten ist zweifächrig mit zentraler Plazentation der Samenanlagen. Der Blütenstand entwickelt sich nach der großen Regenzeit, etwa ab Anfang Dezember wird die Infloreszenz in der Mitte des Blattkegels erkennbar. Die Bestäubung der Blüten erfolgt wahrscheinlich von Insekten, da keine Vögel als Bestäuber beobachtet wurden. Im April sind die Blüten zum großen Teil verblüht, die Kapseln septizid geöffnet und soweit ausgetrocknet, dass die Samen herausfallen.

3.2.1.5 Anpassung an den Lebensraum

Das Klima im Verbreitungsgebiet von *L. achrochila* (2650 – 3300 m) zeichnet sich durch nächtliche Temperaturen um oder knapp unter dem Gefrierpunkt bei tagsüber starker Erwärmung durch hohen Sonneneinstrahlung aus. Bestimmte Merkmale von *L. achrochila* können als Anpassung an diese Klimabedingungen interpretiert werden.

In der Mitte der Rosette befindet sich die konische Blattknospe in der die jungen Blätter eng aneinander gepresst das empfindliche apikale Meristem schützend umgeben. Ein Vergleich der Flächen der äußeren Blätter der Blattknospe und der adulten Blätter zeigt, dass die Blätter mehr als $\frac{2}{3}$ ihres Wachstums in der kegelförmigen Knospe absolvieren (Abb. 21).



Abb. 21: *Lobelia achrochila* Blattrosette mit zentraler, spindelförmiger Blattknospe (Photo P. Nauke, 1999)

Die ganzrandigen Blätter sind dorsiventral gebaut und sowohl auf der Blattober- als auch der Blattunterseite behaart, wodurch das Verkleben der Blätter im Blattkegel verhindert

wird. Die amphistomatische Verteilung der Stomata (Helleborus – Typ) auf der Blattober- und Blattunterseite ermöglicht den Gaswechsel in der vertikalen Position der Blätter im Blattkegel genauso wie in der mit zunehmendem Alter eher horizontalen Stellung (Fetene et al. 1997, 1998; Mabberley 1974; Rosen 1910).

Die Stellung der Rosettenblätter variiert nicht nur in der Entwicklung sondern auch während des Tages. Während der Mittagsstunden mit der höchsten Einstrahlung (bis zu 2000 μE wurden in der Trockenzeit gemessen), stellen sich die Rosettenblätter eher vertikal, wodurch die Wirkung der auftreffenden Einstrahlung vermindert wird.

3.2.1.6 Vergleichende Betrachtung von *Lobelia achrochila* (E. Wimm.) und *L. rhynchopetalum* (Hochst. A. Rich) Hemsl.

Der morphologische Vergleich von *Lobelia achrochila* mit der ebenfalls in den Bale Mountains vorkommenden vermutlich nächstverwandten (Knox & Palmer, 1998) *L. rhynchopetalum* (Hochst. A. Rich) Hemsl. erbringt einige deutliche Unterschiede.

Auffällig ist der Größenunterschied zwischen den beiden Arten. *L. rhynchopetalum* ist sowohl im vegetativen als auch im blühenden Stadium erheblich größer als *L. achrochila*. Im vegetativen Zustand wird *L. rhynchopetalum* mit 4 – 5 m bis zu neun mal so groß wie *L. achrochila* (0,7 m). Dieser Unterschied verringert sich mit der Entwicklung der Infloreszenz bei beiden Lobelien, aber *L. rhynchopetalum* bleibt mit 7 – 9 m (Fetene et al., 1998; Mabberley, 1974; Fries & Fries, 1922; Rosen, 1910) auch dann noch mehr als vier mal so groß (Abb. 22).

Der deutlichste Unterschied zwischen den beiden Lobelien zeigt sich aber am interkalaren Wachstum der Rosette während der Infloreszenzentwicklung. Die Streckung der Blattinternodien, die mit der Entwicklung der Infloreszenz bei *L. achrochila* einsetzt, tritt bei *L. rhynchopetalum* nicht auf. Hier bleiben die Blätter mit gestauchten Internodien in der Rosette, sterben aber im Laufe der Samenreife wie bei *Lobelia achrochila* ab (Mabberley, 1974; Fries & Fries, 1922; Rosen, 1910).

Ein weiterer wichtiger morphologischer Unterschied betrifft das Wurzelsystem. Während *L. rhynchopetalum* eher homorrhiz bewurzelt ist und sproßbürtige Speicherwurzeln ausbildet (Metcalf & Chalk, 1972; Rosen, 1910), ist *L. achrochila* allorhiz.



Abb. 22: *Lobelia rhynchopetalum* (Hochst. A. Rich) Hemsl. in den Simen Mts., Äthiopien (Foto: E. Beck, 1996)

Die sehr ähnlich aussehenden Blüten unterscheiden sich bei den beiden Lobelien durch die Behaarung. So sind die Blütenstiele und die fünf Sepalen des Calyx bei *L. achrochila* von kurzen und bei *L. rhynchopetalum* dagegen von langen Haaren bedeckt. Ebenfalls mehr oder weniger dicht behaart ist der obere Bereich der Filamentaußenseite von *L. achrochila*, während die Filamente bei *L. rhynchopetalum* glatt und nicht behaart sind. Beide Lobelien-Arten verbreiten sich nur über Samen. Sie produzieren pro Infloreszenz mehrere zehntausend (*L. achrochila*) bis mehrere Millionen (*L. rhynchopetalum*) weniger als 1 mm lange Samen. Die Etablierungsrate der Keimlinge liegt für beide Arten aber bei unter 1 %.

Untersuchungen der Chromosomensätze beider Lobelien haben keine Unterschiede in der Chromosomenzahl ergeben. Alle drei bekannten äthiopischen Riesen-Lobelien, *Lobelia rhynchopetalum*, *L. gibberoa* und *L. achrochila*, haben einen Chromosomensatz von $2n = 28$ (Knox & Kowal, 1993, Mabberley 1975, 1976).

Die Anpassung an das Klima des Lebensraumes zeigt sich in den unterschiedlichen Reaktionen beider Lobelien auf tiefe Temperaturen. Während *L. rhynchopetalum* bei Temperaturen unter Null Grad Celsius vor allem im acaulescenten Stadium die Rosettenblätter dicht um die Blattknospe in der Mitte schließt, bleibt die Blattstellung der Rosette bei *L. achrochila* im acaulescenten und caulescenten Stadium Tag und Nacht offen. Dagegen stellt *L. achrochila* ihre Rosettenblätter bei starker Sonneneinstrahlung um

die Mittagszeit vertikal, während *L. rhynchopetalum* tagsüber die Stellung der Rosettenblätter nur wenig verändert.

Die Verbreitungshöhe der untersuchten Lobelien Arten *L. rhynchopetalum* und *L. achrochila* überschneidet sich in den hier untersuchten Bale Mountains Regionen. Für *L. rhynchopetalum* wird in der Literatur eine Verbreitungshöhe von 2790 – 4080 m (Miehe, 1994; Mabberley, 1974; Wimmer, 1948, 1953) und für *L. achrochila* ein Bereich von 2650 – 3300 m angegeben (Mabberley, 1974; Wimmer, 1953, 1948). Es gibt folglich einen Höhenbereich, in dem beide Arten verbreitet sind. Allerdings konnte bis jetzt kein sympatrisches Vorkommen beider Arten festgestellt werden. Entsprechend wurden auch keine Hybriden gefunden. Auch konnte keine graduelle Verkleinerung bei *L. rhynchopetalum* Individuen mit abnehmender Höhe beobachtet werden, woraus auf Übergangsformen geschlossen werden könnte. Aufgrund dieser Unterschiede zwischen *L. rhynchopetalum* und *L. achrochila* folge ich der Auffassung von Knox (1993) *L. achrochila* in den Rang einer Art zu erheben.

3.3 Biologie, Populationsdynamik und Konkurrenzverhalten von *Lobelia achrochila* (E. Wimm.) und *Kniphofia foliosa* Hochst.

3.3.1 Ausbreitung, Vermehrung und Konkurrenz von *Lobelia achrochila* (E. Wimm.)

Für die Gattung *Lobelia* in Äthiopien werden in der Literatur drei Verbreitungsformen beschrieben, Samen, Adventivpflanzen an der Stammbasis, und in einigen Fällen auch Verbreitung durch Rhizome (Knox 1993; Mabberley 1975, 1974). Bei der ebenfalls in den Bale Mts. vorkommenden *Lobelia rhynchopetalum* werden häufig Adventivpflanzen an der Stammbasis beobachtet, vor allem bei guter Nährstoffversorgung. In den hier untersuchten Populationen von *L. achrochila* wurde dagegen niemals ein Austrieb der Stammbasis beobachtet. Auch die vegetative Vermehrung durch Rhizome tritt bei *L. achrochila* nicht auf. *L. achrochila* verbreitet sich ausschließlich über Samen.

Die Struktur der Population von *Lobelia achrochila* wird durch die Blühereignisse bestimmt. Im Durchschnittsjahr entwickeln nur einige wenige Individuen eine Infloreszenz. Die meisten blühen synchron in sogenannten Mastjahren, in denen mehr als 60 % einer Population zur Blüte kommen (Smith & Young, 1982). Mastjahre treten generell, also auch bei *L. achrochila*, in unregelmäßigen Intervallen auf. Das letzte Mastjahr war 1998 (Abb. 23).

Setzt man im Durchschnitt pro Lobelien Pflanze 27000 Samen an und multipliziert diese Zahl mit der Anzahl der in einem Mastjahr blühenden Exemplaren, so sind die aktuellen Populationen von *L. achrochila* erstaunlich klein. Deshalb wurde die Verbreitungsmöglichkeit, Keimfähigkeit der Samen und die Populationsentwicklung unter natürlichen und kontrollierten Bedingungen untersucht.



Abb. 23: Mastjahr bei *L. achrochila*, nahe BMNP (Photo: Nauke, 1998)

3.3.1.1 Die Samen der Lobelia achrochila (E. Wimm.)

Die Samen von *Lobelia achrochila* (Abb. 24) sind elliptisch-eiförmig und ungeflügelt. Sie erreichen eine Länge von $790 \pm 15 \mu\text{m}$ und eine Breite von $465 \pm 24 \mu\text{m}$ ($n=4$). Ihr Gewicht wurde mit $544 \mu\text{g}$ ermittelt und deshalb kann von einer anemochoren Verbreitung ausgegangen werden.

Murata (1992, 1995) untersuchte die Samenschalen verschiedener Lobelien elektronenmikroskopisch und fand vier verschiedene Typen. In der Sektion *Rhynchopetalum*, Untergattung *Tupa*, zu der sowohl *L. rhynchopetalum* als auch *L. achrochila* gehören, ist der Typ C die vorherrschende Form. Dieser Samenschalentyp besteht aus mehreren Zellschichten, deren Oberfläche sehr fein in Längsrichtung geriffelt ist. Abb. 24 zeigt, dass diese Struktur auch für die Samen von *L. achrochila* typisch ist.

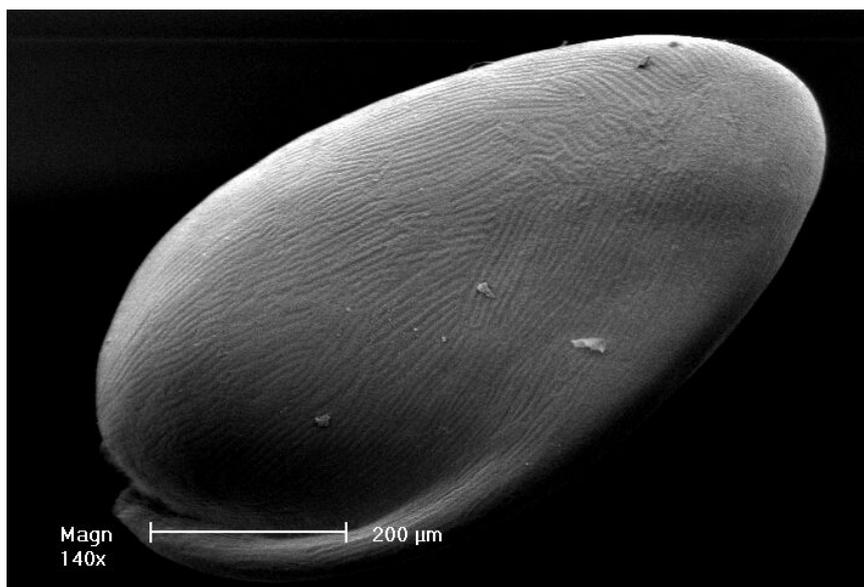


Abb. 24: Samen von *Lobelia achrochila*, aufgenommen im ESEM bei 140facher Vergrößerung.

3.3.1.2 Keimungsrate und -erfolg unter natürlichen und kontrollierten Bedingungen.

Im Mai 2002 wurden die in Kapitel 3.2.1.4 erwähnten Kapseln von *Lobelia achrochila* und deren Samen nach Bayreuth gebracht. Zweimal 1000 Samen wurden im Tropisch-alpinen Gewächshaus unter kontrollierten Bedingungen in zwei Schalen zum Auskeimen aufgestellt. Nach einem halben Jahr hatten im Durchschnitt 34,2 % der Samen gekeimt und überlebt (Abb. 17).

Im natürliche Habitat ist der Keimerfolg schwer zu bestimmen. Um eine Vorstellung davon zu bekommen, wurde die Anzahl der abgestorbenen Individuen (als Folge des Blühereignisses) mit bestimmten Altersklassen und dem letzten bekannten Mastjahr (1998) in Verbindung gebracht. Wie in Kapitel 3.2.1.4 beschrieben, produziert eine Infloreszenz von *L. achrochila* durchschnittlich 27000 Samen und stirbt dann ab. Unter der Annahme, dass die noch acaulescenten Rosetten erst nach dem Mastjahr 1998 gekeimt sind, wurden diese und alle abgestorbenen Individuen in 13 Plots à 100 m² innerhalb der Lobelien-Standorte D-13 bis BS-16 gezählt. Die theoretische Zahl neuer Rosetten aus den Samen der abgestorbenen Mutterpflanzen (27000) wurde dann mit der Zahl der tatsächlich gefundenen acaulescenten Rosetten im untersuchten Plot verglichen und daraus die Etablierungsrate berechnet (Tab. 15). Außerdem wurde die Anzahl der Rosetten der Größenklasse „Keimlinge“ und „acaulescent“ miteinander verglichen (Tab. 15), um die standortabhängigen Aufwuchschance der Keimlinge abzuschätzen.

Die Anzahl der Individuen pro m² für die Berechnung der Etablierungsrate beinhaltet alle adulten Rosetten, die schon einen Stamm gebildet haben (Tab. 15). Obgleich sich die Anzahl dieser Rosetten pro 1 m² zwischen allen drei untersuchten Standorten nicht signifikant unterscheidet, zeichnet sich doch eine Korrelation zwischen der Etablierungsrate und der Dichte der caulescenten Rosetten ab. Mit deren zunehmender Dichte sinkt die Etablierungsrate ab. Die höchste Etablierungsrate wurde mit $0,072 \pm 0,06$ % am Standort BS-16 im Boka-Shet Valley gefunden, an dem aber gleichzeitig die geringste Dichte an caulescenten Rosetten pro m² gefunden wurde ($0,7 \pm 0,3$). An den Standorten D-13 (Dinsho Valley) und W-14 (Web Valley) sind sowohl die Dichte der caulescenten Rosetten mit $1,4 \pm 0,8$ Rosetten pro m² (Standort D-13) bzw. $1,6 \pm 0,4$ Rosetten pro m² (Standort W-14) als auch die Etablierungsrate (Standort D-13: $0,03 \pm 0,02$ % bzw. Standort W-14: $0,027 \pm 0,025$ %) vergleichbar (Tab. 15).

Tab. 15: Zusammensetzung der *Lobelia achrochila* Population der 100 m² Versuchsflächen innerhalb der Standorte D-13, W-14 und BS-16. Außerdem sind die Etablierungsrate, die Anzahl der adulten Rosetten (mit Stamm) pro 1 m² und zwei acaulescente Rosetten-Stadien aufgeführt.

	Rosetten :		Etablierungsrate [%]	Adulte Rosetten pro m ²
	Keimlinge	acaulescent		
Standort D-13 (Dinsho Valley)	119 ± 63	37 ± 9	0.03 ± 0.019	$1,4 \pm 0,8$
Standort W-14 (Web Valley)	144 ± 63	75 ± 31	0.027 ± 0.025	$1,6 \pm 0,4$
Standort BS-16 (Boka-Shet Valley)	181 ± 103	29 ± 16	0.072 ± 0.06	$0,7 \pm 0,3$

Eine Einteilung der jungen Rosetten in Größenklassen zeigt eine erhebliche Verringerung der Individuenzahl vom Stadium des Keimlings zum Stadium der acaulescenten Rosette. Die Wahrscheinlichkeit für einen Keimling, zu einer acaulescenten Rosette heranwachsen zu können, war am Standort W-14 am höchsten. Für diesen Standort wurde berechnet, dass die Hälfte der Keimlinge überlebte und die Kategorie "große stammlose Rosetten" (acaulescent) erreichte (Tab. 15), wogegen am Standort D-13 (Dinsho Valley) nur etwas mehr als ein Viertel der Keimlinge überlebte und dieses Stadium erreichte. Am Standort BS-16 waren es sogar nur $\frac{1}{6}$ aller Keimlinge, die die Kategorie „acaulescente Rosette“ erreichten.

3.3.1.3 Samenbank

Im Jahr 2002 wurde geprüft, ob im Oberboden keimfähige Lobelien-Samen vorhanden sind. Im tropisch-alpinen Gewächshaus der Universität Bayreuth wurden die Proben des Oberbodens der Standorte D-13 und W-14 ausgelegt. Innerhalb eines Zeitraumes von

14 Monaten wurden keine Keimlinge von *Lobelia achrochila* gefunden. Alle gekeimten und identifizierten Pflanzen gehören zur übrigen Vegetation der beiden Standorte.

Die Zusammensetzung der Samenbank zeigt Tab. G im Anhang (S. 121).

3.3.2 Die Lobelien-Standorte

In diesem Kapitel wird der Frage nachgegangen, welches das typische Habitat von *Lobelia achrochila* ist.

3.3.2.1 Standortbedingungen

Für die Untersuchung des Einflusses der Standortbedingungen auf die Etablierung von *Lobelia achrochila* wurden an drei verschiedenen Standorten insgesamt 13 Flächen von jeweils 100 m² markiert und alle darin enthaltenen Rosetten mit mehr als 20 Blättern gezählt. Bei einer Rosettengröße von 20 Blättern wurde davon ausgegangen, dass diese Rosette älter als ein Jahr ist und sie daher als etabliert betrachtet werden kann. Die auf 1 m² normierten Rosettenzahlen wurden mit den Parametern Höhe, Neigung und Exposition der jeweiligen Standorte korreliert (Abb. 25A-C).

Die Verknüpfung von Rosettendichte und Geländeneigung ergab keinen signifikanten Zusammenhang. Es zeichnet sich aber ein Trend ab, dass sich mit zunehmender Neigung mehr Rosetten etablieren und bei einer Neigung von 20 – 25° die höchste Anzahl an Rosetten pro 1 m² ($3,7 \pm 1,2$ pro 1 m²) gefunden wurde (Abb. 25A). Die weitere Aufschlüsselung der Individuendichte in Abhängigkeit von der Neigung des Geländes zeigte, dass sowohl niedrigere als auch höhere Neigungen eine geringere Dichte an Rosetten aufweisen ($2,8 \pm 1,1$ bei <20° und 2,6 bei 30°).

Die Korrelation von Rosettendichte mit der Höhe des Standortes (Abb. 25B) ergab dagegen einen deutlichen Zusammenhang, da mit zunehmender Höhe die Anzahl der Rosetten pro 1 m² anstieg. Der Standort W-14 als höchstgelegener hat auch die höchste Rosettendichte. Wird die Rosettendichte der *L. achrochila* in Zusammenhang mit der Exposition gesehen (Abb. 25 C), weisen Flächen mit der Ausrichtung West bis Nordwest die höchste Dichte an Rosetten auf. Alle drei Standorteigenschaften haben mehr oder weniger großen Einfluß auf die Dichte der *Lobelia achrochila* Rosetten.

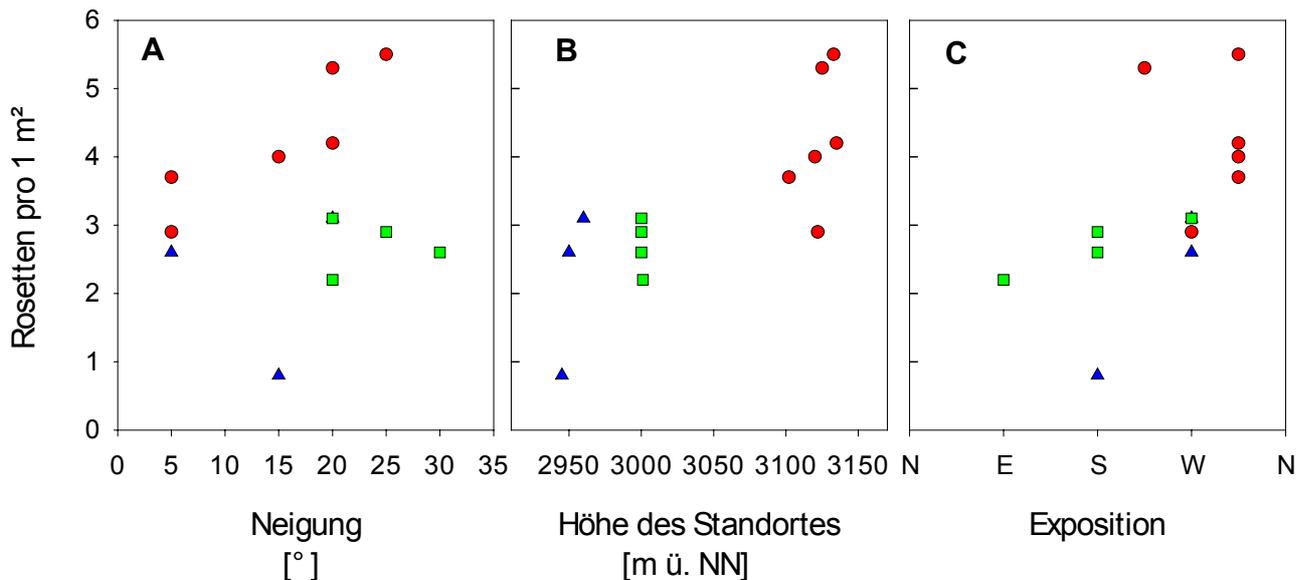


Abb. 25: Korrelation der Anzahl an Lobelien-Rosetten pro 1 m² mit den Standorteigenschaften Neigung (A), Höhe (B) und Exposition (C).
Rote Kreise: Standort W-14; grüne Quadrate: Standort D-13; blaue Dreiecke: Standort BS-16

Die an den natürlichen Standorten gemachten Beobachtungen, dass *L. achrochila* geneigte Hänge bevorzugt besiedelt, deutet sich in der Abb. 25A an. Diese Hanglage bedeutet eine gute Wasserversorgung und Wasserzügigkeit, ohne dass die Gefahr der Vernässung besteht. Reliefbedingt tritt die optimale Neigung von 20 – 25° mit zunehmender Höhe verstärkt auf. Daher ist der Standort W-14 von allen drei hier betrachteten Standorten derjenige, der die optimalen Bedingungen für *L. achrochila* bietet.

3.3.2.2 Bodenuntersuchungen

Die Ergebnisse der Bodenuntersuchungen der Proben aus 10 cm und 40 cm Tiefe zeigten keine Unterschiede innerhalb eines Standortes zwischen den Profilen außerhalb und innerhalb der Lobelien-Population. Der 10 cm Wert entspricht dem Wurzelhorizont der krautigen Vegetation, der 40 cm Wert dem Wurzelhorizont von *L. achrochila* (Abb. 26). Die Ergebnisse dieser Analysen werden mit den Ergebnissen der Vegetationsstandorte im BMNP (BMNP-3 – BMNP-5) und außerhalb des BMNP (Din-9 – Din-12) verglichen (Abb. 27).



Abb. 26: Beispiel eines 1 m tiefen Bodenprofils vom Lobelien-Standort W-14 im Web Valley. (Photo P. Nauke, 2002)

Textur, C/N Analyse, pH-Wert und wasserlösliches Phosphat des Bodens

Die Analyse der Textur der Standorte D-13, W14 und BS-16 ergab einen Gehalt an Schluff von 42 – 52 % und einen Tonanteil von 26 – 38 %. Nur im Sandanteil zeigt sich ein signifikanter Unterschied zwischen den Standorten. An den Standorten D-13 und BS-16 liegt der Gehalt an Sand zwischen 8 – 13 %. Am Standort W-14 ist der Sandanteil sowohl in 10 cm mit 19 ± 3 % als auch in 40 cm Tiefe mit 30 ± 9 % signifikant höher als an allen anderen untersuchten Standorten (in 10 cm Tiefe: $P < 0.01$; in 40 cm Tiefe: $P < 0,05$). Weder der Anteil an Schluff noch an Ton ist an einem der Standorte signifikant verschieden von den anderen. Allerdings ist das Verhältnis von Sand und Schluff am Standort BS-16 anders verteilt, da hier weniger Sand aber mehr Schluff gemessen wurde. Beide Werte sind trotzdem nicht signifikant verschieden von denen der anderen Standorte (Abb. 27).

Die Analyse der C/N Verhältnisse ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten, weder in 10 cm Tiefe ($P > 0,05$) noch im Bereich der Wurzeltiefe von *L. achrochila* in 40 cm Tiefe ($P > 0,05$). Alle fünf untersuchten Standorte haben ein enges C/N Verhältnis von 10 – 13, was auf eine hohe biologische Aktivität hinweist (Abb. 27).

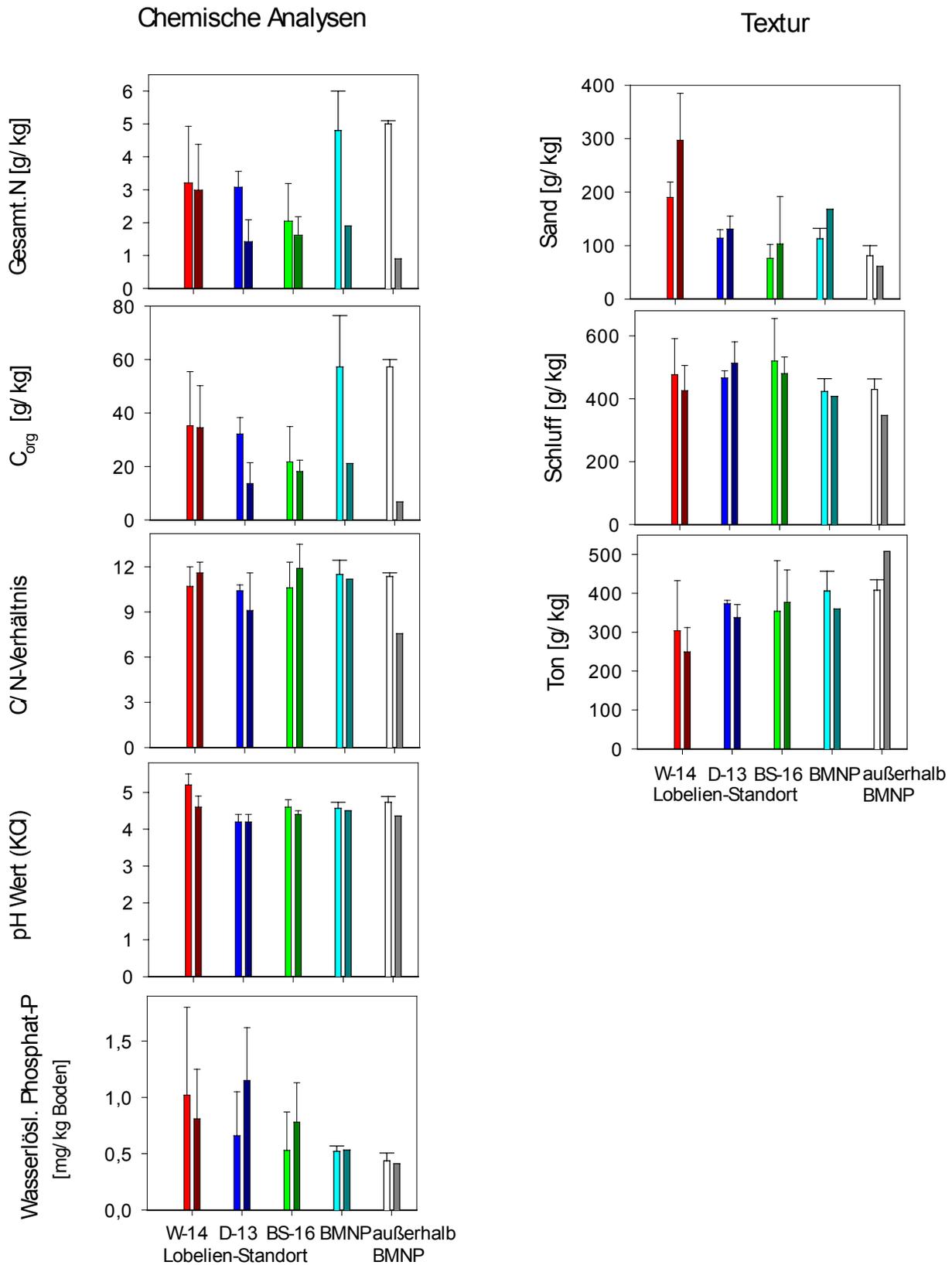


Abb. 27: Bodenanalysen der Lobelien-Standorte im Vergleich zu den Analysen der Standorte BMNP-3, BMNP-5, Din-10 und Din-11.
 Helle Farben: Werte aus 10 cm Tiefe, dunkle Farben: Werte aus 40 cm Tiefe
 Rot: Standort W-14; blau: Standort D-13; grün: Standort BS-16; zyan: Standorte im BMNP; grau: Standorte außerhalb des BMNP

Einzel betrachtet unterscheiden sich allerdings sowohl die Werte für C_{org} als auch für Gesamt-N signifikant zwischen den Standorten in beiden untersuchten Tiefen. Die Böden der Lobelien-Standorte in 10 cm Tiefe unterscheiden sich von Böden, auf denen keine Lobelien wachsen, (Standorte BMNP-3, BMNP-5, Din-10 und Din-11) durch niedrigere Werte für C_{org} und Gesamt-N. Allerdings sind diese nur zum Standort BS-16 signifikant verschieden (Gesamt-N: $F_{4,26}=3,19$, $P<0,05$; Gesamt-C: $F_{4,26}=3,38$, $P<0,05$). Alle drei Lobelien-Standorte dagegen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. In 40 cm Tiefe sind die C_{org} und Gesamt-N Werte vom Lobelien-Standort W-14 höher als von allen anderen untersuchten Standorten. Dieser Unterschied ist jeweils signifikant ($p<0,05$).

Alle Standorte haben pH Werte (KCl) zwischen 4 und 5,2 und sind demnach als mäßig bis stark sauer einzustufen. Signifikant am höchsten ist der pH Wert am Standort W-14 ($F_{4,26}=8,67$, $P<0,01$), bleibt aber mäßig sauer. In 40 cm Tiefe sind alle Standorte nicht signifikant verschieden voneinander (Abb. 27).

An allen Standorten liegen die Werte für wasserlösliches, pflanzenverfügbares Phosphat-P zwischen 0,5 und 1,1 mg/kg Boden. Aufgrund des niedrigen pH-Wertes ist die Anion-Austausch-Kapazität hoch, daher ist viel Phosphat gebunden. In beiden Tiefen ist der Median der Standorte nicht signifikant verschieden ($P=0,05$).

3.3.2.3 Floristische Charakterisierung der Lobelien-Standorte.

An den in dieser Studie untersuchten Lobelien-Standorten wurden insgesamt 86 verschiedene Pflanzenarten gefunden. Da ein Teil der Arten nicht blühte und außerdem die Klassifizierung der Gattung *Kyllingia* auch im Nationalen Herbarium noch nicht abgeschlossen war, konnten fünf Arten nur bis zur Gattung bestimmt werden. Zwei weitere Arten konnten nicht identifiziert werden und treten daher mit den Bezeichnungen "Spezies 1" und "Spezies 2" in den Aufnahmen auf. Bei Spezies 1 handelt es sich um dieselbe Art wie in den Vegetationsaufnahmen in Kapitel 3.1. Wie dort schon beschrieben, wurden auch hier die nicht blühenden Gräser in einer Gruppe zusammengefaßt ("*Poaceae* div. spec."). Ebenso wurde mit den Moosen verfahren. Die verbliebenen 78 Arten (92 %) wurden bis zum Artniveau bestimmt.

Insgesamt konnten 84 verschiedene Pflanzen zumindest bis zur Gattung identifiziert werden. Sie gehören zu 60 Gattungen und 29 Familien. Die drei am häufigsten vertretenen Familien sind die *Asteraceae* (15 Arten), *Fabaceae* und *Lamiaceae* (jeweils 10 Arten), die zusammen 35 Arten (40 %) stellen. Im Gegensatz dazu ist die Hälfte der Familien (15) mit nur einer Art vertreten.

3.3.2.4 Vegetationsanalyse der Lobelien Standorte D-13 - BS-16

Die 34 für die Vegetationsanalyse bearbeiteten Plots wurden entsprechend ihrer Lage in zwei Gruppen, innerhalb und außerhalb der Lobelien-Population, eingeteilt. Dann wurde die Gesamtartenzahl jedes einzelnen Plots ermittelt (α -Diversität, Tab. J, Anhang S. 122). Die Gesamtartenzahlen der einzelnen innerhalb der Lobelien-Populationen liegenden Plots im Vergleich mit den Zahlen der Plots außerhalb der Populationen zeigt zwar einen geringfügig höheren Median für die innerhalb der Lobelien-Standorten gelegenen, aber der Mann-Whitney U Rankingtest ergab keinen signifikanten Unterschied ($P > 0,05$). Der Vergleich der Gesamtartenzahlen der Lobelien-Plots untereinander, d. h. innerhalb dieser Gruppe, ergab ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten, wogegen sich die Umgebungsplots nach Standorten hoch signifikant unterscheiden ($P < 0,01$). Die Unterschiede in der Artenzahl zwischen Lobelien-Plots und Umgebungsplots an den Standorten W-14 und D-13 ergab, dass die Artenzahl in der Lobelien-Population nicht verschieden von derjenigen der umgebenden Vegetation ($P > 0,05$) war. Nur am Standort BS-16 gibt es hoch signifikante Unterschiede in der Artenzahl, da hier der Durchschnitt der Lobelien Plots signifikant höher war als der außerhalb der Population ($F_{1,8} = 11,184$, $P < 0,01$).

Da die bisherige Betrachtung nur die Artenzahlen betraf, der Aspekt der Artenkombination aber unberücksichtigt blieb, wird im folgenden die Ähnlichkeit der Plots aufgrund ihrer Artenzusammensetzung (β -Diversität) untersucht.

Ein Vergleich der Artenzusammensetzung von Plots außerhalb und innerhalb der Lobelien Flächen zeigt, dass sich das Arteninventar um fast ein Drittel (31 % = 27 Arten) unterscheidet (Tab. H, Anhang S. 121). Es gibt 16 Arten (*Carex simensis*, *Conyza variegata*, *C. vernonioides*, *Crepis rueppellii*, *Cynoglossum amplifolia*, *Digitaria abyssinica*, *Echinops macrochaetus*, *Heracleum spec.*, *Lobelia achrochila*, *Maytenus obscura*, *Poa annua*, *P. schimperii*, *Rubus spec.*, *Stellaria sennii*, *Trifolium burchellianum* var *johnstonii*, *T. multinervum*), die ausschließlich in den Plots der Lobelien-Populationen gefunden wurden, und 11 Arten (*Aira caryophyllea*, *Ajuga remota*, *Anthemis tigreensis*, *Cyanotis barbata*, *Disa pulchella*, *Erica arborea*, *Ficinia clandestina*, *Plantago lanceolata*, *Rosa abyssinica*, *Trifolium elgonense*, *T. tembense*), die ausschließlich auf den Plots außerhalb der Lobelien Standorte auftraten. Unter Berücksichtigung der Häufigkeit mit der diese Arten auftreten, zeigt sich, dass 10 der genannten 16 Arten nur in jeweils einem Plot und mit geringer Deckung vorkommen. Bei den 11 Arten der Plots außerhalb der Lobelien-Standorte waren es sogar 10 von 11 Arten, die nur in einem Plot und noch dazu mit geringer Abundanz zu finden waren (Tab. J, Anhang S. 122).

Weitere 13 Arten kommen in beiden Vegetationstypen vor, dominieren aber in jeweils einem dieser Typen: *Carduus chamaecephalus*, *Dichrocephala integrifolia*, *Euphorbia dumalis*, *Galium spurimum*, *Geranium arabicum*, *Rumex nepalensis*, *Salvia merjame*, *Satureja pseudosimense*, *Solanum nigrum*, *Trifolium semipilosum var semipilosum* dominieren in der Vegetation der Lobelien-Population, weitere 3 Arten außerhalb derselben (*Alchemilla gunae*, *Cotula abyssinica*, *Viola abyssinica*).

3.3.2.5 Kanonische Korrespondenz Analyse (CCA)

Im folgenden wird untersucht, wie edaphische und geographische Parameter mit der Zusammensetzung der gesamten Vegetation der verschiedenen Untersuchungsstandorte (Standorte D-13 bis BS-16) korrelieren. Die kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) bietet dabei die Möglichkeit der direkten Darstellung dieses Zusammenhangs in einer Graphik.

In der ersten CCA wurden alle 34 bearbeiteten Plots mit den drei geographischen Parametern Höhe, Neigung und Exposition korreliert (Abb. 28). Die CCA ergab eine kumulative Varianz von 10,2 %, von der die erste Hauptachse 6 % der Varianz des Datensatzes erklärt und die zweite 4,2 %. Der Parameter, der am stärksten mit der ersten Hauptachse korreliert, ist die Höhe, mit der zweiten korreliert am stärksten die Neigung. Die Plots werden sehr deutlich in drei Gruppen geteilt, denen die untersuchten Standorte im Web Valley (Standorte W-14 und 15), im Dinsho Valley (Standort D-13) und im Boka-Shet Valley (Standort BS-16) entsprechen (Abb. 28).

Die Anordnung spiegelt deutlich die Höhenlage der Standorte wieder. Ganz rechts und am höchsten gelegen finden sich die Plots der beiden Standorte W-14 und 15 aus dem Web Valley, in der Mitte der Graphik die Plots des Standortes D-13 aus dem Dinsho Valley auf mittlerer Höhe, ganz links die Plots des am niedrigsten gelegenen Standortes BS-16, des Boka-Shet Valleys.

In einer weiteren CCA wurden 23 Plots mit den edaphischen (pH, Tongehalt, Phosphat und C/N Verhältnis) und den geographischen Parametern (Höhe, Neigung und Exposition) korreliert (Abb. B, Anhang, S. 124). Die Anordnung der Plots in dieser zweiten CCA ist vergleichbar mit der in der vorigen, da auch hier die Plots nach Standorten getrennt angeordnet sind.

Eine CCA mit ausschließlich Bodenparametern ergab ein ähnliches Bild wie schon in den beiden anderen zuvor. Die Plots wurden deutlich nach ihrem Standort getrennt. In diesem Fall war der pH-Wert derjenige Parameter, der am stärksten mit der ersten Hauptachse korreliert, die 7,8 % der Varianz erklärt.

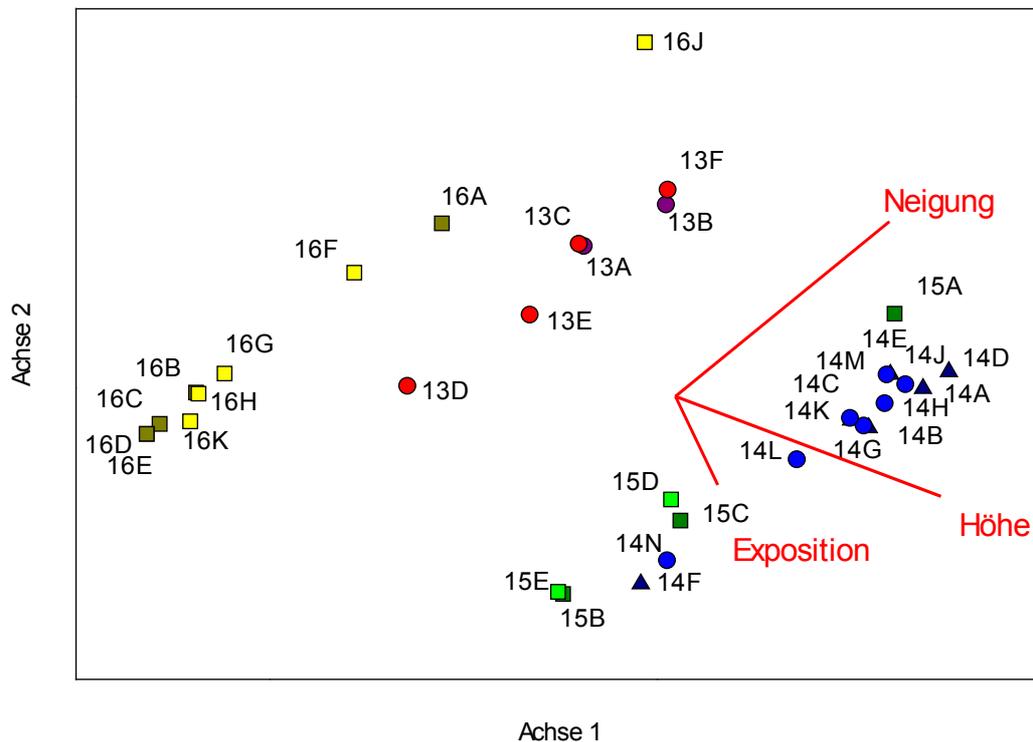


Abb. 28: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) mit den geographischen Parametern Höhe, Neigung und Exposition.

Gelbe Rechtecke: Standort BS-16; Grüne Rechtecke: Standort 15; Rote Kreise: Standort D-13; Blaue Kreise und Dreiecke: Standort W-14; Helle Farben (hellgelb, -grün, -rot) und blaue Kreise: Plots im Lobelien Standort; Dunkle Farben (dunkelgelb, -grün, -rot) und blaue Dreiecke: Plots in der Vegetation außerhalb der Lobelien Population

3.3.2.5 Diskussion der Verbreitung und Populationsdynamik von *Lobelia achrochila*

Jede blühende *Lobelia achrochila*-Pflanze kann bis zu 27.000 Samen produzieren. In ihrem natürlichen Habitat etablieren sich von diesen wegen ihrer geringen Größe anemochoren Samen weniger als 0,1 %, was vergleichbar mit 0,05 % bei *Dendrosenecio keniodendron* ist (Beck et al., 1984; Smith & Young, 1982). Unter Gewächshausbedingungen liegt die Keimungsrate immerhin bei etwa 34 %. Beobachtungen zur Keimungsrate unter natürlichen Bedingungen waren nicht möglich. Die sehr niedrige Etablierungsrate an den Standorten D-13, W-14 und BS-16 kann daher sowohl an einer niedrigen natürlichen Keimungsrate als auch an einer hohen Keimlingssterblichkeit liegen. Die höchste Rate der erfolgreichen juvenilen Rosetten wurde an dem Standort gefunden, an dem die höchste Dichte an erwachsenen Rosetten vorhanden war, nämlich am Standort W-14 im Web Valley (Tab. 15). Offensichtlich erhöht die Dichte der adulten, aber noch nicht blühenden Rosetten

die Überlebenswahrscheinlichkeit von Keimlingen und Jungpflanzen. Daten aus anderen afroalpinen Regionen und den Paramo Regionen Südamerikas zeigen (Pérez, 1989; Smith, 1981), dass die Überlebenschance von Keimlingen und jungen Rosetten unter einem dichten Rosettendach steigt. Dieses bietet Schutz vor intensiver Beweidung. Außerdem herrscht dort ein thermisch günstigeres Mikroklima, so dass die Bodentemperaturen meistens über dem Gefrierpunkt bleiben, was für den Wasserhaushalt günstig ist (Pérez, 1987, 1989; Smith, 1981). Die hier untersuchten Lobelien-Standorte liegen zwar auf einer Höhe ü. NN, auf der Eisbildung im Boden eher unwahrscheinlich ist. Aber hohe tägliche Temperaturunterschiede und tiefe nächtliche Minimumtemperaturen beanspruchen die Keimlinge trotzdem erheblich. In den Lobelien-Populationen im Web Valley (Standorte W-14 und W-15) wachsen die Keimlinge häufig sehr dicht unter den adulten Rosetten, zum Teil sogar direkt um die Stammbasis der Pflanzen herum. Ihre Chancen zu einer großen acaulescenten Rosette heranzuwachsen, sind dadurch sehr viel höher als auf dem weitaus offeneren Standort BS-16 im Boka-Shet Valley.

Andererseits stellt die unmittelbare Nachbarschaft der Keimlinge zu den adulten Rosetten aber auch einen Risikofaktor dar, der für die Sterblichkeitsrate der Keimlinge und Jungpflanzen in der Trockenzeit mitverantwortlich sein kann. Konkurrenz zwischen adulten und juvenilen Rosetten um Wasser könnte möglicherweise den günstigen Effekt der adulten Rosetten auf das Mikroklima aufheben (Smith, 1981) und für die Verringerung der Rosettenzahlen der nächstjüngeren Population mitverantwortlich sein (Tab. 15). Im Boka-Shet Valley (Standort BS-16) trägt wahrscheinlich zusätzlich der indirekte Stress (die krautige Vegetation ist bis auf 2 - 5 cm abgeweidet) durch die große Anzahl von Haustieren zum Verschwinden der jungen Rosetten bei. Die Abnahme der Anzahl von jungen Rosetten auf diesem ebenen, sehr offenen Standort ist die höchste an allen drei untersuchten Standorten. Vergleichbare Beobachtungen vom Zertrampeln von Keimlingen und jungen *Espeletia timotensis* Rosetten durch weidende Rinder berichtete Pérez (1992) aus dem venezolanischen Páramo. Die steileren Hänge und felsigerer Untergrund boten auch dort mehr Schutz vor Beweidung durch die großen Herbivoren als der flachere, leicht zugängliche Talboden.

Die Vegetation und die Bodenparameter der Lobelien-Standorte wurde an vier bzw. drei verschiedenen Standorten (D-13 - BS-16, bzw. D-13, W-14 und BS-16; Tab. 2, S. 24) untersucht. Die Standorte unterscheiden sich durch ihre Beweidungsintensität (Beobachtung) und ihre Höhenlage.

Das Vorkommen von *L. achrochila* hat offensichtlich keinen Einfluß auf die Artendiversität, da die Gesamtartenzahl keine signifikanten Unterschiede zwischen den Plots aus den Lobelien-Populationen und den außerhalb liegenden Plots aufweist. Auch die Höhen- und

Positionsunterschiede zwischen den drei untersuchten Lobelien-Populationen haben keine nennenswerte Auswirkung auf die Artendiversität. Die Plots außerhalb der Lobelien-Flächen zeigen dagegen sehr deutlich die Standortsunterschiede auch in der Gesamtartenzahl.

Die Untersuchung der Artenzusammensetzung an den einzelnen Standorten zeigte keine Art, die außerhalb der Lobelien-Standorte ähnlich wie *L. achrochila* innerhalb dieser dominiert. Aus der Vegetationszusammensetzung sind keine biotischen Faktoren ableitbar, die *L. achrochila* an der Ausbreitung hindern könnten. Daher spielen wohl eher die abiotischen und geographischen Faktoren eine Rolle. Am Standort W-14 im Web Valley könnte *Erica arborea* vielleicht früher dominiert haben, aber da die Bestände weitestgehend vernichtet wurden, besteht diese Konkurrenz nicht mehr. An den anderen Standorten tritt *Erica arborea* nicht oder nur sehr geringfügig auf.

In den Kanonischen Korrespondenzanalysen konnten zwei Parameter identifiziert werden, die für die Artenzusammensetzung Bedeutung haben könnten: Die Parameter "Höhenlage" und "Hangneigung". Mit der Höhe wird das Relief steiler und felsiger und mit zunehmender Neigung nimmt die Beweidung des Areals durch große Weidetiere, wie Rinder, Pferde und Esel, ab, da diese mäßig steile bis flachere Bereiche zum Grasens bevorzugen (Pérez, 1992). In den steileren Lagen des Web Valleys erfolgt die Beweidung daher hauptsächlich durch kleine Weidetiere (Schafe, Ziegen und junge Rinder). Die Beeinträchtigung der Vegetation ist in diesem Fall geringer, da die Verweildauer der Tiere zwischen den dicht stehenden Lobelien-Rosetten kürzer ist. Dies wirkt sich positiv auf die Individuendichte und die jungen Rosetten von *L. achrochila* aus. Mit ihrem geringeren Körpergewicht tragen die kleinen Haustiere außerdem deutlich weniger zur Verdichtung des Bodens bei. Dadurch erhöht sich die Überlebenschance sowohl der Jungpflanzen von *L. achrochila* (Tab. 15) als auch der begleitenden Vegetation und daher konnte ein dichter Bestand von Lobelien-Rosetten die Hänge des Web Valleys besiedeln.

Die beiden Parameter, "Höhenlage des Standorts" und "Hangneigung" sind möglicherweise mit der Wasserversorgung korreliert. Aus der Verteilung der Plots in der CCA (Abb. 28) könnte man das Vorhandensein zweier Feuchtigkeitsgradienten interpretieren, einen lokalen Gradienten, der die Plots nach Neigungsgraden auftrennt, und einen regionalen, der die Standorte ihrer Höhenlage entsprechend trennt. Letzterer wird in der Anordnung der Plots von Standort W-14 und 15 gegenüber Standort BS-16 in Abb. 28 deutlich. Wie wichtig die Neigung sowohl als Einzelfaktor (Plot BS-16J) aber auch in Verbindung mit der Höhe ü. NN ist, zeigt der lokale Feuchtigkeitsgradient, der die Plots D-13B, D-13F, W-15A und BS-16J zusammen anordnet und von den anderen Plots der jeweiligen Standorte trennt. Insbesondere Plot BS-16J im Boka-Shet Valley zeigt deutlich die Verbindung zwischen Neigung (40°), Wasserzügigkeit des Geländes und Artenzusammensetzung, da die Position

des Plots in der CCA deutlich in derselben Richtung liegt wie die Plots der Standorte W-14 und 15.

Mit der Neigung des Geländes hängt auch die Dichte der Lobelien-Population zusammen, allerdings läßt sich aus der Neigung allein noch kein Hinweis auf einen kausalen Standortfaktor gewinnen. Es scheint aber eine optimale Neigung von 20 – 24° für eine maximale Rosettendichte zu geben (Abb. 25). Ähnlich verhält es sich mit *Coespeletia timotensis* Cuatr. in Venezuela, die ebenfalls bei einer Neigung von 20 bis 25° die höchste Rosettendichte erreicht (Peréz, 1995). Auch bei dieser Art wurde die fördernde Wirkung der Rosettendichte auf die Verjüngung der Rosettenpflanzen festgestellt (Peréz, 1992).

3.3.3 Ausbreitung, Vermehrung und Konkurrenz von *Kniphofia foliosa* (Hochst.)

3.3.3.1 Die Morphologie von *Kniphofia foliosa* (Hochst.)

Kniphofia foliosa gehört wie *Lobelia achrochila* zu den Rosettenpflanzen. Sie bildet acaulescente Rosetten aus linealischen Blättern von 20 – 100 cm Länge und 2 – 4 (7) cm Breite (Abb. 29). Diese stehen in 4 bis 5 Zeilen. Die Blattspreite ist im Querschnitt V-förmig. Die Rosetten entspringen einem Rhizom, das in 1 – 10 cm Bodentiefe zu finden ist. Das Sproßmeristem befindet sich im Zentrum der Blattrosette, bei adulten Rosetten bildet es den Blütenstand. Dieser wird 30 – 150 cm hoch. Dem Rhizom entspringen lange dünne Wurzeln.



Abb. 29: Sterile Rosetten von *Kniphofia foliosa* (Hochst.) (Photo P. Nauke, 1999)

3.3.3.2. Die vegetative Vermehrung von *Kniphofia foliosa*

Die Bildung des starken Rhizoms setzt sehr frühzeitig ein. In seinem zweiten Jahr produziert die Jungpflanze den ersten, kurzen Teil eines Rhizoms, von dem im folgenden Jahr die Bildung einer Blattrosette ausgeht (Abb. 30). In jedem darauffolgenden Jahr wird als Ausgangspunkt für einen weiteren Luftspröss ein neues Rhizomstück gebildet. Adulte *Kniphofia foliosa* Pflanzen bilden außerdem Ausläufer, die dem Meristem der kurzen Rhizomteile entspringen und Tochterpflanzen produzieren. Nach dem Absterben der Mutterpflanze führen diese Klone die Population weiter.



Abb. 30: Jungpflanze und adultes Rhizom von *Kniphofia foliosa* (Photo P. Nauke, 1999)

3.3.3.3 Die Konkurrenzstärke von *Kniphofia foliosa*

Die Bildung unterirdischer Ausläufer bedingen einen Teil der Konkurrenzstärke von *K. foliosa*. Die lang währende Verbindung mit der Mutterpflanze garantiert die erfolgreiche Etablierung des Klons in fast jedem Habitat (Alpert, 1996). Diese vegetative Vermehrungsstrategie reduziert die Abhängigkeit von *K. foliosa* von der Samenbildung. Die Versorgung aus dem Rhizom im Zusammenhang mit der Ausläuferbildung bringt dem Klon einen erheblichen Entwicklungsvorteil, da das schnellere Wachstum die Etablierung der Sprosse in den offenen Stellen der umgebenden Vegetation und den früheren Zugang zu Wasser und Nährstoffen ermöglicht.

In erheblichem Umfang erhöhen die einen Fraßschutz vermittelnden Sekundärstoffe von *K. foliosa* ihre Konkurrenzkraft. Hier ist insbesondere das Knipholon zu erwähnen.

Strategien zur Kontrolle der Art auf den Weideflächen müssen in erster Linie über die Hemmung der vegetativen Vermehrung gehen.

3.3.3.4. Versuche zur Bekämpfung des Weideunkrautes *Kniphofia foliosa*

Rhizome dienen häufig der Speicherung von Reservestoffen und sind schwer zu bekämpfen. Den üblichen Bekämpfungsstrategien von aggressiven Unkräutern mit Rhizom folgend, wurden drei verschiedene Behandlungen an *K. foliosa* in einer 100 m² großen Versuchsfläche (Standort Z-2) durchgeführt. Die Fläche wurde so eingezäunt, dass Beweidung von außerhalb nicht mehr möglich war, und in vier Subquadrate unterteilt.

Im ersten Subquadrat wurden die *Kniphofia* Pflanzen vollständig ausgegraben. Die Methode erwies sich als sehr effektiv, aber auch als mühsam und zeitaufwendig. In den folgenden Jahren wurde keine Neuansiedlung von *Kniphofia* Pflanzen registriert.

Im zweiten Subquadrat wurden die oberirdischen Pflanzenteile wiederholt entfernt. Damit sollte die Speicherung von Reservestoffen in den Rhizomen unterbunden und so die Entwicklung weiterer Sprosse im weiteren Verlauf gehemmt werden. Diese Methode erwies sich ebenfalls als erfolgreich, da die gebildeten Neuspresse von Jahr zu Jahr kleiner und schwächer wurden und sich ihre Zahl gleichzeitig erheblich verringerte (Abb. 31).

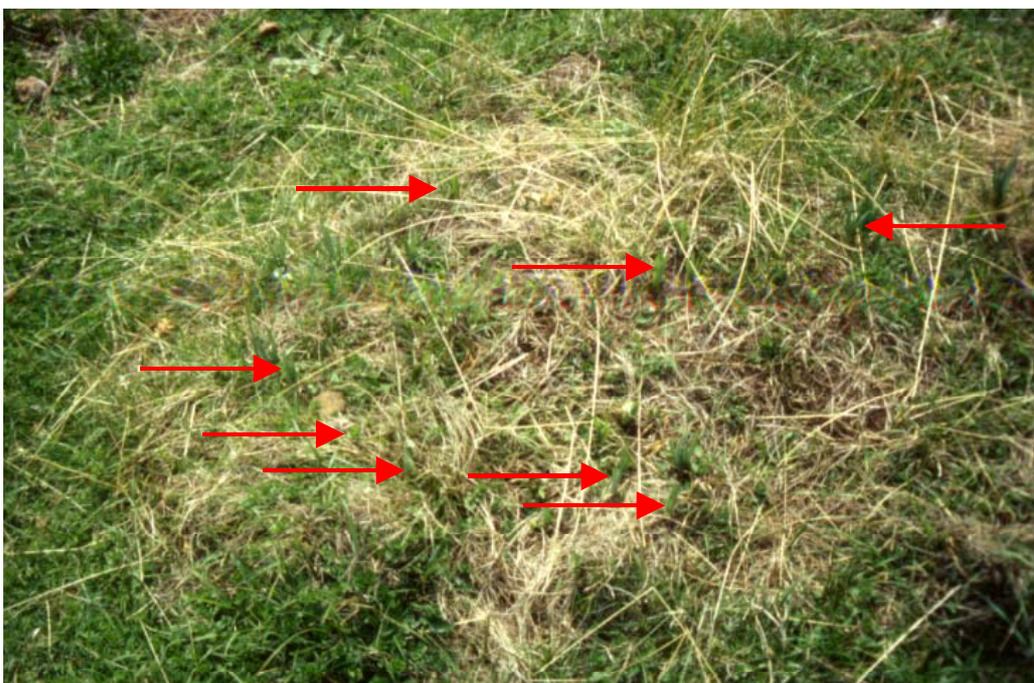


Abb. 31: Aufnahme einer *K. foliosa* Pflanze an ihrem natürlichen Standort, nachdem ihre Sprosse in zwei aufeinander folgenden Jahren abgeschnitten worden waren. Rote Pfeile: neue oberirdische Sprosse von *K. foliosa*. (Photo P. Nauke, 2001)

Im Verlauf von zwei Jahren hatte sich die Gesamtzahl der Sprosse von 1226 in 2000 auf ein Drittel verringert (444 Sprosse in 2002). Die neuen Sprosse entstanden in immer größerem Abstand vom Zentrum der Mutterpflanze, so dass sich in deren Mitte eine offene Fläche bildete, die nun von krautigen Arten besiedelt wurde (Abb. 31).

Die Untersuchung dreier Rhizome im Jahr 2002 ergab, dass große Teile der Rhizome bereits abgestorben oder sogar schon zersetzt waren (Abb. 32). Nur noch kleine Bereiche waren vital. Der Versuch, die Rhizome auszuhungern, kann deshalb als erfolgreich angesehen werden.



Abb. 32: Über mehrere Vegetationsperioden ausgehungerte Rhizome von *Kniphofia foliosa*. (Photo P. Nauke, 2002)

Im 3. Subquadrat wurde die Vegetation abgebrannt, wie es landesüblich ist. Die Methode erwies sich als erfolglos, da die Sprosse von *Kniphofia foliosa* in der Trockenzeit ohnehin vertrocknen und neue Sprosse direkt nach dem Brand grün austrieben.



Abb. 33: Aufnahme von *K. foliosa* Pflanzen eine Woche nach dem zweiten Abbrennen des Plots. (Photo P. Nauke, 2002)

Kniphofia foliosa

Offensichtlich hatte die Hitze des Feuers keinen schädigenden Einfluß auf die im Boden liegenden Meristeme von *K. foliosa*. Auch wiederholtes Abbrennen brachte keinen Erfolg (Abb. 33).

Das 4. Subquadrat diente als Kontrolle und zeigt *K. foliosa* in direkter Konkurrenz mit der unbeweideter Vegetation. Die Entwicklung der Vegetation einer unter Schutz gestellten ehemals stark beweideten Fläche wurde bereits in Kapitel 3.1.2.3 beschrieben. In direkter Konkurrenz mit der unbeweideten Vegetation kam es zu keiner Neuansiedelung von *K. foliosa*-Pflanzen.

3.3.3.5 Keimungsversuch mit *Kniphofia* Samen am natürlichen Standort

Auf fünf Flächen von jeweils 9 m² Größe wurden im Jahr 2000 die oberen 20 cm abgetragen und der darunterliegende Boden umgegraben. Zwei der so vorbereiteten Flächen lagen außerhalb des BMNP (Flächen A und B), zwei innerhalb des BMNP (Flächen C und D) und eine Fläche (E) in der abgeäuerten Versuchsfläche des Standortes Z-2 (Tab. 16). Auf jeder Fläche wurden dann 2000 *Kniphofia foliosa* Samen ausgestreut. Der Keimtest ergab im ersten Jahr (2001), dass die Keimungsrate auf Versuchsflächen an beweideten Standorten deutlich höher lag als diejenige in geschützten Versuchsflächen. Bis zu 11 % bzw. 6 % der Samen waren im ersten Jahr auf den Flächen A bzw. B gekeimt, während die Keimungsrate auf den vor Beweidung geschützten Flächen C, D und E maximal 0,3 % betrug (Tab. 16). Die vor Haustierbeweidung geschützten Versuchsflächen C - E waren bereits ein Jahr nach Versuchsbeginn durchschnittlich zu 47 % wieder von Vegetation bedeckt, wogegen die Flächen an von Haustieren genutzten Standorten (A und B) im Schnitt nur zu 25 % von Vegetation wiederbewachsen waren.

Im zweiten Jahr des Versuchs (2002), traten die Unterschiede zwischen geschützten und ungeschützten Flächen noch deutlicher hervor. Die Anzahl der etablierten Individuen des ersten Jahres ging auf den von Haustieren beweideten Standorten auf 0,4 bzw. 0,3 % zurück, während auf den drei geschützten Flächen nur noch insgesamt 1 Individuum gefunden wurde. Gleichzeitig war aber der wiederbewachsene Anteil der Versuchsfläche auf den geschützten Flächen C - E auf 100 % gestiegen und auf den ungeschützten Flächen auf 60 bzw. 30 %.

Tab. 16: Anzahl von Keimlingen, die auf den vorbereiteten Flächen im ersten und zweiten Jahr nach Versuchsbeginn gefunden wurden. Zu Versuchsbeginn waren 2000 Samen pro Fläche ausgestreut worden.

Position der Versuchsfläche	Keimlinge 2001		wiederbewachsener Anteil der Versuchsfläche 2001 [%]	Junge <i>Kniphofia</i> 2002		wiederbewachsener Anteil der Versuchsfläche 2002 [%]
	Anzahl	Keimungsrate [%]		Anzahl	Etablierungsrate [%]	
Außerhalb BMNP						
Plot A	121	6	40	7	0,4	60
Plot B	217	11	10	6	0,3	30
Im BMNP						
Plot C	0	-	30	0	-	100
Plot D	4	0,2	30	1	<0,1	100
Im Standort Z-2:						
Plot E	5	0,3	80	0	0	100

3.3.3.6 Vergleichende Betrachtung der Bekämpfungsmethoden

Die Konkurrenzstärke und Ausbreitungsstrategie von *Kniphofia foliosa* beruht in hohem Maße auf dem Rhizom. Der Erfolg aller drei Methoden zur Kontrolle von *K. foliosa* wurde im Juni 2002 beurteilt, drei Jahre nach Beginn der Behandlungen. Am erfolgreichsten erwies sich das Ausgraben der ganzen Pflanze, gefolgt vom Abschneiden der grünen Sprosse. Allerdings eignet sich die Methode des Ausgrabens als großflächige Bekämpfungsmethode wegen des Arbeitsaufwands und der Zerstörung der begleitenden Vegetationsdecke nicht. Das konsequente Abschneiden oberirdischer Sprosse hat sich bei der Eindämmung von Pflanzenarten mit Rhizom, wie z. B. *Leymus chinensis*, *Cynodon dactylon*, *Solidago ssp.*, *Rumex crispus*, *R. obtusifolius* und *Pteridium aquilinum*, auch ohne Verbindung mit weiteren Methoden, wie z. B. die Behandlung mit Herbiziden, bewährt (Zhengwen Wang et al., 2004; Zaller, 2004a; Hatcher & Melander 2003; Fernandez, 2003; Marrs, Johnson & Le Duc, 1998ab; Stoll, Egli & Schmid, 1998; Pakeman & Marrs, 1994). Bei *Kniphofia foliosa* führte die Methode nach drei Jahren zu einer Reduktion der Anzahl der neu gebildeten Sprosse um $\frac{2}{3}$. Obgleich das Rhizom auch nach drei Jahren noch in der Lage ist, neue

Sprosse zu produzieren, so zeichnet sich doch ab, dass die Reserven nicht in ausreichendem Maße durch die Photosynthese der zwischen den einzelnen Schnitten heranwachsenden Sprosse wieder ergänzt wurden. Folglich wurden die Sprosse, die diese zunehmend unterversorgten Rhizomteile bildeten, mit jedem Schnitt kleiner und dünner (Abb. 31). Die Häufigkeit der Anwendung der Methode hängt in hohem Maße von der Fähigkeit der Pflanzenart ab, wie schnell die verbrauchten Ressourcen ersetzt werden können (Hatcher & Melander 2003; Fernandez, 2003; Pakeman & Marrs, 1994). Bei *Kniphofia foliosa* wurde der zu Beginn der Vegetationsperiode im März angewendete wöchentliche Rhythmus des Abschneidens der Triebe im Verlauf der Regenzeit auf einen monatlichen verlängert. Obgleich diese Behandlungen nur über einen Zeitraum von drei Jahren durchgeführt wurden, waren am Ende dieses Zeitraums große Teile der Rhizome abgestorben (Abb. 32). Daher wird angenommen, dass die Kontrolle und sogar die vollständige Zerstörung von *Kniphofia foliosa* durch Erschöpfung der Reserven des Rhizoms innerhalb eines Zeitraums von drei bis fünf Jahren erreicht werden kann.

Die begleitende Vegetation, aufgenommen auf den Plots Z-2A - C, veränderte sich schon im ersten Jahr nach Beginn des selektiven Abschneidens der Sprosse. Nach drei Jahren des konsequenten Abschneidens waren Höhe und Dichte der Vegetation vergleichbar mit der Vegetation des BMNP. Im Gegensatz zu den Farnen *Pteridium arachnoideum* und *P. aquilinum*, deren Wedel die darunter stehende Vegetation beschatten und dadurch verdrängen (Hartig & Beck, 2003; Le Duc et al., 2003), erfolgt die Verdrängung anderer krautiger Arten bei *K. foliosa* mittels seiner hohen Sproßdichte und der schnellen Regeneration am Beginn der Regenzeit. Nachdem die Sprosse entfernt wurden, eroberte die begleitende Vegetation die nun offenen Plätze sehr schnell zurück. Die Förderung der Vegetationsentwicklung durch Aussäen oder Düngen der Flächen, wie es im Falle des Farns *Pteridium* als zusätzliche Kontrollmethode empfohlen wird (Lowday & Marrs, 1992; Petrov & Marrs, 2000), kommt aus finanziellen Gründen nicht in Frage.

Auf dem Versuchsquadrat 3 innerhalb der abgezaunten Versuchsfläche (Standort Z-2), die entweder einmal oder zweimal abgebrannt wurde, war die Erholung der krautigen Begleitvegetation deutlich langsamer als die der *K. foliosa* Sprosse (Abb. 33). Zoologen der Ethiopian Wolf Conservation Organisation (C. Zubiri-Sillero und S. Williams, pers. Mitteilung) machten vergleichbare Beobachtungen in den Arusi Mountains auf großflächigen Beständen von *K. foliosa*. Dort wird Feuer schon seit einigen Jahren als Eindämmungsmethode gegen *K. foliosa* eingesetzt. Allerdings ohne Erfolg, da Feuer die Verbreitung von *K. foliosa* offensichtlich eher fördert als eindämmt. Der Schutzmechanismus von *K. foliosa* gegen Feuer ist sehr effektiv, da in der Trockenzeit die tiefe Lage des Rhizoms im Boden die wichtigen Wachstumszonen schützt und in der

Regenzeit die Blätter wegen ihres hohen Wassergehaltes nicht nennenswert entflammbar sind (J. C. McCann, pers. Mitt.).

Die erfolgreiche Etablierung von *K. foliosa* aus Samen war nur auf den Versuchsflächen mit offener Vegetationsdecke im zweiten Versuchsjahr erfolgreich. Wie auch für andere Unkräuter gezeigt werden konnte (Zaller, 2004b; Aguilar, Staver & Milberg, 2003; Bond & Grundy, 2000; Godberg & Werner, 1983), ist eine gute Belichtung in den ersten Entwicklungsjahren vom Keimling zur Jungpflanze für die erfolgreiche Etablierung auch für *K. foliosa* entscheidend. Sobald die umgebende, d. h. um Licht konkurrierende und beschattende Vegetation, zu dicht wird, sinkt die Zahl der Keimlinge und die das erste Jahr überlebenden Jungpflanzen rapide ab.

K. foliosa breitet sich in Abhängigkeit von Dichte und Konkurrenzkraft der begleitenden Vegetation aus. Ist diese durch intensive Beweidung lückig und weniger konkurrenzstark, ist die Wahrscheinlichkeit hoch, dass sich *K. foliosa* erfolgreich mit Samen neu etablieren kann. Bei dichter und konkurrenzstärkerer Vegetation dagegen breitet sie sich nur über das Rhizom aus. Eine erfolgreiche Methode gegen die Ausbreitung und Ansiedlung von *Kniphofia foliosa* mittels Samen wird daher in einer dichten und konkurrenzstarken Vegetation gesehen. Das zeigt sich auch in der Einzäunung von Standort Z-2, da hier im Subquadrat 4 keine Neuansiedlung in der freien Vegetationsfläche, sondern ausschließlich die Ausbreitung der schon vorhandenen Pflanzen vom Rande her über ihr Rhizom beobachtet wurde.

Unter der Berücksichtigung der Zeit und des Arbeitsaufwands, die für die hier untersuchten Methoden aufgewendet werden mußten, des Erfolgs während des Versuchszeitraums und des Kostenaspekts, erscheint die Methode des regelmäßigen Abschneidens als diejenige mit der größten Aussicht auf Erfolg bei der Eindämmung von *Kniphofia foliosa*. Ist *K. foliosa* einmal unter Kontrolle gebracht, ist eine Massenrückkehr und -ausbreitung durch Samen sehr unwahrscheinlich, da die mit der Behandlung einhergehende Erstarkung der begleitenden Vegetation eine zu große Konkurrenz für die Keimlinge darstellt. Außerdem sind Keimlinge und juvenile Rosetten von *K. foliosa* leicht in der Vegetation erkennbar und könnten notfalls manuell entfernt werden.

4. Abschlussdiskussion

Von Beginn der ursprünglichen Besiedelung der Bale Mts. (wahrscheinlich im 16. Jahrhundert, Quelle: Columbia Electronic Encyclopedia, 2005) durch Viehzüchter vom Volk der Oromo an, wurden weite Bereiche der Bale Mountains von ihren Herden als Weide genutzt. Nicht bekannt ist, wie lange die Geschichte der Kleinstadt Dinsho zurück reicht, aber die unter der italienischen Okkupation (1936 – 1941) gegründete „Region Dinsho“ basiert auf der Existenz des gleichnamigen Ortes (Flintan, 2000).

Die seit 1972 bestehende Trennung allgemein genutzter Haustierweiden in der Umgebung von Dinsho und des etwa 90 ha großen (ab 1997: 120 ha), abgeäugten Teilbereichs des Bale Mts. Nationalpark (hier „BMNP“ genannt) um die Verwaltungs- und Touristengebäude, hat ein vorher einheitlich als Haustierweide genutztes Gebiet in zwei Bereiche mit unterschiedlicher Nutzung geteilt. Zum einen wurden die außerhalb des BMNP gelegenen Weideflächen während der nachfolgenden dreißig Jahre durchgehend und mit zunehmender Intensität von Haustieren beweidet, zum anderen war durch die Einzäunung ein geschütztes Gebiet entstanden, in dem ausschließlich Wild weidet. Die eigentlich auf der Höhenstufe zu erwartende Vegetation aus einem relativ dichten Bestand aus *Hagenia abyssinica* und *Juniperus procera* und typischem Unterwuchs existiert nur noch in einigen wenigen kleinen Enklaven, die alle, bis auf diejenige im BMNP, vom Menschen genutzt werden. An dieser Nahtstelle von Nationalpark und Kleinstadt Dinsho stehen sich zwei gegensätzliche Ansprüche gegenüber. Während für die lokalen Haustierbesitzer der Erhalt und die Versorgung ihrer Nutztierherden das Wichtigste ist, steht der Schutz des Wilds und die touristische Nutzung des gesamten Bale Mts. Nationalparks inklusive des BMNP für die Ethiopian Wildlife Conservation Organisation (EWCO) im Vordergrund. Da nur ein kleiner Teil der lokalen Bevölkerung Vorteile in Form von Arbeits- und Verdienstmöglichkeiten vom Nationalpark hat, ist damit ein Interessenkonflikt vorprogrammiert.

Die Erweiterung des BMNP hat die vorhandenen Weideflächen eingeschränkt und, zusammen mit einer drastischen Zunahme der Haustiere im selben Zeitraum, den Beweidungsdruck auf die noch verbliebenen Flächen erhöht. Die Ausbreitung der Weideunkräuter aufgrund der langjährigen Überweidung auf den öffentlichen Flächen verringert zusätzlich die nutzbare Fläche, wodurch die Versorgung der Haustiere zu ungünstigen Zeiten (z. B. in der Trockenzeit; Watkinson & Ormerod, 2001; Hary et al., 1996; Baas, 1993) ohne geeignete Gegenmaßnahmen bald nicht mehr gewährleistet sein wird.

Mit dieser Arbeit soll auch ein Beitrag zur Abschätzung der Regenerationschance der Vegetation nach der Eindämmung der Weideunkräuter geleistet werden. Damit verbunden ist die Hoffnung, dass der Druck auf den BMNP mit der Verbesserung der Weiden sinkt.

4.1 Die Fitness der Weideunkräuter *Lobelia achrochila* (E. Wimm.) und *Kniphofia foliosa* Hochst.

Pflanzenarten besitzen grundsätzlich zwei Strategien, um auf Beweidung zu reagieren: Toleranz oder Vermeidung (Landsberg et al., 1999; Augustine & McNaughton, 1998; Birske, 1996). Häufig gibt es aber keine eindeutige Zuordnung zu einer der beiden Strategien, da sie sich im Laufe des Lebenszyklus ändern können (Olf et al., 1999) oder in Kombination auftreten. Durch geeignete Strategien kann eine Art eine solch hohe Verbreitungs- und Durchsetzungsfähigkeit erreichen, dass sie als dominierende Art zum Weideunkraut wird. Diese zeichnen sich meist durch ein sehr hohes Vermehrungspotential aus, d. h. durch eine übermäßige hohe Samenproduktion oder eine vegetative Verbreitung über Rhizome oder Stolone, verbunden mit Fraßvermeidung durch bestimmte Inhaltsstoffe oder durch mechanische Abwehr (wie z. B. Dornen).

Die in dieser Arbeit untersuchten Weideunkräuter *Lobelia achrochila* (E. Wimm.) und *Kniphofia foliosa* Hochst. gehören zu den endemischen Pflanzenarten Äthiopiens. Die taxonomische Stellung von *L. achrochila* war lange mit *L. rhynchopetalum* verknüpft, als deren Tieflandform sie galt. Erst 1993 erhob E. B. Knox sie aufgrund neuer molekularer Daten zur eigenständigen Art. Die erste vollständige Beschreibung dieser Art für die Bale Mts. wurde in Kapitel 3.2.1 dieser Arbeit geliefert. Ihre Stellung als Art gegenüber *L. rhynchopetalum* wurde aufgrund der Unterschiede im Habitus und in bestimmten morphologischen Merkmalen, wie z. B. der interkalaren Streckung der Blattrosette während der Infloreszenzentwicklung und dem allorhizen Wurzelsystem, bestätigt.

Beide Weideunkräuter, *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa*, haben ähnliche Mechanismen in der Fraßvermeidung, jedoch unterschiedliche Vermehrungsweisen entwickelt. Beide Arten enthalten chemische Inhaltsstoffe, die sie vor Herbivorie und damit vor Schäden durch Beweidung schützen. Die wichtigsten Vertreter dieser Stoffe sind Lobelin in *L. achrochila* und Knipholon in *K. foliosa* (Abb. 3 und 4, S. 11 und S. 13).

Jede einzelne *L. achrochila* Pflanze produziert in ihrer Infloreszenz knapp 30.000 Samen, von denen weniger als 1 % überleben (Abb. 15, S. 75). Das sind bis zu 16 neue Individuen pro abgestorbener Mutterpflanze und Jahr im Zeitraum 1998 bis 2002, womit der Bestand gesichert ist und sogar wachsen kann. Allerdings brauchen *L. achrochila* Samen günstige Standortbedingungen für Keimung und Wachstum. Die Hangstandorte im Web und im Dinsho Valley (Standorte W-14 und D-13) mit den dichtstehenden, adulten Lobelien-Individuen bieten den jungen Rosetten offensichtlich zum erfolgreichen Heranwachsen genau diese Bedingungen. Die Ausbreitung dieser Art ist daher nur dort erfolgreich, wo günstige Habitatbedingungen eine Erweiterung der Population zulassen. *L. achrochila* stellt deshalb auch nur ein lokales Unkraut dar.

Kniphofia foliosa dagegen verbreitet sich vor allem vegetativ. Ihr genetisches Potential ist daher eingeschränkt. Die hier betrachteten Standorte von *Kniphofia* weisen alle eine gemeinsame Eigenschaft auf: Ihre Vegetation ist durch Haustier-Beweidung stark beeinträchtigt oder war es zum Zeitpunkt der Besiedelung durch *Kniphofia*. Wie die Samenkeimungsversuche von *K. foliosa* zeigen (Tab. 16), sind die Keimlinge der *Kniphofia* in dicht stehender, hochwachsender krautiger Vegetation nicht konkurrenzfähig. Die Fitness von *K. foliosa* in der Höhenstufe der Bale Mts. besteht folglich ausschließlich auf stark beeinträchtigten Flächen mit lückenhafter Vegetationsdecke, i. d. R. sind das die Haustier-weiden. Auf ihnen kommen beide Vermehrungsweisen zum Tragen: Vegetative Vermehrung und Verbreitung über Samen. Zusammen mit den geringen Ansprüchen, die *K. foliosa* an die Standortfaktoren hat, stellt sie ein weit größeres Problem dar als *L. achrochila*. Die Eindämmung dieser Art sollte deshalb mit allen verfügbaren Kräften vorangetrieben werden. Die in Kapitel 3.3.3.4 behandelten Methoden zur Eindämmung von *K. foliosa* ergaben, dass das konsequente Abschneiden der oberirdischen Sprosse über mehrere Jahre hinweg die einzig erfolgreiche und daher empfehlenswerte Methode ist. Allerdings hinterläßt diese Methode Lücken in der Vegetation, die aber im BMNP und auf dem geschützten Standort Z-2 sehr schnell von der begleitenden Vegetation geschlossen wurden. Ein Jahr später hatte sich schon eine gleichmäßig dichte und hohe Vegetationsdecke gebildet (Abb. 31, S. 88). Der Beweidungsausschluss ist daher der zweite wichtige Teil des Erfolges dieser Methode. Die Beschattung der neu gebildeten Sprosse durch die sich erholende Vegetation trug wahrscheinlich auch teilweise zum Erfolg der Methode bei. Der größere Erfolg der Beschattung besteht allerdings bei der potentiellen Neuansiedlung durch *Kniphofia*-Samen, die mit zunehmender Vegetationserholung weniger erfolgreich war. Versuche in Kaffeeplantagen (Aguilar et al., 2003), Getreidefeldern (Locke et al., 2002; Bond & Grundy, 2000), Pteridium-bewachsene Weiden (LeDuc et al., 2003; Petrov & Marrs, 2000) und Haustierweiden (Huwer et al., 2005) mit beschattender Vegetation zeigten deutliche Rückgänge in der Keimungs- und Etablierungsrate der Unkräuter mit zunehmender Erstarkung der begleitenden Vegetation. Die im BMNP vorhandenen *Kniphofia*-Populationen im Bereich der Standorte BMNPneu-7 und BMNPneu-8 gehen sehr wahrscheinlich auf die Zeit vor der Einzäunung 1997 zurück.

4.2 Die Regenerationsmöglichkeit der Vegetation nach Nutzungsänderung und Eindämmung der Weideunkräuter

Da die Haustierhaltung die Lebensgrundlage der Bevölkerung bildet, ist die Regeneration oder zumindest die Verbesserung der allgemeinen Weiden wichtig, damit der Nationalpark

und insbesondere der BMNP in der heutigen Form als zusätzliche Einnahmequelle weiter existieren können. Deshalb wurde untersucht, wie sich die Vegetation unter geringerer (BMNP) und ohne Beweidung (Standort Z-1 und Z-2) entwickeln könnte, bei gleichzeitiger direkter oder indirekter Bekämpfung der Weideunkräuter. Für ersteres konnte auf Flächen im BMNP mit langer Entwicklungszeit unter moderater Beweidung durch Wild zurückgegriffen werden, letzteres wurde in speziell angelegten Versuchsflächen in Kurzzeit-Experimenten untersucht.

Die Regeneration einer Vegetation, sei es durch Neuansiedlung von Arten auf Flächen mit verringertem Beweidungsdruck oder durch Besiedlung von Lücken nach der Bekämpfung von Weideunkräutern in beweideter Vegetation, beruht sowohl auf der Bodensamenbank als auch auf dem aktuellen Samenregen der etablierten Arten. Die Bodensamenbank der hier untersuchten Standorte enthielt nur einen kleinen Ausschnitt der Vegetation, wie die Keimversuche zeigten (Tab. F2, Anhang S. 120), weshalb die Regenerationsmöglichkeit aus der Samenbank heraus begrenzt ist. Sie enthielt auch keine gänzlich neue Art, da die vier Arten, die sich ganz neu im Jahr 2002 auf den Standorten Z-1, Z-2, BMNPneu-7 und BMNPneu-8 angesiedelt haben, zum allgemeinen Artenbestand des BMNP gehören. Der überwiegende Teil der Keimlinge gehört zur Kategorie "Kräuter", die auch die höchste Artenzahl aufweist (Abb. 14, S. 57). Bullock et al. (2001) fanden nach 12 Jahren unterschiedlicher Beweidungsnutzung nur 7 neue Arten in der Vegetation, da die Kolonialisierung offensichtlich sehr langsam erfolgte. Auch in ihrem Fall enthielten offensichtlich sowohl Samenbank als auch Sameneintrag nur die schon etablierten Arten. Beweidungsempfindliche Arten, die unter Beweidungsausschluß wieder in der Vegetation auftreten sollten, sind offensichtlich durch die lange Beweidungstradition aus der Bodensamenbank verschwunden. Eine Wiederkehr dieser Arten in die Vegetation könnte aus Refugialräumen kommen, in denen ihr Bestand gesichert war (Milchunas & Noy-Meir, 2004; Smith et al., 2000). Die Zusammensetzung der Vegetation des BMNPs ist zwar nicht grundsätzlich anders als außerhalb des BMNP (vgl. Kapitel 3.1.1), aber viele der Arten zeigen hier eine größere Fitness. Daher könnte der BMNP eine Art Refugialraum für viele Arten bilden, die von hier ausgehend, die Vegetation außerhalb des BMNPs stabilisieren können.

Die Samenbank enthielt, wie erwähnt (Kapitel 3.1.4.3), keine Samen der ursprünglich dominanten Baumarten *Hagenia abyssinica* und *Juniperus procera*. Trotzdem wurden am Standort 8 einige junge Exemplare von *J. procera* gefunden. Das Regenerationspotential für *Juniperus* ist folglich vorhanden, geht aber höchstwahrscheinlich immer auf die aktuelle Samenproduktion zurück. Olf et al. (1999) sprachen im Zusammenhang mit der erfolgreichen Ansiedlung bestimmter Baumarten vom notwendigen Vorhandensein von

„windows of opportunity“ (Zitat). Interessanterweise wurden viele der Jungpflanzen von *Juniperus* ebenfalls an gut geschützten Stellen innerhalb einer Gruppe von *Euphorbia dumalis* oder *Hypericum revolutum* Büschen gefunden. Diese fungierten offensichtlich als Schutz und stellen in dieser Form eine dritte Modalität der Beweidungsantwort dar: die „associational resistance“ (Zitat, Olff et al., 1999). Unter diesem Begriff verstehen Olff et al. (1999) das Aufwachsen normalerweise beliebter Futterarten zwischen einer oder mehreren ungenießbaren Arten, die statt als Konkurrent hier aufgrund ihrer höheren Abundanz oder mechanischen Schutzvorrichtungen als Beschützer fungieren.

Leider gibt es für die Zeit vor und unmittelbar nach der Gründung des Nationalparks keine vegetationskundlichen Daten, so dass in dieser Dissertation nur die zwischen 1999 und 2002 erhobenen Daten verwendet werden konnten. Alle Aussagen zur Vegetation und deren Entwicklung beschränken sich daher auf diesen Zeitraum und können nicht auf feuchtere oder trockenere Perioden der letzten 30 Jahre übertragen werden. Der Ausschluss der Weidenutzung und auch die Verringerung des Beweidungsdrucks zeigen nur die jetzt mögliche Regeneration der Vegetation und die relative Richtung ihrer Entwicklung. Die beiden Standorte Z-1 und Z-2 sind unter diesen Aspekten besonders interessant, da beide zwei bzw. drei Jahre lang vollkommen unbeweidet waren und zusätzlich am Standort Z-2 das Unkraut *Kniphofia foliosa* bekämpft wurde. Ihre Vegetation entwickelt sich im Beobachtungszeitraum aber keinesfalls in eine unbekannte Richtung oder zeigt neue Strukturen (Abb. 11A und 11B, S. 51), sondern nähert sich der vom Wild beweideten Vegetation des BMNPs an (Standort Z-2) bzw. bleibt in Struktur und Artenzusammensetzung wie die Ausgangsvegetation im BMNP erhalten (Standort Z-1). Daraus folgt, dass es sich bei der Artenzusammensetzung und der Vegetationsstruktur im BMNP um die für diese Höhenstufe und Situation zu erwartende Vegetationsform handelt. Da diese Region schon vor der Etablierung des Nationalparks vom Wild beweidet wurde, stellt der Zustand des eingezäunten BMNPs mit dem mehr oder weniger dichten Baumbestand aus *Hagenia abyssinica* und *Juniperus procera* und den zahlreichen kleinen und größeren Lichtungen ein Klimaxstadium der vom Wild beweideten Vegetation dar, in dem Störungen, wie z. B. das Umgraben der Pflanzendecke durch Warzenschweine oder das Anlegen vegetationsfreier Versuchsflächen, schnell von der Vegetation wieder geschlossen werden. Diese Resilienz der Vegetation des Gebirgsgraslandes, wie Klötzli es in den Simen Mts. 1977 beobachtete und beschrieb, besteht offensichtlich auch für den BMNP und scheint hier, wie auch im Keimungsversuch mit *K. foliosa* Samen beobachtet wurde (Tab. 16, S.91), sehr hoch zu sein.

Allerdings muss berücksichtigt werden, dass auch dieser eingezäunte Teil des Bale Mts. Nationalparks einer gewissen Pflege bedarf. Aus der beobachteten Anzahl an Wildtieren

war eine Bestockungsdichte von 65 TLU auf den 120 ha des BMNPs berechnet worden. Die nach den Angaben von Brown (1969; 1 TLU pro 1 - 1,5 ha) errechnete Weidebelastung scheint damit noch im Rahmen der Weidetragfähigkeit für diese Fläche zu liegen, obwohl ein Teil der 120 ha mit dichterem Baum- oder Strauchbestand nicht als Weide zur Verfügung steht. Die strukturellen Merkmale der hier untersuchten Vegetationsstandorte deuten nicht auf eine Überbeanspruchung durch Beweidung hin, da die typischen Merkmale von Überweidung, wie geringe stehende, ausschließlich lebende Biomasse, geringe Vegetationshöhe und -deckung und Kleinwüchsigkeit der Pflanzenarten hier nicht auftreten. Trotzdem sind erste Anzeichen in der Vegetation für Beweidungsstress vorhanden. Die Ausbreitung von Arten wie *Euphorbia dumalis*, *Hypericum revolutum*, *Solanum giganteum* und *Kniphofia foliosa*, die nicht oder nur in unerheblichem Maße von bestimmten Herbivoren (z. B. Mountain Nyala (*Tragelaphus buxtoni* Lydekker) gefressen werden, verringert in einigen Bereichen bereits die nutzbare Weidefläche der Wildtiere (Abb. C, Anhang S. 124).

4.3 Empfehlung zum weiteren Vorgehen

Die in dieser Studie untersuchten öffentlichen Haustierweiden außerhalb des BMNP unterliegen einem sehr hohen Beweidungsdruck. Das mittlerweile weit verbreitete Auftreten von ungenießbaren Pflanzenarten, wie z. B. *Kniphofia foliosa*, zeigt die zunehmende Degradierung der Weiden. Neben dieser hier untersuchten aggressiven Unkrautart ist die Erforschung der Ausbreitungs- und Populationseigenschaften weiterer Weidestresszeiger (*Solanum giganteum* und *Hypericum revolutum*) geboten, da sich am Ende der Feldarbeit 2002 abzeichnete, dass sich diese Arten zu Nachfolgern von *K. foliosa* entwickeln.

Bei einer weiteren Zunahme der Haustierzahl wird die Degradierung der Weideflächen weitergehen und aufgrund der verstärkten Ausbreitung von *Kniphofia foliosa* letztendlich zu einem Verlust der Weideflächen führen. Da die Verringerung der Haustierzahlen für die Bevölkerung keine akzeptable Option ist, werden drei Empfehlungen für die zukünftige Nutzung der öffentlichen Haustierweiden und des BMNP formuliert, basierend auf den in dieser Arbeit gewonnen Erkenntnissen:

1. Bekämpfung der Weideunkräuter *Kniphofia foliosa* (Hochst.), *Solanum giganteum* und *Euphorbia dumalis*
2. Regeneration und Stärkung der allgemeinen Weideflächen
3. Erhalt und Pflege des jetzigen Zustandes des BMNP

Zur Regeneration und Stärkung der Weidevegetation und zur Eindämmung des Weideunkrautes *Kniphofia foliosa* wird empfohlen, das regelmäßige Abschneiden der oberirdischen Sprosse von *K. foliosa* während der Regenzeit konsequent für zwei bis drei Jahre durchzuführen. Als geeignetste Methode wird die Abzäunung eines Teilgebietes angesehen, in dem einerseits die Bekämpfung von *K. foliosa* stattfindet und sich andererseits die Vegetation von der Beweidung erholen und regenerieren kann. Die Größe dieses Teilgebietes sollte dabei einerseits eine für die erfolgreiche Bekämpfung von *K. foliosa* angemessene Größe haben, andererseits aber den Beweidungsdruck auf die verbliebene Weidefläche nicht wesentlich verstärken. Durch schrittweises Versetzen des Zauns könnte, über einen längeren Zeitraum hinweg gesehen, dieses Weideunkraut unter Kontrolle gebracht und gleichzeitig die Weiden gegen eine erneute Ausbreitung gestärkt werden.

5. Zusammenfassung

Der Bale Mts. Nationalpark im südöstlichen Hochland von Äthiopien umfasst ein Gebiet von fast 2500 km² mit Höhen zwischen 1500 und 4377 m ü. NN. Auf der Höhenstufe zwischen 2950 und 3200 m ü. NN befindet sich das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit. Am Rande der Kleinstadt Dinsho im nördlichen Nationalparkbereich wurde 1972 90 ha offenes Waldland eingezäunt und 1997 um 30 ha erweitert. Diese Fläche (BMNP) ist ausschließlich dem Wild vorbehalten. Aufgrund der Erweiterung des BMNP sind Flächen mit vier unterschiedlichen Nutzungen vorhanden: die seit 1972 nur vom Wild beweideten Flächen und die 1997 von Haustier- zu Wildweide umgewidmeten Areale im BMNP, sowie zwei gegen Beweidung vollständig geschützte, 100 m² große Versuchsflächen (gezäunt in 1999 bzw. 2000) und die sehr intensiv genutzten, daher stark degradierten, öffentlichen Haustierweiden außerhalb des BMNP.

Auf letzteren breiten sich Weideunkräuter aus, von denen zwei endemische Arten, *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa*, hinsichtlich ihrer Biologie, Populationsdynamik und Bekämpfungsmöglichkeiten näher untersucht werden. Von *L. achrochila* wird zudem eine vollständige Erstbeschreibung verfasst.

Die Regenerationsfähigkeit der Weiden aus der Bodensamenbank heraus wird auf Flächen mit reduzierter Beweidung und nach Eindämmung der Weideunkräuter untersucht.

Der Vergleich der Vegetation der Wild-beweideten und vollständig geschützten Flächen mit den öffentlichen Weiden zeigt keine grundsätzlich verschiedenen Artenzusammensetzungen. Die vegetationskundlichen Unterschiede beruhen auf der Abnahme der Gesamtartenzahl bei verringertem Beweidungsdruck und der gleichzeitigen Zunahme der Abundanzen der dominanten Arten. Dadurch wird die Vegetation der vom Wild-beweideten und der nicht-beweideten Areale homogener, während die stark beweideten Flächen heterogen sind. Die Vegetation auf den durch Einzäunung vor Beweidung beschützten Versuchsflächen nähert sich im Laufe des Untersuchungszeitraums der Vegetation der BMNP Flächen an. Diese wird daher als typische, Wild-beweidete Vegetation dieser Höhenstufe betrachtet. Da die Regeneration der überweideten Vegetation aus der Bodensamenbank heraus limitiert ist, aber der BMNP durch Samenniederschlag zur Regeneration beiträgt, wird der BMNP als wichtiger Refugialraum angesehen. Sein Erhalt und Schutz sind daher dringend geboten, zumal die sehr hohe Wilddichte an der Grenze der Belastbarkeit liegt.

Der größte Unterschied zwischen den vier Nutzungsformen tritt in der Struktur der Vegetation auf. Bei geringerer Beweidung bleibt mehr Biomasse stehen und damit wird die

Vegetationsdecke dichter und höher. Die Keimversuche mit Samen von *Kniphofia foliosa* zeigen, dass eine dichte und kräftige Vegetation die Etablierung dieser Art verhindert.

Die beiden Weideunkräuter *Lobelia achrochila* und *Kniphofia foliosa* schützten sich vor Beweidung durch bestimmte Inhaltsstoffe. Bei *L. achrochila* ist es u. a. das Alkaloid Lobelin und bei *K. foliosa* das Hauptanthrachinon Knipholon.

L. achrochila wird aufgrund dreier deutlicher Merkmalsunterschiede zu *L. rhynchopetalum* als eigenständige Art anerkannt: Ihre Blattrosette streckt sich durch interkalares Wachstum während der Infloreszenzentwicklung, das Wurzelsystem ist allorhiz und die Blütenstiele und die fünf Sepalen der Calyx sind kurz behaart.

Beide Unkräuter haben unterschiedliche Verbreitungsstrategien entwickelt. Die hapaxanthe *L. achrochila* produziert bis zu 27.000 Samen pro Infloreszenz. Obgleich sich davon weniger als 1 % etablieren, stehen auf Hangstandorten mit guter Wasserversorgung dichte, große *Lobelia*-Populationen. Aufgrund der begrenzten Anzahl dieser geeigneten Standorte stellt *L. achrochila* nur ein lokales Problem dar und deshalb wird eine besondere Bekämpfung nicht empfohlen.

Kniphofia foliosa entwickelt ein starkes Rhizom, von dessen Kurzsprossen die Rosetten des nächsten Jahres ausgehen. Aufgrund dieses starken Rhizoms versagt die Bekämpfungsmethode des Abbrennens, da das unterirdische Rhizom nicht zerstört wird. Das Ausgraben ganzer Pflanzen ist zu zeit- und arbeitsaufwendig. Die einzige erfolgreiche Methode der Bekämpfung schon etablierter *K. foliosa* Pflanzen ist das regelmäßige Abschneiden der oberirdischen Sprosse in der Hauptwachstumszeit (April bis Juli). Am Ende des dreijährigen Versuchs waren große Teile des Rhizoms abgestorben und der Rest sichtbar geschwächt.

Da eine dichte und starke Vegetation die Ansiedlung von *Kniphofia foliosa* verhindert, wird eine Verbindung von Unkraut-Bekämpfung und Regeneration der Weiden vorgeschlagen. In abgeäunten, ausreichend großen Teilen der überweideten Flächen wird für 2 bis 3 Jahre die Bekämpfung der *Kniphofia foliosa* vorgenommen, währenddessen erholt sich parallel dazu die Weidevegetation. Deshalb sollte es auf der Grundlage der erhaltenen Ergebnisse zu einer Eindämmung des Weideunkrautes mit gleichzeitiger Verbesserung der Weiden kommen.

6. Summary

The Bale Mountains National Park in the south-eastern highlands of Ethiopia encompasses an area of almost 2500 km² at an altitude of between 1500 and 4377 m a.s.l.. The area investigated in the present study lies at 2950 – 3200 m a.s.l.. In 1972, 90 ha of open forest land next to the small city of Dinsho in the northern part of the national park was fenced in and was enlarged by 30 ha in 1997. This area (BMNP) is exclusively reserved for wildlife. Since the extension of the BMNP, four different types of land utilization exist: an area which has been grazed by wildlife alone since 1972, an area previously grazed by domestic animals but reserved for wildlife since 1997, two areas of 100 m² each completely removed from grazing by fencing in 1999 and 2000, respectively, and the intensively used and thus strongly degraded public pastures grazed by domestic animals outside the BMNP. Weeds proliferate on the public pastures. Two endemic species – *Lobelia achrochila* and *Kniphofia foliosa* – were more closely investigated as to their biology and population dynamics, as well as with regard to the possibility of combating them. *L. achrochila* was comprehensively described for the first time. The ability of the pastures to regenerate from the soil seed bank was investigated on areas on which both grazing and weed populations had been reduced.

Comparison of the vegetation of non-grazed and wildlife-grazed areas with that of the public pastures revealed no fundamental differences in species composition. The differences in vegetation consisted of a decrease in the number of total species upon reduced grazing pressure, concomitant with an increase in abundance of the dominant species. As a result, the vegetation of the wildlife-grazed and non-grazed areas became more homogeneous, whereas that of the heavily grazed pastures remained heterogeneous. The vegetation protected from grazing by fencing came to resemble that of the BMNP areas during the course of the investigation period. The BMNP vegetation is thus considered to represent the typical wildlife-grazed vegetation of this altitude. The regenerative potential of the overgrazed vegetation via soil seed bank is limited. The BMNP contributes to the vegetation regeneration via atmospheric seed import, and is thus regarded to represent an important refuge. The maintenance and protection of the BMNP is accordingly of utmost importance, especially since the high wildlife density is at a maximum tolerable level.

The four forms of utilization differed most strongly in the structure of their vegetation. More biomass remained standing when grazing was reduced, and the vegetation cover accordingly became higher and more dense. Germination trials with seeds of *Kniphofia*

foliosa showed that dense and vigorous vegetation hindered the establishment of this species.

The two pasture weeds *Lobelia achrochila* and *Kniphofia foliosa* protect themselves from foraging by means of their content of certain substances. These are the alkaloid Lobelin in the case of *L. achrochila* and the major anthrachinone of *K. foliosa*, Knipholon.

L. achrochila was recognised to be a discrete species on the basis of three character differences to *L. rhynchopetalum*: its leaf rosette lengthens by intercalary growth during the development of the inflorescence, its root system is allorhiz, and the flower stalks and the five sepals of the calyx are covered with short hairs.

Lobelia achrochila and *Kniphofia foliosa* have developed different strategies for spreading out. The hapaxanthic *L. achrochila* produces up to 27,000 seeds per inflorescence. Although fewer than 1% of these establish themselves, large and dense *Lobelia* populations are found on slopes well supplied with water. *L. achrochila* represents only a local problem due to the limited number of such areas suitable for its growth.

Kniphofia foliosa develops a sturdy rhizome. The rosettes of the following year develop from short sprouts emerging from this organ. The use of fire to destroy the weed is not successful, as the subterranean rhizome is not destroyed by this treatment. The digging up of the entire plant is too time- and labour-intensive to be practicable. Regular cutting off of the above-ground shoots during the main growth season (April till July) is the only successful method of combating already established *K. foliosa* plants. Large expanses of the rhizomes had died after three years of this treatment, and the remaining organs were considerably weakened.

Since dense and strongly developed vegetation hinders colonisation by *K. foliosa*, a combination of weed control and pasture regeneration is recommended to restrict the spread of this weed. To this end, the excision of above-ground *K. foliosa* plant parts is planned in sufficiently large, fenced-off areas of the over-grazed public pastures for 2 to 3 years, during which the pasture vegetation can recover. The results of the present study should thus lead to the control of pasture weeds with the concomitant improvement of the pastures.

7. Referenzen

- Agnew, A. D. Q. & Agnew, S.** (1994) Upland Kenya wild flowers. East African Natural History Society.
- Aguilar, V., Staver, C. & Milberg, P.** (2003) Weed vegetation response to chemical and manual selective ground cover management in a shaded coffee plantation. *Weed Research* **43**: 68-75.
- Alpert, P.** (1996) Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology* **84**: 395-406.
- Augustine, D. J. & McNaughton, S. J.** (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* **62**(4): 1165-1183.
- Baas, S.** (1993) Weidepotential und Tragfähigkeit in Zentralsomalia. Dietrich Reimer Verlag, Institute für geographische Wissenschaften der Freien Universität Berlin, Abhandlungen Anthropogeographie.
- Beck, E., Schlütter, I. Scheibe, R. & Schulze, E. D.** (1984) Growth rates and population rejuvenation of east african giant groundsels (*Dendrosenecio keniodendron*). *Flora* **175**: 243-248.
- Belsky, A. J.** (1987) Revegetation of natural and human-caused disturbances in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* **70**: 51-60.
- Bond, W. & Grundy, A. C.** (2000) Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research* **41**: 383-405.
- Brandt, C.** (1951) Beitrag zur Kenntnis der chemischen und morphologischen Eigenschaften einiger Lobelia-Arten im Zusammenhang mit Anbau- und Selektionsversuchen. In Gäumann E., ed., *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, Druck und Kommissionsverlag von Böhler & Co., Bern, pp. 67-164
- Bringmann, G., Kraus, J. Menche, D. & Messer, K.** (1999) Elucidation of the absolute configuration of Knipholone and Knipholone anthrone by quantum chemical CD calculations. *Tetrahedron* **55**: 7563-7572.
- Briske, D. D.** (1996) Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In Hodgson J. & A. W. Illius, (ed.). *The ecology and management of grazing systems*; Wallingford, UK: CAB International, pp. 37-68
- Brown, L. H.** (1969) Observations on the status, habitat and behavior of the Mountain Nyala *Tragelaphus buxtoni* in Ethiopia. *Mammalia* **33**: 545-597.
- Bullock, J. M., Franklin, J. Stevenson, M. J. Silvertown, J. Coulson, S. J. Gregory S. J. & Tofts, R.** (2001) A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* **38**: 253-267.
- Cain, S. A.** (1938) The species-area curve. *American Midland Naturalist* **19**: 573-581.
- Collins, S. L., Knapp, A. K. Briggs, J. M. Blair, J. M. & Steinauer, E. M.** (1998) Modulation of diversity by grazing and mowing in native tall grass prairie. *Science* **280**: 745-747.
- Cox, C. B. & Moore, P. D.** (1999) *Biogeography: an ecological and evolutionary perspective*. Blackwell Science, Oxford, UK

- Crawley, M. J. (1983)** Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Oxford, UK
- Dagne, E. & Steglich, W. (1984)** Knipholone: a unique anthraquinone derivative from *Kniphofia foliosa*. *Phytochemistry* **23**(8): 1729-1731.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1994)** Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* **5**: 483-488.
- Díaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1992)** Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* **3**: 689-696.
- Edwards, S., Tadesse M. & Hedberg, I. (1995.)** Flora of Ethiopia and Eritrea: *Canellaceae* to *Euphorbiaceae*. Addis Ababa, Ethiopia & Uppsala, Sweden
- Edwards, S., Tadesse M., Demissew S. & Hedberg, I. (2000)** Flora of Ethiopia and Eritrea: *Magnoliaceae* to *Flacourtiaceae*. Addis Ababa, Ethiopia; Uppsala, Sweden
- Edwards, S., Demissew, S & Hedberg, I. (1997)** Flora of Ethiopia and Eritrea: *Hydrocharitaceae* to *Arecaceae*. Addis Ababa, Ethiopia
- Fensham, R. J., Holman, J. E. & Cox, M. J. (1999)** Plant species responses along a grazing disturbance gradient in Australian grassland. *Journal of Vegetation Science* **10**: 77-86.
- Fernandez, O. N. (2003)** Establishment of *Cynodon dactylon* from stolon and rhizome fragments. *Weed Research* **43**: 130-138.
- Fetene M., Gashaw, M. Nauke, P. & Beck, E. (1998)** Microclimate and ecophysiological significance of the tree-like life-form of *Lobelia rhynchopetalum* in a tropical alpine environment. *Oecologia* **113**(3): 332-340.
- Fetene, M., Nauke, P. Lüttge, U. & Beck, E. (1997)** Photosynthesis and photoinhibition in a tropical alpine giant rosette plant, *Lobelia rhynchopetalum*. *New Phytologist* **137**:453-461.
- Flegler, S. L., Heckman, J. W. & Klomparens, K. L. (1995)** Elektronenmikroskopie: Grundlagen - Methoden - Anwendungen. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg
- Flintan, F. (2000)** A gender-sensitive study of perception and practices in and around Bale Mts. National Park, Ethiopia, WWF International and funded by the Dutch Ministry of Foreign Affairs (DGIS)
- Fries, R. E. & Fries, Th. C. E. (1922)** Die Riesen-Lobelien Afrikas. *Svensk Botanisk Tidskrift* **16**(3-4): 383-416.
- Frohne, D. & Jensen, U. (1998)** Systematik des Pflanzenreiches. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart, 5. Aufl.
- Gashaw, M. & Fetene, M. (1996)** Plant communities of the afroalpine vegetation of Sanetti Plateau, Bale Mountains, Ethiopia. *Sinet: Ethiopian Journal of Science* **19**(1): 65-86.
- Gee, G. W. & Bauder, J. W. (1986)** Particle-size analysis. In Klute A. K., ed, *Methods of soil analysis, Part 1: Physical and mineralogical methods*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA
- Godberg, D. E. & Werner, P. A. (1983)** The effects of size of opening in vegetation and litter cover on seedling establishment of goldenrods (*Solidago* ssp.). *Oecologia* **60**: 149-155
- Gottelli, D. & Sillero-Zubiri, C. (1992)** The Ethiopian wolf - an endangered endemic canid. *Oryx* **26**(4): 205-214.

- Hart, R. H. (2001) Plant biodiversity on short grass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy grazing. *Plant Ecology* **155**: 111-118.
- Hartig, K. & Beck, E. (2003) The bracken fern (*Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon) dilemma in the Andes of Southern Ecuador. *Ecotropica* **9**: 3-13
- Hary, I., Schwartz, H. J. Pielert, V. H. C. & Mosler, C. (1996) Land degradation in African pastoral systems and the destocking controversy. *Ecological Modeling* **86**: 227-233.
- Hatcher, P. E. & Melander, B. (2003) Combining physical, cultural and biological methods: prospects for integrated non-chemical weed management strategies. *Weed Research* **43**: 303-322.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H. O, Donovan, G., Orway, S. J., Pereira, J. S., Prinz, A., Read, D. J., Scherer-Lorenzen, M., Schulze, E. D., Siamantziouras, A. S. D., Spehn, E. M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y., Woodward, F. I., Yachi, S., & Lawton, J. H. (1999) Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science* **286**: 1123-1127.
- Hedberg, I. & Edwards, S. (1995) Flora of Ethiopia and Eritrea: *Poaceae (Gramineae)*. Addis Ababa, Ethiopia; Uppsala, Sweden.
- (1989) Flora of Ethiopia: *Pittosporaceae to Araliaceae*. Addis Ababa and Asmara, Ethiopia; Uppsala Sweden.
- Hedberg, O. (1964) Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* **49**: 1-144
- Hegnauer, R. (1966) Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 4, Birkhäuser Vlg., Basel, Schweiz
- (1989) Chemotaxonomie der Pflanzen. Bd. 8, Birkhäuser Vlg., Basel, Schweiz
- Hill, M. O., Evans, D. F. & Bell, S. A. (1992) Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. *Journal of Ecology* **80**: 1-13.
- Hillman, J. C. (1986) Conservation in Bale Mountains National Park, Ethiopia. *Oryx* **20**(2): 89-94.
- Hillman, J. C. (1988) The Bale Mountains National Park area, Southeastern Ethiopia, and its management. *Mountain Research and Development* **8**(2/3): 253-258.
- Hochstetter, F. (1844) *Kniphofia foliosa*. *Flora Oder Allgemeine Botanische Zeitung, Neue Reihe* **II**, **1**: 31.
- Hofstede, R. G. M. (1995) Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Ponsen en Looijen BV., Amsterdam, Wageningen, Netherlands
- Hofstede, R. G. M., Mondragon Castillo, M. X. & Rocha Osorio, C. M. (1995) Biomass of grazed, burned and undisturbed páramo grasslands, Colombia I. Aboveground Vegetation. *Arctic and Alpine Research* **27**(1): 1-12
- Hofstede, R. G. M. & Rossenaar, A. J. G. A. (1995) Biomass of grazed, burned and undisturbed paramo grasslands, Colombia II. Root mass and aboveground : belowground ratio. *Arctic and Alpine Research* **27**(1): 13-18.
- Hurni, H. & Steinli, P. (1982) Hochgebirge von Simen - Äthiopien; II. Klima und Dynamik der Höhenstufen von der letzten Eiszeit bis jetzt, Simen Mts.. *Jahrbuch der Geographischen Gesellschaft Bern, Institut of Geography, University of Bern, Beiheft* **7**

- Huwer, R. K., Briese, D. T., Dowling, P. M., Kemp, D. R., Lonsdale, W. M., Michalk, D. L., Neave, M. J., Sheppard, A. W., & Woodburn, T. L. (2005) Can an integrated management approach provide a basis for long-term prevention of weed dominance in Australian pasture systems ? *Weed Research* **45**: 175-192.
- Jones, A. (2000) Effects of cattle grazing on North American arid ecosystem: a quantitative review. *Western North American Naturalist* **60**(2): 155-164.
- Klötzli, F. (1977) Wild und Vieh im Gebirgsgrasland Äthiopiens - Einfluß der Nutzung auf die Stabilität des Graslandes. In Tüxen, R., ed., *Berichte d. Internationalen Symposien d. Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde (Vegetation and Fauna)*, Vaduz, Cramer.
- Knox, E. B. (1994) Species concepts in the Giant Lobelias and Giant Senecios. In Seyani, J.H. & Chikuni, A.C. *Proceedings of the 13th A.E.T.F.A.T. Congress, Zomba, Malawi (Plants for People)* 467-471.
- Knox, E. B. (1993) The species of Giant Senecio (*Compositae*) and Giant Lobelia (*Lobeliaceae*) in Eastern Africa. *Contribution from the University of Michigan, Herbarium* **19**: 241-257.
- Knox, E. B., Downie, S. R. & Palmer, J. D. (1993) Chloroplast genome rearrangements and evolution of giant Lobelias from herbaceous ancestors. *Molecular Biology and Evolution* **10**(2): 414-430.
- Knox, E. B. & Palmer, J. D. (1998) Chloroplast DNA evidence on the origin and radiation of the giant Lobelias in East Africa. *Systematic Botany* **23**(2): 109-149.
- Knox, E. B. & Kowal, R. R. (1993) Chromosome numbers of the east african giant Senecios and giant Lobelias and their evolutionary significance. *American Journal of Botany* **80**(7): 847-853.
- Lammers, T. G. (1993) Chromosome numbers of *Campanulaceae*, III. Review and integration of data for subfamily *Lobelioideae*. *American Journal of Botany* **80**(6): 660-675.
- Lammers, T. G. & Hensold, N. (1992) Chromosome numbers of *Campanulaceae*. II. The *Lobelia Tupa* complex of Chile. *American Journal of Botany* **79**(5): 585-588.
- Landsberg, J., O'Connor, T. & Freudenberger, D. (1999) The impacts of livestock grazing on biodiversity in natural ecosystems. In Jung, H.-J. G. & Fahey, G. C., ed, *Nutritional ecology of herbivores: Proceedings of the Vth International Symposium on the nutrition of herbivores*. American Society of Animal Science (USA), pp. 752-777.
- Le Duc, M. G., Pakeman, R. J. & Marrs, R. H. (2003) Changes in the rhizome system of bracken subjected to long-term experimental treatment. *Journal of Applied Ecology* **40**: 508-522.
- Locke, M. A., Reddy, K. N. & Zablotowicz, R. M. (2002) Weed management in conservation crop production systems. *Weed Biology and Management* **2**: 123-132.
- Lowday, J. E. & Marrs, R. H. (1992) Control of bracken and restoration of heathland. I. Control of bracken. *Journal of Applied Ecology* **29**: 195-203.
- Mabberley, D. J. (1974) The pachycaul Lobelias of Africa and St. Helena. *Kew Bulletin* **29**(3): 535-584
- . (1975) The giant Lobelias: pachycauly, biogeography, ornitophily and continental drift. *New Phytologist* **74**: 365-374.
- . (1976) The origin of the afroalpine pachycaul flora and its implications. *Kew Gardens Bulletin*, **29**: 41-55 .

- Marais, W. (1973)** A revision of the tropical species of *Kniphofia* (*Liliaceae*). Kew Gardens' Bulletin **28**(3): 465-483.
- Marrs, R. H., Johnson, S. W. & Le Duc, M. G. (1998a)** Control of bracken and the restoration of heathland. VII: The response of fronds to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology* **35**: 479-490.
- (1998b) Control of bracken and the restoration of heathland. VII. The response of rhizomes to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology* **35**: 748-757.
- McIntyre, S., Heard, K. M. & Martin, T. G. (2003)** The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity. *Journal of Applied Ecology* **40**: 445-457.
- McIntyre, S. & Lavorel, S. (2001)** Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology* **89**: 209-226
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R. M. (1995)** Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* **83**: 31-44.
- McNaughton, S. J. (1983)** Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organizations. *Ecological Monographs* **53**(3): 291-320
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. (1972)** *Anatomy of the dicotyledons*. 3. Edition, Clarendon Press, Oxford, UK
- Miehe, G. & Miehe, S. (1994)** Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirgen. *Phytocoenologia* **24**: 53-110.
- Miehe, G. & Miehe, S. (1994)** Ericaceous forests and heathlands in the Bale Mts. of south Ethiopia; ecology and man's impact. Traute Warnke Vlg., Hamburg - Reinbek.
- Milchunas, D. G. & Noy-Meir, I. (2004)** Geologic grazing refuges and grassland diversity: a shortgrass steppe study. *Journal of Range Management* **57**: 141-147.
- Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K., Chapman, P. L. & Kazempour, M. K. (1990)** Community attributes along a perturbation gradient in a shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science* **1**: 375-384.
- Milchunas, D. G., Lauenroth, W. K. & Chapman, P. L. (1992)** Plant competition, abiotic, and long- and short-term effects of large herbivores on demography of opportunistic species in a semiarid grassland. *Oecologia* **92**: 520-531.
- Milchunas D. G., Sala O. A. & Lauenroth, W. K. (1988)** A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* **132**: 87-106.
- Milchunas, D. G. & Lauenroth, W. K. (1993)** Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* **63**(4): 327-366.
- Montalvo, J., Casado, M. A., Levassor, C. & Pineda, F. D. (1993)** Species diversity patterns on mediterranean grassland. *Journal of Vegetation Science* **4**: 213-222
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974)** *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, USA

- Murata, J. (1995)** A revision of infrageneric classification of *Lobelia* (*Campanulaceae-Lobelioideae*) with special reference to seed coat morphology. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo* **15**(5): 349-371.
- (1992) Systematic implication of seed coat morphology in *Lobelia* (*Campanulaceae-Lobelioideae*). *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo* **15**(2): 155-172.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. (1989)** Responses of mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* **77**: 290-310.
- Olf, H. & Ritchie, M. E. (1998)** Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree* **13**(7): 261-265.
- Olf, H., Vera, F. W. M., Bokdam, J., Bakker, E. S., Gleichman, J. M., de Maeyer, K., & Smit, R. (1999)** Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* **1**: 127-137.
- Pakeman, R. J. & Marrs, R. H. (1994)** The effects of control on the biomass, carbohydrate content and bud reserves of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), and an evaluation of a bracken growth model. *Annals of Applied Biology* **124**: 479-493.
- Pels, B. & Verweij, P. A. (1992)** Burning and grazing in a bunchgrass páramo ecosystem: vegetation dynamics described by a transition model. In Balslev, H. & Luteyn, J.L. (ed.), *Páramo - An andean ecosystem under human influence*. Academic Press Ltd., London, New York, pp. 243-263.
- Penfound, W. T. (1964)** The relation of grazing to plant succession in the tall grass prairie. *Journal of Range Management* **17**: 256-260.
- Perez, F. L. (1995)** A high-Andean toposequence: the geoecology of caulescent páramo rosettes. *Mountain Research and Development* **15**(2): 133-152.
- Perez, F. L. (1992)** The influence of organic matter addition by caulescent Andean rosettes on surficial soil properties. *Geoderma* **54**: 151-171.
- (1987) Needle-ice activity and the distribution of stem-rosette species in a Venezuelan Paramo. *Arctic and Alpine Research* **19**(2): 135-153.
- (1987) Soil moisture and the upper altitudinal limit of giant páramo rosettes. *Journal of Biogeography* **14**: 173-186.
- (1989) Some effects of giant Andean stem-rosettes on ground microclimate, and their ecological significance. *International Journal of Biometeorology* **33**: 131-135.
- Petrov, P. & Marrs, R. H. (2000)** Follow-up methods for bracken control following an initial glyphosate application: the use of weed wiping, cutting and reseeded. *Annals of Botany, Supplement B*. **85**: 31-35.
- Pucheta, E., Díaz, S. & Cabido, M. (1992)** The effect of grazing on the structure of a high plateau grassland in central Argentina. *Coenoses* **7**(3): 145-152.
- Ridley, R. G., Hofheinz, W., Matile, H., Jaquet, C., Dorn, A., Masciadri, R., Jolidon, S., Richter, W. F., Guenzi, A., Girometta, M. A., Urwyler, H., Huber, W., Thaithong, S., & Peters, W. (1996)** 4-Aminoquinoline analogs of chloroquine with shortened side chains retain activity against chloroquine-resistant *Plasmodium falciparum*. *Antimicrobial Agents and Chemotherapy*, **40**(8): 1846-1854.

- Rosen, F. (1910)** Die biologische Stellung der abessinischen Baumlobelie. (*Lobelia Rhynchopetalum* [Hochst.] Hemsl.). Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen **10**: 265 - 298.
- Sebsebe, D. & Nordal, I. (1997)** *Asphodelaceae*. Addis Ababa, Ethiopia
- Sissingh, H. A. (1971)** Analytical technique of the Pw method for the assessment of the phosphate status of arable soil in the Netherlands. Plant and Soil **34**: 483-486.
- Smith, A. P. (1981)** Growth and population dynamics of *Espeletia* (*Compositae*) in the Venezuelan Andes. Smithsonian Contribution to Botany **48**: 1-45
- Smith, A. P. & Young, Y. P. (1982)** The cost of reproduction in *Senecio keniodendron*, a giant rosette species of Mt. Kenya. Oecologia **55**: 243-247.
- Smith, G. F. & Van Wyk, B.-E. (1998)** *Asphodelaceae*. In Kubitzki, K., ed., The families and the genera of vascular plants. Springer Vlg., Deutschland
- Smith, R. S., Shiel, R. S. Millward, D. & Corkhill, P. (2000)** The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. Journal of Applied Ecology **37**: 1029-1043.
- Soil Survey Staff – U.S. Department of Agriculture (1999)** Keys to soil taxonomy. 8. Aufl., Pocahontas Press, Blacksburg, Virginia, USA
- Steden, C. & Alkämper, J. (1988)** Bekämpfung mehrjähriger Weideunkräuter im Kivu-Hochland von Zaire. In Alkämper, J., Tropische Weiden und Futterressourcen. Gießener Beiträge zur Entwicklungsforschung, Reihe I, Selbstverlag Tropeninstitut, **17**: 133-139
- Sørensen, T. (1948)** A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Biol. Skr. K. Danske Vidensk. Selk. **5**: 1-34
- Stephens, P. A., d'Sa, C. A., Sillero-Zubiri, C. & Leader-Williams, N. (2001)** Impact of livestock and settlement on the large mammalian wildlife of Bale Mountains National Park, southern Ethiopia. Biological Conservation **100**: 307-322.
- Stoll, P., Egli, P., & Schmid, B. (1998)** Plant foraging and rhizome growth patterns of *Solidago altissima* in response to mowing and fertilizer application. Journal of Ecology **86**: 341-354.
- Succow, M. (1989)** Field weed vegetation in relation to site characteristics in Bale Highlands, Southern Ethiopia. Flora **183**: 359-377.
- Teklehaymanot, T. (2000)** Distribution, reproductive biology, demography and genetic diversity of endemic and indigenous *Kniphofia* species in Ethiopia. Dissertation, Addis Ababa University, Ethiopia
- Thulin, M. (1983)** Some tropical African Lobeliaceae. Chromosome numbers, new taxa and comments on taxonomy and nomenclature. Nordic Journal of Botany **3**: 371-382.
- Troll, C. (1943)** Die Frostwechselhäufigkeit in den Luft- und Bodenklimaten der Erde. Meteorologische Zeitschrift **60**: 161-171.
- Uhlig, S. K. (1988)** Mountain forests and the upper tree limit on the southeastern plateau of Ethiopia. Mountain Research and Development **8**(2/3): 227-234.
- Van Wyk, B.-E., Yenesew, A. & Dagne, E. (1995)** Chemotaxonomic significance of anthraquinones in the roots of *Asphodeloideae* (*Asphodelaceae*). Biochemical Systematics and Ecology **23**(3): 277-281.

- Wahren, C.-H. A., Papst, W. A. & Williams, R. J. (1994)** Long-term vegetation change in relation to cattle grazing in subalpine grassland and heathland on the Bogong High Plains: an analysis of vegetation records from 1945 to 1994. *Australian Journal of Botany* **42**: 607-639.
- Watkinson, A. R. & Ormerod, S. J. (2001)** Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology* **38**: 233-237.
- Weinert, E. & Mazurek, A. (1984)** Notes on vegetation and soil in the Bale Province of Ethiopia. *Feddes Repetitorium* **95**(5-6): 373-380.
- Wieland, H. (1921)** Über die Alkaloide der Lobelia-Pflanze I. *Biological Journal of the Linnean Society*, **54**(2): 1784-1788.
- Wimmer, F. E. (1953)** *Campanulaceae - Lobelioideae*. In Engler, A. & Diels, L., ed., *Das Pflanzenreich, Regni vegetabilis conspectus*. Akademie Verlag, Berlin, 261-813 S.
- (1948) Vorarbeiten zur Monographie der *Campanulaceae - Lobelioideae*: II. Trib. *Lobelieae*. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **56**: 317-374
- Yenesew, A., Wondimu, A. & Dagne, E. (1988)** A comparative study of anthraquinones in rhizomes of *Kniphofia* species. *Biochemical Systematics and Ecology* **16**(2): 157-159.
- Zaller, J. G. (2004a)** Ecology and non-chemical control of *Rumex crispus* and *R. obtusifolius* (*Polygonaceae*): a review. *Weed Research* **44**: 414-432.
- Zaller, J. G. (2004b)** Competitive ability of *Rumex obtusifolius* against native grassland species: above- and belowground allocation of biomass and nutrients. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz / Journal of Plant Diseases and Protection, Sonderheft XIX*: 345-351.
- Zhengwen Eang, Linghao Li, Xingguo Han & Ming Dong (2004)** Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chinensis* at ramet population level? *Acta Oecologia* **26**: 225-260.

Tab. B: Niederschlagsverteilung im Jahresverlauf an der Klimastation in Dinsho, Region Bale
 n.v.: keine Daten vorhanden

Jahr	Große Trockenzeit		Kleine Regenzeit		Kleine Trockenzeit		Große Regenzeit				Große Trockenzeit		Gesamt- niederschlag [mm]
	Januar [mm]	Februar [mm]	März [mm]	April [mm]	Mai [mm]	Juni [mm]	Juli [mm]	August [mm]	September [mm]	Oktober [mm]	November [mm]	Dezember [mm]	
1983	3,7	11,9	7,3	29,4	46	30,2	61,6	165	254	33,9	26,8	15,6	685
1984	0,0	14,5	9,7	89,8	180,2	167,2	176,9	177,8	200,0	32,4	19,6	40,1	1108
1985	19,3	7,9	165,4	261,1	114,6	nv	145,0	196,4	116,0	57,9	31,3	27,5	1142
1986	0,0	24,1	73,3	221,3	159,6	242,5	152,2	224,1	95,0	87,6	42,3	48,1	1370
1987	15,1	44,6	169,0	152,7	199,2	21,3	61,2	216,4	118,3	125,3	6,8	11,6	1142
1988	11,4	60,0	81,3	199,7	48,7	111,4	207,5	433,7	324,0	459,6	0,0	14,2	1952
1989	1,5	17,9	142,1	635,1	57,4	57,7	116,5	271,0	434,5	176,5	45,6	nv	1956
1990	13,5	16,3	113,8	191,5	37,9	42,6	224,7	545,8	284,2	145,8	57,4	33,5	1707
1991	0,0	68,3	73,3	331,2	171,2	171,9	188,2	87,4	173,1	127,8	10,1	65,0	1468
1992	0,0	80,7	66,2	188,1	327,3	288,8	135,4	218,9	329,4	414,4	nv	74,6	2124
1993	nv	nv	0,0	271,6	147,6	183,4	290,2	200,1	147,6	289,6	29,1	5,9	1565
1994	3,0	7,2	51,2	383,7	404,1	103,2	344,3	290,5	91,1	nv	nv	57,8	1736
1995	0,6	69,9	nv	254,0	29,8	65,9	187,9	163,7	88,6	162,6	14,6	50,2	1088
1996	33,4	14,1	83,8	213,7	115,7	nv	225,0	130,0	151,0	nv	nv	nv	967
1997	27,8	0,0	93,3	190,8	63,7	85,1	124,7	242,3	169,2	316,5	nv	77,1	1391
1998	nv	26,0	92,2	122,9	105,6	61,0	143,0	285,8	188,1	265,9	41,0	0,0	1332
1999	24,6	5,8	160,7	103,7	92,8	84,1	187,0	nv	136,5	145,8	33,4	36,1	1011
2000	0,0	0,0	45,1	174,4	73,2	47,1	185,2	227,7	94,6	169,4	18,5	48,7	1084
2001	0,0	0,0	101,2	103,4	157,0	nv	332,0	88,7	55,8	104,8	34,0	9,8	987
2002	0,0	2,8	156,6	117,3	nv	45,4	88,5	89,1	71,5	99,4	6,3	nv	677

Tab. D1: Vegetationstabelle der Aufnahmen von 2000 und 2002 des Standorts Z-1
 Es wurden insgesamt 72 Arten und eine Artengruppe (*Poaceae*) gefunden.

Standort Relevanznummer Aufnahmejahr	2000												2002																																	
	Z-			BMNP-					Din-				Z-			BMNP-					Din-																									
	1	1	1	3	3	4	4	5	5	5	9	9	10	10	10	10	11	11	11	12	12	1	1	1	3	3	3	4	4	5	5	5	9	9	10	10	10	10	11	11	11	11	12	12		
<i>Commelina africana</i>	+	+	+																			+	+	+																						
<i>Satureja paradoxa</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1												3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>Opuntia platytera</i>	+	1	1	+	1	1	1	1	1	1	+											+	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Kyllinga spec.</i>	1	1	1								1											1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Carduus chamaecrophalum</i>																																														
<i>Haplozaphra schimperii</i>																																														
<i>Oxula abyssinica</i>																																														
<i>Oxydium ostenium</i>																																														
<i>Trifolium cristatum</i>																																														
<i>Kyllinga foliosa</i>																																														
<i>Haplozaphra nusspellii</i>																																														
<i>Centella asiatica</i>																																														
<i>Opuntia carbonaria</i>																																														
<i>Trifolium sparsanthum</i>																																														
<i>Opuntia humifusa</i>																																														
<i>Hypericum pepalioides</i>																																														
<i>Taraxacum officinale</i>																																														
<i>Opuntia variegata</i>																																														
<i>Salvia marjama</i>																																														
<i>Rumex nepalensis</i>																																														
<i>Rantago africana</i>																																														
<i>Satureja pseudosimensis</i>																																														
<i>Opuntia africana</i>																																														
<i>Satureja simensis</i>																																														
<i>Thymus schimperiana</i>																																														
<i>Andropogon amethystinum</i>																																														
<i>Hypericum revolutum</i>																																														
<i>Andusa spec.</i>																																														
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>																																														
<i>Trifolium multinerium</i>																																														
<i>Salvia nitida</i>																																														
<i>Svertia spec.</i>																																														
<i>Galium spurium ssp. africanum</i>																																														
<i>Odenlandia groenensis</i>																																														
<i>Opuntia rigidifolia</i>																																														
<i>Digitaria abyssinica</i>																																														
<i>Folysia stuecheri</i>																																														
<i>Species 1</i>																																														
<i>Nepeta azurea</i>																																														
<i>Pennisetum humile</i>																																														
<i>Dichrocephala integrifolia</i>																																														
<i>Lobelia erangeriana</i>																																														
<i>Poaceae</i> gem. spec.	4	3	3	4	5	5	5	4	4	2	3	3	4	4	3	3	4	3	3	2	3	3	+	3	3	4	3	3	3	3	3	3	2	4	3	1	2	2	2	3	3	1	1	1	2	2
<i>Trifolium burdellianum</i> var. <i>johnstonii</i>	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1																																		
<i>Agrostis melanantha</i>	2	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>Trifolium semipilosum</i> var. <i>semipilosum</i>	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Achemilla abyssinica</i>	2	3	3	+	1	2	3	3	4	2	1											3	3	3	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	
<i>Odenlandia monanthos</i>	+	+	+	2	+	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
<i>Oxalis comiculata</i>	+	+	+																			+	+	+																						
<i>Achemilla pedata</i>																																														
<i>Opuntia barbata</i>																																														
<i>Monopsis stellaroides</i>																																														
<i>Geranium arabicum</i> ssp. <i>arabicum</i>																																														
<i>Satureja biflora</i>																																														

Tab. E: Höhe, Deckung und Biomasse verschiedener Standorte und Anteile in [%] an Poaceae, Fabaceae und Kräutern an der Gesamtbiomasse

Standort- bezeichnung	Krautschicht		Gesamt- biomasse TG [g]	Kräuter		Poaceae		Fabaceae	
	Höhe [cm]	Deckung [%]		[g]	%	[g]	%	[g]	%
Z-1	18	100	92,1	28,2	30,6	56,8	61,6	7,1	7,7
Z-2	12	100	104,2	40	38,4	57,2	54,8	7	6,7
BMNP-3	6,5	100	43,2	16,9	39,1	22,9	52,8	3,5	8,1
BMNP-4	9,0	100	50,1	15,2	30,3	31,1	62,1	3,8	7,6
BMNPheu-7	7	100	54,4	16,7	30,7	33,6	61,7	4,1	7,5
BMNPheu-8	8,0	100	65,2	16,7	25,6	43,6	66,8	4,9	7,5
Din-9	2,0	80	18,4	12,3	66,8	5,7	31,0	0,4	2,2
Din-11	1,5	80	24,1	12,7	52,7	8,5	35,3	2,9	12

Tab. F1: Zusammenstellung der Arten, die im Verlauf des Samenbankversuches ausgekeimt sind. Die Reihenfolge der Arten entspricht der Häufigkeit ihres Vorkommens.

	BMNP- 3	BMNP neu-7	BMNP neu-8	Din- 9	Din- 10	Din- 11
<i>Oxalis corniculatus</i>	27	39	39	17	22	14
<i>Lobelia erlangeriana</i>	4	23	10	8	11	15
<i>Trifolium burchellianum</i> var <i>johnstonii</i>	2	13	-	23	25	23
<i>Eragrostis schweinfurthii</i> var <i>schweinfurthii</i>	18	20	-	35	7	29
<i>Deschampsia caespitosa</i>	28	2	38	5	10	4
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	3	-	2	8	2	4
<i>Festuca abyssinica</i>	5	-	36	5	4	2
<i>Alchemilla pedata</i>	1	13	9	11	-	4
<i>Cyperus plateilema</i>	13	8	3	8	2	4
<i>Pennisetum humile</i>	4	2	4	3	-	6
<i>Digitaria abyssinica</i>	-	12	-	2	2	2
<i>Helichrysum odoratissimum</i>	-	22	15	14	-	30
<i>Andropogon amethysticum</i>	-	11	18	4	-	17
<i>Hypericum peploidifolium</i>	9	8	-	-	1	2
<i>Agrocharis melanantha</i>	3	-	23	1	-	4
<i>Monopsis stellarioides</i>	-	2	7	-	2	1
<i>Isolepis setacea</i>	-	50	-	78	8	-
<i>Species 1</i>	-	27	6	27	5	-
<i>Poa annua</i>	-	21	-	1	8	-
<i>Dichrocephala integrifolia</i>	-	7	4	-	-	2
<i>Helichrysum harenensis</i>	-	-	1	4	-	1
<i>Alchemilla abyssinica</i>	8	-	-	2	-	3
<i>Veronica abyssinica</i>	-	6	-	-	3	-
<i>Veronica glandulosa</i>	1	4	-	-	-	1
<i>Euphorbia dumalis</i>	-	3	-	-	-	1
<i>Odenlandia monanthos</i>	-	2	-	-	1	-
<i>Poa schimperiana</i>	-	18	-	2	-	-
<i>Carex conferta</i>	-	-	-	1	2	-
<i>Helichrysum fimosissimum</i> var <i>guilelmi</i>	-	-	-	1	-	6
<i>Plantago africana</i>	-	-	1	-	-	1
<i>Commelina abyssinica</i>	-	-	1	-	-	1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	3	-	-	22
<i>Alchemilla gunae</i>	-	-	1	-	26	-
<i>Ficinia clandestina</i>	19	-	1	-	-	-
<i>Satureja simense</i>	3	-	-	-	2	-
<i>Aira caryophyllea</i>	-	32	-	-	-	-
<i>Cotula abyssinica</i>	-	11	-	-	-	-
<i>Haplocarpha schimperii</i>	-	3	-	-	-	-
<i>Galium spurimum</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Kniphofia foliosa</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Viola abyssinica</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Trifolium multinervum</i>	-	-	-	5	-	-
<i>Centella asiatica</i>	-	-	-	2	-	-
<i>Stellaria sennii</i>	-	-	-	2	-	-
<i>Trifolium spananthum</i>	-	-	-	-	2	-

Tab. F2: Gegenüberstellung der Arten des Samenbankversuches und der natürlichen Standorte.
Die Reihenfolge der Arten entspricht der Häufigkeit ihres Vorkommens.

	Samenbank						Standorte					
	BMNP- 3	BMNP neu-7	BMNP neu-8	Din- 9	Din- 10	Din- 11	BMNP- 3	BMNP neu-7	BMNP neu-8	Din- 9	Din- 10	Din- 11
<i>Oxalis corniculatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trifolium burchellianum</i> var <i>johnstonii</i>	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Cyperus plateilema</i>	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pennisetum humile</i>	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>Alchemilla pedata</i>	1	1	1	1	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Agrocharis melanantha</i>	1	-	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hypericum peplidifolium</i>	1	1	-	-	1	1	-	1	1	1	1	1
<i>Isolepis setaceae</i>	-	1	-	1	1	-	1	1	1	1	1	1
<i>Andropogon amethysticium</i>	-	1	1	1	-	1	1	1	1	1	-	-
<i>Alchemilla abyssinica</i>	1	-	-	1	-	1	1	1	1	-	1	1
<i>Odenlandia monanthos</i>	-	1	-	-	1	-	1	1	1	1	1	1
<i>Plantago africana</i>	-	-	1	-	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>Satureja simense</i>	1	-	-	-	1	-	1	1	1	1	1	1
<i>Lobelia erlangeriana</i>	1	1	1	1	1	1	-	-	1	-	-	1
<i>Deschampsia caespitosa</i>	1	1	1	1	1	1	-	-	1	-	-	-
<i>Digitaria abyssinica</i>	-	1	-	1	1	1	-	1	-	1	-	1
<i>Dichondra repens</i>	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	1
<i>Dichrocephala integrifolia</i>	-	1	1	1	-	1	-	1	1	1	-	1
<i>Eragrostis schweinfurthii</i> var <i>schweinfurthii</i>	1	1	-	1	1	1	-	1	-	-	-	-
<i>Helichrysum odoratissimum</i>	-	1	1	1	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>Hydrocotyle mannii</i>	-	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Poa annua</i>	-	1	-	1	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Helichrysum harenensis</i>	-	-	1	1	-	1	-	1	1	-	-	1
<i>Veronica abyssinica</i>	-	1	-	-	1	-	-	1	-	-	1	1
<i>Euphorbia dumalis</i>	-	1	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-
<i>Poa schimperiana</i>	-	1	-	1	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>Commelina abyssinica</i>	-	-	1	-	-	1	1	1	-	-	1	1
<i>Festuca abyssinica</i>	1	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Monopsis stellarioides</i>	-	1	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Veronica glandulosa</i>	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Helichrysum fomisissimum</i> var <i>guilelmi</i>	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Ficinia clandestina</i>	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aira caryophylla</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stellaria sennii</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Carex conferta</i>	-	-	-	1	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>Alchemilla gunae</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	1	1	1	-
<i>Cotula abyssinica</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Haplocarpha</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1
<i>Galium spurimum</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Kniphofia foliosa</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Viola abyssinica</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Trifolium multinervum</i>	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Centella asiatica</i>	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Trifolium spananthum</i>	-	-	-	-	1	-	-	1	1	1	1	1
<i>Trifolium semipilosum</i> var <i>semipilosum</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1	1
<i>Taraxacum officinalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Crepis carbonaria</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1
<i>Kyllingia spec</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1	1
<i>Trifolium cryptopodium</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1	1
<i>Cerastium afromontanum</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1	1
<i>Conyza variegata</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1	1
<i>Satureja biflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1
<i>Trifolium semipilosum</i> var <i>intermedium</i>	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	1
<i>Satureja paradoxa</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	1

Tab. G: Arten der Samenbank der Lobelien-Standorte W-14 (Web Valley) und D-13 (Dinsho Valley)
Die Reihenfolge der Arten entspricht der Häufigkeit ihres Vorkommens.

	Standort	
	W-14 (Web Valley)	D-13 (Dinsho Valley)
<i>Trifolium burchellianum</i> var <i>johnstonii</i>	37	35
<i>Isolepis setacea</i>	5	10
<i>Oxalis corniculata</i>	10	1
<i>Poa annua</i>	2	12
<i>Poa schimperiana</i>	7	2
<i>Alchemilla abyssinica</i>	1	1
<i>Hypericum peplidifolium</i>	1	2
<i>Veronica glandulosa</i>	2	1
<i>Galium spurimum</i>	3	-
<i>Cotula abyssinica</i>	2	-
<i>Trifolium multinervum</i>	1	-
<i>Dichrocephala chrysanthemifolia</i>	1	-
<i>Festuca abyssinica</i>	1	-
<i>Cerastium afromontanum</i>	-	2
<i>Alchemilla pedata</i>	-	1
<i>Monopsis stellarioides</i>	-	1
<i>Veronica abyssinica</i>	-	1
<i>Agrocharis melanantha</i>	-	1
<i>Pennisetum thunbergii</i>	-	6
<i>Pennisetum humile</i>	-	3

Tab. H: Gesamtartenzahl der Plots der Lobelien-Standorte.

Lage zur Lobelien- Population	Standorte							
	Dinsho Valley		Web Valley				Boka-Shet Valley	
	D-13 Relevé	Gesamt- Artenzahl	W-14 Relevé	Gesamt- Artenzahl	W-15 Relevé	Gesamt- Artenzahl	BS-16 Relevé	Gesamt- Artenzahl
außerhalb	13A	30	14A	24	15A	15	16A	16
	13B	28	14B	24	15B	15	16B	21
	-	-	14C	22	15C	19	16C	17
	-	-	14D	26	-	-	16D	11
	-	-	14E	27	-	-	16E	14
	-	-	14F	26	-	-	-	-
innerhalb	13C	28	14G	25	15D	21	16F	25
	13D	24	14H	20	15E	26	16G	23
	13E	31	14J	29	-	-	16H	23
	13F	32	14K	22	-	-	16J	28
	-	-	14L	16	-	-	16K	19
	-	-	14M	20	-	-	-	-
	-	-	14N	21	-	-	-	-

Abb. A: Nicht-metrische zweidimensionale Skalierung aller Relevés der Standorte BMNP-3 – BMNP-5 (rote Symbole) und Din-9 – Din-12 (blaue Symbole) von 1999 bis 2002. Der Berechnung liegt der relative euklidische Distanzindex zugrunde.
 Rote Symbole (BMNP-3 – BMNP-5): Dreieck: Plots des Jahres 1999, Rechtecke: Plots der Jahre 2000 und 2001, Kreise: Plots des Jahres 2002
 Blaue Symbole (Din-9 – Din-12): Dreieck: Plots des Jahres 1999, Rechtecke: Plots der Jahre 2000 und 2001, Kreise: Plots des Jahres 2002

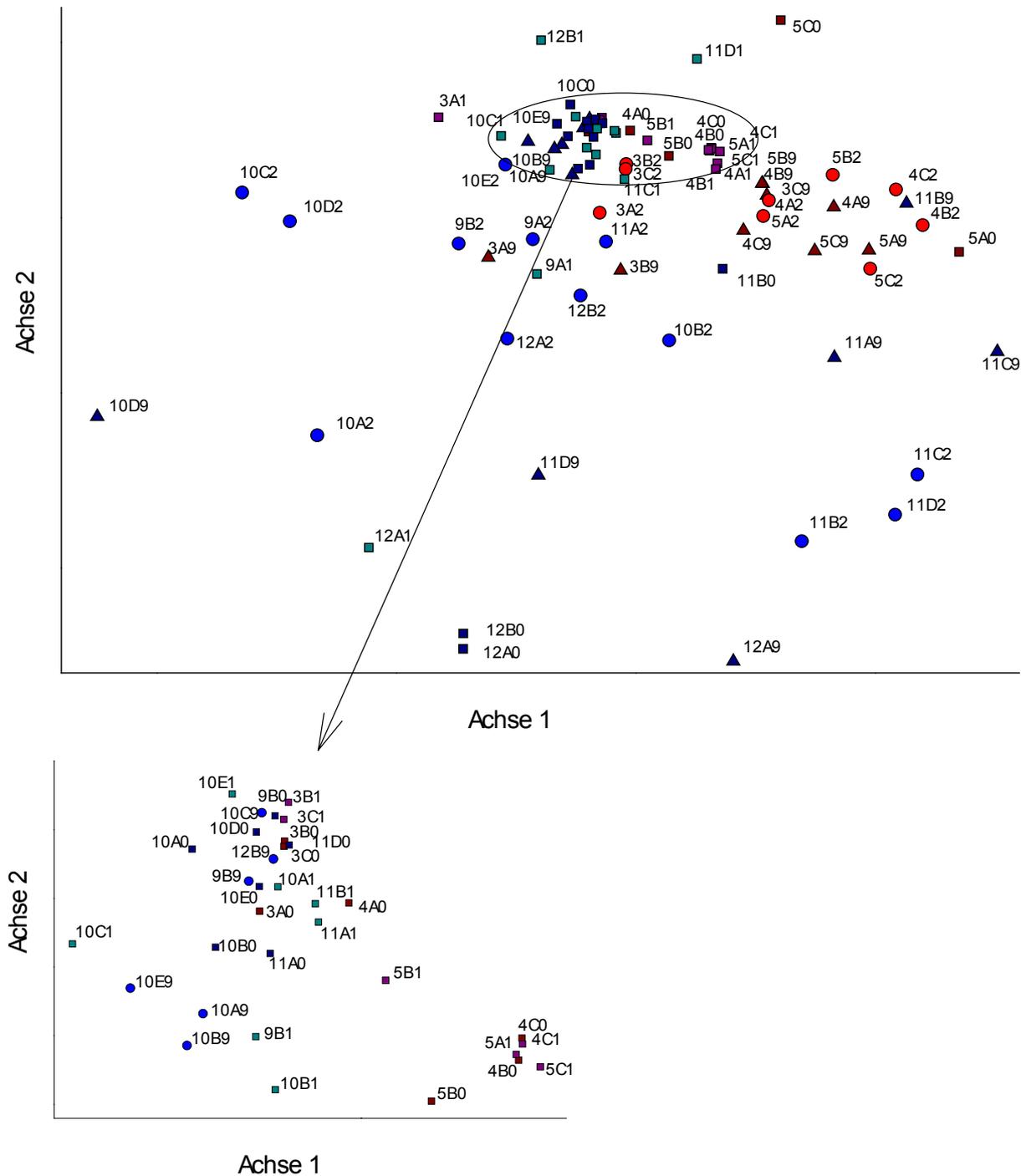


Abb. B: Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA) der Vegetation von 23 Lobelien-Plots in Verbindung mit den Bodenparametern pH-Wert, Ton-Anteil, C/N-Verhältnis und wasserlös. Phosphat-P.
Gelbe Rechtecke: Standort BS-16; Blaue Kreise und Dreiecke: Standort W-14; Rote Kreise: Standort D-13

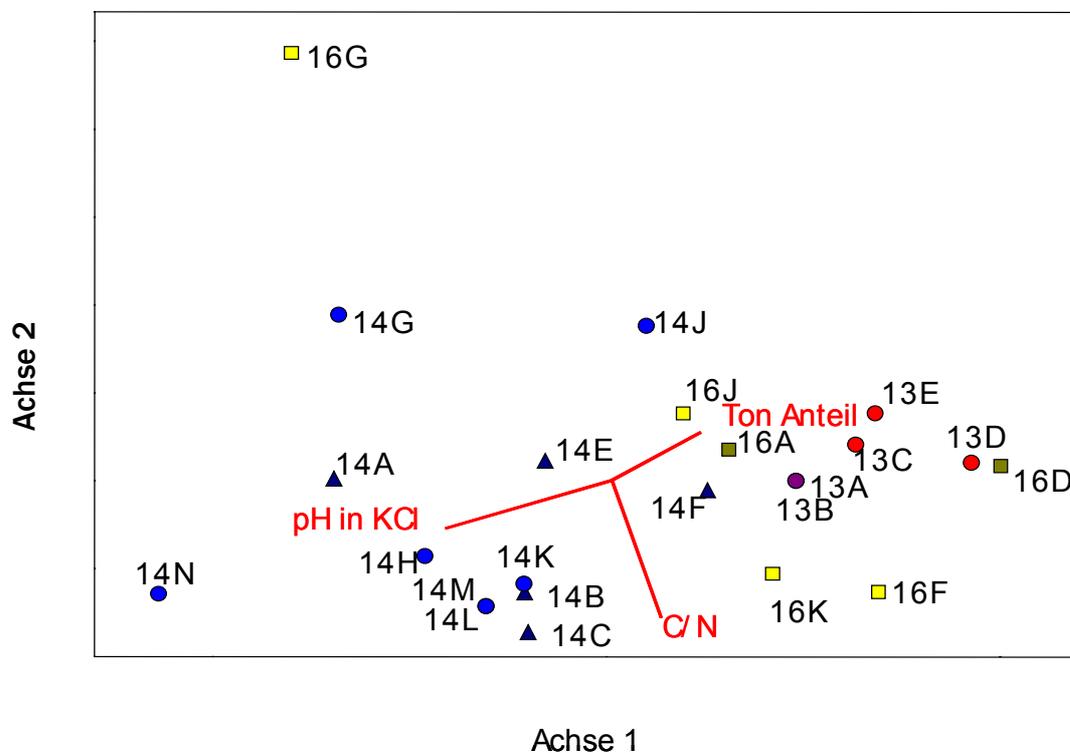


Abb. C: Ausbreitende Weidezeiger im BMNP: Im Vordergrund *Solanum giganteum* und *Euphorbia dumalis* als Beispiele sich rasch ausbreitender Unkräuter. Im Hintergrund *Juniperus procera* (Photo: P. Nauke 2002)



ERKLÄRUNG

Hiermit erkläre ich, dass ich diese Arbeit selbständig verfasst habe und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe. Ferner erkläre ich, dass ich nicht anderweitig mit oder ohne Erfolg versucht habe, diese Dissertation einzureichen. Ich habe keine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden.

Bayreuth, den 16. Okt. 2005

(Pascale A. Nauke)