

DISS. ETH No. 15830

**PATTERNS AND DYNAMICS OF
SECONDARY *ACACIA ZANZIBARICA* WOODLANDS
AT MKWAJA RANCH, TANZANIA**

A dissertation submitted to the
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY
ZURICH

for the degree of
Doctor of Natural Sciences

presented by

ROLAND COCHARD

BAppSc(Hons),

James Cook University of North Queensland, Australia

born 5.10.1974 in Zurich, Switzerland

accepted on the recommendation of
Prof. Dr. Peter J. Edwards, examiner
Dr. Jean-Pierre Sorg, co-examiner
Dr. Werner Suter, co-examiner

Zurich, December 2004

Summary

In recent decades African savannas have been increasingly used for large-scale private cattle ranching; the success of ranching enterprises has, however, often been limited by problems of bush encroachment. There are various reasons for woody encroachment in savanna rangelands. Livestock reduces the vigour of grasses while promoting seed germination, establishment and survival of woody species. Lower grass biomass diminishes the frequency and intensity of fires, which also favours the woody component. Finally, domestic livestock tend to be predominantly grazers but they displace a range of native browsers that control tree seedlings effectively or keep small trees in the fire flame zone. Various studies have documented the causes of bush encroachment under ranching in Africa and elsewhere; almost none, however, have investigated the changes in vegetation dynamics in secondary bushlands or woodlands after the abandonment of ranching. This study investigates aspects of bush encroachment on a former cattle ranch (Mkwaja Ranch) in a savanna ecosystem on the Tanzanian coast. The ranch was in operation for 46 years (until August 2000) and now forms part of the newly created Saadani National Park (gazetted in October 2003). The main focus of the work described here concerns the patterns, dynamics and changes of secondary *Acacia zanzibarica* woodlands after cattle grazing has ceased.

In a first study at landscape scale we described the main vegetation types of the area of Mkwaja Ranch and former Saadani Game Reserve and related their patterns of distribution to the former use of the ranch for cattle. Following field surveys in late 2001, 15 distinct types of grassland and bush vegetation were defined and a vegetation map was created using a Landsat TM satellite image of 1994. Two main spatial trends were detected in the vegetation. One was a large-scale decrease in the cover of bushland from the most intensively used parts of the ranch through more extensively used areas to the game reserve; this trend was attributed to differences in management history as well as to climatic and topographic factors. A second trend was a radial vegetation pattern associated

with the enclosures where cattle were herded at night (paddocks). High amounts of three bushland (respectively woodland) types [dominated by (i) *Acacia zanzibarica*, (ii) *Dichrostachys cinerea*, *Acacia nilotica* or *Acacia mellifera* and (iii) *Terminalia spinosa*] occurred in a zone between 300 and 2500 m from the paddocks, with a peak in bush density at about 900 m (mean value for 18 paddocks). There was also a radial trend in the grassland communities: close to the paddocks there was short grass vegetation containing many ruderals, while the tall grassland types occurred further away in the areas less affected by cattle.

Subsequent work focussed on the structure and dynamics of *Acacia zanzibarica* woodlands in an area intensively used by cattle until 2000. In two survey studies we described vegetation structure and biomass, ecological processes and tree demography along a gradient from open savanna to dense woodland at three different sampling dates. We established and surveyed 97 circular study plots on which we sampled or estimated various parameters of soil characteristics, grass biomass, *A. zanzibarica* tree stands and recruitment. By multiple regression techniques we analysed the trends and interrelationships between different parameters along the tree density gradient. In the third study we experimentally investigated how the creation of woodland gaps affects environmental conditions, vegetation development and tree regeneration. In each of four study areas, twelve plots were selected and assigned to three treatments: control plots (NN), plots where all trees were felled by chain saw (FN), and cut plots where tree stumps were poisoned (FP). At three sampling dates the same parameters were assessed as in the two other studies. Additionally, in June 2002 transpiration rates of acacia and grass leaves were measured in a cut plot and in a control plot. In February 2003, temperatures of fire were measured at two sites, and the effects of fire on acacia seeds were assessed.

The first survey study showed that tree density reflected an underlying soil texture gradient, with few trees on more sandy soils and closed woodland mostly on loamy-clayey soils. Levels of soil organic matter and phosphorus increased along this gradient, and nitrogen levels were highest in dense tree stands.

Spinescence of branches was highest on trees in open savanna, while the abundance of pseudogalls and ant nests only increased with increasing tree size. Ant nest counts and tree living wood ratio (~ tree vigour) best explained foliage flush during the two wet seasons. During the dry season, competition with the grass layer and other trees in dense stands had a higher influence on tree foliage. The grass layer was strongly influenced by fire; live biomass also decreased with increasing tree density. Although the leaf area index (LAI) of the tree layer was on average about half that of the grass layer, the overall transpiration rates were estimated to increase with increasing tree density.

The data on tree size distribution suggested that stands were not even-aged but that there had been several phases of tree establishment during the last 20 years. There was little evidence of self thinning due to competition, and the main cause of tree death during the study period was probably fire. Some trees, especially those of low vigour (as measured by the living wood ratio) were probably directly killed by fire. However, our results suggest that most tree mortality was caused only indirectly by the fire, and resulted mainly from water stress on clayey soils where water probably did not percolate beyond the grass rooting zone during the subsequent wet season with below-average rainfall. A hypothetical model of the impact of fire on tree stands is presented and explained.

Flowering and pod production were highly correlated with tree size. In contrast to flowering, pod production decreased in dense stands, indicating intra-specific competition for resources. Seed production of about 7.4 m^{-2} was very low compared to other woodlands with invasive leguminous trees. Seedling density was significantly related to soil and grass layer variables but not to seed rain. No seedlings survived until the late dry season, probably because of drought. Half of the trees 'killed' by fire (i.e. topkill) responded by producing coppice shoots from the stem base.

The experimental study showed that grass growth during the wet seasons was significantly higher in cut plots than in the control plots, but until the dry season

there were no longer significant differences of grass biomass between treatments. Grazing by wild animals was minor, but significantly higher on cut plots than on controls. Soil water content measured 14 days after rainfall was higher on cut plots compared to controls. This difference was apparently due to maybe three times higher rates of transpiration by *A. zanzibarica* trees than by grasses, as indicated by the porometer study. Seedling establishment and persistence were significantly higher on cut plots than on controls. Seedling establishment was also influenced by fires; seeds were scarified by low intensity fires but killed in hot fires. The seedbank appeared to be transient. No seedlings were found in the late dry season, confirming other observations that there is presently no successful recruitment. There was also little evidence of successful vegetative propagation. On FN plots 68 % of stumps had coppice shoots three months after felling of which only 28 % were still alive at the end of the study. There was no increase in shoot lengths during the study period, suggesting that the shoots were unable to escape above the grass layer. The density of root suckers varied among sites, but was not affected by the cutting treatments or by fire.

We conclude that, although bush encroachment had a significant impact on grazing resources for cattle and native wildlife, soil factors and fire are more important determinants of the structure of savanna in the long term. Dieback of *A. zanzibarica* occurred even in the absence of large, destructive herbivores such as elephant; tree recruitment was not successful under the prevailing conditions, with very low mammalian herbivory and regular fires. Hence, the woodland will probably revert naturally to predominantly grassland vegetation within the next 10-20 years. However, savanna regeneration can also be promoted by wood cutting which does not disturb the soil and affect tree roots (probably leading to increased root suckering). *A. zanzibarica* woodlands may, therefore, be seen as a transitional state or as the extreme end of bush density in a still resilient humid savanna. However, if there are future changes in the numbers of large herbivores or the frequency of fires, the balance between grass and tree components could change again. With regard to former ranching practices, we conclude that the

problem of bush encroachment does not inevitably make ranching impossible. We conclude that it should be possible to develop a long-term rotation system that is both profitable and sustainable.

Acacia zanzibarica is distinguished by its association with symbiotic ants from other African species of *Acacia* which are mainly chemically defended against herbivores. Some of the results obtained during this study indicated that this association may have some significant consequences for the trees' responses to impacts such as fire, and ultimately tree demography. A final chapter provides an overview of current knowledge about ant-acacia associations in Africa and makes some suggestions for further studies.

Zusammenfassung

Die wirtschaftliche Nutzung afrikanischer Savannen durch Viehbeweidung ist in den letzten Jahrzehnten vermehrt vorangetrieben worden, oft durch grosse Privatunternehmen; der Erfolg wurde jedoch häufig gedämpft durch unerwartete Probleme von Verbuschung auf den Weideflächen. Es gibt verschiedene Gründe für die Verbuschung von Savannen unter starker Beweidung. Der Weidedruck sowie der Huftritt der Kühe bewirken eine Schwächung der Grasnarbe, wogegen das Spriessen von Baumsamen sowie der Wuchs und das Ueberleben von Holzsprösslingen favorisiert werden. Weniger Grasbiomasse vermindert die Häufigkeit und Stärke von Buschfeuern in Weidegebieten, was ebenfalls die Verjüngung von Holzpflanzen begünstigt. Des Weiteren fressen Kühe in erster Linie Gras, aber grosse Viehherden verdrängen eine Vielzahl von einheimischen Wildtieren, welche Baumsprösslinge abäsen und kleinere Bäume am Wachsen hindern, wodurch diese durch Buschfeuer verwundbar bleiben. Viele Studien in Afrika und anderswo haben bisher die Ursachen von Verbuschung in Savannenweidegebieten untersucht; es gibt jedoch äusserst wenige Studien über die Veränderungen der Vegetationsdynamik in sekundären Buschwäldern, nachdem die Weidenutzung aufgegeben wurde. Die hier präsentierte Studie untersucht verschiedene Aspekte der Verbuschung auf einer ehemaligen Viehranch (Mkwaja Ranch) in einem Savannenökosystem in der tansanischen Küstenebene. Die Ranch war während 46 Jahren in Betrieb (bis August 2000) und wurde kürzlich Bestandteil des neu gegründeten Saadani Nationalparks (amtlich seit Oktober 2003). Der Schwerpunkt der hier beschriebenen Arbeit liegt auf der Untersuchung der räumlichen Muster, der Dynamik und der Veränderungen von sekundärem *Acacia zanzibarica*-Buschwald, nachdem die Nutzung durch Viehbeweidung aufgegeben wurde.

In einer ersten Studie auf Landschaftsebene haben wir die wichtigsten Vegetationstypen im Gebiet der Mkwaja Ranch und des ehemaligen Saadani Wildreservates beschrieben und wir haben deren Verbreitungsmuster in Bezug

gesetzt zu dem ehemaligen Beweidungsmuster auf der Ranch. Aufgrund von Feldaufnahmen gegen Ende 2001 wurden 15 verschiedene Typen von Grasland- und Buschlandvegetation definiert, und eine Vegetationskarte wurde erstellt mit Hilfe eines Landsat TM Satellitenbildes aus dem Jahre 1994. Die Analysen zeigten in erster Linie zwei räumliche Vegetationstendenzen. Eine erste Tendenz war eine grossräumige Abnahme der Verbreitung von Buschland von den am intensivsten genutzten Gebieten der Ranch über die eher extensiv genutzten Gebiete zum Wildreservat; dieser Trend wurde erklärt mit Unterschieden der Landnutzungsgeschichte sowie klimatischen und topographischen Faktoren. Eine zweite Tendenz war ein radiales Vegetationsmuster in Verbindung mit den eingezäunten Weideplätzen (Koppeln oder Bomas), wo die Viehherden unter Bewachung die Nacht verbrachten. Grosse Bestände von drei Typen von Buschland (bzw. Buschwald) [dominiert von (i) *Acacia zanzibarica*, (ii) *Dichrostachys cinerea*, *Acacia nilotica* oder *Acacia mellifera* und (iii) *Terminalia spinosa*] befanden sich in einer Zone von 300 bis 2500 m Distanz zu den Koppeln, mit der grössten Dichte bei ungefähr 900 m Distanz (Durchschnitt für 18 Koppeln). Es gab auch ein radiales Vegetationsmuster in den Grasland-Pflanzengesellschaften: In der Nähe der Koppeln gab es vorwiegend kurze Grasvegetation mit vielen Ruderalgräsern, wogegen die hochwüchsigen Graslandtypen in Gegenden zu finden waren, die weniger beeinträchtigt waren durch Viehbeweidung.

Die danach folgenden Arbeiten konzentrierten sich auf die Struktur und Dynamik der *Acacia zanzibarica*-Buschwälder in einem Gebiet, das intensiv beweidet wurde bis ins Jahr 2000. In zwei Feldstudien beschrieben wir die Struktur und Biomasse der Vegetation sowie ökologische Prozesse und demographische Aspekte der Bäume entlang eines Gradienten von offener Savanne zu dichten Baumbeständen zu drei verschiedenen Zeitpunkten. Auf 97 permanenten, runden Aufnahmeflächen wurden Messungen gemacht (durch Auswertung von Stichproben oder visuellen Schätzungen) von verschiedenen Parametern wie Bodentextur und Nährstoffe, Grasbiomasse, Baumbestände von

A. zanzibarica und deren Verjüngung. Mit multiplen Regressionsmethoden ermittelten wir dann die Tendenzen und Interrelationen zwischen den verschiedenen Parametern entlang des Baumdicke-Gradienten. In einer dritten Studie untersuchten wir experimentell, welchen Einfluss die Auslichtung von dichten Baumbeständen auf die Umweltbedingungen, Vegetationsentwicklung und Baumverjüngung hat. In jedem von vier Studiengebieten wurden zwölf Studienflächen ausgewählt und drei Behandlungen zugeordnet: Kontrollflächen (NN), Flächen, auf denen alle Bäume mit einer Motorsäge gefällt wurden (FN), und gefällte Flächen, auf denen die Baumstrünke zusätzlich vergiftet wurden (FP). Zu drei Zeitpunkten wurden dieselben Parameter gemessen wie in den oben erwähnten Studien. Zusätzlich wurden im Juni 2002 die Transpirationsraten von Akazien- und Grasblättern auf einer Kontrollfläche und einer abgeschnittenen Fläche gemessen. In zwei Studiengebieten wurden im Februar 2003 die Temperaturen von einem Buschfeuer gemessen, und die Einwirkung des Feuers auf Akaziensamen wurde untersucht.

Wie die erste Studie zeigte, widerspiegelte die Dichte der Baumbestände einen Gradienten in der Bodentextur; auf Sandboden hatte es wenig Bäume, wogegen dichte Baumbestände vorwiegend auf Böden mit einer feinen Textur (Ton-Schluff) zu finden waren. Auch der Gehalt von organischem Material und Phosphat stieg entlang dieses Bodentexturgradienten; Stickstoff war zudem besonders angereichert unter dichten Baumbeständen. Akaziendornen waren am dichtesten an den Ästen von Bäumen, die in der offenen Savanne standen, wogegen die Häufigkeit von Hohldornen (Pseudogallen) und Ameisennestern nur mit der Baumgröße korrelierten. Die Anzahl von Ameisennestern und der Lebend-Holz-Anteil (~ Lebenskraft) eines Baumes waren die wichtigsten Faktoren, die während der Regenzeit mit dem Blattwuchs korrelierten. In der Trockenzeit hatte demgegenüber die Ressource-Konkurrenz mit der Grasschicht und anderen Bäumen offenbar einen grösseren Einfluss auf den Blattanteil der Baumkronen. Die Grasschicht wurde stark beeinflusst durch Buschfeuer; frische Grasbiomasse war zudem unter hoher Baumdicke reduziert. Obwohl der

Blattflächenindex (LAI) der Baumschicht nur etwa halb so gross war wie derjenige der Grasschicht, so ergaben die Schätzungen dennoch, dass die Gesamt-Transpirationsrate in zunehmend dichteren Baumbeständen ansteigt.

Die Daten über die Grössenverteilung der Bäume deuteten darauf hin, dass die Baumbestände nicht gleichaltrig waren, sondern dass es während der letzten 20 Jahre wohl mehrere Etablierungs-Episoden gegeben hatte. Es gab wenig Anzeichen von Selbst-Auslichtung durch Ressource-Konkurrenz in dichten Baumbeständen; die wichtigste Ursache für das Absterben von Bäumen im Zeitraum dieser Studie war wahrscheinlich Feuer. Einige Bäume, besonders jene mit einer niederen Lebenskraft (gemessen an dem Lebend-Holz-Anteil), wurden wahrscheinlich direkt getötet durch Feuereinfluss. Unsere Resultate deuteten jedoch darauf hin, dass der Hauptanteil des Baumsterbens nur indirekt durch Feuer verursacht wurde. Das Baumsterben erklärte sich in der Folge vorwiegend aus dem Wassermangel auf Böden mit hohem Tongehalt, wo Wasser oft nicht tiefer sickern kann als in die Graswurzelzone, besonders nach den leichten Regenfällen in der darauffolgenden frühen Regenzeit. Ein hypothetisches Modell für die Ursachen des Baumsterbens wird präsentiert und erklärt.

Die Produktion von Blüten und Hülsenfrüchten korrelierte stark mit der Baumgrösse. Im Gegensatz zur Blütenproduktion war die Früchteproduktion jedoch negativ beeinflusst in dichten Baumbeständen, was auf intraspezifische Ressource-Konkurrenz hindeutete. Die Samenproduktion von ca. 7.4 m^{-2} war sehr gering verglichen mit anderen Buschwäldern von invasiven, leguminösen Bäumen. Die Dichte der Sprösslinge war in erster Linie erklärbar aus Variablen der Boden- und Grasschicht, jedoch nicht aus der Samenproduktion der Bäume. Kein Sprössling überlebte bis in die späte Trockenzeit, wahrscheinlich aus Wassermangel. Die Hälfte der Bäume, die durch Feuer getötet wurden (d.h. Baumstammtod), spross wieder aus dem Wurzelstock.

Die experimentelle Studie zeigte, dass der Graswuchs während der Regenzeit erheblich höher war in abgeschnittenen Flächen verglichen zu Kontrollflächen, aber bis zur Trockenzeit gab es keine signifikanten Unterschiede mehr in der

Grasbiomasse zwischen experimentellen Behandlungen. Das Abgrasen durch wilde Tiere war relativ unbeachtlich, aber dennoch deutlich höher auf Schnittflächen verglichen mit Kontrollflächen. Der Wassergehalt im Boden 14 Tage nach einem heftigen Regenfall war höher auf Schnitt- als auf Kontrollflächen. Dieser Unterschied war offenbar zu erklären durch eine schätzungsweise dreimal höhere Transpirationsrate bei *A. zanzibarica* Bäumen als bei Gräsern, wie die Porometerstudie indizierte. Die Etablierung und das Ueberleben von Sprösslingen waren erheblich höher auf Schnitt- als auf Kontrollflächen. Die Etablierung war auch beeinflusst durch Buschfeuer; die Dormanz von Akaziensamen wurde gebrochen durch Feuer mit niedriger Intensität, wogegen viele Samen getötet wurden durch sehr heisse Feuer. Die Samenbank schien transient (vorübergehend) zu sein. Keine Sprösslinge wurden in der späten Trockensaison gefunden, was andere Beobachtungen bestätigte, dass gegenwärtig keine erfolgreiche Verjüngung stattfand. Auf den FN-Flächen fanden sich bei 68 % der Baumstrünke junge Triebe 3 Monate nach Baumschnitt, wovon aber nur 28 % (19 % Total) überlebten bis Ende der Studie. Im Allgemeinen wuchsen die Triebe nicht während des Studienzeitraumes, was andeutete, dass die Triebe nicht fähig waren über die Grasschicht hinauszuwachsen. Die Dichte von Wurzeltrieben variierte zwischen den Studiengebieten, wurde aber nicht beeinflusst durch Schnittbehandlungen und auch nicht durch Buschfeuer.

Wir schlussfolgern, dass, obgleich die Verbuschung einen erheblichen Einfluss auf die Weideressourcen von Vieh und von Wildtieren hatte, langfristig Bodenfaktoren und Feuer die Savannen-Struktur als massgebende Determinanten bestimmen. Auslichtung von *A. zanzibarica*-Beständen geschah auch ohne grosse, destruktive Herbivoren wie Elefanten; die Verjüngung war nicht erfolgreich unter den gegebenen Bedingungen mit sehr wenig Beweidung und regelmässigen Buschfeuern. Deshalb wird der Buschwald wohl wieder auf natürliche Weise einer offenen Savannenlandschaft stattgeben über die Zeit der nächsten 10-20 Jahre. Des Weiteren ist aber auch eine beschleunigte Oeffnung

der Baumbestände möglich durch Abholzung, welche nicht den Boden und die Baumwurzeln beeinträchtigt (was möglicherweise das Ausschlagen von Wurzeltrieben fördert). *A. zanzibarica*-Buschwälder könnten deshalb als Uebergangsstadien betrachtet werden oder als ein Extremzustand von Buschdichte in einer elastischen, immer noch resistenten Feuchtsavanne. Gäbe es jedoch zukünftige Veränderungen in der Anzahl von grossen Herbivoren oder der Frequenz von Feuer, könnte sich das Gleichgewicht zwischen Gras- und Baumkomponenten erneut verändern. Bezüglich der ehemaligen Viehwirtschaft folgern wir, dass Verbuschung nicht unbedingt zum Misserfolg des Unternehmens führen muss; es sollte möglich sein auf lange Zeit ein Rotationsbetriebssystem zu entwickeln, welches beides, profitabel und nachhaltig ist.

Acacia zanzibarica unterscheidet sich durch die Symbiose mit Ameisen von anderen afrikanischen Akazienarten, welche sich vorwiegend mit chemischen Blattstoffen gegen Herbivoren verteidigen. Einige der Resultate dieser Studie deuteten an, dass diese Symbiose möglicherweise erhebliche Konsequenzen hat auf die Art und Weise, wie der Baum auf solche dramatischen Einflüsse wie Buschfeuer reagiert, und schlussendlich auf die Demographie des Baumes. Ein letztes Kapitel gibt einen Ueberblick über das gegenwärtige Wissen über Ameisen-Akazien-Gemeinschaften in Afrika und macht einige Vorschläge für weitere Studien.