



Doctoral Thesis

Impact of woody encroachment on soil-plant-herbivore interactions in the Kafue Flats floodplain ecosystem

Author(s):

Blaser, Wilma J.

Publication Date:

2013

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-009933926> →

Rights / License:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

DISS. ETH No. 21068

**IMPACT OF WOODY ENCROACHMENT ON SOIL-PLANT-HERBIVORE
INTERACTIONS IN THE KAFUE FLATS FLOODPLAIN ECOSYSTEM**

A dissertation submitted to
ETH ZURICH

for the degree of
Doctor of Sciences

presented by
WILMA JUDITH BLASER
MSc in Environmental Sciences, ETH Zürich

born 22. June 1983
citizen of Trubschachen (BE), Switzerland

accepted on the recommendation of
Prof. Dr. Peter J. Edwards, examiner
PD Dr. Harry Olde Venterink, co-examiner
Dr. Julian Thompson, co-examiner

2013

Summary

Ecosystems in which a high proportion of the aboveground primary production is consumed by large herbivores (both wild and domestic) are known as grazing ecosystems. In recent decades the structure of many grazing ecosystems has been altered by the spread of woody species. By changing the availability of light, water and nutrients, encroachment can have major effects on the understory layer, and hence alter the availability of forage for herbivores.

This study was performed in the Kafue Flats wetlands in Zambia, a large, seasonally inundated floodplain composed of flooded grasslands and marshes, and higher lying termitaria grasslands. The hydrological regime of the Kafue Flats has changed considerably since the construction of two dams across the river Kafue in the 1970s. Furthermore, during the past two decades parts of the floodplain area have been substantially encroached by the South American shrub *Mimosa pigra*, while the termitaria zone has been invaded by the native shrubs *Dichrostachys cinerea* and several *Acacia* species. Large herds of Kafue Lechwe (*Kobus leche* ssp. *kafuensis* Haltenorth, 1963), an endemic antelope species, graze the Kafue Flats ecosystem and migrate seasonally between the termitaria and floodplain areas.

The overall aim of this thesis is to determine the consequences of shrub encroachment for (i) soil carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) pools and availabilities, (ii) the diversity, quality and productivity of understory herbaceous plants, and (iii) the food supply of the Kafue lechwe, and its possible effects upon the size of the population. In addition to a field study, I carried out a meta-analysis of the effects of shrub encroachment on soil nutrients and productivity of understory vegetation.

The spread of the leguminous shrub *D. cinerea* in the termitaria area has had major effects on soil conditions, with N and P pools and availabilities increasing with increasing shrub cover and age. This accumulation of soil N and P was consistent with studies of other leguminous shrubs that form a high canopy. The results indicate that *D. cinerea* was not limited by shortages of soil N and P, and there was no apparently negative feedback of nutrient availability upon growth.

Encroaching woody species vary widely in their effects on understory vegetation. The meta-analysis reconciles previously conflicting results and

demonstrates that the differences can be explained largely by the functional and morphological traits of different species (i.e. N-fixing ability and height of the canopy above the soil surface) and the rainfall in an area. Along a wide rainfall gradient, N-fixing trees with high canopies showed positive (i.e. net facilitative) effects on understory productivity in drier regions, but negative (i.e. net competition) in wet regions. Woody species with low canopies casting dense shade always had negative effects on understory productivity regardless of water and nutrient relations.

The effect of increasing shrub cover upon understory biomass differed between the two shrub species. Beneath *Mimosa pigra* (a low canopy species), available herbaceous biomass, plant species richness and grass cover all declined linearly with increasing shrub cover, while for *D. cinerea* (a high canopy species) the relationships were unimodal and only decreased plant species richness and grass cover at shrub cover above 40%. Furthermore, *D. cinerea* led to a more than doubling of foliar N and P concentrations, while *M. pigra* density had no net effect. These contrasting results indicate that there is no general pattern for encroaching woody species along cover gradients and that canopy architecture and level of encroachment have to be taken into account when assessing potential effects of shrubs on soil or understory vegetation.

The seasonal movements and changes in the nutritional status of the Kafue lechwe were strongly linked to flood height and food resources in their wet season habitat (termitaria). Animals suffered nutritional stress in the period before the annual floods receded, and recovered when the floods allowed them to migrate to the floodplain. Hence, food in the floodplain, where *M. pigra* is now encroaching, does not seem to be limiting the lechwe population. During the period of food scarcity the lechwe – although considered a strict grazer – were found to consume *D. cinerea* seedpods, with apparently beneficial effects for their nutritional status. The fact that lechwe utilized *D. cinerea* as food, and also that shrubs increased the nutritional quality of understory grasses, suggest that effect of encroachment has been less negative than previously supposed. Rather, the critical factor determining the lechwe population seems to be the timing of flooding, both its rise and fall, which influences floodplain productivity and largely determines when animals can leave the termitaria grasslands and feed on the better quality herbage of the floodplain. Hence, water management is of crucial importance for conservation of this species.

In conclusion, encroachment of the Kafue Flats ecosystem by two morphologically different leguminous shrubs has had large effects on understory vegetation. These effects depend strongly on the canopy structure of the different shrubs and their ability to fix N, as well as upon the degree of encroachment. Thus, merely quantifying the extent of woody plant invasion does not necessarily yield reliable predictions about its consequences for grazers. Although woody encroachment has reduced herbage production, the Kafue lechwe have been resilient to this decline because they were able to adapt their diet and benefit from shrubs as a dry season food supplement. These findings add to our understanding of the effects of woody plant encroachment on grassland and wetland ecosystems, and should contribute to the sustainable management and conservation of these ecosystems and their herbivores.

Zusammenfassung

Ökosysteme, in welchen Huftiere grosse Anteile der Primärproduktion konsumieren, werden als Weideland-Ökosysteme bezeichnet. In den letzten Jahrzehnten führte Verbuschung in vielen dieser Weideland-Ökosysteme zu einer Veränderung der Vegetationsstruktur. Verbuschung verändert die Verfügbarkeit von Licht, Wasser und Nährstoffen, sie kann daher einen wesentlichen Einfluss auf die Vegetation im Unterwuchs haben und somit das Futterangebot für Herbivore verändern.

Diese Studie wurde im Kafue Flats-Ökosystem, einem saisonal überfluteten Auengebiet in Sambia, durchgeführt. Das Ökosystem besteht aus Feuchtwiesen und Sümpfen sowie einem höher gelegenen, durch zahlreiche Termitenhügel gekennzeichneten Grasgebiet (Termitaria). Seit der Konstruktion von zwei Staudämmen am Kafue Fluss hat sich die Hydrologie der Kafue Flats drastisch verändert: Teile der Feuchtwiesen erlitten Verbuschung durch die invasive Strauchart *Mimosa pigra*, und die Termitaria verzeichnete eine Zunahme der Baumdichte durch *Dichrostachys cinerea* und verschiedene Akazienarten. Das Kafue Flats-Ökosystem wird von grossen Herden der endemischen Kafue-Litschi-Moorantilope (*Kobus leche* ssp. *kafuensis* Haltenorth, 1963) beweidet. Je nach Saison wandern die Litschi-Moorantilopen zwischen den Termitaria und den Feuchtwiesengebieten.

Ziel dieser Dissertation war es, den Einfluss von Verbuschung auf (i) Kohlenstoff (C), Stickstoff (N) und Phosphor (P) Pools und Verfügbarkeiten im Boden, (ii) die Artenvielfalt, Qualität und Primärproduktion der Vegetation im Unterwuchs, und (iii) das Futterangebot für die Litschi-Moorantilope sowie dessen möglichen Effekt auf die Populationsgrösse der Litschi-Moorantilope zu ermitteln. Zusätzlich zu den Untersuchungen im Feld, führte ich eine Meta-Analyse über die Auswirkungen von Verbuschung auf die Boden-Nährstoffe und die Primärproduktion der Vegetation durch.

Die Zunahme der N-fixierenden Strauchart *D. cinerea* in der Termitaria hatte einen grossen Effekt auf die Bodeneigenschaften und erhöhte N und P Pools sowie Verfügbarkeiten mit zunehmender Strauchdichte und zunehmendem Alter. Die Akkumulation von N und P im Boden war vergleichbar mit Studien, welche andere N-fixierende Bäume und Büsche mit erhobenen Baumkronen untersuchten. Meine Resultate zeigen auf, dass *D. cinerea* nicht durch einen Mangel an N und P im Boden

limitiert wird und dass die Verfügbarkeit an N und P kein negatives Feedback auf das Wachstum des Strauches hat.

Der Einfluss von Verbuschung auf die Vegetation im Unterwuchs variiert stark zwischen verschiedenen Holzgewächsen. Die Meta-Analyse ermöglichte es mir, zuvor gegensätzliche Resultate unter einen Hut zu bringen, und sie zeigte auf, dass die Unterschiede grossteils von funktionellen und morphologischen Merkmalen der verschiedenen Arten (d.h. von ihrer Fähigkeit, Stickstoff zu fixieren und von der Höhe der Baumkronen über dem Boden) sowie vom Niederschlag in einem Gebiet abhängen. Stickstoff-fixierende Holzgewächse entlang eines Niederschlaggradienten hatten positive Effekte auf das Wachstum der Vegetation im Unterwuchs in trockenen Regionen, aber negative Effekte in Regionen mit hohem Niederschlag. Holzgewächse mit niedrigen Baumkronen, welche dichte Schatten werfen, hatten immer einen negativen Effekt auf das Wachstum im Unterwuchs, unabhängig vom Niederschlag.

Zunehmende Dichten der beiden Straucharten *Mimosa pigra* und *D. cinerea* hatten einen unterschiedlichen Einfluss auf die Vegetation im Unterwuchs. Unter *M. pigra* (einer Strauchart mit niedriger Baumkrone), führte eine Zunahme der Strauchdichte zu einer linearen Abnahme der krautartigen Biomasse, der Artenvielfalt sowie der Dichte der Grasbedeckung, während der Zusammenhang unter *D. cinerea* (einer Strauchart mit erhöhter Baumkrone) unimodal war. Zudem führte eine Zunahme der Dichte von *D. cinerea* zu mehr als einer Verdoppelung der N und P Konzentrationen im Pflanzenmaterial der Gräser im Unterwuchs, während *M. pigra* keine solchen Effekte zeigte. Diese kontrastierenden Resultate zeigen, dass es kein generelles Muster gibt, wie sich Straucharten entlang eines Gradienten mit zunehmender Dichte verhalten und dass die Architektur der Baumkronen sowie der Grad der Verbuschung mitbeachtet werden muss, wenn man die potentiellen Effekte von Sträuchern auf die Vegetation im Unterwuchs abschätzen will.

Die saisonalen Migrationsbewegungen sowie Veränderungen im Ernährungszustand der Litschi-Moorantilopen waren stark von den Wasserständen in den Feuchtwiesen sowie den Nahrungsressourcen im - in der Regenzeit beweideten - Habitat (Termitaria) abhängig. In der Zeit, bevor die Wasserstände nach der jährlichen Überflutung sinken, litten die Tiere unter Mangelernährung und erholten sich erst, wenn es ihnen tiefere Wasserstände erlaubten, in die Feuchtwiesen zu migrieren. Demzufolge scheint die Nahrungsverfügbarkeit in den Feuchtwiesen, wo die Verbuschung durch *M. pigra* stattfindet, nicht limitierend für die Litschi-

Population zu sein. Ich stellte fest, dass die Litschi-Moorantilope während der Zeitspanne der Futterknappheit *D. cinerea* Samenkapseln frassen, dies obschon die Antilope als strikt grasfressende herbivore Art klassifiziert ist. Der Konsum von *D. cinerea* Samenkapseln wirkte sich positiv auf den Ernährungszustand der Litschi-Moorantilope aus. Die Tatsache, dass Litschi *D. cinerea* als Nahrung nutzten und dass diese Strauchart die Nährqualität des Grases im Unterwuchs erhöhte, deutet darauf hin, dass der Effekt der Verbuschung durch *D. cinerea* weniger negativ sein kann, als zuvor vermeintlich angenommen. Vielmehr scheint das Timing der jährlichen Überflutung, sowie das Steigen wie auch das Zurückgehen des Wasserpegels der kritische Faktor zu sein, welcher die Grösse der Litschi-Population festlegt. Das Timing der Überflutung beeinflusst die Primärproduktion der Vegetation in den Feuchtwiesen und bestimmt zu einem grossen Teil, wann die Antilopen die Termitaria verlassen können, um in den nahrhafteren Feuchtwiesen zu weiden. Die Wasserwirtschaft (water management) ist demzufolge von entscheidender Bedeutung für die Erhaltung der Litschi-Moorantilope in den Kafue Flats.

Abschliessend lässt sich daher folgern, dass die Verbuschung durch zwei morphologisch unterschiedliche, Stickstoff-fixierende Straucharten im Kafue Flats-Ökosystem starke Auswirkungen auf die Vegetation im Unterwuchs hat. Diese Auswirkungen hängen jedoch stark von der Baumkronen-Struktur, der Fähigkeit von Sträuchern, Stickstoff zu fixieren sowie dem Grad der Verbuschung ab. Das blosses Quantifizierung des Ausmasses an Verbuschung ist daher nicht ausreichend, um zuverlässige Voraussagen bezüglich Konsequenzen von Verbuschung für weidende Huftiere zu machen. Obschon Verbuschung die Produktion der Vegetation im Unterwuchs verringert hat, trotz die Litschi-Moorantilope dieser Abnahme, da sie ihre Ernährung den veränderten Verhältnissen anpassen konnte und nun von den Sträuchern als Nahrungsergänzung profitiert.

Meine Erkenntnisse tragen zum besseren Verständnis der Auswirkungen von Verbuschung in Weideland und Feuchtgebieten bei und leisten daher einen hilfreichen Beitrag für eine angemessene Bewirtschaftung und Erhaltung dieser Ökosysteme und ihrer Herbivoren.