

# Karakteristieke van langtermyn saamgestelde variasie van die kruidstratum in 'n semi-ariede Afrika savanna: Reënval, grondtipe en plantspesies funksionele groepe

**Authors:**

Bezuidenhout H<sup>1&5</sup>,  
Botha J<sup>2</sup>, Ramaswela T<sup>3</sup> and  
O'Connor T<sup>4</sup>

**Affiliations:**

<sup>1</sup> South African National Parks, Scientific Services, Kimberley Office, PO Box 110040, Hadison Park, Kimberley, 8306, South Africa

<sup>5</sup> Applied Behavioural Ecology and Ecosystem Research Unit, UNISA, Private Bag X6, Florida, 1717, South Africa

<sup>2</sup> South African National Parks, Private Bag X402, Skukuza, 1350

<sup>3</sup> South African Environmental Observation Network, Arid Lands Node, PO Box 110040, Hadison Park, Kimberley, 8306, South Africa

<sup>4</sup> South African Environmental Observation Network, PO Box 2600, Pretoria 0001

**Corresponding author:**  
Bezuidenhout H**Dates:**

Received: 10/05/2018

Accepted: 30/08/2018

Published: 15/10/2018

**How to cite this article:**  
Bezuidenhout H, Botha J, Ramaswela T and O'Connor T, Karakteristieke van langtermyn saamgestelde variasie van die kruidstratum in 'n semi-ariede Afrika savanna: Reënval, grondtipe en plantspesies funksionele groepe, *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie* 37(1) (2018)

An English copy of this paper is available online at <http://www.satnt.ac.za/index.php/satnt/article/view/674>

**Copyright:**  
© 2018. Authors.  
Licensee: Die Suid-Afrikaanse Akademie vir Wetenskap en Kuns. This work is licensed under the Creative Commons Attribution License.

Die bestuur van weidingsbronne in semi-ariede savanna is afhanklik van beskikbare water, wat weer op sy beurt afhanklik is van reënval, grondtipe en houtagtige biomassa. Beweiding en vuur kan bydraende faktore wees wat die bestuur beïnvloed. Om die effek van reënval veranderlikheid op plantegroei te verstaan is langtermyn studies nodig, ten minste 'n 18 jaar "quasi" reënvalsiklus. Die gebrek aan langtermyn data veroorsaak dat baie min van hierdie tipe studies gepubliseer word. Die monitering van die kruidstratum en houtagtige plantegroei op diep (>0.6m), goed gedreineerde sanderige grond, matige diep (0.3-0.6m) goed gedreineerde sande en swak gedreineerde klei-gronde en dan vlak (<0.3m) klipperige matige gedreineerde sandleemgrond in die gedeproklameerde Vaalbos Nasionale Park, Suid Afrika, is van 1993 tot 2015 gedoen. Hoewel houtagtige digtheid en struktuur opvallend verskillend is oor die verskillende grondtipes, kon daar geen statisties-verantwoordbare tendense oor die tydperk in die park of in 'n spesifieke grondtype waargeneem word nie. Daar is ook geen betekenisvolle veranderinge in die aantal houtagtige plantspesies of die frekwensie daarvan oor die studietydperk waargeneem nie. Die verskillende funksionele plantegroeigroepe het verskillend teenoor reënval of grondwaterhouvermoë gereageer. Smaaklike en onsmaaklike meerjarige grasspesies het beide op huidige en vorige reënvalhoeveelhede op verskillende maniere gereageer. Die afname van smaaklike meerjarige grasse met toename in reënval word gedeeltelik verklaar deurdat die relatiewe waarde teenoor die absolute waarde gebruik is. In die natter reënvaljare het die eenjarige grasse se toename daartoe geleid dat teenwoordigheid tussen die meerjarige grasse en die punt van versameling voorgekom het. Gevolglik is baie meer van die eenjariges aangeteken. Dit terwyl die meerjarige grasse wel nog teenwoordig in die persele was. Dit maak die gevolgtrekking oor wat met die meerjarige grasse gebeur het in absolute terme baie moeilik. Die tekorte aan personeel, tyd en begroting het ongelukkig 'n groot impak op die manier van monitering. Dit is heel moontlik die rede waarom so min moniteringsdatasette bestaan en nog minder gepubliseer word.

**Sleutelwoorde:** Plantegroei monitering, statistiese ontleding, lang termyn dataset, semi-ariede gebiede, kruidstratum.

**Key determinants of long-term compositional variation of the herbaceous layer in a semi-arid African savanna: rainfall, soil type, and plant species functional types:** Management of the grazing resource in semi-arid savanna is dependent on inter-annual variation in available moisture, which is determined by rainfall, soil type and woody biomass. Grazing and fire may further influence trends. Understanding the effect of rainfall variability requires study over an 18-year quasi-cycle of rainfall with frequent measurement, a constraint which few southern African studies have met. The herbaceous layer and woody vegetation on deep (> 0.6 m) well-drained sands, moderately deep (0.3–0.6 m) well-drained sands, moderately deep poorly drained clays, and shallow (< 0.3 m) rocky moderately drained sandy loams in the proclaimed Vaalbos National Park, South Africa, were monitored from 1993 to 2015. Woody density and structure differed conspicuously across soil types, but there were no trends noticed over time for the park or for any individual soil type. There was also no change in the number of woody species or frequency distribution over this survey period. Different functional groups responded differently to rainfall or to soil water storage capacity of the soil profile. Palatable and unpalatable perennial grasses both responded to rainfall of the current and previous season but in different ways. The decline of palatable perennial grasses in response to increasing rainfall was influenced in part by use of relative rather than absolute abundance. This indicates that in wet years annual grasses proliferated between perennial grass tufts and were therefore measured as closest to point of sampling. This influence of annual grasses obscures whether perennial grasses changed in absolute terms. Constraints around a lack of personnel, time and budget often determine the type of monitoring that it is feasible to conduct – a concern and probably the reason why so many monitoring datasets and results are not published.

**Keywords:** long-term vegetation monitoring, statistics, semi-arid region, different soil types, herbaceous layer

## Inleiding

Die Savanna bioom, wat ongeveer 40% van die Afrika kontinent se oppervlakte beslaan (Cole 1986), word hoofsaaklik deur vee en /of wild benut (Barnes 1982). Die dominante plantegroeivorms van die bioom sluit houtagtige plante (bome en struik), dwergstruik, grasagtiges, nie-grasagtige monokotiele en kruidagtige dikotiele in (Mucina & Rutherford 2006) maar word in die kruidstatum deur grasspesies gedomineer (Zietman & Bezuidenhout 1999). Die gevolg is dat die Savanna ekosisteem se funksionering hoofsaaklik deur bome en grasse beïnvloed word (Sankaran *et al.* 2004), met die rol van die groot verskeidenheid nie-grasagtige kruidagtige plantspesies hoofsaaklik onbekend (Clegg & O'Connor 2017). Vir effektiewe bestuur van die savanna plantegroei is dit noodsaaklik, om die plantspesiesamestelling, plantegroeiestructuur en dinamika van elkeen te verstaan.

Die beskikbaarheid van water en voedingstowwe is die hoof bepalende faktore vir die werking van die Savanna ekosisteem (Frost *et al.* 1986; Wiegand *et al.* 1998). Die beskikbaarheid van water is afhanklik van die reënval en die stoor van water in die grondprofiel, wat weer op hulle beurt deur die gronddiepte en -tekstuur bepaal word (Ritchie 1981). Die beskikbaarheid van voedingstowwe word ook deur die grondtekstuur bepaal, tot so 'n mate dat die gesamentlike effek van water en beskikbare voedingstowwe nie onderskei kan word nie (Foth 1990). Ander bepalende faktore vir die Savanna ekosisteem is die rol wat vuur en beweiding speel (Smit *et al.* 2013; Belsky 1984; Augustine & McNaughton 2004; Moe *et al.* 2009). Die plantegroeiestructuur kan dramaties verander word deur vuur, wat hoofsaaklik impakteer op die boom- en struikstrata (Van der Walt & Le Riche 1984; Seymour & Huyser 2008) maar vuur kan ook, veral as daar oorbeweiding plaasvind, 'n baie nadelige impak op die kruidstratum hê (O'Connor 1985). Wanneer daar na verandering van plantegroei gekyk word kan daar dus nie slegs na een faktor gekyk word nie maar moet al die faktore ingereken word.

Die vier faktore (water, beskikbare voedingstowwe, vuur en beweiding) is die minimum vereistes wat gebruik kan word om voorspellings oor die dinamika van die Savanna ekosisteem te maak. Dit is belangrik om daarop te let dat die impak van interjaarlikse (tussen jare of van een jaar na ander) reënvalvariasie op die suidelike Afrikaanse savannas, die teenoorgestelde verwantskap met die gemiddelde jaarlikse reënval vir suidelike Afrika toon (Tyson & Preston-Whyte 2000). Daarom is die semi-arieide savanna van suidelike Afrika baie veranderlik, en meer geneig om met droogtes te sukkel as die natter sentraal Afrika. Die impak van droogte is meer ernstig op hoë klei-inhoud grondteksture, wat deur die aanwesigheid van sandgrondteksture getemper kan word

(Dye & Spear 1992). Die oordraageffek van vorige seisoen se reënval kan ook soms 'n impak op die groei van die plante hê (O'Connor *et al.* 2001). Interjaarlikse reënvalvariasie kan ook deur seisoenale verspreiding van reënval beïnvloed word (Du Toit & O'Connor 2014). Veranderinge in die plantegroei, wanneer deur vuur of beweiding geimpakteer word, is krities afhanklik van die reënvalpatrone oor jare (Westoby *et al.* 1989). Plantgemeenskappe mag dramaties verander wanneer van die faktore kombineer, byvoorbeeld die verandering van die kruidstratum wanneer oorbeweiding plaasvind het te midde van 'n droogte (Illius & O'Connor 1999). Die gevolge van die kombinasie van die faktore kan vir dekades gesien word, soos wat O'Connor *et al.* (2014) waargeneem het met die bosverdigting en bosindringing in suidelike Afrika na die erge droogte of die onttrekking van vuur gedurende hoë reënvaljare, wat tot voordeel van die houtagtiges was (O'Connor *et al.* 2014). Sulke toename in houtagtige bedekking kan die kruidstratum beïnvloed (Dye & Spear 1982; Belsky *et al.* 1989; Smit 2004).

Die kruidstratum vertoon 'n groot verskeidenheid van lewensvorme wat lang lewende meerjariges, tweeariges, en eenjariges insluit, waarvan die dinamikaprofieel verskillend is. In semi-arieide suidelike Afrika savanna word die sukses van eenjarige plantspesies as baie afhanklik van genoegsame reënval gedurende die vroeë deel van die reënvalseisoen beskou. Dit moet gebeur sodat sade genoeg tyd het om te ontkiem. Indien die reën egter te laat is sal die ontkieming nie plaasvind nie (Veenendaal *et al.* 1996a, b). Dit word verwag dat plantspesies wat in klimaatstoestande na aan optimaal groei, nie op interjaarlikse reënval sal reageer nie, soos wat die geval sal wees met die wat naby aan hulle verspreidingsgrense groei nie. Kruidagtige en funksionele groepe, wat dwergstruik insluit, verskil in hulle reaksie tot droogte (O'Connor 2015) en variasie in intra-seisoenale patroon van reënval (O'Connor & Roux 1995; Swemmer *et al.* 2007). Kruidstratum plantspesies reageer verskillend op beweiding, wat verteenwoordig word deur die toenemer-afnemer klassifikasie en reaksie tot vuur (Tainton 1999). Opsommend kan die gevolg trekking dus gemaak word dat individuele plantspesies verskillend sal reageer op 'n groot verskeidenheid omgewingsfaktore.

In die artikel word daar gekyk na die invloed van interjaarlikse variasie met betrekking tot beskikbare vog, soos bepaal deur die reënval, wat weer deur verskillende grondtipes beïnvloed word, op die verskeidenheid funksionele groepe en dominante plantspesies van die kruidstratum van 'n semi-arieide savanna mag hê. Die gedeproklameerde Vaalbos Nasionale Park (hierna Vaalbos genoem) in Suid-Afrika het verskillende grondtipes (Bezuidenhout 1994, 1995) waarvan die plantegroei gemoniteer is oor 'n 22 jaar periode (1993 – 2015). Dit is gelykstaande aan 'n "quasi" 18 jaar siklus wat verteenwoordigend is van somerreënval

streke in suidelike Afrika (Tyson & Preston-Whyte 2000). Vir verdere duidelikheid, was die volgende doelwitte gestel: (i) om die reënvalpatroon te beskryf, (ii) om te bepaal of die effek van weiding en vuur as 'n belangrike faktor van kruidstratumveranderinge beskou moet word al dan nie, (iii) om te bepaal of die houtagtige plantegroei verander het en of dit as faktor ingerekken moet word by die evaluering van die kruidstratum al dan nie (iv) om te bepaal hoe plantspesiefunksionaliteit en dominante plantspesies op die jaarlikse variasie in plantbeskikbare vog, afhanglik van jaarlikse reënval en grondtipe asook seisoenale voorkoms van reënval (vroeg- teenoor laatseisoen), en grondeienskappe soos diepte en tekstuur sal reageer. Uit bogenoemde sal die relatiewe digtheid van plantspesies ook 'n betroubare toevoeging wees om veranderinge in plantspesiesamestelling oor tyd te ondersoek.

Plantegroei monitering geniet hoë prioriteit as deel van SANParke se biodiversiteitondersoek en word deur die SANParke Strategiese Aanpasbare Bestuur (SAB) benadering onderlê (McGeoch *et al.* 2011). Hierdie benadering moet aan spesifieke parkdoelwitte, wat nou skakel met wetenskap, monitering en bestuur, gekoppel word. Dit is belangrik dat die lesse wat uit die monitering in Vaalbos geleer is, SANParke sal lei met die opstel van 'n plantegroeimoniteringsprogram vir die nabijgeleë Mokala Nasionale Park, asook vir ander bewaringsgebiede.

## Studiegebied

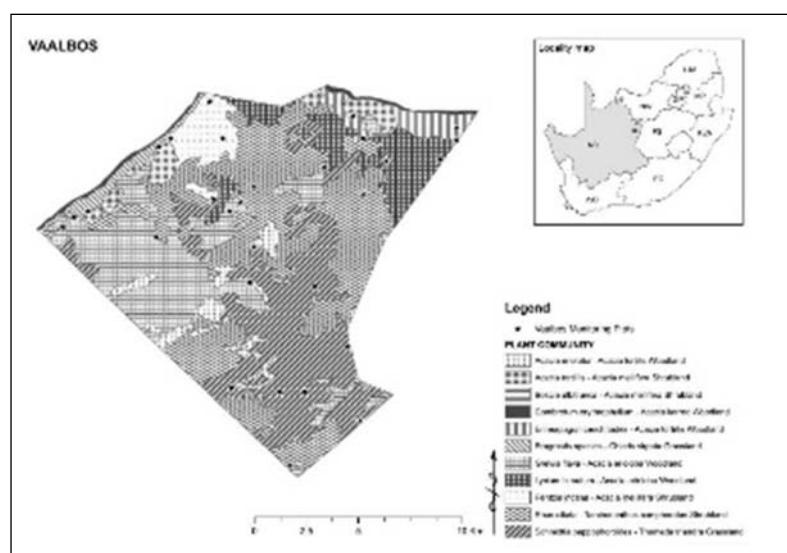
Vaalbos is in die Noord Kaap, Suid Afrika ( $28^{\circ}25'40''S$ ;  $24^{\circ}12'46''E$ ) geleë (Figuur 1). Die oorspronklike park is in 1986 geproklameer en in 2007 gedeproklameer nadat 'n suksesvolle grondeis in 1998 aangehandel is (Bezuidenhout *et al.* 2016). Die klimaat is semi-arid, met 'n jaarlikse (Julie tot Junie) gemiddelde reënval, vir periode 1993 tot

2015, van 396 mm per jaar (varieer van 215 tot 601 mm per jaar) (Figuur 2). Meeste van die reën val gedurende die somermaande. Somertemperature is baie warm met daagliks maksimums van  $> 35^{\circ}C$  gedurende Desember en Januarie, terwyl ryk soms gedurende die koue maande (Mei tot Julie) van die gematigde winters voorkom (Land Type Survey Staff 2012).

Vaalbos se landskap is gelykliggend tot liggolwend en wissel in hoogte van 1 050 tot 1 187m bo seevlak en word deur die plaaslike nie-standhoudende sytakke van die Vaalrivier gedreineer. Die oppervlaktegeologie van Vaalbos het 'n ryke verskeidenheid, wat dagsome van andesitiese lawa wat as koppies voorkom, lae kwartsiet riwwe, wind gewaaide (aeoliese) sande wat op oppervlakkalkreet en alluviale afsettings neergesit is, asook Dwyka tilliet insluit (Spaggiari 1993; Bezuidenhout 2009). Die myn van die diamantafsettings in die ou waterdreiningsbane van die Vaalrivier gedurende die 1920's het hope versteurde gruis in Vaalbos agtergelaat (Bezuidenhout 1994).

Die studiegebied word deur Acocks (1988), as 'n Kalahari Doringboomveld ingedring deur Karoo (Veldtipe 17), met 'n klein gedeelte Vals Oranjerrivier Gebroke Veld (Veldtipe 40) langs die Vaalrivier se walle beskryf. Volgens Mucina & Rutherford (2006) word die studiegebied se plantegroei gekenmerk deur die Kimberley Doringveld (SVk4) en Schmidtsdrif Doringveld (SVk6) as dominante plantegroeitipes, terwyl Hoëveld Soutpanne (AZi10), wat deel van die Binnelandse Asonale plantegroei, wat ook in die gebied voorkom gevorm. Bezuidenhout (1994) het 11 plantgemeenskappe, wat nou geassosieer is met spesifieke habitatte, beskryf (Tabel 1). Die 11 plantgemeenskappe word met vier hoof grondtipes geassosieer, naamlik: (i) diep ( $> 0.6m$ ) leemsand (Hutton en Clovelly grondvorms); (ii) matig (0.3-0.6m) diep leemsand (Hutton en Clovelly grondvorms);

(iii) vlak ( $< 0.3m$ ) klipperige sandklei (Mispah, Prieska, Kimberley grondvorms); en (iv) matig diep (0.3-0.6m) slik-klei-leem (Valsrivier en Swartland grondvorms) (Soil Classification Working Group 1991; Bezuidenhout 1994; Land Type Survey Staff 2012). Algemene grasse wat op leemsandgronde voorkom is *Schmidtia pappophoroides*, *Themeda triandra*, *Aristida stipitata*, *Aristida congesta*, *Eragrostis lehmanniana*, *Stipagrostis uniplumis*, *Polygonarthria squarrosa* en *Eragrostis pallens*. Karakteristieke grasspesies vir slik-klei gronde is *Chloris virgata*, *Eragrostis bicolor*, *Eragrostis obtusa*, *Tragus berteronianus*, *Aristida adscensionis* en *Panicum coloratum*. Plantname volg die klassifikasie van Klopper *et al.* (2006), met die uitsondering van die onlangs hersiene genus *Acacia*, wat die beskrywing van Kyalangalilwa *et al.* (2013) volg.



**FIGUUR 1:** Plantgemeenskappe van Vaalbos, sowel as die lokaliteit van die monitering persele en ten opsite van Vaalbos in Suid-Afrika.

**TABEL 1:** Opsomming van plantgemeenskappe van gedeproklameerde Vaalbos Nasionale Park (Uit Bezuidenhout 1994), en die opname intensiteit binne elkeen van die plantgemeenskappe.

Plantgemeenskap	Habitat	n houtagtige	n gras
<i>Schmidtia pappophoroides-Themedia triandra</i> grasveld	Diep (>1.2m) tot matig diepte (0.3-0.6m), goed gedreineerde leemsandgrond van die vlaktes	0	5
<i>Grewia flava-Acacia erioloba</i> boomveld	Diep (>1.2m) goed gedreineerde rooi leemsandgrond van die vlaktes	2	2
<i>Lycium hirsutum-Acacia erioloba</i> boomveld	Diep (>1.2m) goed gedreineerde geel leemsandgrond van die vlaktes	2	2
<i>Rhus ciliata-Tarchonanthus camphoratus</i> struikveld	Matig diep (0.3-0.6m) leemsandgrond van die vlaktes	5	2
<i>Acacia erioloba-Acacia tortilis</i> boomveld	Ou sytak dreineringsbane van Vaalrivier met diamantgruis gevul; vlak klipperige grond op vlaktes	1	0
<i>Boscia albitrunca-Acacia mellifera</i> struikveld	Geïsoleerde rotsdagsome in matig diep leemsandgrond	0	0
<i>Acacia tortilis-Acacia mellifera</i> struikveld	Vlak (<0.3m) klipperige, sanderige grond met groot oppervlak klip op vlaktes	2	0
<i>Enneapogon cenchroides-Acacia tortilis</i> boomveld	Onlangs afgesette Vaalriviergruis: vlak, klipperige sanderige grond op vlaktes	2	0
<i>Pentzia incana-Acacia mellifera</i> struikveld	Vlak (<0.3m) klipperige sanderige grond	2	0
<i>Eragrostis species-Chloris virgata</i> grasveld	Matig diep (0.3-0.6m) slikkleigrond van die vloedvlaktes	0	3
<i>Combretum erythrophyllum-Acacia karroo</i> boomveld	Diep (>1.2m) slikleemgrond (alluviale) van die banke van die Vaalrivier	0	0

## Metode

### Veldmonitering

Plantegroeimonitering is in April 1993 begin. Die Park is gestratifieer en verteenwoordigende persele wat op plantgemeenskappe gebaseer is, is in die Park uitgesit (Tabel 1 & Figuur 1). Die perseelnommer van die oorspronklike Braun-Blanquet opnames is behou (Bezuidenhout 1994). Vir elke perseel is gronddiepte bepaal met behulp van 'n grondboor en die klei-inhoud is met die vingertoets (Foth *et al.* 1990) bepaal. In elk van die plantgemeenskappe, met uitsondering van die *Combretum erythrophyllum-Acacia karroo* boomveld (Vaalrivier) wat uitgespan is, is twee of meer moniteringspersele, in totaal 27 vir die Park, uitgeplaas (Ferreira *et al.* 2013) (Tabel 1 & Figuur 1). Die perseel is permanent by die begin en einde van die 100m transek gemerk. Die kruidstratum is gemoniteer met die wielpuntmetode soos beskryf deur Tidmarsh & Havenga (1955). Die opnames is 12 keer tussen 1993 en 2015 (1993-1998, 2001, 2003, 2011, 2012, 2013 en 2015) herhaal. Weens logistieke en tydsprobleme is nie al die persele op die gegewe tye gemoniteer nie. As gevolg van die grondeis en deoproklamasie van Vaalbos en die daaropvolgende skuif van SANParke na Mokala Nasionale Park, is die opnames die laaste keer in 2003 deur SANParke personeel gedoen. Dit het daar toe geleid dat gapings in die opnamedata onvermydelik was (Bezuidenhout *et al.* 2016). Navorsing is egter hervat deur die Ariede SAEON (South African Environmental Observation Network) Node nadat dit in Kimberley gevestig is. Die wielpunt het twee gemerkte punte

per wiel (helfte rotasie van wiel), wat 200 opname punte per 100m transek gelewer het. Hardy & Walker (1991) het 200 punttopnames voorgestel vir monitering. By elke punt is die naaste plantspesie aangeteken. Indien dit egter 'n nie-grasagtige kruid is, is die naaste grasspesie ook aangeteken. Die frekwensie van elke plantspesie is as 'n persentasie van die totale punte per opnameperseel bereken.

Die houtagtige plantegroei is in ses plantgemeenskappe gemoniteer en data is in 'n totaal van 16 persele versamel, waarvan slegs die houtagtiges en geen kruidagtiges in sewe plotte aangeteken is (Tabel 1 & Figuur 1). Beltransekte (100m) met 20 sub-kwadrante van 2m wyd en 5m lank is in 1993, 2011 en 2015 gedoen. Alle houtagtige individuele plantspesies is geïdentificeer en die hoogteklas (<0.5; 0.5-1.0; 1.0-1.5; 1.5-2.0; 2.0-3.0; 3.0-4.0; > 4.0m) in elke sub-kwadraat aangeteken (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974).

### Potensiele faktore wat vir plantegroeiveranderinge verantwoordelik kan wees

Behalwe om voorbrande te maak, was die beleid dat natuurbestuur alle natuurlike en mensgemaakte vure so gou as wat dit opgemerk word in Vaalbos sal blus. Groot brande wat in die studietydperk aangeteken is, was een in 1991 waar 'n gedeelte van die grasveld met 'n beplande vuur afgebrand is, en ongeluksvure gedurende die somer van 2002 en die winter van 2012, het 'n gedeelte van die *Lycium hirsutum-Acacia erioloba* oop boomveld afgebrand. Die vure het dus 'n relatief beperkte invloed op die studiegebied se kruidstratum gehad.

Lugsensus van die dierepopulasie was 12 keer in die tyd tussen 1993 tot 2006 gedoen. Diere wat aangeteken is het, die groot grasvreters soos witrenosters (*Ceratotherium simum*), buffels (*Syncerus cafer*), zebras (*Equus burchelli*) en bastergembsokke (*Hippotragus equinus*) die grasvreters wildebeeste (*Connochaetus gnu/taurinus*), hartebeeste (*Alcelaphus caama*), gembsokke (*Oryx gazella*), tsessebe (*Damaliscus lunatus*) en vlakvarke (*Phacochoerus aethiopicus*), gemengde vreters naamlik elande (*Taurotragus oryx*), springbokke (*Antidorcas marsupialis*) en volstruise (*Struthio camelis*), en dan die blaarvreters swartrenosters (*Diceros bicornis*), kameelperde (*Giraffa camelopardalis*), koedoes (*Tagelaphus strepsiceros*), steenbokke (*Raphicerus campestris*) en grys duikers (*Sylvicapra grimmia*) (name van diere volgens Skinner & Chimimba (2005)) ingesluit. Die lugsensus is ook gestaak na deoproklamasie. Wildgetalle is na grootvee eenhede (GVE) omgeskakel sodat dit in die GRAZE model gebruik kan word (Brown 1997) om 'n drakrag vir Vaalbos te kan bepaal. Bancroft *et al.* (1998) het 0.06 GVE per hektaar vir Vaalbos aanbeveel, wat laer is as die voorgestelde landbou drakrag van 0.08 GVE per hektaar (Department of Agriculture, Forestry & Fisheries 2017).

## Statistiese analyse

*Houtagtige plantegroei:* Vir die ontleding van die houtagtige plantegroei, is die transekte bymekaar gegroepeer van die drie grondtipies: (i) diep (> 0.6m) leemsand; (ii) vlak (< 0.3m) klipperige sandklei; en (iii) matig diep (0.3-0.6m) slik-klei-leem grond. Om ondersoek te doen oor die moontlike veranderinge in die houtagtiges se digtheid en frekwensie, is 'n herhaalde ontleding van verskille op die digtheid van die houtagtiges vir drie grondtipies en drie opnameseisoene uitgevoer. Ondersoek is ook na die verandering in digtheid, met grondtipies en hoogteklasse van die veranderlikes tussen die opnames van 1993 en 2015 gedoen. Die Komolgorov-Smirnov toets (Sokal & Rohlf 1981) is vir die saamgestelde datastel van al die persele gedoen om enige veranderinge in hoogteklasstruktuur vir die 1993 en 2015 datastelle te ondersoek.

*Kruidstratum plantegroei:* Tendense in die kruidstratum plantegroei is met funksionele groepe en dominante plantspesies van elke groep ontleed. Funksionele groepe word in terme van hulle groeivorm, lewensgeschiedenis en beweiding gedefinieer. Die volgende agt groepe is gedefinieer: smaaklik of onsmaaklike meerjarige grasse, smaaklik of onsmaaklike eenjarige grasse, dwergstruik, eenjarige of meerjarige kruidagtige nie-grasagtige kruide en bolplante (Aanhangsel 1). Die voorkoms van bolplante en eenjarige nie-grasagtige kruide was ontoereikend is daarom nie statisties ontleed nie. Die persentasie data is "arcsine transformed" voordat dit ontleed is. In die geval van min nul waardes is die volle datastel met 'n linêre gemengde effek model (linear mixed effects model) ontleed. Bogenoemde was moontlik vir die gebruik van ses funksionele groepe en drie individuele plantspesies. Vir die oorblywende groepe en plantspesies is 'n logistieke model (logistic model) toegepas op 'n binêre reaksie (binary

response) (as dit meer volop is as nul en nul vir nul).

'n Linêre gemengde effek model is gebruik om die variasie in frekwensie oor tyd van die funksionele groep of plantspesies te bepaal soos beïnvloed deur die reënval van die huidige seisoen soos deur die grondwaterhouvermoë van die grondprofiel (gronddiepte en -klei-inhoud), reënval van die vorige seisoen, en laastens die grondvrugbaarheid (indeks op klei-inhoud van grond gegee word. Die huidige seisoen word Julie tot Junie met April ingesluit geneem, die tyd wanneer die opnames (einde van groeiseisoen) uitgevoer is. Die veranderlikes sluit klei-inhoud van die grond asook gronddiepte in. Die effek van grondwaterhouvermoë sal duidelik wees met 'n uitsonderlike interaksie tussen reënval, produk van gronddiepte en van grond klei-inhoud veranderlikes. Vir die reënval van die huidige seisoen, is dit met die effek van primêre reënval gedurende die vroeë seisoen (Julie tot Desember) of laat seisoen (Februarie tot April) ondersoek. As 'n voorbeeld hiervan verwys Veenendaal *et al.* (1996a, b) na die verwagting dat eenjarige grasse op vroeë reënval sal reageer. Die jaar word ingesluit om te onderskei of daar 'n tydelike tendens onverwant aan reënval is. Die perseel word as 'n toevallige veranderlike ingesluit. Om die effek van elke individuele veranderlike te verstaan is sy weggelate waarde van die totale nul model gebruik. Die ontleding is gedoen deur die R tegnologie te gebruik (R Development Core Team 2015).

## Resultate

### Reënval en weiding

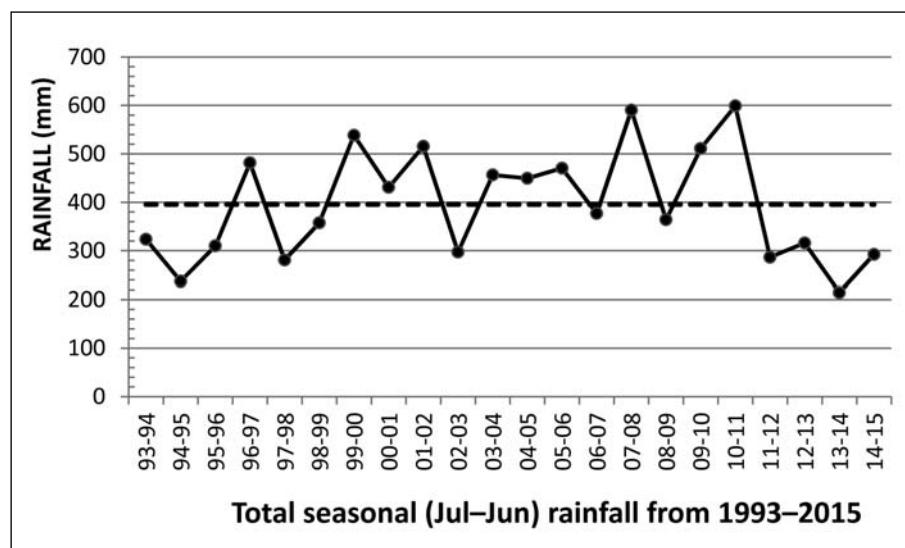
Gedurende die moniteringsperiode wat van 1993/1994 tot en met 2014/2015 gestrek het, was die gemiddelde reënval 396mm per jaar, waarvan nege jaar bo-gemiddelde reënval en nege onder-gemiddelde reënval, terwyl vier jare baie naby aan die gemiddelde totaal was (Figuur 2). 'n Regressiekromme van die jaarlikse reënval teenoor jare toon geen direkte verwantskap nie. Die totale reënval was positief geassosieer tot die hoeveelheid reën wat tussen Julie tot Desember ontvang is ( $r=0.77$ ;  $df=21$ ;  $P<0.01$ ) maar egter nie tot die totale hoeveelheid reën wat gedurende Februarie tot April ( $r=0.33$ ;  $df=21$ ;  $P>0.05$ ) ontvang is nie. Die totale hoeveelheid reën wat gedurende die vorige seisoen ontvang is het ook geen positiewe assosiasie getoon nie ( $r=0.15$ ;  $df=21$ ;  $P>0.05$ ). Die gevolgtrekking kan dus gemaak word dat die eerste helfte van die seisoen proporsioneel natter was as die laatseisoen gedurende die nattere jare.

Gedurende die tydperk 1993 tot 2000 het die drakrag van die gebied tussen 0.05 en 0.08 GVE per hektaar gevarieer. Daarna het dit bykans verdubbel tot en met 2004, maar met die deoproklamering van die park in 2006 en gepaardgaande verskuiwing van die wild na die nuwe Mokala Nasionale Park, het die drakrag (wildgetalle) skerp afgeneem (Figuur 3). Die gemiddelde bydrae van groot-(bulk), gras-, gemengde- en blaarvreters is onderskeidelik 14, 53, 22 en 10% oor die opname tydperk. Die grasvreters het dus die grootste bydrae tot die wildlewe biomassa

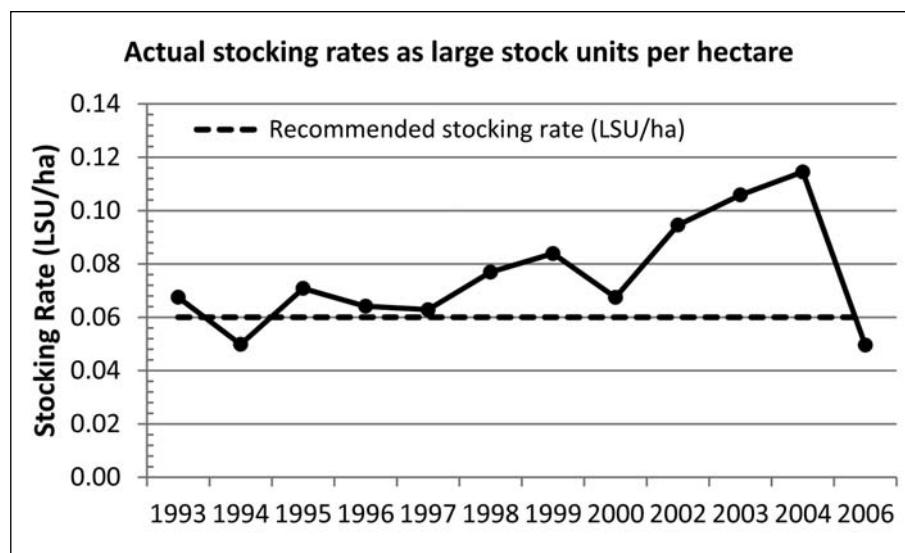
gemaak. Uit die beskikbare data kan die gevolgtrekking gemaak word dat die drakrag slegs vir drie van die 23 jaar se monitering meer was as die aanbevole drakrag. Die effek van drakrag is daarom nie beskou as 'n noemenswaardige invloed op die verandering van die kruidstratum oor die tydperk van monitering nie.

### Houtagtige plantegroei

Die digtheid van die houtagtiges verskil op die oog af opvallend oor die verskillende grondtippe. Geen tendens kon egter statisties waargeneem word in houtagtige digtheid teenoor tyd in die hele park (jaar ook nie opvallend nie) of teenoor enige individuele grondtippe nie (jaar-grond tipe interaksie nie opvallend) (Tabel 2). Daar was ook geen statisties-betreklike verandering ( $P>0.1$ ) in die aantal houtagtige plantspesies oor die moniteringsperiode nie, asook in die frekwensie van verskillene spesies oor die verskillende hoogteklasse nie. Die houtagtige plantegroeistruktuur word daarom as onveranderd oor die moniteringtydperk geneem en het dus oënskynlik geen invloed op die moontlike veranderinge in die kruidstratum gehad nie.



FIGUUR 2: Jaarlikse (Julie-Junie ingesluit) reënval, aanvanklik by Vaalbos ( $28^{\circ}27'08.29''S\ 24^{\circ}19'29.25''E$ ) en daarna by Rooipoort ( $28^{\circ}38'15.31''S\ 24^{\circ}16'49.92''E$ ) vanaf 1993 tot 2015 aangeteken.



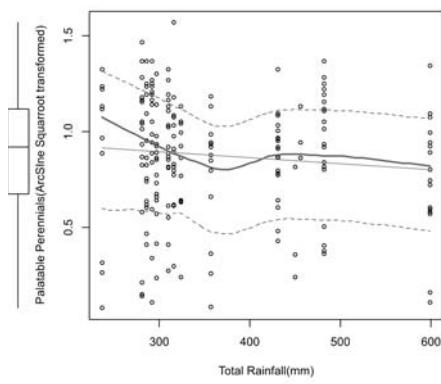
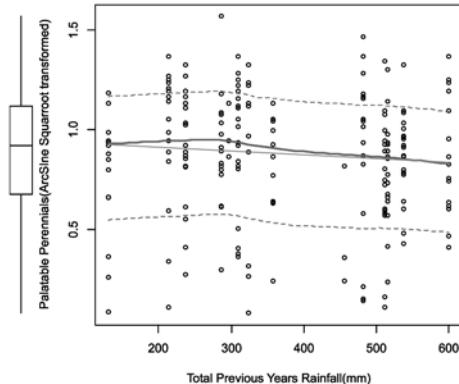
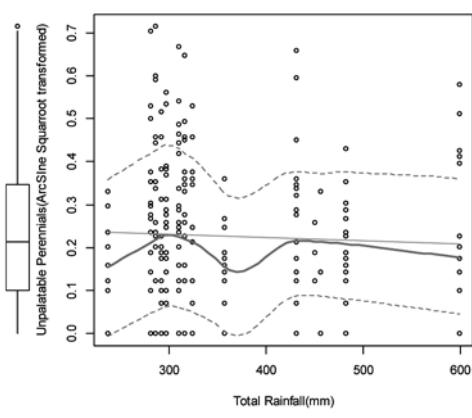
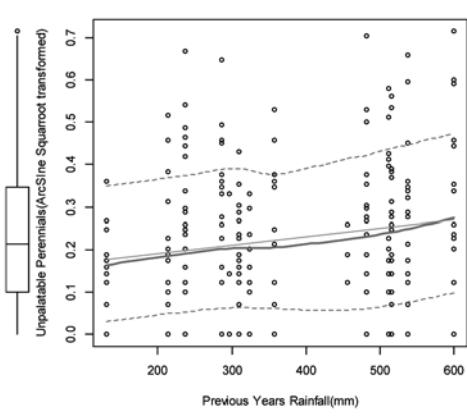
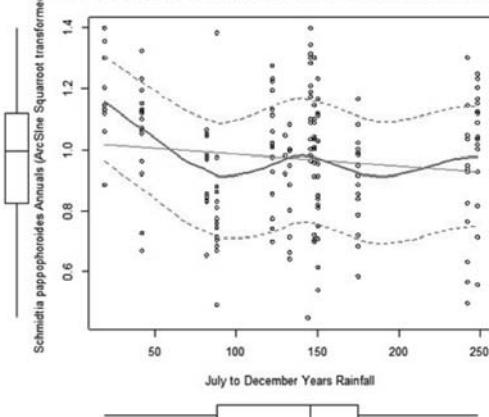
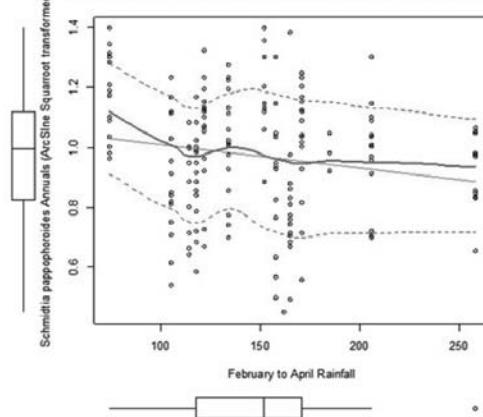
FIGUUR 3: Drakrag (Grootvee eenheid (GVE)) per hektaar van Vaalbos tussen 1993 en 2006.

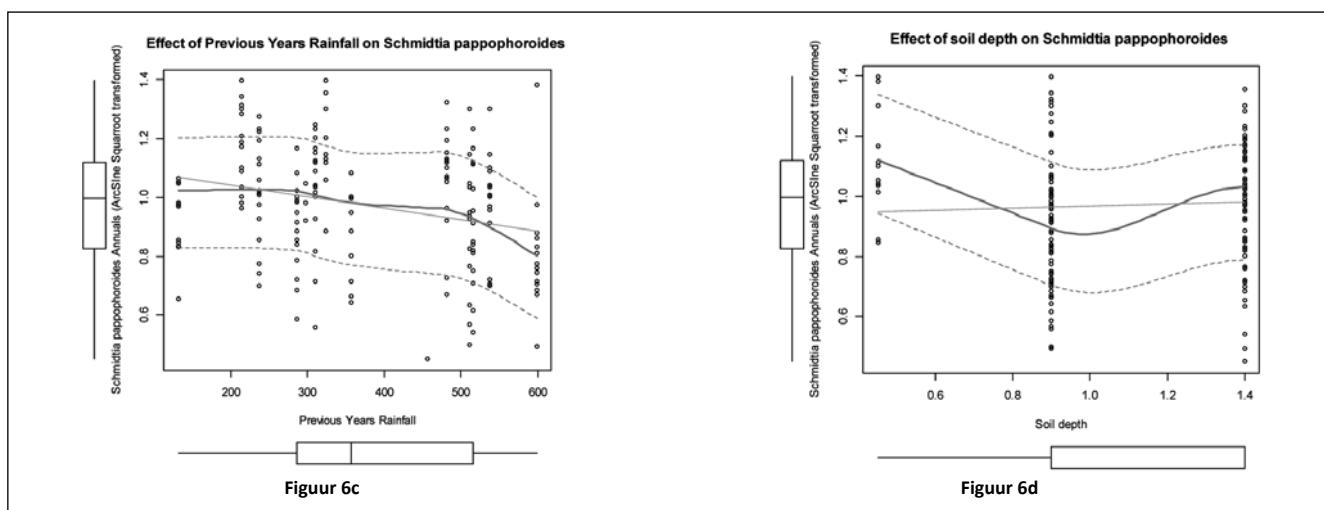
### Kruidstratum plantegroei

Die verskillende funksionele groepe het verskillend op reënval of grondwaterhouvermoë gereageer (Tabel 3). Smaaklike en onsmaaklike meerjarige grasspesies het op verskillende wyses op reënval van die huidige en vorige seisoen gereageer (Figure 4 & 5). Teen die verwagting in het beide die smaaklike (Figuur 4a) en die onsmaaklike (beperkend) meerjarige grasspesies (Figuur 5a) afgeneem met 'n toename in totale reënval. Indien daar egter na die reënval van die vorige seisoen gekyk word, het die smaaklike meerjarige grasspesies afgeneem (Figuur 4b) terwyl die onsmaaklike meerjarige grasspesies toegeneem het (Figuur 5b). Onsmaaklike meerjarige grasspesies het, met 'n toename in reënval in Julie tot Desember, toegeneem. Dit word verder ondersteun deur die grondwaterhouvermoë (interaksie terme; Tabel 3); terwyl die smaaklike meerjarige grasspesies geen van hierdie tendense getoon het nie.

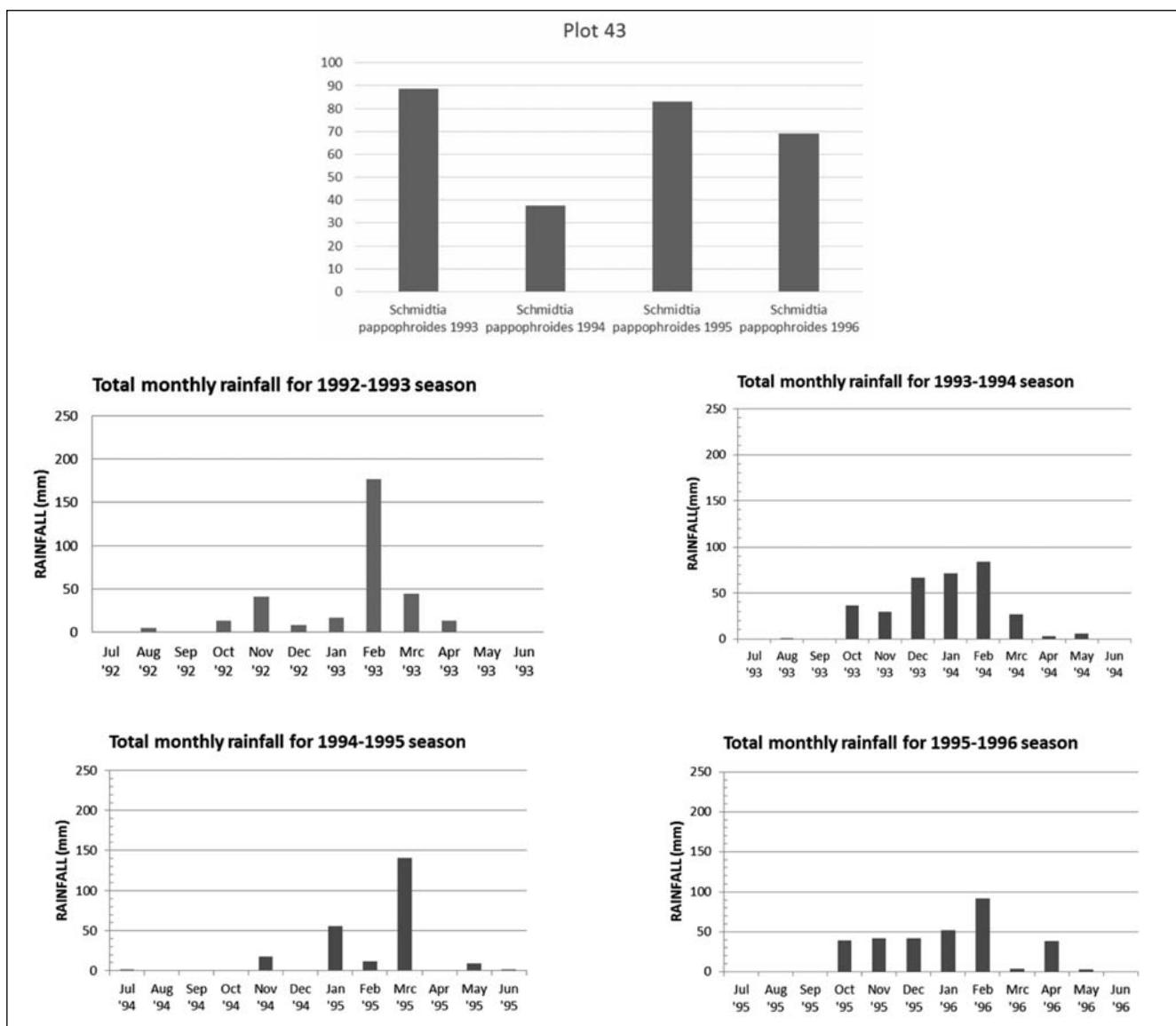
TABEL 2: Opsomming van die herhalde metings ontleding van veranderlikheid van houtagtige digtheid vir die jare 1993 en 2015.

Model term	SS	df	MS	F	P
Intercept	161945	1	161945	42.32	0.0001
Soil type	40152	2	20076	5.25	0.0277
Error	38269	10	3827		
Year	258	2	129	0.39	0.6842
Year by soil type	135	4	34	0.10	0.9807
Error	6664	20	333		

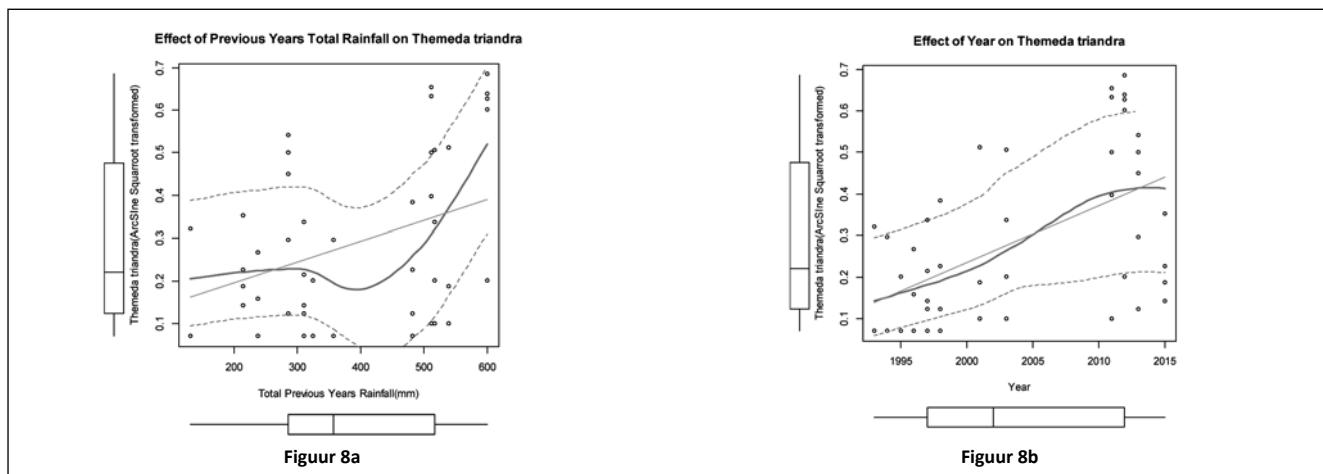
**Effect of Total Rainfall on Palatable Perennial Grasses****Figuur 4a****Effect of Previous Years Total Rainfall on Palatable Perennial Grasses****Figuur 4b****FIGUUR 4:** Smaaklike meerjarige grasse teenoor (a) totale reënval (b) vorige seisoen se reënval.**Effect of Total Rainfall on Unpalatable Perennial Grasses****Figuur 5a****Effect of Previous Years Rainfall on Unpalatable Perennial Grasses****Figuur 5b****FIGUUR 5:** Onsmaaklike meerjarige grasse teenoor (a) totale reënval (b) vorige seisoen se reënval.**Effect of July to December Rainfall on *Schmidia pappophoroides*****Figuur 6a****Effect of February to April Rainfall on *Schmidia pappophoroides*****Figuur 6b****FIGUUR 6:** *Schmidia pappophoroides* teenoor (a) Julie tot Desember reënval (b) Februarie tot April reënval (c) reënval van die vorige seisoen (d) gronddiepte.



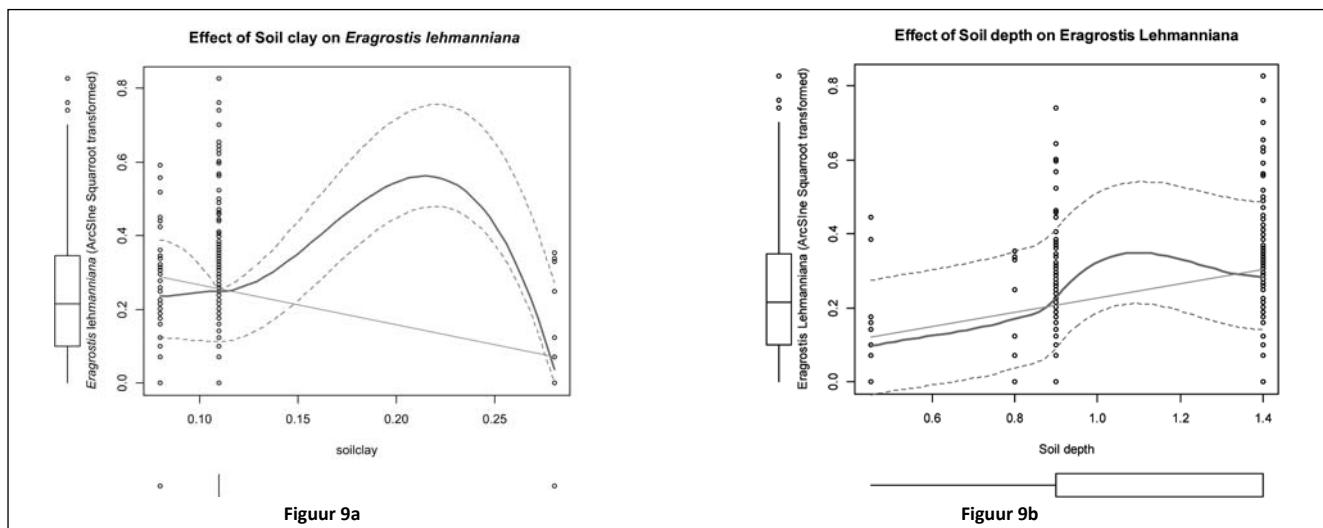
**FIGUUR 6:** *Schmidia pappophoroides* teenoor (a) Julie tot Desember reënval (b) Februarie tot April reënval (c) reënval van die vorige seisoen (d) gronddiepte. (vervolg)



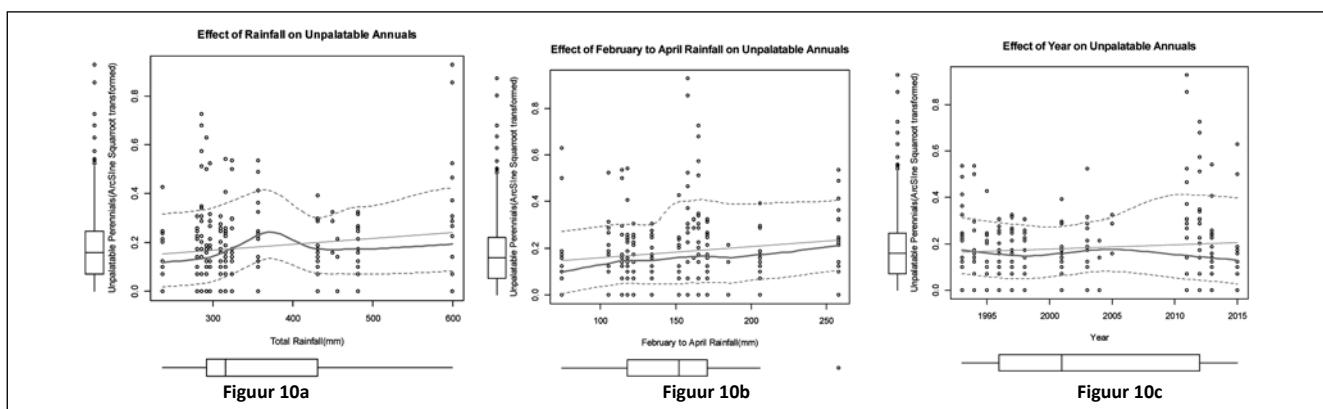
**FIGUUR 7:** *Schmidia pappophoroides* toename tendens met reënvalpieke (1993 tot 1996) geassosieer.



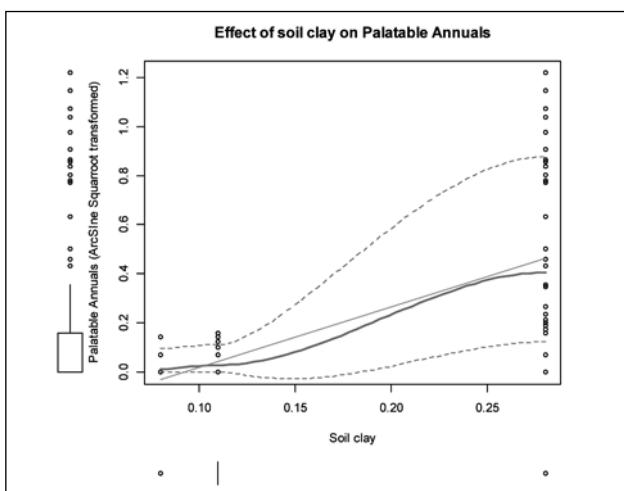
**FIGUUR 8:** *Themeda triandra* teenoor (a) reënval van vorige seisoen (b) jaarlikse reënval.



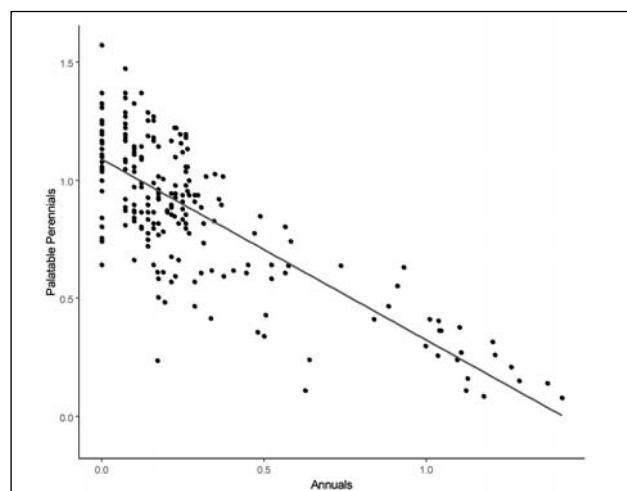
**FIGUUR 9:** *Eragrostis lehmanniana* teenoor (a) klei-inhoud van grond (b) gronddiepte.



**FIGUUR 10:** Onsmaaklike eenjarige grasse teenoor (a) totale reënval (b) reënval van Februarie tot April (c) jaarlikse reënval.



FIGUUR 11: Smaaklike eenjarige grasse teenoor klei-inhoud van grond.



FIGUUR 12: Negatieve verwantskap tussen smaaklike meerjarige en eenjarige grasspesies.

**TABEL 3:** Opsomming van die resultate van die algemene linére model waar gekyk word na die reaksie van die plantgroeivorms en individuele dominante plantspesies teenoor reënval en grondveranderlikes. Sleutel veranderlikes: 'Rainfall', huidige reënval seisoen (Julie-April ingesluit); 'Previous rainfall', reënval van die vorige seisoen (Julie tot Junie ingesluit); 'July–December rainfall', huidige seisoen se reënval vir maande Julie tot Desember (vroeë seisoen); 'February–April rainfall', huidige seisoen se reënval vir maande Februarie tot April (laat seisoen); 'Soil depth', diepte van grondprofiel; 'Soil clay', persentasie klei-inhoud, wat 'n plaasvervanger indeks is van grondvrugbaarheid; 'Depth-by-clay', plaasvervanger indeks van hoeveelheid water in grondprofiel of van grondvrugbaarheid; 'Rainfall x depth-by-clay', plaasvervanger indeks van hoeveelheid water beskikbaar vir plante in groeiseisoen; 'Year', reflekteer die potensiele tendens oor tyd.

Vegetation variable	Environmental variable	Change in AIC	chi	df	P
Palatable perennial grasses	Rainfall	2.130	4.1395	1	0.0419
	Previous rainfall	4.98	6.9773	1	0.0083
Unpalatable perennial grasses	Rainfall	1.38	3.38	1	0.0659
	Previous rainfall	10.45	12.46	1	0.0004
<i>Eragrostis lehmanniana</i>	July–December rainfall	7.66	9.66	1	0.0019
	Rainfall x depth-by-clay	7.27	9.28	1	0.0023
<i>Schmidtia pappophoroides</i>	Soil clay	5.30	7.30	1	0.0069
	Soil depth	2.80	4.80	1	0.0285
<i>Themeda triandra</i>	Depth-by-clay	3.01	7.00	2	0.0301
	Rainfall x depth-by-clay	1.52	5.52	2	0.0634
Unpalatable annuals	Previous rainfall	12.25	14.25	1	0.0002
	July–December rainfall	13.98	15.98	1	6.40e-05
Palatable annuals	February–April rainfall	24.19	26.19	1	3.09e-07
	Soil depth	0	0	0	< 2.2e-16
	Previous rainfall	7.13	9.13	1	0.0025
	Year	32.859	3	1	3.55e-09
	Rainfall	7.63	11.62	2	0.0030
	February–April rainfall	3.12	5.12	1	0.0236
	Year	4.76	6.75	1	0.0093
	Soil clay	11.57	19.57	4	0.0006
	Rainfall x depth-by-clay	1.11	1.10	0	2.2e-16

Die afwesigheid van duidelike patronen van die smaaklike meerjarige grasspesies word gedeeltelik deur die kontrasterende reaksie van die dominante grasspesies verduidelik. Die mees algemene smaaklike grasspesie *Schmidtia pappophoroides* beïnvloed die groep baie sterk deurdat dit met 'n toename in reënval van beide seisoene (Figure 6a, b) en vorige reënvalseisoen afneem (Figuur 6c). Dit toon egter 'n toename met dieper grond (Figuur 6d). 'n Reënvalpiek (meer as 100mm in een maand) gedurende Januarie tot Maart seisoen het egter tot 'n interessante toename in *Schmidtia pappophoroides* geleid (Figuur 7). Die smaaklike meerjarige gras *Themeda triandra* het met 'n toename in reënval gedurende

die vorige seisoen (Figuur 8a), asook oor tyd toegeneem (Figuur 8b). Nog 'n opvallende smaaklike, meerjarige grasspesie *Eragrostis lehmanniana*, het geen duidelike reaksie op reënval getoon nie. Dit het egter wel met 'n toename in gronddiepte toegeneem (Figuur 9a), en met toename in grond klei-inhoud afgeneem (Figuur 9b). Daarenteen, het die smaaklike meerjarige *Stipagrostis uniplumis* geen statisties-verantwoordbare reaksie op enige van die faktore getoon nie. Die duidelik verskillende reaksies van die vier hoof smaaklike meerjarige grasspesies verduidelik waarom die funksionele groep nie eenvormig reageer nie.

Smaaklike eenjarige grasspesies het anders as die onsmaaklike eenjarige grasspesies gereageer. Onsmaaklike eenjarige grasspesies het met 'n toename in totale reënval toegeneem (Figuur 10a). Dit is veral met 'n toename in Februarie-April reënval opgemerk (Figuur 10b). Hierdie spesie het ook tot 'n geringe mate vanaf 1993 tot en met 2015 toegeneem (Figuur 10c). In skerp kontras hiermee is gevind dat smaaklike eenjarige grasspesies toeneem op grond met hoë klei-inhoud anders as wat die geval is met sandgrond (Figuur 11). Daar is 'n aansienlike toename op vlak grond in teenstelling met dieper gronde tydens hoër reënval maande (Interaksie term Tabel 3). Geen van die dwergstruiken of meerjarige nie-grasagtige kruidagtiges het enige opmerklike reaksie getoon nie; terwyl die voorkoms van eenjarige nie-grasagtige kruide en bolplante nie genoegsaam was om statistiese ontleding te regverdig nie.

Die onverwagte afname van smaaklike meerjarige grasspesies in reaksie tot die toename in reënval was gedeeltelik beïnvloed deur die gebruik van absolute digtheid, wat deur die negatiewe verwantskap tussen smaaklike meerjarige en eenjarige grasspesies beïnvloed word (Figuur 12). Bogenoemde toon aan dat in nat reënjaare eenjarige grasspesies tussen meerjarige grasperle vestig en daarom is dit as naaste aan die punt aangeteken. Hierdie het 'n baie belangrike gevolg in absolute terme op die moontlike veranderinge van meerjarige grasspesies gehad.

## Bespreking

### Interjaarlikse reënvalvariasie

Die studie om die invloed van interjaarlikse reënvalvariasie op die dinamika van kruidstratum plantegroei te ondersoek rus gewoonlik ten volle op langtermyn datastelle want die manipulasie van kort termyn reënval is onprakties. Wanneer moniteringsdata gebruik word om plantegroeiveranderinge aan variasie in reënval toe te skryf, kan ander faktore, in hierdie geval, geminimaliseer word. In hierdie studie oor Vaalbos, was die aanbevole drakrag meestal binne die voorgestelde landbou drakrag, vuur was baie wisselvallig en het baie min van die persele geaffekteer. Daar was ook geen aanduiding dat die houtagtiges se digtheid oor die 22 jaar meer geword het nie (Tabel 2). Die moniteringsdata van die plantegroei word dus baie sterk met die reënvalvariasie geassosieer.

Reënvalvariasie tussen jare is die primêre drywer van saamgestelde variasie in die savanna grasveld (O'Connor 1985; Veenendaal *et al.* 1996a, b). Die verwagting dat reënvalvariasie 'n invloed op sekere plantfunksiionele groepe en die verteenwoordigende plantspesies sal hê, is met meerjarige grasspesies, sommige van hulle dominante spesies en die smaaklike jaarlikse grasspesies, ondersteun. Dit is egter verskillend van die kontrasterende reaksie van die plantegroei teenoor totale of seisoenale (vroeë of laat) reënval, reënval van die vorige seisoen, grondwaterhouvermoë asook grondvrugbaarheid wat blyk dat groeivorm en lewensgeskiedenis strategie dit beïnvloed.

Reënval is 'n indirekte plaasvervanger van water wat vir die plant beskikbaar is om op te neem (*sensu* Austin & Smith 1989). Laasgenoemde, asook grondwaterhouvermoë word deur die gronddiepte en -tekstuur bepaal (Ritchie 1981; Foth 1990). Met 'n toename in klei-inhoud van die grond, neem die waterhouvermoë van die grond toe, asook die hoeveelheid water wat teruggehou word van die plante per eenheid volume. Die resultaat is dat diep, sanderige gronde baie minder grondwater, in absolute terme, vir die plante beskikbaar het maar dat hierdie bron baie meer betroubaar en toeganklik is vir opname deur die plant. Die gevolg vir suidelike Afrikaanse savannas, is dat die plantspesiesamestelling van die sandveld meer volhoubaar is as wat dit op hoë klei-inhoudgronde in reaksie op interjaarlikse reënvalvariasie sal wees (Dye and Spear 1982; O'Connor 1985). Sandgronde in Vaalbos is dieper as die gronddiepte van hoë klei-inhoudgrond. Kortlik, volgens Hillel (1971) het die sandtekstuur grond meer water, asook vir 'n langer tydperk beskikbaar vir opname deur plantspesies as wat die geval by grond met 'n hoë klei-inhoud is. Sover ons kennis strek, is daar voorheen geen studies gedoen om die effek van grondwater op die tydelike variasie in die voorkoms van plantspesies of funksionele groepe vas te stel nie. In hierdie studie is daar 'n opvallende positiewe interaksie tussen reënval en die produk van gronddiepte en -tekstuur waargeneem. Die stooreffek van grondwater is baie duidelik met die voorkoms van die onsmaaklike meerjarige grasspesies met *Polygonarthria squarrosa* die mees belangrike van die groep, waargeneem. So ook by die mees volop smaaklike meerjarige grasspesie, *Schmidia pappophoroides* (Tabel 3).

Die effek van reënval van die vorige seisoen kan by beide smaaklike en onsmaaklike meerjarige grasse asook by twee individuele smaaklike grasspesies waargeneem word (Tabel 3). Dit dui daarop dat die beskikbare water oorgedra kan word van een seisoen na 'n ander (O'Connor *et al.* 2001). Drie meerjarige grasspesies *Eragrostis lemanniana*, *Stipagrostis uniplumis*, en *Polygonarthria squarrosa*, dwergstruiken en meerjarige nie-grasagtige kruide toon egter nie die oordragingseffek nie, wat 'n sinvolle gevolgtrekking uit hierdie studie bemoeilik.

Beskikbare plantvoedingstowwe en water is die twee primêre faktore wat die struktuur en prosesse in Afrikaanse savannas beïnvloed (Frost *et al.* 1986). Dit is baie moeilik om te bepaal watter een van genoemde faktore 'n effek op die voorkoms van plantspesies het, want beide word deur die grondtekstuur beïnvloed (Foth 1990). Hoewel daar met die gebruik van die interaksie term, wat die effek van die grondwaterhouvermoë in die modelle wat gebruik is duidelik aantoon, dat grondtekstuur geen effek op die grondwaterhouvermoë het nie, het dit wel op die beschikbare plantvoedingstowwe 'n effek. Hierdie verskynsel is vir die meerjarige gras *Themeda triandra*, waarvan die verspreiding nou geassosieer word met hoë klei-inhoud gronde (Mucina & Rutherford 2006) waargeneem. 'n Voorbeeld hiervan is die granietiese landskap se katena in suidelike Afrika savanna,

waar *Themeda triandra* op die sanderige plato afwesig is en op die laerliggende gronde met hoë kleiinhoud volop voorkom (Bredenkamp *et al.* 1983).

### **Effek van vroeë teenoor laat seisoenale reënval**

Die semi-ariede savanna van suidelike Afrika word hoofsaaklik deur meerjarige grasspesies gedomineer, behalwe wanneer die habitat versteurd is. Die eenjarige grasspesies is 'n kleiner komponent in die meer gematigde klimaatstreke (Mucina & Rutherford 2006). Die verwagting dat eenjarige grasspesies, wanneer hulle voorkom, afhanglik van die vroeë reën sal wees om hulle lewenssiklus te voltooi, is wel vir smaaklike eenjarige grasspesies waargeneem. In teenstelling hiermee, is die onsmaaklike eenjarige grasspesies met die hoeveelheid reën wat in die laat seisoen gevall het, geassosieer (Figuur 10). Dit kan moontlik verklaar word aan die hand van die feit dat die onsmaaklike eenjarige grasspesies van Vaalbos deur *Aristida congesta* subsp. *congesta* gedomineer word. Hierdie grasspesies word deur Van Oudtshoorn (1999) as 'n kort-lewendende meerjarige spesie geklassifiseer wanneer gunstige toestande dit toelaat en nie as 'n eenjarige grasspesie nie. Ongelukkig was die data vir die eenjarige nie-grasagtige kruide onvoldoende om 'n reaksie te kon waarneem.

Alhoewel daar verwag is dat eenjarige grasspesies eerder met vroeë as laat reënval sal reageer, is daar geen kennis van hoe meerjarige grasspesies in semi-ariede savannas in suidelike Afrika sal reageer nie. Geen van die meerjarige grasspesies het met die vroeë reënval soos die eenjarige grasspesies gereageer nie, hoewel die twee smaaklike meerjarige grasspesies *Schmidia pappophoroides* en *Themeda triandra* beide 'n teenoorgestelde reaksie getoon het. Wanneer die Februarie tot April reënval hoog was, het die voorkoms van *Schmidia pappophoroides* toegeneem en *Themeda triandra* afgeneem. Die waargenome patroon van *Schmidia pappophoroides* is redelik algemeen in die westelike streke van Suid-Afrika (Mucina & Rutherford 2006), waar die somerreënvalpiek laat in die somer (Februarie tot April) voorkom (Tyson & Preston-Whyte 2000). In teenstelling hiermee, is *Themeda triandra*, wat gewoonlik ook op die laat reën reageer, baie dominant in die meeste oostelike savannas (Mucina & Rutherford 2006), waar reënvalpieke in die middel van die somer (November tot Februarie) voorkom. Dit word dus verwag dat met die langtermyn verskuwing van die seisoenale reënval, soos deur Du Toit & O'Connor (2014) aangeteken, die plantgemeenskappe se plantspesiesamestelling moontlik kan verander.

### **Gelykydige bestaan van verskillende groeivorms**

Savannas word gedefinieer as 'n mengsel van boom- en grasgroeivorms, waarvan die patroon en funksies primêr deur plantwater- en voedingstofbeskikbaarheid, en sekondêr deur vuur en weidingsfaktore bepaal word (Frost *et al.* 1986). Die verklaring oor die gelykydige bestaan van die twee groeivorms is al vir meer as 'n halfeeu 'n sentrale vraagstuk onder savanna ekoloë (Sankaran *et al.* 2004; O'Connor *et al.*

2014). Nie-grasagtige kruide word ongelukkig afgeskeep, en alhoewel dit proporsioneel 'n klein hoeveelheid van die totale savanna biomassa opmaak, is hierdie groep volgens Zietsman & Bezuidenhout (1999) baie ryk aan 'n verskeidenheid plantspesies. Wanneer daar dus na die gelykydige bestaan van groeivorms van bome en grasse in savannas gekyk word, moet die nie-grasagtige kruide ook ingesluit word. Die patroon van grondwatergebruik deur bome, grasse en nie-grasagtige kruide in 'n semi-ariede suidelike Afrikaanse savanna in Zimbabwe was opvallend verskillend (Clegg & O'Connor 2017). Elke groeivorm benodig verskillende volumes van grondwater om groen materiaal te produseer. Houtagtige plantspesies en nie-grasagtige kruide reageer op langtermyn veranderinge in grondwater, terwyl grasspesies hoofsaaklik reageer op korttermyn waterimpulse. Hierdie studie ondersteun die hipoteese dat beskikbare water vir die plant belangrik is om die gelykydige bestaan van die verskillende plant funksionale groepe te verklaar. Die wielpuntmetode vir monitering, wat hoofsaaklik vir die homogene landbousektor suksesvol aangewend word (Hardy & Walker 1991), sal vir die meer heterogene natuurlike veld aangepas moet word.

### **Bestuursimplikasies**

'n Uitdaging vir weidingsbestuur in die semi-ariede savanna is om smaaklike meerjarige grasspesies te laat toeneem. Volgens Westoby *et al.* (1989) kan die reënvalvariasie of 'n positiewe, of 'n nadelige impak op die meerjarige grasspesies hê. In Zimbabweanse semi-ariede savanna word die spesies groeimodel gebruik, wat aandui dat grasspesies die beste onderhou kan word deur 'n konserwatiewe drakrag strategie oor die langtermyn met interjaarlikse reënvalvariasie te volg (Dye 1983). Veldopnames het aangedui dat verskillende tye van reënval binne 'n reënseisoen, verskillende meerjarige grasspesies bevoordeel (Dye & Walker 1987). Op grond hiervan kon die bestuur beweidingskledules aanpas, met inagneming van reënval en fenologiese faktore sodat veranderinge in plantspesiesamestelling kan plaasvind (Walker *et al.* 1986). Bogenoemde voorstelle is van toepassing op hierdie studie, en reënval van die huidige en vorige seisoen, hoeveelheid vroeë of laat reënval, en storing van grondwater kapasiteit kan gebruik word om veranderinge in meeste groeivorms of individuele plantspesies te veroorsaak. Spesifiek die smaaklike meerjarige grasspesies wat op die reënval van die huidige en vooraf seisoen gereageer het, sowel as die grondfaktore wat 'n belangrike rol speel in hulle digtheid en frekwensie in die veld (Figure 4a & 4b).

Bosverdigting (La Grange 2010) is vir die semi-ariede savannas nadelig want dit het 'n negatiewe impak op die grasspesiesproduksie (O'Connor & Stevens 2017). In Vaalbos is daar egter geen bosverdigting van die houtagtige plantspesies of die voorkoms van nuwe houtagtige plantspesies oor 22 jaar waargeneem nie (Figuur 3; Tabel 2), ten spyte van aansienlike variasie in reënval. Reënval verskeidenheid kan bosverdigting bevorder, hetby deur beweidingsdruk of vuurfrekvensie (O'Connor *et al.* 2014). Wiegand *et al.* (1998)

het gevind dat bosverdigting ook in die Kalahari savannas onder foutiewe beweidingspraktyke kan plaasvind, wat nie in Vaalbos gevind is nie (Figuur 3). Inteenstelling is gevind dat die reaksie van die houtagtiges baie meer oorengestem het met wat Van Rooyen *et al.* (1984) in die Kalahari Gemsbok Nasionale Park oor jare waargeneem het, naamlik dat die houtagtiges min veranderinge getoon het.

## Gevolgtrekking

In suidelike Afrika word die plantspesiesamestelling meestal gebruik om veldtoestandkondisies te evalueer want die plantegroei dui aan hoeveel voedsel vir die diere beskikbaar is (Tainton 1999). Interjaarlike reënvalverskeidenheid word reeds geruime tyd as 'n primêre impak op die kruidstratum dinamika in semi-aried streke gesien (O'Connor 1985). Dit mag gesien word as 'n geleentheid of 'n nadelige faktor om plantegroeiverandering te veroorsaak (Westoby *et al.* 1989). Dit is gevind dat 'n verskeidenheid reënval 'n verwagte opvallende effek op die plantspesiesamestelling, funksionele groepe of plantspesies het. Dit wys egter ook die verskillende reaksie in hierdie funksionele groepe of plantspesies is as gevolg van vorige reënvaljare, stoer van grondwater, of van binne-seisoen reënval verspreiding verskille. Natuurbestuur kan die voorgestelde ruimtelike en tydelike verskille op verwagte beskikbare voedsel in die seisoen gebruik deur die weidingsdruk te verlig of te vermeerder op sekere plantgemeenskappe. Met die kennis wat uit die studie gekom het, word dit ten sterkste aanbeveel dat daar met soortgelyke moniteringprojekte aangegaan moet word, selfs met die wat onlangs gestop is. Vir sulke monitering om suksesvol te wees is dit egter baie belangrik dat die plantegroei geklassifiseer, beskryf en gekarteer is. Die monitering van die klimaat is soortgelyk net so'n belangrike komponent. Die moontlike tendens wat by *Schmidtia pappophoroides* bestaan moet nagevors word. Die wielpuntmetode wat in die studie gebruik is, moet egter hersien word en daar moet na alternatiewe of aangepasde metodes gekyk word.

Een van die grootste uitdagings wat vandag natuurbewaring verwante monitering bedreig is die balansering van die ontwikkeling van toepaslike moniteringsplanne met personeel, tyd en begrotingsbeperkinge (Buckley *et al.* 2008; Walker 2009). Die monitering wat tans in bewaringsgebiede gedoen word is baie sterk geassosieer met beskikbare bronne (Bruner *et al.* 2001). Die tekort of beperking aan menslike kapasiteit, tyd en begroting is heel moontlik die hoofredes waarom so min plantegroei monitersdata gepubliseer word in bewaringskringe.

## Erkenning

Mnre George Seekoei en Henry Riffel vir hulp met veldwerk en gemeenskap betrokkenheid. Mr Abel Matsapula vir die moeite met Figuur 1. Yolandi Els vir haar ondersteuning as bestuurder van Arid SAEON, Kimberley.

## Mededingende belang

Die outeurs verklaar dat hulle geen finansiële of persoonlike verbintenis met enige party wat hom nadelig of voordelig kon beïnvloed het in die skryf van hierdie artikel nie.

## Literatuurverwysings

- Acocks JPH. 1988. Veld Types of South Africa (3<sup>rd</sup> edition). *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 57: 1-146.
- Augustine DJ, & McNaughton SJ. 2004. Regulation of shrub dynamics by native browsing ungulates on East African rangeland. *Journal of Applied Ecology* 41: 45-58.
- Austin MP, & Smith TM. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- Bancroft CM, Bezuidenhout H, & Nel JG. 1998. Use of veld condition assessment to set objectives and targets for an ISO 14001 environmental management system for Vaalbos National Park. *Koedoe* 41: 1-12.
- Barnes DL. 1982. Management strategies for the utilization of southern African savanna. In: Huntley B, & Walker BH (eds), *Ecology of Tropical Savannas*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 626-656.
- Belsky AJ. 1984. The role of small browsing mammals in preventing woodland regeneration in the Serengeti National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 22: 271-280.
- Belsky AJ, Amundson RG, Duxberry RM, Riha SJ, Ali AR, & Mwonga SM. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.
- Berry, MPS. 1991. Rainfall orientated management for a multiherbivore grazing system. PhD thesis, University of the Witwatersrand.
- Bezuidenhout H. 1994. An ecological study of the major vegetation communities of the Vaalbos National Park, Northern Cape. 1. The Than-Droogveld section. *Koedoe* 37: 19-42.
- Bezuidenhout H. 1995. An ecological study of the major vegetation communities of the Vaalbos National Park, Northern Cape. 2. The Graspan-Holpan section. *Koedoe* 38: 65-83.
- Bezuidenhout H. 2009. The classification, mapping and description of the vegetation of the Rooipoort Nature Reserve, Northern Cape, South Africa. *Koedoe* 51: 11 pages. DOI:10.4102/koedoe.v51i1.695.
- Bezuidenhout H, Bradshaw PJ, Bradshaw M, & Zietsman PC. 2016. Landscape units of Mokala National Park, Northern Cape Province, South Africa. *Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein* 31: 1-27.
- Biggs, HC, & Rogers, KH. 2003. An adaptive system to link science, monitoring, and management in practice, in J.T. du Toit, K.H. Rogers & H.C. Biggs (eds.), *The Kruger experience: Ecology and management of savanna heterogeneity*, pp. 59-80, Island Press, Washington.
- Bond WJ, & van Wilgen BW. 1996. *Fire and Plants*. London: Chapman and Hall.
- Bredenkamp GJ, Theron GK, & Van Vuuren DRJ. 1983. Ecological interpretation of plant communities by classification and ordination of quantitative soil characteristics. *Bothalia* 14: 691-699.
- Brown LR. 1997. A plant ecological study and wildlife management plan of the Borakalalo Nature Reserve, North-west Province. PhD thesis, University of Pretoria, Pretoria.
- Bruner, AG, Gullison, RE, Rice, RE & Da Fonseca, GAB. 2001. Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291, 125-128. doi:10.1126/science.291.5501.125, PMID:11141563
- Buckley, R, Robinson, J, Carmody, J, & King, N. 2008. Monitoring for management of conservation and recreation in Australian protected areas, *Biodiversity and Conservation* 17, 3589-3606. doi:10.1007/s10531-008-9448-7
- Clegg BW, & O'Connor TG. 2017. Determinants of seasonal changes in availability of food patches for elephants (*Loxodonta africana*) in a semi-arid African savanna. *PeerJ* doi 10.7717/peerj.3453
- Cole MM. 1986. *The Savannas: Biogeography and Geobotany*. London: Academic Press.
- Department Agriculture, Forestry & Fisheries. 2017. Grazing potential in [ha/LSU]. Map created by Paul Avenant, Agriculture, Pretoria.
- Du Toit JCO, & O'Connor TG. 2014. Changes in rainfall pattern in the eastern Karoo, South Africa, over the past 123 years. *Water SA* 40: 453-460.
- Dye PJ. 1983. *Prediction of Variation in grass growth in a semi-arid induced grassland*. PhD thesis, University of the Witwatersrand, Johannesburg.

- Dye PJ, & Spear PT. 1982. The effects of bush clearing and rainfall variability on grass yield and composition in south-west Zimbabwe. *Zimbabwe Journal of Agricultural Research* 20: 103-117.
- Dye PJ, & Walker BH. 1987. Patterns of shoot growth in a semi-arid grassland in Zimbabwe. *Journal of Applied Ecology* 24: 633-644.
- Ferreira S, Daemane M, Deacon A, Sithole H, & Bezuidenhout H. 2013. Efficient evaluation of biodiversity concerns in protected areas. *International Journal of Biodiversity* 12 pp, <http://dx.doi.org/10.1155/2013/298968>.
- Field D. 1976. *A Handbook of Common Grasses in Botswana*. Gaberone: Ministry of Agriculture, Botswana.
- Foth H. 1990. *Fundamentals of Soil Science* (8<sup>th</sup> edition). New York: John Wiley and Sons.
- Frost PGH, Medina E, Menaut J-C, Solbrig O, Swift M, & Walker B (eds). 1986. Responses of savannas to stress and disturbance: a proposal for a collaborative programme of research. *Biology International Special Issue* 10. Paris: International Union of Biological Sciences.
- Hardy, MB, & Walker RS. 1991. Determining sample size for assessing species composition in grassland. *J.Grassl.Soc.South.Afr.* 8 (2): 70-73.
- Harper J. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Hillel, D. 1971. *Soil and Water: Physical principles and processes*. New York: Academic Press.
- Illiis AW, & O'Connor TG. 1999. On the relevance of non-equilibrium for semi-arid grazing systems. *Ecological Applications* 9: 798-813.
- Klopper RR, Chatelain C, Banninger V, Habashi C, Steyn HM, De Wet BC, Arnold TH, Gautier L, Smith GF, & Spichiger R. 2006. Checklist of the flowering plants of Sub-Saharan Africa. An index of accepted names and synonyms. *South African Botanical Diversity Network Report* No. 42. Pretoria: SABONET.
- Kyalangalilwa B, Boatwright JS, Daru BH, Maurin O, & Van der Bank M. 2013. Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s.l. (Fabaceae: Mimosoideae) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 172: 500-523.
- La Grange, M. 2010. Vegetation classification of the proposed Heritage Park, North-West Province, South Africa. MSc thesis (Environmental Sciences), North-West University, Potchefstroom.
- Land Type Survey Staff. 2012. Land types of the maps 2824 Kimberley, 2826 Winburg, 2924 Koffiefontein, 2926 Bloemfontein. *Memoirs on the Agricultural Natural Resources of South Africa* No. 14. Pretoria: ARC-Institute for Soil, Climate and Water.
- McGeoch, MA, Dopolo, M, Novellie, P, Hendricks, H, Freitag, S, Ferreira, S, Grant, R, Kruger, J, Bezuidenhout, H, Randall, RM, Vermeulen, W, Kraaij, T, Russell, IA, Knight, MH, Holness, S, & Oosthuizen, A. 2011. A strategic framework for biodiversity monitoring in South African National Parks, *Koedoe* 53(2), Art. #991, 10 pages. doi:10.4102/koedoe.v53i2.991.
- Moe SR, Rutina LP, Hytteborn H, & Du Toit JT. 2009. What controls woodland regeneration after elephants have killed the big trees? *Journal of Applied Ecology* 46: 223-230.
- Mucina L, & Rutherford MC (eds). 2006. The Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *Strelitzia* 19. Pretoria: South African National Biodiversity Institute.
- Mueller-Dombois D, & Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: John Wiley and Sons.
- Müller MAN. 1984. *Grasses of South West Africa/Namibia*. Windhoek: Directorate of Agriculture and Forestry, Namibia.
- Novellie P, & Bezuidenhout H. 1994. The influence of rainfall and grazing on vegetation changes in the Mountain Zebra National Park. *South African Journal of Wildlife Research* 24: 60-71.
- O'Connor TG. 1985. A synthesis of field experiments concerning the grass layer in the savanna regions of southern Africa. *South African National Scientific Programmes Report* No. 114. Pretoria: CSIR, 126 pp.
- O'Connor TG. 2015. Long-term response of an herbaceous sward to reduced grazing pressure and rainfall variability in a semi-arid South African savanna. *African Journal of Range and Forage Science* 32: 261-270.
- O'Connor TG, & Everson TM. 1998. Population Dynamics of Perennial Grasses in African Savanna and Grassland. In GP Cheplick (ed.) *Population Biology of Grasses*. Cambridge: Cambridge University Press, pp 333-65.
- O'Connor TG, Haines LM, & Snyman HA. 2001. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology* 89: 850-860.
- O'Connor TG, Puttick JR, & Hoffman MT. 2014. Bush encroachment in southern Africa: changes and causes. *African Journal of Range and Forage Science* 31: 67-88.
- O'Connor TG, & Roux PW. 1995. Vegetation changes (1949-1971) in a semi-arid, grassy dwarf shrubland in the Karoo, South Africa: influence of rainfall variability and grazing by sheep. *Journal of Applied Ecology* 32: 612-626.
- O'Connor TG, & Stevens N. 2017. Bush encroachment (online bibliography). Oxford University Press. doi 10.1093/OBO/9780199363445-0069
- Parr CL, Lehmann CE, Bond WJ, Hoffmann WA, & Andersen AN. 2014. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology and Evolution* 29: 205-213.
- R Development Core Team. 2015. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ritchie JT. 1981. Soil water availability. *Plant and Soil* 58: 327-338.
- Sankaran M, Ratnam J, & Hanan NP. 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7: 480-490.
- Seymour C, & Huyser O. 2008. Fire and the demography of camelthorn (*Acacia erioloba* Meyer) in the southern Kalahari – evidence for a bonfire effect? *African Journal of Ecology* 46: 594-601.
- Skinner JD, & Chimimba CT. 2005. *The Mammals of the Southern African Subregion*. Cape Town: Cambridge University Press.
- Smit GN. 2004. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long-term restoration from bush encroachment. *Journal of Environmental Management* 71: 179-191.
- Smit IPJ, Smit CF, Govender N, van der Linde M, & MacFadyen S. 2013. Rainfall, geology and landscape position generate large-scale spatiotemporal fire pattern heterogeneity in an African savanna. *Ecography* 35: 447-459.
- Soil Classification Working Group. 1991. Soil classification: a taxonomic system for South Africa. *Memoirs on the Agricultural Natural Resources of South Africa* 15: 1-262.
- Sokal RR, & Rohlf FJ. 1981. *Biometry*. New York: WH Freeman and Company.
- Spaggiari RI. 1993. Reconstruction of the palaeo-drainage from the gravels on the farm Droogeveld 292, Barkly West, Northern Cape Province. Grahamstown: BSc Honours thesis, Rhodes University.
- Swemmer AM, Knapp AK, & Snyman HA. 2007. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology* 95: 780-788.
- Tainton N. 1999. *Veld Management in South Africa*. Pietermaritzburg: University of Natal Press.
- Tidmarsh CEM, Havenga CM. 1955. The wheel-point method of survey and measurement of semi-open grasslands and Karoo vegetation in South Africa. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* 29: 1-49.
- Tyson PD, & Preston-Whyte RA. 2000. *The Weather and Climate of Southern Africa*. Cape Town: Oxford University Press.
- Van der Walt PT, & Le Riche EAN. 1984. The influence of veld fire on an *Acacia erioloba* community in the Kalahari Gemsbok National Park. Supplement to *Koedoe*: 103-106.
- Van Oudtshoorn F. 1999. *Guide to Grasses of Southern Africa*. Pretoria: Briza Publications.
- Van Rooyen N, Van Rensburg DJ, Theron GK, & Bothma J du P. 1984. A preliminary report on the dynamics of the vegetation of the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* Supplement 83-102.
- Veenendaal EM, Ernst WHO, & Modise GS. 1996a. Effect of seasonal rainfall pattern on seedling emergence and establishment of grasses in a savanna in south-eastern Botswana. *Journal of Arid Environments* 32: 305-317.
- Veenendaal EM, Ernst WHO, & Modise GS. 1996b. Reproductive effort and phenology of seed production of savanna grasses with different growth form and life history. *Vegetatio* 123: 91-100.
- Walker KL. 2009. Protected-area monitoring dilemmas: A new tool to assess success. *Conservation Biology* 23, 1294-1303. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01203.x, PMID:19765040
- Walker BH, Matthews DA, & Dye PJ. 1986. Management of grazing systems-existing versus an event-orientated approach. *South African Journal of Science* 82: 172.
- Westoby M, Walker B, & Noy-Meir I. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.
- Wiegand T, Jeltsch F, Bauer S, & Kellner K. 1998. Simulation models for semi-arid rangelands of southern Africa. *African Journal of Range and Forage Science* 15: 48-60.
- Zipperman PC, & Bezuidenhout H. 1999. Flowering plant biodiversity of Augrabies Falls National Park: A comparison between Augrabies Falls National Park, Kalahari Gemsbok National Park, Vaalbos National Park and Goegap Nature Reserve. *Koedoe* 42: 95-112.

**AANHANGSEL 1:** Plantspesies binne elke funksionele groep versamel

Funksionele groep	Plantspesies
Smaaklike meerjarige grasse	<i>Anthepepha pubescens, Brachiaria serrata, Cynodon dactylon, Enneapogon desvauxii, Eragrostis bicolor, Eragrostis echinochloidea, Eragrostis lehmanniana, Eragrostis obtusa, Eragrostis rotifer, Eragrostis x pseud-obtusa, Heteropogon contortus, Panicum coloratum, Schmidia pappophoroides, Sporobolus ioclados, Stipagrostis ciliata, Stipagrostis uniplumis, Themeda triandra, Tragus koelerioides, Tricholaena monachne, Urochloa mosambicensis</i>
Onsmaaklike meerjarige grasse	<i>Aristida meridionalis, Aristida stipitata, Eragrostis pallens, Eragrostis trichophora, Pogonarthria squarrosa</i>
Smaaklike eenjarige grasse	<i>Chloris virgata, Cyperus species, Melinis repens, Setaria verticillata, Sporobolus coromandelianus, Tragus berteronianus, Tragus racemosa, Urochloa panicoides</i>
Onsmaaklike eenjarige grasse	<i>Aristida adscensionis, Aristida congesta subsp. barbicornis, Aristida congesta subsp. congesta, Aristida diffusa, Bulbostylis humilis, Eragrostis porosa</i>
Dwergstruik	<i>Chrysocoma ciliata, Elephantorrhiza elephantina, Felicia fascicularis, Felicia muricata, Gnidia polyccephala, Helichrysum lucilioides, Hermannia tomentosa, Lycium cinereum, Pentzia incana, Plinthus sericeus, Pollichia campestris, Rosenia humilis, Salsola calluna, Salsola rabeiana, Selago densiflora, Solanum tomentosum</i>
Meerjarige nie-grasagtige kruide	<i>Aptosimum albomarginatum, Aptosimum lineare, Barleria bechuanensis, Commelina africana, Convolvulus multifidus, Corchorus asplenifolius, Cullen tomentosum, Dicoma schinzii, Gazania linearis, Heliotropium lineare, Heliotropium steudneri, Indigofera daltonoides, Indigofera vicioides, Kohautia cynachica, Lotononis platycarpa, Nolletia ciliaris, Rhynchosia venulosa, Ruellia setosa, Talinum caffrum, Vahlia capensis</i>
Eenjarige nie-grasagtige kruide	<i>Amaranthus praetermissus, Cleome rubella, Gesekia pharnaceoides, Limeum fenestraum, Nidorella resedifolia, Tephrosia burchellii</i>
Bolplante	<i>Oxalis depressa</i>