

# Grassland Ecology and Diversity

(invited paper)

Laurie B. Abbott *Department of Animal and Range Sciences, New Mexico State University*

Grasslands of the Chihuahuan Desert region are ecologically and economically important. These grasslands are valued for their rangeland, wildlife, watershed, and recreation resources. Biological diversity also raises the value of grassland communities. The potential for multiple uses within the region increases as the diversity of the resource base increases. In order to sustainably manage for biological diversity, it is important to understand the factors that influence the ability of organisms to coexist within a given area. The following discussion focuses on the main factors that influence the diversity of Chihuahuan Desert grassland communities.

The factors that influence diversity fall into five major categories: species characteristics, biotic interactions, resource availability, environmental heterogeneity, and disturbance (Harper 1977, Huston 1994). None of these categories is mutually exclusive, but they frequently interact to influence the distribution and abundance of organisms on the landscape. I will first describe each of these factors individually, and then discuss how the interactions of these factors may influence species diversity within communities.

Species characteristics include morphological, physiological, reproductive, and life history characteristics. They comprise the essential physical and behavioral aspects of organisms. Plant morphology may be described generally in terms of growth form, above- and below-ground structures, and size. Physiological differences are broadly categorized in terms of metabolic requirements and tolerances to environmental conditions. Reproductive and life history traits include lifespan, age of first reproduction, longevity of the reproductive period, flowering and fruiting phenology, seed dispersal, dormancy, and germination requirements. These components are interrelated and act in combination on the ecology of the organism. For example, resource acquisition, carbohydrate allocation, and growth are physiological functions, but these functions depend on morphological structures for uptake, transport, and growth. Similarly, reproduction usually commences after plants reach a minimum size, allocation of carbohydrates to reproductive structures influences developmental phenology, and seed morphology affects seed dispersal. These linkages between form and function

are fundamental to the relationship of organisms to their environment.

Biotic interactions are the suite of connections between organisms within a community. Interactions may occur between member of the same or different species, and the outcome of these interactions may be positive, negative, or neutral for the participating organisms. Competition, defined as reciprocal negative interaction between two organisms, has traditionally been considered as one of the most important processes structuring communities (Connell 1990). The strength of competitive effects is influenced by the resource-acquisition abilities of individual organisms, the limited resources for which the organisms are competing, and the relative abundances of competing organisms.

Herbivory is another important form of biotic interaction in grasslands. The effects of herbivory are influenced by characteristics of both the herbivores and the vegetation. The kinds and amounts of vegetation harvested by herbivores vary with differences in selectivity, that depend on food preferences and ability to harvest. In turn, the response of plants depends on their ability to either tolerate or avoid herbivory.

Other important biotic interactions include facilitation and mutualism. Facilitation occurs when one organism alters the environment such that it becomes more favorable for a second organism. Mutualism results in reciprocal positive interactions—when both organisms benefit. In the pollination example, the plant benefits from the transfer of pollen between flowers, and the pollinator benefits from food gathered at the time of pollination.

The availability of resources influences the distribution and abundance of both plants and animals. Key resources for plants are light, nutrients, water, oxygen, carbon dioxide, and space. Animals require adequate food, water, and cover to carry out activities necessary to persist and thrive. The resource requirements vary by species. Furthermore, animal social behaviors range from solitary to highly gregarious. Thus, the availability of other individuals of the same species differentially influences the ability of species to mate, rear offspring, forage, and hunt.

Environmental heterogeneity commonly dictates the spatial and temporal availability of resources. Variable availability of resources exists due to differences in

landforms, geologic materials, and climate. These factors interact with biotic organisms over time to influence soil development. Soils characteristics such as texture, depth, water-holding capacity, pH, cation exchange capacity, and temperature are important determinants of the distribution and abundance of plants, which in turn influence the availability of suitable habitat for both domestic animals and wildlife. Temperature and precipitation typically vary both spatially and temporally. In addition to the total amount of precipitation that falls at a location, the characteristic frequency and intensity of precipitation events is of particular importance.

Disturbances result in relatively sudden mortality or biomass loss within a community (White and Pickett 1985). The number of organisms killed may vary from less than one (in the case of some plants) to all the members of a community. Disturbances vary in frequency, intensity, type, spatial extent, and seasons in which they occur. Disturbance regimes are the suite of these disturbance components that characteristically influence a site. Disturbances may originate naturally or through the activities of humans. Disturbances common in Chihuahuan Desert Grasslands include herbivory, fire, drought, invasive species introductions, and land-use change, but extreme cold events, disease, floods, and landslides may also occur.

Species characteristics, biotic interactions, resource availability, environmental heterogeneity, and disturbance are not independent processes or factors within communities and ecosystems. Multiple interactions of species and processes are instrumental in creating and maintaining diversity, as illustrated in the following examples.

To some degree, interactions between organisms are defined by their morphological and physiological characteristics. For example, many grass species tolerate grazing because their apical meristems (buds or growing points) are protected or are low to the ground, and thus new tillers can grow from these protected buds after removal of top-growth. Similarly, an herbivore's perception of plant palatability is affected by the presence or absence of protective morphological features such as spines and awns, or by relative differences in biochemical constituents such as protein, carbohydrates, and secondary compounds.

Resource availability and environmental heterogeneity are closely associated. For example, the availability of water is a function of soil texture, structure, and depth, in addition to position within the landscape. Nutrient availability is similarly influenced by soil texture; cation-exchange capacity and water-holding capacity of clay-rich soils are typically greater than sandy soils. Organic matter also influences water and nutrient status of soils, thus the availability of these physical resources

is affected by the organisms that once inhabited that landscape. Living things can also alter temperature regimes, intercept precipitation, reduce evaporation, or increase soil moisture loss through transpiration.

Disturbances structure communities primarily because they suddenly change mortality rates, affecting population sizes and age distributions of populations relative to each other. Species response to different types of disturbances is often a function of morphological, physiological, and reproductive traits. For example, thick bark or buried meristematic tissue (buds) may protect plants from damage due to fire or severe cold. Short-lived species are favored by frequent disturbances, and long-lived species should dominate in communities where the frequency of disturbances is very low. Species diversity should be optimized when intermediate levels of disturbance occur (Connell 1978). The distribution of organisms is influenced by the interaction of resource availability, environmental heterogeneity, and species characteristics, and these factors influence the spatial dimension of some disturbances. For example, patchy distribution of herbaceous plants affects the impact of fire through the continuity of fine fuels, and selective grazing may result in patches that are more heavily impacted by herbivores. The patches themselves vary in substrate and available resources, and may in turn be colonized by different sets of species. Thus, disturbances that result in patchy mosaics of habitat promote coexistence through local influx and loss of species (Harper 1977).

Finally, spatial and temporal scales must be considered in any discussion of biological diversity. The spatial scales of resource and environmental changes are important determinants of which organisms occur on which sites. Biotic interactions, vital processes, and resource availability may happen on short time scales (from seconds to days) as well as longer time scales, incorporating seasons, years, and decades.

In conclusion, the diversity of Chihuahuan Desert Grasslands results from the interactions of multiple factors. Understanding the relationships of these factors provides some measure of insight to land managers interested in maintaining and manipulating these richly diverse lands and the organisms that inhabit them.

## Literature Cited

- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J. H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. Pp. 9-26 *In* J. B. Grace and D. Tilman (Eds.) *Perspectives in Plant Competition*. San Diego: Academic Press.

- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. San Diego: Academic Press.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge: Cambridge University Press.
- White, P. S., and S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp. 3-13. *In* S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.) The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. San Diego: Academic Press.

# Ecología y Diversidad de Pastizales

(resumen)

Laurie B. Abbott *Departamento de Ciencia Animal y de Pastizales, Universidad Estatal de Nuevo México*

Los pastizales de la región del Desierto Chihuahuense son ecológica y económicamente importantes. Esos pastizales son de gran valor debido a sus recursos ganaderos, faunísticos, hidrológicos y recreativos, así como a su diversidad biológica. El potencial de usos múltiples dentro de la región aumenta conforme la diversidad de los recursos se incrementa. Para administrar en forma sustentable la diversidad biológica, es importante entender los factores que influyen en la habilidad de los organismos para coexistir dentro de un área determinada. La siguiente discusión se enfoca en los factores principales que influyen en la diversidad de las comunidades de los pastizales del Desierto Chihuahuense.

Los factores que influyen en la diversidad se agrupan en cinco categorías: características de la especie, interacciones bióticas, disponibilidad de recursos, heterogeneidad ambiental, y perturbación (Harper 1977, Huston 1994). Ninguna de estas categorías es mutuamente excluyente, sino que interactúan con frecuencia para influir en la distribución y abundancia de los organismos en el paisaje.

Las características de las especies incluyen rasgos morfológicos, fisiológicos, reproductivos, y de antecedentes vitales. Ellos abarcan los aspectos físicos y del comportamiento que son esenciales en los organismos. La morfología de las plantas generalmente se describe en términos de formas de crecimiento, estructuras subterráneas y aéreas, y tamaño. Las diferencias fisiológicas se categorizan según el requerimiento metabólico y la tolerancia a las condiciones ambientales. Las características reproductivas, y de antecedentes vitales incluyen el ciclo de vida, edad de la primera experiencia reproductiva, longevidad del periodo reproductivo, fenología de la floración y la fructificación, dispersión de semillas, dormancia y requerimientos para la germinación. Estos componentes están interrelacionados y actúan en forma combinada sobre la ecología del organismo. Por ejemplo, la adquisición de recursos, la asignación de carbohidratos y el crecimiento son funciones fisiológicas, pero estas funciones dependen de las estructuras morfológicas para tomar los recursos, trasportarlos y crecer. Esas relaciones entre forma y función son fundamentales para la interrelación de los organismos con su medio ambiente.

Las interacciones bióticas son el conjunto de interacciones entre los organismos de una comunidad. Estas pueden darse entre miembros de la misma especie o de

diferentes especies, y el resultado de las interacciones entre los individuos participantes puede ser positivo, negativo o neutro. La competencia, definida como una interacción recíproca negativa entre dos organismos, ha sido considerada como uno de los procesos más importantes en la estructuración de las comunidades (Connell, 1990). La intensidad de los efectos competitivos esta influenciada por las habilidades de los organismos para adquirir los recursos, los escasos recursos por los que compiten los organismos y las abundancias relativas de los organismos competidores.

La herbivoría es otra forma importante de interacción biótica en los pastizales. Los efectos de la herbivoría están influenciados por las características de los herbívoros y la vegetación. Las clases y cantidades de vegetación consumida por los herbívoros varía con las diferencias en selectividad, la cual depende de las preferencias alimenticias y la habilidad para cosechar. A su vez, la respuesta de las plantas depende de su habilidad para tolerar o evitar la herbivoría.

Otras interacciones bióticas importantes incluyen la facilitación y el mutualismo. La facilitación ocurre cuando un organismo altera el ambiente de tal forma que lo hace favorable para un segundo organismo. El mutualismo resulta de interacciones recíprocas positivas, en las que ambos organismos interactuantes, se benefician. En la polinización, por ejemplo, la planta se beneficia al ser transportado su polen hacia otras flores, mientras que el polinizador se beneficia con el néctar obtenido en el tiempo de la polinización.

La disponibilidad de recursos influye en la distribución y abundancia de plantas y animales. Los recursos clave para las plantas son la luz, nutrientes, agua, oxígeno, dióxido de carbono y espacio. Los animales requieren en forma adecuada de alimento, agua y cobertura para realizar las actividades necesarias para subsistir y producir frutos. La necesidad de recursos varía entre las especies. Además, las conductas sociales en los animales varía desde organismos solitarios hasta altamente gregarios. Así, la presencia de otros individuos de la misma especie influye en forma diferencial en la habilidad de la especie para aparearse, producir progenie, alimentarse y depredar.

La heterogeneidad ambiental generalmente determina la disponibilidad espacial y temporal de los recursos.

Existe variación en la disponibilidad de recursos debido a diferencias en el paisaje, materiales geológicos y el clima. Estos factores interactúan a través del tiempo con los organismos vivos para influir en el desarrollo del suelo. Las características del suelo tales como la textura, profundidad, capacidad de retención de agua, pH, capacidad de intercambio catiónico y temperatura, son determinantes importantes en la distribución y abundancia de las plantas, las cuales a su vez influyen en la disponibilidad de hábitats adecuados para la fauna doméstica y silvestre. La temperatura y la precipitación típicamente varían tanto espacial como temporalmente. En adición a la cantidad total de precipitación que cae en una localidad, es de particular importancia la frecuencia e intensidad característica de los eventos lluviosos.

Las perturbaciones son procesos que tienen como resultado una mortalidad o una pérdida de biomasa repentina dentro de una comunidad (White and Pickett, 1985). El número de organismos muertos puede variar de menos de uno (en el caso de algunas plantas) hasta todos los miembros de la comunidad. Las perturbaciones varían en frecuencia, intensidad, tipo, extensión espacial y temporadas en las que ocurren. Estas pueden originarse naturalmente o a través de las actividades humanas. Las perturbaciones comunes en los pastizales del Desierto Chihuahuense incluyen la herbivoría, el fuego, sequías, introducción de especies invasoras y el cambio en el uso del suelo, aunque también pueden ocurrir eventos de heladas extremas, enfermedades, inundaciones y derrumbes de tierras.

Las características de las especies, las interacciones bióticas, la disponibilidad de recursos, la heterogeneidad ambiental y la perturbación no son procesos o factores independientes dentro de las comunidades y ecosistemas. Las interacciones múltiples de las especies y procesos, son esenciales para crear y mantener la diversidad, como se ilustra en los siguientes ejemplos.

Hasta cierto grado, las interacciones entre los organismos están definidas por sus características morfológicas y fisiológicas. Por ejemplo, muchas especies de gramíneas toleran el pastoreo debido a que sus meristemas apicales (yemas o puntos de crecimiento) están protegidos o crecen por debajo del suelo y de esta forma nuevos brotes pueden crecer de estas yemas protegidas después de que las partes aéreas son removidas. Similarmente, la percepción de un herbívoro sobre la palatabilidad de una planta es afectada por la presencia o ausencia de estructuras morfológicas protectoras tales como espinas o aristas o por diferencias relativas en los componentes bioquímicos tales como proteínas, carbohidratos y compuestos secundarios.

La disponibilidad de recursos y la heterogeneidad ambiental están muy asociadas. Por ejemplo, la disponibilidad de agua está en función de la textura, estructura

y profundidad del suelo, además de la ubicación en el paisaje. De igual forma, la disponibilidad de nutrientes está influenciada por la textura del suelo; la capacidad de intercambio catiónico y la capacidad de retención de agua es regularmente mayor en los suelos arcillosos que en los arenosos. La materia orgánica influye también en el *status* de agua y nutrientes de los suelos y, asimismo, la disponibilidad de esos recursos físicos es afectada por los organismos que alguna vez habitaron en el paisaje. Los elementos vivos pueden también alterar los regímenes de temperatura, interceptar la precipitación, reducir la evaporación o incrementar la pérdida de humedad del suelo a través de la transpiración.

Las perturbaciones estructuran a las comunidades principalmente porque cambian en forma repentina las tasas de mortalidad, afectando los tamaños y distribución de edades en las poblaciones. La respuesta de las especies a diferentes tipos de perturbaciones es a menudo una función de procesos morfológicos, fisiológicos y reproductivos. Por ejemplo, una corteza gruesa o los tejidos meristemáticos ocultos (yemas) pueden proteger a las plantas de ser dañadas por el fuego o por heladas severas.

Las especies de ciclo corto son favorecidas por las perturbaciones frecuentes, en tanto que las de ciclo largo dominan en comunidades donde la frecuencia de perturbaciones es muy baja. La diversidad de especies se optimiza cuando ocurren niveles moderados de perturbación (Connell, 1978). La distribución de organismos está influenciada por la interacción de la disponibilidad de recursos, la heterogeneidad ambiental y las características de las especies y estos factores influyen en la dimensión espacial de algunas perturbaciones. Por ejemplo, la distribución en manchones de plantas herbáceas afecta el impacto del fuego en la continuidad de materiales finos incendiables y, asimismo, un pastoreo selectivo puede darse en manchones que son más fuertemente impactados por los herbívoros. Los manchones mismos varían con el sustrato y la disponibilidad de recursos y pueden, a su vez, ser colonizados por diferentes grupos de especies. Así, las perturbaciones que resultan en mosaicos de hábitats, promueven la coexistencia a través de un ingreso y pérdida de especies a nivel local (Harper, 1977).

Finalmente, las escalas espaciales y temporales deben considerarse en cualquier discusión sobre diversidad biológica. Las escalas espaciales y los cambios ambientales son determinantes de los organismos que habitan en determinados sitios. Las interacciones bióticas, los procesos vitales y la disponibilidad de recursos pueden ocurrir en escalas de tiempo cortas (de segundos a días) así como escalas de tiempo largas, comprendiendo estaciones, años y décadas.

En conclusión, la diversidad de los pastizales del Desierto Chihuahuense es el resultado de las

interacciones de múltiples factores. El entendimiento de las interrelaciones de esos factores proporciona una medida de conocimiento profundo para los manejadores de pastizales interesados en la conservación y manipulación de esas tierras ricas en diversidad y de los organismos que las habitan.

## Literatura Citada

- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J. H. 1990. Apparent versus “real” competition in plants. Pp. 9-26 *In* J. B. Grace and D. Tilman (Eds.) *Perspectives in Plant Competition*. San Diego: Academic Press.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. San Diego: Academic Press.
- Huston, M. A. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- White, P. S., and S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp. 3-13. *In* S. T. A. Pickett and P. S. White (Eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. San Diego: Academic Press.