

ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE LA VEGETACION EN VIZCACHERAS ACTIVAS E INACTIVAS EN EL DELTA DEL PARANÁ

Santiago M. Arias, Nora Madanes y Rubén D. Quintana

Laboratorio de Ecología Ambiental y Regional, Depto Cs. Biológicas, FCEyN UBA, Pab II, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina. Tel (011) 4576-3300 int 212. <Santi@bg.fcen.uba.ar>

RESUMEN. Evaluamos los cambios producidos sobre distintos atributos de la vegetación en vizcacheras activas e inactivas en la región del Delta del Paraná. Para ello se seleccionaron cinco vizcacheras de cada tipo, en las que se analizaron tres sitios en función del grado de actividad: centro y periferia de cada colonia (alta y media actividad de vizcachas, respectivamente) y matriz de pastizal (sin actividad). En éstos se estimó la riqueza, composición específica y cobertura de la vegetación utilizando la escala de Braun-Blanquet en parcelas de 5 x 5 m. Las especies fueron agrupadas en graminiformes y herbáceas latifoliadas dada la importancia que éstas tienen en la dieta de este roedor. Los resultados no mostraron diferencias en la riqueza media de especies entre vizcacheras. Por el contrario, a lo largo del gradiente de actividad, tanto ésta como la cobertura media de graminiformes fueron menores en el centro que en la periferia y la matriz. La riqueza media de herbáceas latifoliadas, por otra parte, fue mayor en la matriz que en el centro y la periferia en ambos tipos de vizcacheras. La cobertura media de estas últimas fue mayor en las colonias inactivas que en las activas, particularmente en el centro de las vizcacheras. A lo largo del gradiente, la cobertura de latifoliadas fue menor en la periferia que en los otros sitios. En ambos tipos de vizcacheras se observaron variaciones en la estructura de la vegetación y un reemplazo de especies respecto a la matriz de pastizal circundante, lo cual pone de manifiesto el papel importante que juega este roedor en la dinámica del paisaje.

ABSTRACT. Vegetation structure and composition in active and inactive vizcacheras in the Paraná river Delta region. We assessed differences in vegetation attributes in active and inactive vizcacha colonies in the Parana River Region. In five vizcacha colonies of each type, we analyzed three sites along an activity gradient, corresponding to the center and periphery of each colony and the ungrazed grassland matrix. We estimated composition, richness and cover of plant species in 5 x 5 m quadrats using the Braun-Blanquet scale. Species were grouped into grasses and forbs for analysis because of the importance of these species in the vizcacha diet. No significant differences occurred in vegetation richness between colonies. Along the activity gradient, mean richness and cover of grasses declined in the center with respect to the periphery and grassland matrix of the colonies. On the other hand, mean forb richness declined in the center and in the periphery in both colony types with respect to the matrix. Mean cover of these species was greater in inactive than in active colonies, particularly in the center. Forbs cover declined in the periphery along the activity gradient. In both colony types we observed changes in vegetation structure and a species turnover comparing with the grassland matrix. These results point out the important role of this rodent in the landscape dynamic.

Palabras clave: vizcachas, *Lagostomus maximus*, disturbio, herbivoría, Delta del Paraná, Argentina.

Key words: vizcachas, *Lagostomus maximus*, disturbance, herbivory, Parana river Delta, Argentina.

INTRODUCCIÓN

La actividad de pastoreo de mamíferos cavadores, asociada a un refugio central, modifica el hábitat circundante (Wicker y Detling, 1988a; Branch y Sosa, 1994; Branch et al., 1996; Malizia et al., 2000) creando parches que difieren en su estructura y función respecto de la matriz en los que se hallan insertos. De esta manera, estos mamíferos cumplen un papel fundamental como modeladores del paisaje (Wicker y Detling, 1988b; Branch et al., 1996). Entre éstos, la vizcacha (*Lagostomus maximus*), el mayor roedor de la familia Chinchillidae, habita los arbustales y pastizales de Argentina, Bolivia y Paraguay. Estos roedores coexisten en sistemas de cuevas habitadas por 10 a 30 individuos emparentados denominadas “vizcacheras” (Llanos y Crespo, 1952), de las que salen durante la noche para alimentarse de la vegetación circundante. El intenso pastoreo que realizan en esta área afecta a las comunidades vegetales, produciendo un reemplazo de especies y un incremento del suelo desnudo en el área de mayor actividad (Giulietti y Jackson, 1986; Rendel, 1990; Branch, 1993; Kufner y Chambouleyron, 1993; Puig et al., 1998; Branch et al., 1999; Arias, 2000). También afectan las propiedades físicas y químicas del suelo por la remoción, el pisoteo y el acopio de materiales en las bocas de las cuevas (Branch, 1993; Arias, 2000).

Este roedor ha sido considerado históricamente perjudicial para las actividades productivas tradicionales y en consecuencia ha sido intensamente combatido como plaga, desapareciendo de gran parte de su área de distribución original (Branch et al., 1999). En la región del Delta del Paraná, las actividades de control de vizcachas, sumado a la intensa caza de subsistencia, ha dado como resultado un patrón caracterizado por un mosaico de parches de vizcacheras activas e inactivas, lo que incrementa la heterogeneidad del paisaje. La completa erradicación de este roedor en el área produciría cambios a largo plazo (Arias, 2000), los cuales pueden alterar la dinámica del paisaje al cesar los efectos de su actividad. Como primer paso hacia este conocimiento, el objetivo de este trabajo fue analizar y comparar

atributos estructurales de la vegetación entre vizcacheras activas y vizcacheras con corto tiempo de abandono a fin de evaluar dichos cambios.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó en marzo de 2001 en el establecimiento “Don José” (33° 27'S y 58° 41'W), a 5 Km de la localidad de Ceibas, provincia de Entre Ríos, Argentina. El área se encuentra en la unidad de paisaje denominada “Praderas y sabanas de la antigua laguna litoral”. El patrón de paisaje corresponde a una sabana fisonómica con parches de bosques de algarrobo (*Prosopis nigra*) y espinillo (*Acacia caven*), surcado por antiguos canales de marea con vegetación acuática flotante y arraigada, que colectan el agua de lluvia (Malvárez, 1997). El clima es templado húmedo de llanura, con una precipitación media anual de 978 mm distribuida en forma homogénea a lo largo del año y una temperatura media anual de 17,4°C (SMN, 1980). Las actividades humanas principales son la ganadería extensiva y la caza de subsistencia.

A fin de analizar los cambios en los parámetros estructurales de la vegetación se seleccionaron cinco vizcacheras **activas** y cinco **inactivas** con aproximadamente seis meses de abandono. Las colonias activas (V1 a V5) fueron seleccionadas a partir de la observación directa de los animales y de signos de actividad (heces frescas, huellas e indicios de excavaciones), mientras que las inactivas (V6 a V10) fueron seleccionadas a partir de la ausencia de animales o signos y por el crecimiento de vegetación sobre las bocas de entrada.

Se localizaron tres sitios de muestreo en cada vizcachera de acuerdo a la intensidad de actividad: 1) alta actividad, en el centro (C) de cada vizcachera; 2) actividad intermedia o “periferia” (P), ubicado al azar a 20 m de las mismas y 3) sitio control o “matriz de pastizal” (M), considerado sin actividad de vizcachas (por ausencia de signos de actividad) localizado al azar a 100 m de cada colonia.

En cada uno de éstos se estimó la riqueza, composición específica y abundancia-cobertura de la vegetación y suelo desnudo utilizando la escala modificada de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974) en parcelas de 5 x 5 m. Se realizó un análisis de agrupamiento de los sitios censados por ligamiento completo (análisis cuali-cuantitativo). Se utilizó como criterio de similitud el cuadrado de la distancia euclidiana entre los porcentajes de cobertura total de cada especie a partir de una matriz de 67 especies por 30 sitios (Kent y Coker, 1992). En el análisis se eliminaron todos

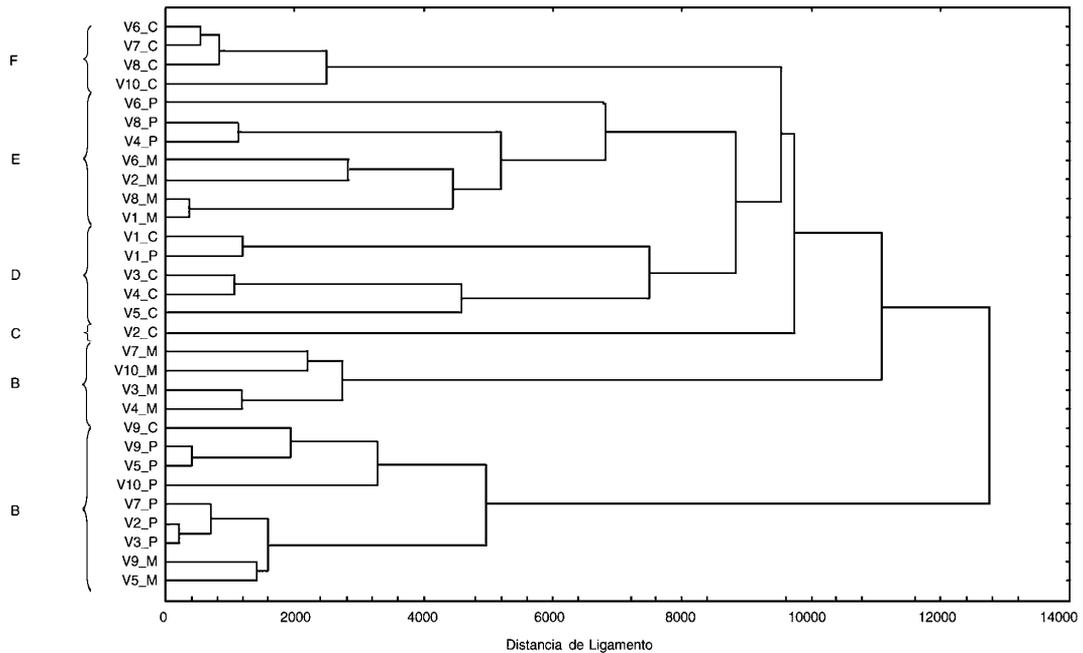


Fig. 1. Dendrograma por ligamiento completo entre los porcentajes de cobertura total de especies (ver en la Metodología el significado de las siglas).

Complete linkage dendrogram based on total percent cover of each species (see Methodology for acronyms meaning).

aquellos valores de cobertura menores de 0,5% en todos los sitios. Para el análisis de la riqueza y cobertura vegetal, las especies fueron agrupadas en graminiformes (gramíneas, ciperáceas y juncáceas) y herbáceas latifoliadas, debido a la importancia que tienen las graminiformes en la dieta de las vizcachas (Pereira et al., en prensa). Los valores de cobertura de vegetación y suelo desnudo y de riqueza específica a lo largo del gradiente de actividad fueron analizados utilizando un análisis de la varianza (ANOVA) de medidas repetidas (Kuehl, 2001) con posterior aplicación de contrastes múltiples de Tukey (Zar, 1996). Los valores de cobertura de graminiformes y suelo desnudo fueron normalizados utilizando una transformación angular (Zar, 1996). La constancia fue definida como el número de veces que una especie fue registrada en los censos. Dado que el ganado pastorea libremente a lo largo de todo el campo, se consideró que este disturbio tuvo un efecto similar en toda la superficie del área de estudio.

RESULTADOS

Se identificaron en total 96 especies vegetales, 34 de las cuales fueron graminiformes y 62

herbáceas latifoliadas (**Apéndice 1**).

Mediante el análisis de agrupamiento se obtuvieron seis grupos de observaciones (**Fig. 1**): el grupo A incluyó los censos caracterizados por la alta cobertura y constancia de *Stipa hyalina* y *Eleusine tristachya*, que se correspondieron con los censos de la periferia de ambos tipo de colonias. El grupo B estuvo caracterizado por la elevada cobertura y constancia de *Dichondra sericea* y *Plantago miosurus*, constituido exclusivamente por censos de la matriz de ambos tipos de vizcachera. El grupo C estuvo formado por un único censo perteneciente al centro de una colonia activa, en el cual se observó la dominancia de *Amaranthus muricatus* y *Phila canescens*. El grupo D, correspondiente al centro de las colonias activas y a uno de la periferia, se caracterizó por la alta cobertura de *Dichondra microcalix* y la alta constancia de ésta y de *A. muricatus*. El grupo E, formado por los censos correspondientes a la matriz y periferia de ambas vizcacheras, estuvo caracterizado por la presencia de *E. tristachya* y *Eryngium* sp.,

Finalmente, el grupo F, correspondiente al centro de las colonias inactivas, se caracterizó por una alta cobertura y constancia de *Xanthium spinosum* y de *Cynodon dactylon*, siendo la primera, exclusiva de estos sitios.

El centro de las colonias activas se caracterizó por una alta cobertura (72%) de suelo desnudo (**Apéndice 1**); *D. microcalix* y *Euphorbia serpens* resultaron las especies más abundantes, las que junto a *Juncus microcephalus* constituyeron el 28% de la cobertura vegetal (grupo F), aunque esta última en baja constancia. En la periferia de las activas, la proporción de suelo desnudo fue del 29% y la mayor cobertura y constancia correspondió a *S. hyalina* (28%) (Grupo A). Esta especie junto con *E. tristachya* y *J. microcephalus* (Grupos A y E) constituyeron el 43% de la cobertura total. En la matriz de pastizal de estas vizcacheras, el 54% de la cobertura correspondió a *D. sericea*, *S. hyalina*, *Carex bonariensis* y *Conyza bonariensis* (Grupos B, A y E) mientras que la proporción de

suelo desnudo fue del 21%. En el centro de las colonias abandonadas la proporción de suelo desnudo fue del 33% mientras que *X. spinosum* fue la especie de mayor cobertura (32,2%) y constancia. Otras especies importantes fueron *D. microcalix*, *C. dactylon* y *Salsola* sp. (Grupos D y C), cuya cobertura total fue del 27,7%, aunque la última presentó una menor constancia. En la periferia la proporción de suelo desnudo fue del 34,4% mientras que *S. hyalina*, *Panicum milioides* y *E. tristachya* (Grupos A y E) con una cobertura del 43% caracterizaron a estos sitios. Al igual que en las colonias activas, en la matriz de pastizal que las rodea, el 43% de la cobertura correspondió a *D. sericea*, *S. hyalina* y *Carex bonariensis* (Grupos B, A y E), mientras que el porcentaje de suelo desnudo fue del 17%.

Tanto la riqueza media de especies gramíneas como de herbáceas latifoliadas no difirió entre vizcacheras ($F_G = 0,210$; $p > 0,05$; $F_{HL} = 3,112$; $p > 0,05$; **Fig. 2**). Sin embargo fueron significativamente diferentes a lo largo del

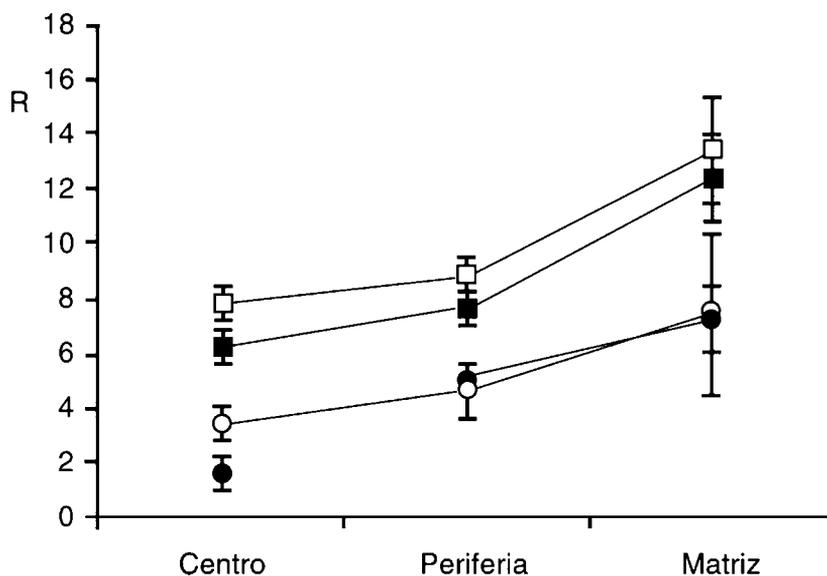


Fig. 2. Riqueza (R) media de gramíneas (● ○) y herbáceas latifoliadas (■ □) a lo largo del gradiente de actividad en vizcacheras activas e inactivas respectivamente.

Mean species richness (R) of grasses (● ○) and forbs (■ □) along the activity gradient in active and inactive vizcacha colonies respectively.

gradiente de actividad ($F_G = 5,416$; $p = 0,016$ y $F_{HL} = 11,691$; $p < 0,001$). La riqueza media de gramínoformas fue menor en el centro de las vizcacheras respecto de la matriz (prueba de Tukey $_{C-M}$ $p = 0,01$) aunque similar en el centro y la periferia (prueba de Tukey $_{C-P}$ $p > 0,05$) y en la matriz y la periferia, (Tukey $_{P-M}$ $p > 0,05$). Por otra parte, la riqueza media de herbáceas latifoliadas fue similar en el centro y la periferia (prueba de Tukey $p > 0,05$) mientras que resultó significativamente mayor en la matriz respecto del centro (prueba de Tukey $_{C-M}$ $p < 0,001$) y de la periferia (prueba de Tukey $_{P-M}$ $p = 0,006$).

La cobertura media de gramínoformas no mostró diferencias significativas entre las vizcacheras ($F = 0,004$; $p > 0,05$; **Fig. 3a**). A lo largo del gradiente de actividad, la cobertura de estas especies fue significativamente menor en el centro respecto de la periferia (prueba de Tukey $_{C-P}$ $p = 0,05$) y la matriz (prueba de Tukey $_{C-M}$ $p = 0,025$), mientras que no se encontraron diferencias entre la periferia y la matriz (prueba de Tukey $_{P-M}$ $p > 0,05$). La cobertura media de herbáceas latifoliadas mostró diferencias significativas entre vizcacheras ($F = 5,531$; $p = 0,046$; **Fig. 3b**) y a lo largo del gradiente ($F = 7,261$; $p = 0,006$). La cobertura de estas especies fue significativamente mayor en las colo-

nias inactivas que en las activas (prueba de Tukey $_{In-Ac}$ $p = 0,047$). A lo largo del gradiente, ésta fue significativamente mayor en el centro y la matriz que en la periferia (prueba de Tukey $_{C-P}$ $p = 0,01$; prueba de Tukey $_{P-M}$ $p = 0,014$), mientras que no hubo diferencias entre el centro y la matriz (prueba de Tukey $_{C-M}$ $p > 0,05$). El suelo desnudo mostró diferencias significativas en la interacción de los factores del ANOVA ($F = 4,068$; $p = 0,037$; **Fig. 3c**). En las vizcacheras activas, el suelo desnudo fue mayor que en las inactivas (Tukey $_{In-Ac}$ $p = 0,039$). A lo largo del gradiente de actividad, el suelo desnudo fue mayor en el centro que en la matriz (prueba de Tukey $_{C-M}$ $p = 0,007$), mientras que no hubo diferencias entre la periferia y las otras zonas (prueba de Tukey $_{C-P}$ $p > 0,05$; prueba de Tukey $_{P-M}$ $p > 0,05$).

DISCUSIÓN

Tanto en las áreas sometidas a la actividad de las vizcachas como en aquellas donde ésta cesó debido a su erradicación, se produjeron cambios en la composición y estructura de la vegetación, observándose una respuesta diferente de las especies tanto a la intensidad de herbivoría como al cese de este disturbio.

El efecto directo más evidente del pastoreo

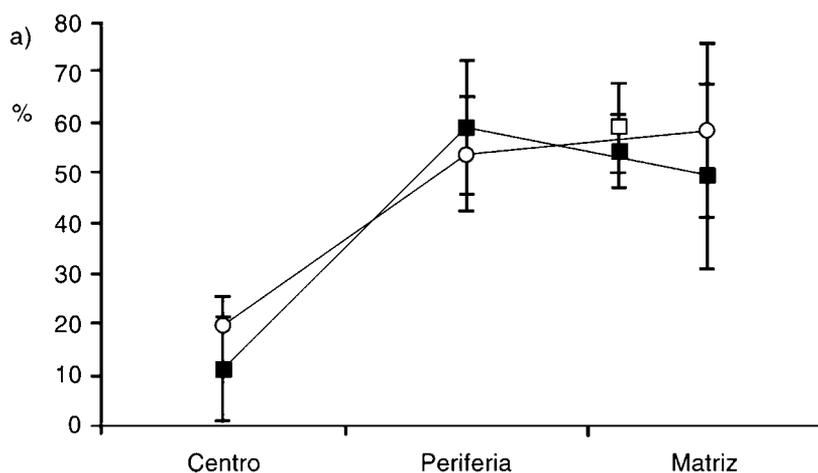


Fig. 3a. Porcentaje de cobertura media de gramínoformas a lo largo del gradiente de actividad de vizcacheras activas (■) e inactivas (○).

Mean percent cover of grasses along the activity gradient in active (■) and inactive (○) vizcacha colonies.

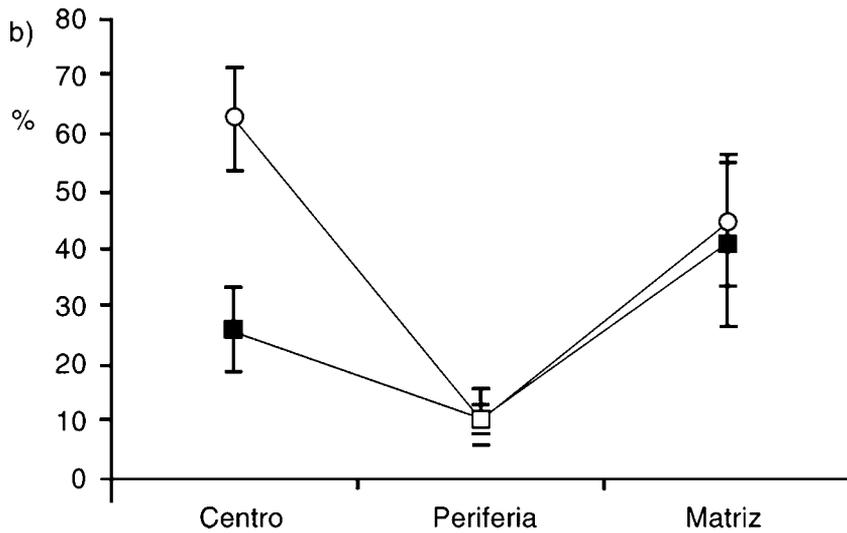


Fig. 3b. Porcentaje de cobertura media de herbáceas latifoliadas a lo largo del gradiente de actividad de vizcacheras activas (■) e inactivas (○).

Mean percent cover of forbs along the activity gradient in active (■) and inactive (○) vizcacha colonies.

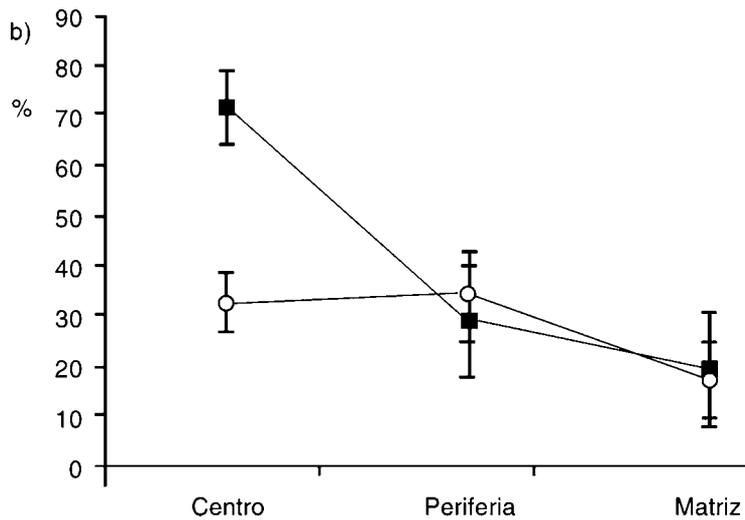


Fig. 3c. Porcentaje de cobertura media de suelo desnudo a lo largo del gradiente de actividad de vizcacheras activas (■) e inactivas (○).

Mean percent cover of bare ground along the activity gradient in active (■) and inactive (○) vizcacha colonies.

a lo largo del gradiente de actividad en ambos tipos de colonia fue la reducción de la riqueza de especies vegetales en el centro de las colonias y de latifoliadas en la periferia, así como la disminución en la cobertura de graminiformes en el centro de ambos tipos de colonias. Por otra parte, es de destacar que en las colonias abandonadas, como producto del cese de actividad de este roedor, se produjo un aumento significativo en la cobertura de herbáceas latifoliadas. Resultados similares fueron encontrados en situaciones de alta intensidad de herbivoría por vizcachas y perros de las praderas, *Cynomys ludovicianus* (Whicker y Detling, 1988b; Branch et al., 1996; Branch et al., 1999). Estos cambios estarían relacionados con los hábitos forrajeros de este roedor, ya que el 65% de su dieta en esta área está compuesta por especies graminiformes (Pereira et al., en prensa).

En el centro de las vizcacheras activas dominaron las herbáceas latifoliadas perennes *A. muricatus* y *D. microcalix*. De acuerdo con Bowers (1993), en ambientes de pastizales, las especies propias de sitios sujetos a una alta frecuencia e intensidad de pastoreo presentarían menor palatabilidad para los herbívoros; por otra parte, éstas presentan, a menudo, menor tasa de crecimiento, en algunos casos hábitos rastreros y una menor capacidad competitiva que hace que estén ausentes o en baja abundancia en las áreas sometidas a una menor tasa de herbivoría. La eliminación de las especies graminiformes por acción del pastoreo, las que presentan características ecológicas relacionadas con una capacidad competitiva mayor que las latifoliadas, conduciría a una liberación de estas últimas en las zonas más pastoreadas (Tilman, 1983; Hoobs y Mooney, 1985; Inouye et al., 1987). Así, el disturbio producido por las vizcachas podría favorecer a estas últimas, las que podrían colonizar rápidamente dichas áreas (Connell y Slatyer, 1977; Whicker y Detling, 1988b; Pacala y Crawley, 1992; Bowers, 1993). Por otra parte, tanto *A. muricatus* como *D. microcalyx* son especies características de suelos modificados y salinos (Marzocca, 1976; Cabrera y Zardini, 1993). En el área de estudio, los sitios de alta actividad son los que presentan, a su vez, mayor

salinidad. Esto se relaciona con la remoción del sustrato que las vizcachas realizan al construir las cuevas, trayendo hacia la superficie fracciones de suelo subsuperficiales de origen marino (Arias, 2000).

El cambio más importante en la estructura de la vegetación luego de la exclusión de las vizcachas tuvo lugar en las zonas sometidas a mayor disturbio, en donde se observó un reemplazo desde una situación con especies vegetales de hábitos rastreros y con una alta proporción de suelo desnudo a un ambiente con menor proporción de suelo desnudo y con una dominancia de especies de crecimiento rápido y tallo erecto. Estas últimas serían especies colonizadoras de áreas disturbadas, las que se establecen una vez cesado el pastoreo, tales como *X. spinosum*, *S. kali* y *C. dactylon*, las que presentan características de especies invasoras (Cabrera y Zardini, 1993). Además se observó un incremento en la cobertura de herbáceas latifoliadas, lo cual es coincidente con lo hallado por Branch et al. (1996) luego de un evento de extinción de vizcachas.

Por otra parte, las especies vegetales registradas, tanto en las zonas centrales de las colonias activas como de las inactivas, son características de ambientes disturbados (Marzocca, 1976; Cabrera y Zardini, 1993), las que por sus atributos ecológicos pueden ser clasificadas como especies que crecen en ambientes alterados o "ruderales" (Connell y Slatyer, 1977). Sin embargo, las distintas situaciones sugieren que las estrategias de crecimiento serían diferentes, donde la persistencia de las especies presentes en los sitios sometidos al pastoreo intenso estaría favorecida por este disturbio. En cambio, en las colonias abandonadas se favorecerían en un principio aquellas especies de los estadios tempranos de una sucesión secundaria (proceso de facilitación). En este sentido, Branch et al. (1996) observaron que la transición entre la comunidad inicial, dominada por herbáceas latifoliadas y alta proporción de suelo desnudo, cambió hacia una comunidad dominada por graminiformes a los 2-3 años posteriores al evento de extinción. Sin embargo, algunas especies de la matriz aún permanecían ausentes después de 8 años posteriores a dicha extinción (Branch et al., 1999).

Por otra parte, la mayor similitud en la composición cuali y cuantitativa (**Fig. 1**) entre las áreas periféricas y la matriz de pastizal en ambos tipos de vizcachera podría estar indicando un menor efecto por herbivoría. De esta manera, la intensidad y/o frecuencia de la misma en la periferia de las vizcacheras activas podría no haber afectado la capacidad de rebrote de las especies graminiformes macollantes, alcanzando altos valores de cobertura. En consecuencia, estos niveles intermedios de pastoreo no facilitarían ni el desarrollo de especies invasoras ni el de aquellas especies que se vean favorecidas por la herbivoría.

Así, si bien en estos sitios las herbáceas latifoliadas presentaron una alta riqueza, su valor de cobertura fue bajo, manifestándose de esta forma la habilidad competitiva de las gramíneas para esta intensidad de herbivoría.

Los sitios de la periferia y de la matriz de pastizal tanto de las vizcacheras inactivas como de las activas no presentaron una clara diferencia. Distintos autores (Davidson et al., 1985; Bowers, 1993) han demostrado que cuando los consumidores alteran las interacciones competitivas entre las especies vegetales de una comunidad, podría existir un retardo temporal en la manifestación de tales efectos debido a que se encuentran involucrados diversos vínculos interactivos. De esta manera, efectos no detectados en este estudio podrían estar enmascarados debido al escaso tiempo transcurrido luego de la inactivación de las colonias y la realización de los censos.

Finalmente, la ausencia de herbivoría por parte de la vizcacha en los sitios correspondientes a la matriz de pastizal, hizo que la vegetación no difiriera cuali ni cuantitativamente en ambas situaciones. Esto enfatiza el hecho de que los efectos de este roedor sobre la estructura de la vegetación se encuentran espacialmente restringidos a las zonas de influencia directa de cada colonia.

CONCLUSIONES

Tanto las vizcacheras activas como las inactivas mostraron diferencias en la estructura de la vegetación entre el centro de las colonias y la matriz de pastizal, dadas por un reemplazo

de especies y un aumento en la cobertura, principalmente de herbáceas latifoliadas en la zona de mayor actividad. Algunos de estos cambios se observan también al comparar la estructura de la vegetación entre vizcacheras activas e inactivas. Si bien estos resultados son limitados en cuanto al alcance espacial y temporal, es importante señalar que la inactivación de algunas vizcacheras a través de la caza y de las actividades de control determinarían, a corto plazo, un incremento en la heterogeneidad del paisaje por aparición de parches distintivos, diferentes de aquellos correspondientes a las vizcacheras activas y a la matriz circundante.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Sr. Isidoro Schojet por permitirnos realizar este estudio en su campo. A Roman y Paula Alekkotte por su hospitalidad y apoyo durante el trabajo de campo. Un agradecimiento especial a la Dra. Lyn Branch y al revisor anónimo por sus comentarios y críticas constructivas en la primera versión de este trabajo. La determinación de las especies vegetales fue realizada por la Dra. Patricia Hoc del laboratorio de plantas vasculares de la FCEyN de la UBA. Esta investigación fue realizada con los fondos provenientes de los subsidios PICT 4503 de la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y TX-16 del Programa UBACyT de la Universidad de Buenos Aires.

LITERATURA CITADA

- ARIAS, S.M. 2000. Efectos de la actividad de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) sobre la vegetación y el suelo en una antigua laguna litoral de la región del Delta del Paraná. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires. 69 pp.
- BOWERS, M.A. 1993. Influence of herbivorous mammals on an old field plant community: years 1-4 after disturbance. *Oikos*, 67:129-141.
- BRANCH, L.; J.L. HIERRO y D. VILLAREAL. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi arid scrub. *Journal of Arid Environments*, 41(2):173-182.
- BRANCH, L.; D. VILLAREAL, J. HIERRO y K. PORTIER. 1996. Effects of local extinction of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) on semi-arid scrub. *Oecologia*, 106:389-399.
- BRANCH, L. y A. SOSA. 1994. Foraging behaviour of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Family Chinchillidae). *Vida Silvestre Neotropical*, 3(2):96-99.
- CABRERA, A.L. y E.M. ZARDINI. 1993. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. 2da edición. Editorial ACME, Buenos Aires. 755 pp.
- CONNELL, J.H. y R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role

- in community stability and organization. *American Naturalist*, 111:1119-1144.
- DAVIDSON, D.W.; D.A. SAMPSON y R.S. INOUE. 1985. Experimental studies of granivory in the Chihuahuan Desert: interactions within trophic levels. *Ecology*, 66:486-502.
- GIULIETTI, J.D. y J.E. JACKSON. 1986. Composición anual de la dieta de la vizcacha (*Lagostomus maximus*) en pastizales naturales en la provincia de San Luis, Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal*, 6(3-4):229-237.
- HOOPS, R.J. y H.A. MOONEY. 1985. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance. *Oecologia*, 67:342-351.
- INOUE, R.S.; N.J. HUNTLY, D. TILMAN y J.R. TESTER. 1987. Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. *Oecologia* (Berlín), 75:291-295.
- KENT, M. y P. COKER. 1992. *Vegetation description and analysis: a practical approach*. CRC Press, Florida. 363 pp.
- KUEHL, R.O. 2001. *Diseños de experimentos. Principios estadísticos de diseño y análisis de investigación*. 2^{da} ed, International Thomson Learning. México. 666 pp.
- KUFNER, M.B. y M.B. CHAMBOULEYRON. 1993. Distribución de colonias de *Lagostomus maximus maximus* in relación a variables del hábitat y su impacto en el medio desértico del monte, Argentina. *Doñana, Acta Vertebrata*, 20(1):81-87.
- LLANOS, A. y J. CRESPO. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la provincia de Entre Ríos. *Revista Investigaciones Agrícolas*, 6:289-378.
- MALIZIA, A.I.; M.J. KITTLEIN y C. BUSCH. 2000. Influence of the subterranean herbivorous rodent *Ctenomys talarum* on vegetation and soil. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65:172-182.
- MALVÁREZ, A.I. 1997. *Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires. Argentina. 167 pp.
- MUELLER-DOMBOIS D. y E. ELLEMBERG. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York. 547 pp.
- PACALA, S.W. y M.J. CRAWLEY. 1992. Herbivores and plant diversity. *American Naturalist*, 140:243-260.
- PEREIRA, J.; R.D. QUINTANA y S. MONGE. 2002. Diets of plains vizcacha, greater rhea and cattle in Argentina. *Journal of Range Management*. En prensa.
- PUIG, S.; F. VIDELA, M. CONA, S. MONGE y V. ROIG. 1998. Diet of the vizcacha *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae), habitat preferences and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Mammalia*, 62(2):191-204.
- RENDEL, C. 1990. Estimación de daños causados por la vizcacha (*Lagostomus maximus B.*) en la provincia de Córdoba. *Revista Argentina de Producción Animal*, 10(1):63-79.
- SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL. 1980. *Estadística climatológica. Serie B n°6. Fuerza Aérea Argentina*. Buenos Aires, Argentina. 156 pp.
- TILMAN, D. 1983. Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient. *Oecologia*, 60:285-292.
- WHICKER, A. y J. DETLING. 1988a. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *BioScience*, 38:778-785.
- WHICKER, A. y J. DETLING. 1988b. Modification of vegetation structure and ecosystem processes by North American grassland mammals. Pp. 301-316. *En: Plant form and vegetation structure* (Werger, M.J.A.; P.J.M van der Aart, H.J. During y J.T.A. Verboeven, eds.). 1988 SPB Academic Publishing. The Hague. The Netherlands.
- ZAR, J. 1996. *Biostatistical analysis*. 3rd Edition. Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 718 pp.

APÉNDICE 1 - APPENDIX 1

Cobertura media de especies registradas y suelo desnudo en el centro (C), periferia (P) y matriz de pastizal (M) en vizcacheras activas (Ac) e inactivas (In). La constancia de las especies entre paréntesis.

Mean cover of species and bare ground in the center (C), periphery (P) and grassland matrix (M) in active (Ac) and inactive (In) vizcacha colonies. Species frequency in brackets.

Graminiformes	Ac C	In C	Ac P	In P	Ac M	In M
<i>Botriochloa laguloires</i>	0	0.002 (1)	0	0.5 (1)	0	1.5 (1)
<i>Bromus unioloides</i>	0	0	0	0	0.004 (2)	0
<i>Carex bonariensis</i>	0	0	0	0	8.302 (2)	8.902 (4)
<i>Carex cayennensis</i>	0.002 (1)	0	1.6 (2)	3.6 (2)	0	0
<i>Chaetotropis chilensis</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.5 (1)
<i>Chloris sesquiflora</i>	0	0	3.6 (2)	3.5 (1)	0	0.002 (1)
<i>Cynodon dactylon</i>	0.6 (2)	9.5 (5)	0	0	5.8 (1)	5.8
<i>Cyperus reflexus</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Cyperus</i> sp. 1	0	0	0.002 (1)	0	0	0
<i>Cyperus</i> sp. 2	0	0	0	0	0.1 (1)	0.502 (2)
<i>Diplachne uninervia</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0
<i>Eleocharis</i> sp. 1	0.1 (1)	0	0	0.6 (2)	0	0
<i>Eleocharis</i> sp. 2	0	0	0	0	0	5.8 (1)
<i>Eleusine tristachya</i>	0	0.602 (3)	6.7 (5)	7.1 (5)	5.004 (4)	2.002 (3)
Gramínea indeterminada	0	0	0	0	0.5 (1)	0
<i>Hordeum</i> sp.	0	0	0	0	0.502 (2)	0.004 (2)
<i>Juncus microcephalus</i>	8.3 (1)	0	8.4 (2)	0	0	0
<i>Juncus</i> sp.	0	0	0	0	2.002 (3)	3.5 (1)
<i>Lolium multiflorum</i>	0	0	0	0	0.502 (2)	2 (1)
<i>Panicum bergii</i>	0	0	4.1 (3)	1.6 (2)	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Panicum milioides</i>	0	0	5 (4)	14.5 (3)	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Paspalum dilatatum</i>	0	0.002 (1)	0	0	0	0
<i>Paspalum lividum</i>	0	0.1 (1)	0	0	0.5 (1)	0.502 (1)
<i>Paspalum vaginatum</i>	0	0	0	0	5.8 (1)	5.8 (1)
<i>Phalaris</i> sp.	0	0	0	0	0	0.002 (1)
<i>Piptochaetium stipoides</i>	0	0	0	0	0.5 (1)	3.5 (1)
<i>Poa annua</i>	0	0	0	0.002 (1)	0	0
<i>Scirpus</i> sp.	0.5 (1)	0	0	0.1 (1)	0	0.1
<i>Setaria geniculata</i>	1.5 (1)	1.5 (1)	1.6 (2)	0.2 (2)	0.502 (2)	0.502 (2)
<i>Sporobolus indicus</i>	0	0	0	0	0	0.002 (1)
<i>Stipa hyalina</i>	0.002 (1)	6 (3)	28.1 (4)	21.8 (3)	16.002 (3)	13 (2)
<i>Stipa neesiana</i>	0	1.5 (1)	0	0	2.002 (3)	3.002 (3)
<i>Stipa papposa</i>	0	0	0	0	1.502 (2)	1.5 (1)
<i>Stipa</i> sp.	0	0.5 (1)	0	0	0	0
Herbáceas Latifoliadas	Ac C	In C	Ac P	In P	Ac M	In M
<i>Acacia caven</i> (ren.)	0.002 (1)	0.002 (1)	0	0	0.5 (1)	0.004 (2)
<i>Althernanthera philoxeroides</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.104 (3)
<i>Amarathus muricatus</i>	3.1 (5)	0.3 (3)	0.5 (1)	1.2 (4)	0	0
<i>Ambrosia</i> sp.	0	0	0	0	0.002 (1)	0
<i>Apium leptophyllum</i>	0.2 (2)	0.1 (1)	0.1 (1)	0	0.504 (3)	1.002 (3)

(Cont.)

Herbáceas Latifoliadas	Ac C	In C	Ac P	In P	Ac M	In M
<i>Aster squamatus</i>	0	0	0	0	0	0.002 (1)
<i>Atriplex montevidensis</i>	0	0.6 (2)	0	0	0	0
<i>Baccharis</i> sp.	0	0	0.002 (1)	0	5.8 (1)	0
<i>Centaurium pulchellum</i>	0	0	0	0	0	2 (2)
<i>Chenopodium multifidum</i>	0.502 (2)	2.2 (4)	0	0	0	0
Compuesta 1	0	0	0.1 (1)	0.1 (1)	0	0
<i>Conyza bonaerensis</i>	0.1 (1)	1.5 (3)	0	0	8.302 (2)	3.502 (2)
<i>Cotula australis</i>	0	0	0	0	0.004 (2)	0.004 (2)
<i>Dichondra microcalyx</i>	12 (4)	9.9 (3)	4.2 (4)	2.2 (4)	0	0
<i>Dichondra sericea</i>	0	0	0	0	21.102 (5)	20.6 (5)
Dicotiledónea 1	0	0	0.1 (1)	0	0	0
Dicotiledónea 2	0	0	0	0.002 (1)	0	0
Dicotiledónea 3	0.002 (1)	0	0	0	0	0
<i>Eryngiumechinatum</i>	0	0	0	0	0	5 (3)
<i>Eryngium</i> sp.	0	0	0.1 (1)	0.2 (2)	0.104 (3)	0.602 (2)
<i>Euphorbia serpens</i>	7.8 (3)	2 (4)	0.5 (1)	0.504 (3)	0.1 (1)	0.1 (1)
<i>Evolvulus sericeus</i>	0	0	1.002 (3)	0.502 (2)	0.002 (1)	0
<i>Gamochaeta</i> sp.	0	0	0	0	0.004 (2)	2.1 (3)
<i>Gerardia communis</i>	0	0	0.6 (2)	0.204 (4)	0.002 (1)	5.004 (4)
<i>Gomphrena celocoides</i>	0	0	0.3 (3)	0.702 (4)	0	0
<i>Gomphrena pulchella</i>	0	0	0.5 (1)	1.502 (2)	0	0
<i>Gomphrena</i> sp.	0	0	0	0	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Holocheilus hieracioides</i>	0	0	0	0	0	0.002 (1)
<i>Hymenoxys anthemoides</i>	0.1 (1)	3.5 (3)	0.5 (1)	0	0	0
<i>Hysterionica filiformes</i>	0.002 (1)	0	0	0	0.502 (2)	0.002 (1)
<i>Ipomea rubens</i>	0.1 (1)	0.004 (2)	0	0	0	0
<i>Jaborosa integrifolia</i>	0.1 (1)	0	0.1 (1)	0	0	0
<i>Jaborosa runcinata</i>	0	0	0	0	0	0.1 (1)
<i>Lepidium bonaerense</i>	0	0	0	0	0.106 (4)	0.004 (2)
<i>Lucilia acutifolia</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Modiola caroliniana</i>	0	0.102 (2)	0	0	0	0
<i>Morrenia odorata</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.502 (2)
<i>Mutisia coccinea</i>	0	0	0.002 (1)	0.2 (2)	0	0
<i>Nierembergia aristata</i>	0	0	0.202 (3)	0.004 (2)	0.002 (1)	0.006 (3)
<i>Paronychia setigera</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0
<i>Pfaffia glomerata</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0
<i>Pfaffia gnaphaloides</i>	0.1 (1)	0	0	0	0	0
<i>Phyla canescens</i>	0.1 (1)	0.5 (1)	0.1 (1)	0.502 (2)	3.5 (3)	0.5 (1)
<i>Plantago minor</i>	0	0	0.002 (1)	0.002 (1)	0	0
<i>Plantago miosurus</i>	0	0.002 (1)	0	0	0.01 (5)	2.504 (5)
<i>Polygonum sypticum</i>	0.002 (1)	0	0	0	0	0
<i>Portulacca gilliesi</i>	1.502 (2)	1.6 (2)	0.602 (3)	0.502 (2)	0.002 (1)	0.104 (3)
<i>Portulacca oleracea</i>	0	0	0.6 (2)	0	0	0
<i>Pratia hederaceae</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0
<i>Prosopis nigra</i> (ren.)	0	0.002 (1)	0.004 (2)	0.006 (3)	0.3 (3)	0
<i>Pterocaulon cordobense</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.004 (2)

(Cont.)

Herbáceas Latifoliadas	Ac C	In C	Ac P	In P	Ac M	In M
<i>Salsola kali</i>	0	8.3 (1)	0	0	0	0
<i>Scoparia montevidensis</i>	0.002 (1)	0	0	0	0.002 (1)	0.002 (1)
<i>Scutellaria racemosa</i>	0	0	0	0	0.1 (1)	0
<i>Scutellaria</i> sp.	0	0	0	1.6 (2)	0	0
<i>Sisyrinchium</i> sp.	0	0	0	0	0.104 (3)	0.202 (3)
<i>Solanum eleagnifolium</i>	0.102 (2)	0	0.102 (2)	0.2 (2)	0	0
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	0	0	0	0	0.002 (1)	0.1 (1)
<i>Spergularia</i> sp.	0	0	0	0	0.006 (3)	0.004 (2)
<i>Spilanthes stolonifera</i>	0	0	0.002 (1)	0.1 (1)	0.002 (1)	0.102 (2)
<i>Vittadinia trifurcata</i>	0	0	0	0	0.1 (1)	0.004 (2)
<i>Xanthium spinosum</i>	0	32.2 (5)	0	0	0.1 (1)	0
Suelo desnudo	72	33	29.2	34.4	19.8	17.4