

Riqueza de especies en un gradiente de herbivoría de vizcachas (*Lagostomus maximus* Hollister)

Plant species richness along a gradient of vizcacha (*Lagostomus maximus* Hollister) herbivory

Recibido:25/10/2001 Aceptado:15/05/2002

Villarreal D.¹, L.C. Branch², M. Machicote^{1,2} y J. L. Hierro^{1,3}

Resumen

Se estudiaron los efectos de la herbivoría de vizcachas sobre la riqueza de especies vegetales en un ambiente de monte semiárido, el Parque Nacional Lihue Calel, Argentina, entre los meses de mayo y diciembre de 1993. Las vizcachas son roedores herbívoros y gregarios que viven en sistemas de cuevas –vizcacheras- ocupados por muchas generaciones. Cada grupo social pastorea en un área de actividad exclusiva alrededor de las cuevas. La riqueza de especies fue muestreada en 4 vizcacheras activas en 4 transectas (20 m x 90 m) que se extendían desde la vizcachera hasta el interior de la matriz no pastoreada. La riqueza total de especies aumentó con la distancia desde las cuevas, alcanzando máximos valores en la matriz pero no a niveles moderados de pastoreo como es predicho por la hipótesis de disturbio intermedio. El patrón observado fue más similar al predicho por un modelo que considera la historia evolutiva y la humedad ambiental.

Palabras Clave: Riqueza específica, plantas, disturbio intermedio, *Lagostomus maximus*.

Summary

Effects of plains vizcachas on the species richness of plants in the semiarid scrub were studied in Lihue Calel National Park, Argentina, from May to December 1993. Vizcachas are colonial, herbivorous rodents, that live in communal burrows systems (vizcacheras), which are occupied for many generations. Each social group of vizcachas forages in an exclusive home range around the burrows. Species richness was measured at 4 active vizcacheras along belt transects (20 m x 90 m long) extending outward from the burrow system into the ungrazed matrix. Total species richness increased with distance from the burrows and reached a plateau in the ungrazed matrix rather than at moderate levels of grazing as predicted from the intermediate disturbance hypothesis. This pattern was more similar to patterns predicted by a grazing model that considers evolutionary history and environment moisture.

Key words: Species richness, plants, intermediate disturbance hypothesis, *Lagostomus maximus*.

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UNLPam

²Wildlife Ecology and Conservation Dept. Universidad de Florida

³Division of Biological Sciences. Universidad de Montana

Introducción

Las causas y patrones de la diversidad que se observa en las comunidades naturales en escalas de tiempo ecológicas son controvertidas y han generado numerosas explicaciones (Palmer, 1999; Stohlgren *et al.*, 1999a,b). Estas pueden agruparse en dos conjuntos principales de hipótesis. Por un lado, los modelos basados en el supuesto del equilibrio competitivo que predicen que el grupo de competidores fuertes va a excluir a todas las otras especies cuando la competencia por recursos limitados ocurre en un ambiente estable (MacArthur and Wilson, 1967; Huston, 1979; Petraitis *et al.*, 1989; Grace and Tilman, 1990). Sin embargo, las condiciones necesarias para alcanzar el equilibrio competitivo raramente ocurren en la naturaleza, donde la norma es la fluctuación de múltiples factores (Huston, 1979). Por ello, los ensambles de especies con características diferentes que coexisten en las comunidades naturales no son bien explicados por los modelos de equilibrio.

El segundo conjunto de hipótesis para explicar los patrones de diversidad considera que los continuos cambios producidos por los disturbios en las condiciones físicas y bióticas impiden a las comunidades alcanzar el equilibrio. Los factores de disturbio son aquellos que dañan o remueven organismos de una comunidad, dejando espacios libres para ser ocupados por otros individuos (Sousa, 1984). Los procesos abióticos en gran escala, como las inundaciones, huracanes o fuegos y los bióticos como predación, pastoreo y la remoción del suelo por animales cavadores pueden considerarse factores de disturbio (Paine, 1966;

Connell, 1978; Milchunas *et al.*, 1988). Las hipótesis que relacionan los disturbios con la diversidad se centralizan en los cambios en la diversidad a lo largo de gradientes de disturbio. Los forrajeadores de refugio central, como resultado de sus patrones no aleatorios de búsqueda de alimento, generan un gradiente espacial de herbivoría que corresponde a un gradiente de disturbios. Así, estas hipótesis basadas en disturbios proveen un marco útil para examinar los efectos de los forrajeadores de refugio central, tales como las vizcachas, sobre la diversidad vegetal.

La hipótesis de disturbio intermedio (HDI) (Connell, 1978; Petraitis *et al.*, 1989) es la más conocida de las que relacionan diversidad y disturbios. Esta hipótesis predice mayores niveles de diversidad a niveles intermedios de disturbio (Fig. 1a). El mecanismo básico de la HDI es que sin disturbios, una o pocas especies excluyen por competencia a las restantes, mientras que a altos niveles de disturbio, unas pocas especies tolerantes y colonizadoras pueden persistir. A niveles intermedios de disturbio, tanto las buenas competidoras como las especies que son tolerantes a los disturbios pueden encontrar sitios adecuados y coexistir, maximizando así la diversidad (Connell, 1978). Aunque la HDI ha sido utilizada para explicar los patrones de diversidad en una variedad de comunidades, tanto terrestres como acuáticas (Lubchenco, 1978; Whicker and Detling, 1988; Guo, 1996), las predicciones de esta hipótesis a menudo no son consistentes con los patrones de la diversidad de especies vegetales observados bajo distintas intensidades de herbivoría (Milchunas *et al.*, 1988; Proulx and

Mazumder 1998).

Milchunas *et al.* (1988) propusieron un modelo generalizado de los efectos del pastoreo sobre la diversidad de especies. Este modelo incorpora la historia evolutiva del pastoreo y la humedad ambiental para predecir las respuestas de la comunidad vegetal a las diferentes intensidades de pastoreo. A diferencia de la HDI, este modelo no asume que el pastoreo sea siempre un factor de disturbio en el sentido de relajar la competencia o proveer espacios libres para permitir la coexistencia de especies con diferentes habilidades competitivas. Por ejemplo, algunas especies responden al pastoreo creciendo con rapidez luego del mismo o produciendo tallos horizontales por lo que la competencia no se reduce (McNaughton 1984). Tales respuestas son el producto de presiones de selección producidas por el pastoreo o los niveles de humedad ambiental a través del tiempo evolutivo (Milchunas *et al.* 1988). Para nuestro área de estudio, un sistema semiárido con una corta historia evolutiva de pastoreo, el modelo generalizado predice un pequeño incremento en la diversidad en las áreas ligeramente pastoreadas en comparación con las áreas no pastoreadas (Fig. 1b). Este aumento, que resulta de una disminución en la competencia, es seguido por una reducción lenta pero continua de la diversidad a medida que la intensidad de pastoreo se hace mayor.

En el presente trabajo, se describen los patrones de riqueza específica de plantas a lo largo de un gradiente de intensidad de pastoreo producido por las vizcachas y se comparan esos resultados con predicciones de los modelos de la HDI y el de Milchunas *et*

al. (1988). En trabajos previos realizados en áreas cercanas a nuestro área de estudio, Branch *et al.* (1999) informaron sobre cambios en la riqueza específica luego de la extinción local de las vizcachas. La riqueza de especies no ha sido examinada a lo largo del gradiente de herbivoría que se extiende desde áreas fuertemente pastoreadas por las vizcachas hasta el interior del área no pastoreada o matriz.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio fue desarrollado entre el 15 y el 30 de noviembre de 1993 en el Parque Nacional Lihue Calel (38° 00' S, 65° 35' O), Provincia de La Pampa, Argentina. La temperatura media anual es de 15,1° C y las temperaturas mensuales medias para julio y enero son, respectivamente, de 7,0° C y 23,7° C (Parque Nacional Lihue Calel, datos no pub.). La precipitación anual es de 474 ± 37 mm (Media ± EE, 1984-2000). La lluvia total para el año de estudio fue de 460 mm y para la estación de crecimiento (agosto-diciembre) de 143 mm. El parque se caracteriza por un conjunto de sierras rodeado por arbustales de jarilla (*Larrea divaricata* Cav., *L. cuneifolia* Cav.) y parches de arbustales mixtos (*Condalia microphylla* Cav., *Geoffroea decorticans* (Gill ex Hook. et Arnott) Burkart, *Prosopis flexuosa* DC var. *depressa* F.A. Roig) con un estrato bajo de gramíneas y hierbas (Cano *et al.* 1980). *L. divaricata* es el arbusto dominante, al igual que en otras zonas mésicas de la región fitogeográfica del Monte (Hunziker *et al.* 1977, León *et al.* 1998).

Animal de estudio

Las vizcachas son roedores de gran tamaño (machos adultos 5-9 kg, hembras adultas 3-5 kg). Es una especie nativa de pastizales y arbustales de Argentina, Bolivia y Paraguay (Jackson *et al.*, 1996). Se caracterizan por ser muy sociales, y viven en grupos de entre 10-30 animales que habitan sistemas comunales de cuevas – vizcacheras- que son ocupados por muchas generaciones (Llanos y Crespo, 1992). Las vizcachas se alimentan de una gran variedad de especies vegetales, mostrando preferencia por las gramíneas (Bontti *et al.*, 1999; Branch *et al.*, 1994; Puig *et al.*, 1998) o dicotiledóneas (Kufner y Monge, 1998). El número de cuevas por vizcachera varía entre 18 y 90 en el área de estudio (Branch *et al.*, 1994b). Cada grupo pastorea durante la noche en un área de actividad exclusiva alrededor de las cuevas y la intensidad del forrajeo disminuye con la distancia a las mismas (Branch, 1993; Villarreal, 1999). El área pastoreada, cuyo tamaño puede variar en función de la disponibilidad forrajera y la densidad de animales, y la vizcachera constituyen una colonia.

Muestreo de la vegetación

El muestreo fue realizado en 4 colonias (N = 4) activas de vizcacha sin evidencias de fuegos recientes en la matriz adyacente (Villarreal, 1999). En cada colonia se delimitó una transecta (20 m x 90 m) que se extendía en forma radial desde el borde del sistema de cuevas hasta al menos 30 m en el interior de la matriz. La orientación de las transectas fue establecida utilizando un rumbo seleccionado al azar. Cada transecta fue subdividida en 6 áreas de 15 m x 20 m. Toda la superficie de cada área (300 m²) fue meticulosamen-

te relevada por un grupo de 3 personas y todas las especies fueron registradas, cualquiera fuera su condición fisiológica y reproductiva o su tamaño.

Análisis

Para el análisis de la riqueza en el sentido establecido por (Connell, 1978) las especies fueron agrupadas de la siguiente manera: gramíneas perennes, gramíneas anuales, hierbas perennes, hierbas anuales y arbustos. Una lista de las especies incluidas en cada grupo es provista en el Apéndice I. Para evaluar las diferencias en áreas sujetas a diferentes niveles de pastoreo de vizcachas, se utilizaron modelos mixtos lineales que permiten una estructura de errores correlacionados (SAS Institute Inc., 1992) para tomar en cuenta la falta de independencia entre las 6 áreas de cada transecta. La colonia fue ingresada a los modelos como un factor repetido. Se compararon modelos con diferente estructura de covarianza y se seleccionó el mejor modelo para cada grupo de especies en base al criterio de información de Akaike y el logaritmo de la función de verosimilitud (SAS Institute Inc., 1992). Los valores de riqueza por área en cada colonia fueron utilizados como réplicas (N=4). Para el análisis, los conteos de especies fueron transformados a su raíz cuadrada (Sokal and Rohlf, 1995). Se realizaron comparaciones a posteriori en las variables de respuesta entre áreas mediante tests de Tukey. Los análisis fueron realizados con el paquete estadístico SAS, Versión 6.12 (SAS Institute Inc., 1996).

Resultados

Se registraron un total de 82 espe-

cies: 23 arbustos, 16 hierbas perennes, 24 hierbas anuales, 16 gramíneas perennes y 3 gramíneas anuales (Apéndice I). Todas las especies detectadas en la zona de alto nivel de disturbio también estaban presentes en la matriz. Sin embargo, hubo varias especies presentes a distancias intermedias y en la matriz que nunca aparecieron en las áreas cercanas a las cuevas, incluyendo 5 especies de subarbustos y todas las especies de gramíneas perennes de C₄ (Ver Apéndice I).

La riqueza total de especies estuvo inversamente relacionada a la intensidad de pastoreo de las vizcachas (Cuadro 1, Figura 2a). El número total de especies aumentó a lo largo de la transecta. La riqueza de especies en el segmento más cercano a las cuevas (0-15 m) fue significativamente menor a la de los 2 segmentos en la matriz (> 60-75 m, > 75-90 m, test de Tukey, $p < 0.006$ para todas las comparaciones apareadas significativas). Los restantes segmentos no tuvieron diferencias significativas. Entre los grupos analizados las gramíneas perennes mostraron la respuesta negativa más intensa al pastoreo (Cuadro 1, Fig. 2c) e hicieron la mayor contribución a la respuesta significativa de la riqueza total al pastoreo de vizcachas. La riqueza de especies de las hierbas perennes (Fig. 2c) y anuales (Fig. 2d) no fue afectada por el pastoreo (Cuadro 1). Sólo 3 especies de gramíneas anuales (Fig. 2d) estuvieron presentes en el área de estudio y los datos para este grupo no pudieron ser normalizados por lo que no fueron analizados estadísticamente. La riqueza de arbustos (Fig. 2b) fue ligeramente menor en la zona adyacente a las cuevas que en los restantes segmentos de la transecta debido a la ausencia

de subarbustos, pero no hubo diferencias significativas en la diversidad de arbustos a lo largo del gradiente de herbivoría (Cuadro 1).

Discusión

Las vizcachas consumen más de la mitad de las especies de gramíneas y hierbas presentes en el área de estudio, pero tienen una preferencia por las gramíneas perennes (Branch *et al.*, 1994a). La combinación de esta selectividad en la dieta con el pastoreo intenso que ocurre cerca de las cuevas tiene un claro efecto negativo sobre la riqueza de las gramíneas perennes. En contraste, los datos no muestran que la riqueza de hierbas es afectada por la herbivoría de vizcachas. Las tendencias generales en la riqueza de especies no se ajustan a las predicciones de la HDI (Fig. 1a, Connell, 1978). La observación del comportamiento y la distribución de heces de vizcacha indican que el pastoreo de las vizcachas es intenso hasta 30 m de las cuevas y declina rápidamente más allá de los 60 m (Villarreal, 1999). Entonces, el área entre los 30-60 m de las cuevas representa un nivel intermedio de pastoreo. Sin embargo, el número de especies no exhibe un pico a distancias intermedias como predice esta hipótesis, sino que alcanza sus valores máximos en áreas sin disturbio de vizcachas (Fig. 2a).

Los resultados obtenidos exhiben un ajuste más similar al modelo generalizado de efectos de pastoreo propuesto por Milchunas *et al.* (1988) que a la HDI, aunque también se desvían en algunos aspectos de aquel modelo. La riqueza de especies se incrementa con la disminución de la intensidad de pastoreo (Fig. 2a), en concordancia con

el modelo de Milchunas *et al.* (1988) (Fig. 1b) para comunidades vegetales con baja tolerancia al pastoreo por su corta historia evolutiva de adaptación a este disturbio. En el ambiente semiárido del área de estudio, las especies están sujetas a selección para resistencia a la sequía. Aún cuando el área no tiene una larga historia evolutiva de pastoreo, estas adaptaciones a la sequía debieran otorgar alguna resistencia al pastoreo (Milchunas *et al.*, 1988; Milchunas and Lauenroth, 1993). Por lo tanto, de acuerdo a las predicciones del modelo de Milchunas *et al.* (1988), la reducción en la competencia producida por el pastoreo y los niveles de tolerancia al mismo de las plantas de la zona debieran crear las condiciones para la producción de un pico de diversidad a niveles ligeros de pastoreo. Nuestros datos no muestran este pico.

Tanto el modelo de disturbio intermedio como el generalizado de pastoreo predicen patrones de diversidad basados en respuestas de las especies a la reducción en la competencia. Los estudios de comunidades vegetales y de interacciones entre plantas-animales proveen evidencia que la competencia es común en áreas semiáridas (Fowler, 1986). En otros pastizales semiáridos, la remoción de gramíneas por los perros de las praderas (*Cynomys ludovicianus* Ord) y ratas canguro (*Dipodomys* spp.) produce un incremento en la riqueza de hierbas debido a la reducción en la competencia interespecífica por recursos (Coppock *et al.*, 1983; Heske *et al.*, 1993). En nuestro estudio, ni la riqueza de especies ni la biomasa (Villarreal, 1999) de las hierbas fue más alta donde las vizcachas

removieron gramíneas.

Hay al menos 2 explicaciones plausibles para la carencia de un pico en la riqueza de hierbas en áreas de baja intensidad de pastoreo de vizcachas: 1) La riqueza de especies no se incrementa en las áreas pastoreadas debido a que la lluvia limita la habilidad de las plantas a responder a los espacios creados por las vizcachas; 2) La riqueza de especies no declina en la zona no pastoreada pues no está libre de disturbios. Este estudio registró el patrón de riqueza de especies durante una única estación de crecimiento. La germinación y el crecimiento de las plantas anuales es muy dependiente de la cantidad de lluvia en zonas áridas y semiáridas (Pitt and Heady, 1978). Las lluvias escasas pueden limitar la habilidad de las plantas de utilizar los espacios abiertos generados por el pastoreo de vizcachas. Durante el estudio, las lluvias estuvieron dentro del promedio para la zona y el crecimiento de las hierbas fue relativamente bajo en comparación con años muy húmedos (por ej. 5 % de cobertura (Villarreal, 1999) versus más del 40 % en 1987 y 1991 en colonias de vizcachas cercanas (Branch *et al.*, 1996). La riqueza de especies de las hierbas anuales en esta zona varía entre años en función de la lluvia (Branch *et al.*, 1999). Los patrones de riqueza de especies a lo largo del gradiente de herbivoría de vizcachas pueden, entonces, estar también influenciados por la lluvia.

Al momento de realizar el estudio, la matriz que rodea a las colonias estudiadas no presentaba ningún signo de utilización por las vizcachas. Sin embargo, la matriz pudo haber sido impactada por vizcachas en el pasado

o no estar libre de otras fuentes de disturbio que pueden influenciar la diversidad. Si las colonias de vizcachas fueron antes más grandes que al momento de realizar este estudio, la matriz pudo haber estado sujeta al disturbio de las vizcachas. Los fuegos en la matriz también pueden haber creado condiciones favorables para los competidores más débiles. Aunque las colonias para este estudio fueron seleccionadas en áreas no afectadas por fuegos recientes, los mismos han ocurrido en el pasado. Los efectos de fuegos antiguos o de disturbios por la actividad de vizcachas en el pasado pudieron estar presentes al momento del muestreo. En adición, varias especies cavadoras son comunes en la matriz. Los peludos (*Chaetophractus villosus* Desmarest) y piches (*Zaedyus pichiy* Desmarest) y más notablemente tuco-tucos (*Ctenomys mendocinus* Philippi) producen microdisturbios en la matriz cuando excavan túneles y depositan suelo en la superficie. Estas actividades generan espacios en la vegetación que pueden facilitar el establecimiento de competidores débiles. Los topos de América del Norte (*Thomomys bottae* Eyndoux & Gervais) producen túmulos de suelo similares a los de tuco-tucos y la vegetación en ellos tiene una estructura y composición diferente que en sus alrededores (Hobbs and Mooney, 1991). Campos *et al.* (2001) encontraron efectos significativos en la diversidad de herbáceas por la actividad de tuco-tucos en comunidades de *Larrea* en Mendoza. Los microdisturbios estaban presentes y fueron incluidos en el relevamiento exhaustivo de especies realizado en las colonias de vizcachas y en la matriz. Por lo tanto, las áreas muestreadas en las transectas incluyeron sitios con niveles altos e interme-

dios de disturbios pero no libres de ellos. En este escenario, otras fuentes de disturbio pueden mantener los altos niveles de diversidad en la matriz y el pastoreo de vizcachas en sus áreas de actividad, cualquiera fuera su intensidad, sólo pueden reducirlos. Tanto los disturbios bióticos como abióticos son muy comunes en el monte de Argentina central. Posiblemente, los sitios sin disturbio no existen en esta zona a las escalas utilizadas para este estudio. El rol de las vizcachas sería el de una especie que contribuye al del conjunto de especies y factores abióticos que moldean los patrones de diversidad.

Agradecimientos

Por el apoyo logístico, agradecemos a la Administración de Parques Nacionales y al Parque Nacional Lihue Calel, así como a las Facultades de Agronomía y de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa (UNLPam), a la Dirección de Recursos Naturales de La Pampa, a la familia Grahn-Norlander y a Miguel Romero. Por su invaluable ayuda en la identificación de las especies, agradecemos a H. Troiani, P. Steibel y A. Prina. Por su entusiasmo y capacidad al colaborar en las tareas de campo agradecemos a P. Lerner así como a K. Portier por su asistencia en los análisis estadísticos y a los 3 revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias. Asistieron financieramente a este trabajo: UNLPam, Rotary Foundation, Conservation Health and Food Foundation y el Tropical Conservation and Development Program de la Universidad de Florida. Este es el Florida Agricultural Experiment Station Series N° R-08823.

Bibliografía

- BRANCH, L.C. 1993. Inter and intra-group spacing in the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*). *Journal of Mammalogy* 74:890-900.
- BRANCH, L.C., D. VILLARREAL, A.P. SBRILLER and R. A. SOSA. 1994a. Diet selection of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, family Chinchillidae) in relation to resource abundance in semi-arid scrub. *Canadian Journal of Zoology* 72:2210-2216.
- BRANCH, L.C., D. VILLARREAL, A. SOSA, M. PESSINO, M. MACHICOTE, P. LERNER, P. BORRAZ, M. URIOSTE y J.L. HIERRO. 1994b. Estructura de las colonias de vizcacha y problemas asociados con la estimación de la densidad poblacional en base a la actividad de las vizcacheras. *Mastozoología Neotropical* 1:135-142.
- BRANCH, L.C., D. VILLARREAL, J. L. HIERRO and K.M. PORTIER. 1996. Effects of local extinction of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) on vegetation patterns in semi-arid scrub. *Oecologia* 106:389-399.
- BRANCH, L.C., J.L. HIERRO and D. VILLARREAL. 1999. Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments* 41:173-182.
- BONTTI, E., R. BOO, L. LINDSTROM and O. ELIA. 1999. Botanical composition of cattle and vizcacha diets in central Argentina. *Journal of Range Management* 52:370-377.
- CAMPOS, C.M., S.M. GIANNONI and C.E. BORGHI. 2001. Changes in Monte desert plant communities induced by a subterranean mammal. *Journal of Arid Environments* 47:339-345.
- CANO, E., B. FERNÁNDEZ y M.A. MONTES. 1980. Inventario integrado de los recursos naturales de la Provincia de La Pampa: Vegetación. *Inta-UNLPam*. 489 p.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- COPPOCK, D.L., J.K. DETLING, J. E. ELLIS and M.I. DYER. 1983. Plant-herbivore interactions in a North American mixed-grass prairie. I. Effects of black-tailed prairie dogs on intraseasonal aboveground plant biomass and nutrient dynamics and plant species diversity. *Oecologia* 56:1-9.
- FOWLER, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:89-110.
- GRACE, J.D. and D. TILMAN. (Editors). 1990. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego.
- GUO, Q. 1996. Effects of bannertail kangaroo rat mounds on small-scale plant community structure. *Oecologia* 106:247-256.
- HESKE, E.J., J.H. BROWN and Q. GUO. 1993. Effects of kangaroo rat exclusion on vegetation structure and plant species diversity in the Chihuahuan desert. *Oecologia* 95:520-524.
- HOBBS, R.J. and H.A. MOONEY. 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72:59-68.
- HUNZIKER, J.H., R.A. PALACIOS, L. POGGIO, C.A. NARANJO and T.W. YANG. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics, and evolution. pp.10-47 en T. J. Mabry, J. H. Hunziker y D. R. Difeo Jr., (Eds.): *Creosote bush: biology and chemistry of Larrea in New World deserts*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc.. Stroudsburg, Pennsylvania.

- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101.
- JACKSON, J. E., L. C. BRANCH y D. VILLARREAL. 1996. *Lagostomus maximus*. Mammalian species No. 543, págs. 1-6, American Society of Mammalogists.
- KUFNER, M. B. y S. MONGE. 1998. Dieta de *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae) en áreas sometidas a intervención humana en el desierto del Monte, Argentina. *Iheringia, Serie Zoología* 84:175-184
- LEÓN, R. J., D. BRAN, M. COLLANTES, J. M. PARUELO y A. SORIANO. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8:125-144.
- LLANOS, A. C. y J. A. CRESPO. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el Noroeste de la Provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 6:289-378.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist* 112:23-39.
- MACARTHUR, R. H. and E. O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton. New York.
- MCNAUGHTON, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124:863-886.
- MILCHUNAS, D. G., and W. K. LAUENROTH. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- MILCHUNAS, D. G., O. E. SALA and W. K. LAUENROTH. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- PALMER, M. W. 1994. Variation in species richness: toward a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29:511-530.
- PETRAITIS, P. S., R. E. LATHAM and R. A. NIESEMBAUM. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology* 64:393-418.
- PITT, M. D. and H. F. HEADY. 1978. Responses of annual vegetation to temperature and rainfall patterns in Northern California. *Ecology* 59:336-350.
- PROULX, M. and A. MAZUMDER. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79:2591-2592.
- PUIG, S., F. VIDELA, M. CONA, S. MONGES and V. ROIG. 1998. Diet of the vizcacha *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae), habitat preferences and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Mammalia* 62:191-204.
- SAS INSTITUTE INC. (1992). The mixed procedure. Cap. 16. SAS/STAT software: changes and enhancements, Release 6.07. Inf. N° Technical Report P-229. SAS Institute Inc. Cary, NC. 620 págs.
- SAS Institute Inc. 1996. SAS/STAT software: changes and enhancement. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SOKAL, R. R. and F. J. ROHLF. 1995. Biometry (3rd Edition). W. H. Freeman and Company. New York.
- SOUSA, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- STOHLGREN, T. J., D. BINKLEY, G. W.

CHONG, M. A. KALKHAN, L. D. SCHELL, K. A. BULL, Y. OTSUKI, G. NEWMAN, M. BASHKIN and Y. SON. 1999a. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69:25-46.

STOHLGREN, T.J., L. D. SCHELL and B. V. HEUVEL. 1999b. How grazing and soil quality affect native and exotic plant diversity in Rocky Mountain grasslands. *Ecological Applications* 9:45-64.

VILLARREAL, D. 1999. Effects of herbivory by the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) on vegetation on semiarid scrub of central Argentina. MS Thesis. University of Florida. 59 p.

WHICKER, A. D. and J. K. DETLING. 1988. Ecological consequences of prairie dog disturbances. *BioScience* 38:778-785.

Cuadro 1. Resultados de los análisis de los efectos de la intensidad de pastoreo de vizcacha sobre la riqueza de especies utilizando análisis de varianza para modelos lineales mixtos. Las variables de respuesta con $p < 0.05$ son consideradas significativas. $gl = 5, 15$.

Variable de Respuesta	F	p
Riqueza total	3.34	0.03
Gramíneas perennes	11.57	0.001
Hierbas Perennes	1.42	0.27
Hierbas anuales	0.74	0.61
Arbustos	2.06	0.13

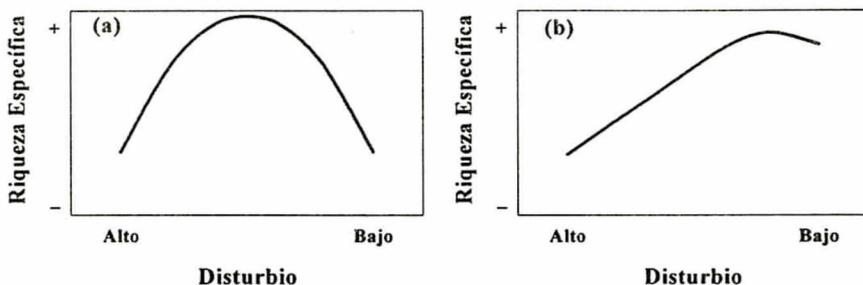


Figura 1: Patrones de riqueza predichos por la hipótesis de disturbio intermedio (a) y por el modelo generalizado de pastoreo (b) a lo largo de un gradiente de disturbio en estos modelos se corresponden con áreas de forrajeo intenso cerca de las cuevas de vizcacha, mientras que bajos niveles se corresponden con la matriz no pastoreada en las áreas a 60-90 m de las cuevas

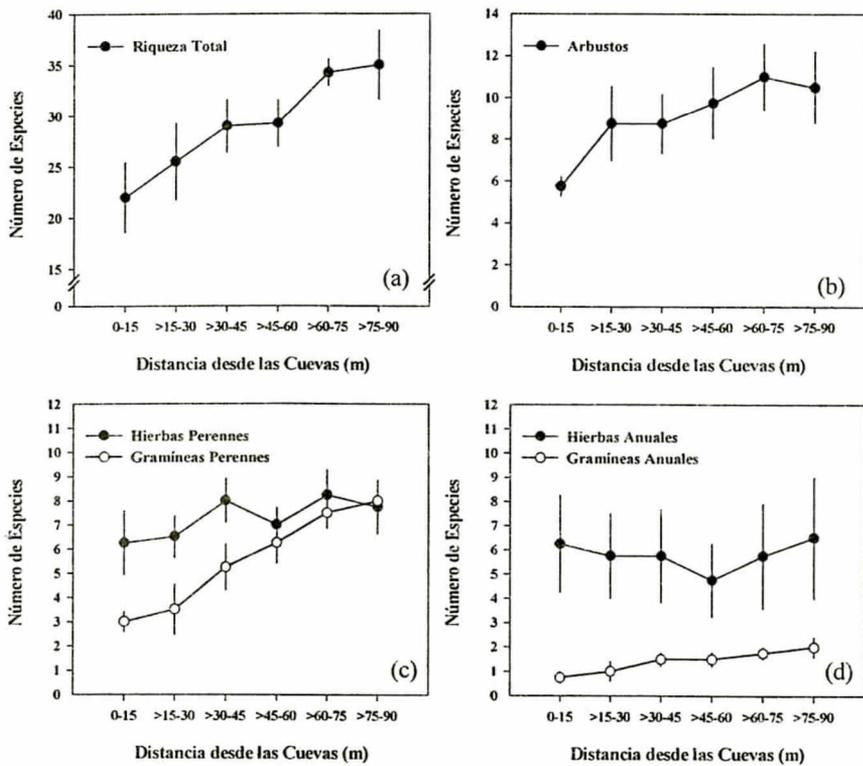


Figura 2: Riqueza de especies a distintas distancias desde las cuevas. Los datos son medias \pm ES. N=4.

Apéndice

Listado de especies detectadas en los muestreos realizados en las 4 colonias del Parque Nacional Lihué Calel. C₄ = Gramíneas con ciclo fotosintético de C₄. SA= Sub arbustos.

GRAMÍNEAS PERENNES

- Achnatherum brachychaetum*
(Godron) Barkworth
Aristida subulata Henrard - C₄
Briza subaristata Lam.
Digitaria californica (Benth.)
Henrard - C₄
Hordeum stenostachys Godr.
Jarava ichu Ruiz & Pav. - C₄
Melica bonariensis Parodi
Nassella tenuis (Phil.) Barkworth
Nassella tenuissima (Trin.) Barkworth
Piptochaetium napostaense (Speg.)
Hack.
Poa lanuginosa Poir.
Poa ligularis Nees
Setaria leucopila (Scribn. & Merr.)
K. Schum. - C₄
Sporobolus cryptandrus (Torr.) A.
Gray. - C₄
Stipa vaginata Phil. var. *argyroidea* F.
A. Roig
Trichloris crinita (Lag.) Parodi - C₄

GRAMÍNEAS ANUALES

- Bromus brevis* Nees ex Steud.
Schismus barbatus (L.) Thell.
Vulpia octoflora (Walter) Rydb.

HIERBAS PERENNES

- AMARYLLIDACEAE
Zephyrantes filifolia Herb.
CALYCERACEAE
Boopis anthemoides Juss.
COMPOSITAE
Baccharis crispa Spreng.
Baccharis gilliesii A. Gray.
Baccharis melanopotamica Speg.
Hysterionica jassionoides Willd.

- Senecio pampeanus* Cabrera
Thymophylla pentachaeta (DC.)
Small. var. *belenidium* (DC.)
Strother.

LABIATAE

- Marrubium vulgare* L.

LEGUMINOSAE

- Hoffmannseggia erecta* Phil.

MALVACEAE

- Sphaeralcea crispa* Baker
Sphaeralcea mendocina Phil.

RUBIACEAE

- Galium richardianum* (Gillies ex
Hook. & Arn.) Endl. ex Walp.

SANTALACEAE

- Arjona tuberosa* Cav.

SOLANACEAE

- Nierembergia aristata* Sweet.

VERBENACEAE

- Glandularia parodii* Covas &
Schnack.

HIERBAS ANUALES

CARYOPHYLLACEAE

- Cerastium junceum* Möschl.

- Herniaria cinerea* DC.

COMPOSITAE

- Carduus thoermeri* Weinm.
Conyza bonariensis (L.) Cronquist
Facelis retusa (Lam.) Sch. Bip.

- Gamochoaeta* spp.:

- Gnaphalium* spp.:

- Parthenium hysterophorus* L.

- Verbesina enceliodes* (Cav.) Benth. &
Hook. ex A. Gray.

CRUCIFERAE

- Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.

- Draba australis* R. Br.

- Lepidium bonariense* L.

- Sisymbrium irio* L.

EUPHORBIACEAE

Euphorbia ovalifolia (Klotzsch & Garcke) Boiss.

GERANIACEAE

Erodium cicutarium (L.) L' Her.

IRIDACEAE

Sisyrinchium spp.

LEGUMINOSAE

Medicago minima (L.) Grubb.

PLANTAGINACEAE

Plantago patagonica Jacq.

PRIMULACEAE

Pelletiera verna A. St.-Hil.

SOLANACEAE

Solanum atriplicifolium Gillies ex Meyen

UMBELLIFERAE

Bowlesia incana Ruiz & Pav.

Daucus pusillus Michx.

URTICACEAE

Parietaria debilis G. Forst.

VIOLACEAE

Hybanthus parviflorus (Mutis) Baill.

ARBUSTOS

ANACARDIACEAE

Schinus johnstonii F. A. Barkley

COMPOSITAE

Baccharis ulicina Hook. & Arn. -SA

Brachyclados lycioides Don

Chuiraga erinacea D. Don subsp. *erinacea*.

Eupatorium buniifolium Hook. & Arn. var. *saucechicoense* (Hieron.) Ariza

EPHEDRACEAE

Ephedra triandra Tul. emend J. H. Hunz.

LEGUMINOSAE

Prosopidastrum globosum (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart.

Prosopis caldenia Burkart

Prosopis flexuosa var. *flexuosa* DC.

Prosopis flexuosa DC. var. *depressa* F. A. Roig

Senna aphylla (Cav.) H.S. Irwin &

Barneby - SA

OLEACEAE

Menodora integrifolia: (Cham. & Schtdl.) Steud. - SA

POLYGALACEAE

Bredemeyera microphylla (Griseb.) Hieron.

RHAMNACEAE

Condalia microphylla Cav.

SOLANACEAE

Lycium chilense Miers ex Bertero var. *chilense*.

Lycium gilliessianum Miers.

Lycium tenuispinosum Miers

VERBENACEAE

Acantholippia seriphioides (A. Gray) Moldenke - SA

Junellia ligustrina (Lag.) Moldenke var. *lorentzii* (Niederl. ex Hieron.) Moldenke

Junellia seriphioides (Gillies & Hook.) Moldenke - SA

ZIGOPHILACEAE

Larrea cuneifolia Cav.

Larrea divaricata Cav.

Larrea nitida Cav.