

Publicaciones de Biología, Universidad de Navarra, Serie Botánica, 16: 53-70. 2005.

## COLONIZACIÓN ESPONTÁNEA DE TALUDES DE DESMONTE SOBRE MARGAS EN NAVARRA: ESTABLECIMIENTO Y FUENTE DE DIÁSPORAS

ETXEBERRIA, M.<sup>1</sup> & IBÁÑEZ, R.<sup>2</sup>

Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, 31080 Pamplona, España. E-mail: <sup>1</sup>maretxebe@hotmail.com; <sup>2</sup>ribanez@unav.es

### RESUMEN

ETXEBERRIA, M. & IBÁÑEZ, R. (2005). Colonización espontánea de taludes de desmonte sobre margas en Navarra: establecimiento y fuente de diásporas. *Publ. Bio. Univ. Navarra, Ser. Bot., 16: 53-70.*

Tras la hidrosiembra de taludes de desmonte sobre margas en localidades navarras con clima submediterráneo se implanta una cubierta vegetal de especies hidrosebradas que experimenta una rápida regresión, tal y como hemos observado en estudios previos. A pesar de ello, algunas especies autóctonas son capaces de colonizar estas superficies. Describimos la capacidad de colonización de estas últimas especies, cuyas diásporas proceden de la lluvia de semillas, para determinar si también les afecta la regresión observada en las especies hidrosebradas. También estudiamos su distribución espacial para determinar la fuente de diásporas.

A pesar de la gran dificultad para colonizar los desmontes, las especies autóctonas no siguen el modelo regresivo que presentan las especies hidrosebradas en desmontes de similares características en Navarra. Por otro lado, la mayoría de las especies disminuyen su abundancia al aumentar la distancia a la zona superior del talud, donde se encuentra la vegetación que actúa como principal fuente de diásporas.

**Palabras clave:** colonización, fuente de diásporas, margas, modelos de respuesta, regresión no lineal, taludes, hidrosiembra, Navarra, España.

### SUMMARY

A very quick regression of vegetation cover after hydroseeding application was reported by previous studies in steep road cuts on marls in submediterranean areas of Navarra. However some local species are able to colonize these surfaces. The colonization ability of these species supplied by seed rain was determined to test if

they are constrained as sown species are. Their spatial distribution was also described to check their source of propagules.

Despite the abiotic constraints in the slopes, local species were able to establish in low densities. On the other hand, most species decreased as the distance to the upper part of the slope increased. These results point out the relevance of the vegetation placed over the slope as seed source.

**Key words:** colonization, seed source, marls, response models, non-linear regression, slopes, hydroseeding, Navarra, Spain.

### INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

La construcción de nuevas carreteras, así como la mejora de trazados de las ya existentes, generan una serie de movimientos de tierras que tienen como resultado la creación de taludes. Los taludes recién creados presentan unas características poco deseadas que son notablemente mejoradas mediante la implantación de una cubierta vegetal debido a los diversos papeles que las plantas pueden jugar en estas superficies como son, entre otros, controlar la erosión, disminuir los costes de mantenimiento de las carreteras, proveer una estética agradable, reducir el viento o proveer un hábitat a los animales (Forman *et al.*, 2003). Para acelerar el establecimiento de una cubierta vegetal es común el empleo de alguna medida de restauración, siendo la técnica de la hidrosiembra una medida muy adecuada en superficies inclinadas de difícil acceso como son los taludes de las carreteras (Sheldon & Bradshaw 1977).

El resultado de la hidrosiembra depende de muchos factores, como el clima de la zona, la pendiente del talud, la orientación, el tipo de sustrato, la mezcla de semillas empleada o el tipo de talud (Roberts & Bradshaw 1985). Podemos distinguir dos tipos de taludes de carreteras atendiendo a su origen y en los cuales los resultados de la revegetación son muy diferentes: los taludes de terraplén, originados por aporte de materiales, y los taludes de desmonte, originados por eliminación o desmonte de materiales (Ibáñez, 1998). La eliminación de materiales en los taludes de desmonte provoca que estas superficies carentes de vegetación también estén desprovistas de buena parte o de la totalidad del suelo, incluido su banco de semillas, lo que dificulta su posterior revegetación. La situación se agrava en los taludes de desmonte sobre materiales fácilmente erosionables, con una excesiva inclinación y con problemas de disponibilidad de agua. Los taludes de desmonte sobre margas en ambientes mediterráneos y submediterráneos son un claro ejemplo de ello y presentan problemas muy severos de colonización. Problemas similares se han descrito en badlands sobre margas en áreas mediterráneas (García-Fayos & Recatalá, 1992; García-Fayos *et al.*, 2000) y submediterráneas (Guardia & Ninot, 1992).

En desmontes margosos de localidades de Navarra con clima de carácter submediterráneo hemos observado cómo pocos meses más tarde de aplicar la hidrosiembra se llega a implantar una cubierta vegetal más o menos densa, pero tan sólo dos o tres años más tarde se llega a producir una importante disminución de la cobertura vegetal (Ibáñez, 1998). A pesar de estos problemas, algunas especies autóctonas parece que son capaces de colonizar, aún con problemas, estas superficies. El primer objetivo de nuestro estudio es describir la capacidad de las especies autóctonas para colonizar estos desmontes tan problemáticos a corto y medio plazo y determinar si la regresión observada en las especies introducidas mediante la hidrosiembra afecta también a las especies autóctonas.

El estudio de los mecanismos que posibilitan esta colonización puede ser una vía que nos permita mejorar las actuaciones restauradoras en estos ambientes tan problemáticos. Uno de los principales mecanismos involucrados en la colonización vegetal es la llegada de diásporas a las superficies a colonizar. En los taludes de desmonte, carentes de banco de semillas, las diásporas pueden llegar por dos vías: una natural, vía *lluvia de semillas*, y otra artificial, vía hidrosiembra. Las especies autóctonas que colonizan espontáneamente los taludes necesariamente llegarán por la lluvia de semillas y sus diásporas proceden de las manchas de vegetación de las zonas circundantes, principalmente desde las áreas situadas por encima de los taludes (Ibáñez, 1998). A estas manchas de vegetación se les denomina *fuentes de diásporas*. La cantidad de semillas de cada especie producidas en estas zonas circundantes y su modo de dispersión determinarán la tasa de colonización de estas zonas desnudas. El segundo objetivo del presente estudio es comprobar si el matorral de la zona superior actúa como la principal fuente de diásporas en la colonización espontánea de los taludes desnudos. Para ello, se ha descrito cuantitativamente la colonización de las especies autóctonas en función de la distancia a la zona superior del talud en búsqueda de un patrón de distribución que refleje un gradiente de colonización desde la supuesta fuente de diásporas. El estudio de la distribución espacial de los individuos colonizadores permite detectar patrones en su distribución que pueden tener significados ecológicos variados. Por ejemplo, la distribución relativa entre los individuos de la misma o diferente especie pueden ser reflejo de posibles interacciones positivas o negativas entre ellos (Barbour *et al.* 1999; Herben 1998). También ha sido empleado para detectar patrones que reflejan la dispersión de las diásporas en aquellos casos en los que se conocen tanto la fuente como el destino final de las semillas dispersadas (Nathan & Muller-Landau, 2000).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Elección y características de los taludes*

El estudio se ha llevado a cabo en primavera de 2002, en dos taludes de desmonte situados en las localidades de Gurpegui (42° 50' 46'' N, 1° 24' 46'' W) y

Badostáin (42° 48' 2'' N, 1° 36' 7'' W), a 35 y 5 km al este de Pamplona (España) respectivamente. El propósito y la fecha de creación varían entre los dos taludes. El talud de Gurpegui es resultado de la creación, hace aproximadamente 15 años, de una antigua plataforma de hormigón para un sondeo petrolífero. El talud de Badostáin es resultado de las obras de mejora de la carretera de acceso a dicha localidad, realizadas en 2000.

Escogimos estos taludes de carretera con ciertas características en común para tratar de conseguir que las condiciones para la colonización en ambos taludes fueran similares en la medida de lo posible. Dichas características están relacionadas con la llegada de diásporas y con el establecimiento de éstas.

En ambos taludes, la llegada de diásporas se produce a través de la lluvia de semillas y no del banco de semillas, debido a que este último ha desaparecido como consecuencia del desmonte del terreno. Existe un matorral característico en el terreno situado encima de ambos taludes que podría actuar como principal fuente de diásporas. Este matorral, característico de los terrenos bajos, no cultivados y orientados al sur en la Cuenca de Pamplona, pertenece a la asociación *Thymelaeo ruizii-Aphyllanthesum monspeliensis* (Báscos 1978; Peralta & Olano 2001). En ambos desmontes se realizaron tratamientos de hidrosiembra, lo que supone una fuente de semillas artificial. En Gurpegui, la hidrosiembra se ejecutó en Marzo y Octubre de 2000, y en Badostáin en Octubre de 2000 y Septiembre de 2001.

Los taludes están excavados sobre margas (flysch margoso en Gurpegui), presentan una pendiente pronunciada y están orientados hacia el sur. El clima de ambas localidades está caracterizado por una precipitación y temperatura media anual de 900-1000 mm y unos 12°C respectivamente, y corresponde a la variante submediterránea del bioclima Templado oceánico según la clasificación bioclimática de Rivas-Martínez (1997). Esta combinación de factores parece favorecer la erosión y provocar ciertas condiciones de estrés hídrico que pueden dificultar el establecimiento de las plántulas.

#### *Diseño del estudio y método de muestreo*

Se han marcado en ambas localidades un total de 20 cuadrados de muestreo de 1 m<sup>2</sup> distribuidos en cinco series, cada una de ellas situada a lo largo del posible gradiente de colonización que iría de la zona superior a la inferior del talud (Figura 1). La distancia entre los cuadrados de cada serie ha sido de 1 m, excepto los dos cuadrados superiores que se han colocado contiguos para aumentar el esfuerzo de muestreo en el extremo del gradiente y conseguir una mayor exactitud en la estimación de la distribución de las especies que alcanzan un máximo cerca de dicho extremo (Mohler, 1983).

En cada unidad de muestreo se han medido dos variables: la abundancia de cada especie (variable respuesta) y la distancia al límite superior del talud (variable explicativa). La abundancia se obtuvo midiendo la frecuencia de cada especie a partir de datos de presencia-ausencia en los 100 subcuadrados en que se subdividió cada cuadrado (Figura 1). El rango de frecuencias absolutas variará, por lo tanto, entre 0 y 2000 subcuadrados. Los datos se han tomado en primavera de 2002.

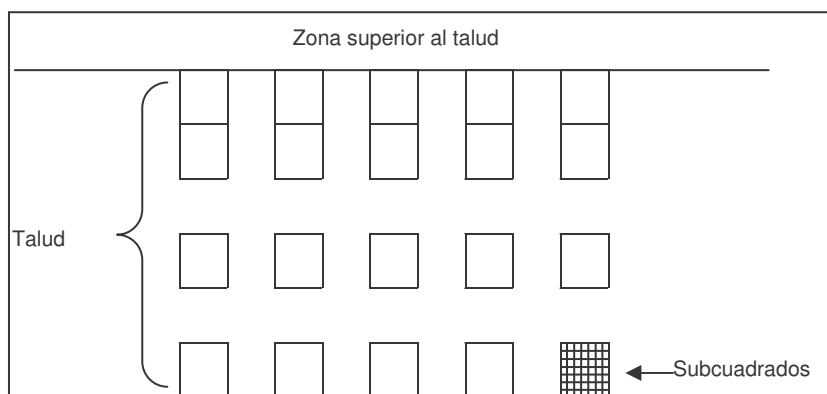


Fig. 1: Disposición de los cuadrados de muestreo, visto el talud desde el frente.

#### Metodología de análisis

Para cada una de las especies colonizadoras de cada localidad, se ha calculado un modelo que describe la relación entre su frecuencia y la distancia a la zona superior del talud. Las especies cuya frecuencia es inferior a 10 subcuadrados se han denominado *raras colonizadoras* y no se han calculado modelos para ellas.

Para obtener el modelo hemos calculado un conjunto de cinco modelos jerárquicos de respuesta propuestos por Huisman *et al.* (1993) y conocidos como los modelos HOF. Estos cinco modelos están ordenados jerárquicamente por la complejidad de la respuesta biológica que describen (Tabla 1; Figura 2). Los parámetros de los modelos se han calculado mediante técnicas de regresión no lineal disponibles en el programa estadístico SPSS para Windows (Anónimo, 2002). La selección del modelo más representativo de la colonización de las especies se ha realizado teniendo en cuenta tanto el ajuste ( $R^2$ ) como la complejidad del modelo (número de parámetros estimados) lo que permite rechazar estadísticamente los modelos más complejos que, aun estando más ajustados a los datos, no mejoran significativamente a los más sencillos. Gracias a ello, podemos elegir el modelo que mejor describe la distribución de la especie. Los modelos HOF son una herramienta

muy útil y efectiva para conocer el tipo de respuesta de las especies a lo largo de un gradiente (Oksanen & Minchin, 2002).

Tabla 1: Descripción del tipo de respuesta biológica que describe cada modelo.

<b>Modelo I:</b>	no hay ninguna tendencia significativa;
<b>Modelo II:</b>	tendencia creciente o decreciente en la que el máximo del modelo iguala el límite superior de abundancia (normalmente fuera del rango de distancias estudiado);
<b>Modelo III:</b>	tendencia creciente o decreciente en la que el máximo del modelo es inferior al límite superior de abundancia;
<b>Modelo IV:</b>	tendencia creciente y decreciente en la misma intensidad. Curva simétrica en forma de campana de Gauss;
<b>Modelo V:</b>	tendencia creciente y decreciente pero con intensidades diferentes. Curva asimétrica.

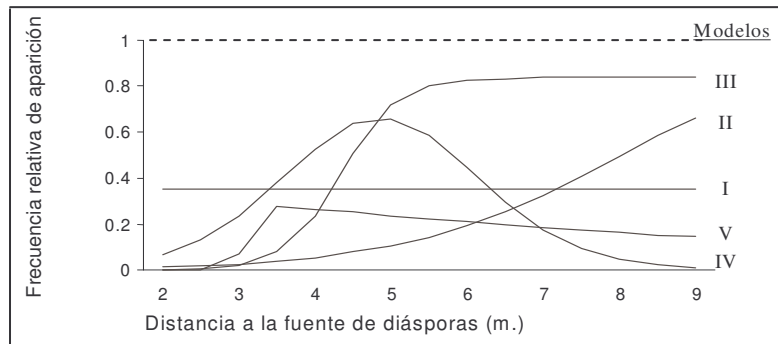


Fig. 2: Tendencias que muestran cada uno de los modelos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### *Capacidad de colonización de las especies autóctonas*

Existe un buen número de especies autóctonas capaces de colonizar los desmontes margosos. En nuestro estudio aparecen concretamente 21 táxones autóctonos en Badostáin (Figuras 3 y 4) y 36 en Gurpegui (Figuras 3 y 5). El mayor número de táxones en Gurpegui podría estar asociado a la diferencia de edad de ambos taludes ya que la elección de los taludes se realizó de forma que fueran similares en otras características como el clima, la pendiente, la orientación, el tipo de sustrato, el tipo de talud, el tratamiento de revegetación y la existencia de un matorral similar en la parte superior. Así, en Gurpegui las especies autóctonas llevan algo más de 15 años intentando colonizar el talud y en Badostáin sólo han transcurrido 2 años desde su creación. Por otra parte, observamos cómo la comunidad colonizadora de Badostáin, además de ser más pobre en especies, presenta pocas que llegan a ser relativamente abundantes. Solamente cuatro táxones (*Linum suffruticosum* subsp. *appresum*, *Scorzonera angustifolia*, *Linum narbonense* y *Genista scorpius* subsp. *scorpius*) aparecen en más de 100 subcuadrados (Figura 4).

Por el contrario, en Gurpegui son siete (*Dorycnium pentaphyllum* subsp. *pentaphyllum*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Genista scorpius* subsp. *scorpius*, *Santolina chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*, *Fumana ericoides*, *Linum narbonense* y *Onobrychis argentea* subsp. *hispanica*) los táxones que al menos colonizan 100 subcuadrados (Figura 5). Estos dos aspectos parecen indicar que el comportamiento de las especies autóctonas no sigue el modelo regresivo que presentan las especies introducidas mediante la hidrosiembra en desmontes de similares características en Navarra (Ibáñez, 1998), o el que presentan las especies autóctonas en badlands margosos de áreas submediterráneas en Cataluña (Guardia & Ninot, 1992).

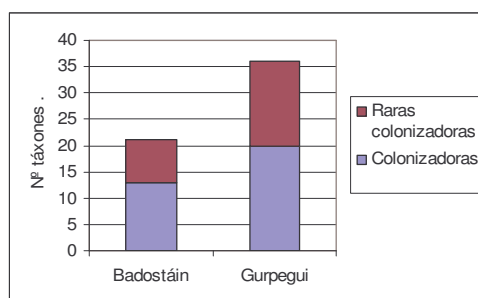


Fig. 3: Número de especies colonizadoras en ambas localidades

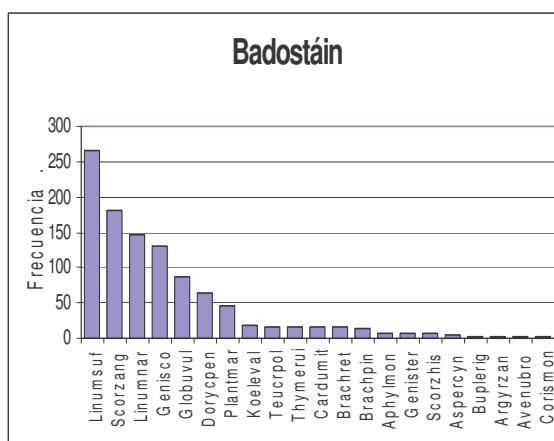


Fig. 4: Abundancia de las especies colonizadoras en Badostáin

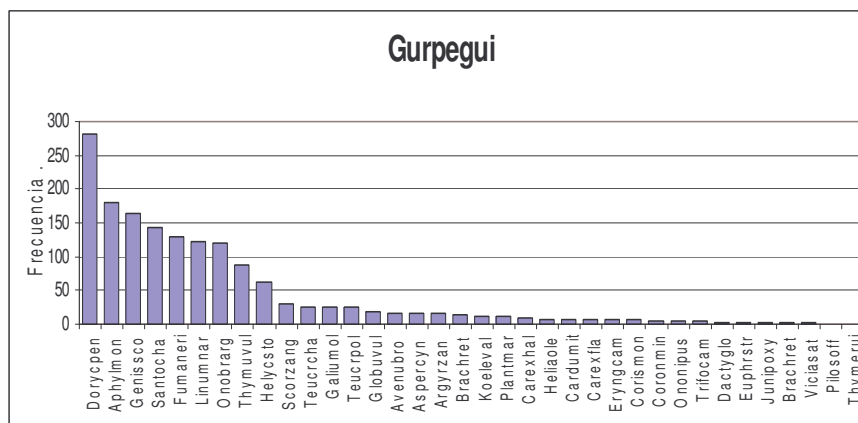


Fig. 5: Abundancia de las especies colonizadoras en Gurpegui

A pesar de la mayor abundancia y número de especies que colonizan Gurpegui tras algo más de 15 años desde su formación, ningún taxon es capaz de colonizar de forma importante los taludes. Así lo muestran las bajas frecuencias de aparición de las especies, que en ningún caso superan 300 de los 2000 subcuadrados estudiados en cada localidad (Figuras 4 y 5). Esto parece indicar que existen unas condiciones ambientales muy desfavorables para la colonización vegetal. Las características del regolito, la topografía y los intensos procesos erosivos probablemente afecten de forma muy negativa a la germinación de las diásporas y a la supervivencia de las plántulas, de forma similar a lo que ocurre sobre badlands margosos (Guardia & Ninot, 1992; Cerdà & García-Fayos, 1997).

*Fuente de diásporas: colonización vs. distancia al matorral de la zona superior al talud*

En ambas localidades encontramos dos tipos principales de patrones de colonización de las especies autóctonas en función a la distancia existente a la zona superior al talud: unas especies disminuyen su abundancia conforme aumenta la distancia (relación negativa, modelos II), mientras que otras no presentan ninguna tendencia significativa (modelos I).

La mayoría de las especies autóctonas muestran tendencias decrecientes (básicamente modelos II decrecientes), de forma que alcanzan el máximo de abundancia en la parte superior del talud y disminuyen progresivamente al alejarse de la zona más elevada del desmonte (Figuras 6, 7 y 9). Esto evidencia la existencia de un gradiente de colonización en el talud para la mayor parte de las especies autóctonas, lo que parece apoyar la hipótesis de que la zona superior al talud actúa como principal fuente de diásporas. La capacidad de dispersión de las semillas es



limitada y depende de las características de las semillas, de forma que la colonización en la zona más alejada de la fuente de diásporas está siendo limitada por la disponibilidad de éstas (limitación por disponibilidad de diásporas). La colonización de estas especies sigue un modelo exponencial negativo similar al que habitualmente sigue la lluvia de semillas desde las fuentes de semillas (Willson & Traveset 2000).

Por otro lado, tenemos una serie de especies cuya abundancia no muestra ninguna tendencia significativa en función de la distancia a la fuente de diásporas (Modelo I) (Figuras 8 y 10). En estos casos no apreciamos el esperado gradiente de colonización que señale a la zona situada por encima del talud como principal fuente de diásporas. Llama la atención que en Badostáin sólo tres táxones (*Teucrium polium* subsp. *polium*, *Thymelaea ruizii* y *Carduncellus mitissimus*) presentan este comportamiento y son muy poco abundantes (Figura 8) mientras que en Gurpegui son nueve los táxones con este tipo de modelo, siendo cuatro de ellos (*Dorycnium pentaphyllum* subsp. *pentaphyllum*, *Santolina chamaecyparissus* subsp. *squarrosa*, *Linum narbonense* y *Onobrychis argentea* subsp. *hispanica*) relativamente abundantes en el talud (Figura 10). Para explicar la presencia de un número relativamente tan elevado de especies con este comportamiento en Gurpegui, planteamos a continuación dos hipótesis. Según la primera de ellas, en Gurpegui se habría producido una saturación de los micrositios disponibles para ser colonizados como consecuencia de los numerosos años transcurridos desde la creación del talud. Otra posible hipótesis sería que para estas especies de Gurpegui no haya diferencias significativas en la lluvia de semillas a lo largo del tramo de distancias que hemos estudiado (Figura 11), pero no encontramos razones por las que no deba ocurrir lo mismo en Badostáin. Por el contrario, sí que podemos explicar las diferencias de colonización entre ambas localidades a partir de la primera de nuestras hipótesis (limitación por disponibilidad de micrositios), la cual vamos a razonar detalladamente a continuación.

La hipótesis que planteamos podría estar relacionada con la diferencia de edad de ambos taludes y ser, por lo tanto, consecuencia del proceso de sucesión. En Badostáin la colonización estaría limitada por la disponibilidad de diásporas procedentes de la zona superior al talud, diásporas que en dos años de colonización no habrían ocupado la totalidad de micrositios disponibles, de ahí que la zona superior del talud se colonice más rápidamente que la inferior y los modelos decrecientes (tipo II) estén tan generalizados. Sin embargo, en Gurpegui la colonización estaría limitada tanto por la disponibilidad de diásporas (para las especies con modelo II) como por la disponibilidad de micrositios (para las especies con modelo I). En Gurpegui, la colonización lleva produciéndose desde hace más de quince años, tiempo suficiente para que algunas especies (aquellas con modelos tipo I) hayan aportado suficiente número de diásporas a todas las zonas del talud como para ocupar todos los micrositios disponibles, pasando éstos a limitar la colonización.

De ahí que no se aprecie un gradiente de colonización para estas especies. Las adversas condiciones ambientales para la colonización de los taludes margosos serían la causa de la escasa disponibilidad de micrositios para la colonización, que sería particular de cada especie y que únicamente podría variar conforme lo hagan las condiciones abióticas del talud. La importancia de la disponibilidad de diásporas y de la disponibilidad de micrositios como limitantes de la colonización parece depender de la escala espacial y temporal en que nos manejemos (Eriksson & Ehrlén 1992), de ahí las diferencias observadas en la importancia de ambos factores entre Badostáin y Gurpegui. Para apoyar esta hipótesis, creemos que sería interesante realizar dos estudios. Por una parte, convendría comprobar en taludes de diferentes edades si se repite la tendencia aquí observada de que en los taludes recién creados las especies disminuyen su abundancia conforme se alejan de la fuente de diásporas (modelos II), mientras que en los taludes antiguos aumentan significativamente las especies con una distribución uniforme en el talud (modelos I). Por otra parte, sería interesante realizar un estudio a largo plazo en Badostáin para comprobar si, a lo largo del tiempo, las especies que ahora presentan modelos de tipo II se transforman en especies con modelo I como consecuencia de esa supuesta saturación de micrositios.

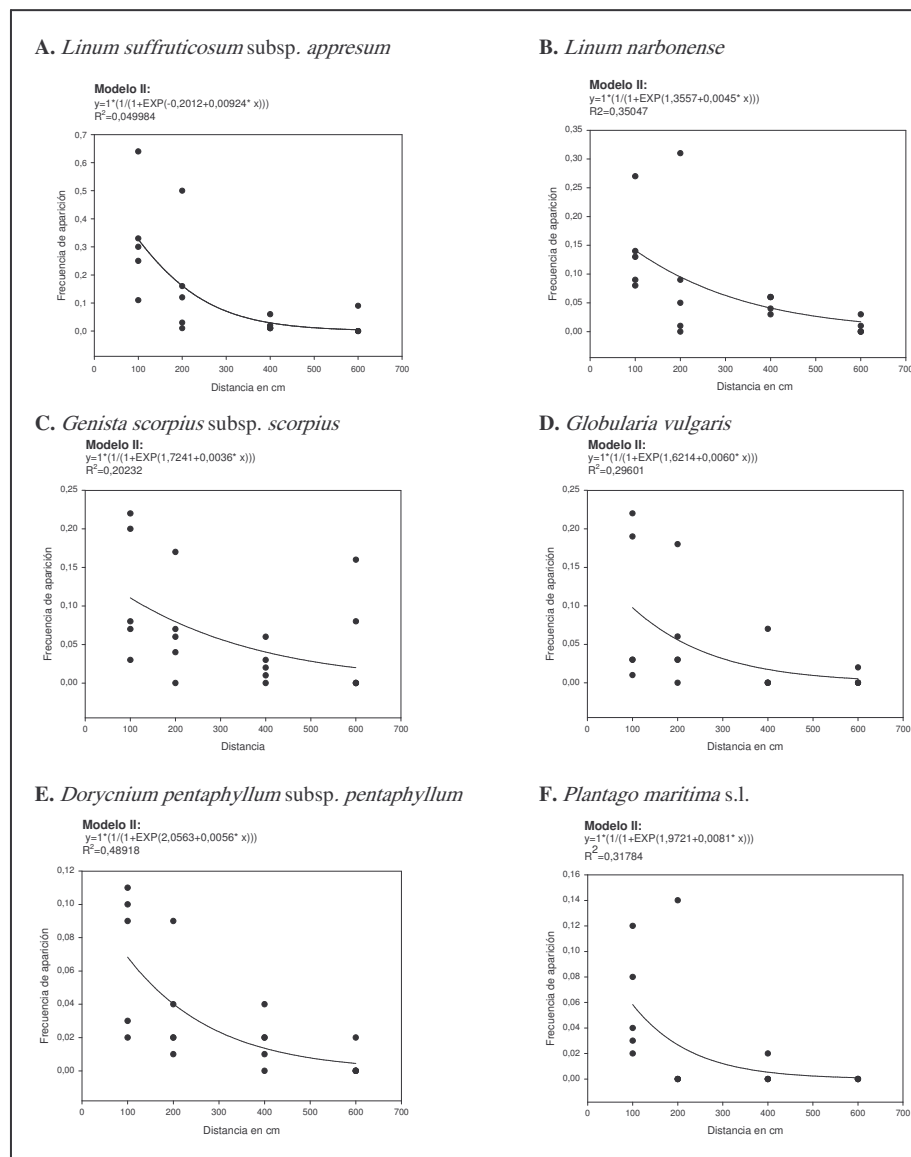


Fig. 6: Especies de Badostáin que disminuyen exponencialmente a lo largo del talud (Modelo II).

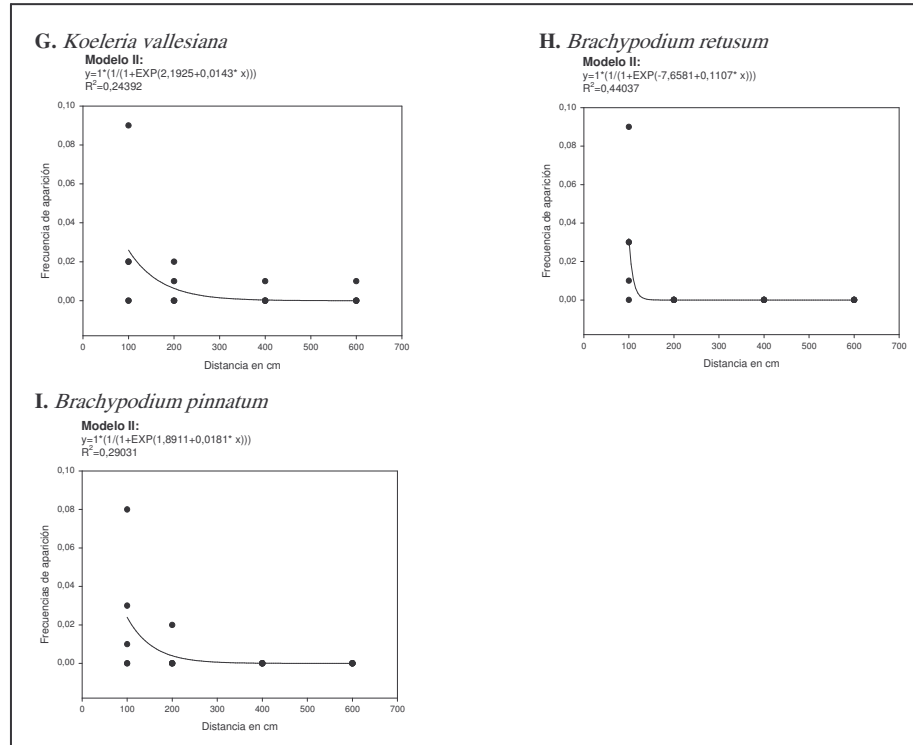


Fig. 6 (continuación) : Especies de Badostáin que disminuyen exponencialmente a lo largo del talud (Modelo II).

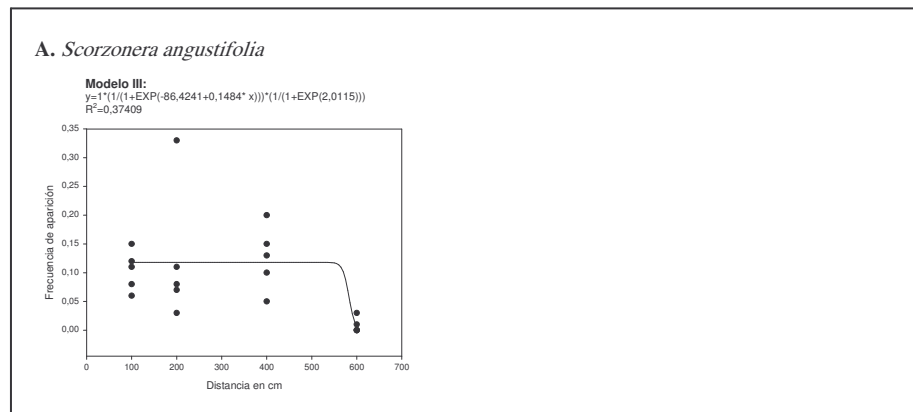


Fig. 7: Especie de Badostáin con tendencia decreciente a lo largo del talud (Modelo III).

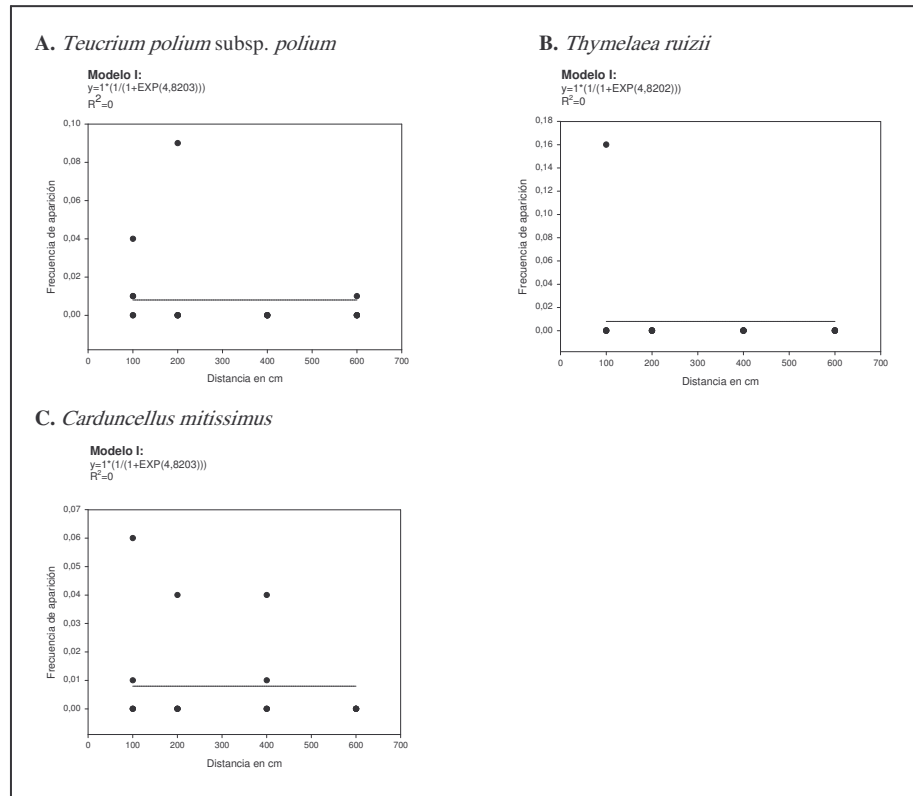


Fig. 8: Especies de Badostáin que no presentan ninguna tendencia significativa en su distribución en el talud (Modelo I).

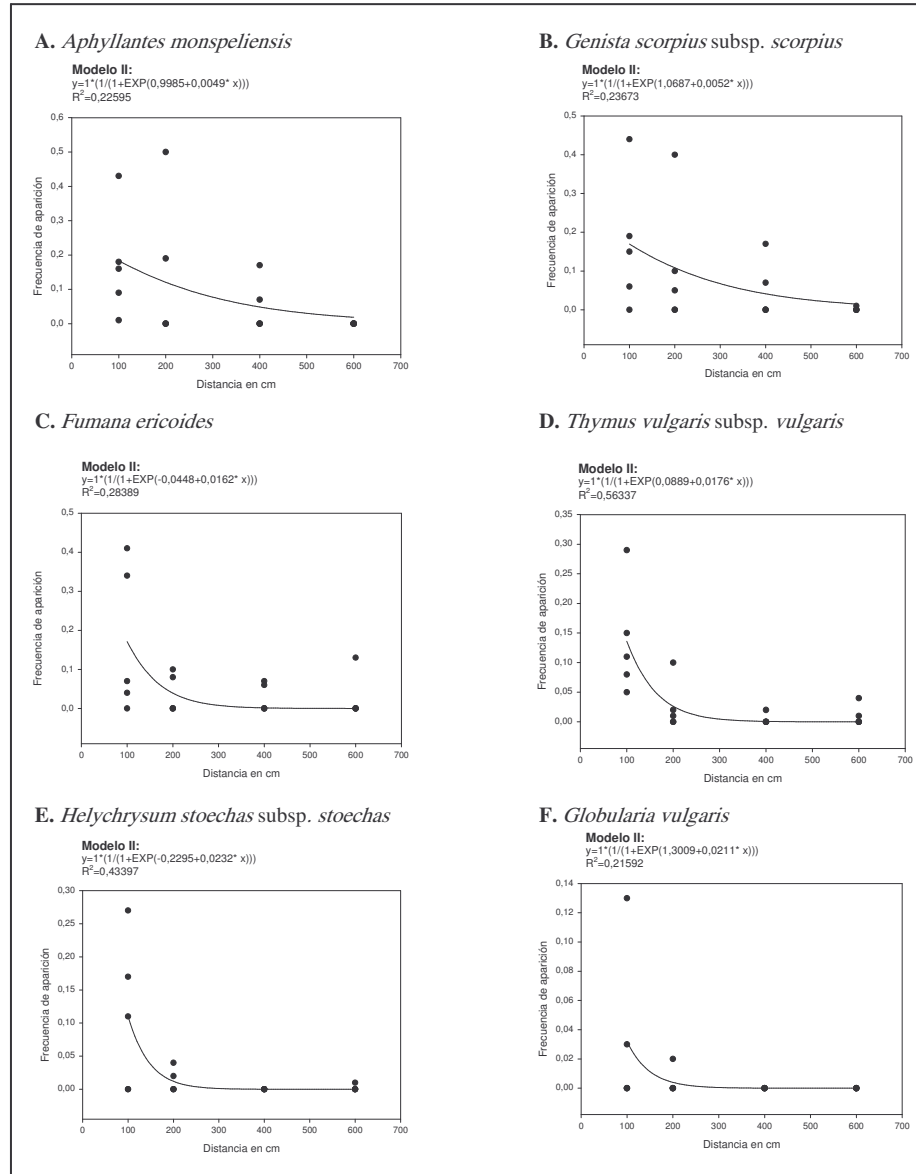


Fig. 9: Especies de Gurpegui que disminuyen exponencialmente a lo largo del talud (Modelo II).

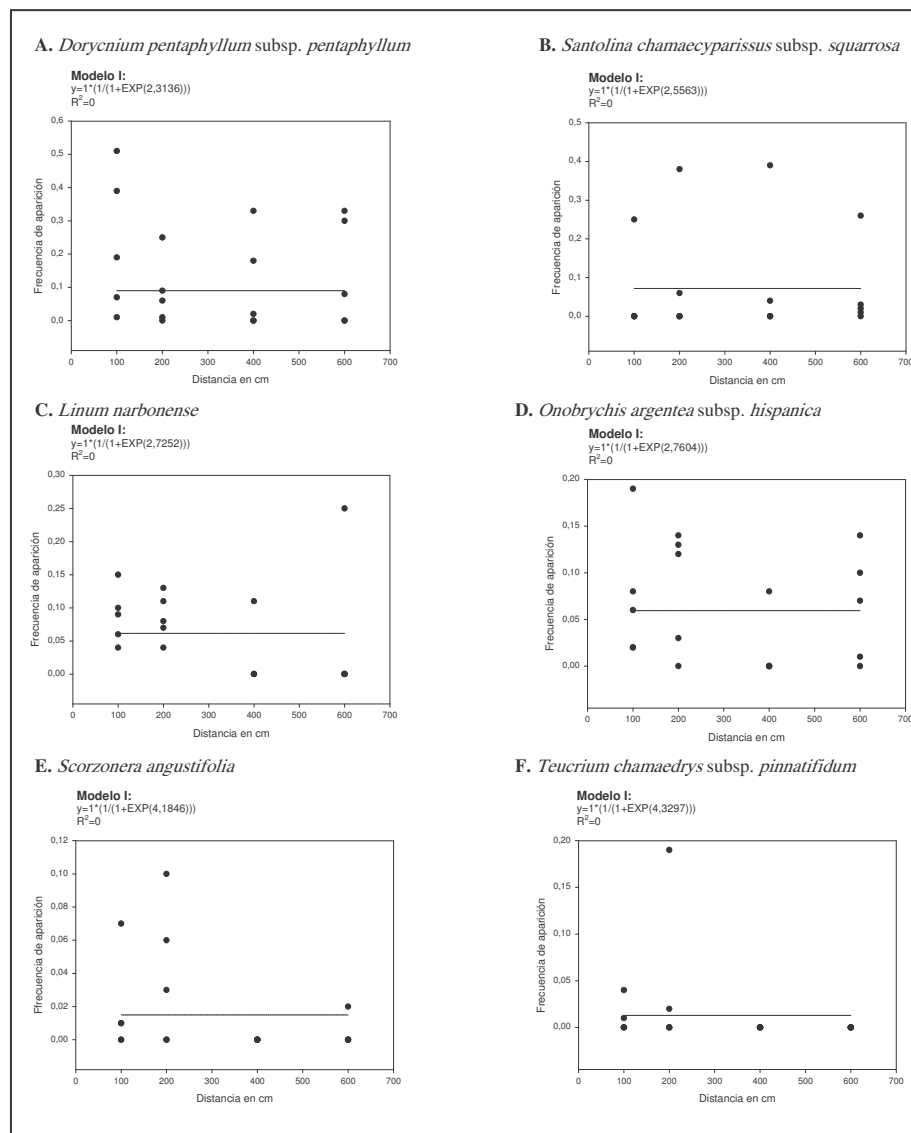


Fig. 10: Especies de Gurpegui que no presentan ninguna tendencia significativa en su distribución en el talud (Modelo I).

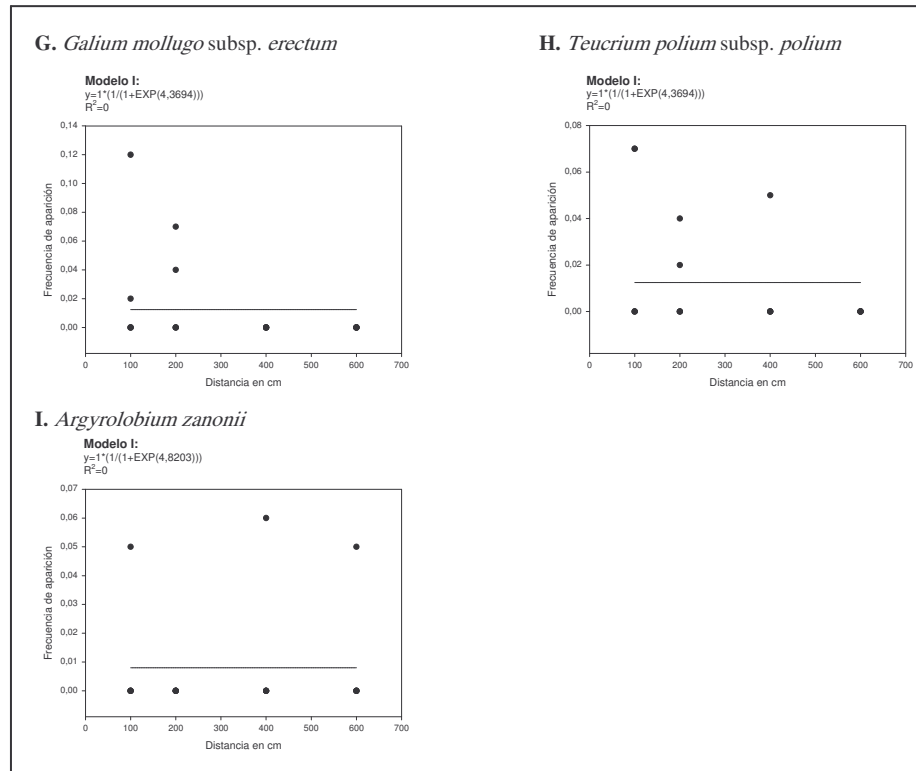


Fig. 10 (continuación): Especies de Gurpegui que no presentan ninguna tendencia significativa en su distribución en el talud (Modelo I).



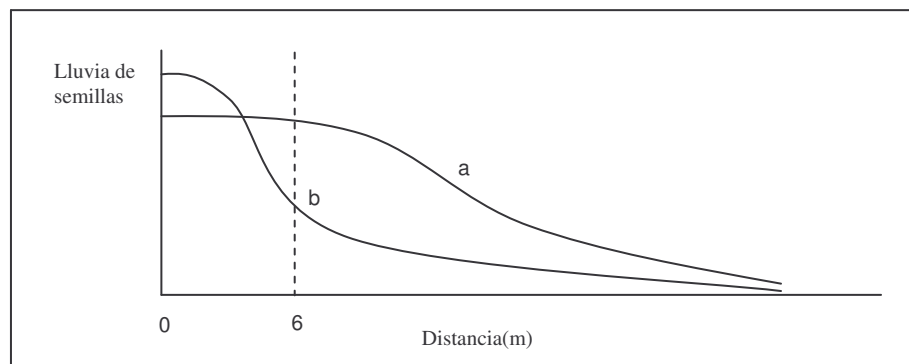


Fig. 11: Variación de la lluvia de semillas al aumentar la distancia a la fuente de éstas. La especie *a* no muestra diferencias significativas en la lluvia de semillas entre los 0 y los 6 m (tramo estudiado), al contrario de lo que ocurre con la especie *b*.

### BIBLIOGRAFÍA

- ANÓNIMO (2002). *SPSS para Windows. Versión 11.5.1*. SPSS Inc.
- BARBOUR, M.G.; BURK, J.H., PITTS, W.D., GILLIAM, F.S. & SCHWARTZ, M.W. (1999). *Terrestrial Plant Ecology*. Benjamin/Cummings, New York. 649 pp.
- BÁSCONES, J.C. (1978). *Relaciones suelo-vegetación en la Navarra húmeda del NW. Estudio florístico-ecológico*. Tesis Doctoral. Universidad de Navarra. Pamplona.
- CERDÁ, A. & GARCÍA-FAYOS, P. (1997). The influence of slope angle on sediment, water and seed losses on badland landscapes. *Geomorphology* 18: 77-90.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- FORMAN, R.T.T., SPERLING, D., BISSONETTE, J.A., CLEVINGER, A.P., CUTSHALL, C.D., DALE, V.H., FAHRIG, L., FRANCE, R., GOLDMAN, CH.R., HEANUE, K., JONES, J.A., SWANSON, F.J., TURRENTINE, TH. & WINTER, TH.C. (2003). *Road Ecology. Science and Solutions*. Island Press, Washington [etc.].
- GARCÍA-FAYOS, P., GARCÍA VENTOSO, B. & CERDÁ, A. (2000). Limitations to plant establishment on eroded slopes in southeastern Spain. *J. Veg. Sci.* 11:77-86.
- GARCÍA-FAYOS, P. & RECATALÁ, T.M. (1992). La reserva de semillas en una cuenca de "badlands" (Petrer, Alicante). *Pirineos* 140: 29-36.

- GUÀRDIA, R. & NINOT, J.M. (1992). Distribution of plant communities in the badlands of the Upper Llobregat basin (southeastern Pyrenees). *Stud. Geobot.* 12: 83-103.
- HERBEN, T. (1996). Permanent plots as tools for plant community ecology. *J. Veg. Sci.* 7: 195-202.
- HUISMAN, J., OLFF, H. & FRESCO, L.F.M. (1993). A hierarchical set of models for species response analysis. *J. Veg. Sci.* 4: 37-46.
- IBÁÑEZ, R. (1998). *Estudio de la revegetación en taludes de carreteras. Experiencias en el noroeste de Navarra durante un periodo de tres años.* Tesis Doctoral. Universidad de Navarra. Pamplona.
- MOHLER, C.L. (1983). Effect of sampling pattern on estimation of species distributions along gradients. *Vegetatio* 54: 97-102.
- NATHAN, R. & MULLER-LANDAU, H.C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278-285.
- OKSANEN, J. & MINCHIN P.R. (2002). Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecol. model.* 157: 119-129.
- PERALTA, J. & OLANO, J.M. (2001). La transición mediterráneo-eurosiberiana en Navarra: caracterización de los tomillares y aliagares submediterráneos (*Thymelaeo-Aphyllanthesum monspeliensis*). *Pirineos* 156: 27-56.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1997). Syntaxonomical Synopsis of the potential natural plant communities of North America, I. *Itinera Geobot.*, 10: 5-148.
- ROBERTS, R.D. & BRADSHAW, A.D. (1985). The development of a hydraulic seeding technique for unstable sand slopes II. Field evaluation. *J. Appl. Ecol.* 22: 979-994.
- SHELDON, J.C. & BRADSHAW, A.D. (1977). The development of a hydraulic seeding technique for unstable sand slopes. *J. Appl. Ecol.* 14: 905-918.
- WILLSON, M.F. & TRAVESET, A. (2000). The Ecology of Seed Dispersal. En: Fenner, M. (ed.) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities.* 2ª edición. CABI Publishing.