

APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL A LA DISPERSIÓN EPIZOÓCORA A LARGA DISTANCIA POR OVEJAS TRANSHUMANTES.



Memoria para la obtención del Título de Estudios Avanzados.
Octubre de 2004.

Pablo Manzano Baena
Departamento de Ecología

The oak, to gain its present most northerly position in North Britain after being driven out by the cold probably had to travel fully six hundred miles, and this without external aid would take something like a million years.

C. Reid, The origin of the British Flora (1899)

AGRADECIMIENTOS

Estando como estoy enfrascado en una tesis doctoral, espero que resulte lógico que esté preparando unos agradecimientos mucho más extensos para entonces, que incluso puede que lleguen a aburrir. Por ello, aquí me limitaré a agradecer lo que ha sido la ayuda para la elaboración de este trabajo concreto.

Este trabajo no habría sido posible sin la disponibilidad a colaborar con nosotros que han tenido Longinos Álvarez y M^a Eugenia Hidalgo, propietarios de los animales utilizados, y el primo de aquél, también llamado Longinos Álvarez. No sólo por permitirnos “torturar” a sus mansos, con las consecuencias en pérdida de mansedumbre que tuvo con alguno de ellos (todavía cuando me huele, “Pájaro” sale corriendo en dirección contraria), sino por colaborar activamente en todos y cada uno de los momentos en los que se les pidió a capturar animales o lo que fuese, aun siendo como fui sin duda a menudo inoportuno, todo esto desde el mismo momento en que los conocimos. Lo que, además, no habría sido posible sin Jesús Garzón, que también ha estado en todo momento dispuesto a ayudar y a compartir sus enormes conocimientos sobre la biología, la historia de la transhumancia y muchas más cosas.

A Juan Malo tengo que agradecerle su excelente dirección y su constancia conmigo, siempre dispuesto a resolver cualquier duda. Sus profundos conocimientos y enseñanzas sobre la dispersión de semillas y los modelos matemáticos me han proporcionado una base excelente para elaborar este trabajo.

A Begoña Peco, haberme acogido en su grupo de trabajo hace todo fácil. Los contactos con Jesús Garzón o con Peter Poschlod, necesarios para realizar este estudio, no estoy seguro siquiera de que se hubiesen producido alguna vez, y desde luego nunca con tanta facilidad, si no fuese por ella.

Preparando el experimento, el mencionado Peter Poschlod estuvo solícito al preguntarle cuestiones técnicas. Desde aquí vayan mis agradecimientos.

Entre la gente que colaboró en el trabajo de campo, he de agradecer en primer lugar a Sole, a Dani y a mi madre por su enorme ayuda al haberse venido un montón de veces,

cuando no tenía a nadie para echar un cable. El tener que contar semillas del pelaje de un carnero castrado de 70 Kg. a la vez que se le sujeta y se apuntan los resultados hacía imprescindible llevar a algún asistente, con el agravante de tener que hacerlo antes de que las ovejas emprendiesen la marcha, poco después del amanecer. Estoy seguro de que ellos se habrían venido más veces si se lo hubiese pedido; contar con ese colchón de fieles colaboradores es algo realmente excepcional.

Otros prestaron también su ayuda divertida, generosa y desinteresadamente. Debo dar las gracias a Ana del Cueto, a Talía Sainz, a Quentin Wauquiez, a Víctor Pastor y a Juan García Vicente por acompañarme cuando se lo pedí.

Por último, he de agradecer al Ministerio de Ciencia y Tecnología, que financió este estudio con el proyecto REN 2003/01562 CyT, al Ministerio de Educación, Cultura y Deportes, que me concedió mi beca FPU, y a la Universidad Autónoma de Madrid, sin cuyos excelentes medios (en especial las revistas electrónicas y el servicio de préstamo interbibliotecario) el trabajo se haría mucho más cuesta arriba.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. CONSIDERACIONES PRELIMINARES SOBRE LA DISPERSIÓN EPIZOÓCORA.....	1
1.2. EVIDENCIAS EXPERIMENTALES.....	3
1.2.1. Estudios de colocación sobre animales.....	4
1.3. OVEJAS Y TRANSHUMANCIA.....	6
1.4. MODELIZACIÓN DE LA CURVA DE DISPERSIÓN.....	7
1.5. OBJETIVOS.....	8
2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
2.1. ELECCIÓN DE ESPECIES.....	9
2.2. CONDICIONES EXPERIMENTALES.....	9
2.3. ELECCIÓN DE MODELOS.....	11
2.4. TRATAMIENTO DE DATOS.....	11
3. RESULTADOS.....	14
3.1. ADHERENCIA.....	14
3.2. RETENCIÓN DE PROPÁGULOS.....	14
3.3. MODELOS DE PERMANENCIA Y DE LLUVIA DE PROPÁGULOS.....	15
4. DISCUSIÓN	17
4.1. ADHESIÓN, TIEMPOS DE RESIDENCIA, DISTANCIAS.....	17
4.2. IMPLICACIONES SOBRE LA TRANSHUMANCIA.....	19
4.3. PRESIONES EVOLUTIVAS.....	20
BIBLIOGRAFÍA	21

1. INTRODUCCIÓN

1.1. CONSIDERACIONES PRELIMINARES SOBRE LA DISPERSIÓN EPIZOÓCORA

La dispersión es una fase crucial en el ciclo de vida de un ser vivo, pues le posibilita multiplicar las probabilidades de supervivencia de su descendencia. No sólo se escapa así de fenómenos de extinción local en poblaciones sujetas a una dinámica de metapoblaciones, sino que en caso de cambios abióticos dramáticos posibilita colonizar nuevos ambientes que se hayan vuelto más favorables. Estos fenómenos adquieren una importancia inversamente proporcional a la movilidad del organismo implicado; en las plantas, organismos de naturaleza sésil, ésta es capital.

Por sí mismos, bien sea por simple lluvia de semillas, dispersión balística, anemocoria u otros procesos autócoros o abióticos, los vegetales no son capaces de alcanzar grandes distancias en sus fases dispersivas. La única forma de explicar velocidades observadas en el registro fósil son los procesos de dispersión por animales o zoocoria (Cain et al., 2000). Éste es un tipo de dispersión que presenta bastantes ventajas, pues por su comportamiento el agente dispersante se mueve por hábitats similares, lo cual incrementa la probabilidad de que el propágulo llegue a un ambiente favorable. Generalmente esto es así, pero hay ambientes como los desiertos, donde los parches de hábitat favorable pueden ser muy escasos (tanto en el espacio como en el tiempo) y la dispersión a larga distancia no parece presentar grandes ventajas ni está muy extendida (Ellner & Shmida 1981).

La dispersión por animales tiende a considerarse un proceso mutualista. Esto viene dado, entre otras cosas, por el gran sesgo negativo existente contra los estudios de dispersión por adhesión. En una búsqueda bibliográfica, Traba y Malo (2003) encontraron sólo 20 estudios experimentales de epizoocoria entre 100.000 referencias de dispersión. Se asume que las plantas con frutos carnosos invierten energía en forma de glúcidos o lípidos para atraer a dispersantes como los pájaros, con gran gasto metabólico y gran necesidad de azúcar, y a cambio éstos dispersan las semillas en sus heces (Jordano, 1995, citado en Begon et al., 1996). También se ha propuesto que las hierbas de pastizales ofrecen su propia biomasa a los herbívoros a cambio de que sus semillas sean dispersadas (Janzen 1984). En la mirmecocoria, las plantas ofrecen a las hormigas un corpúsculo lipídico o elaiosoma a cambio de la dispersión de la semilla a la

que está adherido. En la sinzoocoria o dispersión activa, un animal esconde nutritivas semillas en el suelo y si aquél muere o no consume todas sus reservas ocultas la semilla logra la dispersión y germinación sin haber sido atacada por otros depredadores.

Sin embargo, la dispersión por adhesión o epizoocoria es muy particular en este sentido. Se puede calificar equivalente al comensalismo al ser una relación (+,0) entre planta y animal (Begon et al., 1996). Puede incluso considerarse como (+,-) pues los animales son generalmente molestados por los propágulos adheridos, que les pueden llegar a causar irritación. Aquí se llega a establecer un balance entre ser suficientemente poco molesto para que el animal transporte el propágulo una distancia suficiente como para que la dispersión resulte efectiva y que sea lo suficientemente molesta para que el animal desprenda activamente el propágulo de su piel (Wilson et al., 1990). La epizoocoria también es particular en el sentido de que no requiere en principio una inversión energética fuerte en lípidos o azúcares, por lo que podemos considerar que resulta poco costosa a la planta. A esto hay que sumar que las semillas implicadas no sufren pérdidas en su número por digestión. En la endozoocoria, sin embargo, hay pérdidas cuantiosas por este motivo. En la dispersión por adhesión tampoco hay potenciales problemas de competencia intraespecífica, pues posiblemente se genera una dispersión difusa en el espacio (Schupp, 1993). Según algunos estudios a nivel de comunidad (Fischer et al., 1995; Heinken et al., 2002) es incluso menos selectiva que la endozoocoria en el espectro de especies que hacen uso de ella. En cualquier caso, la epizoocoria no es una estrategia excluyente, puesto que hay interesantes ejemplos en la naturaleza de plantas que la combinan con otras tácticas reproductivas (Ruiz de Clavijo, 1994). Según Sorensen (1986), su origen evolutivo deriva probablemente de la anemocoria. Así, el camino se habría iniciado posiblemente por procesos de electricidad estática de los vilanos que habrían derivado en adaptaciones más específicas. En cualquier caso, el proceso también puede haber empezado por dispersión más de tipo accidental, por enganches en ramas, etc.

Las situaciones en las que la epizoocoria puede verse favorecida no parece clara. Se afirma tanto que es un vector propio de herbazales por la mayor presencia relativa de especies con adaptaciones en ellos (Hughes et al. 1994), como que es un vector propio de ambientes boscosos por la ausencia de dispersantes abióticos como el viento (Stebbins 1971). Esto último parece razonable vista la gran presencia de la endozoocoria en ecosistemas de bosques tropicales, o de vectores de dispersión más

excepcionales como por ejemplo los escarabajos (Andresen 2002). Lo que sí parece es asociada a los grandes herbívoros, tanto por su ausencia allí donde no los hubo nunca (Milton et al. 1990), como su presencia allí donde su paso era habitual (Bonn y Poschlod, 1998). Las aves son muy atractivas para este tipo de dispersión en ambientes de naturaleza parcheada como son los humedales en el mundo mediterráneo, pero la evidencia experimental en este grupo es escasa y muy reciente (Figuerola y Green 2002a, b).

En cualquier caso la dispersión por adhesión es un mecanismo potencialmente interesante y descrito desde siempre, aunque haya sido desde una perspectiva morfológica más que experimental.

1.2. EVIDENCIAS EXPERIMENTALES

La experimentación sobre epizootia plantea bastantes problemas metodológicos. Al ser una dispersión difusa y potencialmente a muy larga distancia resulta muy trabajoso, por no decir casi implanteable, marcar propágulos y comprobar después hasta qué lugar exacto han sido dispersados. Por otra parte, al ser transportados en la superficie de animales resulta muy complicado comprobar en campo su adhesión sobre individuos de especies silvestres. Se han hecho análisis descriptivos de este tipo sobre animales muertos en cacerías (Agnew y Flux, 1970; Heinken et al., 2002), lo cual implica que el animal porta propágulos adheridos en su caída al suelo, tras ser abatido. No obstante, hay casos como el de Yumoto (1999), que sí ha logrado realizar un trabajo de observación directa con un sujeto de investigación tan difícil como es un ave. Obviamente, los resultados se ven limitados a la capacidad de observación del investigador, descartando, claro está, los propágulos más pequeños.

Todo ello explica que una gran parte de los estudios sobre la materia sean teóricos, es decir, que examinan únicamente las características morfológicas de los propágulos (p. ej. Guitián y Sánchez 1992; Wilson et al. 1990). Pese a que es obvio que las adaptaciones del tipo de ganchos o espinas favorecen la adhesión, se parte de la premisa errónea de negar que las especies sin adaptaciones sean capaces de dispersarse por este método, por lo que se acaba negando al proceso parte de la importancia que tiene (McClintock 1965). El error se puede comprobar en estudios como Fischer et al. (1996)

o de Pablos y Peco (2003a), que muestran la adherencia efectiva, en campo y en laboratorio, respectivamente, de propágulos o semillas sin adaptaciones epizoócoras.

De los estudios propiamente experimentales u observacionales, la mayor parte utilizan ganado doméstico por su más sencilla manipulación. En un difícil estudio sobre una planta australiana, Liddle y Elgar (1984) marcaron los propágulos de varios pies en diversas fincas para ver cómo se incorporaban al pelo de caballos y ovejas. Por otra parte, en otros estudios Fischer et al. (1996) y Milton et al. (1990) comprobaron la capacidad de ovejas para transportar propágulos en un estudio a nivel de comunidad. Además, otros estudios han utilizado perros (Heinken, 2000; Graae, 2002). El utilizar animales domésticos no parece mala idea siempre que se relativicen los resultados al tipo de pelaje de cada animal. Parece razonable pensar que los animales domésticos tienen una variedad suficiente como para poder extraer conclusiones contundentes.

Precisamente para comparar diferentes pieles se han hecho algunos trabajos con simuladores mecánicos (de Pablo y Peco, 2003; Couvreur et al., 2004). También se ha tenido en cuenta al hombre como dispersante, a través de la ropa, bien por transectos (Bullock y Primack, 1977), bien por simuladores mecánicos (Carlquist y Pauly, 1985). Lo que parece más interesante es la colocación de propágulos sobre animales, que permite comprobar detalladamente la permanencia en la superficie del animal.

1.2.1. Estudios de colocación sobre animales

Se han realizado estudios con ratones (Kiviniemi y Telenius, 1998), perros (Graae, 2002), vacas (Liddle y Elgar, 1984; Molinillo y Brenner, 1993; Kiviniemi 1996; Kiviniemi y Eriksson, 1999), caballos (Liddle y Elgar, 1984), gamos (Kiviniemi 1996), cabras (Shmida y Ellner, 1983) y ovejas (Shmida y Ellner, 1983; Liddle y Elgar, 1984; Fischer et al. 1996). En todos estos estudios se percibe una caída más o menos exponencial de la cantidad de propágulos en el pelaje y una capacidad descolante de la oveja para retener propágulos en relación con los otros animales. Sin embargo, entre los demás animales resulta muy complejo comparar, pues las especies utilizadas varían mucho de un experimento a otro. En el reciente trabajo de Couvreur et al. (2004), comparando diferentes pieles mediante simulación mecánica, podemos hacernos una mejor idea de cuáles son las características que propician un mejor agarre, siendo al

parecer una mayor densidad y un menor grosor capilar los factores que más favorecen la adherencia de los propágulos.

Según Sorensen (1986), la localización en el cuerpo influye en la retención de propágulos tanto por el tipo de pelaje de cada animal como por la irritabilidad de la zona donde queden adheridos aquéllos. Tras colocar propágulos de tres especies con adaptaciones morfológicas a la epizoocoria (*Geum rivale* y *Agrimonia eupatoria*, con ganchos, y *Triglochin palustre*, con semillas en forma de aguja), Kiviniemi (1996) encuentra diferencias de retención entre la cabeza y los cuartos traseros de gamos y vacas. En estudios observacionales sobre oveja encontramos datos contradictorios, puesto que mientras que Milton et al. (1990) encuentran una mayor presencia de propágulos conforme la posición es más trasera, los resultados de Fischer et al. (1996) dicen lo contrario. No queda claro si las zonas de mayor roce (las delanteras) tienen más capacidad de atrapar propágulos o si por el contrario ese mayor roce les hace perderlos con más facilidad. El acicalamiento del pelaje no parece ser un factor presente en la oveja.

En cualquier caso, los estudios de permanencia muestran tiempos de experimentación muy cortos para evaluar la capacidad dispersiva de este animal.

¿Qué distancia pueden alcanzar los propágulos? Nadie ha modelizado la curva de dispersión por adhesión, como porcentaje de propágulos en función de la distancia recorrida. Existen, no obstante, datos de permanencia máxima para animales que no son la oveja. A modo de ejemplo, la vaca llega a alcanzar 1 km (Kiviniemi, 1996) en distancia y 18 días en el tiempo (Liddle y Elgar, 1984), lo que da prueba de la heterogeneidad de los estudios, pues en 18 días una vaca puede recorrer bastante más de 1 km. Para la oveja, la duración de todos los experimentos de colocación parece ser poca; de hecho, se han registrado propágulos marcados transcurridos 7 meses de su colocación, a 100 km de distancia de su lugar de origen (Fischer et al. 1996). La modelización, si tiene resultados consistentes, puede ser una forma de cuantificar esta faceta del comportamiento de los propágulos sobre la lana.

1.3. OVEJAS Y TRANSHUMANCIA

La transhumancia es una forma de ganadería extensiva que se adapta a las condiciones del medio al buscar, en zonas de clima cambiante, los pastos idóneos en cada estación del año. Se puede distinguir en dos clases, la transhumancia en sentido estricto, de gran recorrido (60-90 días), y la transterminancia, restringida a movimientos de pocos días. En los tiempos en que se realizaba la transhumancia, hasta 1960 aproximadamente, se movían todo tipo de animales domésticos, desde ovejas o vacuno hasta otro tipo de animales que puede resultar sorprendente, como cerdos, ocas e incluso pavos (L. Álvarez, com. pers.). La transhumancia tiene origen prerromano y existe la posibilidad de que hubiese derivado de las rutas que seguían los animales salvajes en sus migraciones pleistocénicas (Rivals et al., 2004) que seguían los cazadores humanos, y que siguieron utilizando una vez convertidos en ganaderos (Klein, 1981).

La oveja ha sido seleccionada desde antiguo por su pelaje. Precisamente la raza merina, la de pelaje más rizado y espeso, fue favorecida históricamente para utilizar las cañadas reales. Sus ganaderos gozaban del formidable *lobby* que fue la Mesta (creada en el siglo XIII), puesto que su lana era el principal artículo de exportación de Castilla y luego de España. La oveja resulta por ello un sujeto de investigación muy apropiado para analizar procesos de dispersión por adhesión acaecidos con seguridad en España en los últimos siglos. En primer lugar, en Castilla ha habido un gran trasiego de cabezas de ganado, varios millones, moviéndose en torno al millar de kilómetros al año durante muchos siglos. No es el único lugar donde ha estado sucediendo algo así, pero sí es donde ha sido más importante. En Alemania, por ejemplo, también ha habido movimientos semejantes (Bonn y Poschlod, 1998). Además, la capacidad de retención de propágulos del vellón ovino es excepcional comparado con otros animales domésticos como la vaca o el caballo (Couvreur et al. 2004), pues mientras la oveja puede retener el 75% de los propágulos de una composta tras 15 días, los otros animales no pasan del 2% (Liddle y Elgar, 1984).

El movimiento de ovejas a lo largo de las cañadas nos resulta particularmente interesante, además, porque para las plantas ruderales la dispersión por adhesión tiene una importancia relativa mayor que para otras (Schupp, 1993). Muchas especies mediterráneas de pastizal son a menudo consideradas como ruderales (Grime et al.,

1988), así que las implicaciones que para la conexión de hábitats pascícolas pueden tener ovejas y cañadas son, cuando menos, prometedoras.

1.4. MODELIZACIÓN DE LA CURVA DE DISPERSIÓN

La modelización matemática de fenómenos biológicos se puede dividir en dos aplicaciones fundamentales, la **predictiva** y la **descriptiva**. Utilizando la terminología de Nathan y Muller-Landau (2000), para predecir fenómenos biológicos se utilizan modelos mecanísticos, complejos de desarrollar y parametrizar. Para describirlos se usan modelos fenomenológicos, más sencillos pero con peores ajustes y cuyos parámetros no tienen un significado biológico directo. La utilidad de estos últimos radica en su capacidad para simplificar la comprensión de los procesos naturales. Por ello, el mayor reto de la ecología de la dispersión es unir los patrones de dispersión con los mecanismos que los provocan (Nathan y Muller-Landau, 2000).

Dentro de los modelos descriptivos de dispersión de semillas se ha modelizado con particular intensidad los que tienen el viento como vector (Portnoy y Willson, 1993). A la hora de modelizar procesos de epizoocoria sólo Bullock y Primack (1977) han descrito, mediante una función exponencial, la adhesión a un simulador mecánico. Los modelos, como norma general, tienden a minusvalorar la cola final de dispersión, es decir, los eventos de menor frecuencia pero que alcanzan distancias de dispersión mayores. La importancia de esta cola es grande pues a pesar de la menor cantidad de propágulos implicados, parece que éstos son capaces de extender sus genes más que los que han sido dispersados a distancias menores (Portnoy y Willson, 2003). Posiblemente es esta razón la que provoca el desfase entre las distancias predichas por ellos y la tasa fósil de migración observada (Clark et al, 1998; Higgins y Richardson, 1999).

Bonn y Poschlod (1998) afirman que las curvas que describen distintos procedimientos dispersivos (anemocoria, mirmecocoria, zoocoria) siguen una exponencial negativa, al menos al final de su distribución. Portnoy y Willson (1993) y Bullock y Clarke (2000) explican la infravaloración de la cola final en base a la mayor utilización de la función exponencial, pues tiene una caída más pronunciada que la así denominada función algebraica o potencial (ver más abajo) que ambos comparan con aquélla. En ocasiones

se utilizan modelos de mixtura (Higgins y Richardson, 1999) para hacer ganar peso a la cola.

1.5. OBJETIVOS

Con este trabajo pretendemos describir el proceso de dispersión epizoócica sobre la oveja describiendo la importancia de diversos factores, como son el propágulo dispersado, la parte corporal de la oveja a la que se han adherido y el tipo de lana de la oveja que los transporta. La descripción la queremos realizar a través de una función matemática sencilla. Todo ello nos permitirá hacernos una idea de la importancia que este proceso ha tenido a lo largo de los movimientos históricos de ovejas a larga distancia.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. ELECCIÓN DE ESPECIES

El estudio se realizó con propágulos de *Trifolium angustifolium*, *Hordeum murinum*, *Daucus carota* y *Plantago lagopus*. Las cuatro especies elegidas son propias de pastizales mediterráneos, como corresponde a la zona de estudio, y se encontraban maduras y disponibles en el campo en el momento de comenzar el movimiento transhumante. Tanto *T. angustifolium* como *D. carota* poseen adaptaciones que la literatura clasifica como obvias para la epizoocoria (espinas pilosas y ganchos, respectivamente). *H. murinum* tiene adaptaciones menos obvias (aristas con denticulos) pero se observa frecuentemente en juegos infantiles por sus propiedades adhesivas y es una especie de carácter ruderal, grupo de especies favorecido por la epizoocoria (Guitián y Sánchez, 1992; Schupp, 1993). Además es una especie poco apreciada por los pastores (obs. per.) por la creencia de que se prende de la cara de la oveja y se le puede llegar a meter en los ojos, lo que indica que puede ser de interés para este estudio. En el caso de *P. lagopus* es una especie sin las adaptaciones tradicionalmente consideradas por la literatura para la dispersión por adhesión, pues su propágulo consiste en una cápsula que conserva un cáliz piloso. Su utilización en este estudio es conveniente para comprobar la capacidad de una especie cuyas adaptaciones no van más allá de lo que pueda estar provocado por procesos de electricidad estática entre la lana y su propágulo

El espectro de especies elegido posibilita así cierta comparativa, aunque restringida por el bajo número de especies utilizado, entre lo que clásicamente se ha considerado como especies de estrategia típicamente epizoócica y otras que aparentemente lo son menos.



Figura 1. Recorrido del rebaño hasta las fincas de invernada.

2.2. CONDICIONES EXPERIMENTALES

El estudio fue realizado siguiendo un rebaño transhumante de oveja merina (1500 individuos) y cabras merina de diversas razas (150 individuos)

que realizaba la ruta Puerto de Pandtrave (Picos de Europa)-Madrid-Torrejón el Rubio (Cáceres) por vías pecuarias (Fig. 1). Se escogieron 5 mansos (machos castrados enseñados para comer de la mano del pastor, que se utilizan para guiar el rebaño) para colocarles lotes de las especies arriba mencionadas en diversas posiciones del cuerpo. Uno de ellos era de raza churra castellana y el resto de raza merina. Cada lote se componía de 40 propágulos de *T. angustifolium*, 12 de *H. murinum*, 50 de *D. carota* y 40 de *P. lagopus*. Los propágulos estaban coloreados para su marcaje con Decorlack® de Marabu™, una laca resistente al agua ya probada en otro estudio (Fischer et al. 1996). En cada oveja se pusieron en tres lugares diferentes: la zona anterior derecha, la zona media izquierda y la zona posterior derecha, para recoger el gradiente de captura de diásporas observado en otro estudio similar (Fischer et al. 1996). Los propágulos fueron depositados en la superficie del animal y presionados suavemente en su conjunto, no uno por uno, y sin meterlos en ningún momento dentro de la lana. La deposición fue realizada cuando el rebaño transitaba por el municipio de Coca (Segovia).

Posteriormente se realizaron recuentos de las diásporas que permanecían en la lana (Fig. 2), haciendo un especial esfuerzo al principio del experimento, con un primer recuento a las 2,5 horas de la colocación de los propágulos. Los controles se fueron espaciando en el tiempo (Tabla 1) hasta el último control,



Figura 2. Detalle de semillas sobre la lana.

Tabla 1. Recuentos de semillas desde el momento de colocación de los propágulos

Recuento	Horas	Días
1	2,5	0
2	20	2
3	44	3
4	68	4
5	113	6
6	160	8
7	231	11
8	400	18
9	567	25
10	905	39
11	1410	60
12	2585	109
13	3548	149

que fue realizado poco antes de la esquila (ésta se efectuó a las 4000 h). Las ovejas realizaron un recorrido de 400 km desde la colocación de las diásporas hasta su llegada a una finca de Torrejón el Rubio, Cáceres (Cortilla del Saliente), 28 días tras el comienzo del experimento. Tras la llegada, se siguieron moviendo por la finca una distancia semejante por día.

2.3. ELECCIÓN DE MODELOS

Para describir la dispersión epizoócica nos inclinamos por modelos sencillos y descartamos los de mixtura. Los modelos de mixtura suman funciones diferentes para combinar efectos, pero tienen en consecuencia una complejidad mayor. Si hay modelos simples que son suficientemente explicativos, como es el caso, es mejor decantarnos por ellos.

Vistos los precedentes de modelización en vertebrados (Buchner, 1987) y en simulación de epizootia (Bullock y Primack 1977), y a juzgar por la forma de la probable curva de dispersión resultante (Fischer et al., 1996), la revisión hecha por Portnoy y Willson (1993) parece un buen punto de partida.

En primer lugar tenemos la **ecuación algebraica**, cuya expresión es la siguiente:

$$y = a \cdot x^b \quad (\text{ec. 1})$$

y la **ecuación exponencial**, cuya expresión es la siguiente:

$$y = a \cdot e^{-bx^c} \quad (\text{ec. 2})$$

En su trabajo, vista la polémica entre los dos modelos, Portnoy y Willson (1993) elaboran una tercera ecuación con la que pretenden además explicar el patrón de semillas dispersadas, a la que denominaremos **ecuación de Portnoy-Willson**:

$$y = a x^d \cdot e^{-bx^c} \quad (\text{ec. 3})$$

Dicha ecuación se convierte en realidad en la ec. 1 para $b = 0$, o en la ec. 2 para $b \neq 0$.

2.4. TRATAMIENTO DE DATOS

Cada toma de datos fue corregida con la siguiente, de forma que no apareciesen más propágulos en una toma determinada que en la inmediatamente anterior. Por carecer de los vellones esquilados al final del experimento, la última toma de muestras no fue

incluida en los análisis, pues podría conducir a una subestimación del tiempo de permanencia de las semillas.

Al tratar los datos se evaluó tanto la adherencia inicial de los propágulos como la retención en el pelaje. La adherencia de los propágulos se midió como el porcentaje de ellos que habían logrado adherirse a la lana en el primer conteo (2,5 horas). Como réplica se usó igualmente cada colocación de cada especie en cada posición de cada oveja. Para el análisis se utilizó un ANOVA de un factor, pues los datos cumplían la homogeneidad de varianzas.

La marcha de las ovejas en el espacio fue discontinua al llegar a una finca 28 días tras la colocación de los propágulos y de donde ya no saldrían hasta la esquila. Esto hizo que se considerara más adecuado utilizar el tiempo transcurrido como variable independiente, en vez de la distancia recorrida. Con el fin de eliminar los efectos de la adherencia de cada tipo de propágulo en la modelización de la curva de dispersión, se utilizó el recuento realizado a las 2,5 horas como tiempo $t = 0$ y se convirtieron los datos de propágulos restantes (12 recuentos) a porcentajes, siendo así obligadamente el parámetro a de las ec. 1 y 2 y el parámetro d de la ec. 3 igual a 100. Tras hacer ensayos preliminares con las tres ecuaciones propuestas se halló que un incremento de la complejidad no ofrecía mejores resultados en el ajuste de la función (Zar, 1984), así que se utilizó el modelo potencial o algebraico que representa la ec. 1, la cual queda de la siguiente manera:

$$y = 100 \cdot (t + 1)^b \quad (\text{ec. 1b})$$

donde y es el porcentaje de propágulos que permanecen sobre la oveja, t es el tiempo en horas desde la primera lectura de propágulos y b es el parámetro que determina la pendiente y concavidad de la curva. La inclusión del sumando $+1$ se justifica porque al utilizar porcentajes es necesario que la ecuación no tienda a infinito para $t = 0$.

Se ajustó un modelo como el presentado en la ec. 1b mediante un procedimiento de estimación no lineal para cada uno de los puntos de colocación de los propágulos (anterior, medio y posterior) y cada una de las especies vegetales (5 mansos \times 3 posiciones \times 4 especies = 60 curvas). De esta manera se transformaron los datos en un parámetro b de mantenimiento, a través del cual se evaluó cada uno de los casos. Así,

utilizando el parámetro b como variable dependiente se realizó un ANOVA de tres factores (manso, posición y especie) para analizar el peso de cada factor. Dicho parámetro hubo de sufrir la conversión logarítmica para conseguir las condiciones de normalidad y homocedasticidad que requería el análisis. Se realizó un test de Tukey *a posteriori* para comprobar diferencias de niveles entre factores.

Por último se utilizaron las medias de los parámetros b de cada especie de planta para representar un modelo de permanencia de los propágulos sobre las ovejas por cada una de dichas especies. Así mismo se creó un modelo de lluvia de propágulos a partir de la derivada (cambiada de signo) del anterior, el cual tiene la siguiente forma:

$$y = - (100 b (t + 1)^{b-1}) \quad (\text{ec. 4})$$

donde y es el porcentaje de caída de propágulos por unidad de tiempo, t son las horas transcurridas desde la colocación de los propágulos y b es el parámetro descriptor de la curva. Conceptualmente, en este experimento, y ha de ser positivo y por lo tanto es el porcentaje de propágulos caídos por hora.

El programa estadístico utilizado en los análisis fue STATISTICA 6.0 para Windows.

3. RESULTADOS

3.1. ADHERENCIA

La especie se muestra como un factor significativo para explicar las diferencias observadas en adherencia (Tab. 2). *T.*

Tabla 2. Resultados del ANOVA de un factor para la variable % adherido y el factor especie.

Efecto	SC	g.l.	MC	F	p
Especie	4538,56	3	1512,85	4,0482	0,011262
Error	20927,91	56	373,71		

angustifolium tiene una facilidad significativamente más alta que las demás para prenderse a la lana (Tab. 3), excepto al compararlo con *D. carota*, donde la

Tabla 3. Resultados del test HSD de Tukey para la variable % adherido. Error entre MS = 373,71, g.l.=56. La primera fila expresa los valores medios y la desviación estándar.

Nº celda	Especie	{1}	{2}	{3}	{4}
		51,500 ± 4,48	29,444 ± 4,22	33,733 ± 4,66	32,000 ± 6,33
1	Tri ang		0,014653	0,068231	0,037834
2	Hor mur	0,014653		0,929327	0,983662
3	Dau car	0,068231	0,929327		0,994806
4	Pla lag	0,037834	0,983662	0,994806	

significación es marginal. Las otras especies tienen valores medios de adherencia muy parecidos.

3.2. RETENCIÓN DE PROPÁGULOS

El porcentaje de varianza explicada o r^2 obtenido de media en cada una de las curvas estimadas fue de 0,77, con una $p < 0,01$ en 59 de los 60 casos (para el manso “Reverte”, en la posición media y *Hordeum murinum* se obtiene $r^2 = 0,092$; $p = 0,2011$) y un valor medio de $p = 0,0034$.

Tabla 4. Resultados del ANOVA de tres factores para el logaritmo de los parámetros *b* de las curvas de ajuste.

Efecto	SC	g.l.	MC	F	p
Manso	0,099485	4	0,024871	2,9133	0,030420
Especie	0,431816	3	0,143939	16,8604	0,000000
Posición	0,004709	2	0,002355	0,2758	0,760106
Error	0,426855	50	0,008537		

Los resultados del ANOVA de tres factores (Tabla 4) apuntan a la especie dispersada como factor más determinante para modelar la curva de ajuste. Se

observan diferencias significativas en la retención de especies; *T. angustifolium* es la que más permanece en la lana

Tabla 5. Resultados del test HSD de Tukey para el factor especie y la variable log *b*. Error entre MS = 0,00854, g.l.=50. La primera fila expresa los valores medios y la desviación estándar.

Nº celda	Especie	{1}	{2}	{3}	{4}
		,10386 ± ,015	,22904 ± ,028	,20623 ± ,018	,34259 ± ,035
1	Tri ang		0,002953	0,019430	0,000165
2	Hor mur	0,002953		0,905829	0,007896
3	Dau car	0,019430	0,905829		0,001146
4	Pla lag	0,000165	0,007896	0,001146	

($\log b_{\text{medio}} = 0,10386 \pm 0,015$) y *P. lagopus* la que menos ($\log b_{\text{medio}} = 0,34259 \pm 0,035$), mientras que las otras dos especies tienen valores intermedios (Tabla 5). Todas las diferencias de retención entre las especies resultan significativas salvo *H. murinum* y *D. carota*, que tienen una semejanza notable de valores ($p = 0,9058$).

La posición de colocación sobre el animal no se muestra significativa para explicar el comportamiento dispersivo de los propágulos ($p = 0,7601$) (Tabla 4).

El manto donde se asienta la semilla sí es un factor significativo ($p = 0,0304$, Tabla 4) si bien el test de Tukey no ofrece diferencias significativas entre ningún par de individuos (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del test HSD de Tukey para el factor *manto* y la variable $\log b$. Error entre MS = 0,00854, g.l.=50. La primera fila expresa los valores medios y la desviación estándar.

Nº celda	Manto	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		,26519 ± ,041	,26802 ± ,036	,16189 ± ,036	,20010 ± ,032	,20694 ± ,035
1	Suso		0,999993	0,062356	0,428119	0,539455
2	Benchu	0,999993		0,052132	0,384808	0,492575
3	Reverte	0,062356	0,052132		0,848267	0,754586
4	Pájaro	0,428119	0,384808	0,848267		0,999775
5	Paco	0,539455	0,492575	0,754586	0,999775	

3.3. MODELOS DE PERMANENCIA Y DE LLUVIA DE PROPÁGULOS

Las curvas de valores medios de permanencia (Fig. 3) y caída (Fig. 4) de cada semilla

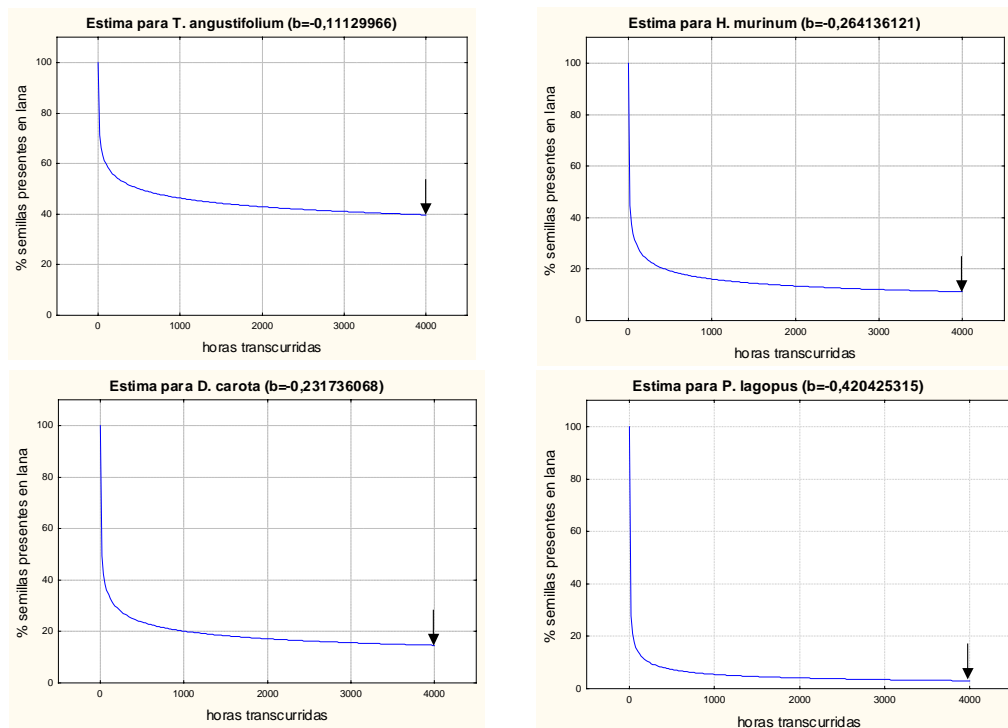
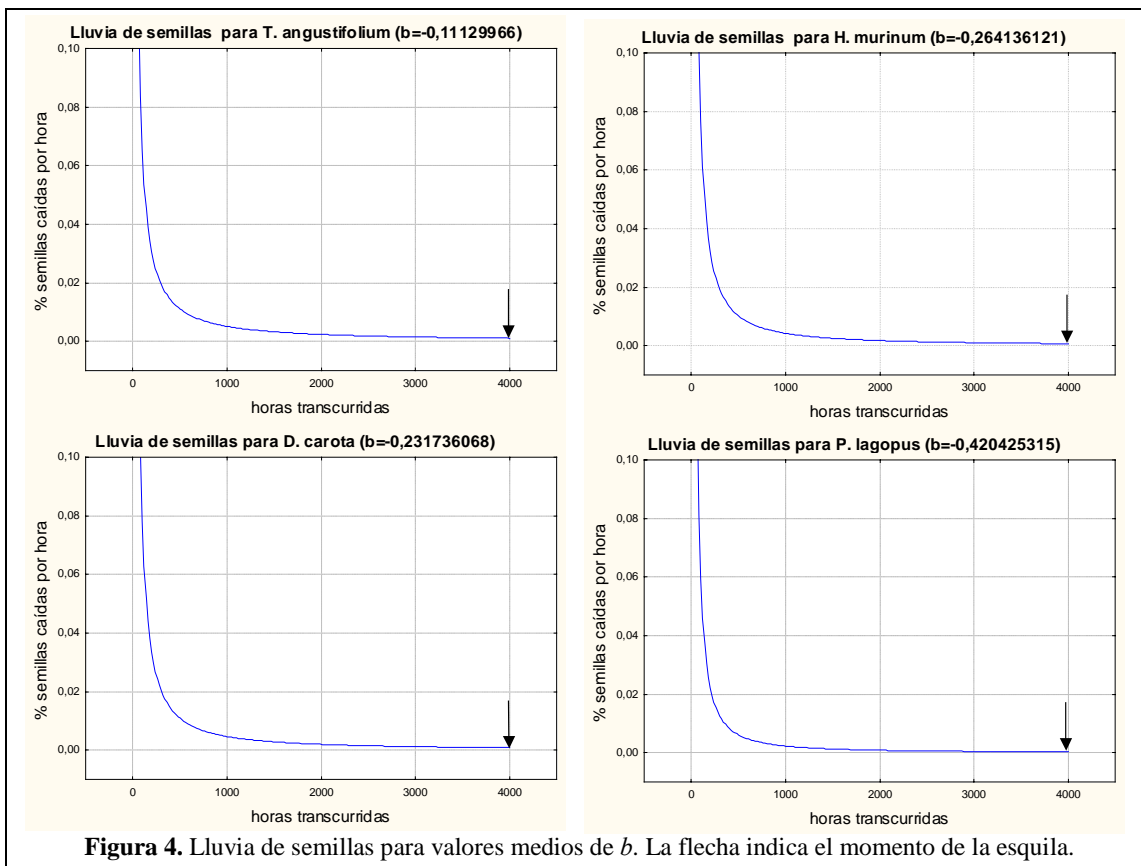


Figura 3. Curvas de permanencia para valores medios de b . La flecha indica el momento de la esquila.

muestran que un porcentaje importante (39,7%) de *T. angustifolium* no se desprende de la lana antes de la esquila, realizada a las 4000 h (5 meses y medio). En porcentajes también importantes, aunque en menor medida, propágulos de *D. carota* (14,6%) y *H. murinum* (11,2%) tampoco llegarán a caer. Un 3,1 % de los propágulos de *P. lagopus* permanecen en la lana en el momento de la esquila.

La lluvia de propágulos es muy fuerte en los primeros momentos y más intensa para aquéllas con menor capacidad de adherencia (5,15 % por hora para *T. angustifolium*, 11% para *H. murinum*, 9,87% para *D. carota* y 15,71% para *P. lagopus* entre la primera y la segunda hora). La cantidad de propágulos perdidos desciende rápidamente hasta situarse en torno valores de 10-7 ‰ por día tras una semana (8,8‰ *T.a.*, 9,5‰ *H.m.*, 9,9‰ *D.c.*, 6,8‰ *P.l.* a las 170 h). Todas menos *P. lagopus* aguantan el umbral del mes con valores de caída superiores al 1,4‰ por día (1,8‰ *T.a.*, 1,5‰ *H.m.*, 1,7‰ *D.c.*, 0,9‰ *P.l.* tras 730 h); los números van declinando hasta llegar a la esquila, tras cinco meses y medio, donde *T. angustifolium* aguanta algo mejor que las demás (0,27‰ *T.a.*, 0,18‰ *H.m.*, 0,2‰ *D.c.*, 0,07‰ *P.l.* a las 4000 h). En el momento de la esquila completan su dispersión todos los propágulos que quedaban en el vellón.



4. DISCUSIÓN

4.1. ADHESIÓN, TIEMPOS DE RESIDENCIA, DISTANCIAS

La oveja resulta ser un potencial agente importante de dispersión epizoócica a la vista de nuestros resultados. Combina una capacidad importante de captura de propágulos con un tiempo de retención muy elevado y una lluvia de los mismos que se prolonga a lo largo del tiempo. Esta lluvia de propágulos se produce sin necesidad de que los animales se acicalen para que los propágulos caigan. Así se pudo observar en las primeras horas, cuando la lluvia era más intensa y ningún comportamiento en ese sentido fue observado en los animales.

Las cuatro especies muestran una adherencia diferencial en base a sus adaptaciones, pero todas consiguen fijarse al pelaje. La mayor adherencia de *T. angustifolium* informa de sus mayores adaptaciones a la epizoocoria, en consonancia con otros resultados observados. Llama la atención que una especie sin adaptaciones morfológicas a la epizoocoria como es *P. lagopus* sea capaz de alcanzar unos valores de adherencia muy similares a las otras dos especies. Esto contrasta con lo expresado en algunos trabajos (McClintock 1965), donde se considera que sólo las especies con adaptaciones son capaces de utilizar la dispersión por adhesión. Nuestros resultados siguen la línea de de Pablos y Peco (2003a), donde semillas de especies herbáceas, con morfologías más favorables a la epizoocoria (Sorensen, 1986) aguantaban en un porcentaje mayor que otras cuyas morfologías lo son menos (semillas de matorral) sobre pieles de oveja y vaca.

El modelo utilizado resulta ser un descriptor muy satisfactorio de la epizoocoria. En su trabajo sobre la dispersión a larga distancia Cain et al. (2000) lamentan la falta de modelos adecuados para describir este tipo de dispersión. Al menos en nuestro caso, la facilidad para describir el comportamiento de las semillas sobre el pelaje de la oveja anima a seguir trabajando con otros animales y arrojar más luz sobre el tema. El parámetro utilizado para describir las curvas lo hace de manera satisfactoria y nos permite hacer claras diferencias entre especies por el comportamiento de cada una..

Existe un claro efecto de las adaptaciones morfológicas en el comportamiento de cada especie vegetal sobre la oveja. La especie más claramente retenida es *T. angustifolium*,

seguida primero por *D. carota* y *H. murinum* y, por último, *P. lagopus*. Se observa un efecto de la morfología en la capacidad de aguante sobre la lana. Es llamativo que *D. carota* y *H. murinum* ofrezcan un comportamiento similar pese a que sus morfologías sean bastante diferentes. Al menos en el caso de la oveja, parece igual de efectivo poseer una larga arista en un gran propágulo que multitud de ganchos en una pequeña superficie. La especie sin claras adaptaciones, *P.lagopus*, consigue dispersarse de forma significativa a lo largo de un gran periodo de tiempo, lo que nos sirve como prueba, ya demostrada en otros estudios y no sólo sobre oveja (de Pablos y Peco, 2003b), de que no sólo las especies con adaptaciones evidentes se ven beneficiadas por este tipo de vector.

No se detecta efecto de la posición de las semillas en el animal según nuestros datos. Esta ausencia de efecto se puede interpretar por las características especiales del pelaje de la oveja. Al ser tan denso es poco probable que los propágulos fijados en él provoquen a la oveja irritación. Esta irritación, dependiendo de la zona del cuerpo, provocaría un cuidado diferencial del pelaje en otro tipo de animales que conduciría a diferentes tasas de retención. Dicho hecho sí se ha observado en otros casos como Kiviniemi (1996), que afirma que la retención preferencial en la cabeza de gamos y vacas se debe a que no pueden acicalarse el pelaje de esas zonas.

El animal portador de las semillas se identificó como un factor significativo, aunque posteriormente no se detectaron diferencias significativas entre los mansos utilizados. Las diferencias que en el conjunto de animales pueden ser producto del comportamiento y del tipo de pelaje. Sin embargo, es probable que las diferencias entre ovejas, incluso de diferentes razas (el manso “Benchu” es de raza churra castellana, a diferencia de los demás, que son merinos) sean demasiado tenues como para comprobar un efecto. La simulación mecánica realizada en Couvreur et al. (2004) entre pelajes con diferencias mucho mayores permite distinguir mejor los efectos de únicamente el pelaje, resultando más determinantes la densidad del pelo y el grosor del mismo. Combinando estudios del proceso en su conjunto y del efecto del tipo de abrigo con conocimientos etológicos se podrían sacar conclusiones sobre el conjunto del proceso, incluyendo potencialmente las diferencias de comportamiento.

Se produce caída de propágulos a lo largo de todo el experimento, aunque su magnitud decae de forma pronunciada con el tiempo, a excepción del momento de la esquila. La

velocidad de caída de propágulos a cada momento o lluvia de propágulos es un aspecto no tratado en los estudios de epizoocoria. Vistos nuestros resultados, es un proceso que se mantiene presente a lo largo del tiempo, pues pasados los primeros momentos los animales tienden a perder semillas de forma lenta durante un lapso considerable de tiempo. Este proceso resulta, en principio, en la suave lluvia de semillas no agregada, predicha por la teoría (Schupp, 1993). Combinando con muestreos sobre pieles de animales en campo, el cálculo de cuántas diásporas se están moviendo por unidad de tiempo en un sistema determinado puede ser planteable, aunque parece un problema complejo.

4.2. IMPLICACIONES SOBRE LA TRANSHUMANCIA

Vistos nuestros resultados, el efecto de la dispersión epizoócica de ovejas sobre la vegetación de cañadas reales, descansaderos y otros pastizales asociados puede ser, sencillamente, impresionante. Ya Bonn y Poschod (1998) citan a Berthoud (1892) en J.D. Sauer (1986) para referirse al caso del bisonte, que dispersa aquenios de *Helianthus sp.* en el pelaje, taxón cuya distribución concuerda con la de las rutas migratorias de aquéllos. Este mismo caso se podría haber dado en la Península Ibérica o, al menos, en Castilla, durante muchos siglos de transhumancia sostenida. Las especies implicadas pueden tener números contundentes.

El abandono de la actividad transhumante hace cincuenta años y el continuo languidecer de la ganadería, sumado a la ausencia de animales silvestres en migración (si silvestres se pueden llamar, confinados en granjas cinegéticas) plantean, sin embargo, retos teóricos de cómo va a evolucionar la vegetación en un contexto de cambio global cuyos efectos ya pueden empezar a estarse notando (Hughes, 2000). Cain et al. (2000) dicen que al modelizar este posible cambio global hay que considerar que ni la ausencia de dispersión ni el contar con ella siempre (a larga distancia) es realista. El abandono de la actividad agropecuaria que observamos en nuestros días puede sustraer un factor con el que hay que contar y cuya ausencia puede modificar críticamente la capacidad de respuesta de las plantas en su conjunto. Las consecuencias para la pérdida de hábitats amenazados en Centroeuropa (Fischer et al., 1996) pueden ser el primer síntoma de problemas venideros.

4.3. PRESIONES EVOLUTIVAS

La morfología adaptada favorece la dispersión epizoócora. Sin embargo, en casos concretos como el que nos ocupa las especies más adaptadas pueden no resultar las más favorecidas. Al comparar la semilla más efectiva de nuestro estudio, *T. angustifolium*, con el nivel siguiente de efectividad, *H. murinum* y *D. carota*, afloran ciertas cuestiones. ¿Resulta más favorable tener un 40% de sus propágulos retenidos en la lana de la oveja en el momento de la esquila o, por el contrario, es mejor tener un 10-15% en ese momento y haber dispersado el resto por el camino? Parece razonable que cuanto menos agregada sea la dispersión más favorecedor resultará para la semilla. Sin embargo, no hay que olvidar que el pelaje de la oveja es muy particular y ha sido seleccionado de forma artificial (McClintock 1965).

Es probable que otro tipo de animal de pelo más grueso o menos denso (Couvreur et al. 2004) proporcione a *T. angustifolium* un vector de dispersión menos exageradamente efectivo. Por otra parte, otros animales de pelaje comparable a la oveja (algunas razas de perros) se atusan el pelaje y tienen mudas de pelo a lo largo del año. Parece lógico que el hombre haya eliminado o pospuesto la muda de la oveja mediante selección para mejorar la recogida de lana.

En ciertos estudios se observa una mayor frecuencia de las especies con adaptaciones epizoócoras dentro de las especies introducidas (Milton et al, 1990; Malo y Suárez 1997). ¿Pueden tener que ver en este hecho algunos animales domésticos de pelaje muy particular? Pudiera ser, aunque es muy arriesgado hacer aseveraciones de este tipo.

En cualquier caso, hemos comprobado que los propágulos adheridos a la oveja pueden cubrir distancias muy grandes a lo largo de mucho tiempo. Este proceso tiene una importancia muy digna de ser considerada.

BIBLIOGRAFÍA

Andresen, E. (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* **27**, 257-260.

Archer, S.; Pyke, D.A. (1991) Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management* **44**, 558-565.

Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. (1996). *Ecology. Individuals, populations and communities*. 3ª ed. Blackwell, Oxford, Reino Unido.

Bonn, S.; Poschlod, P. (1998) *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas*. Quelle & Meyer, Wiesbaden, Alemania.

Bullock, S. H.; Primack, R.B. (1977) Comparative experimental study of seed dispersal on animals. *Ecology* **58**, 681-686.

Bullock, J.M.; Clarke, R.T. (2000) Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* **124**, 506-521.

Cain, M.L.; Milligan, B. G.; Strand, A. E. (2000) Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87**, 1217-1227.

Carlquist, S.; Pauly, Q. (1985) Experimental studies on epizoochorous dispersal in Californian plants. *Aliso* **11**, 167-177.

Clark, J.S.; Fastie, C.; Hurtt, G.; Jackson, S.T.; Johnson, C.; King, G.A.; Lewis, M.; Lynch, J.; Pacala, S.; Prentice, C.; Schupp, E.W.; Webb III, T.; Wyckoff, P. (1998) Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* **48**, 13-24.

Couvreur, M.; Vandenberghe, B.; Verheyen, K.; Hermy, M. (2004) An experimental assessment of seed adhesivity on animal furs. *Seed Science Research* **14**, 147-159.

de Pablos, I.; Peco, B. (2003a) Medidas estandarizadas de la capacidad de dispersión exozoócora en especies de pastos herbáceos, pp. 651-655 en Robles, A.B.; Ramos, M.E.; Morales, M.C.; de Simón, E.; González-Rebollar, J.L.; Boza, J. (Eds) *Pastos, desarrollo y conservación*. Junta de Andalucía, Sevilla, España.

de Pablos, I.; Peco, B. (2003b) Caracteres funcionales de las diásporas y la dispersión exozoócora en pieles de oveja y vaca. Una aproximación experimental, p. 356 en Actas del VII Congreso Nacional de la A.E.E.T. Barcelona, España.

Ellner, S.; Shmida, A. (1981) Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia* **51**, 133-144.

Figuerola, J.; Green, A.J. (2002a) Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* **47**, 483-494.

Figuerola, J.; Green, A.J. (2002b) How frequent is external transport of seeds and invertebrate eggs by waterbirds? A study in Doñana, SW Spain. *Archiv für Hydrobiologie* **155**, 557-565.

Fischer, S.F.; Poschlod, P.; Beinlich, B. (1995) Die Bedeutung der Wanderschäferei für den Artentausch zwischen isolierten Schaftriften. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg* **83**, 229-256.

Fischer, S.F.; Poschlod, P.; Beinlich, B. (1996) Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* **33**, 1206–1222.

Graae, B.J. (2002) The role of epizoochorous seed dispersal of forest plant species in a fragmented landscape. *Seed Science Research* **12**, 113-121.

Grime, J.P.; Hodgson, J.G.; Hunt, R. (1988) *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, Londres, R.U.

Gutián, J.; Sánchez, J.M. (1992) Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio* **98**, 157-164.

Heinken, T. (2000) Dispersal of plants by a dog in a deciduous forest. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **122**, 449–467.

Heinken, T.; Raudnitschka, D. (2002) Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **121**, 179–194.

Higgins, S.I.; Richardson, D.M. (1999) Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *The American Naturalist* **153**, 464-475.

Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 56-61.

Hughes, L.; Dunlop, M.; French, K.; Leishman, M.R.; Rice, B.; Rodgeron, L.; Westoby, M. (1994) Predicting dispersal spectra – a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology* **82**, 933–950.

Klein, J. (1981) *La Mesta*. (2^a ed.) Alianza Editorial, Madrid, España.

Kiviniemi, K. (1996) A study of adhesive seed dispersal of three species under natural conditions. *Acta Botanica Neerlandica* **45**, 73-83.

Kiviniemi, K.; Telenius, A. (1998) Experiments on adhesive seed dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* **21**, 108-116.

Kiviniemi, K.; Eriksson, O. (1999) Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* **86**, 241-253.

- Liddle, M.J.; Elgar, M.A.** (1984) Multiple pathways in diaspore dispersal, exemplified by studies of Noogoora Burr (*Xanthium occidentale* Bertol., Compositae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **88**, 303-315.
- Malo, J.E.; Suárez, F.** (1997) Dispersal mechanism and transcontinental naturalization proneness among Mediterranean herbaceous species. *Journal of Biogeography* **24**, 391-394.
- McClintock, D.** (1965) The transport of plant propagules by mammals. *Bulletin of the Mammals Society of the British Isles* **24**, 12-13.
- Milton, S.J.; Siegfried, W.R.; Dean, W.R.J.** (1990) The distribution of epizoochoric plant species: a clue to the prehistoric use of arid Karoo rangelands by large herbivores. *Journal of Biogeography* **17**, 25-34.
- Molinillo, M.F.; Brenner, A.G.F.** (1993) Technical note: cattle as a dispersal agent of *Acaena elongata* (Rosaceae) in the cordillera of Mérida, Venezuela. *Journal of Range Management* **46**, 557-561.
- Nathan, R.; Muller-Landau, H.C.** (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**, 278-285.
- Portnoy, S.; Willson, M.F.** (1993) Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology* **7**, 25-44.
- Rivals, F.; Kacimi, S.; Moutoussamy, J.** (2004) Artiodactyls, favourite game of prehistoric hunters at the Caune de l'Arago Cave (Tautavel, France). Opportunistic or selective hunting strategies? *European Journal of Wildlife Research* **50**, 25-32.
- Ruiz de Clavijo, E.** (1994) Heterocarpy and seed polymorphism in *Ceratocarpus heterocarpus* (Fumariaceae). *International Journal of Plant Science* **155**, 196-202.
- Shmida, A.; Ellner, S.** (1983) Seed dispersal on pastoral grazers in open mediterranean chaparral, Israel. *Israel Journal of Botany* **32**, 147-159.
- Schupp, E.W.** (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* **107/108**, 15-29
- Sorensen, A.** (1986) Seed dispersal by adhesion. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 443-463.
- Stebbins, G. L.** (1971) Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. II. Seeds and seedlings. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 237-260.
- Traba, J.; Malo, J.E.** (2003) De perros, ovejas y calcetines: métodos experimentales para el análisis de la exozooecoria, p. 1612-1623 en Actas del VII Congreso Nacional de la A.E.E.T. Barcelona, España.
- Wilson, M.F.; Rice, B.L.; Westoby, M.** (1990) Seed dispersal spectra: a comparison of temperate plant communities. *Journal of Vegetation Science* **1**, 547-562.

Yumoto, T. (1999) Seed dispersal by Salvin's Curassow, *Mitu salvini* (Cracidae), in a tropical forest of Colombia: direct measurements of dispersal distance. *BIOTROPICA* **31**, 654-660.

Zar, J. H. (1984) *Biostatistical analysis*. Cap. 21. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, EEUU.