

ELTEJOENELMEDITERRÁNEOOCCIDENTAL

Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejas en el
Mediterráneo Occidental

© de esta edición
Generalitat Valenciana
Conselleria de Territori i Habitatge

ISBN: 84-482-3504-5

Depósito legal: V-5136-2006

Maquetación: Luis Serra

Realización e impresión: Gráficas Alcoy

EL TEJO EN EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL

Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejas en el
Mediterráneo Occidental

EDITOR

LUIS SERRA

AUTORES

DANIEL ABEL¹
GUILLEM ALOMAR²³
JOSE VICENTE ANDRÉS ROS¹⁹
JUAN MARÍA APARICIO²⁰
JUANA MARÍA ARREGUI⁸
GIANLUIGI BACCHETTA²⁶
GABRIEL BALLESTER¹⁸
JOSEP M. BAS¹¹
XAVIER BAYARRI²¹
EMILIO BLANCO¹⁴
FRANCESC BOSCH²¹
GORI BOSCH²³
SUSANA CÁRCAMO⁷
ANTÒNIA CARITAT¹¹
VICENT CERDAN MARTÍNEZ²¹
SIMÓN CORTÉS¹⁴
JUAN CARLOS COSTA PÉREZ²²
DAVID DRAPER²⁴
CARLOS FABREGAT¹⁰
VICENT FORTEZA²³
JACQUES GAMISANS²⁵
DANIEL GARCÍA⁴
XAVIER GARCÍA MARTÍ²¹
JUAN CARLOS GIMÉNEZ¹⁵
DANIEL GÓMEZ GARCÍA⁹
JOSEP GÓMEZ TALENS²¹

¹Dirección General para la Biodiversidad, Gran Vía de San Francisco, nº4 – 28005 MADRID

jaquero@mma.es

²Dirección General para la Biodiversidad, Gran Vía de San Francisco, nº4 – 28005 MADRID

siglesias@mma.es

³C/ Habana, nº 30-2ªA - 32003 ORENSE

eduardo.olano@gmail.com

⁴Depto. Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, Oviedo 33071 ASTURIAS

danielgarcia@uniovi.es

⁵Sección de Gestión forestal, Dirección General de Medio Ambiente, Gobierno de Navarra. Avda. Ejercito 2, 31002 Pamplona, NAVARRA

oschweng@cgnavarra.es

⁶Oficina Técnica de Prevención Municipal d' Incendis Forestals, Urgell 187,

edifici del Rellojge 1ª planta, Diputació de Barcelona, 08036 BARCELONA

minambressi@diba.cat

⁷Basoa, Trav. Iturzar 5, 31395 Iratxeta, NAVARRA

basoa@wanadoo.es

⁸Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias, Apartado Oficial, 46113

Moncada, VALENCIA

jarregui@ivia.es

⁹Instituto Pirenaico de Ecología, Avda. Regimiento de Galicia s/n, Apdo. 64 22.700

Jaca, HUESCA

felipe@ipe.csic.es

¹⁰Jardí Botànic de València. Universitat de València, C/Quart nº 80. 46008

VALENCIA

silvia.lopez@uv.es; carlos.fabregat@uv.es

¹¹Departament de Ciències Ambientals, Facultat de Ciències. Universitat de Girona.

Campus de Montilivi. 17071 GIRONA

antonia.caritat@udg.es

¹²Dirección General de Medio Ambiente, Consejería de Medio Ambiente

C/Lealtad, nº24 s/n, 39002 SANTANDER (CANTABRIA)

varasj@ono.com

¹³C/ M.T. Gil de Gárate, 46 – 3ª izda. – 26002 LOGROÑO (LA RIOJA)

lmmedrano@reterioja.net

¹⁴EQUIPO TEJO DE ARBA. Apdo. de Correos 6001, 28080 MADRID

fernandovasco@vahe.e.telefonica.net; simon@arba-s.org; emiliobc@teleline.es;

arba-s.org

¹⁵Grupo de Investigación Forestal, Escuela de Ingeniería Técnica Forestal,

Universidad de Extremadura. Avda. Virgen del Puerto 2, 10600 PLASENCIA

ruben_sanz_redondo@yahoo.es

RAQUEL HERREROS²¹
SALUSTIANO IGLESIAS SAUCE²

LAURA JIMÉNEZ¹⁶

EMILIO LAGUNA¹⁸

SILVIA LÓPEZ UDIAS¹⁰

JULIO LÓPEZ MARTOS²¹

XAVIER MANZANO²³

ISABEL MARQUES²⁴

ANGEL MARÍA MARTÍN¹⁵

MARISOL MARTÍN¹⁵

FELIPE MARTÍNEZ GARCÍA⁹

JESUS MARTÍNEZ LLISTÓ²¹

ANTONI MARZO²¹

LUIS MIGUEL MEDRANO MORENO¹³

LEIRE MIÑAMBRES⁶

GERARDO MORENO¹⁵

EDUARDO OLANO GURRIARÁN³

AMPARO OLIVARES¹⁸

JUAN ANDRÉS ORIA DE RUEDA SALGUEIRO¹⁷

PATRICIA PÉREZ ROVIRA¹⁸

ARANTXA PRADA²¹

FERNANDO PULIDO¹⁵

RUBÉN SANZ¹⁵

OSCAR SCHWENDTNER⁵

VICENT SERENA²¹

LUIS SERRA¹⁸

JESÚS VAQUERO DE LA CRUZ¹

JESÚS VARAS COBO¹²

FERNANDO VASCO¹⁴

CHRISTOPHE ZREIK²¹

¹⁶Centro de Investigaciones Ambientales de la Comunidad de Madrid "Fernando González Bernádez". C/ Almendro 1, 28791. Soto del Real, MADRID.

¹⁷Unidad de Botánica Forestal, Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias Avenida de Madrid nº 57, 34004 PALENCIA

oria@agro.uva.es

¹⁸Generalitat Valenciana, Conselleria de Territori i Habitatge, C/Churruga, nº 29 – 03071 ALACANT

flora_alicante1@gva.es

¹⁹Av. Salvador Allende nº 75, 14, 4ªD. 50015 - ZARAGOZA. Telf./Fax:

976527598.

jose.v.andres@uv.es

²⁰Asociación Protectora de la Naturaleza Levantina (A.P.N.A.L.) - Ecologistas en Acción. Apartado 237. 12500 Vinaròs, CASTELLÓN

webjualma@yahoo.es

²¹CIEF - Banc de Llavors Forestals, Conselleria Territori i Habitatge, Generalitat Valenciana, Avda. Comarques del País Valencià nº 114, E. 46930 Quart de Poblet,

VALENCIA. Telf.: 961920300. Fax: 961920258.

banc_llavors@gva.es; laguna_emi@gva.es

²²D.G. Gestión del Medio Natural. Consejería de Medio Ambiente. Junta de

Andalucía.

Avenida Manuel Siurot, nº 50 41013 SEVILLA

juanc.costa@juntadeandalucia.es

²³Servei de Protecció d'Espècies de la Conselleria de Medi Ambient, Govern

Balear. C/ Manel Guasp, nº 10. 07006 PALMA DE MALLORCA

vfortesa@dgcpea.caib.es

²⁴Museu Nacional de História Natural, Jardim Botânico da Universidade de Lisboa.

R. Escola Politécnica 58, 1250-102 LISBOA, PORTUGAL

ddraper@fc.ul.pt

²⁵Université Paul Sabatier. Laboratoire d'Ecologie Terrestre, UMR 5552. 39, Allée

Jules Guesdes. F-31062 TOULOUSE CEDEX. FRANCE

jj.gamisans@wanadoo.fr

²⁶Centro Conservazione Biodiversità (CCB) - Dipartimento di Scienze Botaniche

Università degli Studi di Cagliari

V.le S. Ignazio da Laconi 13, 09123 CAGLIARI – ITALIA

bacchet@unica.it Web site: www.ccb-sardegna.it

Regeneración natural y conservación del tejo (*Taxus baccata* L.) en la cordillera Cantábrica: la importancia de las interacciones ecológicas

DANIEL GARCÍA

Depto. Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, Oviedo 33071, ASTURIAS

Tlf: 985 104788; Fax: 985 104777

danielgarcia@uniovi.es

<http://www.uniovi.es/danielgarcia>

RESUMEN

Este trabajo resume diversos estudios sobre la regeneración natural de las poblaciones de *Taxus baccata* en la cordillera Cantábrica. Numerosas poblaciones muestran indicios de colapso de regeneración. De todos los filtros demográficos que actúan en el proceso de reclutamiento (producción y dispersión de semillas, depredación postdispersiva, germinación, depredación de plántulas), el más limitante es la pérdida de plántulas y juveniles por pisoteo y ramoneo por ungulados herbívoros, domésticos y salvajes. No obstante, la existencia de plantas nodriza (acebo *Ilex aquifolium*) que acumulan bajo sus doseles semillas dispersadas y defienden mecánicamente a plántulas y juveniles de los herbívoros, permite cierta regeneración local efectiva. La capacidad de facilitación depende de la morfología de la planta nodriza, gracias a doseles tupidos en la parte basal de los árboles que, paradójicamente, son resultado del ramoneo. El efecto de facilitación local es consistente a escala regional, y las acebedas-espineras constituyen un hábitat adecuado para el mantenimiento de las poblaciones a escala regional. Además, la facilitación es generalizable a las dos regiones biogeográficas de la península Ibérica, ya que surge ante situaciones de estrés que, aunque determinado por factores ecológicos diferentes (los herbívoros en la región Cantábrica y la sequía estival en la región Mediterránea), afecta a la misma fase del ciclo de regeneración. La gestión de la especie en la cordillera Cantábrica tiene como primer requisito la conservación estricta de los individuos adultos y de las interacciones ecológicas de dispersión y facilitación. El control de la presión de ungulados herbívoros, domésticos y salvajes, es una medida básica para renovar las poblaciones envejecidas y con reclutamiento colapsado. También se puede potenciar la regeneración natural fomentando la aparición de microsítios de regeneración (árboles nodriza). Finalmente, la restauración ecológica de las poblaciones debe considerar la utilización de plantas nodriza como puntos de trasplante de reclutas de tejo.

ABSTRACT

This work summarizes several ecological studies about the natural regeneration of *Taxus baccata* in the Cantabrian Range. Regeneration collapse is a common feature of most populations in this area. Among the sequential demographic sieves (seed production, seed dispersal, post-dispersal seed predation, germination, seedling survival), seedling loss by wild and domestic ungulates is the major factor driving to regeneration bottleneck. Nevertheless, interaction with nurse trees, such as holly *Ilex aquifolium*, promotes local regeneration. The mechanisms of plant-plant facilitation requires seed dispersal under fleshy-fruited trees and seedling defense against herbivores by spiny canopy of nurses. Nursing depends on the development of thick basal canopies in trees, paradoxically, as a response to ungulate browsing on nurse trees. Local facilitation effect scales-up to the regional level, and holly-hawthorn secondary woodlands must be targeted as regeneration habitat. Facilitation process is generalizable at the scale of both biogeographical regions in the Iberian peninsula, operating under different stress conditions (abiotic in Mediterranean region, biotic in the Cantabrian region) that constrain seedling establishment. Management guidelines should promote preservation of both adult individuals and the ecological interactions controlling regeneration process (seed dispersal, plant-plant facilitation). Ungulate pressure must be reduced to promote population renewal and active recruitment. Alternative measures should include the management of nurse trees as regeneration microsities. Restoration and reforestation plans should also pay attention to existing nurse trees as planting sites.

PALABRAS CLAVE: conservación biológica, dispersión de semillas, depredación de semillas, facilitación planta-planta, herbivoría, *Taxus baccata*.

INTRODUCCIÓN

El tejo *Taxus baccata* L. es una especie de amplia distribución en la Europa mediterránea y eurosiberiana, pero que muestra indicios de regresión en toda esta área de distribución, como evidencian trabajos científicos en lugares tan diversos como las Islas Británicas (TITTENSOR, 1980), el sur de España (GARCÍA & AL. 2000), Eslovenia (DOVCIK, 2002), Dinamarca (SVENNING & MAGÅRD, 1999), o Noruega (MYSTERUD & ØSTBYE, 2004). A la hora de considerar la regresión de las poblaciones de tejo en cualquier lugar de Europa y establecer medidas de gestión hay que tener en cuenta dos características de la especie. En primer lugar, su carácter de especie rara, que, dentro de la clasificación de RABINOWITZ & AL. (1986), se enmarcaría como especie con área de distribución amplia, pero tamaños poblacionales reducidos allá donde aparece. En segundo lugar hay que considerar su carácter de especie relictiva, más extendida durante la última glaciación pero que, tras este último período glacial, ha quedado restringida a pequeñas poblaciones aisladas unas de otras (THOMAS & POLWART, 2002). Aunque las características históricas y biogeográficas de esta especie condicionan su conservación a distintas escalas espaciales, la gestión local y regional de sus poblaciones ha de estar basada en información sobre los procesos ecológicos que determinan la regresión de las poblaciones en ámbitos locales. Una forma útil de evaluar dichos procesos ecológicos es a través del estudio de las limitaciones o colapsos en el ciclo de regeneración de la especie en sus ambientes naturales.

El análisis de la ecología de la regeneración como herramienta de gestión

Cuando hablamos de *ecología de la regeneración*, nos referimos al conjunto de procesos ecológicos que conllevan el recambio, dentro de una población, de unos individuos por sus descendientes. Dentro del ciclo vital de una planta leñosa, serían aquellos procesos que van desde la formación de una semilla en la planta madre hasta el establecimiento de un nuevo individuo reproductor a partir de esa semilla. Podríamos clasificarlos en distintas “fases fenológicas” en cada una de las cuales pueden aparecer limitaciones demográficas diferentes, debidas tanto

a factores bióticos como abióticos (JORDANO & AL., 2004). Así, podríamos distinguir las fases de: 1) *producción de semillas viables*, limitada por procesos de aborto por causas diversas y por el ataque de depredadores de semillas mientras estas se desarrollan (depredadores predispersivos); 2) *dispersión*, o de desplazamiento de las semillas a un sitio adecuado lejos de la planta madre que, en el caso de plantas dispersadas por animales, puede estar limitada por la disponibilidad de dispersantes; 3) *persistencia postdispersiva*, en la que las semillas pueden morir debido a los depredadores o, simplemente, no germinar por no encontrar las condiciones abióticas adecuadas; 4) *germinación* de las semillas; 5) *establecimiento* de la plántula recién germinada, que es especialmente vulnerable tanto a factores abióticos (sequía, heladas) como a factores bióticos (herbívoros); y 6) *persistencia de juvenil a adulto*, en la que, aunque la probabilidad de supervivencia suele aumentar, aún pueden producirse pérdidas y mortalidad de individuos por herbivoría, fuegos, desmontes. A lo largo del ciclo de regeneración podemos, por tanto, identificar una serie de factores ecológicos asociados a cada fase, que pueden generar colapso poblacional.

En este trabajo voy a utilizar esta aproximación para identificar los factores ecológicos que limitan el proceso de regeneración del tejo en bosques montanos maduros y secundarios (acebedas-espíneras) de la cordillera Cantábrica. En primer lugar presento, como resultados, una síntesis de análisis ecológicos del ciclo de regeneración natural. Después compararé algunos patrones de regeneración con información similar de la especie recogida en las montañas mediterráneas. Finalmente estableceré unas propuestas de gestión a distintas escalas espaciales basadas en dicha información ecológica.

RESULTADOS

Estatus demográfico

El primer objetivo de estudio en la cordillera Cantábrica fue caracterizar el estatus demográfico de un número alto de poblaciones de tejo. En esta zona, el tejo aparece en muy bajas densidades (la mayoría de las veces como individuos aislados) en hayedos y foces fluviales, pero forma poblaciones relativamente densas en bosques secundarios de media altitud, como orlas

de hayedos, acebedas y espineras (Fig. 1). En siete de estas poblaciones de acebeda-espinera, medimos dos parámetros simples que reflejaran la estructura de edades de la población y su dinámica de regeneración: la distribución de clases diamétricas y la razón de individuos juveniles por adulto. Ambas medidas sugirieron una fuerte heterogeneidad en la capacidad de regeneración a escala paisajística: la mayor parte de las poblaciones están fuertemente envejecidas y sólo algunas muestran indicios de reclutamiento activo, con razones de juveniles por adulto superiores a 2.5 (GARCÍA & OBESO, 2003). Para evaluar el mecanismo ecológico que estaba generando estas diferencias locales necesitamos desglosar las distintas fases del ciclo de regeneración.



Figura 1. Bosquetes secundarios dominados por especies leñosas de fruto carnoso en la Sierra de Peña Mayor (Asturias), donde es frecuente *Taxus baccata* (foto: D. García).

Producción y dispersión de semillas

El tejo es una especie dióica cuyas hembras producen semillas todos los años (un promedio de 5000 arilos por árbol y año, VALDÉS, 2006), con variaciones poco pronunciadas entre años y entre localidades. Casi todas las semillas contenidas en arilos maduros están bien desarrolladas. Un 90% de la cosecha de arilos es consumido por aves frugívoras, principalmente zorzales comunes *Turdus philomelos* (42% de las visitas de frugívoros a árboles para consumo de frutos), zorzales charlos *T. viscivorus* (31% de las visitas), y mirlos *T. merula* (21% de las visitas, MARTÍNEZ, 2004), que regurgitan las semillas o las defecan intactas en sus excrementos. Por tanto, se generan y movilizan cantidades de semillas relativamente grandes, lo que sugiere

que ni producción ni dispersión de semillas son cuellos de botella importantes de la regeneración, al menos cuantitativamente.

Sin embargo, la dispersión es muy heterogénea a pequeña escala espacial: más del 85% de las semillas son depositadas bajo el dosel de tejos adultos (las propias plantas madre o conespecíficos macho y hembra), una pequeña proporción (14%) se deposita bajo otras leñosas de fruto carnoso (sobre todo acebo *Ilex aquifolium*) y menos del 1% de las semillas caen en los claros abiertos en el dosel forestal (Fig. 2). Este patrón es muy predecible en el espacio y en el tiempo, ya que es muy similar en distintas localidades y muy parecido entre años (GARCÍA & AL., 2005a; VALDÉS, 2006).

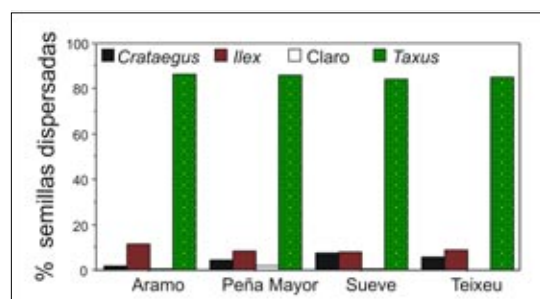


Figura 2. Proporción de semillas de *Taxus baccata* dispersadas por las aves a distintos microhábitats arbóreos (bajo doseles de espino albar, acebo y tejo) y claros de bosque en distintas localidades en la cordillera Cantábrica (ver GARCÍA & AL., 2005a para metodología).

Depredación post-dispersiva y germinación de semillas

Un 70% de las semillas dispersadas por las aves frugívoras es consumido por roedores (ratones forestales *Apodemus* spp.) durante el invierno. Esta depredación es superior a la sufrida por otras especies leñosas que cohabitan con el tejo, como el acebo (55%) y el espino albar *Crataegus monogyna* (18%, GARCÍA & AL., 2005b). Esa fuerte diferencia en la tasa de depredación parece debida a que la semilla de tejo resulta energéticamente más rentable a los ratones, al proporcionarles más cantidad de alimento para la misma cantidad de cubierta leñosa que deben eliminar (las semillas de tejo tienen una razón peso de la cubierta: peso del embrión mucho menor que las de acebo y, sobre todo, que las de espino albar). Lo más importante es que estas diferencias entre

especies arbóreas tienen una clara consecuencia demográfica: el tejo incorpora muchas menos plántulas para una misma cantidad de semillas dispersadas, comparativamente a las otras especies (GARCÍA & AL., 2005b). Por otra parte, el hecho de que la distribución de las semillas de tejo tras la dispersión sea fuertemente agregada, con la mayoría de las semillas de la especie siendo depositadas bajo los ejemplares adultos, también parece influir en la elevada depredación de esta especie. De hecho, cuando las semillas de tejo son dispersadas bajo los doseles de otras especies, como acebo y espino albar, y aparecen en baja frecuencia, rodeadas por abundantes semillas dispersadas de acebo o espino albar, pasan más desapercibidas a los ratones y mejora su supervivencia (GARCÍA & AL., en prensa).

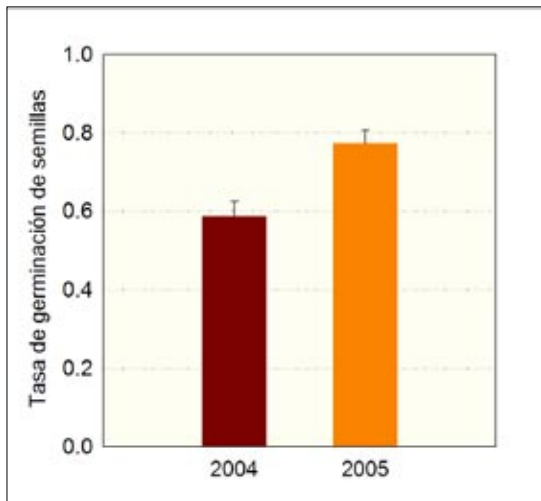


Figura 3. Proporción (media + error estándar) de semillas de *Taxus baccata* germinadas en condiciones de campo, en 100 lotes de germinación colocados en noviembre de 2002 en Peña Mayor (Asturias) y revisados al final de verano de 2004 y 2005 respectivamente.

Las semillas dispersadas de tejo germinan en condiciones naturales tras 18 meses de dormición (THOMAS & POLWART, 2002). Para evaluar si el tejo mostraba un banco de semillas persistente en las poblaciones de la cordillera Cantábrica y si la germinación variaba entre zonas bajo el dosel arbóreo y claros en el bosque, realizamos un test de germinación en condiciones de campo, colocando, en la localidad de Peña Mayor (Asturias) lotes de semillas recién dispersadas por las aves. Cada lote consistía en 10 semillas aparentemente viables (tras verificar el

llenado por flotación) en una bolsa de 5 x 5 cm de malla de fibra de vidrio de 1 mm de poro, que se enterraba en la capa superficial de suelo, a unos 3 cm de profundidad. Colocamos 2 lotes de semillas en 100 estaciones de muestreo, distinguiendo los microhábitats arbóreos y los claros de bosque antes estudiados (e. g. Fig. 2). Recuperamos las bolsas a los 21 y a los 33 meses de su colocación, contando, en el laboratorio, el número de semillas con indicios de haber germinado (cubierta abierta en dos valvas, restos de la plántula). Durante el segundo verano tras la dispersión germinaron cerca del 60% de las semillas, y el porcentaje acumulado de germinación aumentó hasta casi el 80% tras un año más (Fig. 3). Es decir, la mayoría de las semillas germinan tras tres años después de la dispersión y en un porcentaje similar entre áreas bajo el dosel arbóreo y los claros en el bosque. Por tanto, se puede considerar como una especie con un banco de semillas de muy corta duración.

Emergencia y supervivencia de plántulas

Prácticamente en todas las localidades estudiadas en la cordillera Cantábrica fue posible encontrar plántulas recién emergidas, siendo estas más abundantes en aquellas localidades con mayor densidad promedio de semillas dispersadas. Siguiendo durante 3 años un total de 157 plántulas entre 0 y 3 años de edad distribuidas en distintas localidades, pudimos comprobar que la mortalidad es muy alta durante los dos primeros años de vida, reduciéndose considerablemente a partir del tercero (Fig. 4).

El seguimiento de las plántulas también permitió identificar las principales causas de mortalidad de plántulas: el consumo y pisoteo por ungulados herbívoros, tanto ganado doméstico como ungulados silvestres (ciervo *Cervus elaphus*, gamo *Dama dama* y jabalí *Sus scrofa*) y, en menor medida, la desecación por sequía y/o competencia. El efecto de los herbívoros quedó corroborado al estudiar la abundancia de reclutas a ambos lados de una cerca de exclusión de ungulados en una población cercana a Puebla de Lillo (León): la densidad de reclutas de tejo fue considerablemente superior dentro de la exclusión y las diferencias en abundancia aumentaban en relación a la edad de los tejos, indicando un efecto limitador de los herbívoros a largo plazo (GARCÍA & OBESO, 2003). En resumen, considerando las limitaciones

a lo largo de las distintas fases del ciclo de regeneración, la mortalidad de plántulas por herbivorismo parece ser el mayor cuello de botella demográfico del tejo en la cordillera Cantábrica.

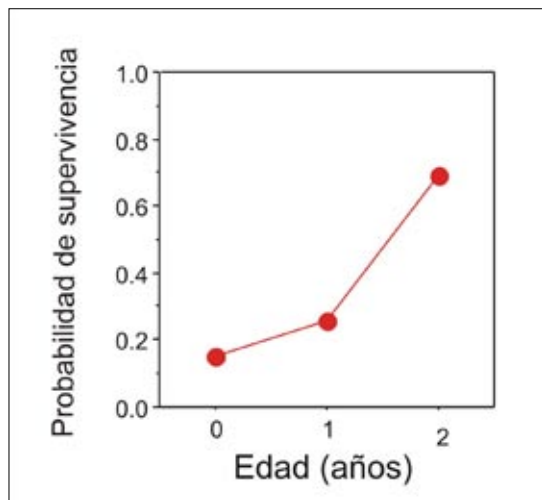


Figura 4. Probabilidad de supervivencia para plántulas de *Taxus baccata* durante los tres primeros años de vida, en la cordillera Cantábrica.

Otra cuestión importante es la distribución espacial de las plántulas. Como era de esperar debido al patrón agregado de dispersión de semillas, la mayoría de las plántulas recién emergidas aparecen bajo los tejos adultos y unas pocas emergen bajo otros árboles, sobre todo acebos. En este último sentido, en algunas localidades, como la Sierra de Aramo (Asturias), encontramos que la densidad de plántulas a lo largo del verano disminuía considerablemente menos bajo los acebos que en otros microhábitats (GARCÍA & OBESO, 2003).

Facilitación por acebos

Los resultados anteriores sugirieron que establecerse bajo un acebo podía ser ventajoso en términos de supervivencia para las plántulas. Esto choca con la idea de la posible competencia por los recursos que podría establecerse entre el acebo y el recluta de tejo. Sin embargo, en determinadas circunstancias, cuando el estrés ambiental es muy fuerte y las probabilidades de establecimiento lejos del arbusto son prácticamente nulas, puede surgir una interacción positiva entre el tejo que se establece y el acebo que alberga al recluta, que denominamos *facilitación*. En esos casos llamamos *nodriza* al acebo que alberga al recluta de tejo.

Para estudiar ese efecto facilitador, evaluamos la probabilidad de supervivencia de distintas plántulas y juveniles de tejo en función del grado protector que podían proporcionarles las plantas nodrizas, sobre todo acebos (GARCÍA & OBESO, 2003). Cuanto más protegido estaba el tejo por el dosel espinoso del acebo menor era el daño por ungulados y mayor su probabilidad de supervivencia. Este patrón que encontramos en las poblaciones naturales también lo corroboramos experimentalmente, transplantando estaquillas de tejo enraizadas a distintas situaciones de protección por árboles nodriza: bajo acebos, bajo espinos, y en los claros sin protección. El experimento mostró que el daño por ungulados fue mucho menor bajo las plantas nodriza, sobre todo los acebos. El poder protector de los acebos parecía depender de la presencia de follaje espinoso a ras de suelo que actúa como defensa mecánica y disminuye sensiblemente la frecuencia de ramoneo (GARCÍA & OBESO, 2003).

Todos estos datos explican el mecanismo local de facilitación que permite el establecimiento del tejo en las poblaciones naturales. Primero se produce un efecto de dispersión dirigida hacia arbustos de fruto carnoso y después un efecto de protección mecánica de los reclutas establecidos, por parte de los arbustos de tipo espinoso, como el acebo. Esta protección parece depender de la morfología del arbusto: arbustos con abundantes ramas en su base, que cubren el suelo con un faldón de follaje, permitirían una protección efectiva, mientras que plantas de porte arbóreo no protegerían a los reclutas de tejo en su base (Fig. 5). En resumen, tenemos un efecto facilitador de una planta (el acebo) sobre otra (el tejo) que es doblemente indirecto, ya que está mediado primero, por las aves dispersantes y, segundo, por los herbívoros. Finalmente, vemos que la morfología que determina el potencial protector de las nodrizas es, precisamente, el resultado de un ramoneo continuado en estas plantas. Por lo tanto, nos encontramos con la paradoja de que el mismo factor que determina el principal cuello de botella en la regeneración del tejo, la herbivoría por ungulados, contribuye a la aparición de plantas nodriza que permiten al tejo esquivar el filtrado demográfico de los herbívoros.



Figura 5. Esquema del gradiente de protección frente a los ungulados que los acebos proporcionan a las plántulas y juveniles de *Taxus baccata*, en función de su morfología y el grado de desarrollo del follaje a ras de suelo (fotos: D. García).

Efectos a escala paisajística

Ahora podemos preguntarnos cuáles son las repercusiones del mecanismo de facilitación a una escala espacial más amplia. Si los arbustos nodriza son capaces de generar “micrositios de regeneración” para el tejo a escala local, entonces, en aquellas localidades con mayor abundancia de árboles y arbustos con potencial de actuar como nodrizas deberíamos encontrar más regeneración de tejo. Dicho de otro modo ¿hasta qué punto la heterogeneidad regional en la regeneración de las poblaciones que puse de manifiesto al principio de este trabajo se relaciona con la abundancia de nodrizas y las posibilidades de facilitación? Analizando en distintas localidades la abundancia de juveniles de tejo en función de la cobertura de acebo a nivel basal, o lo que es lo mismo, de la abundancia de plantas nodriza con un alto potencial protector, encontramos que la regeneración natural es mucho mayor en aquellas localidades donde, en general, hay una alta cobertura de acebo y mayor abundancia de árboles cuyo ramaje cubre el suelo (GARCÍA & OBESO, 2003).

DISCUSIÓN

Facilitación de tejo en otras regiones peninsulares

Nuestros estudios en las poblaciones de tejo de las montañas Mediterráneas ya nos habían mostrado un proceso muy similar de facilitación (GARCÍA & AL., 2000). También en estas zonas, las aves frugívoras dispersan las semillas de forma muy heterogénea, con muchas semillas acumuladas bajo tejos adultos, bajo pinos que utilizan de posaderos y bajo plantas leñosas espinosas y productoras de fruto carnoso (enebro *Juniperus communis*, agracejo *Berberis hispanica*, que sirven de recurso alternativo a los dispersantes del tejo, IRENE MENDOZA, datos no publicados). Muy pocas semillas llegan a zonas de suelo abierto. La distribución de las plántulas es, sin embargo, muy diferente. La mayoría de las plántulas y juveniles aparecen bajo los arbustos de fruto carnoso, en una proporción muy superior a la que les correspondería en una distribución al azar, que necesariamente conllevaría una alta proporción de plántulas y juveniles creciendo sin protección de arbustos nodrizas. En el caso de los tejos mediterráneos, esta selección del microhábitat de establecimiento de las plántulas se explica también por una mayor supervivencia de las plántulas frente a la sequía y los herbívoros bajo las plantas nodriza.

Facilitación como mecanismo de reclutamiento ante estrés ambiental

Tanto en la cordillera Cantábrica como en las montañas Mediterráneas, las plantas leñosas de fruto carnoso y espinosas ejercen como plantas nodrizas que acumulan parte de la lluvia de semillas generada por las aves frugívoras y, lo más importante, permiten a las plántulas de tejo escapar del estrés ambiental, determinado fundamentalmente por los herbívoros en las montañas Cantábricas y por la sequía estival en las Mediterráneas. Este esquema se ajusta muy bien al modelo de balance entre interacciones de facilitación y competencia establecido por BERTNESS & CALLAWAY (1994), que postula un predominio de la facilitación sobre la competencia en situaciones de alto estrés, bien abiótico, como el que sucede en las montañas Mediterráneas, y que conduce a mejoras de microhábitat, o bien biótico,

como el de la cordillera Cantábrica, que se traduce en una “defensa por asociación” (Fig. 6).

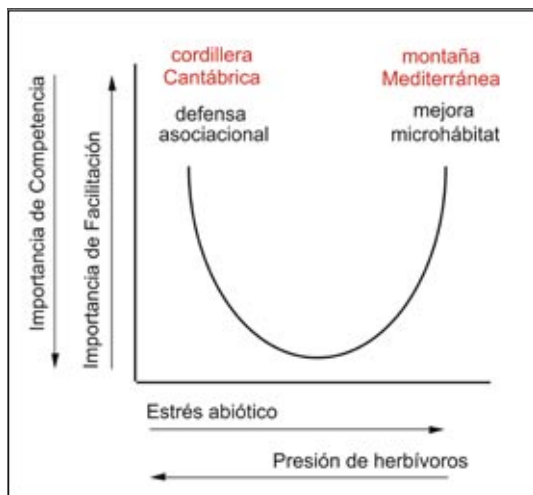


Figura 6. Modelo conceptual de balance entre facilitación y competencia para *Taxus baccata* en distintos ambientes de la península Ibérica, modificado de BERTNESS & CALLAWAY (1994).

CONCLUSIONES

1. El herbivorismo por ungulados es el factor limitante más importante en la regeneración natural de *Taxus baccata* en la cordillera Cantábrica.
2. Algunos arbustos que comparten los dispersantes con el tejo, como el acebo, son capaces de ofrecer protección mecánica a los reclutas de tejo frente a los herbívoros, a través de un proceso de facilitación mediado por dispersantes y herbívoros. Los acebos con follaje desarrollado en la parte basal actúan como plantas nodriza y contribuyen a generar el nicho de regeneración del tejo.
3. Este efecto de facilitación local es consistente a escala regional, de forma que los bosques secundarios con abundantes plantas nodriza, como las acebedas-espineras, constituyen el hábitat adecuado para el mantenimiento de las poblaciones a escala regional.
4. El proceso de facilitación es, además, generalizable a las dos regiones biogeográficas de la península Ibérica, ya que surge ante situaciones de estrés que, aunque determinado por factores ecológicos diferentes (los herbívoros en la región Cantábrica y la sequía estival en la región Mediterránea), afecta a la misma fase del ciclo de regeneración.

De la ecología de la regeneración a la gestión

¿Hasta qué punto podemos hacer útil esta información ecológica de cara a la conservación futura de esta especie? Propongo una gestión basada en los siguientes puntos:

1. A pesar del colapso de regeneración, las poblaciones pueden mantenerse a largo plazo y amortiguar el riesgo de extinción gracias a la gran longevidad de los adultos, por lo que la protección estricta de estos individuos es indispensable (GARCÍA & ZAMORA, 2003).
2. La conservación de la especie pasa por preservar el proceso ecológico de regeneración natural, fuertemente determinado por la tríada de interacciones ecológicas compuesta por el tejo, las aves dispersantes (mirlos y zorzales), y las especies nodriza (acebo, espino albar).
3. El control de la presión de ungulados herbívoros, domésticos y salvajes, es una medida básica para la mejora del potencial de regeneración en poblaciones envejecidas y con reclutamiento colapsado.
4. En aquellos casos donde la reducción de herbívoros sea impracticable, por razones sociales y/o logísticas, se puede potenciar la regeneración natural mediante la potenciación previa de la aparición de micrositios de regeneración (árboles con capacidad de actuar como nodriza).
5. La restauración ecológica de las poblaciones y los planes de repoblación deben considerar la utilización de plantas nodriza como puntos de transplante de reclutas de tejo.

¿Y en qué fase estamos en Asturias?

En el Principado de Asturias existe un Plan de Manejo de tejo *Taxus baccata* (Decreto 145/2001, BOPA 18-I-2002, pp: 453-457) que reconoce el carácter amenazado de la especie. Como problemas más llamativos de la especie señala los malos tratos directos o indirectos que suelen sufrir los individuos adultos centenarios (árboles monumentales) asociados a entornos humanos (cementeros, ermitas,...). Por otra parte, los objetivos del Plan son: 1) establecer medidas de protección a escala regional; 2) promover la explotación racional y sostenible con fines de propagación de la especie; 3) promover la conservación y recuperación de formaciones y ejemplares centenarios inventariados; 4) ampliar

los conocimientos sobre la biología y ecología de la especie; y 5) promover actividades de educación ambiental. Teniendo en cuenta estos objetivos, es de esperar que la información que aquí se muestra sea útil para ampliar los conocimientos sobre la ecología de la especie y establecer propuestas de gestión desde una perspectiva ecológica amplia, que considere tanto la dinámica de poblaciones como las interacciones ecológicas de la especie.

AGRADECIMIENTOS

Este capítulo sintetiza información publicada de diversos trabajos científicos realizados en colaboración con José Ramón Obeso, Isabel Martínez, Alicia Valdés, Regino Zamora, José Antonio Hódar, José María Gómez y Jorge Castro, y financiados por los proyectos del Plan Nacional de I+D CGL2004-2936/BOS (D. García), REN2003-0173 (D. García), BOS2000-0451 (J.R. Obeso), AGF1998-0984 (R. Zamora) y AMB1995-0479 (R. Zamora) y por un contrato del Programa Ramón y Cajal (MEC-Fondo Social Europeo) al autor. Irene Mendoza proporcionó valiosos datos sobre lluvia de semillas de tejo en Sierra Nevada (Granada). Susana García, Olga Sáez y Dani Martínez colaboraron en diversas labores de campo y laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- BERTNESS, M.D. & CALLAWAY, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193.
- DOVCIAK, M. (2002). *Population dynamics of the endangered English yew (Taxus baccata L.) and its management implications for biosphere reserves of the western Carpathians*. Division of Ecological Sciences, MAB Secretariat, UNESCO.
- GARCÍA, D., MARTÍNEZ, I. & OBESO, J.R. (en prensa) Seed transfer among bird-dispersed trees and its consequences for post-dispersal seed fate. *Basic and Applied Ecology*.
- GARCÍA, D. & OBESO, J.R. (2003). Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26:739-750.
- GARCÍA, D., OBESO, J.R. & MARTÍNEZ, I. (2005a). Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- GARCÍA, D., OBESO, J.R. & MARTÍNEZ, I. (2005b). Rodent seed predation promotes differential seedling recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests. *Oecologia* 144: 435-446.
- GARCÍA, D. & ZAMORA, R. (2003). Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14:921-926.
- GARCÍA, D.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M. & CASTRO, J. (2000). Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.
- JORDANO, P., PULIDO, F., ARROYO, J., GARCÍA-CASTAÑO, J.L. & GARCÍA-FAYOS, P. (2004). Procesos de limitación demográfica. In: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (VALLADARES, F., ed.), pp: 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF S.A., Madrid.
- MYSTERUD, A. & ØSTBYE, E. (2004). Roe deer (*Capreolus capreolus*) browsing pressure affects yew (*Taxus baccata*) recruitment within nature reserves in Norway. *Biological Conservation* 120: 545-548.
- MARTÍNEZ, I. (2004). *Dinámica de transferencia de semillas en una comunidad de plantas ornitócoras*. Seminario de Investigación (DEA), Universidad de Oviedo, Oviedo.
- RABINOWITZ, D., CAIRNS, S. & DILLON, T. (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. In: *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity* (SOULÉ, M.E., ed.), pp. 182-204. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

SVENNING, J.Ch. & MAGÅRD, E. (1999). Population ecology and conservation status of the last natural population of English yew *Taxus baccata* in Denmark. *Biological Conservation* 88: 173-182.

THOMAS, P.A. & POLWART, A. (2003). Biological flora of the British Isles. *Taxus baccata* L. *Journal of Ecology* 91: 489-524.

TITTENSOR, R.M. (1980). Ecological history of yew *Taxus baccata* in southern England. *Biological Conservation* 17: 243-265.

VALDÉS, A. (2006). *Variabilidad interanual en la dispersión y la depredación de semillas de árboles ornitócoros en acebedas cantábricas*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oviedo, Oviedo.



Figura 7. La acebeda de los Puertos de Agüeria (Quirós, Asturias) alberga una de las poblaciones de *Taxus baccata* de mayor densidad y mejor potencial de regeneración de Asturias, gracias a la gran cantidad de acebos y espinos albares con potencial para actuar como plantas nodriza (Autor: José Manuel Herrera Vega)