



Actes de les  
**IV Jornades  
Internacionals del Teix**  
Gestió, conservació i cultura de les teixedes en  
els sistemes forestals mediterranis

.....  
Actas de las  
**IV Jornadas  
Internacionales del Tejo**  
Gestión, conservación y cultura de las tejedas en  
los sistemas forestales mediterráneos

.....  
Proceedings  
**IV International  
Yew Workshop**  
Management, conservation and culture of the yew  
forests in the Mediterranean forest ecosystems

Monestir de Poblet  
23-25 / 10 / 2014

[www.taxus.cat/jornades2014](http://www.taxus.cat/jornades2014)

Organitza:



Col·labora:





**Actes de les IV Jornades Internacionals del Teix**  
**Actas de las IV Jornadas Internacionales del Tejo**  
**Proceedings IV International Yew Workshop**

**Organitzen / organizan / organizes:**

Centre Tecnològic Forestal de Catalunya  
Paratge Natural d'Interès Nacional de Poblet  
Consorci de la Serra de Llaberia  
l'Ajuntament de Rasquera

**Col·laboren / colaboran / collaborate:**

Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca, Alimentació i Medi Natural  
Consorci de l'Alta Garrotxa  
Asociación Amigos del Tejo y las Tejedas

**Edita / edited by:**

Centre Tecnològic Forestal de Catalunya



Hoy más que nunca es preciso transmitir íntegramente el legado, con todo su contenido simbólico y didáctico a las generaciones que vendrán, con la esperanza de que los tejos continúen siendo un punto de encuentro y reflexión

**Ignacio Abella**

I want to be with yew,  
at the heart of yew,  
Where I can hear yew singing  
that close

**Jehanne Mehta**

© Centre Tecnològic Forestal de Catalunya

#### **Agraïments**

Al Monestir de Poblet, a l'Ajuntament de Vimbodí i Poblet i a l'Ajuntament de l'Espluga de Francolí per l'hospitalitat durant la realització de les IV Jornades Internacionals del Teix

#### **Títol original**

Actes de les IV Jornades Internacionals del Teix  
Actas de las IV Jornadas Internacionales del Tejo  
Proceedings IV International Yew Workshop  
Monestir de Poblet  
23-25 / 10 / 2014

#### **Edita**

Centre Tecnològic Forestal de Catalunya  
Ctra. Sant Llorenç de Morunys, km 2, 25280 Solsona, Lleida

#### **Revisió tècnica**

Antònia Caritat, Jordi Camprodon, Xavier García, Pere Casals

#### **Coordinació de l'edició**

Antònia Caritat Compte

**Foto coberta:** Jordi Bas

#### **Fotografies**

Jordi Bas, Richard Martin i els diferents autors dels articles

#### **Disseny i maquetació**

Tura Baburés Caritat, Dep. de Comunicació del CTFC

**Dipòsit legal:** L 1645-2015

**ISBN:** 978-84-608-6780-7

# Index

<b>PRESENTATION</b>	<b>7</b>
<b>BLOC 1 ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY</b>	<b>9</b>
ARTICLES	
<b>1. European yews and climate change</b> PETER THOMAS	11
<b>2. Regeneración del tejo en las montañas cantábricas: ampliando el enfoque a través del espacio, el tiempo y la complejidad ecológica.</b> DANIEL GARCÍA, DANIEL MARTÍNEZ, JESSICA E. LAVABRE	17
<b>3. Los matriarcados del tejo en la Sierra de Francia. Dinámica y ecología de las nuevas poblaciones conocidas en el Sistema Central</b> PRUDENCIO FERNÁNDEZ GONZÁLEZ, FERNÁNDEZ MORCUENDE, A., GARCÍA GOMARIZ, E., RODRÍGUEZ RIVAS, J., SÁNCHEZ AMADOR, E. & VASCO ENCUESTRA, F	27
<b>4. The history of <i>Taxus baccata</i> L. in the Wierzchlas (N Poland) on the basis on palynological research</b> AGNIESZKA MARIA NORYSKIEWICZ	39
<b>5. Efecto del clima en el abetal de Passavents (Parque Natural del Montseny, Barcelona)</b> ELISABET MARTÍNEZ & EMILIA GUTIÉRREZ	49
<b>6. Lichen diversity in Yew forests from Montseny</b> ESTEVE LLOP	55
<b>7. Censo e inventario de tejos (<i>Taxus baccata</i> L.) en el Barranco del Alto Manzanares (España)</b> RUBÉN BERNAL GONZÁLEZ	61
<b>8. Distribución y tamaño poblacional del Tejo (<i>Taxus baccata</i> L.) en el municipio de Ayala (Álava), norte de España.</b> ENRIQUE ARBERAS MENDIBIL & INÉS LATORRE GARCÍA	69
<b>9. New addition for recognition of distribution of Yews (<i>Taxus baccata</i> L.) in Bosnia and Herzegovina.</b> DALIBOR BALLIAN	77
<b>10. Treinta años trabajando con el tejo</b> EMILIO BLANCO & FERNANDO VASCO	83
<b>11. Situación actual de las tejedas de los Montes Aquilianos</b> ALBA ALONSO, FERNÁNDEZ-MANSO, A., ARTIME, VALBUENA, L	93
<b>12. Cambios futuros esperados en la distribución de las tejedas de Catalunya, según diversos escenarios de cambio climático.</b> VÍCTOR ÀGUILA, ANTÒNIA CARITAT, ANA RIOS, PERE CASALS, DAVID GUIXÉ JORDI CAMPRODON	101
ABSTRACTS	109
<b>BLOC 2 MANAGEMENT AND PRESERVATION</b>	<b>123</b>
ARTICLES	
<b>13. <i>Taxus baccata</i> declining. Whose fault - human or nature?</b> GRZEGORZ ISZKULO, MONIKA DERING, EMILIA PERS-KAMCZYC	125
<b>14. Distribution and characterization of yew forest in Catalonia</b> ANTÒNIA CARITAT, ANA RIOS, DAVID GUIXÉ, JORDI CAMPRODON, PERE CASALS, CARME CASAS, VÍCTOR ÀGUILA	131

<b>15. Life TAXUS, proyecto para la conservación del habitat del tejo en Catalunya. Objetivos, metodologías y primeros resultados</b>	
JORDI CAMPRODON, PERE CASALS, ANTÒNIA CARITAT, DAVID GUIXÉ, ANA I. RÍOS, XAVIER BUQUERAS, JARKOV REVERTÉ, SARA SÁNCHEZ, GUILLEM ARGERICH & XAVIER GARCÍA-MARTÍ	139
<b>16. Acuerdos de custodia para la conservación de las tejedas en la Sierra de Llaberia</b>	
JARKOV REVERTE, RICARD BAQUES	153
<b>17. Recuperación de bosques de tejo en el Barranco de Hocino (Riba de Saelices, Guadalajara)</b>	
MARIA MELERO, DIANA COLOMINA, LOURDES HERNÁNDEZ	159
<b>18. Efecto de dos niveles de fertilización sobre la calidad de la planta de <i>Taxus baccata</i> y su respuesta en campo en distintos ambientes lumínicos</b>	
JUAN L. NICOLÁS PERAGÓN, LUIS F. BENITO MATÍAS, JAIME PUÉRTOLAS SIMÓN	165
<b>19. El tejo en Internet: el ecoturismo amenaza numerosas poblaciones de tejos silvestres</b>	
FAUSTINO GONZÁLEZ DE DIOS	175
<b>20. The key role of large yew trees and old yew forests in biodiversity conservation</b>	
CÉSAR-JAVIER PALACIOS	181
<b>21. Conservación directa del hábitat prioritario 9580 (bosques de <i>Taxus baccata</i>) en la red Natura 2000 de la Comunidad Valenciana</b>	
XAVIER G. MARTÍ, P. PABLO FERRER-GALLEGO, INMACULADA FERRANDO, JOSEP E. OLTRA & EMILIO LAGUNA	183
<b>22. Producción de plántulas de <i>Taxus baccata</i> para refuerzo poblacional en las principales tejedas de Catalunya</b>	
ANA I. RÍOS, X. GARCÍA-MARTÍ, D. GUIXÉ, P. CASALS, A. CARITAT, J. CAMPRODON	191
<b>23. Water stress (<math>\delta^{13}\text{C}</math>) in <i>Taxus</i> trees depends on canopy covert and basal area of the neighbouring trees</b>	
ANA I. RÍOS, VÍCTOR ÀGUILA, DAVID GUIXÉ, JORDI CAMPRODON, ANTONIA CARITAT, PERE CASALS	199
<b>24. Richness and abundance of predators and dispersers of seeds of yew in Catalonia</b>	
DAVID GUIXÉ, ANA I. RÍOS, JORDI CAMPRODON	203
ABSTRACTS	212
<b>BLOC 3 . APPLICATIONS AND CULTURE OF THE YEW TREE</b>	<b>215</b>
ARTICLES	
<b>25. Yew and 'I' Impact of a tree species on the evolution of human consciousness</b>	
FRED HAGENEDER	217
<b>26. Estudio del contenido de taxol y actividad farmacológica de <i>Taxus globosa</i> y <i>Taxus baccata</i></b>	
LIDIA OSUNA, XAVIER GARCÍA-MARTÍ, ELSA VENTURA ZAPATA, JAVIER LÓPEZ UPTÓN, ALEJANDRO ZAMILPA, MANASES GONZÁLEZ, MARIBEL HERRERA-RUIZ, NADIA TAPIA	227
<b>27. Experiencia del servicio de información toxicológica (sit) relativa a las exposiciones tóxicas al tejo</b>	
FÁTIMA RAMÓN, SALOMÉ BALLESTEROS & FERNANDO VASCO	241
<b>28. Incremento de la producción de taxoides mediante elicitación in vitro de células en suspensión de <i>Taxus globosa</i></b>	
MARCOS SOTO-HERNANDEZ, BARRALES CUREÑO HJ, RAMOS-VALDIVIA AC	249
<b>29. El uso del tejo en el yacimiento neolítico antiguo del camp del Colomer (Andorra)</b>	
RAQUEL PIQUÉ, ABEL FORTÓ, ALEX VIDAL	259
<b>30. The Yew in early cultures of the British Isles</b>	
ANDY McGEENEY	265
ABSTRACTS	273
<b>POSTERS</b>	<b>279</b>
<b>GALLERY</b>	<b>291</b>
<b>CONCLUSIONS</b>	<b>305</b>
<b>PROGRAM</b>	<b>315</b>

# Regeneración del tejo en las montañas cantábricas: ampliando el enfoque a través del espacio, el tiempo y la complejidad ecológica

*Yew regeneration in Cantabrian Mountains: widening the scope across space, time and ecological complexity*

DANIEL GARCÍA<sup>1\*</sup>, DANIEL MARTÍNEZ<sup>1</sup>, JESSICA E. LAVABRE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Depto. de Biología de Organismos y Sistemas, Universidad de Oviedo, y Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UMIB, CSIC-UO-PA).C/Catedrático Valentín Andrés Álvarez s/n, OVIEDO ES-33006, ESPAÑA.

<sup>2</sup>Grupo de Ecología Integradora, Estación Biológica de Doñana, CSIC, C/Américo Vespucio s/n, SEVILLA ES-41092, ESPAÑA.

danielgarcia@uniovi.es

## RESUMEN

Actualmente disponemos de un conocimiento detallado de los procesos ecológicos que modulan, a escala pequeña, la regeneración natural del tejo en las montañas cantábricas. Sin embargo, de cara a una gestión efectiva de la especie, necesitamos comprender la ecología del tejo ampliando la escala espacio-temporal y cubriendo niveles ecológicos de mayor complejidad. Para ello, debemos considerar que el tejo cantábrico aparece en bosques muy fragmentados, inmersos entre pastizales y brezales. Estos bosques suelen estar dominados por acebos y espinos albares y serbales, árboles de fruto carnoso que comparten con el tejo un gremio común de animales dispersores de semillas (aves, como zorzales y mirlos, y mamíferos carnívoros). Además, tanto la fructificación de los árboles como la composición del gremio de dispersores pueden variar fuertemente entre años, incluso dentro de una misma localidad. En esta comunicación, se analiza el proceso de dispersión de semillas mediante una aproximación que incluye la comunidad de árboles y animales dispersores, utiliza una escala amplia para tener en cuenta la estructura del paisaje, y cubre años con intensidades de fructificación muy diferentes. Las redes de interacciones entre árboles y aves frugívoras cambian entre años, lo que promueve variaciones en la dispersión del tejo. Aunque la estructura del paisaje impone fuertes restricciones a la dispersión de semillas (se concentra desproporcionadamente en zonas de mayor cobertura forestal y muchos frutos), la magnitud y la calidad de la dispersión dependen en gran medida de la abundancia y la diversidad de especies dispersoras. Los cambios interanuales en la distribución de los frutos a gran escala también son importantes para promover una mayor dispersión de las semillas fuera de los bosques. La con-

servación del tejo cantábrico requiere 1) gestionar las interacciones con animales dispersores de semillas, otros árboles de fruto carnoso y arbustos facilitadores del reclutamiento fuera del bosque; 2) identificar la diversidad taxonómica y funcional como atributos a mejorar en los bosques degradados; 3) evitar la progresiva pérdida y fragmentación de los bosques; y 4) considerar el dinamismo interno del paisaje forestal relacionado la producción de frutos.

## PALABRAS CLAVE

bosque secundario Cantábrico, dispersión de semillas, pérdida de bosque, redes de interacciones planta-animal, regeneración, *Turdus* spp., variabilidad interanual.

## ABSTRACT

We currently have a detailed knowledge about the ecological processes shaping, at a fine scale, Yew natural regeneration in Cantabrian Mountains. However, in order to achieve an effective management of this species, we still need to improve our understanding of yew ecology by enlarging the spatio-temporal scale, and by covering more complex ecological levels. For that, we must take into account that the typical yew habitat is a highly fragmented forest, embedded in pastures and heathland. This sort of forest is dominated by Holly, Hawthorn and Rowan, fleshy-fruited trees that share with Yew a common guild of seed disperser animals (birds, mostly thrushes, and carnivorous mammals). Moreover, both tree fruiting and the composition of seed dispersal guild may strongly change from year to year, even in the same site. In this paper, we analyze seed dispersal process from

an approach that covers 1) the whole network of trees and animal dispersers, 2) a large spatial scale suitable to represent landscape structure, and 3) several years with very different fruiting intensity. The networks of interactions between trees and frugivorous birds are highly variable among years, leading to changes in Yew seed dispersal. The spatial structure of the landscape constrains heavily seed dispersal pattern (as it is strongly biased to landscape areas with high forest cover and many fruits). Nonetheless, both the magnitude and the quality of seed dispersal depend on frugivore abundance and diversity, irrespective of landscape structure. Inter-annual changes in the large-scale distribution of fruit crops across the landscape also affect seed dispersal, especially that directed to areas out of forest. Cantabrian yew conservation plans should 1) manage the interactions with seed disperser animals, other fleshy-fruited trees, and shrubs facilitating recruitment out of forest; 2) target taxonomic and functional diversity as features to improve in degraded forests; 3) avoid further forest loss and fragmentation; and 4) consider the dynamism of forest landscape driven by variable fruit crops.

## KEYWORDS

Cantabrian secondary forest, forest loss, inter-annual variability, plant-animal interaction networks, seed dispersal, regeneration, *Turdus* spp.

## PROCESOS LOCALES DE REGENERACIÓN DEL TEJO CANTÁBRICO

El tejo (*Taxus baccata* L.) es una especie arbórea longeva, de distribución amplia en Eurasia, pero con poblaciones locales pequeñas, dispersas y, frecuentemente, envejecidas (THOMAS & POLWART, 2003; LINARES, 2013). Debido a su rareza y a las dificultades para la regeneración natural de las poblaciones, es una especie con interés de conservación en toda Europa (THOMAS & POLWART, 2003). En la región cantábrica de la Península Ibérica, muestra un área de distribución continua (SERRA & GARCÍA, 2010), y es relativamente frecuente en bosques de altitud media (Figura 1). No obstante, en esta región, ha sufrido un proceso histórico de regresión (PÉREZ-DÍAZ & AL., 2013) y muchas poblaciones muestran indicios de declive demográfico (GARCÍA & OBESO, 2003). Esta situación ha conllevado el desarrollo de marcos legales de protección (especie de Interés Especial, con Plan de Uso y Gestión, en el Principado de Asturias; GARCÍA, 2007).

Actualmente se dispone de información abundante sobre los procesos que determinan la regeneración del tejo cantábrico a escala local (revisados en GARCÍA, 2007, y SCHWENDTNER, 2010). La especie es capaz de fructificar con éxito, sin grandes variaciones entre años, cada hembra produciendo miles de arilocarpos con una alta proporción de semillas viables (GARCÍA, 2007).



Figura 1. Tejo adulto en la Sierra de Peña Mayor (Asturias), aislado en una matriz deforestada de pastizal-brezal. Autor: Daniel García. Yew adult tree in Sierra de Peña Mayor (Asturias), isolated in a pasture-heathland, deforested matrix. Photo by Daniel García.

Estos arilos son consumidos por aves frugívoras como zorzales y mirlos (*Turdus* spp.) y, en menor medida, por mamíferos carnívoros (e.g. tejón *Meles meles*; MARTÍNEZ & AL., 2008).

Aunque las aves toman muchas semillas de los árboles, realizan una dispersión muy heterogénea a escala pequeña: la gran mayoría de las semillas caen bajo tejos adultos (tanto hembras como machos), unas pocas lo hacen bajo otros árboles de fruto carnoso (como acebos *Ilex aquifolium*), y muy pocas son depositadas fuera del dosel de los árboles (GARCÍA, 2007). Una vez dispersadas, las semillas sufren una fuerte depredación por roedores, mayor bajo los árboles que en sitios abiertos. Aún así, es posible encontrar plántulas recién germinadas, pues la tasa de germinación alcanza el 80% la segunda y tercera primavera tras la dispersión (GARCÍA, 2007). Sin embargo, el éxito de la germinación no garantiza un reclutamiento intenso. Así, las plántulas tienen una altísima tasa de mortalidad durante los primeros años de vida, sobre todo debido al pisoteo y consumo por ungulados silvestres y domésticos. No obstante, cuando están protegidas por plantas nodrizas (árboles espinosos como el acebo), consiguen sobrevivir (GARCÍA, 2007). El crecimiento y la supervivencia a largo plazo de los juveniles pueden verse inhibidos cuando éstos crecen en sombra profunda, como dentro de los hayedos (SCHWENDTNER, 2010).

Aunque estos estudios proporcionan una información básica para entender la ecología de regeneración del tejo cantábrico y sentar las bases de su gestión y conservación, no dejan de ser una visión sesgada: la mayoría de las veces evalúan procesos biológicos a una escala espacial pequeña (la localidad) desde una perspectiva centrada exclusivamente en la especie. Ampliar esta visión requiere, por una parte, considerar que el tejo forma parte de un conjunto de especies de plantas y animales relacionados entre sí mediante interacciones ecológicas. Es decir, que muchos procesos que afectan a la regeneración del tejo tienen una dimensión comunitaria. Por otra parte, requiere ampliar la escala espacial para evaluar la regeneración en relación a las características del paisaje, así como extender la dimensión temporal a lo largo de distintos años. En este trabajo, sintetizamos estudios recientes que permiten evaluar la regeneración del tejo cantábrico desde una perspectiva multidimensional, combinado espacio, tiempo y complejidad ecológica. El tejo cantábrico aparece con más frecuencia en orlas de hayedos maduros y en bosques secundarios dominados por acebos y espinos albares (*Crataegus monogyna*). Con estas especies de fruto carnoso comparte un gremio común de frugívoros que actúan como dispersores de semillas. Como proceso focal utilizaremos, por tanto, la dispersión de semillas de árboles por animales frugívoros. Ésta es una fase demográfica de alta importancia sobre la dinámica y la estructura espacial de las poblaciones, y que, además, representa el resultado de una red compleja de interacciones tróficas.

## AMPLIANDO LA ESCALA ESPACIAL: LA DISPERSIÓN DEL TEJO EN OTRAS MONTAÑAS IBÉRICAS

El proceso de dispersión de semillas en el tejo cantábrico -con una distribución muy sesgada hacia las áreas bajo el dosel de los adultos y apenas semillas fuera del dosel arbóreo- puede suponer una fuerte limitación para la expansión de las poblaciones y la recolonización de zonas deforestadas. Para evaluar si este patrón de dispersión sesgada es idiosincrásico de la región, estudiamos simultáneamente poblaciones a lo largo de un gradiente latitudinal en la Península Ibérica (Cordillera Cantábrica, Sistema Central y Sierras Béticas; LAVABRE, 2008). Aunque la estructura del ecosistema no es totalmente comparable entre sitios, en términos de qué microhábitats (ambientes a escala espacial muy fina) pueden distinguirse en cada uno, aparece un patrón general en la distribución de las semillas dispersadas por animales. Así, una gran mayoría de las semillas son depositadas bajo los tejos adultos (tanto hembras como machos). Otros árboles y arbustos pueden recibir también algunas semillas, sobre todo cuando ofrecen frutos (como los acebos del bosque cantábrico) o posaderos (como los pinos en las montañas mediterráneas) para las aves (Figura 2A). Por el contrario, y en todas las localidades, una muy escasa proporción llega a puntos fuera del dosel de árboles o arbustos, hacia pastizales o rocas. En resumen, el patrón de distribución sesgada en la dispersión de semillas, y su consiguiente efecto de limitación demográfica, es generalizable a escala geográfica.

El patrón sesgado de dispersión de semillas se explica bien a partir de la composición del gremio de animales dispersores de semillas, también evaluado en cada región (Figura 2B; LAVABRE, 2008). En todas las localidades, la gran mayoría de las semillas dispersadas son atribuibles a zorzales y mirlos, mientras que sólo una escasa proporción es movilizada por aves pequeñas (e.g. petirrojo *Erithacus rubecula* y currucas *Sylvia* sp.), y mamíferos carnívoros (e.g. tejón y zorro *Vulpes vulpes*). Esta distribución tan poco equitativa de la dispersión entre distintos tipos de animales provocaría la heterogeneidad espacial, ya que la mayoría de las especies de zorzales y mirlos son poco proclives a desplazarse por las zonas abiertas sin cobertura forestal (MORALES & AL., 2013).

## AMPLIANDO LA ESCALA ESPACIAL: RESPUESTA DEL TEJO A LA PÉRDIDA Y FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT EN EL BOSQUE CANTÁBRICO

Debido al uso humano (forestal, expansión de pastos para ganadería extensiva), los bosques montanos cantábricos han sufrido un proceso milenar de pérdida y fragmentación, reduciéndose de una superficie relativamente continua a un alto número de fragmentos pequeños, muy aislados y de forma muy irregular, que ocupan actualmente menos del 25% del área forestal po-

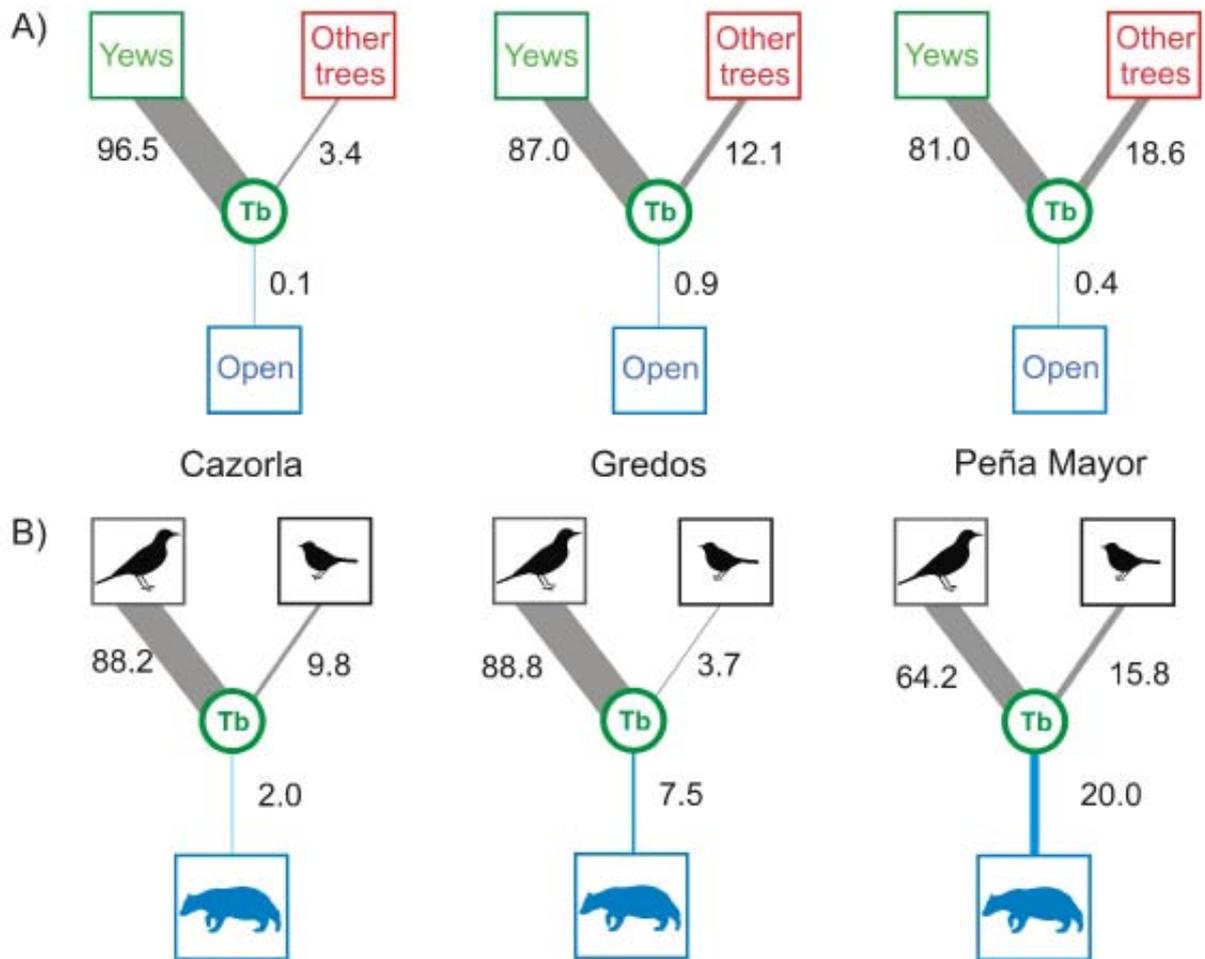


Figura 2. A) Patrones de dispersión de semillas de tejo (nodo central, Tb) hacia distintos microhábitats (Yews: bajo tejos adultos; Other trees; bajo otros árboles y arbustos, Open: zonas sin cobertura arbórea) en las Sierras Béticas (Sierra de Cazorla, Jaén), el Sistema Central (Sierra de Gredos, Cáceres) y la Cordillera Cantábrica (Sierra de Peña Mayor, Asturias). El grosor de los vínculos es proporcional a la proporción de semillas dispersadas. B) Porcentaje de semillas movilizadas por distintos tipos de animales dispersores (arriba izquierda: zorzales; arriba derecha: passeriformes pequeños; abajo: mamíferos carnívoros) en las mismas localidades. A) y B) modificado de LAVABRE (2008). Ilustraciones de Daniel Martínez. A) Yew seed dispersal patterns (Tb) towards different microhabitats (Yews: under adult yews, Other trees; under other trees/shrubs, Open: areas out of tree cover) at Baetic Mountains (Sierra de Cazorla, Jaén), the Central System (Sierra de Gredos, Cáceres) and the Cantabrian Range (Sierra de Peña Mayor, Asturias). Link width is proportional to the proportion of dispersed seeds. B) Percentage of seeds dispersed by different animals (up left: thrushes; up right: small passerines; down: carnivores) in the same sites. A) and B) modified from LAVABRE (2008). Artwork by Daniel Martínez.

tencial (GARCÍA & AL., 2005). Estudiamos un paisaje forestal muy fragmentado en Asturias para evaluar la influencia de la configuración del bosque en la presencia de tejo y otras especies arbóreas, así como su dispersión de semillas. Encontramos que la presencia de árboles adultos de tejo era mucho menor que la de acebo o espinos albar, y además esta presencia era mucho más sensible a la pérdida de bosque que en las otras especies: cuando analizamos un gradiente de cobertura forestal, la probabilidad de encontrar tejos disminuye rápidamente en zonas de baja cobertura, aún pobladas por espinos y acebos (Figura 3). Por otra parte, la pérdida de bosque también repercute

negativamente en los procesos de dispersión conjunta de semillas de árboles de fruto carnoso por zorzales y mirlos (Figura 4A; GARCÍA & AL., 2010). La pérdida de bosque supone menos hábitat para las aves, que reducen tanto su abundancia como su actividad al disponer de menos frutos carnosos para alimentarse y menos cobertura para protegerse (Figura 4B; GARCÍA & AL., 2010). En resumen, la pérdida y la fragmentación de los bosques montañosos repercuten negativamente en la dispersión de semillas y eso, a la larga, recluye al tejo a las zonas menos deforestadas y a las manchas de bosque más grandes, cada vez más escasas.

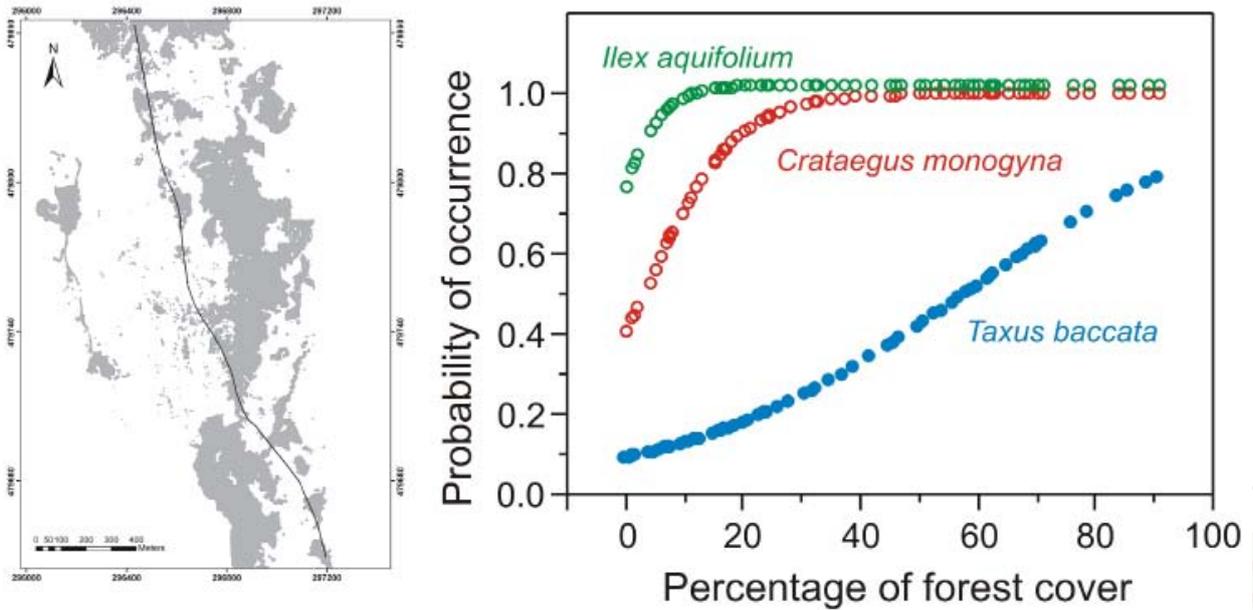


Figura 3. Probabilidad de aparición de distintas especies de árboles de fruto carnoso sobre un paisaje forestal fragmentado en la Cordillera Cantábrica (transecto de 100 unidades contiguas de 25 m x 20 m, panel izdo.), en relación a la cobertura forestal. Los puntos representan la predicción de modelos logísticos. Probability of occurrence of different fleshy-fruited tree species over a fragmented landscape in the Cantabrian Range (transect with 100 units of 25 m x 20 m, left pannel), in relation to forest cover. Dots are values predicted by logistic models.

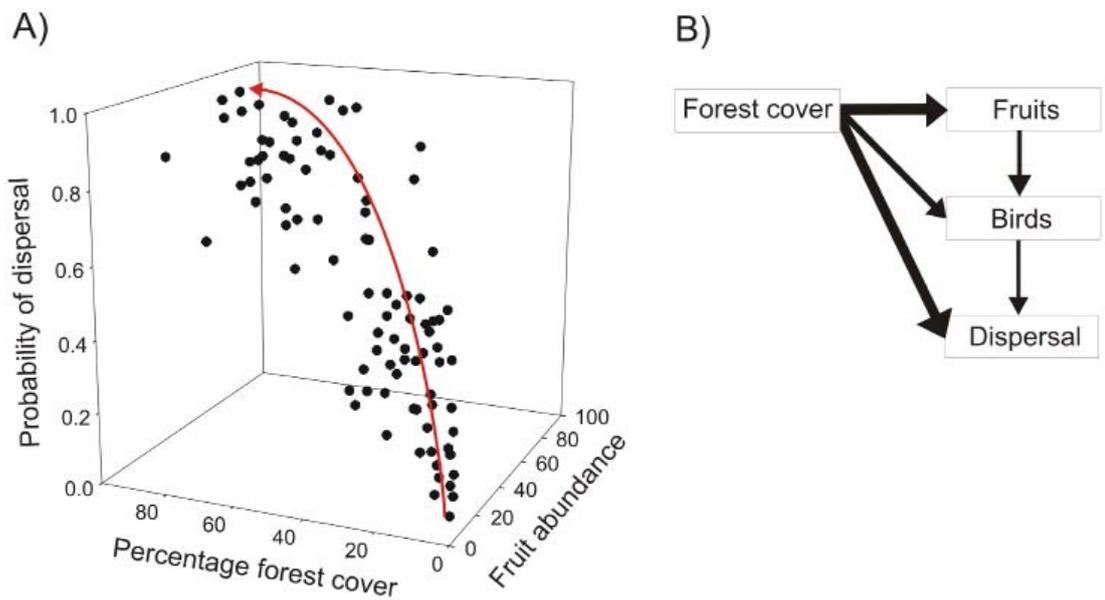
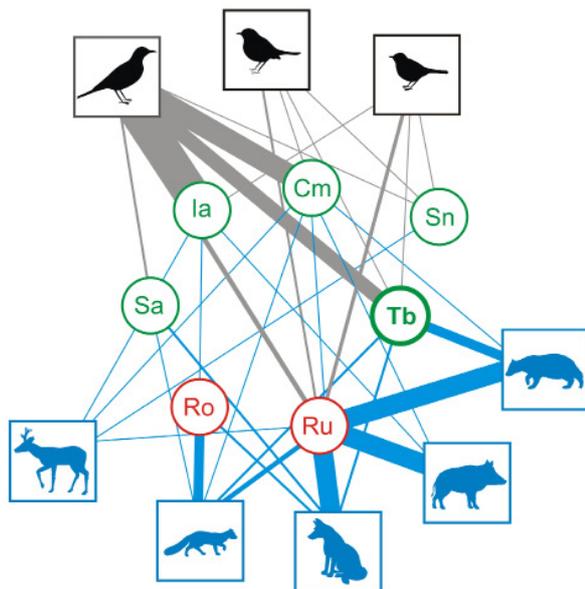


Figura 4. A) Probabilidad de aparición de semillas de árboles dispersadas por aves en relación a la cantidad de bosque y la abundancia de frutos carnosos, a lo largo del transecto de la figura 3. B) Resultado de un modelo de ecuaciones estructurales relacionando la probabilidad de dispersión de forma directa e indirecta con la cobertura forestal, la abundancia de frutos y la abundancia de aves. El grosor de las flechas es proporcional a la fuerza de los efectos (todos positivos). A) y B) modificado de GARCÍA & AL. (2010). Probability of occurrence of bird-dispersed tree seeds in relation to forest cover and fleshy fruit abundance, along the transect described in Figure 3. B) Path analysis scheme representing direct and indirect relationships between dispersal probability and forest cover, fruit abundance and bird abundance. Arrow width is proportional to the strength of effect (all effects positive). A) and B) modified from GARCÍA & AL. (2010).

## EL ENFOQUE COMUNITARIO: REDES DE INTERACCIONES PLANTA-DISPERSANTE

Los procesos de dispersión de semillas de tejo cantábrico son el resultado global de un conjunto de interacciones ecológicas entre árboles de fruto carnoso y animales frugívoros que dispersan semillas. Una forma de estudiar estos entramados de interacciones de forma global es a través de una aproximación de redes, que representan las especies de plantas y animales como nodos conectados por interacciones (quién dispersa qué y cuánto). Así, la red global de dispersión del Bosque Cantábrico muestra al tejo inmerso en un complejo conjunto de especies de árboles y arbustos de fruto carnoso, aves y mamíferos (Figura 5; MARTÍNEZ & AL., 2008; LAVABRE 2008; GARCÍA & AL 2013; PEREDO & AL 2013). La estructura heterogénea de las interacciones en dicha red sugiere una fuerte complementariedad funcional, basada en la existencia de dos grupos de especies más conectadas entre sí que con el resto: uno formado por las especies arbóreas, dispersadas eminentemente por aves, y otro compuesto de arbustos dispersados preferentemente por mamíferos. En esta red existen también especies que interconectan estos grupos, y el tejo es una de ellas: es un árbol en el que los mamíferos dispersan una parte de las semillas. Este carácter “conector” del tejo es probablemente generalizable más allá del ecosistema cantábrico, ya que el reparto entre zorzales, aves pequeñas y mamíferos como dispersores ocurre también en las montañas del centro y el sur de la Península Ibérica (Figura 2B; LAVABRE, 2008).



**Figura 5.** Red de interacciones de dispersión de semillas entre árboles (verde; Cm: *Crataegus monogyna*; la: *Ilex aquifolium*; Sa: *Sorbus aria/ aucuparia*; Sn: *Sambucus nigra*; Tb: *Taxus baccata*) y arbustos (rojo; Ro: *Rosa sp.*; Ru: *Rubus fruticosus/ulmifolius*) de fruto carnoso y aves (negro; de izquierda a derecha: zorzales *Turdus spp.*, petirrojo *Erithacus rubecula*, currucas *Sylvia sp.*) y mamíferos (azul; de izquierda a derecha: cérvidos

*Cervus/ Capreolus*; martas *Martes spp.*; zorro *Vulpes vulpes*; jabalí *Sus scrofa*; tejón *Meles meles*) en los bosques secundarios de la Cordillera Cantábrica. El grosor de los vínculos es proporcional a la proporción de semillas dispersadas. Basado en MARTÍNEZ & AL. (2008), LAVABRE (2008); GARCÍA & AL. (2013) y PEREDO & AL. (2013). Ilustraciones de Daniel Martínez. Seed dispersal network between fleshy-fruited trees (green; Cm: *Crataegus monogyna*; la: *Ilex aquifolium*; Sa: *Sorbus aria/ aucuparia*; Sn: *Sambucus nigra*; Tb: *Taxus baccata*) and shrubs (rojo; Ro: *Rosa sp.*; Ru: *Rubus fruticosus/ulmifolius*), and birds (black; from left to right: thrushes *Turdus spp.*, robin *Erithacus rubecula*, warblers *Sylvia sp.*) and mammals (blue; from left to right: deers *Cervus/ Capreolus*; martens *Martes spp.*; fox *Vulpes vulpes*; wild boar *Sus scrofa*; badger *Meles meles*) in Cantabrian secondary forests. Link width is proportional to the proportion of dispersed seeds. Based on MARTÍNEZ & AL. (2008), LAVABRE (2008); GARCÍA & AL. (2013) y PEREDO & AL. (2013). Artwork by Daniel Martínez.

La estructura de las redes, no obstante, cambia con los años, acorde a las vecerías en la producción de frutos de distintas especies y a las abundancias de los animales. El seguimiento durante 4 años en la misma localidad (Peña Mayor, Asturias) de las interacciones entre distintas especies de zorzales y las principales especies arbóreas (que suponen una de las partes de la red que acumula más actividad), sugiere que la “sub-red” del tejo se hace más o menos compleja en función de los cambios en fructificación de los otros árboles (Figura 6). En concreto, el tejo ganaría diversidad de zorzales dispersores (en riqueza o equitatividad; Figura 6A) en los años “malos” de acebo, que suelen coincidir con años “buenos” de espino albar (Figura 6B). Esto parece ser debido a que el tejo, más estable interanualmente, ofrece proporcionalmente más frutos a la comunidad de frugívoros en toda la localidad. También estaría influida la distribución espacial de la cosecha de frutos, ya que como los espinos se reparten más por las zonas deforestadas, en las zonas más boscosas del paisaje el tejo aparecería como recurso principal para las aves.

## EL ENFOQUE COMUNITARIO: DIVERSIDAD DE FRUGÍVOROS Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

En el apartado anterior se sugiere que los frugívoros tienen papeles complementarios como dispersores de semillas, por lo cual es esperable que la diversidad de frugívoros repercute en distintos aspectos de la función de dispersión. De nuevo, el subconjunto “árboles de fruto carnoso-zorzales” ofrece evidencias claras sobre esta cuestión. Así, la riqueza de especies de zorzales que podemos encontrar en distintos sectores del paisaje fragmentado influye positivamente en la cantidad de semillas de árboles de fruto carnoso que son dispersadas (GARCÍA & MARTÍNEZ, 2012).

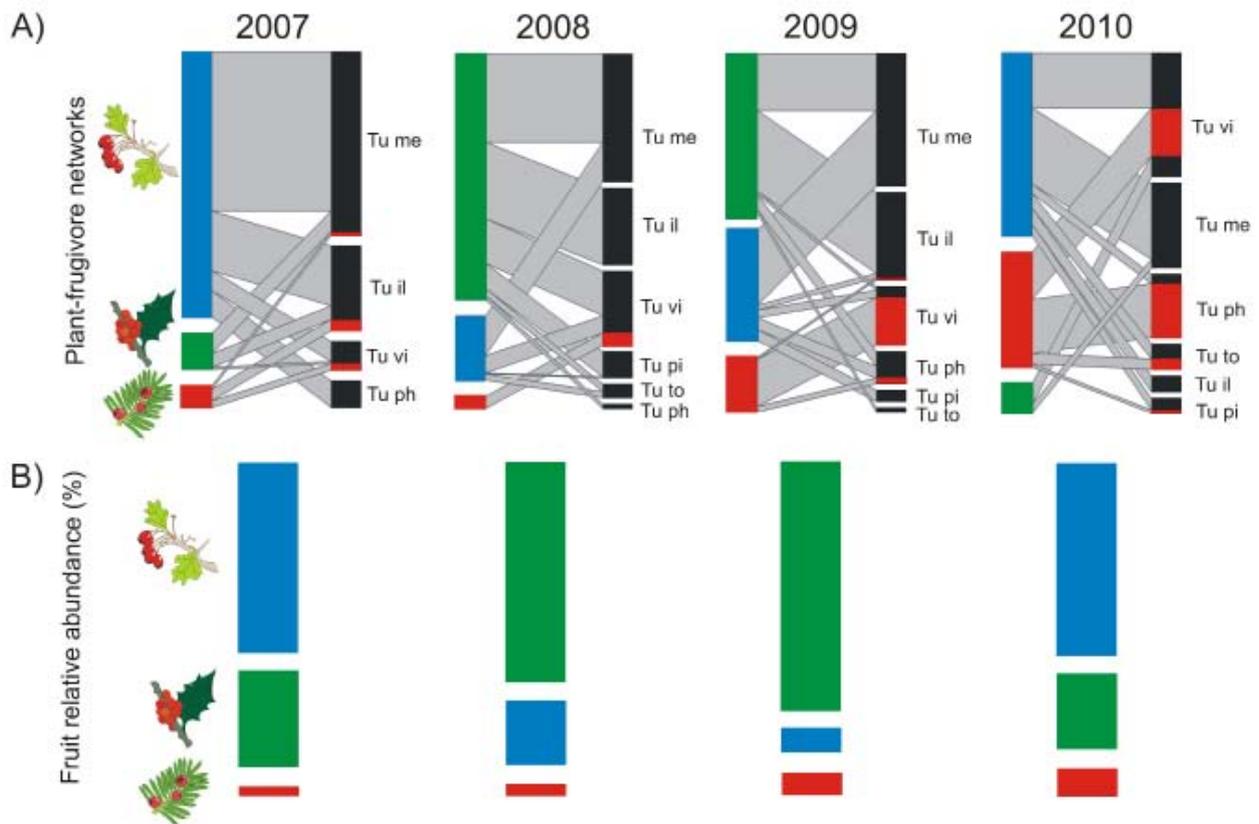


Figura 6. A) Redes de interacción (proporción de frutos consumidos) entre árboles de fruto carnoso (azul: *Crataegus monogyna*; verde: *Ilex aquifolium*; rojo: *Taxus baccata*) y zorzales y mirlos (Tu me: *Turdus merula*; Tu il: *T. iliacus*; Tu pi: *T. pilaris*; Tu ph: *T. philomelos*; Tu to: *T. torquatus*; Tu vi: *T. viscivorus*) en la Sierra de Peña Mayor (Asturias) en distintos años. En rojo se señalan las interacciones atribuibles a *T. baccata*. B) Proporción de frutos producidos por las distintas especies de árboles en la misma localidad en distintos años. A) y B) parcialmente basado en GARCÍA & AL. (2013). Ilustraciones de Daniel Martínez. Networks of interactions (representing the proportion of fruit consumed) between fleshy-fruited trees (blue: *Crataegus monogyna*; green: *Ilex aquifolium*; red: *Taxus baccata*) and thrushes (Tu me: *Turdus merula*; Tu il: *T. iliacus*; Tu pi: *T. pilaris*; Tu ph: *T. philomelos*; Tu to: *T. torquatus*; Tu vi: *T. viscivorus*) in the Sierra de Peña Mayor (Asturias) for different years. Interactions with *T. baccata* are highlighted in red. B) Proportion of fruits produced by the different tree species per site and year. A) and B) partially based on GARCÍA & AL. (2013). Artwork by Daniel Martínez.

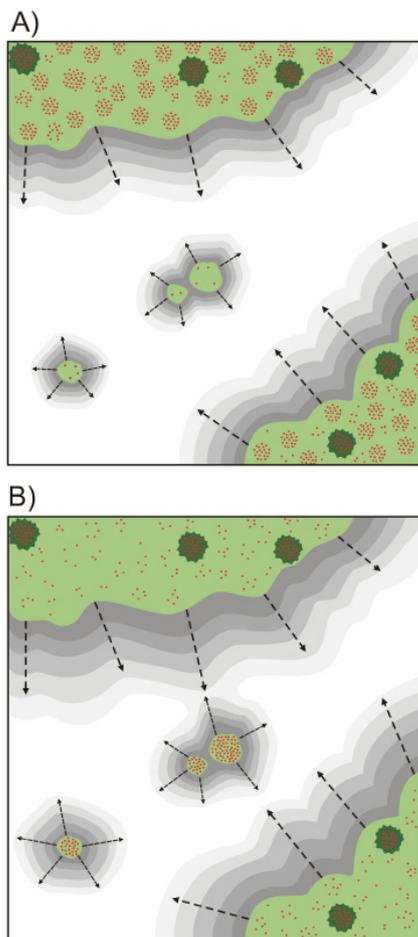
El efecto sobre la calidad de la dispersión, evaluada en términos de extensión espacial y dispersión hacia zonas deforestadas, es aún mayor: una mayor riqueza de zorzales y mirlos implica una mayor probabilidad de que un claro de bosque o un prado reciban semillas de árboles. Esto parece debido a la complementariedad espacial entre distintos túrdidos: mientras que especies como el zorzal alirrojo (*Turdus iliacus*) o el zorzal común (*T. philomelos*) concentran su actividad en zonas de alta cobertura, otras como el zorzal charlo (*T. viscivorus*) o el zorzal real (*T. pilaris*) son mucho más proclives a desplazarse hacia zonas abiertas (MORALES & AL., 2013). En consecuencia, la incorporación de más especies hace más repartida la dispersión de semillas.

#### AMPLIANDO LA ESCALA TEMPORAL: IMPORTANCIA DEL PAISAJE DE FRUCTIFICACIÓN

Anteriormente, y en relación a las redes planta-frugívoro, sugerimos la relevancia de las fuertes diferencias interanuales en la fructificación de especies coexistentes

con el tejo en el bosque cantábrico (e.g. vecería del acebo). Teniendo en cuenta que las distintas especies arbóreas no se distribuyen igual en el paisaje fragmentado (acebos y tejos son más frecuentes en parches grandes de bosque mientras que los espinos albares aparecen también en manchas pequeñas o como árboles aislados en los pastizales, Figura 3), dichas diferencias interanuales se traducen en distintos “paisajes de fructificación”. Así, en años de fructificación masiva del acebo, los frutos se concentran en los rodales grandes de bosque, mientras en años malos de acebo -que suelen coincidir con fructificaciones intensas de espinos albar- los frutos se reparte por todo el paisaje (GARCÍA & AL., 2013; MARTÍNEZ & GARCÍA, 2014). Nuestros estudios plurianuales demuestran que las aves son capaces, en cierta medida, de rastrear los distintos paisajes de fructificación: en años con más frutos en la matriz de pastizal, vencen parcialmente el miedo a salir del bosque. Este cambio de comportamiento suaviza el impacto de la cobertura forestal sobre la abundancia de semillas dispersadas, aumenta la proporción de semillas movilizadas fuera del bosque, e incrementa las distancias de dispersión desde el borde forestal

hacia los pastizales (GARCÍA & AL., 2013; MARTÍNEZ & GARCÍA, 2014). Este patrón general también incluye al tejo, cuya dispersión hacia los pastizales queda recluida a una estrecha banda alrededor de la cobertura en años con muchos frutos en el bosque (Figura 7A); una banda que se ensancha, a modo de una “marea viva” los años con abundantes frutos en los árboles aislados pero pocos frutos en el bosque (Figura 7B). El dinamismo en el paisaje de fructificación se convierte, por tanto, en un factor de *resiliencia ecológica* (capacidad para recuperarse tras las perturbaciones), ya que genera una respuesta por parte de los animales dispersores y desemboca en un aumento de las probabilidades de recolonización de las zonas deforestadas por los árboles (GARCÍA & AL., 2013; MARTÍNEZ & GARCÍA, 2014).



**Figura 7. A) Representación de la distribución de las semillas de tejo dispersadas por aves, desde el borde del dosel forestal (verde claro, tejos adultos en verde oscuro) hacia la matriz deforestada (pastizal) en la Cordillera Cantábrica, en un año con muchos frutos (e.g. acebo, en rojo) en los rodales de bosque. Las bandas grises y las flechas representan una densidad de semillas decreciente con la distancia. B) En años con pocos frutos en los rodales de bosque, pero con fructificación intensa en los árboles aislados (e.g. espinos albar), aumentan el área de pastizal que recibe semillas y las distancias de dispersión. A) y B) modificado de MARTÍNEZ & GARCÍA (2014). A) The distribution of yew seeds dispersed by birds, from forest (pale green, yew trees in dark green) edge to pastures in the Cantabrian Range, in a year with many fruits (e.g. holly, in red) within the**

**forest. Grey bands and arrows represent the seed density decreasing with distance from forest edge. B) In those years with few fruits in the forest but big fruit crops in remnant trees (e.g. hawthorn), both the area of pasture receiving seeds and dispersal distances increase. A) and B) modified from MARTÍNEZ & GARCÍA (2014).**

## CONCLUSIONES

La ampliación de la escala de estudio de la dispersión del tejo cantábrico a través de espacio, tiempo y complejidad ecológica permite establecer las siguientes conclusiones:

1. Existe un patrón generalizable de frugivorismo y dispersión de semillas en distintas localidades de su área de distribución en las montañas ibéricas. La mayoría de las semillas caen bajo el dosel de los adultos, limitándose la difusión hacia sitios no ocupados por la especie.
2. La limitación a la dispersión condiciona la respuesta de la especie a la pérdida y fragmentación del hábitat, contribuyendo a que la especie quede recluida a sectores de paisaje con mayor cobertura forestal y menor grado de fragmentación.
3. Los procesos de dispersión deben entenderse desde una perspectiva de redes de interacciones planta-frugívoro, donde el tejo aparece vinculado de forma directa e indirecta con multitud de especies del bosque cantábrico. Así, la ecología de otros árboles de fruto carnoso influye en la diversidad de dispersores del tejo.
4. La diversidad de dispersores influye en los procesos de dispersión global de la comunidad forestal: una mayor riqueza proporciona una dispersión más intensa y repartida en el espacio, que permite una mayor expansión del bosque hacia las zonas deforestadas.
5. La expansión del tejo hacia zonas deforestadas, aunque infrecuente y fuertemente constreñida a cortas distancias del bosque, depende del “paisaje de fructificación” creado por acebos y espinos albares y sus vecerías. Los espinos aislados en la matriz deforestada, capaces de fructificar intensamente en años pobres en acebo, atraen a los frugívoros y mejoran dicha expansión.

Esta ampliación de perspectiva requiere, en cualquier caso, una integración con los procesos demográficos post-dispersivos, especialmente, el reclutamiento de plántulas. En este sentido, la dispersión hacia otros árboles y arbustos permite a las plántulas recién emergidas encontrar un ambiente protector frente al ramoneo y el pisoteo de ungulados domésticos y silvestres (GARCÍA &

OBESO, 2003). Este efecto facilitador de árboles como el acebo es tan importante que puede determinar las diferencias en el reclutamiento entre distintas poblaciones cantábricas, y refuerza la asociación entre el tejo y cobertura forestal. No obstante, aunque la dispersión hacia las zonas deforestadas es muy limitada, a largo plazo puede permitir la recolonización gracias al papel nodriza de pequeños arbustos como brezos (*Erica* sp.) y tojo (*Ulex europaeus*; MARTÍNEZ, 2014).

## RECOMENDACIONES DE GESTIÓN

La conservación del tejo cantábrico como especie requiere la integración en los planes de gestión de sus interacciones con animales dispersores de semillas (zorzales, silvidos, mamíferos carnívoros), otras especies de árboles productoras de fruto carnoso (acebo, espino albar) y arbustos facilitadores del reclutamiento fuera del bosque (brezos y tojo).

Además de las interacciones ecológicas, la visión comunitaria de la conservación debe reconocer a la diversidad taxonómica (riqueza de especies) y a la diversidad funcional (variedad de roles ecológicos entre las especies dentro de la comunidad) como objetivos de gestión y atributos a mejorar en los ecosistemas degradados.

La gestión forestal debe aplicarse a escala paisajística, evitando la progresiva pérdida y fragmentación de los bosques poblados por tejo.

El paisaje forestal debe, además, considerarse como algo dinámico, en función de la presencia de especies arbóreas de fruto carnoso con ciclos de productividad no sincronizados.

## AGRADECIMIENTOS

Los estudios aquí sintetizados se realizaron con financiación de los proyectos CGL2011-24830 (MICINN) y PRI-AIBNZ2011-0863 (MinECo) a DG, una beca FPI-BES2009-25093 (MICINN, Fondo Social Europeo) a DM, y una beca a JEL dentro de un premio EURY y un proyecto ERC-Advanced Grant a Jordi Bascompte. Javier Rodríguez e Isabel Donoso contribuyeron a completar la base de datos para la Figura 5. Los estudios de campo realizados en Asturias fueron autorizados por el Servicio de Vida Silvestre del Gobierno del Principado de Asturias.

## BIBLIOGRAFÍA

GARCÍA, D. (2007). Regeneración natural y conservación del tejo (*Taxus baccata* L.) en la cordillera cantábrica: la importancia de las interacciones ecológicas. *El tejo en el Mediterráneo occidental. Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejeras en el Mediterráneo occidental* (pp. 31-39). Conselleria de Territori i Habitatge.

GARCÍA, D. & MARTÍNEZ, D. (2012). Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 3106-3113.

GARCÍA, D., MARTÍNEZ, D., HERRERA, J.M., & MORALES, J.M. (2013). Functional heterogeneity in a plant–frugivore assemblage enhances seed dispersal resilience to habitat loss. *Ecography* 36: 197-208.

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., QUEVEDO, M., OBESO, J.R., & ABAJO, A. (2005). Fragmentation patterns and protection of montane forest in the Cantabrian range (NW Spain). *Forest Ecology and Management* 208: 29-43.

GARCÍA, D., ZAMORA, R., & AMICO, G.C. (2010). Birds as Suppliers of Seed Dispersal in Temperate Ecosystems: Conservation Guidelines from Real-World Landscapes. *Conservation Biology* 24: 1070-1079.

LAVABRE, J.E. (2008) Seed dispersal in an endangered tree (*Taxus baccata* L.): how variation in frugivore assemblages modulates spatial patterns of the seed shadows. Tesis de D.E.A. Universidad de Sevilla.

LINARES, J. C. (2013). Shifting limiting factors for population dynamics and conservation status of the endangered English yew (*Taxus baccata* L., Taxaceae). *Forest Ecology and Management* 291: 119-127.

MARTÍNEZ, D. (2014). Dispersión de semillas y recolonización forestal en un paisaje fragmentado. Buscando la huella de mirlos y zorzales (*Turdus* spp.) más allá del bosque. Tesis doctoral. Universidad de Oviedo.

MARTÍNEZ, D., & GARCÍA, D. (2014). Changes in the fruiting landscape relax restrictions on endozoochorous tree dispersal into deforested lands. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12135

MARTINEZ, I., GARCIA, D., & OBESO, J.R. (2008). Differential seed dispersal patterns generated by a common assemblage of vertebrate frugivores in three fleshy-fruited trees. *Ecoscience* 15: 189-199.

MORALES, J.M., GARCÍA, D., MARTÍNEZ, D., RODRIGUEZ-PÉREZ, J., & HERRERA, J.M. (2013). Frugivore behavioural details matter for seed dispersal: a multi-species model for Cantabrian thrushes and trees. *PloS one* 8: e65216.

PEREDO, A., MARTÍNEZ, D., RODRÍGUEZ-PÉREZ, J., & GARCÍA, D. (2013). Mammalian seed dispersal in Cantabrian woodland pastures: Network

structure and response to forest loss. *Basic and Applied Ecology* 14: 378-386.

PÉREZ-DÍAZ, S., LÓPEZ-SÁEZ, J. A., RUIZ-ALONSO, M., ZAPATA, L., & ABEL-SCHAAD, D. (2013). Holocene history of *Taxus baccata* in the Basque Mountains (Northern Iberian Peninsula). *Lazaroa* 34: 29-41.

SCHWENDTNER, O. (2010). Supervivencia y crisis del tejo (*Taxus baccata* L.) en el área cantábrica. II Jornades sobre el teix a la Mediterrània occidental. *Annals de la delegació de la Garrotxa de la Institució Catalana d'Història Natural* 4: 25-40.

SERRA, L. & GARCÍA, X. (2010). Distribución del tejo en España .II Jornades sobre el teix a la Mediterrània occidental. *Annals de la delegació de la Garrotxa de la Institució Catalana d'Història Natural* 4: 11-34.

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