

**Persistencia y resiliencia en comunidades vegetales de
la península ibérica, islas mediterráneas y Macaronesia:
el caso de las gimnospermas diseminadas
por animales frugívoros**

Juan Carlos Guix



**UNIVERSITAT DE
BARCELONA**



Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

**Persistencia y resiliencia en comunidades vegetales
de la península ibérica, islas mediterráneas y Macaronesia:
el caso de las gimnospermas diseminadas
por animales frugívoros**

Juan Carlos Guix

Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org

© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2025.

Juliol, 2025

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/portal/web/crba

Guix, J.C. 2025. Persistencia y resiliencia en comunidades vegetales de la península ibérica, islas mediterráneas y Macaronesia: el caso de las gimnospermas diseminadas por animales frugívoros. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 21, 55 pp.

Portada: maquias con *Juniperus communis* en zonas elevadas de la serra da Estrela, Portugal (foto: Juan Carlos Guix).

Persistencia y resiliencia en comunidades vegetales de la península ibérica, islas mediterráneas y Macaronesia: el caso de las gimnospermas diseminadas por animales frugívoros

Juan Carlos Guix

*En los últimos siglos, Europa ha experimentado un amplio proceso de empobrecimiento y extinción regional de poblaciones de animales y plantas. Este proceso ha conllevado la depauperación de las redes de interacciones animal-planta, especialmente en aquellas en que participan especies de gimnospermas que producen semillas endozoócoras (dispersadas por animales en el tracto digestivo). En particular, las especies y poblaciones de ambientes montañosos y sus entornos próximos, así como también las especies que habitan junto a la costa occidental atlántica y en las islas de la Macaronesia, constituyen patrimonios genéticos y ecológicos únicos debido a sus historias evolutivas. Se remarca aquí la relevancia de las especies de tordos, zorzales y mirlos en la dispersión de este tipo de semillas y la necesidad de restaurar ecosistemas con este tipo de plantas. El futuro de diversas especies de gimnospermas y angiospermas relictas en la península ibérica dependerá, en gran medida, del restablecimiento y la conservación de la conectividad funcional de sus poblaciones en los grandes sistemas montañosos. En este sentido, se evidencia la importancia del Conector Transibérico, como eje central de la conectividad estructural ibérica para la pervivencia de las poblaciones de estas especies. Se propone aquí la creación de ‘antroposilvas’ o núcleos de bosques tutelados con tejos (*Taxus baccata*; *Taxaceae*) con finalidades conservacionistas, así como también con otras especies de gimnospermas y de angiospermas. También debe prestarse especial atención a las poblaciones de gimnospermas de las islas mediterráneas. Se recomienda también implementar activamente la antropocoria con especies o poblaciones regionales que se encuentren amenazadas.*

Introducción

Tradicionalmente, la botánica y la zoología han estudiado diversos aspectos comunes a ambas disciplinas biológicas, de forma independiente o, mejor dicho, intencionadamente segregada. En las últimas décadas, se ha realizado un considerable esfuerzo por integrar, de manera más holística, la forma de abordar determinados procesos o mecanismos biológicos en los que participan las plantas y los animales. En este sentido, el estudio de las interacciones mutualistas animal-planta, y en especial de las redes de interacciones entre los frugívoros y las angiospermas, han contribuido significativamente a ampliar la comprensión de diversos aspectos ecológicos y evolutivos que, hasta hace muy poco tiempo, se estudiaban también de manera aislada. Sin embargo, hoy en día, las interacciones mutualistas entre los animales frugívoros y las plantas gimnospermas continúan siendo de las menos conocidas a escala mundial.

Las gimnospermas (Gymnospermae) constituyen un antiguo grupo de plantas que ha sido definido botánicamente por tener óvulos o semillas completamente o parcialmente expuestos, a diferencia de las angiospermas (Angiospermae) que presentan óvulos encerrados en carpelos.

El origen de las gimnospermas se remonta hasta como mínimo el Devoniano medio, según evidencian fósiles halladas en Bélgica atribuibles a este grupo de plantas (Yang et al., 2022). Algunas especies habitan ambientes tropicales y subtropicales húmedos, mientras que otras habitan ambientes semiáridos y sujetos a prolongados períodos de sequías. Muchas de ellas desarrollan estructuras con tejidos carnosos suculentos y nutritivos que atraen a animales frugívoros potencialmente dispersores de sus semillas por vía gástrica (endozoócoras o endozoocóricas).

Entre estas especies se encuentran gran parte de las plantas asignadas a las familias Podocarpaceae, Taxaceae y Cupressaceae, entre otras. Las especies de Podocarpaceae se distribuyen mayormente en el hemisferio sur, pero también en amplias regiones del hemisferio norte, especialmente en Asia y Oceanía. En Europa continental e insular, las gimnospermas endozoócoras habitan en comunidades mixtas con otras especies leñosas (de gimnospermas endozoócoras y no endozoócoras y de angiospermas) en altitudes y tipos

de ambientes muy variados, siendo frecuente encontrar individuos muy longevos (Benham et al., 2016; Carrer et al., 2025).

La familia Taxaceae engloba especies de árboles o arbustos, resinosas o no resinosas, dioicas o monoicas, repartidas por Norteamérica, norte de África y Eurasia (ScienceDirect, 2025). Diversas especies asignadas a esta familia se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo de extinción, no solo algunas del género *Taxus*, sino también otras pertenecientes a los géneros *Torreya*, *Amentotaxus* y *Pseudotaxus* (IUCN Red List, 2025) (figura 1). Las especies asignadas a la familia Cupressaceae habitan en regiones templadas, mediterráneas, subtropicales y áridas de los hemisferios norte y sur en una gran variedad de hábitats.



Figura 1. En general, las plantas de la familia Taxaceae suelen tener un crecimiento lento y una longevidad elevada. Algunos individuos de determinadas especies, como *Torreya californica* de California (EE.UU.), pueden alcanzar grandes dimensiones. Espécimen e identificación: Museu Nacional de História Natural e da Ciência / Jardim Botânico, Lisboa (fotos: J.C. Guix).

Los géneros *Taxus* y *Juniperus*

El género *Taxus* (Taxaceae) engloba entre 12 y 24 especies, de acuerdo con diferentes criterios taxonómicos (Spjut, 2007; 2010; Thakur & Kanwal, 2024), que se distribuyen en regiones situadas predominantemente en el hemisferio norte (Vaquero de la Cruz & Iglesias Sauce, 2007; Thakur & Kanwal, 2024), en zonas de clima templado, subtemplado, mediterráneo y alpino (Gegechkori, 2018; Thakur & Kanwal, 2024). Por su parte, el género *Juniperus* (Cupressaceae) (figura 2) engloba al menos 51 especies (véase Mao et al., 2010),



Figura 2. Algunas especies de *Juniperus* habitan en ambientes semiáridos y áridos subtropicales, sometidas a períodos de sequías prolongados, mientras que otras habitan en ambientes con amplios extremos térmicos entre el verano y el invierno. En las fotos, maquias con *J. communis* en la serra da Estrela, Portugal (fotos: J.C. Guix).

que se distribuyen mayoritariamente en el hemisferio norte en ambientes muy variados: desde la tundra ártica (Carrer et al., 2025) a desiertos áridos (Mahaffey et al., 2020).

Como en el caso anterior, existe también una gran variedad de criterios taxonómicos que se han aplicado para los representantes de este género (véase, por ejemplo, Pavon et al., 2020).

Las especies continentales europeas también tienen requerimientos climático-ecológicos muy variados, y pueden clasificarse, a *grosso modo*, en termófilas-mediterráneas (ej.: *Juniperus oxycedrus*, *J. phoenicea*, *J. turbinata*), termófilas-atlánticas (ej.: *Juniperus navicularis*; este podría ser el caso también de *J. brevifolia* de las Azores) y especies templado-atlánticas (ej.: *Juniperus communis*, *Taxus baccata*). Sin embargo, *Taxus baccata* es capaz de habitar también en regiones de clima mediterráneo en zonas que reciben mayor pluviosidad o en lugares que mantienen grados de humedad más elevados.

Taxus baccata

El tejo (*Taxus baccata*) es una especie nativa de Europa, Asia Menor y el norte de África. Sus poblaciones han experimentado un notable descenso en los últimos siglos, debido en gran parte a la deforestación masiva y la tala selectiva (Benham et al., 2016; Camprodon et al., 2016; Iszkulo et al., 2016; Gegechkori, 2018; Pardo-Martínez et al., 2021; Portela-Pereira et al., 2021; Kaiser et al., 2024).

Las evidencias palinológicas y dendrológicas disponibles apuntan a que esta especie se extendía por amplias regiones del centro y norte de Europa en la primera mitad del Holoceno (Tittensor, 1980; Deforce & Bastiaens, 2007; Uzquiano et al., 2014; Gegechkori, 2018; Bechuk et al., 2024). En esta época, los bosques de tejos de la península ibérica se encontraban especialmente en las regiones con clima de marcada influencia atlántica (Pérez-Díaz et al., 2013; Uzquiano et al., 2014). Evidencias paleobotánicas halladas en las “montañas vascas” (que incluyen el este de la provincia de Cantabria, Euskadi, el norte de Navarra y Treviño), sugieren un período de expansión de los tejos en el Holoceno medio y una regresión de esta especie durante el Holoceno final (Pérez-Díaz et al., 2013).

A pesar de su amplia distribución en Europa, actualmente las tejedas (formaciones vegetales dominadas por tejos) son escasas y poco extendidas especialmente en la

península ibérica (Pérez-Díaz et al., 2013; Camprodon et al., 2016; Portela-Pereira et al., 2021; Kaiser et al., 2024). Hoy día los tejos ibéricos se concentran sobre todo en los principales sistemas montañosos: cordillera Cantábrica, cordillera Pirenaica (Prepirineo, Pirineos), cordillera Litoral catalana (sierra Litoral y Prelitoral), sistema Ibérico, sistema Central y sistemas Béticos (Uzquiano et al., 2014; Camprodon et al., 2016). A pesar de que, en la actualidad, los tejos se encuentran relegados en estos sistemas montañosos, en un pasado reciente (“períodos prehistórico e histórico”) se repartían por territorios que incluían también algunas zonas de media y baja altitud junto a los sistemas fluviales (Pérez-Díaz et al., 2013; véanse también Tittensor, 1980; Bebachuk et al., 2024, en relación con el sur de Inglaterra). De este hecho probablemente provienen diversos topónimos, tales como Teixo, Teixeira, Teixedo, Teixoso, Teixoeira, Teixogueira (Portugal) (Draper & Marques, 2007; Nunes, 2011), Tejedo, Teixeda, Teixadal (noroeste de España), Teixeda y Teixeta (Catalunya) en áreas de más baja altitud. En este sentido, Portela-Pereira et al. (2021) destacan también el gran número de denominaciones geográficas relacionadas con esta especie en Galicia. Véanse también Tittensor (1980) y Delahunty (2007) en relación con localidades vinculadas con el tejo en el Reino Unido e Irlanda, respectivamente.

El tejo es una especie cuyos individuos pueden llegar a ser muy longevos, pero que suelen alcanzar la madurez sexual después de algunas o varias décadas (figura 3). Algunas estimaciones apuntan que puede vivir mucho más de mil años, mientras que los ejemplares femeninos solo empiezan a producir semillas viables entre los 30 y los 120 años, dependiendo de las condiciones de crecimiento (sobre todo en relación con la exposición a la luz solar) (Thomas & Polwart, 2003). Es un árbol que suele crecer en comunidades de bosques mixtos, frecuentemente asociado con otras especies leñosas, como, dependiendo de la región, pueden ser *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Acer* spp., *Tilia* spp. (Dhar et al., 2006; Piovesan et al., 2009; Iszkulo et al., 2012; Sedmáková et al., 2017; Kaiser et al., 2024).

En la península ibérica y en el norte de África, en general los tejos también habitan en comunidades vegetales mixtas junto con otras especies consideradas relictas en estas regiones, tales como *Ilex aquifolium* (Romo et al., 2017; Camprodon et al., 2016) y, con menor frecuencia, también *Prunus lusitanica* (Charco-García, 2007; Romo et al., 2017).



Figura 3. Tejo (*Taxus baccata*) (fotos: J.C. Guix).

En Italia, muchas veces los tejos habitan también en comunidades con presencia de *Ilex aquifolium* (Vessella et al., 2015). Aunque el tejo no sea considerado como una especie típica de los bosques de ribera, en la península ibérica y en el norte de África, su presencia está asociada frecuentemente a la proximidad de torrentes, riachuelos y otros cursos de agua, tanto en zonas montañosas como en pequeños valles colindantes (Pérez-Díaz et al., 2013; Romo et al., 2017; Portela-Pereira et al., 2021; véase también *Taxus baccata* en <https://flora-on.pt>).

En las islas mediterráneas, los tejos también se encuentran frecuentemente asociados con otras especies relictas de períodos más fríos, tales como *Ilex aquifolium*, *Sorbus aria* y *Lonicera pyrenaica* en Mallorca (Mayol et al., 2007), *Ilex aquifolium* y *Sorbus aria*, en Córcega (Laguna & Gamisans, 2007) y en Cerdeña (Bacchetta & Farris, 2007).

Taxus baccata está presente también en la Macaronesia, donde las islas Azores constituyen el límite de la distribución occidental de la especie (Draper & Marques, 2007). En Madeira los tejos habrían formado parte de los antiguos bosques mixtos, quedando ahora tan solo algunos pocos ejemplares repartidos por la isla. En algunas de las islas de las Azores, los tejos también llegaron a ser relativamente frecuentes, pero se encuentran ahora prácticamente extinguidos en estado natural en este archipiélago (Schäfer, 2005; Trota & Pereira, 2018). En la isla do Pico, los tejos probablemente formaban comunidades mixtas con *Ilex perado* subsp. *azorica*, *Prunus lusitanica* subsp. *azorica*, *Laurus azorica* y/o *Juniperus brevifolia*, entre otras especies.

Es sorprendente la ausencia de tejos silvestres en el archipiélago de las Canarias, dada la mayor proximidad de estas islas de la Macaronesia al continente africano. Existe también una localidad en la isla de Gran Canaria llamada Tejeda, pero que en este caso el topónimo se atribuye al tejo canario (*Erica platycodon*, Ericaceae). No obstante, existe la posibilidad de que en el pasado *Taxus baccata* habitara en una o más islas de este archipiélago, en comunidades mixtas con otras especies relictas, como *Ocotea foetens* (Lauraceae). Tal y como ocurrió en las islas Azores, la tala selectiva de tejos (*T. baccata*) podría haber diezclado las poblaciones residuales de esta especie hasta extinguirla del archipiélago canario. En este sentido, la ampliación de los estudios de polen y macrofósiles vegetales insulares podría esclarecer esta cuestión en el futuro (cf. Connor et al., 2024).

Subpoblaciones y ecotipos

Taxus baccata

A partir de análisis genéticos, se han identificado dos grandes subpoblaciones de esta especie en Europa: una occidental (Europa Occidental y que incluye también el norte de África) y otra oriental (Europa Oriental) (Mayol et al., 2015). Por otro lado, se han detectado también poblaciones genéticamente diferenciadas en la Macaronesia; concretamente en el conjunto central de islas del archipiélago de las Azores, a partir de los escasos individuos encontrados en la isla do Pico (Schirone et al., 2010), y en la isla de Madeira (Vessella et al., 2013).

Debido a su amplia distribución geográfica, es probable que existan diversos ecotipos genéticamente diferenciados, que podrían estar representados, sobre todo, por poblaciones residuales aisladas en regiones montañosas de la península ibérica y del norte de África (véase, por ejemplo, Romo et al., 2017, para determinadas poblaciones en el Rif y en el Atlas Medio y Camprodon et al., 2016 para algunas poblaciones de Catalunya), así como en el noroeste de la península de los Balcanes (Tumpa et al., 2022).

Desde el punto de vista biogeográfico son igualmente relevantes las diferentes formaciones vegetales con presencia, más o menos abundante, de tejos. Así pues, varias de estas formaciones vegetales, por las características florísticas de sus comunidades, se constituyen en 'sintaxones' forestales únicos (Portela-Pereira et al., 2021).

Juniperus spp.

Las especies pertenecientes al género *Juniperus* plantean cuestiones evolutivas y ecológicas especialmente interesantes y relevantes. Se trata de un grupo de gimnospermas que se habría originado en Eurasia, con registros fósiles bien documentados desde el Eoceno al Oligoceno, y que habría alcanzado Norteamérica en diferentes fases y oleadas (Mao et al., 2010).

Actualmente existen desde especies de este grupo que presentan amplias distribuciones geográficas (como es el caso de *J. communis* que se reparte por gran parte del hemisferio

norte) hasta especies que perviven en pequeños reductos (por ejemplo, *J. navicularis*, que habita mayormente en la costa central y sur de Portugal y en el suroeste de España).

En la península ibérica suelen habitar en comunidades de *maquias* (matorrales arbustivos mediterráneos) en procesos de sucesión ecológica que derivan en bosques bajos mixtos, generalmente en laderas montañosas. También pueden habitar en maquias “perennes” o en procesos lentos de sucesión ecológica hacia formaciones arbustivas bajas y densas situadas en cumbres y crestas de montañas. Cuando habitan en comunidades de maquias sucesionales que derivan en bosques, al cabo de varias décadas, los ejemplares de *Juniperus* (que presentan crecimientos más lentos que las especies de otros grupos) acaban frecuentemente formando parte de los sotobosques.

Debido a sus condiciones de relativo aislamiento, los ecosistemas de montaña y sus entornos próximos son áreas de elevada biodiversidad que, con frecuencia, albergan linajes genéticos específicos y numerosos endemismos de especies, poblaciones y ecotipos singulares (Schmitt, 2009; Cotado & Munné-Bosch, 2020).

En Europa existen diversas especies de *Juniperus* que habitan este tipo de ecosistemas en diferentes grados de aislamiento ecológico-geográfico. En la península ibérica, entre los principales sistemas montañosos donde habitan *Juniperus* spp. destacan la cordillera Cantábrica, los Pirineos, el sistema Ibérico, el sistema Central y la serra do Gerês. Igualmente, varios macizos montañosos y montañas aisladas también albergan poblaciones pertenecientes a diversas especies de plantas de este grupo, destacando, en los ambientes de baja y media montaña, *Juniperus oxycedrus* y *J. phoenicea*, que en algunas cuotas de altitud pueden habitar una junto a otra (ej.: en el entorno del macizo de Montserrat y en el Parque Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac, Catalunya) (figura 4 y anexos II y III). Ya en las zonas de media y alta montaña con frecuencia se encuentran poblaciones más o menos aisladas de *Juniperus communis*. Un buen ejemplo de este tipo de distribución en la península ibérica lo encontramos en el macizo del Turbón y en la sierra de Sis (Prepirineo aragonés), donde *J. oxycedrus* y *J. phoenicea* con frecuencia habitan entre los 690 m y los 1400 m de altitud y *J. communis* entre los 670 m y los 2490 m (Ninot et al., 1993). En la Macaronesia destacan también los bosques bajos de *Juniperus brevifolia* situados en zonas elevadas en la mayoría de las islas del archipiélago de las Azores.

Tal como ocurre con el tejo, las especies de *Juniperus* que tienen amplias distribuciones geográficas pueden albergar ecotipos genéticamente más o menos diferenciados. Este parece ser el caso, por ejemplo, de *J. drupacea* en Grecia, donde estas poblaciones del Mediterráneo oriental constituyen un núcleo singular en relación con las poblaciones asiáticas (Kokkoris et al., 2023).

Considerando los diferentes criterios de diversos autores respecto a la taxonomía y la nomenclatura en los géneros *Taxus* y *Juniperus*, cabe esperar tanto la validación de nuevas especies, como la sinonimización de algunas y la descripción de otras completamente nuevas (véase Introducción). De este modo, la preservación de las diferentes poblaciones y ecotipos es vital desde el punto de vista de la conservación.



Figura 4. Maquias con *Juniperus phoenicea* y *J. oxycedrus* en las cumbres montañosas en el entorno del macizo de Montserrat (Monistrol de Montserrat y Esparreguera, Catalunya) (foto: J.C. Guix).

Transporte de polen

El transporte de polen y el transporte de semillas constituyen los principales mecanismos de flujo de genes en las gimnospermas y en las angiospermas (Chybicki & Oleksa, 2018). El viento es el principal medio de dispersión de polen en especies de *Taxus* y *Juniperus* (Mugnaini et al., 2007; Camprodon et al., 2016; Surso, 2018), aunque, como ocurre con otros géneros de coníferas, no se descarta también la existencia de cierto grado de polinización por medio de insectos (cf. Peris et al., 2017; Surso, 2018).

Estos medios de transporte deben ser suficientemente eficaces a la hora de transferir el polen a regiones distantes, a pesar de que aún no se conoce bien hasta qué punto pueden alcanzar poblaciones relativamente aisladas en islas continentales y oceánicas, así como también en hábitats de altas montañas.

El transporte de polen a través del viento tiene ventajas e inconvenientes. En determinadas situaciones climatológicas, este tipo de transporte puede no ser tan eficaz como la polinización por animales en las angiospermas. Sin embargo, el viento posibilita a las gimnospermas prescindir, en gran medida, del fenómeno de la competencia por los polinizadores animales. No obstante, para que este tipo de polinización sea eficaz en especies mayoritariamente dioicas, es necesario contar con núcleos o agrupamientos de individuos adultos que se encuentren relativamente cerca unos de otros, especialmente en los bosques mixtos más densos.

Fructificación

Las especies de *Juniperus* de la península ibérica producen conos carnosos (fructificaciones) que, desde una perspectiva morfológica, no son considerados frutos verdaderos (no obstante, véase Wang & Xu, 2021, en relación con *Juniperus oxycedrus macrocarpa*), pero, desde una perspectiva ecológica, son frutos funcionales (figura 5). Así pues, por razones prácticas se ha optado por una definición amplia que se adecúa mejor al enfoque de este trabajo. En este sentido, los frutos no son más que paquetes de alimento especialmente nutritivos asociados a semillas y que son utilizados por los animales denominados

frugívoros (*lato sensu*), con independencia de sus orígenes anatómicos (cf. Herrera, 1992). De forma similar, en el presente trabajo, se utilizan los términos ‘fructificación’ y ‘frugivoría’ para hacer referencia a las especies de *Juniperus* y a los animales que se alimentan de los conos carnosos. Por otro lado, los individuos femeninos de *Taxus baccata* producen una semilla envuelta en un arilo nutritivo que también es consumido por frugívoros (especialmente aves).

La disponibilidad de frutos maduros y arilos en ambos géneros suele ser muy variable de una región a otra, de acuerdo con la latitud, la altitud y el grado de exposición a la luz solar, entre otros factores. Así pues, cuanto más amplia es la distribución geográfica de la especie (ej.: en *Juniperus communis* y *Taxus baccata*), mayor suele ser la variabilidad en cuanto a los períodos de disponibilidad de frutos entre regiones. En general la mayor disponibilidad de frutos o arilos maduros en estas especies, se concentra sobre todo en verano-otoño,



Figura 5. Conos carnosos maduros de *Juniperus oxycedrus* en otoño. Monistrol de Montserrat, Catalunya (foto: J.C. Guix).

aunque, en algunas regiones, esta disponibilidad puede extenderse hasta comienzos o mediados del invierno e incluso en primavera. Este es el caso de *T. baccata* en Inglaterra, cuyos arilos maduros pueden estar disponibles durante un amplio período del año (en este caso, entre julio y febrero; Snow & Snow, 1988).

En algunas especies de *Juniperus*, la variabilidad en cuanto a los períodos de fructificación puede ser especialmente elevada, incluso a veces en una misma área o región. De este modo, en el entorno del macizo montañoso de Montserrat (Catalunya), *Juniperus oxycedrus* puede presentar frutos maduros entre finales de septiembre y finales de noviembre en una zona determinada (ej.: en Monistrol de Montserrat), pero también en enero y febrero (ej.: junto a las laderas de Marganell) y a mediados de mayo (ej.: en el sotobosque de pinares en El Bruc, Catalunya).

En la misma zona de Monistrol de Montserrat, *Juniperus phoenicea* suele producir también frutos maduros entre finales de septiembre y finales de noviembre. Así pues, ambas especies (*J. oxycedrus* y *J. phoenicea*) producen frutos con características morfológicas externas similares (formas, tamaños, colores) y frecuentemente fructifican en la misma época y en los mismos lugares. Estos frutos son además habitualmente consumidos por las mismas especies de aves (ej.: *Turdus merula*, *T. philomelos*, *Curruca melanocephala* y *Sylvia atricapilla*) en esta zona. De este modo, es posible plantearse: ¿compiten estas especies de plantas por los potenciales dispersores de semillas? De hecho, estas especies de *Juniperus* podrían competir también con *Celtis australis* (Ulmaceae) y *Crataegus monogyna* (Rosaceae) por los dispersores de sus semillas en estas zonas, pues sus fenologías de fructificación se solapan parcialmente.

Frugivoría y dispersión de semillas

Taxus baccata

Las especies de *Turdus* (*T. merula*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*, *T. iliacus*, *T. pilaris*, *T. torquatus*) se encuentran entre los principales consumidores de “frutos” enteros (en este caso, arilo + semilla) de tejos. En menor medida se encuentran *Erithacus rubecula*,

Phoenicurus ochruros, *Sylvia atricapilla*, *Curruca melanocephala* y algunos mamíferos carnívoros como *Martes foina* y *M. martes*. Dependiendo de la localización del área (especialmente a lo largo de los gradientes latitudinal y altitudinal), de la época del año y de otros factores, la incidencia en la frugivoría de algunas especies sobre los tejos puede predominar más que otras.

En Catalunya se ha observado que una porción significativa de semillas de *Taxus baccata* es movilizadas por especímenes de *Turdus philomelos* y *T. torquatus* en migración (Guixé et al., 2015). Por otro lado, cabe destacar que Snow & Snow (1988) clasificaron *Parus major* y *Chloris chloris* como depredadores de semillas de *Taxus baccata* en Inglaterra.

Juniperus spp.

En general, las especies de *Juniperus* cuentan con un amplio espectro de potenciales dispersores de semillas, que incluye las mismas especies de aves que dispersan semillas de *T. baccata* (véase el apartado anterior) y varias especies de mamíferos carnívoros que también consumen frutos de diversos tipos. Entre estos mamíferos carnívoros se encuentran: *Vulpes vulpes*, *Meles meles* y *Martes* spp. (principalmente, *M. foina*, en las zonas de altitudes bajas y medias en la región Mediterránea, y *M. martes*, en zonas situadas en latitudes más septentrionales y en altitudes más elevadas).

Así pues, es frecuente encontrar semillas enteras de *Juniperus* spp. en las heces de estos carnívoros en regiones con altitudes y ambientes muy variados durante las épocas de máxima disponibilidad de sus frutos. Ejemplos de ello son las semillas de *J. turbinata* que se han encontrado a las orillas del mar, junto al estuario del río Sado y en la serra da Arrábida (Portugal) (anexo I), de *J. oxycedrus*, en el entorno del macizo de Monserrat (Catalunya) y de *J. communis* en la cima de la serra da Estrela (Portugal), a 1960 m de altitud, todas ellas en las heces de *V. vulpes*.

Aunque los zorros pueden llegar a desplazarse varios kilómetros en pocas horas en una misma área o zona, las distancias a las que las aves pueden dispersar semillas de estas o de otras especies de plantas son siempre potencialmente mayores (cf. Viana et al., 2016). En este sentido, cabe destacar que la fructificación de diversas especies de *Juniperus* en numerosas regiones de la península ibérica frecuentemente coincide con el paso de

poblaciones migratorias de *Turdus* spp. (ej.: *T. philomelos*, *T. iliacus*, *T. pilaris*, *T. viscivorus* y *T. torquatus*) en otoño-invierno (véanse, por ejemplo, los datos recopilados por el Servidor d'Informació Ornitològica de Catalunya en sioc.cat).

Existen pocos datos sistematizados sobre la presencia o ausencia de semillas de estas y otras especies de gimnospermas dispersadas fuera de las áreas de observación. Lavabre & García (2015) han observado que gran parte de las semillas de *Taxus baccata* ingeridas por las aves son dispersadas en los mismos bosques donde se alimentan, frecuentemente bajo las copas de los árboles coespecíficos.

En realidad, existen escasos datos sobre el transporte de semillas de gimnospermas y angiospermas por estas aves a largas distancias (cf. Jordano, 2017 para una discusión sobre parámetros en este tema). No obstante, los movimientos migratorios de diversas especies o poblaciones de *Turdus* y el hecho de que algunas semillas suelen encontrarse en regiones tan distantes como en diversas islas del archipiélago de las Azores sugieren que este grupo es quizá el más importante en la diseminación de *Juniperus* a largas distancias. Esta evidencia tiene una gran importancia ecológica y biogeográfica, puesto que algunas de estas especies de *Turdus* transportarían también semillas de especies de gimnospermas entre “islas de montañas” de los principales sistemas orográficos ibéricos.

En resumen, las especies de *Turdus* (*T. merula*, *T. philomelos*, *T. viscivorus*, *T. pilaris*, *T. iliacus* y, en algunos casos también, *T. torquatus*) se encuentran entre los principales dispersores de semillas de *Taxus baccata* y *Juniperus* spp. en la península ibérica (figura 6). Así pues, algunas de estas especies o poblaciones migratorias de *Turdus* suelen frecuentar zonas con *Taxus baccata* y *Juniperus* spp. durante los períodos en que estas plantas disponen de arilos o frutos maduros con semillas aptas para ser dispersadas.



Figura 6. Las especies de *Turdus* (Turdidae) son cruciales en la dispersión de semillas a largas distancias. En las fotos (de arriba a abajo): *Turdus philomelos*, *T. merula* y *T. viscivorus* en la estación de anillamiento de aves de Abrera, Baix Llobregat, Catalunya (fotos: Xavier Larruy).

Colonización

En general, las especies de *Juniperus*, así como también *Taxus baccata*, tienen una gran capacidad de colonización de nuevos ambientes. El hecho de que en el pasado representantes de ambos géneros hayan colonizado diversas islas de la Macaronesia es ya de por sí indicativo de que los procesos de dispersión y colonización de estas especies son efectivos. Si además tenemos en cuenta aún que las islas más distantes de las Azores son pequeños fragmentos de tierra en medio de una amplia matriz (en este caso, el océano Atlántico), esta capacidad de colonización resulta verdaderamente extraordinaria. Así pues, es probable que *Juniperus brevifolia* se hubiera diferenciado en las Azores a partir de semillas transportadas de una población fundacional de *Juniperus* sp. (posiblemente de un linaje ancestral próximo a *J. navicularis*) procedente de una región costera del oeste de la península ibérica (cf. Rumeu et al., 2011; Trota & Pereira, 2018). En el caso de *T. baccata*, las semillas habrían sido llevadas también por aves en trayectos entre Europa-África y la Macaronesia. Estos datos apuntan a que las especies de estos grupos vegetales actualmente también son capaces de dispersarse y colonizar, de forma eficaz, fragmentos de hábitats que les sean favorables en el continente.

Taxus baccata

A pesar de ser una especie que cuenta con sistemas de dispersión de semillas y colonización temprana aparentemente eficaces, los tejos frecuentemente muestran ciertas dificultades para establecerse con éxito. Mientras que, en muchos casos, los primeros estadios de crecimiento de las plántulas y plantas jóvenes no parecen suponer un problema en condiciones naturales, en otros casos, si lo son, incluso a veces en las fases más avanzadas de desarrollo, es decir, como subadultos. Rara vez se encuentran plantas jóvenes de esta especie creciendo espontáneamente en arboretos y jardines botánicos que cuentan con pocos ejemplares adultos. Por otra parte, en el Reino Unido (especialmente en Inglaterra), donde los tejos son más abundantes, las tasas de colonización de plántulas y plantas jóvenes de tejos son más bien bajas debido, sobre todo, al pastoreo y al ramoneo intensivos por herbívoros salvajes (ej.: ciervos) y domésticos (cf. Thomas & Polwart, 2003). En Escocia, donde los tejos son menos frecuentes y abundantes, la colonización de plantas jóvenes suele ser aún más baja. También se han detectado tasas escasas de colonización de plantas

jóvenes en bosques naturales y seminaturales con presencia de tejos adultos en algunas regiones de Europa continental (Iszkulo et al., 2012; Moosavi et al., 2024), mientras que, en otras regiones, se han documentado tasas de colonización relativamente elevadas (García et al., 2000; Dhar et al., 2006; Dobrowolska et al., 2012). Svenning & Magård (1999) argumentan que las condiciones de escasa luz en el suelo y en el sotobosque de los bosques en los que las copas de los árboles son muy densas es uno de los principales factores que limitan la colonización de plantas jóvenes de tejos y la reproducción (producción de polen y de semillas) en las plantas adultas. A su vez, Dobrowolska et al. (2012) remarcan también que una cobertura vegetal del suelo del bosque demasiado densa dificulta la colonización de las plantas jóvenes. En cambio, García et al. (2000) evidencian el hecho de que en Sierra Nevada (sur de España), resulta frecuente encontrar plántulas y plantas jóvenes de tejos bajo la protección de arbustos de otras especies que producen frutos carnosos dispersados por aves (véase también Calvia et al., 2023 en el caso de Cerdeña). Por otra parte, Iszkulo et al. (2012) sugieren una aparente dificultad de los tejos a la hora de competir con otras especies más dominantes en los bosques mixtos, como podría ser el caso de *Abies alba* en el oeste de Ucrania.

Juniperus spp.

Uno de los indicadores de la gran capacidad de dispersión de las especies de *Juniperus* spp. es la colonización espontánea de este tipo de plantas que frecuentemente se observa en antiguas terrazas de cultivos donde hace 40-70 años crecían viñas, olivos y almendros. Incluso se han encontrado oxicedros (*Juniperus oxycedrus*) colonizando espontáneamente ambientes fuertemente antropizados que fueron abandonados hace tan solo algunas décadas atrás, como, por ejemplo, en los andenes de la antigua estación de trenes del Côa, valle del Duero (nordeste de Portugal). En este valle también es remarcable la colonización espontánea ocurrida en diversas laderas montañosas situadas junto a los márgenes del río Duero, donde existían cultivos de viñas y olivos. En Monistrol de Montserrat (Catalunya), *J. oxycedrus* (y en menores densidades también *J. phoenicea*) frecuentemente también crecen en antiguos campos de cultivos de viñas, olivos y almendros de diversas laderas montañosas, incluso en aquellas que sufrieron incendios forestales hace varias décadas atrás. En estos casos, es posible que estas plantas cultivadas ejercieran el papel de “señuelos en red” para diversas especies de aves frugívoras (en especial de *Turdus* spp.) que

transportaron semillas de oxicedros y de sabinas procedentes de arbustos cercanos y viceversa.

Fenología de la fructificación y las redes de interacciones animal-planta

En general, las redes de interacciones mutualistas entre animales frugívoros y plantas son de tipo abierto. Esto permite la rápida incorporación de nuevos integrantes, tanto de especies vegetales que producen frutos como de animales frugívoros. Sin embargo, estas redes también pueden asimilar fácilmente especies de plantas foráneas que acaban siendo dispersadas por los frugívoros. Con frecuencia, las plantas que producen frutos carnosos compiten entre sí por los animales que pueden dispersar sus semillas. Cuando especies de plantas con síndromes de dispersión zoócoras son introducidas en una zona o región, este tipo de competencia puede verse ampliada e intensificada. Muchas especies de plantas alóctonas o foráneas atraen un gran número de vertebrados dispersores de semillas. Es precisamente por esta razón por la que diversas especies de aves frugívoras, migratorias o divagantes, suelen frecuentar los parques y los jardines de zonas urbanas y rurales en busca de frutos carnosos de estas especies. Cada vez que un ave se alimenta de frutos de plantas alóctonas, está dejando de consumir frutos de plantas autóctonas en un determinado lugar o región. Por tanto, esta ave también dispersará una menor cantidad de semillas de plantas nativas, lo que puede influir en las tasas de colonización de estas plantas. Como se ha comentado ya, en general, las especies de *Juniperus* no parecen tener problemas para colonizar y establecerse en nuevos lugares (cf. Isla et al., 2023). Sin embargo, si pensamos en los tejos (*T. baccata*), es posible que la competencia de las plantas foráneas pueda interferir e incluso afectar en diversos grados la dispersión y la colonización de esta especie. El período de fructificación de los tejos coincide, total o parcialmente, con los períodos de fructificación de un gran número de especies de plantas ornamentales alóctonas, ampliamente cultivadas en áreas urbanas y rurales de la península ibérica, como es el caso de los *Ligustrum* spp. (Oleaceae) asiáticos. Algunos cultivos, como los extensos olivares (*Olea europaea*; Oleaceae) del centro y sur peninsulares, también coinciden con la fructificación de los tejos. Estas especies, en su conjunto, atraen un número muy elevado de ejemplares de *Turdus* spp. durante sus migraciones en otoño y parte del invierno. Sin

embargo, como se ha señalado en el apartado anterior, algunas de estas especies de plantas a veces también podrían actuar como “señuelos en red” para los frugívoros. En diversas regiones de la península ibérica, los tejos parecen presentar una escasa capacidad de colonización de nuevos ambientes. Evidentemente, las causas de este fenómeno pueden ser diversas: climáticas, edáficas, poblacionales (en este caso, debido al escaso número de individuos adultos en una determinada región), etc. Así pues, sería necesario realizar experimentos de campo (es decir, en condiciones naturales) en diferentes regiones, que permitieran acotar las variables que podrían estar relacionadas con el éxito o el fracaso en los estadios tempranos de colonización de esta especie.

Importancia del Conector Transibérico

El movimiento de genes es esencial para conectar poblaciones o grupos de organismos vivientes que comparten determinadas características comunes, sean estas de especies, subespecies o de ecotipos. Este movimiento puede ocurrir a diferentes escalas geográficas (local, regional, continental o intercontinental) y, a su vez, presentar variaciones significativamente a escala temporal. La manera en que estos movimientos entre poblaciones de plantas, animales, hongos, etc., se producen en el espacio y en el tiempo ejerce una gran influencia ecológica y evolutiva. Actualmente, debido a la influencia humana en los paisajes y los territorios, la gestión de la conectividad ecológica se ha convertido en un elemento clave en la conservación (Cramer et al., 2023). En los últimos años se han llevado a cabo diferentes propuestas e iniciativas destinadas a incrementar la conectividad ecológica en la península ibérica. Entre estas iniciativas, una de las más amplias a escala geográfica, fue desarrollada por el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF España) en 2018 (WWF, 2018).

En lo que se refiere a la conectividad ecológica de diversas poblaciones ibéricas de *Juniperus* spp., así como también de algunas de las últimas poblaciones residuales mediterráneas de *Taxus baccata*, las cadenas montañosas situadas en el centro de la península ibérica son vitales. Se trata de un gran conector ecológico transfronterizo entre España y Portugal, al que de aquí en adelante me referiré como “Conector Transibérico (CTI)”, cuyo eje central

está formado por diversas cadenas montañosas que integran el sistema Central, el sistema Ibérico y áreas adyacentes. Este conector comprende un conjunto de espacios naturales formados esencialmente de ecosistemas mediterráneos y, en algunos casos, de influencia atlántica que se distribuyen a lo largo de un eje este-oeste de un extremo a otro de la península ibérica y donde habitan diversas especies incluidas en las directivas sobre aves y hábitats de la Unión Europea.

Este gran conector tiene potencial para interconectar, en un futuro próximo, áreas naturales situadas relativamente próximas al mar Mediterráneo (como las zonas de Els Ports y las serralades Prelitoral y Litoral catalanas) y del océano Atlántico (ej.: serras de Aire y dos Candeeiros hasta la serra de Sintra, en Portugal). A través de las serralades Prelitoral y Litoral catalanas (cordillera Litoral catalana), estas áreas se conectarían también con los Pirineos y la cordillera Cantábrica (cf. WWF, 2018). De este modo, este conector podría interconectar diversas subpoblaciones que actualmente se encuentran fragmentadas y aisladas, tanto en su eje central como en áreas situadas en sus extremos. De hecho, si comparamos la distribución de las especies de plantas leñosas y herbáceas de Portugal (cf. <https://flora-on.pt>), podemos observar que diversas de ellas presentan pequeños núcleos o subpoblaciones aisladas a lo largo de este conector (ej.: entre las sierras da Estrela, da Lousã y de Sintra) (figura 7). Más difícil se presenta la conectividad estructural y funcional con los sistemas montañosos del sur de la península ibérica, que son igualmente importantes para la pervivencia de las poblaciones mediterráneas de numerosas especies vegetales.

El Conector Transibérico tiene una importancia significativa para la conectividad de las poblaciones ibéricas de plantas (especialmente en lo que se refiere a la dispersión de semillas) (cf. Uzquiano et al., 2014). De hecho, en el pasado geológico reciente también lo tuvo, puesto que, durante la última glaciación del Pleistoceno, el sistema Central y el sistema Ibérico habrían servido de refugio climático para diversas poblaciones de *Taxus baccata* y de *Juniperus* spp. En resumen, se trata, por tanto, de potenciar la conectividad funcional entre áreas naturales transfronterizas mediante la conservación y gestión de una gran red de espacios naturales montañosos que conforman un eje central en la península ibérica y que ya desempeñan un papel significativo en lo que se refiere a la conectividad estructural del territorio.

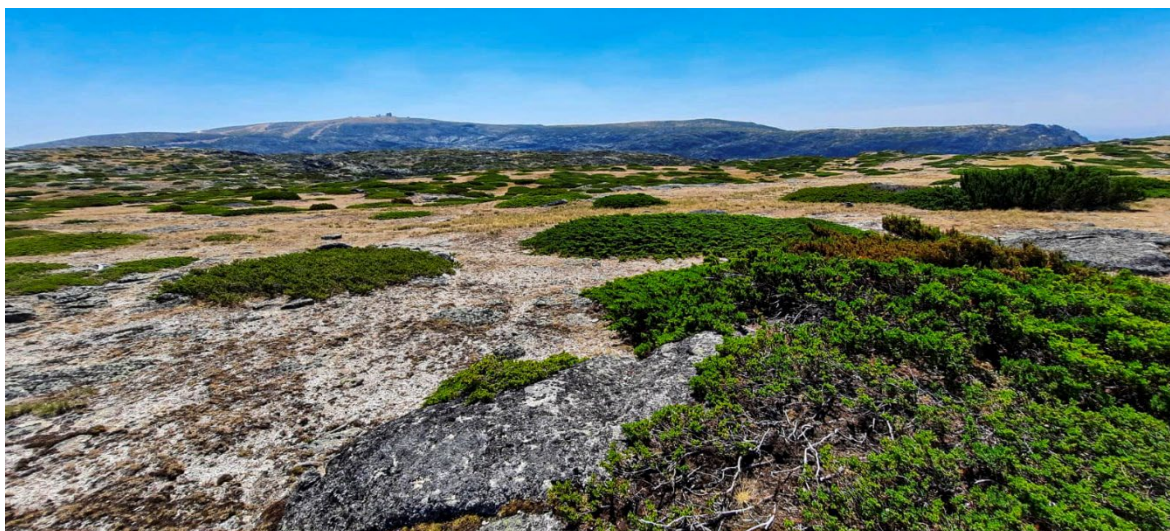


Figura 7. El sistema Central y el sistema Ibérico conforman el eje central del Conector Transibérico (CTI), con potencial para interconectar ecosistemas montañosos situados entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico. En la imagen, cumbre en la serra da Estrela (Portugal) (foto: J.C. Guix).

Efectos del cambio climático antrópico

Diversas proyecciones apuntan a que los efectos del cambio climático impactarán negativamente en los hábitats de numerosas especies de plantas angiospermas y gimnospermas en la península ibérica (véase, por ejemplo, El-Barougy et al., 2023, en el caso de *Juniperus phoenicea*), así como también en otras regiones mediterráneas de Europa (véase Kokkoris et al., 2023, para el caso de *J. drupacea*). De hecho, existen evidencias de que numerosas comunidades vegetales en ambientes que albergan *Taxus baccata* (y, en algunos casos, *Juniperus* spp.; Pérez-Girón et al. 2025) experimentarán rápidas transformaciones debido a determinados efectos producidos o potenciados por el cambio climático antrópico (ej.: el aumento de los episodios de sequías persistentes, la proliferación de incendios forestales, reducción de la cobertura vegetal del dosel en las comunidades donde habitan) (véase, por ejemplo, Thomas & García-Martí, 2015). Se prevé que el aumento de las temperaturas globales provocará desplazamientos (latitudinales y altitudinales) de diversas poblaciones de plantas hacia ambientes con climas más favorables a su colonización y crecimiento. Sin embargo, considerando los rápidos efectos desencadenados por el cambio climático (Pace et al., 2025), prevalece la hipótesis de que

muchas especies de plantas no dispondrán de tiempo suficiente para colonizar ambientes más septentrionales (Wang et al., 2023).

Comparando la fenología de 81 especies de plantas zoócoras de bosque y las rutas migratorias de aves dispersoras de semillas en Europa, González-Varo et al. (2021) han postulado que la mayoría de las semillas de estas plantas estarían siendo transportadas hacia el sur, donde las condiciones climáticas son cada vez más adversas para su desarrollo, mientras que solo una fracción menor de estas semillas estaría siendo dispersada hacia el norte. Esta dinámica, si se confirma, podría afectar la colonización de *Taxus baccata* y la formación de nuevas comunidades vegetales con esta y otras especies.

Sin embargo, tal y como se ha expuesto ya anteriormente, la fenología de la fructificación de *Taxus baccata* y de *Juniperus* spp. es muy irregular, tanto en el espacio como en el tiempo, variando considerablemente en relación con diversos factores, tales como las temperaturas (ej.: entre diferentes altitudes en una misma zona o región), la exposición al sol (ej.: diferencias entre áreas abiertas y el interior de los bosques, o entre las vertientes de solanas y las de umbrías de las elevaciones montañosas), etc. Por otro lado, no son solo los flujos latitudinales de semillas los que juegan un papel ecológico significativo en la resiliencia de las comunidades vegetales; los flujos altitudinales también importan (Mendes et al., 2025). Durante las oscilaciones climáticas ocurridas en el Pleistoceno, gran parte de las plantas gimnospermas (y también diversas angiospermas) probablemente realizaron desplazamientos altitudinales, ascendiendo a cotas más elevadas durante unos períodos y descendiendo a cotas inferiores en otros, acercándose así a sus respectivos “óptimos ecológicos”. De ahí que se remarque la gran importancia, pasada y actual, de los sistemas montañosos en la región mediterránea y en las zonas templadas de Europa. A su vez, a lo largo de la historia geológica, los flujos longitudinales de semillas también han jugado un papel relevante en la colonización de *Juniperus* spp., *Taxus baccata* y otras plantas que producen pseudofrutos, frutos y arilos carnosos en regiones distantes, como es el caso de diversas islas de la Macaronesia.

En las últimas décadas, un conjunto de factores climáticos adversos, como sequías prolongadas y el aumento de la frecuencia de incendios forestales, especialmente los de alta intensidad, están poniendo en riesgo diversos núcleos o poblaciones residuales de

Taxus baccata y otras especies vegetales. La serra da Estrela y la serra do Caramulo, en Portugal, son claros ejemplos de esta situación. Algunos de los valles más húmedos y protegidos de estas sierras han sido escenarios de incendios frecuentes. Muchas de las especies de gimnospermas (posiblemente, la mayoría) no rebrotan después del paso de un incendio forestal, cuando este alcanza temperaturas muy elevadas. Este efecto es muy evidente en el caso de las gimnospermas que producen frutos carnosos. Los tejos son especialmente vulnerables al fuego, siendo los grandes incendios forestales responsables del gran declive de las poblaciones de esta especie. El conjunto de estos factores adversos, su intensidad y su frecuencia, están llevando a estas poblaciones vegetales a situaciones de “acorralamiento climático”, no solo en los valles y vertientes de montañas más protegidas, sino también en las cumbres montañosas más elevadas, donde habitan poblaciones singulares.

Marginación ecológica y deuda de extinción

Desde mediados del siglo XX, se ha llevado a cabo un considerable esfuerzo en identificar, cualificar, cuantificar y preservar la diversidad biológica en diversas regiones del mundo. Sin embargo, se ha prestado poca atención a la abundancia. Más recientemente, el declive acentuado de las poblaciones de determinados grupos de insectos ha encendido las alertas sobre la existencia de una crisis oculta de bioabundancia (Vaughan, 2019; Sarchet, 2024). Dicha crisis de bioabundancia compromete a un gran número de especies y grupos vegetales. Actualmente existen diversas poblaciones de plantas que se encuentran en situación de marginación ecológica y/o de deuda de extinción (véanse, Tilman et al., 1994, Aguilar et al., 2009, y Britnell et al., 2023 para las definiciones de estos términos). Existe una gran cantidad de poblaciones vegetales residuales que son verdaderamente únicas, pero que se encuentran en situación de declive acentuado. Varias de estas poblaciones probablemente presentan escasa variabilidad genética, lo que las ponen en riesgo inminente en el caso de la aparición de enfermedades y plagas foráneas, entre otras amenazas.

Así pues, una vez más, se presenta un gran dilema en la biología de la conservación: ¿mantener las poblaciones residuales, genéticamente diferenciadas, en estado de aislamiento poblacional o reconectarlas con otras poblaciones próximas (genética y geográficamente)? Este dilema afecta a la manera de abordar y aplicar los refuerzos poblacionales en las poblaciones más arrinconadas (que, en este caso, podrían realizarse con individuos del mismo núcleo o población aislada, o con individuos procedentes de otras poblaciones). Sea cual sea la respuesta a esta cuestión, cada caso debería analizarse de manera individualizada y las estrategias de conservación establecerse a partir del consenso científico.

Taxus baccata

El tejo se encuentra en regresión en gran parte de Europa. El declive de sus poblaciones es más evidente en el sur de su distribución geográfica (cf. Calvia et al., 2024), en la región mediterránea, lo que conduce a esta especie a un escenario de marginación ecológica. En el norte de África y en la región mediterránea de la península ibérica, la situación del tejo es aún más preocupante en cuanto a su conservación (Camprodon et al., 2016; Romo et al., 2017), lo que le sitúa también en proceso de deuda de extinción en estas regiones. La reducción de su área de ocupación y la consecuente pérdida de hábitats ha generado una situación en que las poblaciones remanentes se han visto abocadas a vivir en los extremos climáticos y topográficos de sus nichos históricos en la península ibérica.

Con frecuencia, una aparentemente escasa capacidad de dispersión genética de esta especie (cf. Chybicki & Oleksa, 2018) es señalada como una de las causas que agudizan los efectos de la fragmentación y el aislamiento de determinadas poblaciones residuales mediterráneas (Camprodon et al., 2016). Sin embargo, como se ha expuesto anteriormente, esta posible baja dispersión genética podría deberse más a unas escasas posibilidades de colonización exitosas hasta la fase adulta de los tejos (debido a los cambios que se están produciendo en los ambientes que les eran más favorables) que propiamente a una baja capacidad de dispersión de semillas.

Por otra parte, la influencia humana directa aún está produciendo efectos negativos en las poblaciones residuales de tejos. En las últimas décadas, diversas regiones de Europa han padecido la tala masiva de ramas de diversas especies de plantas leñosas que se destinan

mayoritariamente al comercio de coronas de flores. Entre las especies más buscadas en este tipo de práctica se encuentran el lentisco (*Pistacia lentiscus*) y el madroño (*Arbutus unedo*), en las regiones mediterráneas, y el laurel (*Laurus nobilis*) y el madroño en regiones de clima o influencia atlántica. A estas especies, recientemente se ha añadido también la tala furtiva de tejos (véase, por ejemplo, 324, 2024), lo que pone las escasas poblaciones de la península ibérica en grave riesgo, considerando que se trata de una especie de crecimiento lento.

Juniperus spp.

Recientemente distintas evidencias (ej.: desecamiento de ramas, mortandad elevada) sugieren que el aumento de las temperaturas y de los episodios de sequías más severas (tanto en intensidad como en el tiempo) también están sometiendo a diversas poblaciones de *Juniperus* spp. a situaciones de elevado estrés metabólico. Este parece ser el caso de *J. communis* en determinadas regiones situadas en latitudes septentrionales, como en los ecosistemas de tundra (cf. Carrer et al., 2025). Algunas especies termófilas, como *J. oxycedrus*, están siendo también afectadas por este tipo de impacto, especialmente en las regiones con mayor incidencia de la aridez en la cuenca mediterránea europea y norteafricana (figura 8).

Cuando coinciden episodios de olas de calor prolongadas durante períodos de sequía extremos, la combinación de estrés térmico y estrés hídrico puede causar daños graves e irreversibles en especímenes de *Juniperus*, especialmente cuando estos crecen en suelos poco profundos situados en terrenos muy pedregosos o sobre losas de piedra. De forma similar, diversas poblaciones de *Juniperus* spp. de alta montaña podrían estar siendo sometidas a este tipo de impacto (cf. Pérez-Girón et al. 2025). Este podría ser el caso de las poblaciones de *J. communis* en las zonas más elevadas (1850-1960 m de altitud) de la serra da Estrela (Portugal), donde se ha observado recientemente la desecación de ramas de especímenes de edad avanzada. A pesar de estas amenazas, las zonas serranas continúan ofreciendo las mejores condiciones de supervivencia para gran parte de las especies de gimnospermas zoócoras en la península ibérica. Tal y como se ha mencionado anteriormente, durante la última glaciación diversas zonas montañosas y áreas situadas en



Figura 8. Aspecto de un espécimen de *Juniperus oxycedrus* en Monistrol de Monserrat (Catalunya) después de un largo período (2021-2024) de escasas lluvias (arriba). Especimen de *J. oxycedrus* dos años después de un incendio forestal en el valle del Duero, Portugal (abajo) (fotos: J.C. Guix).

sus entornos constituyeron importantes refugios climáticos, ecológicos y evolutivos para numerosas poblaciones de plantas, animales y hongos. Así pues, la importancia de los grandes sistemas montañosos es vital para la conservación de las poblaciones del tejo (*Taxus baccata*), de las sabinas y de los enebros (*Juniperus* spp.). Son igualmente importantes para diversas especies vegetales pertenecientes a otros grupos vegetales en la península, en este caso de angiospermas (ej.: el laurel lusitano, *Prunus lusitanica*). En este sentido, el papel del Conector Transibérico, como eje central de la conectividad estructural ibérica, es fundamental debido a su importancia para la pervivencia de estas especies y de las comunidades vegetales que las integran.

Endemismo ibérico

Juniperus navicularis es una especie que se distribuye en el entorno del estuario del río Sado y la península de Setúbal (Portugal), extendiéndose localmente hacia el este, algunas decenas de kilómetros hasta el margen sur del río Tajo y al sur, hasta Aljezur (distrito de Faro, Algarve). Existen también algunos rodales cerca de Figueira da Foz y en el sudoeste de España (en Huelva y en el litoral de Cádiz) (Diez-Garretas et al., 2016; véase también *Juniperus navicularis* en <https://flora-on.pt>). En Portugal, varias poblaciones de esta especie se encuentran bajo la amenaza del crecimiento urbanístico relacionado con el turismo de costa. Diversas zonas costeras donde habitan carecen de un estatus de protección específico, siendo vulnerables a distintos tipos de impactos (apertura de pistas forestales, afluencia masiva de turistas en las zonas de dunas, incendios forestales, construcción de viviendas, proyectos de construcción de hoteles, campos de golf, aparcamientos de vehículos, etc.). En los últimos años, la presión turística y urbanística ha sido mayor en la península de Troia (anexo I), Comporta, Melides y en las zonas del Carvalhal (MAPA, 2020; Ramos et al., 2024; Lopes, 2025).

Endemismos insulares

Las islas de la Macaronesia constituyen una región con una altísima diversidad biológica que alberga un gran número de especies/subespecies endémicas. Entre estas se encuentran tres especies de *Juniperus* (algunas de las cuales están siendo objeto de revisiones taxonómicas): *J. cedrus* de las islas Canarias (y Madeira, dependiendo del criterio que se aplique), *J. maderensis* o *J. cedrus* subsp. *maderensis*, de la isla de Madeira y *J. brevifolia*,

del archipiélago de las Azores (Rumeu et al., 2011). Todas ellas merecen una atención especial desde el punto de vista de la conservación. *Juniperus brevifolia* suele encontrarse en la mayoría de las islas Azores, incluyendo las más occidentales del archipiélago (isla de Flores e isla do Corvo) (figura 9). Se considera probablemente extinta en la isla de Santa Maria (véase *Juniperus brevifolia* en <https://flora-on.pt>). Existen poblaciones diferenciadas (algunas de ellas designadas como subespecies) en determinadas islas (Elias & Dias, 2014). Aunque sus poblaciones no han sido objeto de impactos evidentes en las últimas dos décadas, el avance de los pastizales destinados a la ganadería lechera a cotas de altitud cada vez más elevadas constituye una amenaza potencial que debe considerarse. Por otro lado, la presión urbanística ha impactado también en las poblaciones más cercanas al mar (por debajo de los 100 m de altitud), donde se ha identificado una población designada con estatus infraespecífico: *J. brevifolia* subsp. *maritima* (Elias & Dias, 2014).



Figura 9. Bosque bajo de *Juniperus brevifolia* en la isla de Flores, Azores (Portugal) (foto: J.C. Guix)

El papel de las gimnospermas en la restauración de la funcionalidad ecológica

La idea o noción de funcionalidad de los ecosistemas tiene en cuenta el papel que cada especie desempeña en el ambiente, dando especial énfasis a las interacciones entre sus componentes biológicos (tanto desde el punto de vista cualitativo como cuantitativo). En las últimas décadas los ecosistemas forestales y las maquias estacionales y perennes experimentaron una notable regeneración espontánea, fruto, en gran parte, del éxodo rural y del abandono de tierras agrícolas. Sin embargo, en este proceso de regeneración espontánea, muchos de estos ecosistemas perdieron parte de sus complejidades y funcionalidades. Esto ocurrió a causa de la drástica reducción o, incluso, la extinción local de poblaciones de algunas especies de plantas, hongos y animales.

Cuanto más grande es la riqueza y la abundancia de especies autóctonas de plantas y animales (entre otros grupos) en un área, mayores son las posibilidades de que se establezcan interacciones ecológicas, lo que, a su vez, conlleva a un incremento en la funcionalidad de los ecosistemas. Por tanto, los procedimientos de restauración ambiental pasan necesariamente por enriquecer las comunidades vegetales y animales y las redes de interacciones mutualistas. Esto puede conseguirse reforzando las poblaciones de plantas que localmente o regionalmente son ya muy escasas o se encuentran en situación vestigial. De esta forma, es posible aumentar el espectro de oferta de tipos de frutos en diferentes épocas del año. En este sentido, las gimnospermas zoócoras pueden contribuir a enriquecer las comunidades vegetales y las redes de interacciones mutualistas animales-plantas. Para ello es de vital importancia restaurar la conectividad funcional en las zonas o regiones donde este tipo de plantas han desaparecido o donde han sido diezmadas. Es fundamental restaurar áreas degradadas o depauperadas con especies nativas de cada región, considerando sus respectivas áreas de distribución potencial y sus requerimientos ambientales (rangos altitudinales y pluviométricos, tipos de hábitat, etc.).

Restauraciones con *Taxus baccata*

En los últimos años se han desarrollado algunos trabajos de restauración ambiental en áreas o zonas de antiguas tejedas, incluyendo tanto aquellas que fueron taladas como otras que fueron gravemente afectadas por incendios forestales (véase, por ejemplo, Camprodon

et al., 2016; Cabral et al., 2018; Ramil-Rego et al., 2023). En gran parte de Europa se puede considerar a *Taxus baccata* como una especie ‘antropófito’ (término definido aquí como: especie o poblaciones vegetales autóctonas que habitan una región gracias a la intervención directa y deliberada de los humanos). En Gran Bretaña, por ejemplo, existen numerosos bosques de tejos que fueron plantados hace décadas e incluso siglos en propiedades rurales y antiguos cotos de caza (véase, por ejemplo, Tittensor, 1980; Toca Gutiérrez & Toca Gutiérrez, 2023). A pesar de la escasa colonización de plantas jóvenes de tejos en los bosques británicos, las tejedas perviven debido a la gran longevidad de estos árboles. En Irlanda, algunos indicios apuntan a que el tejo habría sido relativamente abundante también en tiempos históricos (Delahunty, 2007), en parte, posiblemente, gracias a la intervención humana.

En el pasado, las ramas de los tejos fueron muy utilizadas para la confección de arcos y ballestas. La madera de tejo es flexible y resistente, lo que la hace especialmente idónea para la confección de grandes arcos, como los “longbows” ingleses (Bjurhager et al., 2013), un tipo de arma de guerra que se mostró muy eficaz durante la segunda mitad de la Edad Media y comienzos de la Edad Moderna (Tittensor, 1980; Delahunty, 2007; Camprodon et al., 2016). De este modo, durante el Medievo, los bosques de tejos se convirtieron en una fuente de recursos estratégicos en tiempos de guerra, especialmente en Inglaterra. De hecho, es probable incluso que la demanda de madera de esta especie para uso militar haya tenido también un considerable impacto en algunos de los antiguos bosques residuales de tejos en Europa continental (Tittensor, 1980; Toca Gutiérrez & Toca Gutiérrez, 2023; Kaiser et al., 2024). El carácter antropófito de gran parte de las tejedas británicas no es único. Existen datos, en unos casos, e indicios, en otros, de la existencia de bosques de *Taxus baccata* de origen antrópico repartidos por Europa continental (véanse, por ejemplo, Tittensor, 1980 e Iszkulo et al., 2016).

Restauraciones con *Juniperus* spp.

Como se ha expuesto anteriormente *Juniperus oxycedrus* y *J. phoenicea* son capaces de recolonizar espontáneamente áreas de cultivos abandonados (ej.: almendrales, olivares, viñedos, algarrobales) (véase también Escribano-Ávila et al., 2013), frecuentemente en terrenos poco fértiles y muy pedregosos. Dada su relativa resistencia frente a los períodos

prolongados de escasez de agua, son especialmente recomendables en la restauración ambiental de áreas degradadas. Otras especies de este género, como *J. turbinata*, *J. thurifera* y *J. navicularis*, también pueden ser adecuadas en determinados lugares o zonas de sus respectivas áreas de distribución geográficas.

Creación de ‘antroposilvas’

Tal y como se ha expuesto anteriormente, *Taxus baccata* aparentemente mantiene unas tasas de reclutamiento aceptables en unas zonas, mientras que presenta problemas de colonización en otras áreas o regiones de su área de distribución potencial. Por ser una especie esencialmente dioica (aunque también se ha documentado la existencia de individuos monoicos), con aparente baja dispersión genética en algunas áreas, necesita crecer en agrupamientos más o menos numerosos para que los árboles adultos puedan reproducirse eficientemente (con elevadas tasas de polinización) y producir suficientes semillas viables que permitan una dispersión efectiva, posibilitando un elevado grado de colonización de plántulas y plantas jóvenes. Estos primeros estadios de colonización dependen, en gran medida, de una monitorización continuada de las condiciones ambientales en cada lugar y zona.

Para ello, es necesario crear más ‘antroposilvas’ (núcleos de bosques tutelados) de *T. baccata*, ecológicamente conectadas entre sí, para que la especie pueda iniciar un proceso de recuperación de sus poblaciones. La finalidad de estos bosques es reforzar las poblaciones de tejos para ampliar así su área de ocupación y que de este modo funcionen como núcleos de dispersión de polen y semillas hacia nuevas áreas (cf. García-Martí & Ferrer, 2013; Thomas & García-Martí, 2015). Es recomendable que estos núcleos sean creados, preferentemente, a partir de semillas de poblaciones silvestres de tejos (del mayor número de individuos posibles y dentro de las áreas de distribución potencial de la especie) procedentes de las zonas naturales más cercanas a las áreas donde se pretendan crear nuevas tejedas. Con este fin, es vital que las administraciones públicas se impliquen en un proceso continuado de creación, protección y gestión de estos núcleos de tejedas. Una de las prácticas que se deben tener en cuenta en los trabajos de creación de tejedas o de

restauración ambiental de bosques mixtos con tejos es la dispersión asistida de semillas (cf. Corlett, 2012; Guix, 2017; 2021). Esta práctica de antropocoria permite que las plantas jóvenes colonicen con éxito nuevos ambientes, ya que, al desarrollar raíces más profundas en el suelo que las plantas generadas en viveros forestales, adquieren mayor resistencia ante los episodios de sequía, lo que contribuye a formar poblaciones y comunidades más resilientes a los efectos combinados del cambio climático.

Teniendo en cuenta los efectos actuales y futuros del cambio climático, cabe considerar también no solo la creación de ‘antroposilvas’ en antiguas áreas de distribución ya perdidas (o históricas), sino también en áreas cercanas que sean propicias para el desarrollo de estos bosques. Así mismo, es vital considerar las proyecciones de los modelos climáticos, a corto y medio plazo, y la necesidad de aplicar medidas de gestión adecuadas para cada región (cf. Casals et al., 2015; Camprodon et al., 2016; Sedmáková et al., 2017). En este sentido, los jardines botánicos, así también como las fincas públicas y privadas, pueden desempeñar un importante papel en la recuperación de esta y otras especies de plantas leñosas amenazadas (o con poblaciones en declive), especialmente en la región mediterránea de Europa y de África.

Actualmente diversos remanentes de tejedas, o tejos aislados, se encuentran asociados a torrentes (perennes o intermitentes) y otros cursos de agua en zonas montañosas en la región mediterránea de la península ibérica o incluso en pequeños valles angostos o más cerrados. Este hecho indica que estos ambientes de algún modo han servido de refugio para la especie. Entre los factores que podrían estar relacionados con esta persistencia de los tejos en estos ambientes se encuentran la dificultad de acceso humano en épocas pasadas, la mayor humedad edáfica y una mayor protección de estos ambientes frente a los incendios forestales. Así pues, es importante tener en cuenta estos factores potencialmente favorables al crecimiento de los tejos a la hora de escoger los emplazamientos de nuevas tejedas. La estrategia de creación de estos bosques tutelados podría ser útil también en la recuperación, en otras regiones y continentes, de las poblaciones de otras especies pertenecientes a la familia Taxaceae (ej.: en el caso de *Taxus globosa* de Mesoamérica), así como de especies de gimnospermas pertenecientes a otras familias (ej.: *Araucaria angustifolia*, Araucariaceae en Sudamérica) y de angiospermas (ej.: *Dracaena draco*,

Asparagaceae en la Macaronesia; *Prunus lusitanica*, Rosaceae en la península ibérica) amenazadas o en peligro de extinción.

‘Antroposilvas’ en zonas urbanas y periurbanas

Como se ha comentado ya, una de las grandes amenazas para las tejedas remanentes en las últimas décadas en la región mediterránea de Europa y de África ha sido el fuego. El aumento en la frecuencia e intensidad de los incendios forestales ha mermado rápidamente las poblaciones de tejos y ha comprometido a esta y otras especies de plantas. En situaciones de simultaneidad de grandes incendios forestales y de escasez de recursos económicos y medios prácticos, las zonas urbanas reciben prioridad en la lucha contra las llamas frente a las zonas naturales y agrícolas. Este hecho suscita cuestiones que invitan a cierto grado de reflexión y replanteamiento en las estrategias de conservación. En este sentido, una posibilidad viable sería la utilización de áreas seminaturales urbanas y periurbanas para crear nuevas tejedas e incluso otros núcleos de bosques tutelados con diversas especies (ej.: *Taxus baccata* y *Prunus lusitanica*, entre otras especies).

Existen numerosas ciudades que cuentan con áreas (algunas incluso bastante extensas) que podrían ser adecuadas para la implantación de bosques con especies vegetales autóctonas amenazadas de extinción. Incluso urbes medianas y pequeñas, que disponen aún de antiguas fincas, “tapadas” u otros tipos de terrenos, podrían ser adecuadas para la formación de tejedas. Algunas de estas áreas, tras ser debidamente evaluadas en cuanto a sus condiciones ecológicas (edáficas, climáticas, etc.), podrían albergar varias de estas especies, tal y como se ha demostrado ya, a escala reducida, en diversos parques y jardines públicos y privados (figura 10; sin embargo, véase también el anexo IV).

De este modo, gracias a las redes de interacciones mutualistas animales-plantas (en este caso, por medio de la frugivoría y la dispersión de semillas por animales) y a la intervención humana directa (recolecta de semillas destinadas a la dispersión asistida o a la creación de viveros para la repoblación), estos núcleos de bosques tutelados funcionarían como centros de difusión de plantas autóctonas hacia áreas contiguas o próximas.

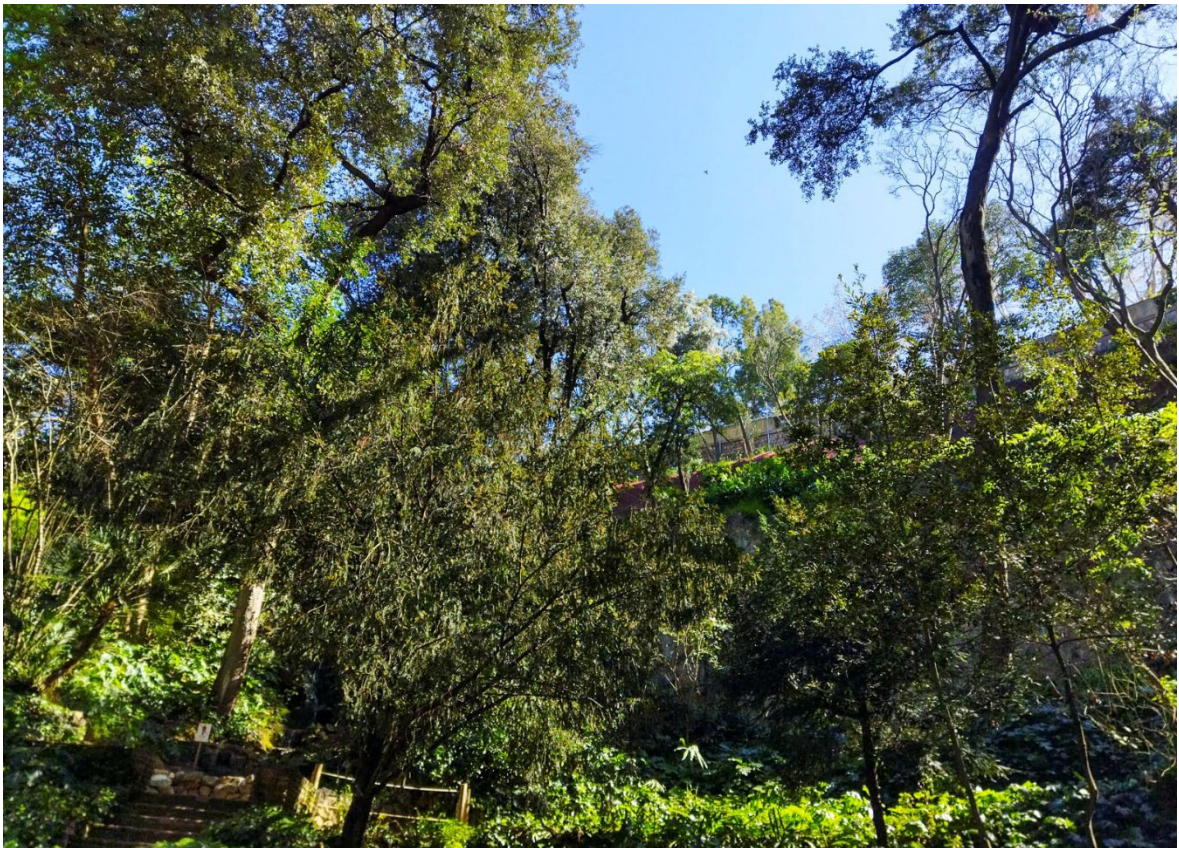


Figura 10. ‘Antroposilvas’ con tejos en los jardines de la Fundación Calouste Gulbenkian de Lisboa (arriba) y en el Jardín Botánico Histórico de Barcelona (abajo) (fotos: J.C. Guix).

Agradecimientos

Gracias a Sofia Cruz Alves Guix, Isabel M.S. Cruz Alves, Miguel Correia Ferreira, Núria Pocino Serra, Santi Mañosa, Gerard Guix, Daniel Guix, Miguel Ángel Carretero y Catarina Castela dos Santos Rato por la ayuda prestada durante algunas campañas de campo. A Júlio Cesar Roma, por el apoyo ofrecido en diversas ocasiones a lo largo de este trabajo. A Xavier Larruy, por proporcionar las fotografías de *Turdus* spp.

A Noemí Cortés, por la revisión del texto en castellano. A Santi Mañosa y Núria López Mercader, por el apoyo en la fase de edición. Esta publicación forma parte del curso “Interacciones mutualistas entre animales y plantas”, en el ámbito del Proyecto Neopangea, iniciado en el año 2021, que cuenta como entidades colaboradoras con la Universitat de Barcelona, el Research Centre in Biodiversity and Genetic Resources (CIBIO-InBIO) - Universidade do Porto, y la ONG CICLOS, Associação de Integração Socioambiental.

Referencias bibliográficas

Aguilar, R.; Ashworth, L.; Cagnolo, L.; Jausoro, M.; Quesada, M. & Galetto, L. 2009. Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados (Pp.199-230). In: *Ecología y evolución de interacciones animal-planta: conceptos y aplicaciones* (Medel, R.; Aizen, M.A. & Zamora, R., eds.). Editorial Universitaria. Santiago de Chile.

Bacchetta, G. & Farris, E. 2007. Studio fitosociologico, ecologico e corologico dei boschi di *Taxus baccata* L. in Sardegna (Italia) (Pp. 195-204). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejeras Mediterráneo Occidental*. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

Bebchuk, T. et al. 2024. Sudden disappearance of yew (*Taxus baccata*) woodlands from eastern England coincides with a possible climate event around 4.2 ka ago. *Quaternary Science Reviews* 323 (2024)108414.

Benham, S. E., Houston Durrant, T., Caudullo, G., de Rigo, D. 2016. *Taxus baccata* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayán, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e015921+

Bjurhager, I.; Gamstedt, E.K.; Keunecke, D.; Niemz, P. & Berglund, L.A. 2013. Mechanical performance of yew (*Taxus baccata* L.) from a longbow perspective. *Holzforschung* 67(7): 763-770. DOI: 10.1515/hf-2012-015

Britnell, J.A.; Zhu, Y., Kerley, G.I.H. & Shultz, S. 2023. Ecological marginalization is widespread and increases extinction risk in mammals. *PNAS* 120 (3): e2205315120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2205315120>

Cabral, I.G., Neiva, R. & Martins, J.P. 2018. *Relatório de atividades de conservação pós-Life. Ação F.3. Projeto LIFE12NAT/PT/000950 Restaurar bosquetes de teixo [9580* Florestas mediterrânicas de Taxus baccata]*. Projeto LIFE-TAXUS (Coordenação do projeto: Isabel Maria Pereira Garcia Cabral). Quercus – Associação Nacional de Conservação da Natureza. 19p.

Calvia, G.; Casula, P.; Farris, E.; Fenu, G.; Fantini, S. & Bacchetta, G. 2023. Shrub cover and soil moisture affect *Taxus baccata* L. regeneration at its southern range. *Plants* 2023, 12, 1819. <https://doi.org/10.3390/plants1209181>

Calvia, G.; Hidalgo, P.J.; López-Tirado, J.; Farris, E.; Fenu, G. & Bacchetta, G. 2024. From current to potential distribution: the case of *Taxus baccata* (Taxaceae, Pinales) on the island of Sardinia (Italy). *Plant Biosystems*. 15p. <https://doi.org/10.1080/11263504.2024.2360473>

Camprodon J., Guixé D., Casals P., Caritat, A., Buqueras X., García-Martí X., Reverté J., Rios A. I., Beltrán M., Llovet J., Taüll M., Vives A., Àguila V., Casas C. 2016. *Conservación de las tejedas mediterráneas. Manual de buenas prácticas*. Proyecto Life TAXUS. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.

Carrer, M.; Dibona, R.; Frigo, D.; Gorlanova, L.; Hantemirov, R.; Unterholzner, L.; Normand, S.; Treier, U.A. & Prendin, A.L. 2025. Common Juniper, the Oldest Nonclonal Woody Species across the Tundra Biome and the European Continent. *Ecology* 106(1): e4514. <https://doi.org/10.1002/ecy.4514>

Casals, P., Camprodon, J., Caritat, A., Rios, A.I., Guixé, D., Garcia-Marti, X., Martín-Alcón, S., Coll, L. 2015. Forest structure of Mediterranean yew (*Taxus baccata* L.) populations and neighbor effects on juvenile yew performance in the NE Iberian Peninsula. *Forest Systems* 24(3), e042, <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015243-07469>

Charco-García, J. 2007. Biogeografía del tejo (*Taxus baccata* L.) en el norte de África (Pp. 177-183). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejeras Mediterráneo Occidental*. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

Chybicki, I.J. & Oleksa, A. 2018. Seed and pollen gene dispersal in *Taxus baccata*, a dioecious conifer in the face of strong population fragmentation. *Annals of Botany* 122: 409-421. DOI: 10.1093/aob/mcy081

Connor, S.E. et al. 2024. Original plant diversity and ecosystems of a small, remote oceanic island (Corvo, Azores): Implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 291 (2024) 110512.

Corlett, R.T. 2012. The shifted baseline: Prehistoric defaunation in the tropics and its consequences for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 2012. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2012.11.012>

Cotado, A. & Munné-Bosch, S. 2020. Distribution, trade-offs and drought vulnerability of a high-mountain Pyrenean endemic plant species, *Saxifraga longifolia*. *Global Ecology and Conservation* 22 (2020) e00916. <http://www.elsevier.com/locate/gecco>

Cramer, A.N.; Hoey, J.A.; Dolan, T.E.; Gatins, R.; Toy, J.A.; Chancellor, J.L.; Palkovacs, E.P.; Garza, J.C. & Beltran, R.S. 2023. A unifying framework for understanding ecological and evolutionary population connectivity. *Front. Ecol. Evol.* 11: 1072825. DOI: 10.3389/fevo.2023.1072825

Dhar, A.; Ruprecht, H.; Klumpp, R. & Vacik, H. 2006. Stand structure and natural regeneration of *Taxus baccata* at “Stiwollgraben” in Austria. *Dendrobiology* 56: 19-26.

Deforce, K. & Bastiaens, J. 2007. The Holocene history of *Taxus baccata* (yew) in Belgium and neighbouring regions. *Belg. J. Bot.* 140: 222-237.

Delahunty, J.L. 2007. The ethnobotanical history and Holocene extent of yew (*Taxus baccata* L.) on the Irish landscape. *Journal of Ethnobiology* 27(2): 204-217.

Diez-Garretas, B.; Pereña, J. & Asensi, A. 2016. Morphological analysis, chorology and ecology of *Juniperus navicularis* Gand. in the Iberian Peninsula. *Plant Biosystems*. <http://dx.doi.org/10.1080/11263504.2016.1149118>

Dobrowolska, D.; Olszowska, G. & Niemczyk, M. 2012. Stand structure and population of yew (*Taxus baccata* L.) in the Cisy Rokickie and Bogdanieckie Cisy reserves. *Leśne Prace Badawcze / Forest Research Papers* 73(4): 313-322. DOI: 10.2478/v10111-012-0030-4

Draper, D. & Marques, I. 2007. *Taxus baccata* en Portugal y sus perspectivas futuras frente al cambio global (Pp. 171-176). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejeras Mediterráneo Occidental*. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

El-Barougy, R.F., Dakhil, M.A.; Halmy, M.W.A.; Cadotte, M.; Dias, S.; Farahat, E.A.; El-keblawy, A. & Bersier, L.-F. 2023. Potential extinction risk of *Juniperus phoenicea* under global climate change: Towards conservation planning. *Global Ecology and Conservation* 46 (2023) e02541. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02541>

Elias, R.B. & Dias, E. 2014. The recognition of infraspecific taxa in *Juniperus brevifolia* (Cupressaceae). *Phytotaxa* 188(5): 241-250. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.188.5.1>

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.

García-Martí, X. & Ferrer, P. 2013. La creación de núcleos de dispersión – reclamo como modelo de restauración ecológica forestal (Pp. 149-159). In: *Avances en la restauración de sistemas forestales. Técnicas de implantación* (Martínez-Ruiz, C.; Lario, F.J.; Fernández-Santos, B., eds.). SECF-AEET, Madrid.

Gegechkori, A. 2018. Patterns of distribution and survival of European yew (*Taxus baccata* L.) in an alpine tree line ecotone in the Great Caucasus (Georgia). *Annals of Agrarian Science* 16: 170-176. <https://doi.org/10.1016/j.aasci.2018.02.006>

González-Varo, J.P. et al. 2021. Limited potential for bird migration to disperse plants to cooler latitudes. *Nature* 595, 75–79. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03665-2>

Guix, J.C. 2017. Biogeografía, ecología y conservación en la Neopangea: nuevos retos en Brasil. *Orsis* 31: 3-20. <https://doi.org/10.5565/rev/orsis.40>

Guix, J.C. 2021. *Interacciones mutualistas entre animales y plantas. VII. Restauración y gestión ambiental*. Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal. Universitat de Barcelona, Volum 13, 51 p.

Guixé, D.; Ríos, A. & Camprodon, J. 2015. Richness and abundance of predators and dispersers of seeds of yew in Catalonia (Pp. 199-207). In: *Actas de las IV Jornadas Internacionales del Tejo. Gestión, conservación y cultura de les tejedas en los sistemas forestales mediterráneos* (Caritat, A., ed.). Monestir de Poblet, 23-25 de octubre de 2014. Centre Tecnològic Forestal de Catalunya. Solsona. 352 p.

Herrera, C. M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73(5): 1832-1841.

Isla, J.; Jácome-Flores, M.; Arroyo, J.M. & Jordano, P. 2023 The turnover of plant–frugivore interactions along plant range expansion: consequences for natural colonization processes. *Proc. R. Soc. B* 290: 20222547. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2547>

Iszkulo, G.; Didukh, Y.; Giertych, M.J.; Jasińska, A.K.; Sobierajska, K. & Szmyt, J. 2012. Weak competitive ability may explain decline of *Taxus baccata*. *Annals of Forest Science* 69: 705-712. DOI: 10.1007/s13595-012-0193-4

Iszkulo, G.; Pers-Kamczyc, E.; Nalepka, D.; Rabska, M.; Walas, Ł. & Dering, M. 2016. Postglacial migration dynamics helps to explain current scattered distribution of *Taxus baccata*. *Dendrobiology* 76: 81-89. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.076.008>

IUCN Red List, 2025. *The International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species*. Version 2024-2. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Consultado en 19/02/2025. <https://www.iucnredlist.org>

Jordano, P. 2017. What is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology* 105: 75-84. DOI: 10.1111/1365-2745.12690

Kaiser, K.; Theuerkauf, M.; van der Maaten, E.; van der Maaten-Theunissen, M. & Beil, A. 2024. Forest history from a single tree species perspective: natural occurrence, near extinction and reintroduction of European yew (*Taxus baccata* L.) on the Darss-Zingst peninsula, southern Baltic Sea coast. *European Journal of Forest Research* 143: 917-942. <https://doi.org/10.1007/s10342-024-01665-1>

Kokkoris, I.P.; Kougioumoutzis, K.; Charalampopoulos, I.; Apostolidis, E.; Apostolidis, I.; Strid, A.; Dimopoulos, P. 2023. Conservation responsibility for priority habitats under future climate conditions: A case study on *Juniperus drupacea* forests in Greece. *Land* 2023, 12, 1976. <https://doi.org/10.3390/land12111976>

Laguna, E. & Gamisans, J. 2007. Situación del tejo (*Taxus baccata* L.) en Córcega y acciones para su conservación (Pp. 185-194). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas*

Internacionales sobre el tejo y las tejas Mediterráneo Occidental. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

Lavabre, J.E. & García, D. 2015. Geographic consistency in the seed dispersal patterns of *Taxus baccata* L. in the Iberian Peninsula. *Forest Systems* 24 (3), e040. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015243-07462>.

Lopes, S. 2025. *Pinheirinho: o megaprojeto que está a nascer perto da Comporta vai ter 2 hotéis de luxo*. Reportaje digital. NiT Noticias. Consultado en 25/1/2025. <https://www.nit.pt/fora-de-casa/turismos-rurais-e-hoteis/pinheirinho-o-megaprojeto-que-esta-nascer-na-comporta-vai-ter-2-hoteis-de-luxo>

Mahaffey, A.A.; Ewers, F.W.; Bozak, K. & Bobich, E.G. 2020. Factors affecting survival of California juniper in its lower elevation range in the northwestern Sonora Desert. *Plant Ecol.* 221: 501-514. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01028-x>

Mao, K.; Hao, G.; Liu, J.; Adams, R.P. & Milne, R.I. 2010. Diversification and biogeography of *Juniperus* (Cupressaceae): variable diversification rates and multiple intercontinental dispersals. *New Phytologist* 188: 254-272. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03351.x>

MAPA 2020. *Grandes projectos turístico-imobiliários ameaçam a orla costeira entre Tróia e Melides*. Reportaje digital. Jornal Mapa. Consultado en 28/02/2025. jornalmapa.pt/2020/09/08/turismo-troia-melides/

Mayol, J.; Forteza, V.; Bosch, G.; Manzano, X. & Alomar, G. 2007. El tejo, *Taxus baccata* en Mallorca: biología y conservación. Nota preliminar (Pp. 153-159). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejas Mediterráneo Occidental*. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

Mayol, M.; Riba, M.; González-Martínez, M. C.; Bagnoli, F.; Beaulieu, J. L.; Berganzo, E.; Burgarella, C.; Dubreuil, M.; Krajmerová, D.; Paule, L.; Romsaková, I.; Vettori, C.; Vincenot, L. & Vendramin, G. G. 2015 Adapting through glacial cycles: insights from along-lived tree (*Taxus baccata*). *New Phytologist* 208: 973-986. <https://doi.org/10.1111/nph.13496>

Mendes, S.B.; Nogales, M.; Vargas, P.; Olesen, J.M.; Marrero, P.; Romero, J.; Rumeu, B.; González-Castro, A. & Heleno, R. 2025. Climb forest, climb: diverse disperser communities are key to assist plants tracking climate change on altitudinal gradients. *New Phytologist* 245: 1315-1329. DOI: 10.1111/nph.20300

Moir, A.; Hindson, T.; Hills, T. & Haddelsey, R. 2013. The exceptional yew trees of England, Scotland and Wales. *Quarterly Journal of Forestry* 107(3): 185-191.

Moosavi, S.J.; Buddle, K.B.; Heurich, M. & Mueller, M. 2024. Genetic variation of English yew (*Taxus baccata* L.) in the Bavarian Forest National Park, Germany. *European Journal of Forest Research*. Published online: 24 April 2024. <https://doi.org/10.1007/s10342-024-01687-9>

Mugnaini, S.; Nepi, M.; Guarnieri, M.; Piotto, B. & Pacini, E. 2007. Pollination drop in *Juniperus communis*: Response to deposited material. *Annals of Botany* 100: 1475-1481. DOI: 10.1093/aob/mcm253

Ninot, J.M.; Romo, À. & Sesé, J.A. 1993. *Macizo del Turbón y sierra de Sis: flora, paisaje vegetal e itinerarios (Prepirineo Aragonés)*. Naturaleza en Aragón, nº 6. Gobierno de Aragón. Zaragoza. 495 p. + anexos.

Nunes, M. 2011. O teixo (*Taxus baccata* Linnaeus, 1753) na região de Lousada: subsídios dendrotoponímicos e arqueológicos. *Suplemento de Arqueologia* 88. 4 p. Lousada.

Pace, A.V.; St-Jacques, J.-M; Noel, D.D. & Fortin, G. 2025. Filling the Atlantic coastal tree-ring reconstruction gap: A 195-year record of growing season discharge of the Sainte-Anne River, Gaspésie, Québec, Canada. *Journal of Hydrology: Regional Studies* 58 (2025) 102229. <https://doi.org/10.1016/j.ejrh.2025.102229>

Pardo-Martínez, R.; Gómez-Zotano, J. & Olmedo-Cobo, J.A. 2021. The history of *Abies pinsapo* during the Holocene in southern Spain, based on pediaanthracological analysis. *Vegetation History and Archaeobotany*. Published online: 06 October 2021. <https://doi.org/10.1007/s00334-021-00855-w>

Pavon, D.; Véla, E. Médail, F. 2020. Are Mediterranean trees well known? "*Juniperus turbinata*" (Cupressaceae), a common but misunderstood taxon. *Ecologia Mediterranea* 46(2): 77-104.

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. 13p.

Pérez-Girón, J.C.; Puertas-Ruiz, S.; Zamora, R. & Alcaraz-Segura, D. 2025. Tracing five decades of junipers' responses to global changes in Mediterranean high mountains. *Global Ecology and Conservation* 58 (2025) e03426. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2025.e03426>

Peris, D.; Pérez-de la Fuente, R.; Peñalver, E.; Delclòs, X.; Barrón, E. & Labandeira, C.C. 2017. False blíster beetles and the expansion of Gymnosperm-Insect Pollination Modes before Angiosperm Dominance. *Current Biology* 27: 897-904.

Piovesan, G.; Saba, E.P.; Biondi, F.; Alessandrini, A.; Di Filippo, A. & Schirone, B. 2009. Population ecology of yew (*Taxus baccata* L.) in the Central Apennines: spatial patterns and their relevance for conservation strategies. *Plant Ecol.* 205: 23-46. DOI: 10.1007/s11258-009-9596-1

Portela-Pereira, E.; Monteiro-Henriques, T.; Casas, C.; Forner, N.; Garcia-Cabral, I.; Fonseca, J.P. & Neto, C. 2021. Teixedos no noroeste da Península Ibérica. *Finisterra*, LVI (117): 127-150. DOI: 10.18055/Finis18102

Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M.A. Ferreiro da Costa, J. & Gómez-Orellana, L. (eds.) 2023. *Conservación y restauración de los bosques de tejo en Europa*. Monografías do Ibader, Serie Biodiversidade. Lugo.

Ramos, A.M.; Cunha, A.; Berton, R. & Gonçalves, N. 2024. *O dinheiro é que mais ordena, Grândola*. Reportaje digital. SIC Noticias. Consultado en 17/10/2024. sicnoticias.pt

Romo, A.; Iszkuło, G.; Seghir Taleb, M.; Walas, Ł & Boratyński, A. 2017. *Taxus baccata* in Morocco: a tree in regression in its southern extreme. *Dendrobiology* 78: 63-74. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.078.007>

Rumeu, B.; Caujapé-Castells, J.; Blanco-Pastor, J.L.; Jaén-Molina, R.; Nogales, M.; Elias, R.B. & Vargas, P. 2011. The colonization history of *Juniperus brevifolia* (Cupressaceae) in the Azores islands. *PLoS ONE* 6(11): e27697. doi:10.1371/journal.pone.0027697

Sarchet, P. 2024. Why bioabundance is just as important as biodiversity. *New Scientist*, on line: 1 February 2024. 3p. <https://www.newscientist.com/article/2414876>

Schäfer, H. 2005. *Flora of the Azores*. A Field Guide. Margraf Publishers & Backhuys Publishers. 346 p.

Schirone, B.; Ferreira, R.C.; Vessella, F.; Schirone, A.; Piredda, R. & Simeone, M.C. 2010. *Taxus baccata* in the Azores: a relict form at risk of imminent extinction. *Biodivers Conserv.* 19 (6):1547–1565.

Schmitt, T. 2009. Biogeographical and evolutionary importance of the European high mountain systems. *Frontiers in Zoology* 2009, 6: 9 DOI: 10.1186/1742-9994-6-9

ScienceDirect, 2025. Taxaceae – and overview. From: Taylor, T.N. et al. 2009, Paleobotany (Second Edition). Website article: [sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-science/taxaceae](https://www.sciencedirect.com/topics/agricultural-and-biological-science/taxaceae). Consultado en 11/04/2025

Sedmáková, D.; Saniga, M.; Kucbel, S.; Pittner, J.; Kýpet'ová, M.; Jaloviar, P.; Bugala, M.; Vencurik, J. & Lukáčik, I. 2017. Irregular shelterwood cuttings promote viability of European yew population growing in a managed forest: a case study from Starohorské mountains, Slovakia. *Forests* 2017, 8, 289. DOI: 10.3390/f8080289

Snow, B. & Snow, D. 1988. *Birds and berries. A study of an ecological interaction*. T & A.D. Poyser. Calton. 268 p.

Spjut, R.W. 2007. Taxonomy and nomenclature of *Taxus* (Taxaceae). *J. Bot. Res. Inst. Texas* 1(1): 203-289.

Spjut, R.W. 2010. *Overview of the genus Taxus (Taxaceae): the species, their classification and female reproductive morphology*. The World Botanical Associates. Website article: [worldbotanical.com/TAXNA.HTM](https://www.worldbotanical.com/TAXNA.HTM)

Surso, M.V. 2018. Pollination and pollen germination in common juniper (*Juniperus communis*: Cupressaceae). *Arctic Environmental Research* 18(4): 162-174. DOI: 10.3897/issn2541-8416.2018.18.4.162

Svenning, J-C. & 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.

Thakur, A. & Kanwal, K.S. 2024. Assessing the global distribution and conservation status of the *Taxus* genus: An overview. *Trees, Forests and People* 15 (2024) 100501. <https://doi.org/10.1016/j.tfp.2024.100501>

Thomas, P.A. & García-Martí, X. 2015. Response of European yews to climate change: a review. *Forest Systems* 24(3), eR01. <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2015243-07465>

Thomas, P.A. & Polwart, A. 2003. Biological flora of the British Isles, nº 229. *Journal of Ecology* 91: 489-524.

Tilman, D.; May, R.M.; Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>

Tittensor, R.M. 1980. Ecological history of yew *Taxus baccata* L. in Southern England. *Biological Conservation* 17: 243-265.

Toca Gutiérrez, M.A. & Toca Gutiérrez, J. 2023. Conservación del tejo en Campoo de Yuso. Gestión activa de bosques naturales y urbanos (Pp. 229-269). In: *Conservación y restauración de los bosques de tejo en Europa* (Ramil-Rego, P., Rodríguez Guitián, M.A., Ferreiro da Costa, J. & Gómez-Orellana, L., eds.). Monografías do Ibader, Serie Biodiversidade, Lugo.

Trota, A.N. & Pereira, M.J. 2018. *Natural history of the Azores*. Geotrota. Ponta Delgada. 170p.

Tumpa, K.; Liber, Z.; Šatović, Z.; Medak, J.; Idžojtić, M.; Vidaković, A.; Vukelić, J.; Šapić, I.; Nikl, P. & Poljak, I. 2022. High level of phenotypic differentiation of common yew (*Taxus*

baccata L.) populations in the North-Western part of the Balkan Peninsula. *Forests* 2022, 13, 78. <https://doi.org/10.3390/f13010078>

Uzquiano, P.; Allué, E.; Antolín, F.; Burjachs, F.; Picornel, L.; Piqué, R. & Zapata, L. 2014. All about yew: on the Trail of *Taxus baccata* in southwest Europe by means of integrated palaeobotanical and archaeobotanical studies. *Veget. Hist. Archaeobot.* Published online: 04 July 2014. DOI: 10.1007/s00334-014-0475-x

Vaquero de la Cruz, J. & Iglesias Sauce, S. 2007. Conservación del tejo (*Taxus baccata* L.) en España (Pp. 13-23). In: *El tejo en el Mediterráneo Occidental. I Jornadas Internacionales sobre el tejo y las tejeras Mediterráneo Occidental*. Conselleria de Territori i Habitatge. Generalitat Valenciana. 208 p.

Vaughan, A. 2019. Young people can't remember how much more wildlife there used to be. *New Scientist*, on line: 11th Dec. 2019. 3 p. <https://www.newscientist.com/article/2226898>

Vessella, F.; Salis, A.; Scirè, M.; Piovesan, G. & Schirone, B. 2015. Natural regeneration and gender-specific spatial pattern of *Taxus baccata* in an old-growth population in Foresta Umbra (Italy). *Dendrobiology* 73: 75-90. <http://dx.doi.org/10.12657/denbio.073.008>

Vessella, F.; Simeone, M.C.; Fernandes, F.M.; Schirone, A.; Gomes, M.P. & Schirone, B. 2013. Morphological and molecular data from Madeira support the persistence of an ancient lineage of *Taxus baccata* L. in Macaronesia and call for immediate conservation actions, *Caryologia*, 66 (2): 162-177. DOI: 10.1080/00087114.2013.821842 <https://doi.org/10.1080/00087114.2013.821842>

Viana, D.S.; Gangoso, L.; Bouten, W. & Figuerola, J. 2016 Overseas seed dispersal by migratory birds. *Proc. R. Soc. B* 283: 20152406. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2406>

Wang, Y.; Pineda-Muñoz, S. & McGuire, J.L. 2023. Plants maintain climate fidelity in the face of dynamic climate change. *PNAS* 120 (7): e2201946119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201946119>

Wang, X. & Xu, X. 2021. Morphology of *Juniperus* cone and its implications on cone evolution. *J. Morphol. Anat.* 5: S3 (2021).

WWF 2018. *Autopistas salvajes. Propuesta de WWF España para una red estratégica de corredores ecológicos entre espacios Red Natura 2000*. Informe de WWF España / Adena. Madrid. 37p.

324 2024. *Denuncien dues empreses de l'Alt Empordà per comercialitzar teix i llentiscle il·legalment*. Notícies 324. 3Cat. Publicado en 25/12/2024. Consultado en 03/01/2025. <https://www.3cat.cat/324/denuncien-dues-empreses-de-lalt-emporda-per-comercialitzar-teix-i-llentiscle-illegalment/noticia/3328493/>

Anexos



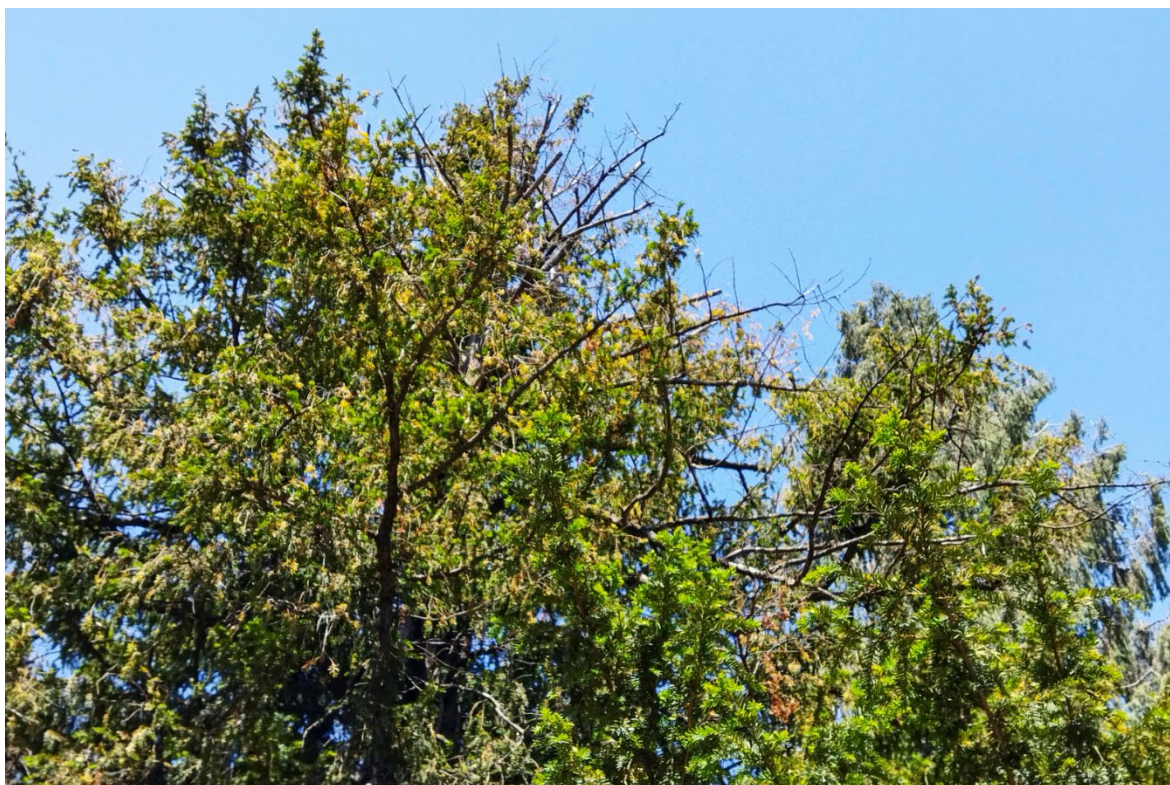
Anexo I. Maquias con *Juniperus turbinata* en barrancos de la costa de Nazaré, Portugal (arriba). Maquias con *J. turbinata* en la serra da Arrábida (abajo, en primer plano) y maquias con *J. navicularis* en la península de Troia (abajo, en segundo plano) (fotos: Proyecto Neopangea).



Anexo II. Maquias en Monistrol de Montserrat y Esparreguera (arriba) con *Juniperus phoenicea* (abajo) (fotos: Proyecto Neopangea).



Anexo III. Maquias y bosques mediterráneos (arriba) con *Juniperus phoenicea* (abajo), *J. oxycedrus* y *J. communis* en el Parc Natural de Sant Llorenç del Munt i l'Obac, Catalunya (fotos: Proyecto Neopangea).



Anexo IV. Muchos de los tejos (*Taxus baccata*) silvestres y urbanos probablemente no sobrevivirán a las nuevas condiciones climáticas que se imponen en la península ibérica. En la imagen, tejo adulto con desecamiento de ramas (foto: Proyecto Neopangea).