



ESCOLA DE DOUTORAMENTO
INTERNACIONAL DA USC

Sheila
Fernández Riveiro

Tese de doutoramento

Bases ecolóxicas para o control
de especies exóticas invasoras
en relación co lume.

Santiago de Compostela, 2023



TESE DE DOUTORAMENTO

**BASES ECOLÓXICAS PARA O
CONTROL DE ESPECIES EXÓTICAS
INVASORAS EN RELACIÓN CO
LUME**

Sheila Fernández Riveiro

ESCOLA DE DOUTORAMENTO INTERNACIONAL DA UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE
COMPOSTELA

PROGRAMA DE DOUTORAMENTO EN BIODIVERSIDADE E CONSERVACIÓN DO MEDIO
NATURAL

SANTIAGO DE COMPOSTELA

2023



Este traballo de investigación de doutoramento foi financiado pola Consellería de Cultura, Educación, Formación Profesional e Universidades da Xunta de Galicia dentro do programa *Axudas de apoio á etapa predoutoral (2020) Modalidade B*, expediente ED481A-2020/088 e polo proxecto *Consolidación 2019 GRC GI-1809 Biodiversidade e Botánica Aplicada (BIOAPLIC)*. Ademais, encadrouse dentro do proxecto *Severidad de grandes incendios en sistemas forestales propensos al fuego: condicionantes, efectos en la provisión de servicios y soluciones de gestión pre- y post-incendio (FIRESEVES)*, referencia: AGL2017-86075-C2-2-R.



AUTORIZACIÓN DA DIRECTORA DA TESE
BASES ECOLÓXICAS PARA O CONTROL DE ESPECIES EXÓTICAS
INVASORAS EN RELACIÓN CO LUME

Dna. Otilia Reyes Ferreira

INFORMA:

Que a presente tese, corresponde co traballo realizado por Dna. Sheila Fernández Riveiro, baixo a miña dirección, e autorizo a súa presentación, considerando que reúne os requisitos esixidos no Regulamento de Estudos de Doutoramento da USC, e que como directora desta non incorre nas causas de abstención establecidas na Lei 40/2015.

De acordo co indicado no Regulamento de Estudos de Doutoramento, declara tamén que a presente tese de doutoramento é idónea para ser defendida en base á modalidade de Monográfica con reprodución de publicacións, nos que a participación da doutoranda foi decisiva para a súa elaboración e as publicacións se axustan ao Plan de Investigación.

En Santiago de Compostela, 27 de xullo de 2023.



- Todo canto non precisamos, arde.

Miriam Ferradáns

E namais.

Que as follas ó cair non te manquen coma min.

Uxío Novoneyra

AGRADECEMENTOS

Á miña directora de tese, Oti, que encarreirou o meu traballo durante estes anos. Ó Joaquim, por aceptar-me na súa equipa e permitir-me realizar un estágio com tão pouca antecipação. Ós demais compañeiros de traballo, tanto na Galiza como en Portugal, cos que partillei o meu tempo e aprendizaxe, por acompañárenme durante esta investigación.

Obrigadísima ós Ataque Escampe, que fixeron A Alma pa guiarme no 2020; e a Lofi Girl porque a synthwave radio deume a concentración necesaria pa escribir esta tese.

Á FAMILIA E AMIGUES.

ÍNDICE DE CONTIDOS

ABREVIATURAS E ACRÓNIMOS.....	13
ABSTRACT.....	15
RESUMO	19
1 INTRODUCCIÓN	23
1.1 Os montes.....	23
1.1.1 Importancia dos montes e a súa diversidade	23
1.1.2 Ameazas ó monte	24
1.2 Os incendios forestais.....	25
1.2.1 Estratexias rexenerativas da vexetación fronte ós incendios.....	27
1.3 As especies exóticas invasoras.....	28
1.4 Métodos de establecemento das Especies Exóticas Invasoras	32
1.5 Xeitos de control das EEI.....	35
2 XUSTIFICACIÓN DA INVESTIGACIÓN E OBXECTIVOS.....	39
3 METODOLOXÍA	41
3.1 Especies estudadas	41
3.2 Recolleita das sementes.....	44
3.3 Análise da xerminación.....	47
3.3.1 Simulación dos factores de lume.....	47
3.3.2 Extracción de compostos químicos en base acuosa	49
3.3.3 Control da xerminación.....	50
3.3.4 Proba de viabilidade	52
3.4 Identificación de compostos.....	52
3.5. Área de estudo no campo	53
3.6 Métodos de control.....	54
3.7 Análise estatística.....	57
3.7.1 Análise da xerminación (laboratorio).....	57
3.7.2 Análise dos métodos de control (campo)	57
4 RESULTADOS.....	61
4.1 Capítulo 1: Efectos do lume na resposta xerminativa de dúas Especies Exóticas Invasoras (<i>Helichrysum foetidum</i> , <i>Oenothera glazioviana</i>) e unha especie nativa (<i>Daucus carota</i>) de porte herbáceo.	63
4.1.1 Porcentaxe de xerminación	65
4.1.2 T ₅₀	66
4.1.3 Distribución temporal da xerminación	69

4.2 Capítulo 2: Efectos do lume e da idade das sementes na viabilidade, dormencia e resposta xerminativa de dúas EEI do xénero <i>Acacia</i>	71
4.2.1 Viabilidade das sementes.....	73
4.2.2 Porcentaxe de xerminación.....	73
4.2.3 Dormencia	76
4.2.4 T ₅₀	77
4.2.5 Distribución temporal da xerminación	77
4.3 Capítulo 3: As especies exóticas invasoras <i>Acacia melanoxylon</i> e <i>Eucalyptus globulus</i> como coadxuvantes do propio establecemento de EEI. Influencia do efecto dos seus aleloquímicos na xerminación.	81
4.3.1 Porcentaxe de xerminación.....	83
4.3.2 T ₅₀	84
4.3.3 Distribución temporal da xerminación	85
4.3.4 Identificación e análise química dos compostos presentes nos extractos acuosos	88
4.4 Capítulo 4: Utilización de métodos baseados na perturbación para o control de especies exóticas invasoras: o caso da <i>Acacia dealbata</i>	91
4.4.1 Densidade de rebentos	93
4.4.2 Densidade de plántulas	94
4.4.3 Densidade de plantas total	95
4.4.4 Altura dos rebentos	98
4.4.5 Altura das plántulas xerminadas	98
4.4.6 Altura das plantas total	99
5 DISCUSIÓN.....	101
5.1 Efectos do lume na resposta xerminativa de especies herbáceas.....	101
5.2 Efectos do lume na resposta xerminativa de especies leñosas	103
5.3 Efectos dos extractos acuosos na resposta xerminativa de herbáceas e leñosas.....	107
5.4 Análise dos compostos químicos identificados na mostra	109
5.5 Efectos do corte e a queima no control de poboacións de EEI.....	110
6 CONCLUSIÓNS	115
BIBLIOGRAFÍA	117
MATERIAL SUPLEMENTARIO	137
LISTAXE DE FIGURAS	147
LISTAXE DE TÁBOAS	149
RELACIÓN DE PUBLICACIÓNS.....	151

ABREVIATURAS E ACRÓNIMOS

A

ANOVA: Analysis of Variance; *análise da varianza*

B

BR: Biochemical Recognition; *recoñecemento bioquímico*

BRH: Biochemical Recognition Hypothesis; *hipótese do recoñecemento bioquímico*

C

cv.: cultivar

D

DBH: Diameter at Breast Height; *diámetro á altura do peito*

df: degrees of freedom; *graos de liberdade*

E

EEI: Especie Exótica Invasora

ET: Evapotranspiración

F

FAO: Food and Agriculture Organization of the United Nations; *organización das nacións unidas para a alimentación e a agricultura*

G

GBIF: Global Biodiversity Information Facility; *infraestrutura de información da biodiversidade global*

GIF: Grandes Incendios Forestais

GLM: General Linear Model; *modelo linear xeral*

GLMM: Generalized Linear Mixed Model; *modelo mixto xeneralizado*

I

IAP: Invasive Alien Plant; *planta exótica invasora*

IDH: Índice de Desenvolvemento Humano

IMH: Invasional Meltdown Hypothesis; *hipótese do colapso invasor*

ITP: Invasive Tree Plant; *árbore exótica invasora*

L

LMM: Linear Mixed Model; *modelo mixto*

N

NWH: Novel Weapons Hypothesis; *hipótese das novas armas*

n: número de réplicas

ns.: non significativo

na.: not available; *sen datos dispoñíbeis*

P

PLADIGA: Plan de Prevención e Defensa contra os Incendios Forestais de Galicia

Q

QTOF: Quadropole-Time-Of-Flight; *tándem cuadrupolo e tempo de voo*

Q-TOF-MS: Quadropole-Time-Of-Flight Mass Spectrometry; *espectómetro de masas con un tándem cuadrupolo e tempo de voo*

R

RIAIDT: Rede de Infraestruturas de Apoio á Investigación e ó Desenvolvemento Tecnolóxico

RT: Retention Time; *tempo de retención*

S

SE: Standard Error; *erro estándar*

SD: Standard Deviation; *desviación estándar*

T

TLT: Time since Last Treatment; *tempo desde o último tratamento*

T₅₀: tempo requerido para acadar a metade da porcentaxe final

U

UHPLC: Ultra-High Performance Liquid Chromatography; *cromatografía líquida de ultra-alta resolución*

UHPLC-ESI-QTOF-MS: Ultra-High Performance Liquid Chromatography with Electrospray Ionization, coupled to Quadropole-Time-Of-Flight Mass Spectrometer; *cromatografía líquida de ultra-alta resolución con ionización en electro spray, acoplada a un espectómetro de masas con un tándem cuadrupolo e tempo de voo*

V

VIF: Variance Inflation Factor; *factor de inflación da varianza*

W

WUI: Wildland-Urban Interface; *interface urbano-forestal*

Z

ZINB: Zero Inflated Negative Binomial; *negative binomial desprazada cara ó cero*

ABSTRACT

Forests and their diversity play a very important role in the defense against climate change because of their role as carbon sequestrators, in maintaining rainfall patterns or in creating microclimate buffers. In addition to their ecological and even economic value, they have an intrinsic value for which they must be preserved. Ecosystems are threatened by several hazards, such as climate change, extractive processes or habitat fragmentation. This thesis focuses on two of the major threats to the forests, which are forest fires and invasive alien species (IAS).

Forest fires are natural disturbances, which shape the landscapes and are associated with characteristics that define the fire regimes. Therefore, due to external causes, fire regimes can undergo changes that alter the fire typology, becoming more frequent, of greater intensity, or of greater severity for the ecosystems. To face the characteristics of the fire, the species have different regenerative strategies, such as the seeder strategy and the resprouter strategy. Some species adapted to fire-prone ecosystems, possess the seeder strategy, producing large seed banks, which are also stimulated by fire and germinate massively. This is the case of some EEI.

The problem of colonization of new places by invasive alien species is growing faster and faster, which is fed by other threats to ecosystems such as climate change and fires. IAS modify the places they invade; they change the specific composition, cause effects in higher trophic levels and alter certain ecosystem processes such as nutrient cycles, hydrological regimes, or fire regimes. IAS use several mechanisms for their establishment, and this has given rise to several hypotheses, such as the Novel Weapons Hypothesis (NWH) and the Biochemical Recognition Hypothesis (BRH), which postulate, respectively, that IAS possess chemical mechanisms unknown by native vegetation that help them to compete against native ones and that IAS are able to recognize environmental chemistry and gauge the most favorable moment for germination. The magnitude of the problem makes it necessary to test and develop control and management methods to control or reduce the size of the populations and thus minimize the damage caused.

In the light of the problems described above, this thesis formulates the need to study, in Galicia and Northern Portugal, the ecological basis for the control of invasive alien species in relation to forest fires, through four specific objectives, which are: the analysis of the effects of smoke on the germinative response of herbaceous IAS, the study of the effects of fire and seed age on the regeneration by seeds of two IAS, the analysis of the allelochemical mechanisms that contribute to the establishment of IAS and the study of the efficiency of cutting and burning as methods of mechanical control of woody IAS.

Given the necessity of exploring the germination response of IAS to forest fires, in **chapter 1**, we carried out a study on a native species (*D. carota*) in comparison with two IAS (*H. foetidum* and *O. glazioviana*). The effects of fire on the percentage of germination, the speed of germination and its distribution over time were evaluated through the main fire factors, namely heat, charcoal, ash and smoke. Although intense heat and larger amounts of ash prevented germination in the three species, all of them showed different responses to other fire treatments. *O. glazioviana* increased its germination with intermediate heat treatments and with some smoke treatments, while the germination of *H. foetidum* was not modified with most of the treatments (therefore, maintaining a very high germination after the application of the treatments, the same as in the control). The percentage of germination of the native species *D. carota* was reduced with intermediate heat treatments and some ash treatments. The differences in the germination response of the three species after the application of the fire factors could change the composition of the communities in which they are present, favoring the invasive species, either by stimulating the germination of *O. glazioviana* or by maintaining the high germination of *H. foetidum*.

In **chapter 2** we analyzed the effect of forest fires on the germination of the IAS *A. longifolia* and *A. mearnsii* through the main smoke factors. This study was combined with the analysis of the effect of seed age on seed's viability and dormancy, as well as on the percentage of germination, speed, and temporal distribution. Seed viability prior to treatment was 100% in all cases. The germination of *A. longifolia* and its response to fire factors varied depending on the age of the seeds, while in *A. mearnsii* they did not. In both species and ages, heat stimulated germination, while in *A. mearnsii* higher temperatures were necessary to break dormancy and stimulate germination. It was found that *A. mearnsii* germination is more dependent on fire, both because of the need of intermediate temperatures to break dormancy and because of its low germination in the absence of treatments.

In order to deepen the knowledge about some of the establishment methods used by IAS, in **chapter 3** we studied the effect of allelochemical compounds present in *A. melanoxylon* phyllodes and *E. globulus* leaves on the germination of other IAS, on their own germination and on that of the test species *L. sativa*. For this purpose, aqueous allelochemical extracts were obtained from the leaves and phyllodes of the donor species, in two different concentrations for each species, and applied on the seeds of the receiving species to check if they caused effects on the germination rate, speed and temporal distribution of germination. It was found that both black acacia and eucalyptus extracts influenced the germination of some of the receiving species, and that effect was always negative, i.e., it reduced germination. There was evidence supporting the BRH for both black acacia and eucalyptus, since the allelochemical aqueous extracts of both species reduced their own germination, showing the fact that the species are sense the environment and wait for the conditions to be more conducive for germination. The results obtained do not provide evidence to support IMH, since the aqueous extracts did not favor the germination of any of the species studied.

In **chapter 4** we tried to control the IAS *A. dealbata* by applying two mechanical control methods: slash and burn. These two methods were applied separately and in different combinations of burn and slash in experimental plots, in an area densely populated by mimosa. In order to study the effect of the treatments on the plots, the density of resprouts and seedlings after the treatments, as well as their height, were measured up to a maximum of 3 years after the treatment. The results indicated that the density of resprouts and their height increased in the slashed plots with respect to the control plots, and that the density of seedlings increased in both the slashed and burn plots. The total plant density measured in treated plots was, in all cases, higher than the one the control plots.

RESUMO

Os montes e a súa diversidade xogan un papel moi importante na defensa contra a mudanza climática polo seu rol de secuestradores de carbono, no mantemento dos réximes pluviais ou na creación de microclimas tampón. Alén do valor ecolóxico e mesmo económico que teñen, posúen un valor intrínseco polo cal deben ser preservados. Os ecosistemas están ameazados por diversos perigos, como a mudanza climática, os procesos extractivos ou a fragmentación dos hábitats. Este traballo de tese céntrase en dúas das meirandes ameazas ós montes, que son os incendios forestais e as especies exóticas invasoras (EEI).

Os incendios forestais son perturbacións naturais dos ecosistemas, que actúan como modeladores da paisaxe e están asociados a unhas características que definen o réxime de incendios. Porén, debido a causas externas, o réxime pode sufrir mudanzas que cambien a tipoloxía dos incendios, que pasan a ser máis frecuentes, de maior intensidade, ou de maior severidade para os ecosistemas. Fronte ás características do lume, as especies vexetais teñen diferentes estratexias rexenerativas, como son a estratexia xerminativa e a rebentadora. Algunhas especies adaptadas a ecosistemas propensos ó lume, empregan a estratexia xerminativa, producindo grandes bancos de sementes, que mesmo se vén estimuladas tralo lume e xerminan de xeito masivo. Este é o caso de algunhas EEI.

O problema da colonización de novos lugares por especies exóticas invasoras, é cada vez maior e máis rápido que se ve retroalimentado por outras ameazas ós ecosistemas como a mudanza climática e os incendios. As EEI modifican os lugares que invaden; mudan a composición específica, provocan efectos en niveis tróficos superiores e alteran certos procesos ecosistémicos como os ciclos de nutrientes, os réximes hidrolóxicos ou os réximes de incendios. As EEI válese de diversos mecanismos para o seu establecemento, e disto xurdiron varias hipóteses, como a *Novel Weapons Hypothesis* (NWH) ou a *Biochemical Recognition Hypothesis* (BRH), que postulan, respectivamente, que as EEI posúen mecanismos químicos descoñecidos para a vexetación nativa que as axuda a competir con elas e que as EEI son capaces de recoñecer a química ambiental e calibrar o momento máis propicio para a xerminación. A magnitude do problema fai que sexa necesario probar e desenvolver métodos de control e xestión para controlar ou reducir o tamaño das poboacións e así minimizar os danos causados.

Á luz da problemática descrita anteriormente, na presente tese formulouse a necesidade de estudar, na Galiza e Norte de Portugal, as bases ecolóxicas para o control de especies exóticas invasoras en relación cos incendios forestais, a través de catro obxectivos específicos, que son: a análise dos efectos do lume sobre a resposta xerminativa de EEI herbáceas, o estudo dos

efectos dos incendios e da idade das sementes sobre a rexeneración por sementes de dúas EEI, a análise dos mecanismos aleloquímicos que coadxuvan no establecemento as EEI e o estudo da eficiencia da corta e queima como métodos de control mecánico das EEI leñosas.

Dada a necesidade de explorar a resposta xerminativa das EEI ós incendios forestais, no **capítulo 1** realizouse o estudo sobre unha especie nativa (*D. carota*) en comparanza con dúas EEI (*H. foetidum* e *O. glazioviana*). Avaliáronse os efectos que o lume produce na porcentaxe de xerminación, a velocidade da mesma e a súa distribución no tempo, a través dos principais factores de lume, nomeadamente a calor, o carbón, a cinza e o fume. Malia que a calor intensa e as cantidades máis grandes de cinza impediron a xerminación nas tres especies, todas amosaron respostas diferentes fronte ós demais tratamentos de lume. A *O. glazioviana* incrementou a súa xerminación cos tratamentos de calor intermedios e con algúns tratamentos de fume, mentres que a xerminación da *H. foetidum* non se modificou coa meirande parte dos tratamentos (e, xa que logo, mantivo unha xerminación moi alta trala aplicación dos tratamentos, igual que no control). A porcentaxe de xerminación da especie nativa *D. carota* reduciuse cos tratamentos de calor intermedio e algúns de cinza. As diferenzas na resposta xerminativa das tres especies trala aplicación dos factores de lume podería mudar a composición das comunidades nas que están presentes, favorecendo ás especies invasoras, quer pola estimulación da xerminación padecida pola *O. glazioviana* quer polo mantemento da elevada xerminación da *H. foetidum*.

No **capítulo 2** analizouse o efecto dos incendios forestais sobre a xerminación das EEI *A. longifolia* e *A. mearnsii* a través dos principais factores de lume. Este estudo combinouse coa análise do efecto da idade das sementes sobre a viabilidade e dormencia das mesmas, así como sobre a porcentaxe de xerminación, a velocidade e a súa distribución temporal. A viabilidade das sementes previa ós tratamentos foi do 100% en todos os casos. A xerminación da *A. longifolia* e a súa resposta fronte ós factores de lume variaron dependendo da idade das sementes; mentres que na *A. mearnsii* non. En ambas especies e idades, a calor estimulou a xerminación, malia que na *A. mearnsii* foron necesarias temperaturas máis elevadas para romper a dormencia e estimula-la xerminación. Atopouse que a *A. mearnsii* ten unha maior dependencia do lume para a xerminación, tanto pola necesidade de temperaturas meirandes para romper a dormencia como pola baixa xerminación que presentou en ausencia de tratamentos.

Para afondar no coñecemento sobre algúns dos métodos de establecemento empregados polas EEI, no **capítulo 3** estudouse o efecto que produciron os compostos aleloquímicos presentes nos filodios de *A. melanoxylon* e nas follas de *E. globulus* sobre a xerminación doutras EEI, sobre a súa propia xerminación e sobre a da especie testemuña *L. sativa*. Para isto, obtivéronse extractos acuosos aleloquímicos a partir das follas e filodios das especies doadoras, en dúas concentracións diferentes para cada especie, e aplicáronse sobre as sementes das especies albo para comprobar se provocaban efectos sobre a taxa de xerminación, a velocidade e a distribución temporal da mesma. Atopouse que tanto os extractos de acacia negra coma os de eucalipto provocaron efecto na xerminación de algunhas das especies albo, e que o efecto provocado foi sempre negativo, é dicir, redutor da xerminación. Atopáronse evidencias que

apoian a BRH tanto para a acacia negra como para o eucalipto, xa que os extractos acuosos aleloquímicos de ambas especies reduciron a súa propia xerminación, pondo de manifesto o feito de que as especies recoñecen o ambiente e agardan a que as condicións sexan máis propicias para a xerminación. Cos resultados obtidos non puidemos achar evidencia que apoie a IMH, xa que os extractos acuosos en ningún caso favoreceron a xerminación de ningunha das especies estudadas.

No **capítulo 4** intentouse realizar o control da EEI *A. dealbata* mediante a aplicación de dous métodos de control mecánico: o corte e a queima. Estes dous métodos aplicáronse por separado e de forma conxunta en diferentes combinacións de queima e corta de parcelas experimentais, nunha área densamente poboada pola mimosa. Para estudar o efecto provocado polos tratamentos nas parcelas, mediuse a densidade de rebentos e de plántulas de mimosa despois dos tratamentos, así como a súa altura, até un máximo de 3 anos despois do tratamento. Os resultados indicaron que a densidade de rebentos e a súa altura incrementaron nas parcelas cortadas con respecto ás parcelas control, e que a densidade de plántulas incrementou tanto nas parcelas cortadas como nas queimadas. A densidade total de plantas medida foi en todos os casos, maior que nas parcelas control.

1 INTRODUCCIÓN

Para explorar a relación entre as especies exóticas invasoras e o lume, é necesario coñecer os montes e a súa diversidade, as ameazas que os poñen en perigo. Por outra banda, tamén se fai necesario coñecer os réximes de incendios e as estratexias que empregan as especies para se rexeneraren tralo lume. Por último, é importante entender os métodos de establecemento utilizados polas especies para así deseñar métodos de control de invasoras. Con estes coñecementos poderanse estudar as bases ecolóxicas para o control de especies exóticas invasoras en relación co lume.

1.1 OS MONTES

Os montes son ecosistemas con predominancia de especies leñosas que medran de xeito espontáneo, e que no caso de ter predominancia de especies arbóreas se denominan bosques. Este tipo de ecosistemas ocupan unha grande parte da superficie terrestre, arredor dun 30% segundo a FAO (2010) e son responsábeis dun 75% da produción primaria neta e de conter arredor do 80% da biodiversidade terrestre (Aerts e Honnay, 2011). Ademais, nas dúas décadas pasadas, a cantidade de montes xa establecidos en todo o mundo amosou un incremento en densidade de biomasa e densidade de carbono; o cal suxire unha importancia futura inda maior da que posúen actualmente (Pan et al., 2013).

1.1.1 Importancia dos montes e a súa diversidade

Os montes presentan un valor propio polo cal deben ser coidados e conservados, pero alén do valor intrínseco, existen motivos tanto económicos como ecolóxicos que sustentan esta premisa. A conservación dos montes ten un impacto directo no mantemento e incremento da biodiversidade (Ren et al., 2017), o cal á súa vez inflúe sobre o funcionamento dos ecosistemas e a provisión de servizos ecosistémicos (Aerts e Honnay, 2011). Os montes xogan un papel moi importante na defensa contra a mudanza climática. Debido á súa función como secuestradores de carbono, non só na biomasa arbórea senón tamén a través dos solos, son capaces de reter unha importante cantidade de gases de efecto invernadoiro durante períodos de tempo moi longos, e conseguen así evita-la súa acumulación na atmosfera (Bellassen e Luysaert, 2014; Sedjo e Sohngen, 2012), ademais a diversidade dos montes tamén afecta á magnitude e á velocidade do secuestro de carbono e ó seu tempo de permanencia (Díaz et al., 2009). Alén do seu papel na retirada de carbono atmosférico, os montes tamén axudan a mante-los réximes pluviais (Aragão, 2012) e contribúen a crear microclimas tampón (Davis et al., 2019; de Frenne et al., 2021) mesmo en áreas urbanas (Orlandini et al., 2017), co que mitigan os efectos do aumento global da temperatura. Por outra parte, os montes son importantes provedores de servizos ecosistémicos culturais, que son aqueles beneficios intanxíbeis e dificilmente

computábeis que se obteñen deles e que teñen impacto positivo na calidade de vida de quen os recibe (Hirons et al., 2016), como poden se-los valores estéticos e de lecer, os valores formativos ou os valores culturais, que contribúen a cohesión e identidade dos pobos (Cheng et al., 2019).

O termo **biodiversidade** para referirse á diversidade biolóxica foi empregado por primeira vez por Rosen a mediados dos anos 80 cando preparaba o *National Forum on biological diversity* (1986); a biodiversidade abrangue a variedade de organismos vivos, e inclúe todos os niveis (ecosistemas, especies e mesmo xenes) e tamén os procesos evolutivos, ecolóxicos e culturais que sosteñen a vida.

A biodiversidade ten dúas compoñentes principais con respecto ó seu valor; ten un valor intrínseco e un valor utilitario. Os valores utilitarios para o ser humano inclúen a obtención de alimento e materias primas como combustíbeis ou principios activos para a medicina, pero tamén todos aqueles de carácter cultural. De xeito máis indirecto, teñen carácter utilitario tamén a regulación do clima, os ciclos de nutrientes, a purificación das augas ou a polinización. Amais, existen beneficios utilitarios que a diversidade biolóxica nos pode prover e que inda non foron descubertos; é mais, debido os perigos que ameazan moitos ecosistemas, pode que algunhas especies e as súas funcións asociadas nunca cheguen a ser descubertas antes da súa extinción (Loreau et al., 2001; Lubchenco, 1998).

1.1.2 Ameazas ó monte

A conservación dos montes está fortemente vencellada á ordenación do territorio e á obtención de rendemento económico, e disto xorden algunhas ameazas. O principal perigo que atinxe os montes de todo o mundo é a extracción de recursos, da que derivan múltiples ameazas como son o cambio de usos do solo (Lira et al., 2012), procesos puramente extractivos como a minería, a deforestación para obtención de madeira e fibras vexetais (Abood et al., 2015) ou a obtención de novos terreos agrícolas cultivábeis para satisfacer o incremento da demanda de consumo *per capita* (Laurance et al., 2014). A expansión do monocultivo demostrou ser prexudicial para a conservación dos montes en diversos países e biomas, como é o caso do monocultivo da árbore do caucho —*Hevea brasiliensis* (Willd. ex A.Juss.) Müll.Arg.— nos biomas tropicais do suroeste da China (Chen et al., 2016), este do continente africano e no Amazonas (Warren-Thomas et al., 2015), o monocultivo de palma —*Elaeis guineensis* Jacq.— para a obtención de aceite no Brasil (Carvalho et al., 2018) ou en Indonesia (Potapov et al., 2021) ou a cana de azucre nos biomas semi-áridos de Etiopía (Beza e Assen, 2017). Estes efectos carrexan asemade a fragmentación e perda de hábitat, que provocan detrimento da diversidade.

Por outra parte, a mudanza climática foi sinalada por unha miríade de autores como ameaza global para os ecosistemas (Scheffers et al., 2016), xa que inclúe alteracións nos patróns da chuvia, o que provoca un maior número de días sen precipitacións e secas máis prolongadas (Dai et al., 2018) e eventos de precipitación máis extremos (Dore, 2005; O’Gorman, 2015),

cambios na temporalidade dos ciclos de vida dalgúns organismos (Kudo e Ida, 2013) ou nos hábitats compatíbeis (Gómez-Ruiz e Lacher Jr., 2019), e que pode ocasionar o desencaixe das relación polinizador-planta (Memmott et al., 2007), o incremento das pragas (Ramsfield et al., 2016) como o escaravello do piñeiro de montaña en Canadá, con gromos cada vez maiores (Kurz et al., 2008) ou a introdución de especies exóticas invasoras (Shrestha e Shrestha, 2019; Thapa et al., 2018) e o cambio nos réximes de incendios (Halofsky et al., 2020; Keeley e Syphard, 2016).

1.2 OS INCENDIOS FORESTAIS

O lume é unha perturbación natural dos ecosistemas que actúa como modelador da paisaxe (Sousa, 1984) e leva asociadas unhas características propias concretas como son a frecuencia, a intensidade, a extensión, a estacionalidade, a tipoloxía... (Brooks et al., 2004). Non obstante, a mudanza climática así como outros factores están facendo que o réxime de incendios se vexa alterado en moitos ecosistemas, pasando de ser unha perturbación natural a unha perturbación con causas antrópicas.

Hai certos factores que definen os réximes de incendios e as súas características. A **severidade** do lume emprégase para medi-lo grao de alteración que experimentou un ecosistema tras un incendio e xeralmente enténdese como a perda ou mudanza da cantidade de materia orgánica, tanto na superficie do solo como debaixo dela (Keeley, 2009); incendios de elevada severidade exercen un impacto elevado nos ecosistemas, ao altera-las propiedades do solo e consumir elevadas porcentaxes de vexetación (Pereira et al., 2018). A severidade do lume reduce a rexeneración de especies nativas (Fernández-García et al., 2019a), muda as características do solo a medio e longo prazo (Fernández-García et al., 2019b) e, en xeral, modula a resposta dos ecosistemas fronte os incendios (Moya et al., 2018) así como as funcións dos ecosistemas (Huerta et al., 2022).

A severidade dos incendios está fortemente relacionada coa **intensidade** do lume, que describe o proceso de liberación de enerxía a través da combustión física da materia orgánica (Keeley, 2009) que está en parte condicionada polo tempo de permanencia das chamas sobre o lugar. A **frecuencia** ou recorrencia de incendios, que fai referencia a cada canto tempo se producen os incendios sobre un mesmo lugar, constitúe un factor da degradación do solo, o cal afecta á recuperación da vexetación (Delitti et al., 2005) e fai que algunhas áreas teñan un menor desenvolvemento estrutural e mude a composición de especies e que derive en áreas máis degradadas e con elevada fragmentación da vexetación (Castillo et al., 2020; Eugenio e Lloret, 2016). O incremento da recorrencia de incendios pode impedi-lo avance cara a etapas máis tardías da sucesión ecolóxica, e polo tanto condicionar o tipo de especies dominantes da zona (Santana et al., 2010a). En Galiza, os incendios forestais presentan unha frecuencia elevada, con áreas que se queiman de xeito recorrente cada poucos anos (Bisquert et al., 2014). A este respecto, o grupo de traballo no que se encadra esta tese atopou frecuencias de incendio elevadas no Monte Pindo (área de traballo do proxecto GESFIRE) e en Pontecaldelas (área de traballo do proxecto FIRESEVES), nos que se acharon parcelas que arderan ata cinco veces nos últimos 35 anos, é dicir, incendios recorrentes cada 7 anos.

A severidade e a frecuencia dos incendios, interactúan entre elas e condicionan a resposta dos ecosistemas ó lume (Fernández-Guisuraga et al., 2023). Existe un elevado consenso de que tanto a severidade como a frecuencia dos incendios forestais incrementaron nas últimas décadas (Clarke et al., 2013; North et al., 2015) e de que ambas características van seguir aumentando nos vindeiros anos (Halofsky et al., 2020; Jolly et al., 2015; Liu et al., 2010). Se ben isto pode non ser certo para todos os ecosistemas ou todas as ecorrexións do mundo, o que si que é aplicábel é o feito de que tanto a frecuencia como a extensión dos incendios forestais próximos a asentamentos urbanos (WUI, *wildland-urban interface*) incrementou e continuará incrementando, o cal fai que os riscos directos para a poboación sexan máis evidentes (Modugno et al., 2016; Oliveira et al., 2023). Tamén a recorrencia de incendios vai en aumento e é posíbel atopar cada vez máis áreas que foron queimadas entre dúas e tres veces nos últimos quince-vinte anos (Delitti et al., 2005), feito que condiciona a capacidade de rexeneración de moitas especies vexetais.

Outros aspectos que tamén forman parte do réxime de incendios son a tipoloxía dos lumes (lumes de copas – lumes de superficie – lumes de subsolo); polo que unha mudanza do tipo de lume pode pór en risco os ecosistemas (Laurance, 2003; Weise et al., 2018) debido á inadaptación das especies nativas á nova tipoloxía de incendio; a extensión dos incendios, actualmente incrementada polo abandono do rural e o aumento de continuidade da vexetación; ou a estacionalidade dos mesmos, que produce unha variación das épocas nas que se concentran a maior parte de incendios forestais, e cambia dun réxime de incendios no cal os principais eventos se dan nos dous meses máis cálidos do ano, a un réxime con incendios espallados ó longo de todo o ano e incluso con picos de incendios en meses moi pouco habituais. Na Galiza e Portugal, un exemplo disto foi a vaga de incendios do mes de outubro do ano 2017, na cal se produciu unha cantidade de incendios impropia dos meses de outono, e con características inhabituais até o momento, dando lugar a algúns eventos extremos de lume (*extreme fire events*) e grandes incendios forestais (GIF).

O estado actual do monte galego non se entende se non o ligamos a historia recente da sociedade galega, fortemente vencellada ó mundo rural e ó traballo no campo e o monte, dos cales a sociedade galega foi practicamente dependente até mediados do século XX, e que a partir dos anos 50, pero sobre todo dos 60 comezou a esmorecer, e provocou un repentino abandono do rural en favor das vilas co xurdimento dunha nova economía e tamén da mecanización dos traballos agrícolas (non eran necesarios tantos traballadores para a mesma cantidade de tarefas, ou incluso máis). As condicións da vexetación existente hoxe en día no monte galego son o resultado dunha intensa actividade humana, como son a roza, o pastoreo e os incendios —tanto naturais como intencionados (Pesqueira, 2010)—. A cultura da Galiza e do norte de Portugal está fortemente ligada ó uso do lume como modelador da paisaxe, que foi empregado principalmente para a obtención de novos pastos.

Entre inicios e meados do século XX, xurdiron os incendios de carácter socio-político como protesta dos labregos polos novos modelos de propiedade e uso do monte perpetrados polos réximes de ambos países, que se sumaron ós incendios xa existentes para obtención de prados

ou terreos de labranza, e ós xerados por queima de restreba descontrolados (Díaz-Fierros, 2021). Como resultado do éxodo rural masivo, a cantidade e extensión do mato e na Galiza aumentou, iniciando unha nova xeración de incendios que viñeron a acrecentarse ós xa existentes. Na actualidade, a meirande parte da poboación galega vive fóra do ámbito rural, e de entre a poboación que inda reside no medio rural só unha minoría ten como actividade principal a agricultura ou o sector forestal, contribuíndo á expansión do territorio forestal non ordenado; especialmente as áreas rurais con menor actividade, coinciden coas sinaladas no PLADIGA como áreas máis afectadas polos incendios na Galiza (López-Iglesias, 2021). Actualmente, Galiza e Portugal son os dous países atlánticos que experimentan o maior número de incendios, segundo os mapas publicados por San-Miguel-Ayanz et al. (2013) e Koutsias et al. (2015).

Os **grandes incendios forestais** (GIF) son aqueles que superan as 500 ha queimadas. Co impacto da mudanza climática, prevense eventos con maior número de GIF. Máis aló do tamaño dos incendios, os incendios de sexta xeración (Táboa 1) salientan por te-la capacidade de crear as súas propias condicións climáticas, o que fai que sexan incendios moi complicados de apagar, e chegan nalgúns casos a acadalo límite físico da capacidade de extinción (Duane et al., 2021). A tendencia actual en Galiza é cara un menor número de incendios, pero a mesma superficie queimada (PLADIGA, 2023)

Táboa 1. Resumo das xeracións de incendios.

Xeración	Características	Característica principal
1ª	O lume espállase a áreas rurais abandonadas	
2ª	A vexetación coloniza antigas agras, o lume espállase máis rápido	Velocidade
3ª	Os lumes consomen toda a vexetación do lugar onde se inician	Intensidade
4ª	O lume achégase a áreas con densidades de poboación maiores	
5ª	Xorden numerosos focos de ignición simultáneos	Simultaneidade
6ª	O lume adquire a capacidade de crear as condicións climáticas propias	

1.2.1 Estratexias rexenerativas da vexetación fronte ós incendios

Xunto coas características intrínsecas dos incendios, os efectos que estes exercen sobre os ecosistemas (resposta ó lume e resiliencia do ecosistema) dependen tamén en grande medida da historia de usos do solo e da vexetación existente (Duguy and Vallejo, 2008), é dicir, da humidade da vexetación, a continuidade espacial ou a composición e estrutura da comunidade (Baeza et al., 2007; Fernández-Guisuraga et al., 2021); e especialmente dos trazos funcionais da vexetación (Huerta et al., 2021; Pausas et al., 2004).

Existen, principalmente, dous mecanismos xerais a través dos cales as comunidades vexetais se enfrontan ás perturbacións recorrentes, nomeadamente ó lume ou incendios forestais (Pausas et al., 2004): a xerminación e o rebento (Figura 1). A **estratexia xerminativa** consiste na capacidade de producir unha cantidade abundante de sementes que faciliten o recrutamento de novas plántulas trala ocorrencia da perturbación, mentres que a **estratexia rebentadora**

consiste na supervivencia de tecidos parentais que darán lugar a novos gomos de xeito rápido trala perturbación. A pesar de que a estratexia xerminativa é presentada habitualmente de xeito dicotómico, non é certo que as especies posúan ou ben unha ou ben outra estratexia, senón que habitualmente unha das dúas é a predominante (Pausas et al., 2015). Existen outras formas de clasifica-la estratexia rexenerativas das especies despois dos incendios, que se basean na intensidade coa que as especies conseguen rebentar ou recrutar novas plántulas, como as empregadas por Reyes e Casal (2008) ou Bond e Midgley (2001).



Figura 1. Rebento de *Ulex europaeus* (A) e plántula de *Adenocarpus complicatus* (B).

No caso das comunidades atlánticas, a estratexia predominante das especies nativas é a rebentadora fronte á xerminativa, tanto en cantidade de biomasa como en porcentaxe de cobertura do solo nos primeiros anos tralo incendio (Reyes e Casal, 2008), inda que influenciadas pola estación do ano na que aconteceu o lume, a recorrencia e a severidade dos incendios (Reyes et al., 2000). Malia que a estratexia predominante sexa o rebento en moitas especies —toxo (*Ulex europaeus* L.), toxo molar (*Ulex minor* Roth), piorno de tres espiños (*Genista triacanthos* Brot.)— tamén existen especies xerminantes, asociadas a unha produción maior de sementes, e que habitualmente posúen características asociadas á estimulación da xerminación polo lume —xesta (*Cytisus scoparius* (L.) Link), xesta femia (*Cytisus striatus* (Hill) Rothm.), cubilón (*Daboecia cantabrica* (Huds.) K. Koch)— (Cruz et al., 2020; Reyes e Casal, 2008).

1.3 AS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS

As especies alóctonas ou exóticas son especies que se atopan presentes nunha rexión da cal non son orixinarias, é dicir, foron dalgún xeito introducidas nun novo hábitat e agora habitan nel; este proceso, mediado pola intervención humana, é coñecido como **introdución** (Richardson et al., 2000). Unha vez que unha especie foi introducida nunha nova rexión xeográfica, pode ou non establecerse. Se a especie non se establece, a súa presenza na nova rexión será eventual, carecerá dun carácter fixo no lugar e para mante-la súa presenza precisaríase dunha introdución constante de novos individuos. Dise que unha especie alóctona se establece cando consegue

levar a cabo o proceso de **naturalización** (Richardson et al., 2000), que consiste na perpetuación da especie de xeito autónomo; a especie alóctona introducida é capaz de reproducirse no novo ambiente, superando as barreiras ambientais e reprodutivas e perpetuando a súa propia existencia. Se ademais a especie naturalizada consegue espallarse no novo territorio, traspasando as barreiras de dispersión, constituíndo novas poboacións da especie alóctona de xeito autónomo, considérase que conformou un proceso de **invasión** (Richardson et al., 2000).



Figura 2. Poboación invasora de *Acacia* en Padrón, Galiza.

As **especies exóticas invasoras** (EEI) son, polo tanto, especies alóctonas que foron introducidas nun territorio e experimentaron un proceso de naturalización e invasión, ata espallarse polo territorio de acollida (Figura 2). Todas as especies invasoras, dalgún xeito, alteran a composición biolóxica do lugar onde se establecen (McNeely et al., 2001); ben sexa porque a introdución dunha nova especie incrementa directamente a riqueza de especies, ben sexa por interaccións máis complexas.

As EEI son, en termos xerais, unha ameaza para a diversidade global, posto que desprazan as especies nativas a través dos procesos de competición e colonización. Algunhas das principais alteracións que provocan nos ecosistemas que invaden son as mudanzas nas características físico-químicas dos solos, a alteración dos ciclos dos nutrientes ou a modificación dos réximes de incendios. Dun xeito máis específico, as plantas invasoras reducen a riqueza e abundancia de especies nativas, a través do impedimento da xerminación, o establecemento das plántulas, a inhibición do crecemento e a modificación das relacións polinizador – planta. Ademais, as EEI repercuten nos servizos ecosistémicos e causan perdas económicas tanto no ámbito forestal

coma na agricultura (Pimentel et al., 2005), alén dos custos derivados do control directo das mesmas.

O problema global das EEI actualmente estase vendo incrementado e acelerado polos procesos de globalización: a existencia de maiores e máis rápidas conexións entre diversos lugares do mundo leva a maiores taxas de transporte de organismos, tanto de xeito intencionado (comercio, lembranzas, furtivismo...) como de xeito accidental (adheridos a medios de transporte, persoas...). Tamén se ve incrementado polas perturbacións antropoxénicas. Algunhas perturbacións, como os incendios forestais, poden produci-la proliferación de especies invasoras nas comunidades vexetais, ou poden contribuír na mudanza dunha especie naturalizada para unha especie invasora, axudando na súa expansión xeográfica e na perpetuación no tempo.

A expansión de EEI e especificamente de *invasive tree plants* (ITPs) é cada vez máis acelerada (Pyšek et al., 2012) e verase incrementada en todos os escenarios de mudanza climática, e o centro e sur de Europa son dúas das ecorrexións con maior potencia de expansión de ITPs —ademais de outras como América do Sur, sureste de Australia, Nova Zelandia e Sudáfrica (Wang et al., 2017)—.

Na paisaxe atlántica, a inclusión e expansión de novas especies está documentada dende hai moitos anos, algunhas delas, coma o piñeiro bravo (*Pinus pinaster* Aiton) foron masivamente espalladas xa no século XIII, mentres que outras como o eucalipto (*Eucalyptus globulus* Labill.) experimentaron unha expansión a partir dos anos 80 do pasado século, como consecuencia dos cambios nos usos do solo (Díaz-Fierros, 2021).

Algunhas EEI posúen a capacidade de transformar de xeito drástico os ecosistemas nos que se establecen, son as chamadas **transformadoras**, termo que se atribúe ós taxóns vexetais invasores mais danos para os ecosistemas de acollida, ou incluso globalmente. Este termo foi proposto por Richardson et al. (2000) para referirse a aquelas invasoras que “*mudan o carácter, a condición a forma ou a natureza dun ecosistema natural nunha área substancial do territorio*”. Neste grupo de EEI especialmente daniñas, atópanse as especies invasoras do xénero *Acacia*. Constitúen un pilar fundamental no estudo das EEI xa que non só alteran o ecosistema por competencia ou consumo das especies nativas, senón que o alteran a niveis tan elevados que poden mudar por completo as condicións do sistema (D’Antonio e Vitousek, 1992). As EEI provocan efectos nos lugares que invaden a varios niveis: teñen efectos nas especies, nas comunidades e nos ecosistemas (Vilà et al., 2011). Danan e ameazan a estrutura das comunidades vexetais nativas, é dicir, a composición específica e a diversidade de plantas nativas (D’Antonio e Vitousek, 1992). Para isto vólense de mecanismos máis directos, como a competencia, e outros máis indirectos, como a alteración química dos solos a través da alelopatía ou da mudanza nas concentracións de sales (Levine et al., 2003). Tamén alteran a dispoñibilidade de nutrientes, algúns dos cales son limitadores para o crecemento da vexetación, como por exemplo o nitróxeno dispoñíbel. As plantas invasoras afectan directamente ás nativas tanto por ser doadoras como por se acaparadoras de recursos limitadores (Brooks et al., 2004). Afectan negativamente ás especies nativas limitando a súa produtividade (Pyšek et al., 2012).

A nivel de comunidade, sobre niveis tróficos superiores (*bottom-up effects*), poden provocar impactos ao muda-la composición dos ecosistemas (Levine et al., 2003; Rodríguez et al., 2020; Vilà et al., 2011), por exemplo provocando cambios na vexetación dispoñíbel para construír niños, o cal comporta cambios na taxa de depredación ou na época de cría das aves (Schmidt e Whelan, 1999), ou mesmo cambios na alimentación, ao muda-la época en que o alimento (nomeadamente sementes) se produce, o cal se traduce en proxenies de menor tamaño (Carroll et al., 1997).

Entre os principais cambios que as EEI producen nos ecosistemas, atópase a alteración de certos procesos ecosistémicos como os ciclos de nutrientes, principalmente documentados en especies fixadoras de nitróxeno (Levine et al., 2003). Alteran o ciclo do nitróxeno tanto por fixación de nitróxeno como por acumulación de follato no chan debido á súa menor taxa de descomposición (Vilà et al., 2011) e incremento da biomasa; estes cambios no balance do nitróxeno poden á súa vez favorece-lo recrutamento de novas especies invasoras, como é o caso do pau de espiño (*Robinia pseudoacacia*) ou o de diversas especies do xénero *Acacia* (Gaertner et al., 2014). Os cambios na hidroxía causados por algunhas EEI son especialmente transformadores nalgúns ecosistemas, xa que poden altera-la *ratio* e a temporalidade da evapotranspiración (ET) ao contar con taxas de ET diferentes das especies nativas, maior cantidade de biomasa fotosintética e mesmo unha profundidade maior das súas raíces (Levine et al., 2003). A hidroxía dos ecosistemas invadidos vese asemade modificada polos cambios na escuradura que derivan do establecemento das novas especies.

Entre as mudanzas que as EEI producen a nivel ecosistémico atópanse os cambios de réxime (*regime shifts*), que alteran as relacións previamente existentes nos ecosistemas (Gaertner et al., 2014; Mack e D'Antonio, 1998), tanto en tipo, frecuencia como intensidade das perturbacións (D'Antonio e Vitousek, 1992). As EEI interactúan cos réximes de perturbación dos ecosistemas de dous xeitos: por unha parte, a presenza de EEI pode se-la causa das perturbacións, e por outra, as perturbacións poden incrementar ou mesmo atrae-la presenza de EEI: as invasoras que foron introducidas por unha perturbación no sistema poden facer que esta perturbación se manteña, cambiando o ecosistema orixinal, ou poden incluso provocar novas perturbacións. Unha das perturbacións máis importantes para moitos ecosistemas é o lume, e as invasoras que alteran os réximes de incendios están consideradas as máis daniñas para os ecosistemas (Brooks et al., 2004). A entrada de EEI nun sistema pode provocar aumento na frecuencia e intensidade dos incendios (Brooks et al., 2004; D'Antonio e Vitousek, 1992) e un incremento na continuidade do lume (te Beest et al., 2012) especialmente no caso das EEI leñosas (Mack e D'Antonio, 1998), o cal altera o réxime de incendios (Pyšek et al., 2012); isto sucede principalmente en ecosistemas nos que o lume é unha perturbación natural, mais as EEI teñen unha produtividade maior, e incrementan de xeito moi rápido a cantidade de combustíbel dispoñíbel. Asociado a isto atópase tamén unha maior lonxitude de chamas, temperaturas maiores durante o incendio e un incremento da calor liberada (Levine et al., 2003). Estes incendios son máis virulentos e complexos de manexar, e derivan moitas veces en eventos extremos de lume. Ademais os lumes incrementan a presenza da propia EEI (Mack e

D’Antonio, 1998) debido a unha capacidade de rexeneración maior por parte das EEI que das especies nativas.

A frecuencia e a intensidade dos incendios forestais vense modificadas polas especies invasoras, ao aumenta-la continuidade vexetal tanto horizontal como verticalmente; o cal tamén pode provocar cambios no réxime de incendios, no sentido de que incendios de superficie pasan a ser incendios de copas, que se espallan de xeito máis veloz e son máis complexos de extinguir (Brooks et al., 2004).

Tamén a través do lume poden desprazar por competencia a especies menos adaptadas a el, especies nativas con tempos de reprodución maiores e que non conseguen producir sementes nos intervalos acurtados entre incendios provocados polas propias EEI, especies que non producen unha cantidade de sementes tan elevada ou especies que de xeito xeral non se ven estimuladas polo lume (Gaertner et al., 2014).

As EEI promoven a súa propia abundancia a través da produción masiva de sementes, que á súa vez asegura unha descendencia abundante, que producirá máis sementes; isto crea un mecanismo de retroalimentación positivo, que altera non só a composición vexetal visíbel, senón tamén a diversidade oculta na composición do banco de sementes, e provoca unha reacción en cadea no ecosistema, que afecta ós organismos que se alimentan das mesmas (Gaertner et al., 2014).

De xeito indirecto, as EEI producen cambios nos ecosistemas, como a alteración da estabilidade do solo, a erosión, a colonización de espazos abertos ou a acumulación de follato sen descompoñer (Brooks et al., 2004). Esta acumulación de follato pode inhibi-lo recrutamento de especies nativas a través de varios mecanismos, como composición e dispoñibilidade de nutrientes e a dispoñibilidade de luz (Farrer e Goldberg, 2009). Provocan alteración nas relación de descomposición do follato (D’Antonio e Vitousek, 1992), isto fai que muden os nutrientes dispoñíbeis (Reinhart e Callaway, 2006; Vogelsang e Bever, 2009), o cal afecta a actividade e viabilidade dos microorganismos, e provoca cambios na súa composición (Gaertner et al., 2014) e nas propiedades do solo (Vilà et al., 2006).

1.4 MÉTODOS DE ESTABLECEMENTO DAS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS

As especies invasoras válense de diversos mecanismos para establecerse; como consecuencia disto, xorden varias hipóteses para explica-lo seu comportamento nos ecosistemas que invaden e o xeito no que interactúan con eles e coas especies alí existentes.

Así, en 1999, Simberloff e von Holle, propuxeron a *Invasional Meltdown Hypothesis* (IMH), na cal postularon que o establecemento dunha EEI nun novo ambiente facilita a entrada e establecemento de outras especies non nativas, sinalando que a competencia polos recursos entre especies nativas e EEI pode ser tan intensa que termine provocando un encadeamento de invasións (Kumar Rai e Singh, 2020).

Un dos mecanismos polos cales podería darse este fenómeno, é a través do uso de novas “armas” descoñecidas para a flora nativa, como explica a *Novel Weapons Hypothesis*. Nesta hipótese, Callaway e Aschehoug (2000), explican que algunhas IAPs (*Invasive Alien Plants*) teñen éxito no lugar no que se establecen como invasoras porque introducen novos mecanismos de interacción ós que as especies nativas nunca foran expostas, e polo tanto non teñen mecanismos de resposta para enfrontarse a elas e, dalgún xeito, defenderse. Entre os mecanismos máis discutidos como novos para as especies nativas, atópase a **alelopatía** das EEI (Callaway e Aschehoug, 2000; Hierro e Callaway, 2003). O termo alelopatía é empregado habitualmente na literatura científica con diferentes matices, ó longo desta tese, empregárase para referirse ó proceso ecolóxico no cal se dá unha interferencia biótica a través de moléculas bioactivas, seguindo o sentido no que foi descrito por Molisch (1937), quen cuñou o termo alelopatía e popularizou o seu uso. Entendemos entón a alelopatía como unha interacción que pode resultar en efectos tanto beneficiosos como danosos para as especies receptoras. Malia todo, os exemplos máis habituais na literatura científica son os de efectos negativos para as especies nativas, por iso se entende xeralmente a alelopatía como algo negativo para as especies que a perciben.

Os compostos alelopáticos adoitan ser metabolitos secundarios producidos pola vexetación (maiormente fenóis, flavonoides e terpenos) e que unha vez liberados ó medio ocasionan unha resposta nas especies receptoras (tanto vexetais como microbianas). Entre os efectos descritos por compostos alelopáticos atópanse: a inhibición do crecemento e das características fisiolóxicas (Hussain et al., 2011b) causadas por unha redución da eficiencia fotosintética ó limita-lo CO₂ dispoñíbel e provocar estrés hídrico.

Os compostos alelopáticos liberados no solo tamén afectan á microbiota, fan que cambie a súa composición (Felker-Quinn et al., 2011; Te Beest et al., 2009), e tamén alteran a composición de fungos. Estas mudanzas poden producir cambios nas relacións simbióticas con micorrizas, por alteración dos fungos que as compoñen, e que pode levar a unha retroalimentación que incrementa o establecemento de EEI (Gaertner et al., 2014). No ano 2021 (Zhang et al., 2021) conduciron unha metaanálise na que revisaron 378 artigos e demostraron que ata nun 25% dos casos estudados, os compostos alelopáticos reduciron o desempeño da vexetación estudada. Asemade, as plantas nativas resultaron máis afectadas polos lixiviados das EEI que das propias nativas; e tamén concluíron que os efectos alelopáticos son máis fortes entre familias non emparentadas que entre aquelas relacionadas ou mesmo individuos da mesma especie (Zhang et al., 2021).

Mais recentemente xurdiu a *Biochemical Recognition Hypothesis* (BRH), bosquexada por Renne et al. no 2004 e ampliada posteriormente (Renne et al., 2014). Esta hipótese amplía o paradigma ó redor da alelopatía, ao defender que algunhas respostas alelopáticas serían na verdade unha redución da xerminación adaptativa, mediada polo recoñecemento dos sinais químicos de outras plantas; isto é, as sementes poden dalgún xeito “sentir” (no sentido de recoñecer substancias) os seus conspecíficos e actuar en consecuencia (Orrock e Christopher, 2010). Co xurdimento desta hipótese, maniféstase a existencia doutros modos de acción que

poden reduci-la xerminación despois da exposición a fitoquímicos, e que non son necesariamente prexudiciais para a planta receptora, senón máis ben o contrario, as especies receptoras empregan os fitoquímicos dos seus conspecificos e dalgúns heterospecificos como indicadores da magnitude da competencia local, e actúan en consecuencia (Renne et al., 2014).

Baseándose nunha avaliación da cantidade de fitoquímicos, poden decidir accelera-la xerminación, evitando os efectos de prioridade ou aproveitando a facilitación causada polos conspecificos (Dyer, 2004; Ohsaki et al., 2020; Orrock e Christopher, 2010; Yamowo e Mukai, 2017; Yannelli et al., 2020) ou atrasala, evitando así a mortalidade post-emerxencia inducida pola competencia (Houseman e Mahoney, 2015; Renne et al., 2014). En calquera dos casos, as especies levan a cabo este mecanismo de evitación da competencia para maximiza-lo seu establecemento potencial, e no caso das invasoras, axúdaas a incrementa-lo seu éxito invasor (Renne et al., 2014). O mesmo proceso aplica ó recoñecemento heteroespecífico (Fenesi et al., 2020; Tielbörger e Prasse, 2009; Yannelli et al., 2020).

O recoñecemento bioquímico (BR) é entón un mecanismo de xerminación diferida, mediado por sinais químicos, ata que as condicións sexan máis propicias para a xerminación e o establecemento das plántulas. O descenso na xerminación despois a exposición a fitoquímicos pode ter, polo tanto, un carácter tóxico (a semente é incapaz de xerminar, ou se o fai a plántula será máis pequena, defectuosa, ou morrerá ao pouco de xerminar) ou un carácter adaptativo (a semente detecta os sinais químicos e retrasa a súa xerminación ata que as condicións melloren).

A historia evolutiva da vexetación e as adaptacións desta inflúen fortemente no recoñecemento bioquímico, polo que as plantas simpátricas afectaríanse máis entre elas; teñen unha historia evolutiva común que lles permitiu expoñerse as sinais químicas da vexetación local e adaptarse a elas. En rangos non nativos, os mecanismos subxacentes do BR poderían aplicarse a especies invasoras co-ocorrentes que compartan rango nativo histórico.

Segundo Yannelli et al. (2020), os fitoquímicos de especies tanto nativas como invasoras afectan os procesos ontoxenéticos temperáns de ambos grupos. No seu estudo, demostraron que os efectos son dependentes da especie e do lugar (mesmo estudando especies comúns en ambos lugares), o cal pon de manifesto que os fitoquímicos, ou o xeito no que actúan sobre as sementes, cambian segundo as condicións bióticas e abióticas do lugar (bacterias do solo, temperatura, humidade...).

Este xeito de recoñecemento, é un mecanismo non excluín-te ó proposto na NWH; a pesar de que algunhas invasoras teñen éxito porque levan novas armas químicas ós lugares que invaden, estes mesmos compostos químicos median na súa propia rexeneración, a través do BR. Seguindo esta afirmación, as especies nativas serían máis vulnerábeis a aqueles aleloquímicos ós que nunca se enfrontaron. Este mecanismo mediado quimicamente foi demostrado en numerosos estudos e afecta a xerminación e crecementos das sementes de doutras especies.

Moitas especies introducidas de *Acacia* e *Eucalyptus* producen compostos alelopáticos, ós cales diversos autores lles atribuíron a redución da xerminación doutras especies, é dicir, alelopatía negativa (Hussain et al., 2011a; Lorenzo et al., 2012; Souto et al., 2001). O proceso

alelopático, en moitas ocasións, reduce as especies nativas e facilita a colonización de hábitats novos para as EEI (Kalisz et al., 2021; Novoa et al., 2012; Zhang et al., 2021).

1.5 XEITOS DE CONTROL DAS EEI

O aumento da presenza de EEI e os seus efectos prexudiciais para os ecosistemas, fai necesaria a existencia de métodos que atenúen os danos causados polas EEI. As aproximacións para evitar ou mitiga-los danos causados polas IAPs comportan xeralmente tres tácticas principais: a prevención, a erradicación e o control. A **prevención** é o paso inicial para evita-la entrada de EEI, e implica normalmente un endurecemento da lexislación para regula-la entrada de organismos foráneos e regula-lo seu movemento dentro do país, é o método máis efectivo tanto económica como ecoloxicamente. A **erradicación**, entendida como a eliminación total da especie do lugar invadido, é complicada de acadar por diversas limitacións; se ben é o óptimo, raramente é atinxíbel. Segundo Genovesi (2005) en Europa non se conseguiu nunca unha erradicación a grande escala de ningunha planta invasora, a pesar de que algúns programas si que tiveron éxito no ámbito local. Para que a erradicación poida ser viábel, xoga un papel moi importante a detección temperá da invasión. Un punto importante cando falamos de EEI é evita-la invasión propiamente dita, é dicir, cando se detecta o establecemento e naturalización dunha especie nun territorio, actuar de xeito rápido e prioritario sobre ela para evita-la súa expansión, e polo tanto a invasión. Isto non sempre é posíbel, debido á falta de recursos ou mesmo a falta de detección temperá de EEI. O obxectivo ideal cando se traballa con EEI é a erradicación da especie no lugar invadido, pero as mais das veces isto non é viábel, ben sexa debido ó nivel de expansión que xa acadou a especie, ben sexa debido ós elevados custos asociados ó proceso.

Unha vez que se produciu a invasión e a especie exótica está espallada polo territorio, vólvese practicamente imposíbel erradicala debido os altos custos económicos do proceso. É por iso que unha vez que a prevención xa non é posíbel porque a especie xa entrou ó territorio, e que a erradicación é inviábel polos elevados custos, lévase a cabo o **control** da EEI. O control de EEI é un obxectivo moito máis realista; é dicir, unha vez que a especie xa invadiu un territorio concreto e se detectou a súa presenza como invasora, trátase de evitar que a especie se espalle a outros territorios susceptíbeis de ser invadidos. Controla-la súa presenza e limitala a sitios nos que xa se estableceu, e se é posíbel máis adiante, erradicala.

Existen principalmente, tres tipos de métodos de control das EEI; aqueles baseados no uso de sustancias químicas (métodos químicos), os que empregan outros organismos (métodos biolóxicos) e todos os demais, que inclúen todo tipo de accións físicas sobre a EEI (métodos mecánicos). A combinación de varios métodos de control á vez, mesmo de diferentes tipoloxías, ten demostrado ser eficaz a nivel local para algunhas invasións (Weidlich et al., 2020).

Os **métodos mecánicos** son os máis utilizados a nivel mundial, inda que existe desigualdade na proporción de uso destes métodos en función do Índice de Desenvolvemento Humano (IDH), sendo os países con un IDH máis baixo os que máis empregan estes métodos

(Weidlich et al., 2020). Mesmo así, representan máis dun 60% das accións de control de EEI no mundo.

O método máis habitual de control é a corta da especie invasora; segundo (Kettenring e Adams, 2011) representa ata un 34% dos métodos de control. Este método por si mesmo non acostuma ser eficaz, requírese que sexa unha corta continuada; dependendo da especie pode necesitarse ata varias cortas ó ano durante varios anos para esgota-los recursos da raíz e que a poboación de invasoras non consiga rexenera-la base de rebentos. A corta continuada elimina o material fotosintético da vexetación, interrompendo a súa capacidade fotosintética, facendo que deba sobrevivir dos recursos acumulados; se esta corta se realiza asiduamente, chégase a esgota-los recursos e non consegue rebentar.

Segundo á corta, as queimas prescritas son o método mecánico máis empregado para o control de EEI. Así, no bosque caducifolio salienta como o método máis empregado, xa que ademais de servir como método de control para as EEI tamén serve como ferramenta de manexo para as especies nativas adaptadas ó lume (Weidlich et al., 2020). O lume controlado é especialmente eficaz no control de EEI de prados (Deák et al., 2014; Ruckman et al., 2012). A queima prescrita non só é efectiva para reduci-lo tamaño da poboación ou a cantidade de individuos adultos (Boyd, 1996), senón que tamén reduce o banco de sementes das EEI, evitando así que a especie continúe espallándose (Alexander e D'Antonio, 2003). Para unha maior eficacia das queimas prescritas como método de control de invasoras, é necesario facer varias queimas continuadas (DiTomaso et al., 2006).

Outros métodos mecánicos menos empregados, como a retirada manual da especie ou arrinca-la cortiza dos troncos das árbores, teñen a vantaxe de ser extremadamente sinxelos de levar a cabo e proporcionalmente efectivos, pero posúen a desvantaxe de que precisar dun traballo manual moi intensivo. Amais, só son útiles para vexetación de pequeno tamaño ou especies leñosas nos primeiros anos despois do seu establecemento, cando inda non acadaron tamaños grandes.

O **control químico** inclúe o uso de pesticidas, funxicidas, herbicidas e insecticidas, en xeral, calquera sustancia química que provoque efectos deletorios no organismo tratado. No caso das IAPs empréganse os herbicidas. Entre os métodos químicos máis empregados, segundo Weidlich et al. (2020) salienta notabelmente o uso de glifosato ($C_3H_8NO_5P$), empregado nun 40% dos estudos que optaron polos métodos químicos. A pesar de que pode chegar a ser un xeito de control moi efectivo, tamén é daniño para outras especies vexetais e para o ecosistema en xeral. O problema principal dalgúns métodos de control químico, nomeadamente o glifosato, é a súa falta de selectividade; actúa inhibindo a fotosíntese de xeito xenérico, polo que mata a todas as especies coas que entra en contacto. Outros herbicidas como o tricoplir ($C_7H_4Cl_3NO_3$), segundo máis empregado no mundo, teñen certa especificidade, polo que só dana ás dicotiledóneas; mesmo así, ten un rango de acción moi amplo, polo cal as súas recomendacións de uso son máis restrinxidas. Amais, o uso de herbicidas presenta problemas potenciais para o solo e as bacterias do solo (Liao et al., 2021; Seghers et al., 2003) e a

aplicación do herbicida ten que ser continuada para que sexa eficaz, unha única aplicación normalmente non serve (Weidlich et al., 2020).

Unha práctica habitual cando se empregan métodos de control tanto químicos coma mecánicos é a combinación dos mesmos; deste xeito, un dos métodos máis empregados é a corta de EEI e a posterior aplicación de métodos químicos, especialmente en especies que rebentan de xeito vigoroso. A precisión da aplicación pode ser elevada, empregando por exemplo métodos de inxección directa no talo no caso de especies arbóreas, se se traballa en lugares de especial interese ou a área de traballo é restrinxida (Sohrabi et al., 2023; Vítková et al., 2020).

A manipulación intencionada dos inimigos naturais das EEI co propósito de controla-las súas poboacións denomínase **control biolóxico**. Este método basease na premisa de que un dos motivos do éxito das invasoras nos lugares invadidos é a ausencia de inimigos naturais —i.e. *Enemy Release Hypothesis* (Keane e Crawley, 2002)—, polo cal, emprega a liberación destes inimigos no medio invadido para dana-los exemplares da especie invasora. Os axentes biolóxicos liberados son tipicamente do mesmo rango nativo que a invasora, asegurando a dinámica predador-presa ou patóxeno-hóspede (Seastedt, 2014). Os inimigos naturais mais empregados habitualmente inclúen insectos, nematodos e patóxenos. Estes métodos de control normalmente inciden sobre a propia planta ou na produción de sementes; os que ostentan maior éxito ó seren empregados como axentes de control biolóxico son os insectos que repercuten na produción de sementes, facendo que sexa menor ou de peor calidade para reduci-la capacidade de espallar da EEI. Segundo a revisión feita por Clewley et al. (2012) o control biolóxico demostrou reduci-lo tamaño e a proxenie das especies vexetais obxectivo, sendo os coleópteros o tipo biolóxicos que máis reduciu as poboacións das especies albo, polo cal é unha ferramenta efectiva para o control de invasoras, pero case todos os estudos revisados carecen de traballo a longo prazo, polo que é complicado sabe-la efectividade real das medidas e tamén as consecuencias que pode te-la introdución de novos axentes biolóxicos. O control biolóxico presenta como principal inconveniente o feito de ser unha opción moi custosa, xa que require unha ampla investigación para asegurar que os axentes biolóxicos introducidos só van atacar ó obxectivo. Amais, cada introdución dun novo axente biolóxico pode implicar riscos en tanto en canto se está introducindo unha nova especie no ecosistema.

2 XUSTIFICACIÓN DA INVESTIGACIÓN E OBXECTIVOS

Dada a transcendencia que os cambios de réxime teñen, e a previsión de que vaian a máis, é de importancia capital entende-la resposta das especies ás perturbacións (Pausas et al., 2015), para así propoñer accións de control de especies exóticas invasoras e de restauración despois de incendios, que axuden a construír ecosistemas resistentes pero sobre todo resilientes ás perturbacións.

Está amplamente aceptado que as perturbacións promoven a expansión das EEI, e ó mesmo tempo, perturbacións naturais como son os incendios forestais, están sufrindo alteracións de réxime debidas ó cambio global. Algunhas especies exóticas invasoras amplamente estendidas, como as acacias, son especies transformadoras, xa que fan un uso elevado da auga (Richardson et al., 2000) e tamén mudan a relación de nutrientes no solo e a microbiota (Lazzaro et al., 2014). Ademais prevese que as especies do xénero *Acacia* causen problemas en áreas protexidas no futuro como consecuencia da mudanza climática, polo cal deben ser intervidas rapidamente se chegan a estas zonas, e evitar que as colonicen (Vicente et al., 2013).

Porén, de algunhas das invasoras amplamente estendidas inda non se coñecen abondo as características reprodutivas ou o seu comportamento fronte ós incendios. Malia estar catalogadas como invasoras por diversos organismos estatais, seguen tamén sen contar con plans de manexo ou xestión. A pesar de que o corte e a queima son métodos habituais no control de especies exóticas invasoras, nunca se experimentou a súa eficacia para as acacias en Galiza ou Portugal. Por outra parte, é sabido que o mellor momento para actuar no caso das invasoras é cando a expansión da especie inda é limitada, polo que vemos necesario afondar no coñecemento de especies como *Acacia mearnsii* ou *Acacia longifolia*.

Asemade, a pesar de que as invasoras máis daniñas son as especies arbóreas, as máis habituais son as invasoras de porte herbáceo (Weidlich et al., 2020), polo que compre non deixar de lado algunhas invasoras presentes no país, como a *Helichrysum foetidum*, a *Oenothera glazioviana* ou a *Phytolacca americana*, que malia ser especies herbáceas se están espallando polo territorio cos consecuentes danos que iso provoca.

Os aleloquímicos das EEI teñen fortes efectos no seu asentamento a través da xerminación e tamén sobre a xerminación de outras especies, polo que é importante determinar que sustancias constitúen estes compostos aleloquímicos para tratar de dilucidar o seu modo de actuación. Ademais, o xurdimento de novas hipóteses como a BRH, que se suman ás xa existentes como a IMH e a NWH, fan que sexa necesario aborda-la resposta xerminativa das

especies cunha perspectiva diferente, que abranga todas as hipóteses existentes co fin de ter unha perspectiva integral do funcionamento das especies exóticas invasoras.

Para trata-la problemática descrita anteriormente, na presente tese de doutoramento titulada: “Bases ecolóxicas para o control de especies exóticas invasoras en relación co lume” propóñense varios obxectivos específicos:

1. Analiza-los efectos dos incendios forestais na rexeneración por sementes das EEI herbáceas presentes na Galiza, a través da porcentaxe de xerminación, o tempo e a velocidade da mesma. **Capítulo 1.**
2. Examina-los efectos dos incendios forestais e da idade das sementes na rexeneración por sementes de dúas das máis importantes EEI leñosas na Galiza, a través da análise da viabilidade e dormencia, da porcentaxe de xerminación e do tempo e velocidade da mesma. **Capítulo 2.**
3. Estuda-los mecanismos aleloquímicos que rexen o establecemento das especies exóticas invasoras, a través dos seus efectos na propia porcentaxe de xerminación e na xerminación doutras especies, así como no tempo e a velocidade da mesma. **Capítulo 3.**
4. Determina-la eficiencia dos métodos de control mecánicos para o manexo de poboacións de especies exóticas invasoras, empregando a corta e/ou queima das mesmas, e avaliando a densidade de rebentos e plántulas, así como a altura dos mesmos. **Capítulo 4.**

3 METODOLOXÍA

3.1 ESPECIES ESTUDADAS

Na presente tese estudáronse un total de 11 especies: *Daucus carota* L., *Lactuca sativa* L., *Helichrysum foetidum* (L) Moench, *Oenothera glazioviana* Micheli, *Phytolacca americana* L., *Acacia dealbata* Link, *Acacia longifolia* (Andrews) Willd., *Acacia mearnsii* De Wild., *Acacia melanoxylon* R.Br., *Eucalyptus globulus* Labill., *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C.Nielsen. Dúas delas empregáronse como especies nativas ou control, e as outras nove son especies exóticas invasoras, catalogadas como tal tanto na Galiza como en España e Portugal por diversos organismos.

Daucus carota L. ou cenoura brava¹ é unha especie nativa de Europa, norte de África e da Asia temperada, amplamente estendida no territorio galego (Pujadas Salvà, 2003). É unha herba bienal, con raíz engrosada e flores brancas agrupadas en inflorescencias en forma de umbela. A importancia da conservación das súas poboacións naturais está indicada no Anexo I do “*International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture*” (FAO, 2009) pola súa importancia como recurso xenético futuro para a mellora alimentaria. Adoita colonizar prados, beiras de estradas e camiños, e hábitats con elevada influencia humana como as vías do ferrocarril, canteiras e baldíos (Plummer et al., 2021). Nalgúns hábitats nos que se estableceu como planta exótica, como os prados de alta montaña de Oregón (EE.UU), as queimas prescritas favorecen o seu establecemento (Maret e Wilson, 2005).

Lactuca sativa L., comunmente coñecida como leituga é unha especie nativa da Europa, empregada de xeito habitual como especie testemuña nos estudos de xerminación e alelopatía (Carvalho et al., 2019; Hussain et al., 2011a; Souto et al., 2001) debido á súa rápida xerminación. É unha herbácea anual de folla ancha, flor amarela e que produce unha elevada cantidade de sementes.

Helichrysum foetidum (L) Moench ou falsa árnica, é unha planta anual, ergueita, con follas tomentosas e flor amarela moi aromática. É unha especie procedente de Sudáfrica, e foi introducida na Galiza como ornamental. Segundo Guitián et al. (1989) está naturalizada nas áreas costeiras, mais estudos máis actuais calcifícanas de especie exótica invasora (Fagúndez e Barrada, 2007). Coloniza tanto areas costeiras como terreos alterados, marxes de estradas e mesmo a interface entre áreas abertas e matogueiras ou bosques. A pesar de non estar espallada

¹ Os nomes comúns empregados na presente tese foron extraídos do dicionario d’A Chave, (2020). Cando non se achou rexistro no dicionario empregouse o criterio establecido nas “Normas ortográficas e morfolóxicas do idioma galego” pola (Real Academia Galega e Instituto da Lingua Galega, 2012).

por todo o territorio galego, está fortemente integrada na cultura galega a través dos cachos de San Xoán, onde segundo Izco (1996) ten presenza debido á súa abundancia nas zonas costeiras.

Oenothera glazioviana Micheli (= *Oenothera etythrosepala* (Borbás)²), en galego, herba dos burros é unha planta bienal, erecta e coas follas basais en forma de roseta. Posúe flores amarelas que poden ter franxas avermelladas. O xénero é nativo de América, mais a herba dos burros orixinouse en centroeuropa por hibridación (Nieto-Feliner, 2007). A día de hoxe a especie está espallada polo mundo debido ao seu elevado potencial de expansión (Mihulka e Pyšek, 2001) e a súa grande amplitude de nicho (Giulio et al., 2021). As especies do xénero *Oenothera* colonizan principalmente hábitats abertos, incluíndo campos abandonados, beiras de ríos, areais e marxes de estradas, tanto no seu hábitat natural como nos lugares que invaden (Mihulka e Pyšek, 2001). En Galiza está presente principalmente nas zonas costeiras e no interior da provincia da Coruña (Fagúndez e Barrada, 2007; Nieto-Feliner, 2007). Requiren luz para xerminar e as súas plántulas conseguen establecerse nunha inmensa variedade de solos nús (Mihulka et al., 2003). A súa invasión en Galiza é relativamente recente e está en expansión (Fagúndez e Barrada, 2007), igual que noutros países de Europa —Grecia (Korakaki et al., 2021), Romanía (Urziceanu et al., 2020) ou Montenegro (Rakaj e Rostanski, 2009)—.

Phytolacca americana L., ou herba tintureira é unha especie herbácea perenne que coloniza multitude de hábitats; é unha especie pioneira capaz de establecerse en lugares abertos, especialmente naqueles que sufriron perturbacións. As súas flores son brancas-rosadas e os froitos teñen forma de cacho, con 10 sementes no interior. Todas as partes da planta, especialmente os froitos e sementes, posúen certa toxicidade. Introduciuse na bacía mediterránea no século XVII co fin de aproveita-las súas tinturas e comezou a espallarse no século seguinte, para acabar diseminada actualmente en todos os continentes agás a Antártida (Balogh e Magdolna, 2008) e dende hai uns 100 anos sofre unha expansión continuada en varios países (Huang e Ding, 2016). A dispersión das súas sementes, tamén nos lugares invadidos, é principalmente por ornitocoria, o cal facilita a dispersión a longa distancia alén de incrementa-la súa xerminación ao pasar polo tracto dixestivo dos paxaros (Orrock, 2011). A invasión por *P. americana* provoca un elevado impacto na agricultura (Patches et al., 2017) e sobre outros organismos nativos (Schirmel, 2020).

Acacia dealbata Link (= *Acacia decurrens* var. *dealbata* (Link) F. Muell.) ou mimosa é unha especie arbórea orixinaria do sur de Australia, que se expandiu a moitas rexións do mundo, como Nova Zelandia, América do sur ou Europa debido á súa elevada adaptabilidade a un grande rango de condicións ambientais (Boland et al., 2006), o seu crecemento rápido e a súa prolífica produción de sementes. É unha árbore de porte arbustivo inda que pode chegar ós 30 m de altura, con follas bipinnadas e flores de cor amarelo intenso. Foi introducida en Europa con fins ornamentais, e espallouse de tal xeito que os seus poboamentos en Portugal considéranse unha das formacións arbóreas máis perigosas para os incendios (Fernandes, 2009) e está incluída no listado proposto por Nentwig *et al.* (2018) como unha especie invasora de especial preocupación. Algúns estudos recentes demostraron que os solos previamente

² A sinonimia dos nomes científicos empregada nesta sección tirouse do ITIS (2023) e do IPNI (2023).

modificados pola mimosa favorecen o seu propio crecemento (Lorenzo e Rodríguez-Echeverría, 2012), así como tamén os seus propios compostos alelopáticos favorecen o seu establecemento (BRH - Yannelli *et al.*, 2020).

Acacia longifolia (Andrews) Willd. (= *Acacia sophorae* (Labill.) R. Br.), coñecida comunmente como acacia de espigas ten o seu orixe no sur de Australia. En Europa atópase en cinco países (Portugal, España, Francia, Italia e Grecia) segundo o GBIF (2023a), está incluída na lista das “100 of the most invasive alien species of Europe” (Vilà *et al.*, 2009) e está en risco de expansión ó resto de países europeos polo seu potencial invasor. É de porte arbustivo, presenta filodios lixeiramente curvados en lugar de follas e as súas flores son de cor amarela brillante e están dispostas en forma de espiga. Posúe un gran banco de sementes, con 1500 sementes m⁻² en masas forestais maduras, e as súas sementes teñen unha viabilidade moi elevada (Marchante *et al.*, 2010). En Portugal, provoca importantes impactos en ecosistemas de dunas protexidos, como por exemplo cambios diversidade catabólica microbiana (Marchante *et al.*, 2008a) ou alteración das características do solo, mudando os procesos ecosistémicos nativos (Marchante *et al.*, 2008b).

Acacia mearnsii De Wild. (= *Acacia decurrens* var. *mollis* Lindl.), mimosa de Mearns identificouse como invasora en catro países europeos (Portugal, España, Francia e Italia) segundo o GBIF (2023b), ademais de estar incluída na listaxe das “100 world’s worst invasive alien species” (Lowe *et al.*, 2004) e igual que ocorre coa acacia de espigas, está en risco de expansión ó resto de países europeos. É de porte arbustivo e presenta características moi similares ás da mimosa común, coa principal diferenza de que a súa floración é máis tardía e as flores teñen unha cor amarela máis apagada. Cando se compara con especies nativas, a mimosa de Mearns presenta maior plasticidade nos trazos anatómicos, feito que lle permite unha maior adaptabilidade a diferentes ambientes e maior resiliencia a condicións climáticas adversas (Crous *et al.*, 2012), ademais de afectar ó desenvolvemento temperán das especies nativas e muda-la actividade microbiana do solo (Boudiaf *et al.*, 2013).

Acacia melanoxylon R.Br. (= *Racosperma melanoxylon* (R. Br.) Pedley), coñecida como acacia negra é orixinaria do SE de Australia. É unha acacia de porte arbóreo, con filodios verde escuros e flores amarelas pálidas. Medra en multitude de hábitats, mais vese favorecida polos solos fértiles dos vales e das chairas de montaña. É unha das EEI que presentou un maior incremento en cantidade de área invadida, altura e área basal nos últimos anos en España (Martínez-Fernández *et al.*, 2012). A xerminación das súas sementes é promovida pola calor do lume nos incendios (Arán *et al.*, 2013). Os seus compostos alelopáticos son responsábeis do atraso no crecemento e na eficiencia fotosintética de herbáceas nativas da Península Ibérica, de acordo con Hussain *et al.* (2011b).

Eucalyptus globulus Labill. ou eucalipto é unha das especies máis abundantes no NO da Península Ibérica, ocupando até un 20% da superficie forestal segundo o cuarto inventario forestal nacional (IFN4, 2011). A pesar de ser nativa do sur de Australia, é unha das árbores máis espalladas no mundo debido ó seu aproveitamento industrial; tanto en Galiza como en Portugal emprégase como especie forestal para a produción de madeira. É unha árbore que

adoita medrar ata os 30 m de altura, inda que en Galiza hai exemplares que superan os 60 metros —avó de Chavín (CMAOT, 2023)—. As súas follas teñen un nervio central moi marcado e as súas flores son amarelas e reúnense en inflorescencias; o seu froito é unha cápsula dura na que se atopan as sementes. Segundo Becerra et al. (2018), a presenza do eucalipto diminúe a riqueza de especies vexetais ata nun 51% nas áreas nas que é exótico. O eucalipto afecta tamén á hidroloxía das áreas invadidas, mediante a diminución do caudal dos ríos por interceptación da auga da choiva (Rodríguez-Suárez et al., 2011) e pola súa elevada evapotranspiración, sobre todo nos meses máis calorosos (Rodríguez-Suárez et al., 2014).

Paraserianthes lophantha (Willd.) I.C.Nielsen (= *Albizia lophantha* (Willd.) Benth.; *Albizia distachya* J.F. Macbr.), de recente introdución en Galiza, coñécese comunmente como albizia. É de porte arbustivo, con follas bipinnadas e flores amarelas en espiga; o seu froito é unha legume de tamaño grande. Ten a súa orixe no Suroeste de Australia e actualmente está espallada por varios continentes; en Europa atópase en España, Portugal, Francia e Italia (GBIF, 2023c). Segundo García-Duro et al. (2019) o lume é un promotor da súa expansión en Galiza a través da estimulación da xerminación, e os seus modelos prevén unha expansión desta especie, igual que o fan os modelos de Santamarina et al. (2023), que prognostican unha expansión co cambio climático e a influencia da actividade humana. Nos hábitats invadidos, foi fortemente asociada coa actividade humana e os hábitats alterados (García-Duro et al., 2019; Santamarina et al., 2022).

3.2 RECOLLEITA DAS SEMENTES

Para todas as especies empregadas, as sementes (Figura 3) foron recollidas de poboacións establecidas na Galiza, durante o período de dispersión correspondente a cada unha das especies. A Táboa 2 resume o lugar e a data de recolla das sementes, a familia á que pertence e a orde de cada unha das especies estudadas, así como a súa orixe. A recolleita foi sempre dun mínimo de 30 individuos, garantindo unha amplitude e representatividade da diversidade xenética da poboación. A Figura 4 representa no mapa a localización xeográfica de cada unha das poboacións de EEI na Galiza nas que se recolleron as sementes empregadas neste traballo. As sementes almacenáronse en bolsas de papel en condicións de laboratorio (21°C e <70% HR) ata o seu uso.

As sementes das especies arbóreas recolléronse de poboacións adultas. No caso das sementes empregadas no **capítulo 2**, recolléronse sementes da mesma poboación dous anos consecutivos e no mesmo período de tempo, resultando en dous lotes de sementes da mesma especie, sementes novas (recollidas no ano de inicio do experimento) e sementes vellas (recollidas no ano anterior e mantidas en condicións de laboratorio durante un ano ata o inicio do experimento).

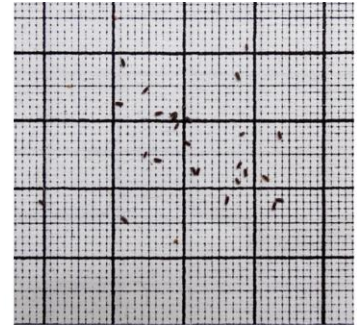
No **capítulo 3** empregáronse tamén sementes de variedade comercial de *L. sativa* (cv. “Batavia”), que foron adquiridas a Wamestrada S.L.L. ao inicio dos experimentos para garantir a viabilidade das mesmas.



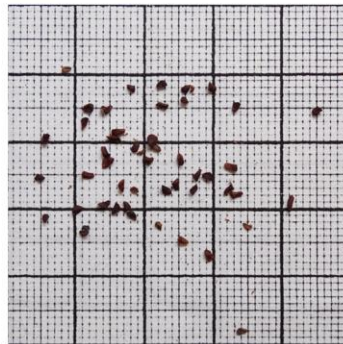
D. carota



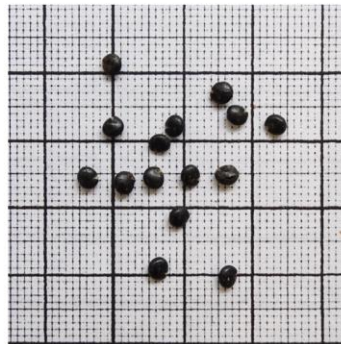
L. sativa



H. foetidum



O. glazioviana



P. americana



A. dealbata



A. longifolia



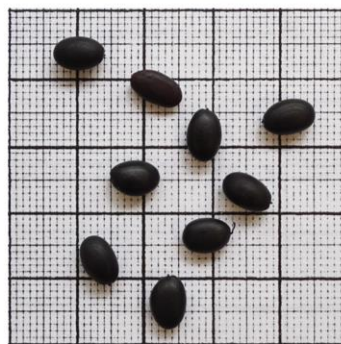
A. mearnsii



A. melanoxylon



E. globulus



P. americana

Táboa 2. Especies estudadas, familias e ordes ás que pertencen e orixe das mesmas. Localización das poboacións en Galiza, onde foron recollidas as sementes para os estudos levados a cabo.

Especies estudadas	Familia	Orde	Orixe	Localización (Galiza)	Data de colleita
<i>Daucus carota</i>	<i>Apiaceae</i>	Apiales	SO Australia	Santa Comba (Co)	Setembro 2015
<i>Lactuca sativa</i>	<i>Asteraceae</i>	Asterales	Conca Mediterránea, SO Asia	A Estrada (Po)	2019
<i>Helichrysum foetidum</i>	<i>Asteraceae</i>	Asterales	África do Sur	Santa Comba (Co)	Setembro 2015
<i>Oenothera glazioviana</i>	<i>Onagraceae</i>	Myrtales	América do Norte	Santa Comba (Co)	Setembro 2015
<i>Phytolacca americana</i>	<i>Phytolaccaceae</i>	Caryophyllales	América do Norte	Salvaterra de Miño (Po)	Setembro 2018
<i>Acacia dealbata</i>	<i>Fabaceae</i>	Fabales	SE Australia	Pontecaldelas (Po)	Xullo 2019
<i>Acacia longifolia</i>	<i>Fabaceae</i>	Fabales	SE Australia	Padrón (Co)	Setembro 2018, 2019
<i>Acacia mearnsii</i>	<i>Fabaceae</i>	Fabales	SE Australia	Padrón (Co)	Setembro 2018, 2019
<i>Acacia melanoxylon</i>	<i>Fabaceae</i>	Fabales	SE Australia	Santiago de Compostela (Co)	Xullo 2015
<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Myrtaceae</i>	Myrtales	SE Australia	Santiago de Compostela (Co)	Agosto 2019
<i>Paraserianthes lophantha</i>	<i>Fabaceae</i>	Fabales	SO Australia	Carnota (Co)	Xullo 2016

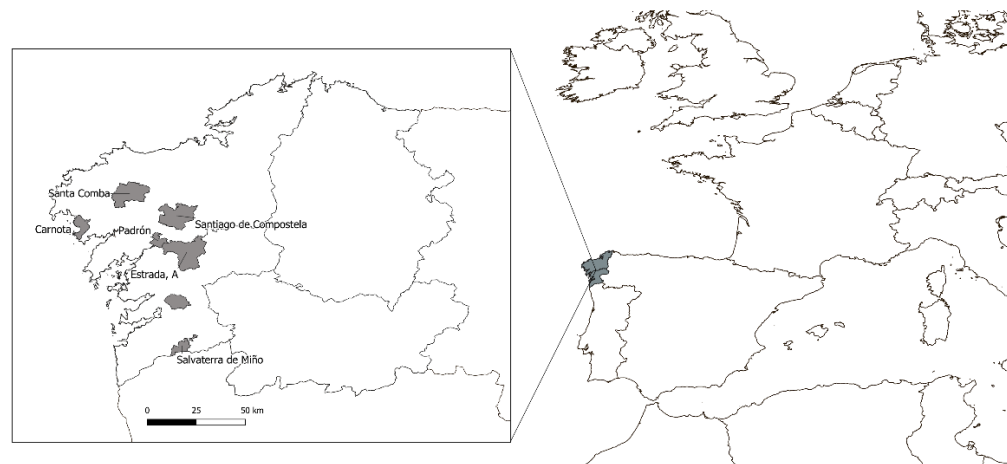


Figura 4. Localización das poboacións de EEI dentro de Galiza nas que foron recollidas as sementes para levar a cabo os experimentos no laboratorio.

3.3 ANÁLISE DA XERMINACIÓN

Nos **capítulos 1, 2 e 3** fixéronse diferentes análises de xerminación. En todos, alén dos tratamentos aplicados en cada caso, estableceuse un tratamento control. Nos **capítulos 1 e 2**, o tratamento control consistiu nas sementes en estado natural, empregando a mesma cantidade de réplicas e metodoloxía que para os outros tratamentos, coa adición de auga destilada para favorece-las condicións de xerminación. No **capítulo 2** realizouse un segundo tratamento control, consistente na escarificación manual das sementes, para simula-la xerminación ideal das sementes das especies que presentan dormencia. No **capítulo 3**, realizouse a escarificación das sementes co fin de rompe-la dormencia e que as sementes puidesen acadalo máximo de xerminación unha vez que fosen aplicados os tratamentos. En ambos casos, a escarificación realizouse de xeito manual, cortando unha pequena porción na sección distal da semente coa axuda dun escalpelo.

3.3.1 Simulación dos factores de lume

Para determina-lo efecto dos incendios sobre a xerminación das especies albo, nos **capítulos 1 e 2** estudáronse diferentes niveis dos principais factores de lume. Para simulalos no laboratorio, leváronse a cabo diferentes tratamentos seguindo a metodoloxía empregada por outros autores (Arán et al., 2017; García-Duro et al., 2019), que consiste na avaliación de cada un dos elementos dun incendio por separado. Comprobáronse distintos niveis dos catro factores principais do lume: oito tratamentos de calor, un tratamento con carbón, cinco tratamentos con cinza e tres tratamentos con fume (ver Táboa 3 para os tratamentos aplicados por especie).

Para a aplicación dos choques térmicos, empregouse unha estufa de desecamento de aire forzado (LABOLAN IDL-FI-120). As temperaturas empregadas foron 80 °C, 110 °C, 150 °C, 200 °C e os tempos de exposición foron de 5 e 10 minutos, seguindo a outros autores (Arán et al., 2013; Cruz et al., 2020; Moreira et al., 2010) e baseado nos datos obtidos de incendios forestais e queimas experimentais levados a cabo en ecosistemas mediterráneos do SE de Australia (Bradstock e Auld, 1995), en carrasqueiras da Francia (Trabaud, 1979), e en matogueiras do NO da Península Ibérica (Díaz-Fierros et al., 1990; Salgado et al., 1995), e que foron determinados por estes autores como as temperaturas e tempos máis probables na capa superficial do solo (0 – 5 cm de profundidade) nos incendios forestais. Os tratamentos de calor foron os seguintes:

- 80 °C-5 min
- 80 °C-10 min
- 110 °C-5 min
- 110 °C-10 min
- 150 °C-5 min
- 150 °C-10 min
- 200 °C-5 min
- 200 °C-10 min

O carbón, a cinza e o fume obtivéronse da queima de pólas e follas. No **capítulo 1**, posto que as especies estudadas son de porte herbáceo e adoitan localizarse nos marxes de matogueiras, empregouse o toxo (*U. europaeus*) como material biolóxico para obte-lo carbón, a cinza e o fume, por se-la especie arbustiva máis abundante nas matogueiras do NO de España (Puentes e Basanta, 2002; Reyes et al., 2000), e que no caso dun incendio forestal sería a especie que fai a achega principal de biomasa e polo tanto a principal produtora de carbón, cinza e fume. No **capítulo 2** empregáronse as propias especies albo (*A. longifolia* e *A. mearnsii* respectivamente), xa que as especies do xénero *Acacia* tenden a producir formacións densas e mono-específicas, e polo tanto no caso dun incendio forestal serían as principais produtoras destes elementos.

Na obtención de carbón e cinza (Figura 5), recolléronse os restos ardidos unha vez que estes arrefeceron e separáronse cunha peneira. Os fragmentos maiores de 2,4 mm constituíron a fracción carbón e os menores de 0,4 mm a fracción da cinza. Para a aplicación destes tratamentos, pesouse a cantidade de carbón ou cinza necesaria cunha balanza de precisión (SALTER electroscale XF-300) e depositouse en cadansúa placa de Petri, colocando as sementes *a posteriori*. Para os tratamentos de carbón empregáronse 0,26 g/placa de Petri, equivalente a 411 kg/ha; estas cantidades baséanse nas obtidas por Ohlson e Tryterud (2000) en queimas experimentais realizadas nos bosques de Escandinavia e son de uso habitual na simulación das condicións do lume en laboratorio (Keeley e Pausas, 2018). Os tratamentos de cinza, baseados en múltiplos das cantidades recollidas por Soto et al. (1997) despois dunha queima controlada de matogueira atlántica no Monte Pedroso (NO de España), foron os seguintes:

- cinza 1: 0,027 g/placa Petri; 43,5 kg/ha.
- cinza 2: 0,055 g/placa Petri; 87 kg/ha.
- cinza 3: 0,11 g/placa Petri; 174 kg/ha.
- cinza 4: 0,275 g/placa Petri; 435 kg/ha.
- cinza 5: 0,55 g/placa Petri; 870 kg/ha.

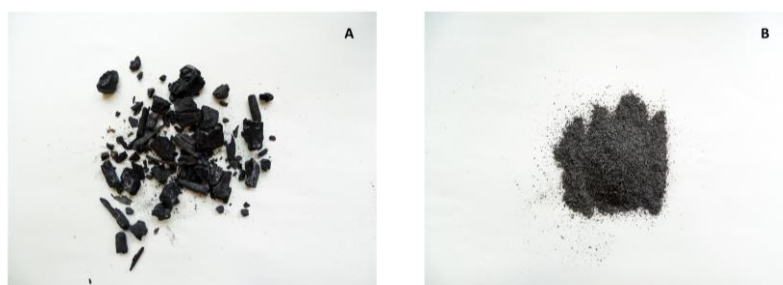


Figura 5. Detalle do carbón (A) e a cinza (B) de *Acacia*.

Os tratamentos de fume aplicáronse mediante exposición directa das sementes ao fume, en condicións de saturación, empregando o dispositivo “Fume 2000” (Reyes e Casal, 2001) baseado na metodoloxía proposta por de Lange e Boucher (1990) e utilizado posteriormente en diversos artigos de investigación (Cruz et al., 2021; Reyes et al., 2015a; Reyes e Trabaud,

2009). O “Fume 2000” consiste nunha cámara de tecido tupido de 2,5 m³ que actúa como receptor do fume e que está conectada a unha estufa na que se xera o fume por combustión de material vexetal; a unión é a través dun tubo metálico cun sistema de refrixeración, para que o fume penetre na cámara a temperatura ambiente, e así illa-lo seu efecto do efecto do choque térmico. As sementes colocadas en cadansúas placas de Petri, introducíronse na cámara unha vez que esta estivo saturada de fume, e mantivéronse nesas condicións durante 5, 10 ou 15 minutos. Os tempos son coincidentes cos propostos por outros autores para simular as condicións dun incendio en áreas propensas ó lume (Keeley e Fotheringham, 2000; Thomas et al., 2010). Os tratamentos de fume foron os que seguen:

- fume 5 minutos
- fume 10 minutos
- fume 15 minutos

Táboa 3. Tratamentos aplicados a cada unha das especies estudadas. Os tratamentos agrupáronse en función de se foron medidas de xerminación, resposta ós factores do lume, ós extractos acuosos aleloquímicos ou control mecánico.

Tratamento /Especie	Xerminación		Factores de lume															Extractos acuosos aleloquímicos				Control mecánico		
	control	escarificación	80 °C-5 min	80 °C-10 min	110 °C-5 min	110 °C-10 min	150 °C-5 min	150 °C-10 min	200 °C-5 min	200 °C-10 min	carbón	cinza 1	cinza 2	cinza 3	cinza 4	cinza 5	fume 5 min	fume 10 min	fume 15 min	100-eucalyptus	200-eucalyptus	100-acacia	200-acacia	slash / burn
<i>L. sativa</i>	X																			X	X	X	X	
<i>D. carota</i>	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
O.	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
H.	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
P.		X																		X	X	X	X	
<i>A. dealbata</i>		X																		X	X	X	X	X
A.		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	
<i>A. mearnsii</i>		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X	X	X	X	
A.		X																		X	X	X	X	
<i>E. globulus</i>		X																		X	X	X	X	
P.		X																		X	X	X	X	

3.3.2 Extracción de compostos químicos en base acuosa

As especies escollidas como doadoras de compostos alelopáticos foron *A. melanoxylon* e *E. globulus*, debido tanto ao seu carácter invasor como a súa ampla distribución e á densidade das poboacións que forman na área de estudo.

Os tratamentos con extractos acuosos consistiron en catro extractos aleloquímicos de base acuosa; dous extractos de diferente concentración para cada unha das dúas especies. Para os extractos de acacia negra empregáronse filodios secos e para os extractos de eucalipto recolléronse follas secas caídas, en ambos casos o material recollido caera das árbores tras-lo proceso de abscisión por senescencia. O lugar de recollida do material vexetal foron dúas poboacións naturalizadas no Monte Pedroso (Santiago de Compostela, Galiza). Posteriormente á recolleita do material, os filodios e as follas cortáronse en pezas arredor dos 2 cm² de tamaño. A extracción dos compostos químicos realizouse en vasos de precipitados cubertos por plástico transparente. As pezas do material vexetal foron somerxidas en auga destilada durante 72 horas a temperatura ambiente para que os compostos presentes nelas pasasen á auga; despois as follas e filodios separáronse da fracción acuosa por filtración e foron descartadas, dando lugar aos extractos químicos acuosos. As concentracións empregadas foron de 200 g/L (de agora en diante 200-acacia e 200-eucalipto) e 100 g/L (100-acacia e 100 eucalipto) de follas ou filodios segundo correspondese. Seguindo unha metodoloxía similar ás empregadas por Teerarak et al. (2010) que usaron unha concentración de 100 g/L de follas de xasmín (*Jasminum officinale* L.) e Nurjanah et al. (2020) que empregaron a mesma concentración para cápsulas de *Archidendron jiringa* (Jack) I.C.Nielsen co fin de avalia-lo potencial alelopático de ambas plantas, os valores escollidos correspóndense coa máxima cantidade de filodios ou follas que é posíbel somerxer nunha cantidade coñecida de auga (200 g de material vexetal cortado en pezas en 1 L de auga destilada), e posteriormente unha redución desta cantidade á metade.

3.3.3 Control da xerminación

Para cada un dos tratamentos aplicados no laboratorio, fixéronse 5 réplicas de 25 sementes cada unha. Cada réplica colocouse nunha placa de Petri de 9 cm de diámetro, usando dous papeis de filtro de celulosa como substrato para mante-la humidade. Tra-la aplicación dos tratamentos dos factores de lume (**capítulos 1 e 2**), regouse cada placa de Petri con 4 mL de auga destilada para favorece-lo inicio da xerminación; tra-los tratamentos con extractos acuosos (**capítulo 3**) non se engadiu auga, xa que os compostos aplicados presentaban base acuosa. A continuación as sementes colocáronse nunha cámara de xerminación Fitotrón (Climas AGP890) que permitiu o control das condicións de temperatura e iluminación, cun fotoperíodo de 16 h de luz a 24 °C e 8 h de escuridade a 16 °C, seguindo a outros autores (Cruz et al., 2019; Reyes et al., 2015b) para simula-las condicións do período de xerminación principal no NO da Península Ibérica (primavera-verán). A xerminación foi avaliada 3 veces por semana ata que non existiron novas xerminacións durante máis dunha semana, momento no cal se deu por concluída a xerminación (35 días no **capítulo 1**, 3 meses no **capítulo 2**, 30 días no **capítulo 3**). Á vez que se contabilizaron o número de xerminacións por placa de Petri (sementes con radícula visíbel $\sim \geq 1$ mm), retiráronse das placas as sementes xerminadas e engadiuse auga para propicia-la xerminación conforme se precisase en cada caso; tamén se remexeron de xeito aleatorio as placas de Petri dentro de cada bandexa, e as bandexas dentro da cámara de xerminación para minimiza-los efectos causados pola proximidade as fontes de luz ou temperatura.

Os datos obtidos empregáronse para calcular:

- Nos **capítulos 1 e 3**, a porcentaxe de xerminación das sementes, a velocidade de xerminación das sementes (T_{50}) e a cinética ou distribución temporal da xerminación.
- No **capítulo 2**, alén dos parámetros calculados no anterior capítulo, engadiuse a maiores o cálculo da viabilidade das sementes antes e despois dos tratamentos e a porcentaxe media de dormencia.

A porcentaxe de xerminación obtívose mediante o número de sementes xerminadas ao final do período de xerminación dividido polo número total de sementes na placa de Petri, multiplicado por cen, de acordo coa seguinte ecuación:

$$\% \text{ Xerminación} / G = \frac{\text{número de sementes xerminadas}}{\text{número total de sementes}} * 100$$

A velocidade de xerminación das sementes, representada polo T_{50} e entendida como o tempo requirido para que a metade da porcentaxe final de sementes xerminadas xermine, calculouse de acordo coa seguinte ecuación:

$$T_{50} = \frac{[(N/2) - N_1] * (T_2 - T_1)}{N_2 - N_1} + T_1^*$$

*onde N é a porcentaxe final de sementes xerminadas, N_1 a porcentaxe de sementes xerminadas por embaixo de $N/2$ e N_2 a porcentaxe de sementes xerminadas por riba de $N/2$, sendo $N_1 < N/2 < N_2$; T_1 é o número de días correspondente a N_1 e N_2 o número de días correspondente a N_2 .

A distribución temporal da xerminación calculouse como a suma acumulativa das xerminacións producidas durante todo o período de xerminación e represéntase habitualmente de xeito gráfico (Cruz et al., 2022).

A porcentaxe de sementes viábeis, tanto antes como despois dos tratamentos calculouse do mesmo xeito, seguindo a ecuación:

$$\% \text{ Viabilidade} = \frac{\text{número de sementes viábeis}}{\text{número total de sementes}} * 100$$

A porcentaxe de dormencia calculouse a partir do número de sementes que non xerminaran ó final do experimento e mantiñan a viabilidade.

$$\% \text{ Dormencia} = \frac{\text{número de sementes viábeis non xerminadas}}{\text{número total de sementes}} * 100$$

3.3.4 Proba de viabilidade

Para medi-la viabilidade antes dos tratamentos do lume no **capítulo 2**, tanto nas sementes novas como nas vellas, realizouse un test de viabilidade con tetrazolio. Esta proba consiste na utilización dunha dilución do sal de tetrazolio (cloruro de 2,3,4-trifeniltetrazolio) ao 1% como indicador dos procesos de respiración que ocorren dentro das células vivas. Para realiza-lo test, escarificáronse as sementes de xeito manual (ver apartado 3.3) para que a auga penetrase con máis facilidade e despois embebéronse na solución con sal de tetrazolio. A solución penetra na semente e se esta está viva, prodúcese un cambio de color nos seus tecidos (Figura 6). A proba baséase na actividade das enzimas deshidroxenases (França-Neto e Krzyzanowski, 2019) que catalizan os procesos de respiración na mitocondria, é dicir, ó producirse a respiración celular na semente. O tetrazolio interfire no proceso aceptando un ión de hidróxeno e converténdose en formazán (1,3,5-trifenilformazán), o cal leva a un cambio de coloración (inoloro na forma oxidada, avermellado na forma reducida). As sementes deixáronse durante 24 horas embebidas na solución de tetrazolio e após este tempo examináronse na procura de coloración; as sementes coloreadas de vermello rexistráronse como sementes viábeis e aquelas que non experimentaron cambios na coloración como non viábeis.

A viabilidade despois dos tratamentos de lume realizouse medindo a consistencia das sementes, aquelas sementes que estiveron brandas e que se esmagaron facilmente foron consideradas mortas, aquelas que mantiveron a dureza consideráronse viábeis.



Figura 6. Detalle de sementes de *A. melanoxylon* (esquerda), *P. lophantha* (centro) e *A. longifolia* (dereita) tinguidas tras a realización da proba de tetrazolio.

3.4 IDENTIFICACIÓN DE COMPOSTOS

No **capítulo 3** realizouse a identificación dos constituíntes químicos presentes nos extractos acuosos das dúas especies empregadas como especies doadoras; *A. melanoxylon* e *E. globulus*. A identificación realizouse mediante unha cromatografía líquida de ultra-alta resolución con ionización en electro spray, acoplada a un espectrómetro de masas con un tándem cuadrupolo e tempo de voo (UHPLC-ESI-QTOF-MS). Esta é unha ferramenta moi útil na caracterización de produtos naturais complexos (Li et al., 2017): o ESI é un xeito de ionización feble, capaz de

producir tanto moléculas protonadas como desprotonadas; o QTOF-MS consegue combinar unha sensibilidade elevada cunha precisión na masa tanto para os precursores como para os produtos ionizados, e polo tanto fai posíbel confirma-la composición dos compostos parentais e dos fragmentos ionizados derivados; mentres que a aplicación da UHPLC ofrece unha moi elevada resolución na separación de produtos naturais complexos, aumentando así a sensibilidade do detector QTOF-MS.

Os compostos identificáronse mediante a comparación dos tempos de retención (RT) e os patróns de fragmentación (espectros MS/MS) proporcionados polo QTOF-MS cos estándares auténticos. Cando estes estándares non estiveron dispoñíbeis, os compostos identificáronse interpretando os espectros MS e MS/MS obtidos para eles no QTOF-MS e combinándoos cos datos aportados pola literatura e as bases de datos en liña. Esta análise resultou nunha puntuación (*score*) que dá conta da confianza da identificación; e está baseada nunha combinación das puntuacións individuais dos parámetros medidos na análise, que son a masa exacta, o RT, o mSigma (parámetro estatístico que valora o perfil isotópico, correspondente á masa molecular) e os ións cualificadores. A puntuación dividiuse en 5 niveis: confianza alta (++++/+++), media (++), tentativa (+) e nula (-); a puntuación nula significou que non foi atopado na mostra o ión cualificador.

Na aplicación desta técnica contouse co servizo do persoal técnico da unidade de Espectrometría de Masas e Proteómica da RIAIDT, que realizou a parte experimental de uso da maquinaria para a UHPLC-ESI-QTOF-MS.

3.5. ÁREA DE ESTUDO NO CAMPO

O experimento conducido no **capítulo 4** foi levado a cabo no distrito de Coimbra, situado en Portugal Centro, entre outubro de 2018 e decembro de 2021. Esta rexión presenta un clima típico mediterráneo, con veráns quentes, unha precipitación media anual de 880,9 mm e unha temperatura media anual de 16 °C. Os solos da rexión derivan de magras, xistos, conglomerados calcarios e arxilas derivados das mesmas rochas parentais (Comissão Nacional do Ambiente, 1982). A altitude dos lugares de estudo variou entre os 65 e os 546 m.

O estudo realizouse en 8 masas forestais (lugares de estudo): Arganil, Buçaco, Góis 1, Góis 2, Lousã-Bandeira 1, Lousã-Bandeira 2, Mata do Carregal, Montemor (Figura 7, Táboa 4). Os poboamentos principais nas parcelas eran de *A. dealbata*, con algúns individuos esporádicos de *E. globulus*, carballos (*Quercus suber* L., *Quercus robur* L., *Quercus lusitanica* Lam.), outras especies de acacias (*A. longifolia*) e háquea espiñosa (*Hakea decurrens* R.Br.) —ordenadas de maior a menor abundancia—. Na maioría das parcelas, o sotobosque non presentou vexetación ou esta non era distinta da especie principal; nas demais parcelas estaba composto por silveiras (*Rubus ulmifolius* Schott), urces do monte (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) e toxo (*U. europaeus*).



Figura 7. Localización das oito masas forestais no distrito de Coimbra (Portugal), nas cales se levaron a cabo os experimentos de campo.

3.6 MÉTODOS DE CONTROL

Os métodos de control empregados no **capítulo 4** foron o corte e a queima das mimosas presentes na área de estudo. Para iso, cada un dos lugares de estudo dividiuse en varias parcelas, nas que se realizaron diferentes tratamentos. O deseño experimental contemplaba cando menos cada unha das seguintes parcelas por lugar de estudo:

- Control
- Queima (*burn*)
- Corte (*slash*)
- Corte e queima combinados (*1 slash 1 burn*).

Ademais destas parcelas base, tamén se tentaron incluír parcelas con diferentes combinación de corte e queima, ou con varios tratamentos de corte ou queima repetidos no tempo. Finalmente, o número de parcelas con combinacións de cortes ou queimas foi variábel dentro de cada parcela debido a limitacións operacionais; polos mesmos motivos, tamén variou o número de parcelas con queimas repetidas e cortes repetidos (ver Táboa 5 para a distribución de parcelas dentro de cada lugar de estudo). O tamaño das parcelas foi de 5 x 5 m² e en cada parcela estableceuse unha subparcela (1 x 1 m²) onde se mediron a cantidade de rebentos e plántulas derivadas de xerminación.

Táboa 4. Caracterización das masas forestais de *A. dealbata* antes do inicio da aplicación dos tratamentos de control de EEI. DBH: diámetro á altura do peito (media \pm SE); área basal ; altura modal; densidade media (media \pm SE).

Tratamento	Arganil	Buçaco	Góis 1	Góis 2	Lousã-Bandeira 1	Lousã-Bandeira 2	Mata do Carregal	Montemor
DBH (cm)	4,04 \pm 2,81	1,53 \pm 0,90	2,96 \pm 1,62	1,30 \pm 0,55	2,42 \pm 2,53	1,92 \pm 2,00	5,65 \pm 4,68	7,16 \pm 7,45
Área basal (m ² ha ⁻¹)	110,95	15,17	20,75	11,42	20,22	27,63	34,45	34,56
Altura modal (cm)	5,30	3,43	5,43	2,20	4,06	4,07	8,29	7,31
Densidade media (plants m ⁻²)	8,63 \pm 8,58	8,20 \pm 6,56	3,01 \pm 2,69	8,59 \pm 4,80	4,38 \pm 3,93	9,55 \pm 8,68	1,38 \pm 1,57	0,86 \pm 0,32

Os tratamentos dividíronse en tres grupos: tratamentos sinxelos (control, *burn*, *slash*), tratamentos repetidos (*slash* unha e dúas veces) e tratamentos combinados (combinación de varios *slash* e *burn*). Nas parcelas control non se realizou ningún tipo de tratamento, a vexetación deixouse tal e como se atopou. As parcelas queimadas (*burn*) estiveron suxeitas a queimas experimentais controladas (Figura 8), realizadas entres os meses de febreiro e xuño cando as condicións climáticas son máis moderadas e máis favorábeis para levalas a cabo. O lume conduciuse cara arriba da pendente e en contra do vento, sempre que foi posíbel e as condicións do lume non o impediron. A lonxitude da chama variou entre os 0,20 e os 2,00 m, cunha media de $1,17 \pm 0,11$ m ($n = 14$) e o tempo de residencia situouse entre os 45 e os 900 s, obtendo valores medios de $226,91 \pm 11,26$ s ($n = 14$). Nos tratamentos de queima, para facilitar a propagación do lume, eliminouse das parcelas o combustíbel con máis de 7,5 cm (combustíbeis de 1000 h, de acordo coa clasificación de Fosberg (1970)). Para os tratamentos de corte, empregáronse motoserras para corta-lo material vexetal das parcelas, deixando todo o material cortado dentro de cadansúa parcela. Naquelas parcelas nas que se produciu máis de unha operación de corte, os tratamentos non foron inmediatos, houbo sempre un tempo de agarda entre unha corta e a seguinte. As cortas realizáronse evitando o verán. Para os tratamentos combinados, o primeiro que se fixo foi sempre unha corta seguida dunha queima, sen tempo de agarda entre elas como tratamento base; a continuación e dependendo de en que parcela fose (Táboa 5), realizáronse máis queimas ou cortas.

Táboa 5. Tratamentos levados a cabo en cada lugar de estudo. En cada un dos lugares de estudo houbo unha ou máis parcelas co mesmo tipo de tratamento.

Tratamento	Arganil	Buçaco	Góis 1	Góis 2	Lousã-Bandeira 1	Lousã-Bandeira 2	Mata do Carregal	Montemor
Control		X	X	X	X	X	X	
<i>Burn</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Slash</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>2 Slash</i>			X	X	X	X		X
<i>1 Slash 1 Burn</i>	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>2 Slash 1 Burn</i>	X	X	X	X	X	X	X	
<i>1 Slash 2 Burn</i>	X			X	X	X	X	

A monitorización das parcelas levouse a cabo cada dous meses ó longo de toda a duración do experimento. En cada mostraxe, rexistráronse en todas as parcelas o número de rebentos, o número de plántulas orixinadas a partir de xerminacións, a altura modal dos rebentos e a altura modal das xerminacións. Os rebentos e as xerminacións distinguíronse uns dos outros polo lugar do que emerxían. Foron clasificados como rebentos todos os gomos que saían dunha cepa ou moi próximos a ela, mentres que se identificaron como novas xerminacións as plántulas que saían directamente do chan. Tamén se observou a base do gomo para axudar no recoñecemento dos rebentos e plántulas, xa que en ambos casos son diferentes. Todas estas medidas realizáronse nas subparcelas de 1 m².



Figura 8. Detalle dunha operación de queima no lugar de estudo Lousã-Bandeira 2.

3.7 ANÁLISE ESTATÍSTICA

3.7.1 Análise da xerminación (laboratorio)

A abordaxe da análise estatística para os resultados dos experimentos de laboratorio foi semellante en todos os casos, por tratarse de deseños experimentais similares e con estruturas de resultados parecidas entre si. As análises estatísticas dos **capítulos 1, 3 e 4** realizáronse empregando o software R (R Core Team, 2023); as do capítulo 2 co IBM SPSS Statistics 24 (IBM-Corp, 2016).

No **capítulo 1**, para comproba-los efectos dos *factores de lume* e os seus *niveis* sobre a *porcentaxe de xerminación* e o T_{50} , empregáronse LMMs (*linear mixed model*). Os modelos fixéronse de xeito xerárquico, coa intensidade de cada factor aniñada dentro dos factores de lume correspondentes, para o que se usou o paquete *lme4* (Bates et al., 2015). Posteriormente, levouse a cabo a proba HSD de Tukey para comparar entre si e co control os tratamentos dentro de cada especie, mediante o paquete *multcomp* (Hothorn et al., 2008).

No **capítulo 2** empregáronse GLMs (*general linear model*) para comproba-los efectos dos *factores do lume* e da *idade das sementes* sobre as variábeis resposta *dormencia das sementes*, *porcentaxe de xerminación* e T_{50} . De seguido aplicouse a proba HSD de Tukey para comparar cada tratamento co control dentro de cada especie e idade.

Para analiza-los efectos dos extractos acuosos de acacia negra e eucalipto do **capítulo 3** sobre a *porcentaxe de xerminación* e sobre o T_{50} , usáronse GLMs con distribución binomial. As análises fixéronse de xeito independente para cada unha das especies albo; e os modelos construíronse de xeito factorial, empregando como factores fixos a *fonte do extracto* e a *concentración* dos mesmos. Nunha primeira análise, incluíuse a interacción entre a fonte do extracto e a concentración, pero non resultou ser significativa, polo se decidiu non incluíla nas análises definitivas para mellora-lo axuste dos modelos. Para comprobar se houbo diferenzas na fonte do extracto e na concentración realizouse o ANOVA incluído no paquete *car* (Fox e Weisberg, 2019); seguido dunha proba post-hoc HSD Tukey —paquete *agricolae* (de Mendiburu e Yassen, 2020)—.

O nivel de significación escollido en todas as análises foi do 5%. En todos os casos, o T_{50} só foi tido en conta para a análise naqueles tratamentos nos que polo menos 3 réplicas ou máis acadaron unha porcentaxe de xerminación diferente ó 0%. Os tratamentos nos que non houbo xerminacións, isto é, a xerminación foi igual ó 0%, non permiten calcula-lo T_{50} , posto que N , N_1 e N_2 son iguais a cero (ver ecuación para o cálculo do T_{50} , apartado 3.3.3 control da xerminación).

3.7.2 Análise dos métodos de control (campo)

No **capítulo 4**, para analizar-lo efecto dos diferentes tratamentos e do tempo sobre a *densidade de rebentos* e sobre a *densidade de plántulas*, empregáronse GLMMs (*generalized linear mixed models*). Para estandariza-la variábel relativa ó tempo, posto que foi heteroxéneo debido á variedade de tratamentos e á cantidade de masas forestais e parcelas estudadas, construíuse unha nova variábel denominada tempo dende o último tratamento (TLT), na cal

agrupamos todas as monitorizacións dos seis meses anteriores, o que resultou nun total de dúas monitorizacións agrupadas por ano. Así mesmo, construíuse unha terceira variábel resposta, denominada *densidade total* a partir da suma de datos das densidades de rebentos e plántulas. Esta variábel permitiu explorar o que aconteceu coa densidade total de plantas na parcela despois da aplicación dos tratamentos.

Para percibir mellor o efecto de cada un dos tratamentos illados, e de todas as combinacións de tratamentos, construímos 4 modelos para cada unha das variábeis dependentes: un modelo para os tratamentos simples (control, *burn*, *slash*); un modelo para os cortes repetidos e dous modelos para os tratamentos combinados. Nos tratamentos simples, o TLT atinxe até os 1080 días (≈ 3 anos) por contar cun maior número de mostraxes ó longo do tempo. Nas variábeis resposta para as que se fixeron dous modelos, o primeiro deles atinxe até os 720 días de monitorización (≈ 2 anos) o segundo até os 360 días de monitorización (≈ 1 ano) para incluír aquelas parcelas nas que o tempo de monitorización foi menor. O TLT incluíuse en todos os modelos, como variábel explicativa adicional.

Os modelos desenvolvéronse empregando os datos existentes até os 720 días de monitorizacións; a pesar de que algúns tratamentos contaban con datos de monitorización alén dos dous anos, non foron incluídos nos modelos para evitar un nesgo nos resultados provocado pola falta de balance dos datos. Nos modelos para os tratamentos simples, co fin de lidar coa sobre-dispersión provocada polo elevado número de ceros, empregouse un modelo ZINB (*zero inflated negative binomial*) (Zuur et al., 2009). Tanto para os cortes repetidos como para os tratamentos combinados, os GLMMs construíronse empregando unha distribución de erros negativa binomial. O *lugar de estudo* e a *parcela* consideráronse efectos aleatorios aniñados. Os factores fixos foron o *número de cortas*, o *número de queimas* e o *TLT*. Tamén se comprobaram as interaccións entre as variábeis en todos os modelos. Ademais, nunha análise inicial comprobáronse outras variábeis explicativas adicionais, nomeadamente a área basal, o diámetro basal, a altura modal do poboamento antes dos tratamentos, a lonxitude de chama e o tempo de residencia do lume. Para evita-la multi-co-linearidade entre as diferentes variábeis explicativas, comprobáronse os factores de inflación da varianza (VIF) empregando o paquete *car* (Fox e Weisberg, 2019). Descartamos todas aquelas variábeis cun valor de $VIF > 4$, xa que este límite se emprega decote como indicador de variábeis altamente co-relacionadas (Zuur et al., 2009). O diámetro basal foi eliminado dos modelos por presentar unha alta correlación coa área basal. As variábeis área basal, altura modal, lonxitude de chama e tempo de residencia non foron retidas por ningún dos modelos elaborados pola súa falta de significación.

Os GLMMs fixéronse empregando o paquete *lme4* e os ZINBs usando o paquete *glmmTMB* (Brooks et al., 2017). A significación das variábeis dentro dos modelos comprobouse empregando a análise ANOVA do paquete *car*. A varianza explicada por cada modelo foi calculada co paquete *MuMIn* (Bartoń, 2009), que proporciona dous valores de R^2 , un marxinal e outro condicional, que representan respectivamente a varianza explicada polos factores fixos e a explicada polo modelo completo (Nakagawa e Schielzeth, 2013). Empregouse o paquete *performance* (Lüdecke et al., 2021) para avalia-lo resultado de todos os modelos. Nos

resultados, decidiuse incluír todos os modelos independentemente do seu desempeño, e avalialo posteriormente na discusión. Coa fin de lidar coa heteroscedasticidade, empregouse o paquete *DHARMA* para facer-la verificación dos residuos dos modelos (Hartig, 2022).

Para comprobar se se produciron diferenzas significativas na altura dos rebentos e na altura das plántulas xerminadas, empregouse a proba de Kruskal-Wallis seguida do contraste de Duncan como proba post-hoc —paquete *FSA* (Ogle et al., 2022)—. Estas diferenzas avaliáronse seguindo a mesma estrutura que se empregou para os modelos de densidades (tratamentos simples, cortas repetidas e tratamentos combinados). A existencia de diferenzas avaliouse tanto ó remate do experimento (720 días) como no medio termo (360 días).

4 RESULTADOS

4.1 CAPÍTULO 1: EFECTOS DO LUME NA RESPOSTA XERMINATIVA DE DÚAS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS (*HELICHRYSUM FOETIDUM*, *OENOTHERA GLAZIOVIANA*) E UNHA ESPECIE NATIVA (*DAUCUS CAROTA*) DE PORTE HERBÁCEO.

Este capítulo reproduce contidos do artigo “Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*”. O artigo completo reproducése ó final da tese, no anexo “Relación de publicacións”.

<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00730>

Global Ecology and Conservation 20 (2019) e00730



ELSEVIER

Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Global Ecology and Conservation

journal homepage: <http://www.elsevier.com/locate/gecco>



Original Research Article

Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*

Sheila F. Riveiro*, Juan García-Duro¹, Óscar Cruz, Mercedes Casal, Otilia Reyes

Área de Ecología, Dpto. de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782, Santiago de Compostela, Spain



ABSTRACT

Fire is an ecological factor that affects ecosystem structure and functioning and determines later recovery of the ecosystem through the modification of biological processes, such as seed germination and seedling establishment. Another factor that modifies ecosystems is the presence of invasive alien species, which easily colonize new habitats after disturbances such as forest fires. Within this research, we analysed the germination response to fire of three species that share a habitat, one native species (*Daucus carota* L.) and two invasive alien species (*Helichrysum foetidum* (L.) Moench and *Oenothera glazioviana* Micheli) to identify and compare the effects of fire on the germination of these three species. For this purpose, germination tests were performed by using seeds treated with heat, smoke, charcoal and ash, simulating conditions of forest fires.

The three species showed slightly different responses to fire factors. At high levels, heat and ash prevented the germination of the three species. In contrast, intermediate heat shocks and some smoke treatments stimulated *O. glazioviana* germination, while the other species remained unaffected. *H. foetidum* presented high germination success for most treatments. The difference in the germination response of the three species can change the current balance among three species in natural fire-prone ecosystems, contributing to the spread of *O. glazioviana* and *H. foetidum* to new areas and potentially reducing native *D. carota* populations.

No presente capítulo abórdouse o estudo da resposta de tres especies herbáceas fronte ó lume, dúas EEI e unha especie nativa. Para iso recolléronse sementes de poboacións invasoras e aplicáronselles os tratamentos correspondentes ós catro factores principais de lume: calor, carbón, cinza e fume. Os datos obtidos foron empregados para o cálculo da porcentaxe de xerminación ao final do experimento, o valor do T_{50} e a distribución temporal da xerminación, tal e como se describiu con anterioridade (sección 3, metodoloxía). Os resultados obtidos pormenorízanse a continuación.

4.1.1 Porcentaxe de xerminación

A porcentaxe de xerminación final variou en función da especie e do tratamento (Figura 9; Táboa S1). As análises estatísticas detectaron diferenzas altamente significativas ($p < 0,001$) entre o control e algún dos factores do lume nas tres especies estudadas. O valor de xerminación control acadado pola especie nativa *D. carota* foi de $34,4 \pm 3,6\%$ (Figura 9a), e os valores de porcentaxe de xerminación acadados polos controis das especies exóticas invasoras foron do $77,6 \pm 14,0\%$ en *H. foetidum* (Figura 9b) e do $12,0 \pm 11,3\%$ en *O. glazioviana* (Figura 9c). Os tres controis foron diferentes entre eles de xeito significativo ($p < 0,005$).

Os tratamentos de calor moderada ($80\text{ }^{\circ}\text{C}$ -5 min e $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ -10 min) estimularon de forma significativa a xerminación de *O. glazioviana* que acadou unha xerminación de $35,2 \pm 10,0\%$ e $31,2 \pm 14,3\%$ respectivamente; mentres que non modificaron nin a xerminación de *D. carota* nin a de *H. foetidum* (Figuras 9a, 9b). Cos tratamentos de calor intermedia ($110\text{ }^{\circ}\text{C}$ -5 min e $110\text{ }^{\circ}\text{C}$ -10 min), a nativa *D. carota* experimentou reducións significativas na xerminación ($12,8 \pm 6,6\%$ e $9,6 \pm 2,2\%$), *H. foetidum* non sufriu cambios ($55,2 \pm 11,1\%$ e $73,6 \pm 6,1\%$) e a *O. glazioviana* incrementou a súa porcentaxe de xerminación ($79,2 \pm 13,7\%$ e $63,2 \pm 21,4\%$). Os tratamentos de calor intensa ($150\text{ }^{\circ}\text{C}$ -5 min, $150\text{ }^{\circ}\text{C}$ -10 min, $200\text{ }^{\circ}\text{C}$ -5 min e $200\text{ }^{\circ}\text{C}$ -10 min) inhibiron totalmente a xerminación das tres especies estudadas.

O tratamentos con carbón non modificaron a porcentaxe de xerminación nin na especie nativa nin en ningunha das dúas EEI (Figura 9). Os tratamentos con cinza amosaron unha tendencia á redución da xerminación conforme aumentou a cantidade de cinza aplicada, até o punto de que as concentracións de cinza máis elevadas (cinza 4, cinza 5) inhibiron totalmente a xerminación das tres especies (Táboa S1, Figura 9). O tratamento cinza 3 reduciu a xerminación de *D. carota* até un $11,2 \pm 7,2\%$ e de *H. foetidum* até un $8,8 \pm 6,6\%$. O tratamento cinza 2 só reduciu a xerminación de *H. foetidum* e en menor medida do que os outros tratamentos, até un $40,8 \pm 10,4\%$. O tratamento cinza 1 non alterou a xerminación de ningunha das tres especies estudadas.

Ningún dos tratamentos de fume alterou a porcentaxe de xerminación das sementes de *D. carota* e *H. foetidum*; no entanto, os tratamentos de exposición curta (fume 5 min) e exposición longa (fume 15 min) ó fume estimularon fortemente a xerminación de *O. glazioviana*. Isto contrasta co tratamento de exposición intermedia (fume 10 min), que non modificou a xerminación con respecto ó seu control.

En resumo, ningún dos tratamentos de lume estimulou a porcentaxe de xerminación das sementes de *D. carota* nin de *H. foetidum*, mais a calor (moderada e intermedia) e o fume (exposición curta e longa) incrementaron a xerminación de *O. glazioviana*. O carbón non modificou a xerminación de ningunha das especies estudadas e a cinza produciu unha redución progresiva da xerminación a medida que aumentou a concentración. Os niveis máis altos de cinza e de calor inhibiron completamente a xerminación das tres especies.

4.1.2 T₅₀

De xeito xeral, o T₅₀ apenas se viu modificado polos tratamentos con factores de lume (Táboa S1). A especie nativa *D. carota*, acadou o T₅₀ ó cabo de $10,7 \pm 3,7$ días. A análise estatística detectou diferenzas significativas ($p < 0,001$) entre o control e os tratamentos 110°C-10 min e cinza 3 (Figura 10a). As sementes baixo estes tratamentos case duplicaron o seu T₅₀, que se estendeu até os $17,4 \pm 6,0$ días e $18,8 \pm 2,9$ días respectivamente.

Pola súa parte, as dúas EEI amosaron un patrón común respecto ó T₅₀. Só o tratamento con cinza 3 modificou a velocidade de xerminación, facendo que esta se atrasase con respecto ó control. En *H. foetidum* pasou dos $6,0 \pm 0,0$ días no control ós $10,5 \pm 3,3$ con cinza 3 (Figura 10b); e en *O. glazioviana* dos $5,3 \pm 1,5$ ós $11,8 \pm 9,2$ días (Figura 10c), reducindo en ambos casos a velocidade de xerminación á metade.

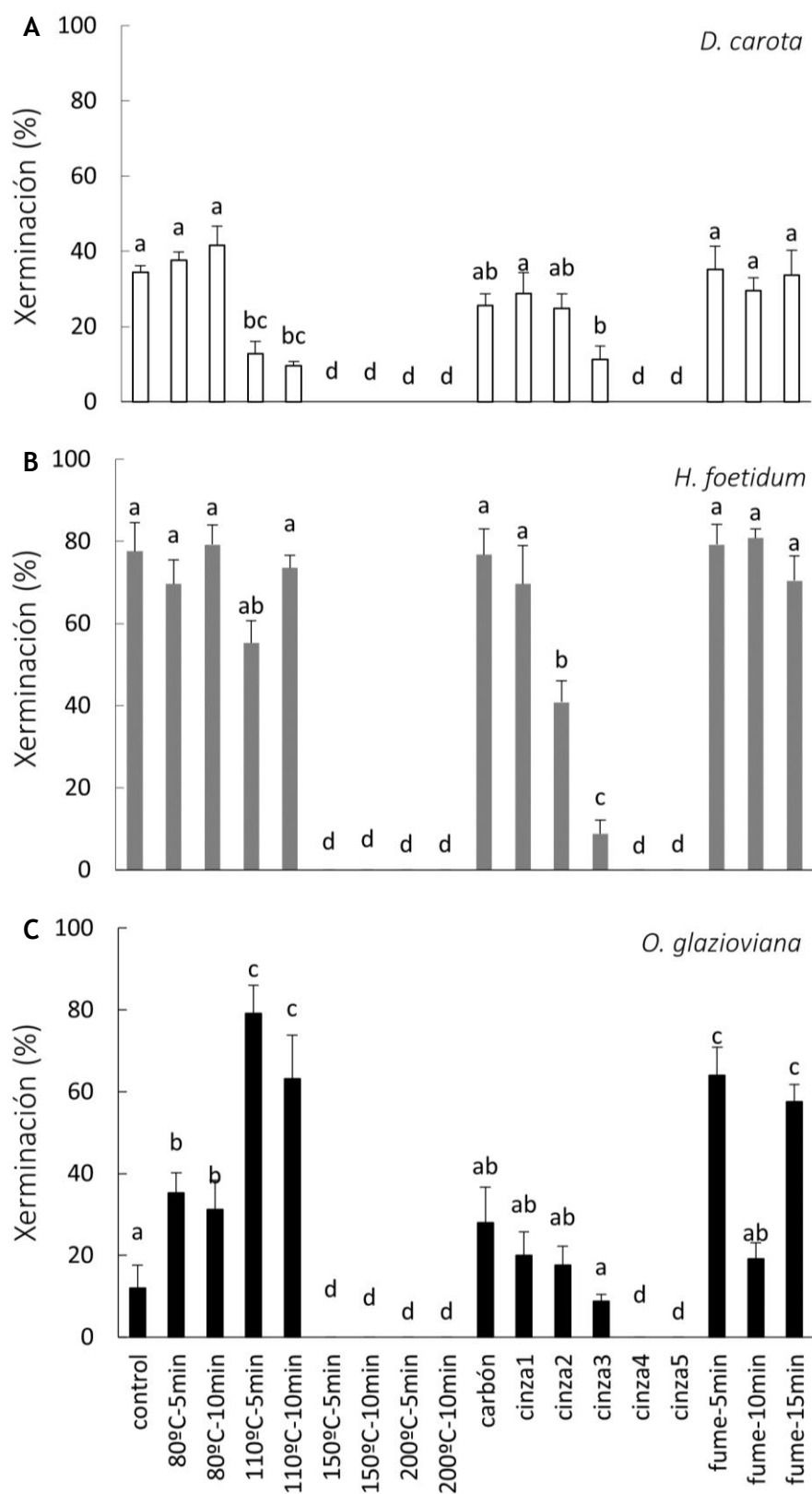


Figura 9. Porcentaxe media de xerminación (media \pm SD) de *D. carota*, *H. foetidum* e *O. glazioviana* no tratamento control e nos tratamentos con factores de lume. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.

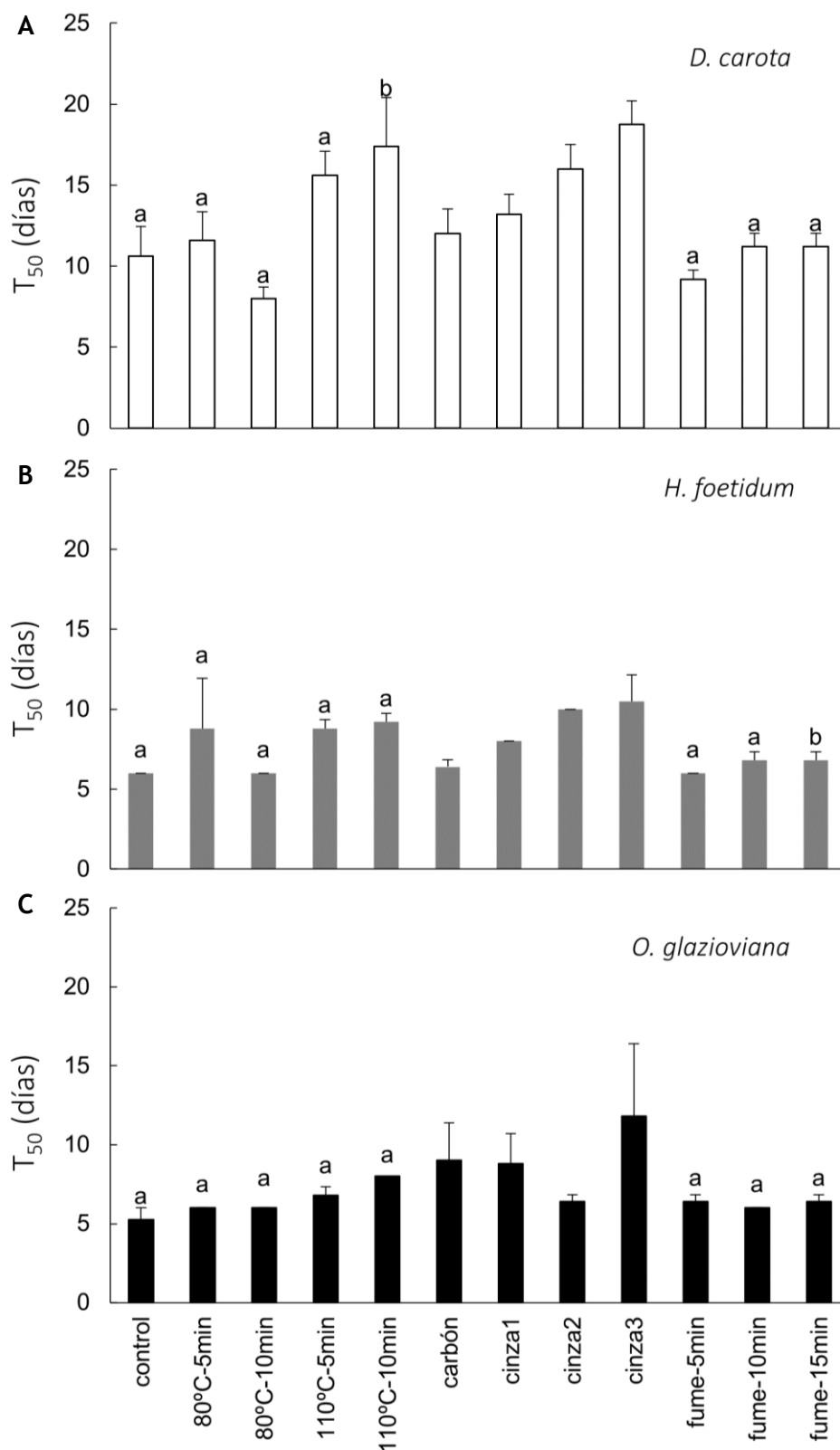


Figura 10. Media do T₅₀ (media ± SD) de *D. carota*, *H. foetidum* e *O. glazioviana* no tratamento control e nos tratamentos con factores de lume. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.

4.1.3 Distribución temporal da xerminación

A especie nativa *D. carota* amosou un patrón de xerminación regular ó longo do tempo, mais cun pico de emerxencias entre os días 8 e 10 despois da súa sementeira (Figura 11). A xerminación no tratamento control comezou no terceiro día e foi estábel até o día 20; a partir do cal declinou e soamente se produciron xerminacións esporádicas. Nos tratamentos de cinza, a xerminación comezou de xeito máis tardío mais seguiu un patrón de regularidade similar. Nos tratamentos con fume 10 min e fume 15 min o pico de xerminacións atrasou lixeiramente con respecto ó control, e foi entre os días 13 e 15.

En *H. foetidum* a taxa xerminación control foi moi elevada e moi rápida, concentrada entre o terceiro e o oitavo día despois da sementeira (Figura 11). Despois dese período case todas as sementes xerminaran, polo tanto só se produciron xerminacións espontáneas. Os tratamentos con calor moderada, carbón, cinza 1 e fume presentaron patróns de xerminación similares ó control. O inicio da xerminación sufriu atrasos nos tratamentos de calor intermedia (110°C-5 min, 110°C-10 min), cinza 2 e cinza 3, nos que non emerxeu ningunha radícula até o sexto día.

A meirande parte das sementes de *O. glazioviana* xerminaron nun período moi concentrado. No tratamento control as xerminacións sucederon no sexto día (Figura 11). Nos demais tratamentos as xerminacións concentráronse entre o sexto e o décimo terceiro día. Nos tratamentos con carbón e cinza a xerminación foi máis sostida no tempo, a pesar de ter unha taxa máis baixa.

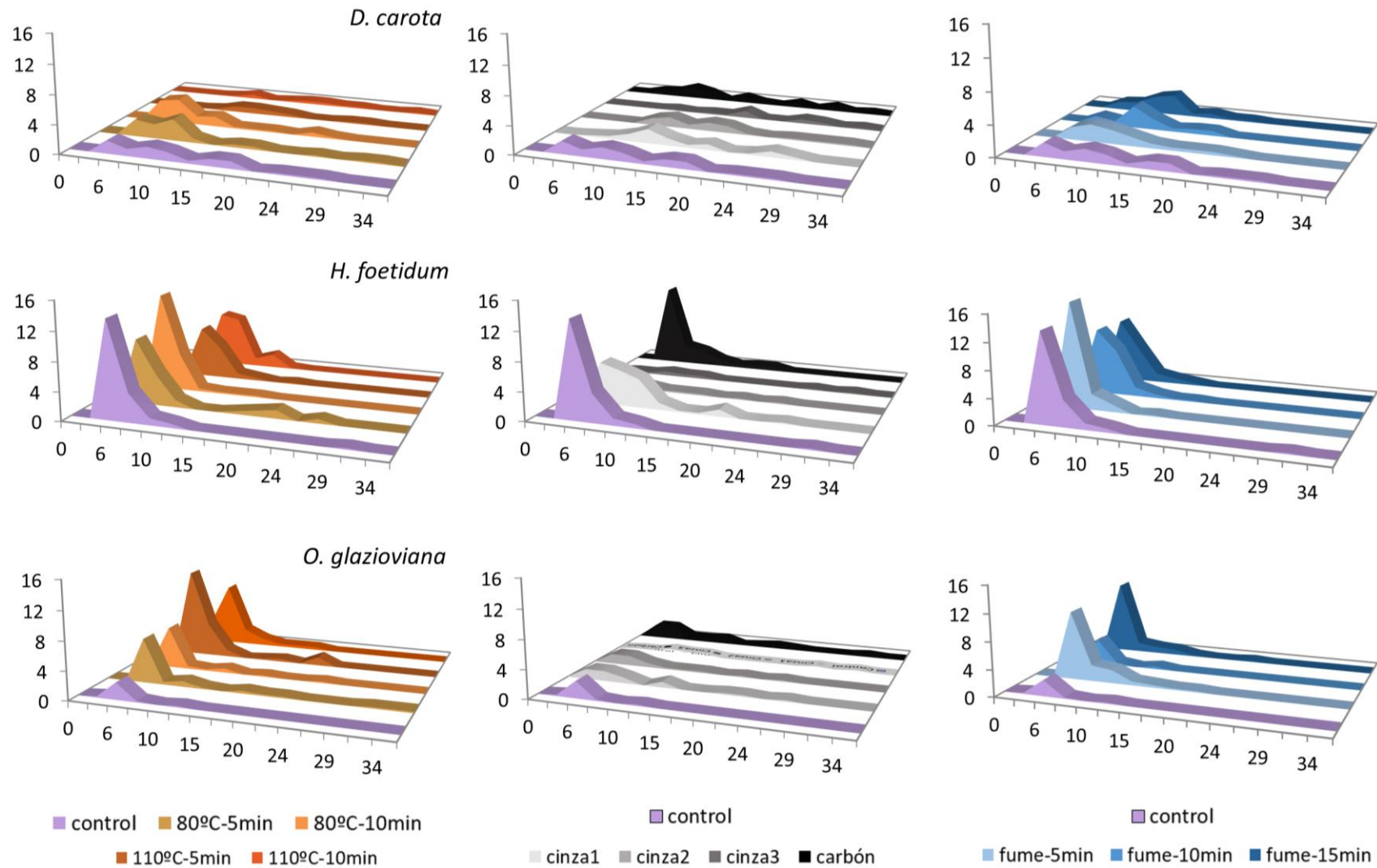


Figura 11. Distribución temporal da xerminación de *D. carota* (arriba), *H. foetidum* (centro) e *O. glazioviana* (abaixo) no tratamento control e nos tratamentos de lume. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días.

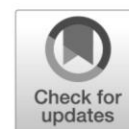
4.2 CAPÍTULO 2: EFECTOS DO LUME E DA IDADE DAS SEMENTES NA VIABILIDADE, DORMENCIA E RESPOSTA XERMINATIVA DE DÚAS EEI DO XÉNERO ACACIA.

Este capítulo reproduce contidos do artigo “Fire and seed maturity drive the viability, dormancy and germination of two invasive species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. and *Acacia mearnsii* De Wild.”. O artigo completo reproducése ó final da tese, no anexo “Relación de publicacións”.

<https://doi.org/10.1007/s13595-020-00965-x>

Annals of Forest Science (2020) 77: 60
<https://doi.org/10.1007/s13595-020-00965-x>

RESEARCH PAPER



Fire and seed maturity drive the viability, dormancy, and germination of two invasive species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. and *Acacia mearnsii* De Wild

Sheila F. Riveiro¹ · Óscar Cruz¹ · Mercedes Casal¹ · Otilia Reyes¹

Received: 4 February 2020 / Accepted: 19 May 2020 / Published online: 15 June 2020
 © INRAE and Springer-Verlag France SAS, part of Springer Nature 2020

ABSTRACT

Key message: *Acacia longifolia* and *Acacia mearnsii* exhibit different reproductive behavior (viability, germination, and dormancy) in relation to fire and seed maturation. The potential of invasion of *A. longifolia* is stronger than that of *A. mearnsii*. *A. longifolia* germinates abundantly between fires and after fires, while *A. mearnsii* only germinates after fire and needs higher thermal thresholds to break dormancy.

Fire affects environments through the modification of biological processes such as seed viability, dormancy, and germination. Seed maturation stage can modulate seed response to fire. Invasive alien species could be enhanced by forest fires. To analyze the viability, germination, and dormancy of two invasive alien species (*Acacia longifolia* and *Acacia mearnsii*) in relation to fire and seed maturation. Viability of seeds was obtained performing a tetrazolium test. Additionally, we obtained germination and dormancy in mature and fresh seeds simulating fire conditions through different levels of fire factors (smoke, ash, charcoal, and heat).

Control viability of seeds was 100% in the two *Acacia* species and maturation stages and severe heat reduced it to zero. Germination of *A. longifolia* varied depending on the maturation stage, being higher in fresh seeds. In *A. mearnsii*, germination did not change with maturation. In both species, heat stimulated germination by breaking seed dormancy. Seed maturation stage and fire factors affect the germination speed of each species differently. Fire reduces viability, stimulates germination, and breaks dormancy of the two species. Seed maturity exerts notable effects on *A. longifolia* reproductive behavior.

O capítulo 2 abrangue o estudo dos efectos do lume e da influencia da idade das sementes en 3 factores chave na fase de xerminación: a viabilidade das sementes, a súa dormencia, e a resposta xerminativa en sentido amplo (porcentaxe de xerminación, T_{50} e distribución temporal da xerminación). Para isto, segundo o explicado anteriormente (sección 3, metodoloxía), recolléronse sementes de poboacións invasoras en Galiza durante dous anos consecutivos e aplicáronselles os catro factores de lume principais: calor, carbón, cinza e fume, para comprobar se os parámetros medidos dependían do factores de lume aplicados e da idade das sementes. Os resultados obtidos débúllanse a continuación.

4.2.1 Viabilidade das sementes

As probas de tetrazolio previas á aplicación dos tratamentos de lume, amosaron unha viabilidade do 100% para as dúas especies de *Acacia*. A escarificación realizada as sementes de ambas especies e para ambos estados de maduración amosou unha resposta clara: o $100,0 \pm 0,0\%$ das sementes xerminaron e polo tanto eran viábeis (Táboa 6). Estes resultados estiveron apoiados pola proba de tetrazolio practicada ás sementes.

O ensaio de viabilidade feito *a posteriori* amosou que a pesar das baixas taxas de xerminación na meirande parte dos tratamentos, as sementes continuaban sendo viábeis despois do experimento (Figura 12). Na *A. longifolia*, para ambos estados de maduración, a calor moderada ($80\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$ e $80\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$) e intermedia ($110\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$ e $110\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$) provocou que case todas as sementes que estaban viábeis romperan a dormencia e xerminaran (Figura 12), mentres que falta de xerminación das demais sementes foi debida á perda de viabilidade. Os tratamentos de calor intensa ($150\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$, $150\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$, $200\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$ e $200\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$) suprimiron a viabilidade das sementes, imposibilitándolles a xerminación.

Nas sementes vellas de *A. mearnsii* produciuse un lixeiro descenso da viabilidade comparada coa das sementes novas expostas ó tratamento de calor $110\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$ (Figura 12). Cos tratamentos de calor intensa aconteceu o mesmo que nas sementes de *A. longifolia*, produciuse unha perda de viabilidade moi elevada.

4.2.2 Porcentaxe de xerminación

A porcentaxe de xerminación variou dependendo da especie de *Acacia*, do estado de maduración das sementes e dos tratamentos de lume aplicados (Táboa S2).

Na *A. longifolia* a porcentaxe de xerminación foi dependente do estado de maduración das sementes e dos tratamentos aplicados. A porcentaxe de xerminación nas sementes vellas resultou estimulada por catro tratamentos mentres que nas novas só por dous. Nas sementes vellas, a porcentaxe de xerminación no control foi do $1,6 \pm 1,0\%$ (Figura 12) e a meirande parte dos tratamentos (fume 5 min, fume 10 min, fume 15 min, cinza 1, cinza 2, cinza 3, carbón, $150\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$, $150\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$, $200\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$ e $200\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$) non presentaron diferenzas con respecto ó control. Os tratamentos de calor moderada ($80\text{ }^{\circ}\text{C}-5\text{ min}$ e $80\text{ }^{\circ}\text{C}-10\text{ min}$) e calor

intermedia (110 °C-5 min e 110 °C-10 min) amosaron diferenzas significativas respecto do control. A súa xerminación incrementou de xeito acusado. No caso dos tratamentos 80 °C-5 min, 110 °C-5 min e 110 °C-10 min a xerminación aumentou ata un $73,6 \pm 3,2\%$, $68,8 \pm 8,5\%$ e $49,6 \pm 8,9\%$ respectivamente. O tratamento 80 °C-10 min provocou o maior aumento da xerminación, sendo do $83,2 \pm 2,3\%$, é dicir, até 50 veces maior que o control.

A xerminación control das sementes novas de *A. longifolia* foi do $65,6 \pm 5,7\%$ (Figura 12) e moitos dos tratamentos aplicados (fume 5 min, fume 10 min, fume 15 min, cinza 1, cinza 2, cinza 3, carbón e 110 °C-5 min) non alteraron a xerminación respecto do control. Os tratamentos de calor moderada (80 °C-5 min e 80 °C-10 min) incrementaron de forma significativa a porcentaxe de xerminación até o $88,8 \pm 3,0\%$ e o $90,4 \pm 4,1\%$ de xeito respectivo. Os tratamentos de calor intermedia (110 °C-5 min e 110 °C-10 min) reduciron parcialmente a xerminación ($37,6 \pm 8,2\%$ e $3,2 \pm 1,5\%$ respectivamente). A calor intensa dos demais tratamentos (150 °C-5 min, 150 °C-10 min, 200 °C-5 min e 200 °C-10 min) inhibiu por completo a xerminación.

Na *A. mearnsii* o estado de maduración das sementes non tivo efecto na resposta xerminativa; en ambos casos as sementes amosaron o mesmo comportamento. A xerminación no control foi moi baixa: un $1,6 \pm 1,0\%$ nas sementes vellas e un $0,0 \pm 0,0\%$ nas novas (Figura 12). A meirande parte dos tratamentos (fume 5 min, fume 10 min, fume 15 min, cinza 1, cinza 2, cinza 3, carbón, 80 °C-5 min, 80 °C-10 min, 150 °C-5 min, 150 °C-10 min, 200 °C-5 min e 200 °C-10 min) obtiveron unha porcentaxe de xerminación similar ó control, que non amosou diferenzas. Só os tratamentos de calor intermedia (110 °C-5 min e 110 °C-10 min) alteraron a xerminación. Baixo o tratamento 110 °C-5 min as porcentaxes foron dun $58,4 \pm 2,4\%$ en sementes vellas e dun $64,8 \pm 5,1\%$ en sementes novas, mentres que co tratamento 110 °C-10 min foron dun $58,4 \pm 3,4\%$ e dun $76,8 \pm 3,6\%$ respectivamente, o cal implica unha estimulación de xerminación moi acusada.

Táboa 6. Porcentaxe de xerminación media (media \pm SD) e T_{50} (media \pm SD) para sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii* no tratamento de escarificación. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas na proba HSD de Tukey realizada entre ambos estados de maduración para o porcentaxe de xerminación e o T_{50} .

		Xerminación (%)	T_{50} (días)
<i>A. longifolia</i>	velas	100 ± 0^a	$3,6 \pm 0,9^A$
	novas	100 ± 0^a	$3,0 \pm 0,0^A$
<i>A. mearnsii</i>	velas	100 ± 0^a	$3,0 \pm 0,0^A$
	novas	100 ± 0^a	$3,0 \pm 0,0^A$

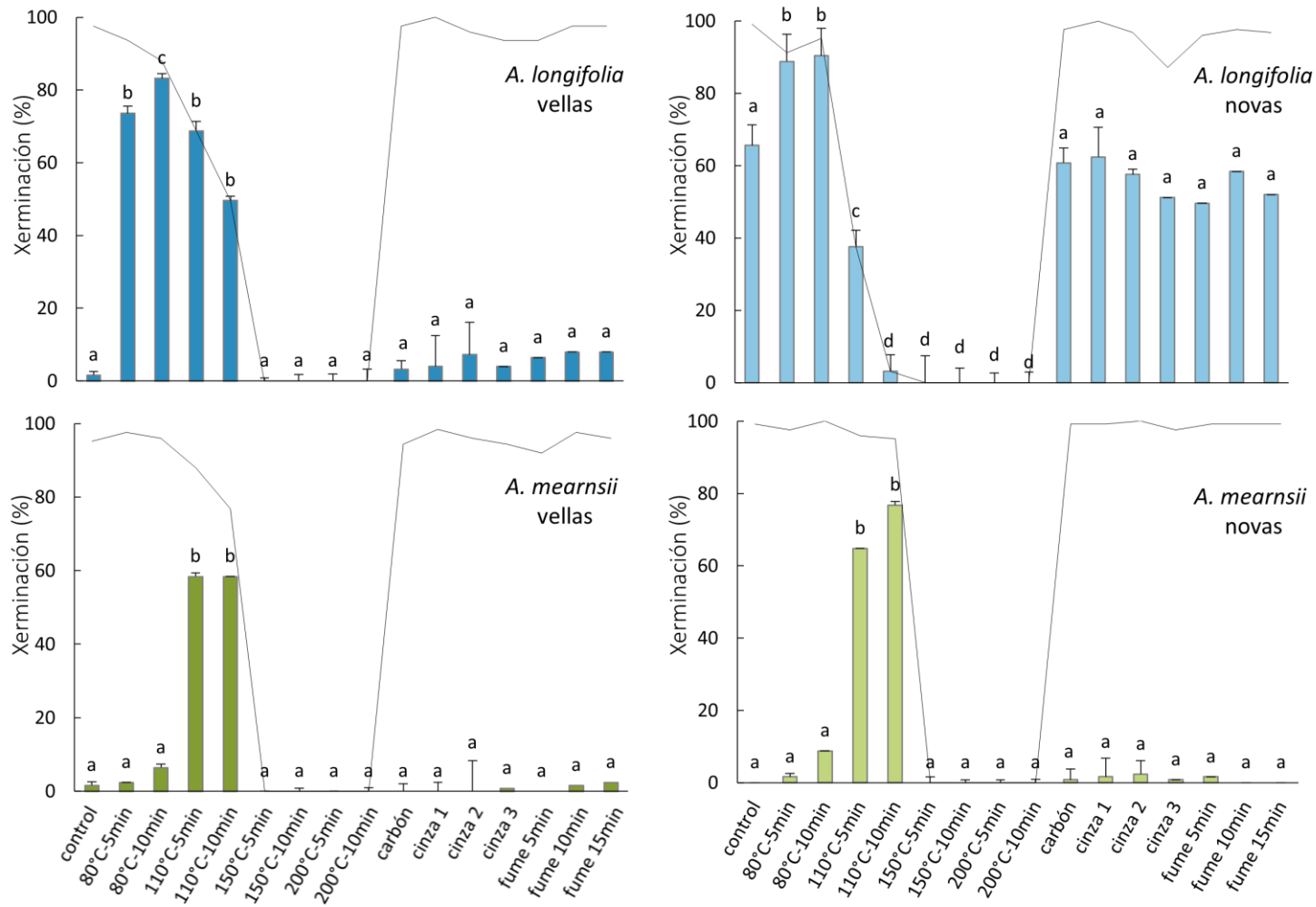


Figura 12. Viabilidade e xerminación trala aplicación dos factores de lume das sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii*. Porcentaxe de xerminación media (media \pm SD) en barras e porcentaxe de viabilidade en liñas. Etiquetas diferentes sobre as barras para cada especie indican diferenzas significativas na porcentaxe de xerminación entre o control e os tratamentos de lume segundo a proba post-hoc de Tukey.

4.2.3 Dormencia

A dormencia nas sementes do tratamento control de *A. longifolia* variou moito segundo a idade das sementes (Táboa 7). Nas sementes vellas a dormencia no control foi moi alta ($96,0 \pm 8,3\%$) mentres que nas sementes novas foi menor ($33,6 \pm 1,8\%$). Porén na *A. mearnsii* non dependeu do estado de maduración e tanto sementes vellas como novas presentaron taxas de dormencia moi similares ($93,6 \pm 4,0\%$ e $99,2 \pm 12,8\%$ respectivamente). A dormencia non se viu alterada pola meirande parte dos factores de lume (fume, cinza e carbón). No entanto os tratamentos de calor modificaron a dormencia en ámbalas dúas especies e ámbolos dous estados de maduración, de xeito que esta foi menor que no control. A escarificación das sementes rompeu a dormencia en todas as ocasións, e fixo que nos catro casos estudados a porcentaxe de sementes que ficaron dormentes fose do $0,0 \pm 0,0\%$ (Táboa 7).

Táboa 7. Porcentaxe de dormencia media (media \pm SD) para sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii* despois da aplicación dos tratamentos cos factores de lume e escarificación. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas na proba HSD de Tukey realizada entre o control e os diferentes tratamentos en cada especie e estado de maduración para o porcentaxe de xerminación e o T_{50} .

	Dormencia (%)			
	<i>A. longifolia</i>		<i>A. mearnsii</i>	
	vellas	novas	vellas	novas
control	96.0 ± 8.3^a	33.6 ± 1.8^b	93.6 ± 4.0^a	99.2 ± 12.8^a
80°C-5 min	20.0 ± 3.3^b	2.4 ± 2.8^{cd}	95.2 ± 11.0^a	96.0 ± 3.6^a
80°C-10 min	6.4 ± 4.6^{cd}	4.8 ± 6.6^{cd}	89.6 ± 4.6^a	91.2 ± 5.2^a
110°C-5 min	0.8 ± 7.8^d	2.4 ± 9.5^{cd}	30.4 ± 1.8^b	31.2 ± 2.2^b
110°C-10 min	0.8 ± 12.5^d	1.6 ± 10.4^d	19.2 ± 1.8^c	18.4 ± 2.2^c
150°C-5 min	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d
150°C-10 min	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d
200°C-5 min	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d
200°C-10 min	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d
carbón	94.4 ± 2.2^a	36.8 ± 2.2^b	94.4 ± 6.1^a	98.4 ± 6.6^a
cinza 1	96.0 ± 2.2^a	37.6 ± 2.2^b	98.4 ± 2.8^a	97.6 ± 10.0^a
cinza 2	88.8 ± 4.9^a	39.2 ± 3.6^b	96.0 ± 3.3^a	97.6 ± 16.3^a
cinza 3	89.6 ± 4.6^a	36.0 ± 4.4^b	93.6 ± 6.1^a	96.8 ± 11.3^a
fume 5 min	87.2 ± 8.0^a	46.4 ± 3.6^b	92.0 ± 4.4^a	97.6 ± 18.0^a
fume 10 min	89.6 ± 4.0^a	39.2 ± 1.8^b	96.0 ± 5.4^a	99.2 ± 15.6^a
fume 15 min	89.6 ± 2.2^a	44.8 ± 1.8^b	93.6 ± 5.4^a	99.2 ± 10.0^a
escarificación	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d	0 ± 0^d

4.2.4 T₅₀

Na *A. longifolia* a medida do T₅₀ foi posíbel en case todos os tratamentos (Figura 13). Nas sementes vellas (10 de 16 tratamentos) non se puido medir o T₅₀ control, mais a meirande parte dos tratamentos acadaron o T₅₀ ao mesmo tempo, cunha media de $13,4 \pm 1,6$ días (Táboa S2). Os únicos tratamentos que produciron diferenzas no T₅₀ das sementes foron o fume 5 min e a cinza 1, que reduciron a velocidade de xerminación facendo que as sementes tratadas acadaran o T₅₀ en $28,8 \pm 11,7$ e en $30,6 \pm 15,3$ días. Nas sementes novas (12 de 16 tratamentos) o control, $28,8 \pm 1,0$ días, non amosou diferenzas con respecto ós tratamentos de fume, cinza e carbón. Porén, os tratamentos de calor moderada (80 °C-5 min, 80 °C-10 min) e intermedia (110 °C-5 min e 110 °C-10) presentaron valores de T₅₀ maiores pero iguais entre eles ($18,2 \pm 2,0$; $19,2 \pm 1,4$; $20,6 \pm 5,0$; $21,3 \pm 2,9$ días respectivamente), o cal implicou unha velocidade da xerminación máis lenta. Comparando entre as sementes vellas e as novas, obtívose que o T₅₀ medio nas sementes novas foi maior, e polo tanto a súa xerminación máis lenta.

Na *A. mearnsii* só foi posíbel medir o T₅₀ en 5 tratamentos nas sementes vellas e en 3 tratamentos nas sementes novas (Figura 13). Non foi posíbel realiza-la medida no control de ningunha das idades das sementes. Os tres tratamentos en sementes novas (80 °C-10 min, 110 °C-5 min e 110 °C-10 min) coincidiron tamén coas das sementes vellas; ademais non obtiveron diferenzas significativas entre eles, e o T₅₀ roldou os 11 días ($7,8 \pm 1,4$; $12,0 \pm 0,6$; $13,2 \pm 0,5$ días respectivamente). Nas sementes vellas, os tratamentos 80 °C-5 min ($27,6 \pm 6,9$ días) e fume 15 min ($38,7 \pm 8,7$ días) presentaron unha diminución da velocidade de xerminación en contraste cos outros tratamentos.

O T₅₀ das sementes escarificadas foi moito menor que o de calquera tratamento aplicado: as sementes acadaron a metade da xerminación final no terceiro día en ambas especies e idades.

4.2.5 Distribución temporal da xerminación

Nas sementes vellas de *A. longifolia* a grande maioría das sementes xerminaron entre os días sete e dezasete (Figura 14), e despois do día 30 só se produciron xerminacións anecdóticas. No control toda a xerminación se concentrou no día 12. Nas sementes novas o patrón de xerminacións foi ben diferente, as xerminacións estiveron máis espalladas no tempo en todos os tratamentos, incluíndo o control. As xerminacións sucederon de xeito regular en case todos os tratamentos entre os días sete e corenta e cinco, pero mantivéronse durante máis días a un nivel máis baixo; a partir do día 59 apenas houbo emerxencia de radículas.

As sementes de *A. mearnsii* presentaron unha distribución temporal da xerminación semellante independentemente da súa idade (Figura 14). O tempo no que se deron a meirande parte das xerminacións foi entre o sétimo e o vixésimo primeiro día en ambos casos, con emerxencias esporádicas a partir dese día. A xerminación control das sementes vellas produciuse nos días 12 e 82, mentres que no control das sementes novas non houbo xerminacións.

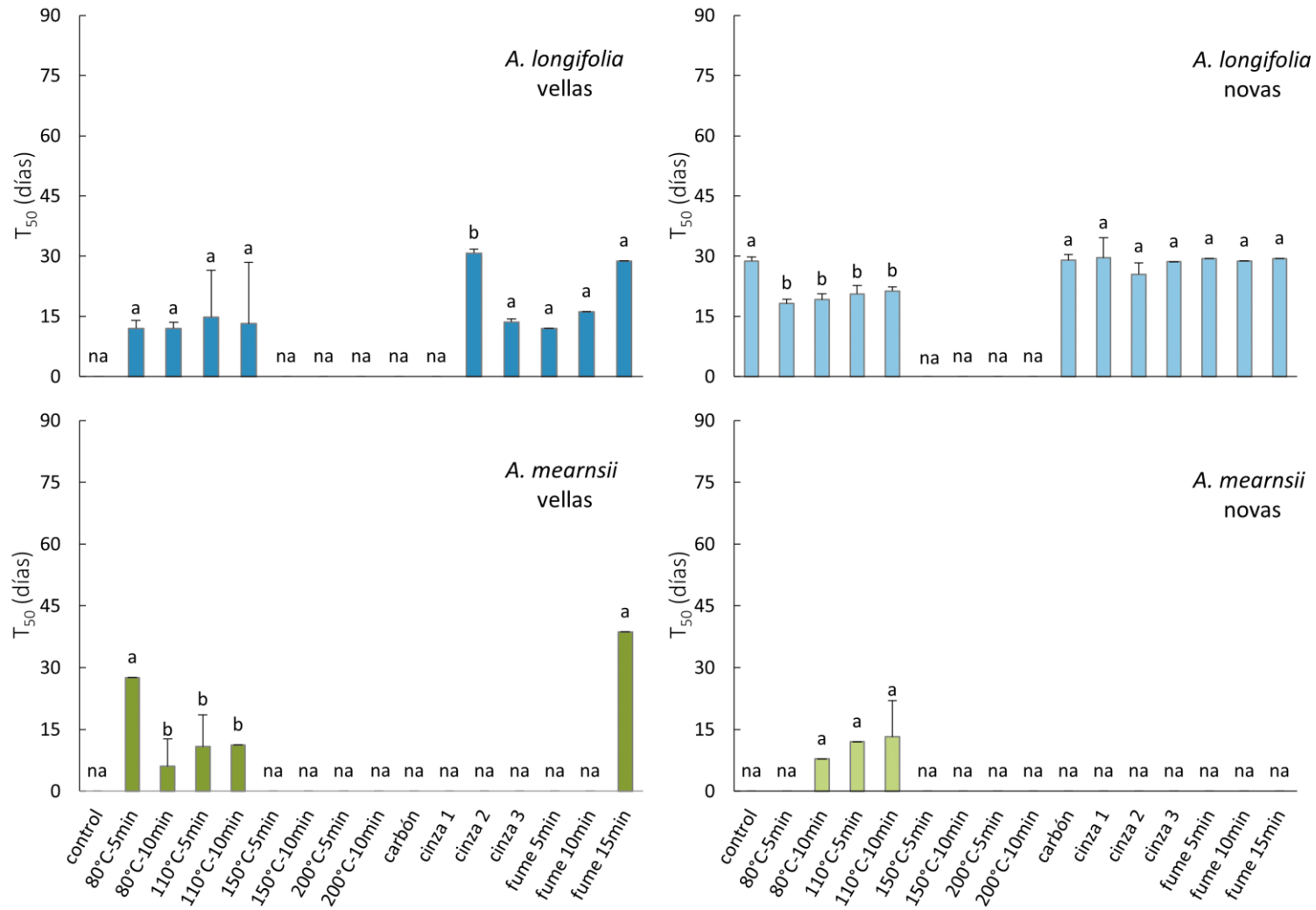


Figura 13. T₅₀ medio (media ± SD) para sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii*. Etiquetas diferentes sobre as barras indican diferenzas significativas entre os tratamentos con factores de lume segundo a proba post-hoc de Tukey.

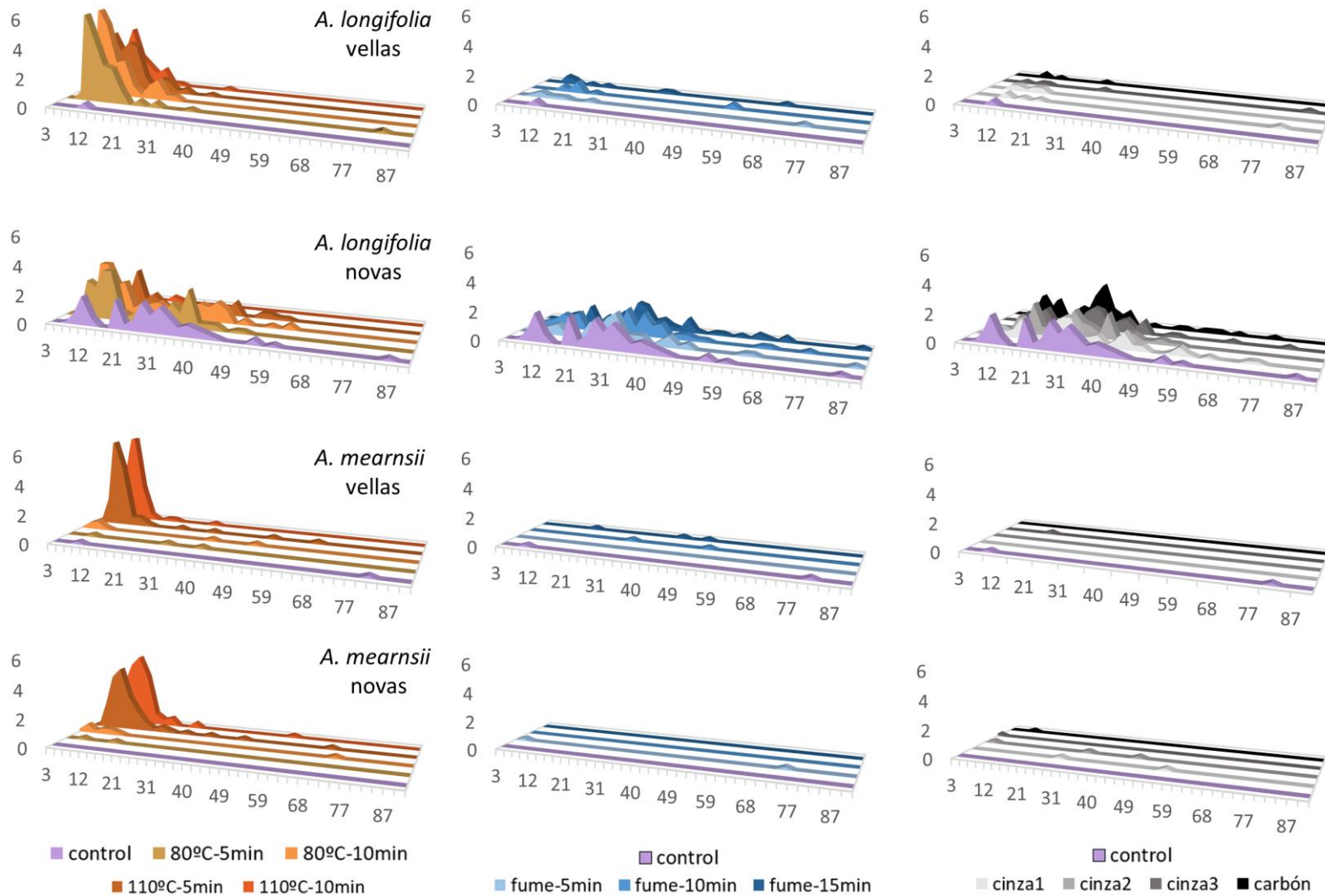


Figura 14. Distribución temporal da xerminación de sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii* no tratamento control e nos tratamentos de lume. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días.

4.3 CAPÍTULO 3: AS ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS *ACACIA MELANOXYLON* E *EUCALYPTUS GLOBULUS* COMO COADJUVANTES DO PROPIO ESTABLECEMENTO DE EEI. INFLUENCIA DO EFECTO DOS SEUS ALELOQUÍMICOS NA XERMINACIÓN.

Este capítulo reproduce contidos do artigo aceptado con revisións menores “Are the invasive species *Acacia melanoxylon* and *Eucalyptus globulus* drivers of other species invasion? Testing their allelochemical effects on germination.” O *preprint* do artigo reproducécese ó final da tese, no anexo “Relación de publicacións”.

ABSTRACT

Many invasive alien species (IAS) produce secondary metabolites that affect how other plants function (allelopathic compounds), and could drive other species invasion, as proposed by the invasional meltdown hypothesis. *Acacia melanoxylon* and *Eucalyptus globulus* are two of such species. In this study, we analyzed the germination response of seven IAS (*Acacia dealbata*, *Acacia mearnsii*, *Acacia melanoxylon*, *Acacia longifolia*, *Eucalyptus globulus*, *Paraserianthes lophantha*, *Phytolacca americana*) and a native biotest species (*Lactuca sativa*) to the application of two different aqueous extracts containing different concentrations of donor species *A. melanoxylon* and *E. globulus*. Extract compounds were identified by UHPLC-ESI-QTOF-MS. *Eucalyptus* aqueous extracts significantly reduced germination in three species (*A. dealbata*, *E. globulus*, *P. americana*). The germination of all the species tested was reduced with acacia aqueous extracts. The results supported the postulates of the Biochemical Recognition Hypothesis of seeds gauging the moment for establishment based on other species' chemical compound release. Furthermore, *A. melanoxylon* and *E. globulus* lowered their own germination, suggesting that these species present intraspecific biochemical recognition. We also found support for the Novel Weapons Hypothesis in the case of *L. sativa* as a native species.

O presente capítulo trata de esclarecer o papel que xogan os aleloquímicos presentes nas follas e nos filodios dalgunhas EEI sobre a regulación da competencia ou sobre o establecemento de outras especies exóticas invasoras ou de si mesmas. Para isto, recolléronse follas e filodios das dúas especies doadoras, e obtívoase un extracto acuoso que contivese os aleloquímicos, que posteriormente se aplicou en distintas concentracións sobre as especies albo, das que se recolleran sementes en poboacións invasoras na Galiza. Mediuse porcentaxe de xerminación, o T_{50} e a distribución temporal da xerminación, e analizáronse quimicamente os extractos acuosos obtidos, para dilucidar a composición dos mesmos. Os resultados obtidos detállanse de seguido.

4.3.1 Porcentaxe de xerminación

A xerminación final variou en función da especie e do tratamento (Táboa S3). Todas as especies estudadas experimentaron redución na xerminación polo menos con un dos tratamentos aplicados e ningún dos tratamentos empregados promoveu a xerminación. O GLM feito para avaliar o efecto da fonte do extracto, a dose e a especie receptora sobre a porcentaxe de xerminación, demostrou que as tres variábeis resposta influíron de xeito significativo na resposta xerminativa (Táboa S4).

A porcentaxe de xerminación de *A. dealbata* e *P. lophantha* descendeu en todos os tratamentos con respecto ó control ($96,0 \pm 4,9\%$; $76,0 \pm 9,8\%$ respectivamente) (Figura 15); e dun xeito máis notorio co tratamento 200-acacia. A xerminación de *A. dealbata* descendeu de xeito significativo con todos os tratamentos ($p < 0,001$); un terzo cos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus e 100-acacia, e a unha cuarta parte da súa xerminación control co tratamento 200-acacia. A xerminación de *P. lophantha* viuse influenciada pola dose do extracto pero non pola súa procedencia. Descendeu un 40% con respecto ó control co tratamento 200-acacia ($p = 0,013$) e ningún outro tratamento modificou a súa xerminación. A xerminación final de *A. mearnsii* decreceu un 36% con respecto ó control ($96,0 \pm 4,0\%$) baixo o tratamento 200-acacia ($p = 0,039$). A xerminación das sementes de *A. longifolia* ($78,4 \pm 7,8\%$) e *A. melanoxylon* ($50,4 \pm 20,1\%$) viuse severamente reducida tanto co tratamento 100-acacia (61%, 87% respectivamente) como 200-acacia (71%, 68% respectivamente). Os demais tratamentos produciron un lixeiro descenso da xerminación, pero a proba post-hoc de Tukey non atopou diferenzas significativas con respecto ó control.

En *E. globulus*, o tratamento 200 acacia inhibiu totalmente a xerminación. Os tratamentos 200-eucalyptus e 100-acacia reduciron a xerminación nun 70% e un 53% con respecto ó control ($52,0 \pm 22,8\%$). Case todos os tratamentos aplicados a *P. americana* ($93,6 \pm 3,6\%$ no control) reduciron de xeito significativo a súa xerminación ($p < 0,001$); 200-acacia reduciuna un 43% e 100-acacia e 200-eucalyptus provocaron descensos da xerminación menos pronunciados (do 24% e 19% respecto ó control). O tratamento 100-eucalyptus non afectou a xerminación de ningunha das dúas especies.

A especie testemuña empregada, *L. sativa* amosou un descenso moi pronunciado da porcentaxe de xerminación co tratamento 200-acacia ($p < 0,001$). Na mostra control xerminaron un $96,0 \pm 2,8\%$ das sementes, mentres que co tratamento 200-acacia a xerminación foi do $0,0 \pm 0,0\%$. Porén os demais tratamentos non tiveron efectos significativos na súa xerminación.

Tendo en conta a fonte do extracto, *A. melanoxylon* reduciu a xerminación das especies albo tanto coa dose máis baixa (100-acacia) como coa máis alta (200-acacia). Cando se aplicaron os extractos ás súas propias sementes aconteceu o mesmo. Con respecto ó *E. globulus*, os extractos de concentración máis baixa (100-eucalyptus) non modificaron a súa propia xerminación, mais os extractos de concentración máis alta (200-eucalyptus) reducírona. Este efecto foi similar ó producido polos extractos acuosos de *E. globulus* sobre as demais especies estudadas, que sufriron reducións meirandes da xerminación con concentracións do extracto elevadas que coas baixas.

As especies que de xeito xeral se viron máis afectadas pola aplicación dos tratamentos foron *A. dealbata*, *E. globulus* e *P. americana*, cuxa porcentaxe de xerminación diminuíu de xeito significativo con tres dos catro tratamentos avaliados. No entanto, *A. mearnsii*, *P. lophantha* e *L. sativa*, demostraron se-las especies máis resistentes ós tratamentos probados, posto que a súa xerminación só foi reducida por un dos catro tratamentos empregados. Con respecto ós tratamentos, os extractos acuosos de eucalipto inhibiron a xerminación en catro das dezaseis probas, e os extractos acuosos de acacia tiveron efecto inhibitorio en trece de dezaseis. De xeito xeral, o tratamento que tivo efectos máis fortes sobre a xerminación foi 200-acacia, o cal reduciu de maneira significativa a porcentaxe de xerminación de todas as especies estudadas. No entanto, 100-eucalyptus demostrou ser o tratamento máis feble, modificando só a xerminación de unha das oito especies estudadas.

4.3.2 T₅₀

Na maioría das especies estudadas, o T₅₀ incrementou lixeiramente con algún dos tratamentos, mais a análise estatística non revelou diferenzas significativas (Táboa S3). Os tratamentos aplicados só levaron a un atraso significativo do T₅₀ en *A. dealbata* e *L. sativa* ($p < 0,004$ e $p < 0,001$ respectivamente; Táboa S4) (Figura 16). O T₅₀ control de *A. dealbata* foi de $3,0 \pm 0,0$ días e todos os tratamentos incrementaron o T₅₀ de xeito significativo para este especie, acadando entre os $5,0 \pm 0,0$ días (100-acacia, 200 acacia) e os $6,2 \pm 2,7$ días (200-eucalyptus).

Na *A. mearnsii* o T₅₀ foi de $5,0 \pm 0,0$ días e non se viu modificado pola aplicación de extractos acuosos. As sementes control de *A. melanoxylon*, *E. globulus* e *P. americana* chegaron ó T₅₀ no día 5 (Táboa S3). Nin *A. melanoxylon* nin *E. globulus* modificaron o seu propio T₅₀ a través dos extractos acuosos aplicados.

Acacia longifolia foi a especie que acadou o T₅₀ control de xeito máis tardío, ós $8,2 \pm 1,8$ días, mentres que todas as demais especies chegaron ó T₅₀ en 5 ou menos días. O T₅₀ de *P. lophantha* foi moi consistente, sen variacións entre o control ($5,0 \pm 0,0$ días) e os tratamentos, cunha media global de 5,2 días.

Na especie testemuña *L. sativa*, o T_{50} control foi de $2,0 \pm 0,0$ días, e aumentou de xeito significativo ($p < 0,05$) até os $5,0 \pm 0,0$ días baixo os tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus e 100-acacia.

De xeito resumido, o T_{50} da meirande parte das especies permaneceu inalterado trala aplicación dos tratamentos comparándoo co control; a excepción de *A. dealbata* e *L. sativa*, cuxo T_{50} se atrasou (Figura 16). Os extractos acuosos de *E. globulus* atrasaron o T_{50} en catro dos 16 tratamentos aplicados, e os extractos acuosos de *A. melanoxylon* retardárona en tres dos 14 tratamentos (Táboa S3).

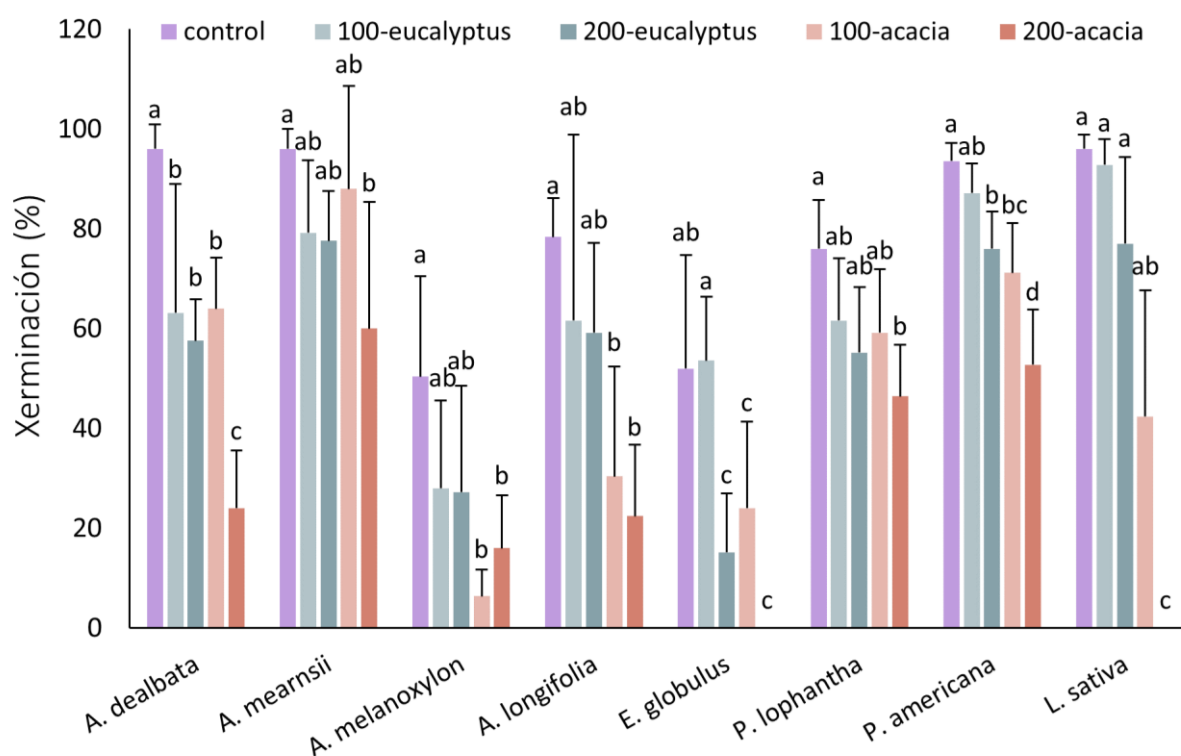


Figura 15. Porcentaxe media de xerminación (media \pm SD) de *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.

4.3.3 Distribución temporal da xerminación

A xerminación control de *L. sativa* comezou o día 3 (Figura 17), mentres que as sementes tratadas con 100-acacia comezaron a xerminación o día 5 e as tratadas con 100-eucalyptus e 200-eucalyptus comezaron o día 9.

As sementes control de *A. dealbata* comezaron a xerminar no terceiro día e remataron o día 14. As sementes tratadas sufriron un adiamento do inicio da xerminación, que comezou no quinto día. A xerminación das sementes control de *A. mearnsii* comezou o terceiro día. A xerminación control de *A. melanoxylon*, *E. globulus* e *P. americana* empezou no día 5, mentres

que as sementes de tratadas de *A. melanoxylon* empezaron a xerminación o día 9, atrasándoas con respecto ó control. En *E. globulus* as sementes baixo o tratamento 100-acacia comezaron a xerminación o mesmo día que as sementes control (Figura 17) mentres que as sementes tratadas con 100-eucalyptus e 200-eucalyptus atrasaron a xerminación.

En *A. longifolia* a xerminación empezou no día 5 tanto para as sementes control como para as tratadas. Nas especies *P. lophantha* e *P. americana* a xerminación das sementes do control comezou o terceiro día, mentres que as sementes tratadas comezaron a xerminar no quinto día.

Os tratamentos con extractos acuosos adiaron lixeiramente o inicio da xerminación, que variou entre o segundo e o sexto día en todas as especies, agás para as sementes de *A. longifolia* que non sufriron atraso do comezo da xerminación con respecto ó control (Figura 17).

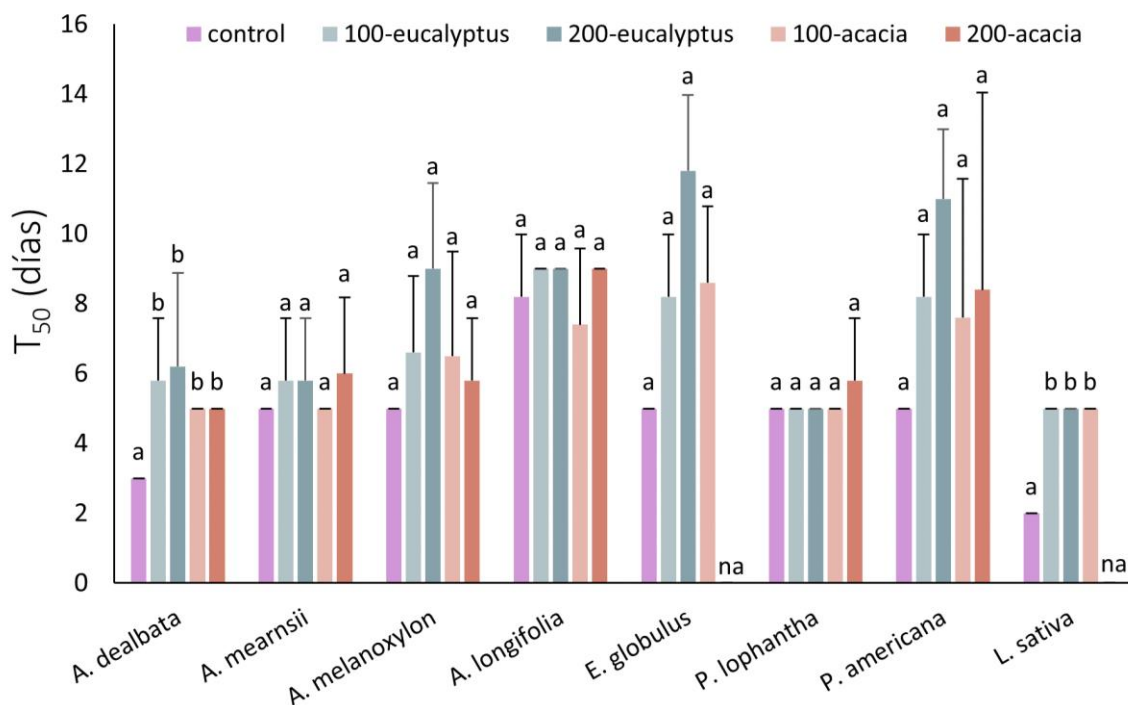


Figura 16. T_{50} (media \pm SD) de *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.

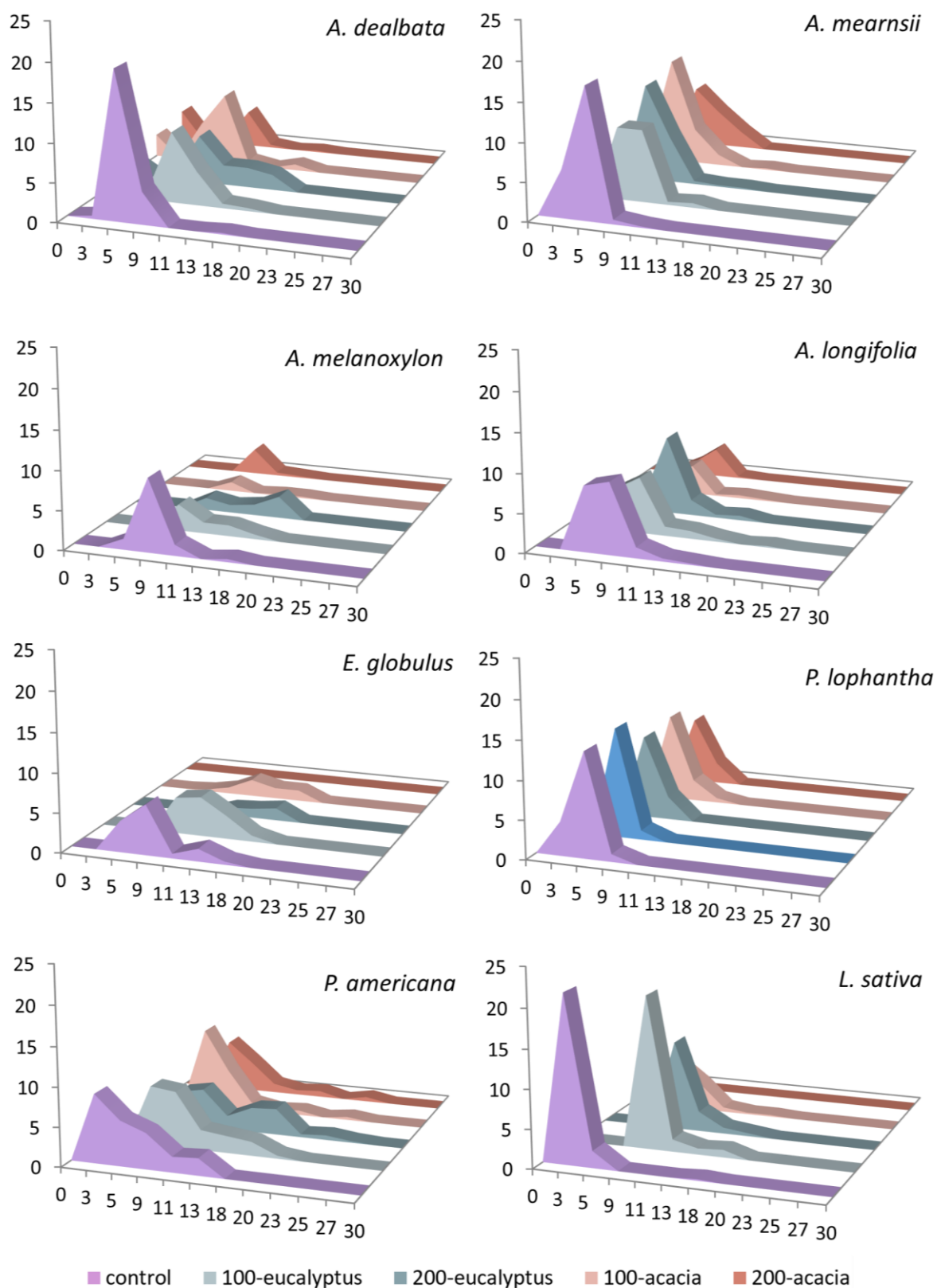


Figura 17. Distribución temporal da xerminación de *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días.

4.3.4 Identificación e análise química dos compostos presentes nos extractos acuosos

A análise química revelou que os extractos acuosos de *E. globulus* contiveron un total de 47 compostos, mentres que os extractos de *A. melanoxylon* contiveron 20 compostos (Táboa 8, información ampliada na Táboa S5). O nivel de confianza máis elevado obtido para os extractos de acacia negra foi un nivel medio (++) en 8 compostos, e ningún dos compostos acadou o nivel máximo. Destes compostos, os máis abundantes foron o *trihydroxyoctadecenoic acid* (17,5%), o *tyrosol glucoside* (3,6%), o *gentistic acid* (2,5%) e a *scopoletin* (2,0%). Once compostos dos extractos acuosos de eucalipto obtiveron un nivel de confianza medio (++) e catro obtiveron o nivel máximo (++++). Os compostos co nivel alto foron *gallic acid*, a *epicatechin*, o *ferulic acid* e o *ellagic acid*, o cal representou un 39,4% do total de compostos da mostra analizada. O *gallic acid* e o *ellagic acid* constituíron unha porcentaxe moi elevada da mostra de eucalipto, ademais de ser os compostos máis seguros na mostra.

A análise dos compostos dos extractos acuosos de *E. globulus* e *A. melanoxylon* revelou que as mostras de ambas especies compartían sete dos dezaseis compostos máis fiábeis. No entanto, o *gallic acid* e o *ellagic acid*, os máis abundantes nos extractos de eucalipto non se encontraron na mostra de acacia mentres que só un dos dezaseis compostos máis confiábeis de acacia negra non estivo presente nas mostras de eucalipto.

Táboa 8. Fenóis e flavonoides encontrados nos extractos acuosos aleloquímicos dos filodios de *A. melanoxylon* e das follas de *E. globulus*. Amósanse aqueles compostos que obtiveron confianza alta ou media nas análises e están ordenados por tempo de retención en minutos na mostra de eucalipto. m/z representa a ratio entre carga e masa, RT(min) é o tempo de retención en minutos, % en área é a abundancia na mostra, e o Score é a medida da confianza de identificación dos compostos baseada en diversos parámetros.

No	Composto proposto	Fórmula	m/z esperada	RT (min)	<i>Acacia</i>			<i>Eucalyptus</i>			
					m/z medida	% en área	Score	RT (min)	m/z medida	% en área	Score
1	Citric acid	C ₆ H ₈ O ₇	191,0195	1,58	191,0197	0,6	++	1,35	191,0197	11,7	++
2	Gallic acid	C ₇ H ₆ O ₅	169,0142					2,18	169,0142	25,8	++++
3	4-hydroxybenzoic acid	C ₇ H ₆ O ₃	137,0244	3,66	137,0244	0,6	++	2,43	137,0245	2,0	++
4	Epicatechin	C ₁₅ H ₁₄ O ₆	289,0718					2,44	289,0719	0,7	++++
5	Gentisic acid	C ₇ H ₆ O ₄	153,0193	2,50	153,0192	2,5	++	2,51	153,0193	2,1	++
6	Hydroquinone	C ₆ H ₆ O ₂	109,0295	2,53	109,0294	1,6	++	2,52	109,0294	1,3	++
7	Chlorogenic acid	C ₁₆ H ₁₈ O ₉	353,0878					2,57	353,0879	9,9	++
8	Caffeic acid	C ₉ H ₈ O ₄	179,0350					2,76	179,0349	1,8	++
9	Tyrosol glucoside	C ₁₄ H ₂₀ O ₇	299,1136	2,69	299,1135	3,6	++				
10	Quercetin-O-arabinosyl-glucoside	C ₂₆ H ₂₈ O ₁₆	595,1305					3,15	595,1301	0,8	++
11	Quercetin glucuronide	C ₂₁ H ₁₈ O ₁₃	477,0675					3,16	477,0673	1,1	++
12	Scopoletin	C ₁₀ H ₈ O ₄	191,0350	3,80	191,0349	2,0	++	3,19	191,0350	11,6	++
13	Ferulic acid	C ₁₀ H ₁₀ O ₄	193,0506					3,23	193,0506	0,7	++++
14	Sinapic acid	C ₁₁ H ₁₂ O ₅	223,0612	3,09	223,0614	1,4	++	3,24	223,0612	1,7	++
15	Ellagic acid	C ₁₄ H ₆ O ₈	300,9990					3,64	300,9992	12,2	++++
16	Trihydroxyoctadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₄ O ₅	329,2333	5,65	329,2332	17,5	++	5,16	329,2334	0,6	++

4.4 CAPÍTULO 4: UTILIZACIÓN DE MÉTODOS BASEADOS NA PERTURBACIÓN PARA O CONTROL DE ESPECIES EXÓTICAS INVASORAS: O CASO DA *ACACIA DEALBATA*.

Os resultados deste capítulo están en preparación para a súa publicación.

O capítulo 4 versa sobre o uso de métodos para o control de invasoras baseados na perturbación, como son o corte, a queima, e a combinación de ambos tratamentos. Con isto pretendeuse estudar a resposta de varias poboacións dunha EEI ós tratamentos, para tratar de esclarecer a eficacia dos mesmos como método de control do avance da EEI. Para iso mediuse a densidade de rebentos e plántulas en cada parcela experimental, así como a altura que acadaron. Os resultados obtidos explícanse a continuación.

4.4.1 Densidade de rebentos

A densidade de rebentos estivo condicionada polo tipo de tratamentos aplicados a cada parcela (Figura 19 a,d,g). Os GLMMs producidos para avaliar a influencia dos tratamentos simples sobre a densidade dos rebentos, amosaron que o tratamento de corta influenciou positivamente a densidade de rebentos mentres que a queima non lle afectou (Táboa S6).

O modelo explicou un 69,7% da varianza, do cal un 24,1% foi explicado polo *random factor*. A proba post-hoc de Tukey amosou que o as parcelas cortadas tiveron, de xeito significativo, maior densidade de rebentos ($p < 0,001$) que as parcelas control e queimadas. Os efectos dos tratamentos simples de control sobre a densidade de rebentos amósanse de xeito gráfico na Figura 19a; a media da densidade de rebentos en parcelas control foi de $0,06 \pm 0,06$ ($n = 19$) talos m^{-2} ao inicio do experimento, e mantívose igual até o final do mesmo. As parcelas queimadas tiveron $0,29 \pm 0,29$ ($n = 14$) talos m^{-2} ao principio e, coa excepción dalgún rebento esporádico, mantiveron esta densidade durante todo o tempo. Dende a primeira mostraxe, a densidade de rebentos foi maior nas parcelas cortadas, que contaron con $4,18 \pm 0,25$ ($n = 18$) talos m^{-2} ó final do experimento. Tras unha monitorización de 1080 días (≈ 3 anos) no final do experimento a media de rebentos das parcelas cortadas foi de $3,78 \pm 0,55$ ($n = 22$), maior de xeito significativo ($p < 0,001$) que a media das parcelas control ($0,00 \pm 0,00$ ($n = 2$)) e queimadas ($0,33 \pm 0,21$ ($n = 6$)).

O modelo GLMM para o tratamento de corta repetida amosou que nin a corta nin o tempo transcorrido dende o último tratamento foron significativos. A interacción entre ambos si que resultou selo. O R^2 marxinal foi de 0,03 e o R^2 condicional de 0,68. As probas post-hoc de Tukey demostraron que non existían diferenzas para a densidade de rebentos entre as parcelas con unha e dúas cortas. Na Figura 19d represéntase a densidade de rebentos en función do número de cortas.

O GLMM producido para cuantificar a influencia dos tratamentos combinados nas parcelas con corte e queima (Táboa S6), retivo as variábeis número de cortas e TLT (tempo dende o último tratamento). Ambas variábeis influenciaron positivamente a densidade de rebentos. A interacción entre o número de cortas e o TLT non foi significativa. O R^2 marxinal foi de 0,07 e o R^2 condicional foi de 0,70. As probas post-hoc de Tukey salientaron que o tratamento *1 slash 1 burn* diferiu de forma significativa ($p < 0,001$) do tratamento *2 slash 1 burn*. Para o mesmo escenario até 360 días, número de cortas, número de queimas e TLT produciron un efecto

positivo na densidade de rebentos, cun R^2 marxinal de 0,70 e un R^2 condicional de 0,10. As probas post-hoc subliñaron que as parcelas *1 slash 1 burn* diferiron de todas as demais.

Como se mostra na Figura 19g, as parcelas con *1 slash 1 burn* mantiveron unha densidade de rebentos baixa (3 ou menos rebentos) durante todo o tempo de monitorización, mentres que *2 slash 1 burn* tivo unha media de $3,26 \pm 0,89$ ($n = 33$) rebentos ós 180 días e incrementou até os $9,56 \pm 1,41$ ($n = 10$) ós 540 días para despois descender a $7,25 \pm 1,89$ ($n = 4$) ós 720 días.

4.4.2 Densidade de plántulas

A densidade de plántulas nas parcelas dependeu dos tratamentos aplicados e do tempo transcorrido dende a aplicación (Figura 19 b,e,h). O GLMM producido para analiza-la influencia dos tratamentos simples sobre a densidade de plántulas producidas por xerminación, demostrou que non foi influenciada nin pola queima nin pola corta. O tempo transcorrido dende o último tratamento e tamén a interacción do TLT con ámbolos dous tratamentos foron significativos para o modelo (Táboa S7). O R^2 condicional do modelo foi de 0,50 e o R^2 marxinal foi de 0,19. As probas post-hoc de Tukey demostraron que as parcelas control diferiron das parcelas nas que se aplicou a corta ($p = 0,042$) e tamén das parcelas nas que se utilizou a queima ($p = 0,007$), pero entre ambos tratamentos non houbo diferenzas. A Figura 19b amosa o efecto dos tratamentos simples sobre a densidade de plántulas; as parcelas queimadas experimentaron un incremento inicial da densidade, cunha media de $33,07 \pm 14,62$ ($n = 14$) talos m^{-2} , comparado cos $2,95 \pm 2,40$ ($n = 19$) talos m^{-2} e $2,24 \pm 0,81$ ($n = 19$) talos m^{-2} do control e as parcelas cortadas, respectivamente. A densidade de plántulas xerminadas nas parcelas queimadas diminuíu co TLT, mantendo o mesmo patrón de mortalidade que as parcelas cortadas. Ambas diferiron de xeito significativo do control, que tivo unha relación de xerminación menor durante todo o tempo de monitorización. Ao final das monitorizacións (1080 días) as parcelas control presentaron unha densidade de $0,00 \pm 0,00$ ($n = 2$) plántulas m^{-2} , as parcelas cortadas $5,75 \pm 2,77$ ($n = 21$) e as parcelas queimadas de $7,50 \pm 2,32$ ($n = 6$).

O GLMM que se fixo para estuda-la influencia do número de cortas sobre a densidade de plántulas, amosou que tanto o intercepto como o número de cortas e o TLT foron significativos para o modelo (Táboa S7). O TLT influenciou de xeito positivo a densidade de plántulas xerminadas. O R^2 condicional do modelo foi de 0,71 mentres que o R^2 marxinal foi de 0,13. A proba post-hoc de Tukey salientou a inexistencia de diferenzas entre o número de cortas. A Figura 19e mostra a evolución da densidade de talos ó longo das monitorizacións para as parcelas cortadas; no final do experimento (720 días) as parcelas suxeitas a unha corta presentaron unha media de $2,32 \pm 0,49$ ($n = 41$) mentres que aquelas suxeitas a dúas cortas tiveron $5,33 \pm 2,84$ ($n = 6$).

O GLMM feito para os tratamentos combinados das parcelas con corta e queima até 720 días, retivo as variábeis número de cortas e TLT (Táboa S7). Ámbalas dúas influenciaron negativamente a densidade de plántulas. No entanto, a interacción entre o número de cortas e o TLT influenciou positivamente a densidade de plántulas. O R^2 condicional foi de 0,66 e os factores fixos explicaron un 41% dos datos. As probas post-hoc de Tukey subliñaron as

diferenzas significativas existentes ($p < 0,001$) entre as parcelas *1 slash 1 burn* e as parcelas *2 slash 1 burn*. Para os tratamentos combinados até 360 días, o GLMM amosou unha influencia negativa da corta e o TLT, mentres que a queima afectou positivamente ó número de plántulas. O R^2 marxinal do modelo foi 0,71 e o R^2 condicional 0,50. As probas post-hoc amosaron diferenzas entre todos os tratamentos.

A influencia dos tratamentos combinados de control sobre a densidade de plántulas xerminadas amósase na Figura 19h. Na primeira mostraxe após as operacións de manexo as parcelas *1 slash 1 burn* tiveron unha media de $206,70 \pm 25,50$ ($n = 63$) talos m^{-2} , as parcelas *2 slash 1 burn* tiveron $47,89 \pm 26,49$ ($n = 27$) talos m^{-2} , mentres que os outros tratamentos produciron unha media próxima ás 10 plántulas m^{-2} .

4.4.3 Densidade de plantas total

A densidade de plantas totais (Figura 19 c,f,i) respondeu ós tratamentos aplicados en cada parcela, así como ó tempo transcorrido trala súa aplicación. O GLMM producido para analiza-la influencia dos tratamentos simples sobre a densidade total de talos, demostrou que tanto a queima, como a corta como o TLT produciron cambios na densidade total. O tempo influenciou de xeito negativo a densidade de talos totais, mais a corta e a queima tiveron un efecto positivo sobre a mesma. O modelo presentou un R^2 marxinal de 0,62 e un R^2 condicional de 0,32 (Táboa S8). A proba post-hoc de Tukey salientou as diferenzas entre as parcelas control e as parcelas queimadas ($p < 0,001$) e entre as control e as cortadas ($p < 0,001$), mentres que non houbo diferenzas entre as parcelas cortadas e queimadas ($p = 0,806$). A Figura 19c amosa a evolución da densidade total de plántulas e rebentos ó longo das mostraxes para os tratamentos simples. Na primeira monitorización, as parcelas queimadas salientaron cunha media de $33,35 \pm 14,85$ ($n = 14$) plantas m^{-2} , mentres que as parcelas control e as cortadas tiveron $3,00 \pm 2,40$ ($n = 19$) plantas m^{-2} e $6,05 \pm 6,76$ ($n = 18$) plantas m^{-2} respectivamente. Ao final do experimento (1080 días) o control mantivo unha densidade total menor $0,00 \pm 0,00$ ($n = 2$) que as parcelas cortadas e queimadas ($8,65 \pm 2,61$ ($n = 23$) plantas m^{-2} e $7,83 \pm 2,40$ ($n = 6$) plantas m^{-2} respectivamente).

Para os tratamentos de corta repetida sobre a densidade total de plántulas, o GLMM amosou que dúas cortas e o TLT influenciaron de xeito negativo a densidade. Porén, a interacción entre as 2 cortas e o tempo transcorrido dende o último tratamento tiveron un efecto positivo sobre a mesma (Táboa S8). O R^2 condicional do modelo foi de 0,65 e o R^2 marxinal foi de 0,20. A proba post-hoc de Tukey amosou diferenzas significativas ($p < 0,001$) na densidade total de talos entre parcelas suxeitas a unha e dúas cortas. A Figura 19f amosa o efecto dos tratamentos de corta sobre a densidade total de talos. Ao inicio do experimento a densidade total nas parcelas tratadas con unha corta foi de $33,35 \pm 14,85$ ($n = 14$) plantas m^{-2} e a das parcelas con dúas cortas foi de $17,29 \pm 2,54$ ($n = 19$) plantas m^{-2} ; no final do experimento, as densidades respectivas foron de $6,00 \pm 0,73$ ($n = 47$) plantas m^{-2} nas parcelas cortadas unha vez e de $13,00 \pm 1,63$ ($n = 6$) plantas m^{-2} nas parcelas cortadas dúas veces.

Para as parcelas con tratamentos combinados de corta e queima até 720 días, o GLMM puxo de manifesto a influencia negativa do número de cortas e do tempo na densidade total de talos. Malia isto, a interacción entre ambos factores afectou positivamente á densidade. O modelo presentou un R^2 condicional de 0,66 e un R^2 marxinal de 0,41. As probas post-hoc de Tukey puxeron de manifesto as diferenzas entre as parcelas *1 slash 1 burn* e as parcelas *2 slash 1 burn*. En canto ó efecto dos tratamentos combinados sobre a densidade total de plantas até 360 días, o GLMM evidenciou que a densidade estivo afectada de xeito negativo tanto polo número de cortas, como o número de queimas, como o TLT. O R^2 condicional do modelo foi de 0,67 e o R^2 marxinal foi de 0,45. As probas post-hoc de Tukey amosaron diferenzas entre todos os tratamentos combinados. A Figura 19i mostra a evolución da densidade total de plantas ó longo das mostraxes para todas as parcelas con tratamentos combinados.

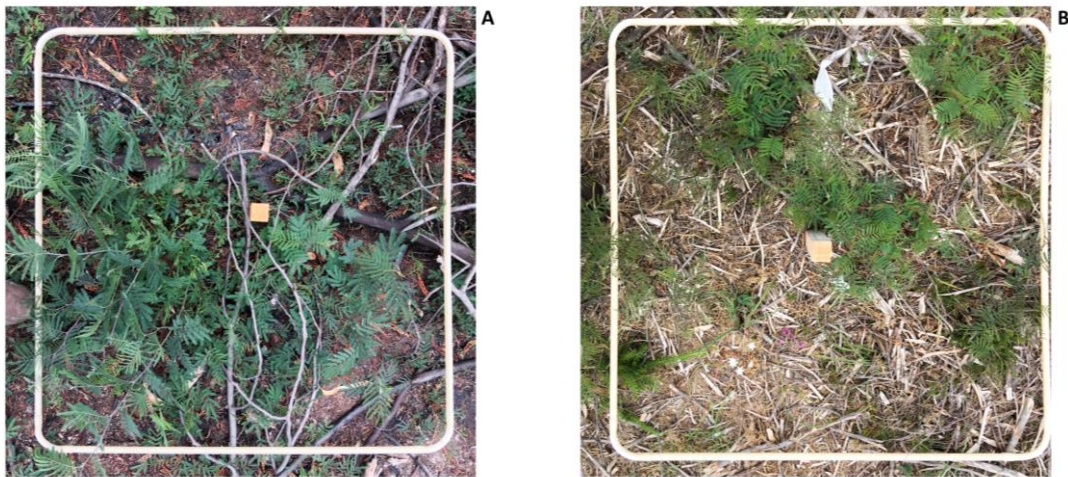


Figura 18. Detalle dunha subparcela de mostraxe nunha parcela queimada (A) e dunha subparcela de mostraxe nunha parcela cortada (B).

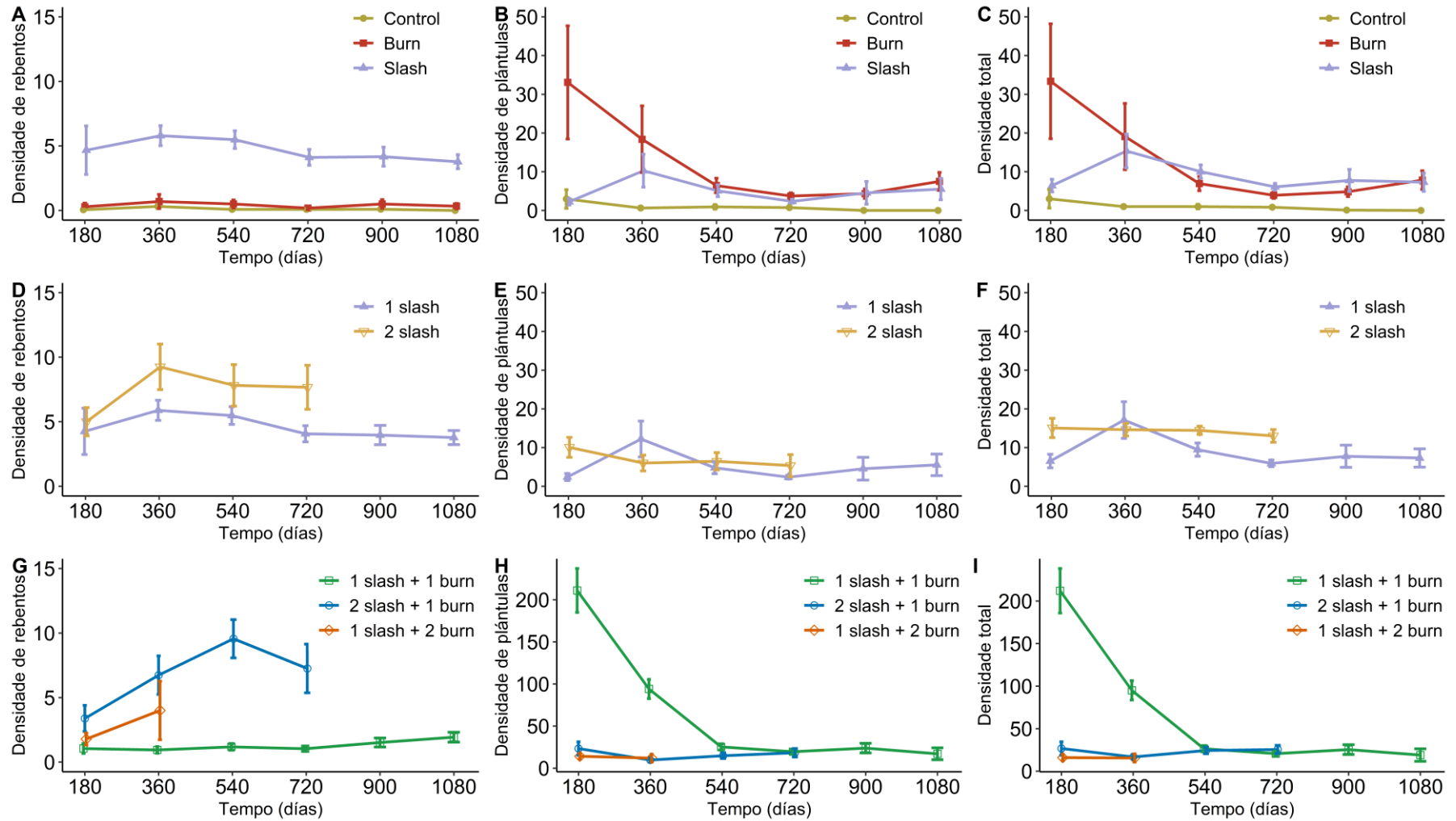


Figura 19. Densidade média (média \pm SE) dos rebentos (A, D, G), das plântulas (B, E, H) e densidade total média (C, F, I) nas parcelas baixo os distintos tratamentos: tratamentos simples (A, B, C), tratamentos de corta repetida (E, E, F) e tratamentos combinados de corta e queima (G, H, I).

4.4.4 Altura dos rebentos

A altura dos rebentos nas parcelas control 360 días após o inicio do experimento era de 168,33 cm \pm 98,33 (n=3) (Figura 20a). Despois de 720 días, a altura media foi de 110,00 \pm 0,00 cm (n=1). Nas parcelas cortadas e nas queimadas a altura media ós 360 días foi de 110,96 \pm 8,12 cm (n = 57) e 142,00 cm \pm 130,00 (n = 2), respectivamente. A proba de Kruskal-Wallis (Chi-squared 7,37; df = 2; p-value = 0,025) revelou que existían diferenzas entre a alturas dos rebentos ós 360 días e que as parcelas cortadas presentaron unha altura de talos maior ó comparalas coas parcelas queimadas (proba post-hoc de Dunn). Ós 720 días a proba de Kruskal-Wallis amosou a falta de diferenzas entre os tratamentos (Chi-squared 0,23; df = 2: p-value = 0,89).

O Kruskal-Wallis feito para as parcelas con cortas repetidas non amosou diferenzas na altura dos rebentos ós 360 días (Chi-squared 1,72; df = 2; p-value = 0.42) pero si ós 720 días (Chi-squared 10,36; df = 1; p-value = 0,001). A proba post-hoc de Dunn salientou que as parcelas cunha soa corta presentaron unha maior altura dos talos rebentados (293,97 \pm 16,85 cm, n = 50) que as parcelas con dúas cortas (145,67 \pm 19,58 cm, n = 6).

As parcelas de tratamentos combinados presentaron diferenzas na altura dos rebentos tanto ós 360 días (Chi-squared 8,97; df = 3; p-value = 0,030) como ós 720 días (Chi-squared 3,98; df = 1; p-value = 0,046). A proba post-hoc de Dunn ós 720 días revelou unha maior altura dos rebentos nas parcelas *1 slash 1 burn* comparadas coas *2 slash 1 burn*. Ós 360 días, as parcelas *1 slash 2 burn* presentaron a altura de rebentos máis alta de todos os tratamentos (297,40 \pm 51,62 cm, n = 15).

4.4.5 Altura das plántulas xerminadas

A media de alturas das plántulas xerminadas nas parcelas control ós 360 días foi de 9,40 \pm 2,55 cm (n = 13) (Figura 20b); despois de 720 días de monitorización, as plántulas acadaron unha altura de 38,00 \pm 18,82 cm (n = 5). A media de altura ós 360 días nas parcelas cortadas e queimadas foi, respectivamente, de 14,96 \pm 1,53 cm (n = 57) e 3,67 \pm 0,38 cm (n = 13). Na última mostraxe común, ós 720 días, as medias de altura incrementaron ata 73,14 \pm 9,12 cm (n = 50) nas parcelas cortadas e 24,20 \pm 6,82 cm (n = 11) nas parcelas queimadas. A proba de Kruskal-Wallis non detectou diferenzas nas alturas das plántulas ós 720 días (Chi-squared 3,52; df = 2; p-value = 0,172) pero si ós 360 (Chi-squared 10,45; df = 2; p-value = 0.005). A proba post-hoc de Dunn salientou a maior altura das plántulas nas parcelas cortadas ca nas parcelas queimadas.

Para os tratamentos de corta repetida, a proba de Kruskal-Wallis atopou diferenzas ós 360 días (Chi-squared 9,58; df = 1; p-value = 0,002), momento no cal as plántulas en parcelas cortadas unha vez (14,96 \pm 1,53 cm, n = 57) presentaban alturas maiores que as de parcelas cortadas dúas veces (48,36 \pm 6,21; n = 16) segundo a proba post-hoc de Dunn. Ós 720 días non se atoparon diferenzas na altura de plántulas entre as parcelas cortadas unha e dúas veces (Chi-squared 1,78; df = 1; p-value = 0,182).

As plántulas xerminadas nas parcelas baixo tratamentos combinados non diferiron en altura en función da combinación de tratamentos aplicada, nin ós 360 (Chi-squared 5,99, df = 3; p-value = 0,112) días nin ós 720 días (Chi-squared 0,32; df = 1; p-value = 0,71).

4.4.6 Altura das plantas total

A altura total das plantas (Figura 20 c,f,i), tanto rebentos coma plántulas xerminadas, non amosou diferenzas ós 360 días de mostraxe (Kruskal-Wallis, chi-squared = 0,5940; df = 2; p-value = 0,743). Ós 720 días a proba de Kruskal-Wallis constatou a existencia de diferenzas na altura de plantas totais entre as parcelas baixo tratamentos simples (Chi-squared = 5,1429; df = 1; p-value = 0,023) e a proba post-hoc de Dunn revelou diferenzas entre as parcelas cortadas ($6,00 \pm 0,73$ cm, n = 47) e queimadas ($3,91 \pm 0,83$ cm, n = 11).

Nos tratamentos de corta repetida tampouco houbo diferenza ós 360 días (Kruskal-Wallis, Chi-squared = 0,0928; df = 1; p-value = 0,7606), pero si que as houbo ós 720 días (Kruskal-Wallis, Chi-squared = 4,5738; df = 1; p-value = 0,03246). As parcelas con unha soa corta presentaron unha altura total de plantas menor ($6,00 \pm 0,73$ cm, n = 47) que as parcelas con dúas cortas ($13,00 \pm 1,63$ cm, n = 6), segundo a proba post-hoc de Dunn.

As parcelas baixo tratamentos combinados tiveron diferenzas ós 360 días segundo a proba de Kruskal-Wallis (Chi-squared = 12,776; df = 3; p-value = 0,0052). As parcelas *1 slash 1 burn* tiveron menor altura de plantas totais ($94,97 \pm 11,40$ cm, n = 68) que as parcelas *1 slash 2 burn* ($15,47 \pm 4,79$ cm, n = 15) segundo a proba post-hoc de Dunn. Ós 720 días de experimento, as parcelas con tratamentos combinados de corta e queima non amosaron diferenzas segundo a proba de Kruskal-Wallis (Chi-squared = 2,1701; df = 1; p-value = 0,1407).

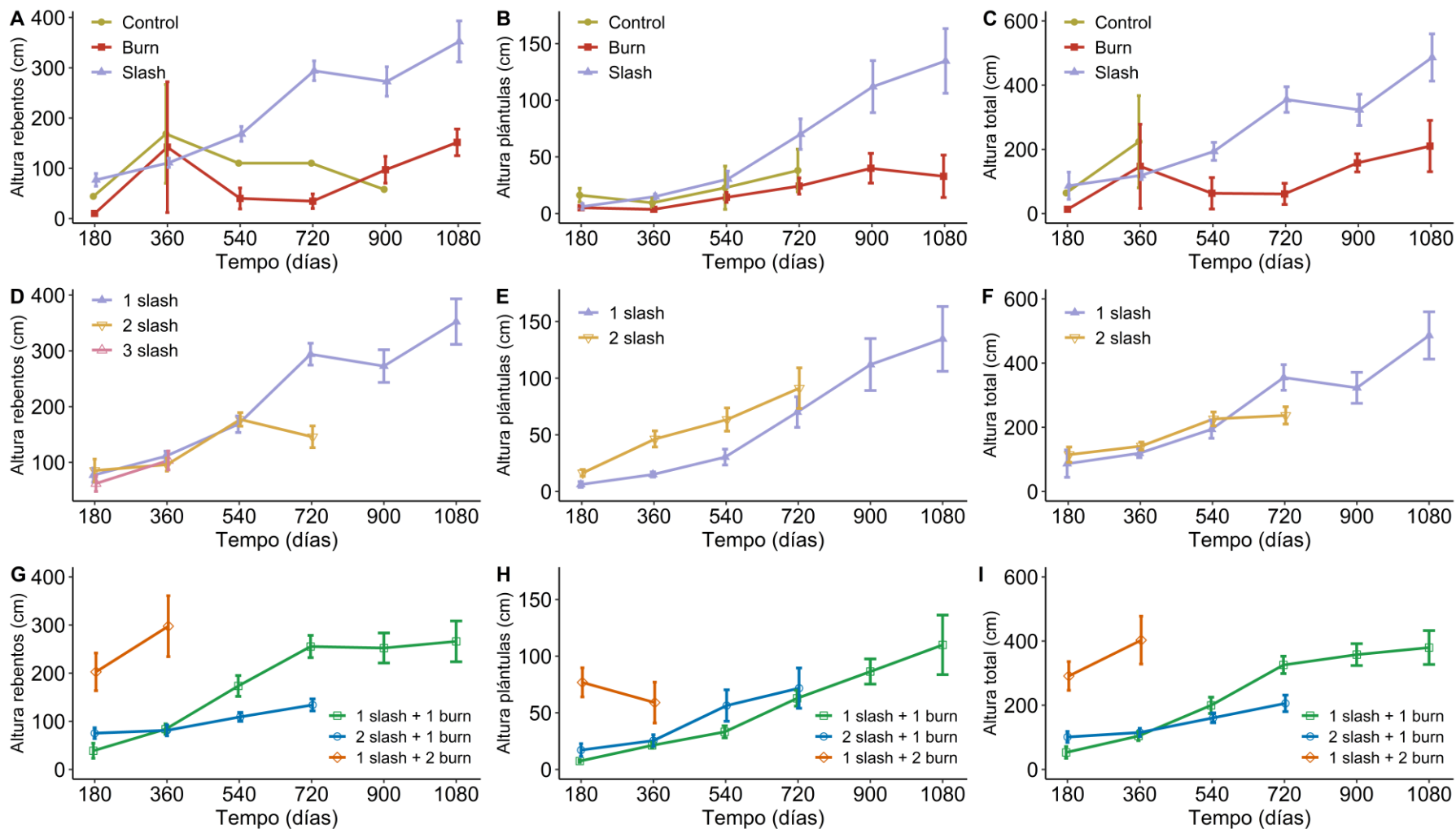


Figura 20. Altura média (média \pm SE) dos rebentos (A, D, G), das plântulas (B, E, H) e altura total média (C, F, I) nas parcelas baixo os distintos tratamentos: tratamentos simples (A, B, C), tratamentos de corta repetida (E, E, F) e tratamentos combinados de corta e queima (G, H, I).

5 DISCUSIÓN

Ó longo deste traballo de tese, levouse a cabo un estudo integral no que se analizaron as bases para o control de especies exóticas invasoras en relación co lume. Para iso realizáronse diversos estudos que debullaron algúns dos aspectos ecolóxicos máis importantes da etapa da xerminación. Estudouse a resposta xerminativa en relación co lume, mais tamén en relación coas sustancias alelopáticas que liberan algunhas especies exóticas invasoras, por conformar tamén unha parte importante da ecoloxía das especies. Isto serviu de base para realizar ensaios de campo que abordasen de xeito experimental o control das EEI a través da xerminación e o rebento, dous aspectos estreitamente ligados ó lume.

A presente discusión versará sobre i) a resposta xerminativa de especies herbáceas en relación cos factores de lume, ii) a resposta xerminativa de especies leñosas do xénero *Acacia* á aplicación de factores de lume, en relación coa idade das sementes, iii) os efectos dos compostos químicos presentes nas follas e filodios de dúas EEI sobre a súa propia xerminación e a xerminación de outras EEI, en relación coas teorías IMH, NWH e BRH e iv) as implicacións dos métodos baseados na perturbación para o control en campo de EEI.

5.1 EFECTOS DO LUME NA RESPONSA XERMINATIVA DE ESPECIES HERBÁCEAS

O lume é unha perturbación natural que pode modula-la resposta xerminativa das especies a través dos diversos factores que o compoñen (calor, carbón, cinza e fume), e provocar que a xerminación aumente ou diminúa, o cal podería ou ben levar a eventos de xerminación masiva ou incluso chegar a mata-las sementes. Ademais de altera-la porcentaxe de sementes que xerminan, tamén pode influír no tempo que as sementes empregan para xerminar, é dicir, na velocidade de xerminación. Nas especies herbáceas, que non presentan bancos de sementes persistentes, o lume pode ser un factor decisivo na persistencia das poboacións, pois lumes moi intensos poderían acabar coas sementes de especies moi sensíbeis, ou promove-la xerminación doutras especies, que colonizarían rapidamente o lugar tralo evento de lume e non deixarían cabida para a rexeneración de algunhas das especies existentes.

O lume afectou á resposta xerminativa da especie nativa *D. carota* e das especies exóticas invasoras *H. foetidum* e *O. glazioviana* de xeitos diferentes. Os tratamentos de calor por baixo dos 110°C-10 min estimularon a xerminación da *O. glazioviana*. Este tipo de estimulación da xerminación con calor, é un efecto común do lume en especies con cuberta dura nas sementes (Herrero et al., 2007; Keeley e Fotheringham, 2000; Reyes e Trabaud, 2009), como o son as

sementes do xénero *Oenothera* (Greiner e Köhl, 2014; Hall et al., 1988). A estimulación da xerminación de sementes por calor normalmente é producida tras romper ou fundirse a cuberta debido ás altas temperaturas (Kamal e Behere, 2002), que fan que a cuberta se volva permeábel á auga e ó osíxeno, rompendo a dormencia esóxena (Keeley, 1987; Keeley e Fotheringham, 2000). No entanto, despois da rotura da cuberta das sementes, o embrión fica exposto ás altas temperaturas, o cal podería danalo facendo imposible a xerminación. Varios traballos anteriores demostraron que o balance entre ambos procesos pode desencadear unha xerminación masiva post-incendio en diversas especies (Arán et al., 2017; Cruz et al., 2021; García-Duro et al., 2019). No que respecta ás tres especies estudadas no **capítulo 1**, a xerminación relativamente baixa da especie nativa *D. carota* baixo os tratamentos de calor moderada e intermedia, comparada coa elevada xerminación de *H. foetidum* e a estimulación experimentada por *O. glazioviana*, fai que ambas invasoras teñan maior posibilidade de éxito en ambientes propensos ó lume ou en zonas próximas ós incendios, que se ven afectadas pola calor por convección, como serían as beiras de estradas próximas ou as marxes das matogueiras, lugares nos que abundan as tres especies.

Outros estudos ligan a presenza de carbón a incrementos da xerminación (Keeley e Fotheringham, 2000); no caso das especies estudadas no **capítulo 1** non se topou ningún efecto na resposta xerminativa de ningunha das especies. Porén, os efectos do carbón sobre a xerminación dependen do tipo de material queimado, e polo tanto está fortemente relacionado coa procedencia nativa ou non da especie (García-Duro et al., 2019; Reyes et al., 2015b).

En contraposición ó carbón, a cinza tivo un impacto negativo na xerminación das tres especies, e *H. foetidum* resultou ser a máis sensíbel. O descenso da xerminación asociado a adición de cinza xa fora constatado para outras especies (Cruz et al., 2017; Kembal et al., 2010; Reyes e Casal, 2004) e débese ao posíbel incremento da presión osmótica que poden provocar as cinzas, de acordo con González-Rabanal e Casal (1995). A pesar de que as cantidades elevadas de cinza impediron a xerminación por completo nas tres especies estudadas, *H. foetidum* tamén amosou un forte descenso da xerminación con cantidades baixas e medias de cinza. Isto pode estar relacionado cunha maior sensibilidade ás mudanzas no pH e na presión osmótica (Mumme et al., 2018). Mesmo así, malia os efectos negativos que a adición de cinza provocou sobre a xerminación das sementes de *H. foetidum*, a súa xerminación seguiu a ser maior do que a xerminación da especie nativa *D. carota*. Polo tanto, as especies exóticas invasoras constituirían unha competencia forte para a especie nativa na recuperación despois dun incendio.

A influencia dos compostos do fume sobre a xerminación das sementes está amplamente estudada; e a meirande parte das especies identificadas como estimuladas polo fume son especies nativas dos ecosistemas Mediterráneos do mundo (Keeley e Pausas, 2018). A falsa árnicia é orixinaria dos fynbos da África do Sur, e no seu ecosistema nativo presenta unha xerminación baixa en condicións de control e reacciona de xeito positivo ó fume (Brown et al., 2003). No entanto, estes efectos estimulantes non se atoparon ao estudalas sementes procedentes da poboación invasora do sueste de Europa. Esta falta de estimulación é probabelmente debida

á elevada xerminación da especie en condicións de control, que deixa unha marxe para o incremento da xerminación moi baixa. A outra especie invasora, *O. glazioviana*, amosou unha reacción positiva á exposición ó fume, similar á presentada por outras especies de distribución cosmopolita (Keeley e Fotheringham, 2000). A súa xerminación nos tratamentos con fume chegou a ser case seis veces maior do que en condicións control. Segundo Baskin e Baskin (1994), as especies do xénero *Oenothera* adoitan ter dormencia fisiolóxica, polo que a estimulación da xerminación estaría provocada polos compostos activos do fume, coma as karrikinas (Chiwocha et al., 2009) ou o *3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one* (Flematti et al., 2004; van Staden et al., 2004), que poderían actuar do mesmo xeito que os outros estímulo químicos que rompen a dormencia das sementes (Gardner et al., 2001). En contraposición, o fume non mudou a resposta xerminativa da especie nativa *D. carota*. Outros estudos levados a cabo con especies da flora Euro-Siberiana (Rivas et al., 2006) deron resultados similares, nos que especies nativas como o codeso (*Adenocarpus lainzii* (Castrov.) Castrov) e a xesta (*C. scoparius* (L.) Link) non mudaron a súa xerminación coa aplicación de fume. Estes achados suxiren que a orixe das especies pode ter influencia na resposta xerminativa, e polo tanto contribuír ó éxito das especies invasoras.

O tempo requirido polas tres especies para a xerminación foi curto. Un período de xerminación curto pode ser unha grande vantaxe ecolóxica para colonizar espazos baleiros (Arán et al., 2013; Grime, 2006); no entanto, o tempo de xerminación foi similar para as tres especies estudadas, e non é de esperar que as pequenas diferenzas que se produciron teñan grande efecto sobre o recrutamento e o establecemento das súas poboacións na área estudada. A calor moderada e a cantidade de cinzas media, tenderon a incrementar lixeiramente o tempo requirido para a xerminación, e a lonxitude deste período medrou proporcionalmente coa intensidade dos tratamentos. Malia isto, as tres especies presentaron o mesmo comportamento polo que novamente non se prevé que teña influencia sobre a eficiencia competitiva das especies.

5.2 EFECTOS DO LUME NA RESPONSA XERMINATIVA DE ESPECIES LEÑOSAS

Algunhas EEI leñosas, como é o caso das acacias, presentan banco de sementes no solo, capaz de persistir viábel en condicións de dormencia durante moitos anos (Leino e Edqvist, 2010). O lume pode exercer un papel chave na liberación da dormencia, que promovería a xerminación das sementes. Coñece-la cantidade de sementes que se manteñen viábeis no banco do solo tras un incendio forestal, axuda a dilucida-la magnitude do banco de sementes e contribúe a coñecer o comportamento reprodutivo das especies. Así e todo, a idade das sementes pode influír na súa xerminación, polo que é necesario estudar tamén este factor.

A viabilidade das dúas especies de *Acacia* estudadas foi moi elevada en condicións control, sen importar a idade das sementes. Esta viabilidade total foi apoiada tamén pola porcentaxe de sementes xerminadas tralo tratamento de escarificación, que foi do 100% en ámbalas dúas especies e idades. Noutras poboacións invasoras, Gibson et al. (2011) recolleron unha viabilidade de entre o 85 e o 88% en Portugal e de entre o 97 e o 99% en na África do Sur. Os

mesmos autores recolleron unha viabilidade do 83% en poboacións invasoras de *A. mearnsii* na África do Sur. Na Galiza, Cruz et al. (2021) obtivo para *A. dealbata* unha viabilidade do 97% en sementes sen tratar, mentres que Arán et al. (2017) presentaron datos similares para sementes novas (banco de sementes aéreo) e vellas (banco de sementes do solo) dunha poboación invasora de *A. melanoxylon*. Nas especies estudadas no **capítulo 2**, a viabilidade persistiu trala aplicación dalgúns dos tratamentos con factores de lume (fume, cinza, carbón e calor moderada e intermedia) pero declinou totalmente coa calor intensa. Comparando as dúas especies estudadas, as sementes da *A. mearnsii* resistiron mellor os efectos das temperaturas máis elevadas. Na *A. longifolia* as sementes vellas resistiron a calor máis que as novas, mentres que na *A. mearnsii* sucedeu o contrario. Os altos valores de viabilidade das sementes tanto antes como despois da aplicación dos factores de lume, engaden un novo punto de vista á ecoloxía destas dúas especies e contribúe a explicar os motivos que determinan a súa elevada capacidade de invasión (Richardson e Kluge, 2008).

Os resultados de xerminación e dormencia obtidos no **capítulo 2** amosaron grandes diferenzas entre as dúas especies con relación ás dúas idades e ós factores de lume. As sementes de *A. longifolia* amosaron estar listas para xerminar tanto en períodos de ausencia de lume (xerminación control) como despois dos incendios (sementes tratadas con factores de lume) mentres que as sementes da *A. mearnsii* parecen estar máis adaptadas para xerminar despois do lume. Ademais, necesitáronse choques térmicos con maiores temperaturas para rompe-la dormencia das sementes de *A. mearnsii* que a das de *A. longifolia*. Outros autores acharon que ambas especies presentan dormencia e que presentan estimulación co lume (Kulkarni et al., 2007; Marchante et al., 2010; Pieterse e Cairns, 1986).

Con respecto ao efecto do lume na dormencia, as dúas acacias seguen estratexias diferentes. Podería dicirse que *A. longifolia* ten unha resposta múltiple de dormencia, xa que as súas sementes novas teñen niveis baixos de dormencia mentres que tras un ano de maduración a súa dormencia incrementa ata niveis moi elevados. No entanto, a dormencia das sementes de *A. mearnsii* é moi elevada dende o momento en que se acaban de formar e mantense así pasado un ano de maduración. Baeza e Vallejo (2006) tamén atoparon unha estratexia de resposta múltiple de dormencia en toxo mourisco (*Ulex parviflorus* Pourr.), mais de xeito oposto ó ocorrido na *A. longifolia*. Seguindo a clasificación proposta por Ooi (2010) a *A. longifolia* pertence á categoría de liberación piroxénica facultativa da dormencia mentres que a *A. mearnsii* se inclúe na categoría de liberación piroxénica obrigada da dormencia. Outro dos achados deste estudo é que dos catro factores de lume estudados, só a calor liberou a dormencia en ambas especies. O fume é un factor que non adoita rompe-la dormencia en especies de ambientes propensos ó lume (Clarke et al., 2013; Gómez-González et al., 2008; Tieu et al., 2001). Ademais a escarificación apuntou que a dormencia de ambas especies é física (Holmes, 1989; Milton e Hall, 1981) polo que calquera factor capaz de rompe-la cuberta dura das sementes sen causar danos no embrión promovería a xerminación nos días seguintes. Este tipo de dormencia é moi habitual en especies da familia das Fabaceae, mais non está presente en todas (Galíndez et al., 2019; Ooi et al., 2014). En poboacións invasoras de *A. melanoxylon* na Galiza, Arán et al. (2017) demostraron que non todas as sementes do banco de sementes do solo

respondeu ós factores de lume, houbo un remanente de sementes dormentes que poderían romper-la súa dormencia mediante outros mecanismos, como poderían ser a escarificación por fricción coas partículas do solo ou a expansión e contracción das cubertas duras das sementes causadas polas temperaturas elevadas do verán. Esta perda da dormencia pode acrecentarse á causada polo lume nalgunhas especies (Santana et al., 2013, 2010b), xerando unha xerminación masiva das sementes vellas. A rotura da dormencia e promoción da xerminación tamén está relacionada con mudanzas no balance de fitohormonas como o ABA e o GA (Castro-Camba et al., 2022a) e factores externos como poden ser compostos derivados da combustión que se atopan nas cinzas, os carbón ou o fume poden mudar este balance. Algunhas destas sustancias, como as karrikinas atopadas no fume derivado da queima de material vexetal (Chiwocha et al., 2009), poden interactuar cos xenes responsábeis da regulación do GA, mudando así o balance de fitohormonas e desencadeando a liberación da dormencia e polo tanto a xerminación (Castro-Camba et al., 2022b)

Por outra banda, a calor foi o único factor de lume estudado no **capítulo 2** que produciu efectos significativos na xerminación de *A. longifolia* e *A. mearnsii*. En ambas especies, a calor moderada promoveu a xerminación, mais na *A. longifolia* a estimulación comezou no tratamento a 80 °C-5 min e non decaeu ata que a calor excede os 110°C-10 min mentres que na *A. mearnsii* a estimulación comezou con 110 °C-5 min. Na *A. longifolia* as sementes vellas acadaron o máximo incremento da xerminación con 80 °C-10 min e as sementes novas con 80 °C-5 min; ambas con calor moderada. As sementes de *A. mearnsii* experimentaron o maior incremento da xerminación cos tratamentos 110 °C-10 min e 110 °C-5 min (vellas e novas, respectivamente); ambas con calor intermedia. Resultados similares foron achados por Arán et al. (2013) e Cruz et al. (2017), que demostraron que as poboacións invasoras da acacia negra na Galiza tamén sofren estimulación da xerminación con choques térmicos moderados (80 °C-5 min e 80 °C-10 min) e Cruz et al. (2021) que atoparon que a xerminación de sementes de poboacións invasoras de mimosa en Galiza tratadas cos catro factores de lume, só se viran estimuladas pola calor moderada e intermedia. Amais, outras especies leguminosas da Península Ibérica, como a xesta, a carqueixa (*Pterospartum tridentatum* Willk.) (Rivas et al., 2006), o toxo mourisco (Baeza e Roy, 2008), a carpaza do ládano (*Cistus ladanifer* L.) (Valbuena et al., 1992), ou de outras áreas Mediterráneas, como o fedegoso (*Bituminaria bituminosa* (L.) C.H.Stirt.) e a xesta fina (*Spartium junceum* L.) (Reyes e Trabaud, 2009), tamén experimentan un aumento na porcentaxe de sementes xerminadas trala aplicación de tratamentos de calor con moderada ou intermedia. As sementes novas de *A. longifolia* xerminan ben en períodos entre incendios; no entanto, as súas sementes vellas e as sementes de *A. mearnsii* (tanto novas como vellas) precisan para xerminar un limiar de temperatura que só ocorre durante os incendios. Malia iso, as temperaturas máis elevadas (por riba dos 150 °C) causaron a morte das sementes, impedindo por completo a xerminación. Mesmo así, esta combinación de temperaturas e tempos non é común nos solos dos montes galegos durante os incendios (Mataix-Solera et al., 2013; Reyes et al., 2015b) polo que sería improbable a morte das sementes. A isto xúntase que habitualmente o banco de sementes do solo das acacias é moi abundante e se atopa a profundidades de entre 2 e 5 cm —poboación invasora de acacia negra

na Galiza (Arán et al., 2017)— feito polo cal se atopan protexidas das temperaturas máis elevadas, xa que o solo é un condutor moi malo da temperatura (Smits et al., 2016). En ningunha das dúas especies o fume, o carbón ou as cinzas estimularon a xerminación, mais tampouco reduciron a viabilidade das sementes, é dicir, demostraron ser factores de lume que non afectan á xerminación nin á viabilidade das especies estudadas no **capítulo 2**. Isto quere dicir que moitas sementes viábeis incrementan o banco de sementes do solo da acacia de espigas e a acacia de Mearns cada ano, e despois dun incendio forestal, un elevado número delas xermina e pode chegar a establecerse, mais moitas daquelas sementes que non xerminaron permanecen viábeis para xerminar após o próximo lume ou outro estímulo físico que rompa a dormencia.

A idade das sementes pode causar efectos salientábeis sobre algunhas especies na porcentaxe de xerminación das sementes e na rapidez coa que estas o fan (El-Keblawy e Al-Ansari, 2000; Hall et al., 2021; Lile, 2021). No **capítulo 2** detectouse unha resposta diferencial dependendo da especie: en *A. longifolia* a idade das sementes influenciou a porcentaxe de xerminación control así como a resposta das sementes ós factores de lume, mentres que en *A. mearnsii* non tivo influxo. Arán et al. (2017) atopou unha xerminación meirande en sementes novas de poboacións invasoras de *A. melanoxylon* ca en sementes vellas do banco de sementes do solo e Reyes e Casal (2001) acharon diferente sensibilidade ós factores do lume en sementes de piñeiro de repoboación (*Pinus radiata* D. Don) e de eucalipto dependendo da idade das sementes. As sementes vellas de ambas acacias e as sementes novas da acacia de Mearns apenas xerminaron en condicións control, con tratamentos de fume, carbón ou cinza; mentres que as sementes novas da *A. longifolia* amosaron unha xerminación maior cos mesmos tratamentos. Na media, a velocidade de xerminación foi máis baixa nas sementes novas da *A. longifolia* que nas sementes vellas, mentres que as sementes da *A. mearnsii* obtiveron valores baixos de T_{50} , moi similares ós das sementes vellas da acacia de espigas. Pola súa parte, Cervantes et al. (1996) atoparon diferente capacidade e velocidade de xerminación en sementes de diferentes acacias (*Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Acacia farnesiana* (L.) Willd. and *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth), que comprendían idades de entre tres e cinco anos. Os tempos requiridos para a xerminación da acacia de espigas e a acacia de Mearns foron máis curtos que os rexistrados para poboacións invasoras de acacia negra na mesma rexión (Arán et al., 2017; Cruz et al., 2017), o cal é un trazo do seu marcado carácter invasor, inda que foi maior que a das poboacións invasoras de mimosa (Cruz et al., 2021). A distribución temporal da xerminación de ambas especies foi moi similar e non mudou dependendo do estado de xerminación, o cal coincide co achado por outros autores para poboacións de *A. melanoxylon* (Arán et al., 2017; Burrows et al., 2009).

As dúas especies de acacia estudadas exhibiron diferente comportamento reprodutivo en relación ós factores de lume e á idade das sementes. O potencial invasor da acacia de espigas é maior que o da acacia de Mearns, porque a *A. longifolia* pode xerminar de forma abundante en ausencia de lume e as sementes que non xerminaron permanecen en estado de dormencia, polo que estarían dispoñíbeis no banco de sementes do solo para xerminar co estímulo apropiado, como podería ser o aumento da temperatura provocado por un incendio forestal. Isto é, a *A. longifolia* ten a capacidade de xerminar tanto despois dun incendio como en períodos entre

incendios. En contraste, a *A. mearnsii* apenas xermina en ausencia de lume e precisa temperaturas máis elevadas para rompe-la cuberta das sementes e xerminar, polo que a súa dependencia do lume é maior.

5.3 EFECTOS DOS EXTRACTOS ACUOSOS NA RESPOSTA XERMINATIVA DE HERBÁCEAS E LEÑOSAS

Os extractos acuosos alelopáticos de acacia negra e eucalipto afectaron á xerminación das oito especies estudadas no **capítulo 3**. A orixe e a dose dos extractos acuosos xogaron un papel fundamental modulando a resposta xerminativa. Os extractos de acacia negra reduciron a xerminación en todas as especies tratadas con 200-acacia; mentres que os de eucalipto diminuíron a xerminación na mimosa, o propio eucalipto e a herba tintureira. Ningún dos extractos aumentou a xerminación en ningunha das especies estudadas.

A redución da xerminación en todas as especies estudadas ó aplicar os extractos de *A. melanoxylon* (nalgunhas especies con ambas doses, pero noutras só coa dose máis alta), coincide co achado por Hussain et al. (2011a), que concluíron que os efectos alelopáticos dependían da concentración de extracto de acacia aplicado. Das cinco especies estudadas cuxa xerminación foi inhibida con ambas concentracións, o efecto incrementou ó aumenta-la dose só en dúas: *A. dealbata* e *P. americana*. A falta de incremento da xerminación en todas as especies albo contradí a IMH (Simberloff e von Holle, 1999) para a acacia negra e o eucalipto como promotores da invasión de mimosa, acacia de Merns, albizia e herba tintureira a través dos aleloquímicos en áreas xa colonizadas polas especies doadoras. Estes resultados son consistentes co traballo de revisión realizado por Kuebbing e Nuñez (2015), no que concluíron que das duascenas interaccións entre invasoras analizas, o 39,8% foran negativas, o 41,3% foran neutrais e só un 18,9% foran positivas.

Se temos en conta o lugar de orixe, todas as acacias estudadas son simpátridas —ademais de conxenéricas— polo que é posíbel que todas elas desenvolveran BR especie-específico (Renne et al., 2014). A xerminación reducida das acacias cos extractos da propia *A. melanoxylon* non apoia a NWH, xa que as fitotoxinas non serían novas para as acacias albo e é improbable que ó compartir habitat tanto no rango nativo como no invadido —os lugares invadidos por acacia adoitan ter máis de unha especie de acacia á vez (Le Roux et al., 2018)— non adquiriran algún tipo de mecanismo para evitar os efectos fitotóxicos de especies próximas. É importante salientar que os extractos da *A. melanoxylon* (100-acacia e 200-acacia) reduciron a xerminación da propia acacia negra, e o extracto de maior concentración de *E. globulus* (200-eucalyptus) minorou a xerminación do propio eucalipto. Isto xa se topara noutras especies da familia Fabaceae (Khan e Shaukat, 2006) tratadas con extractos dos seus propios froitos e tamén noutras especies leñosas (Bran et al., 1990; Romane et al., 1992). O feito de que a redución da xerminación sexa maior na propia especie doadora ca nas outras EEI apoia totalmente a BRH. As especies doadoras son capaces de recoñecer unha densidade de poboación elevada a través dos fitoquímicos que os seus conxéneres liberan ó ambiente (BR intra-específico) e reaccionan limitando a xerminación para evitar unha forte competencia

intra-específica futura (Hierro e Callaway, 2021; Renne et al., 2014). No entanto, Miles et al. (2022) non atoparon diferenzas na xerminación de sementes dunha poboación invasora de *A. melanoxylon* na África do Sur, cando estas foron tratadas con extractos acuosos dos seus propios filodios. Isto parece apoiar a hipótese de Yannelli et al. (2020) que concluíron para *A. dealbata* que a mesma especie doadora pode exhibir comportamentos diferentes en dous territorios invadidos distintos (África do sur e España). Por outra parte, o efecto achado no **capítulo 3** de supresión da súa propia xerminación non se detecta en poboación naturais, probabelmente debido ó grande banco de sementes potencial que presentan ambas especies e que enmascararía o proceso de evitación da xerminación: a acacia negra ten un banco de sementes no solo moi grande e persistente no tempo (Arán et al., 2017; Gibson et al., 2011) e o eucalipto posúe un banco de sementes aéreo no que as sementes protexidas polas cápsulas se manteñen viábeis durante anos (dos Santos et al., 2015; Reyes e Casal, 1998). Concretamente a *A. melanoxylon*, na que se atopou unha maior redución da porcentaxe de xerminación nas sementes tratadas, é unha especie que forma masas forestais densas e monoespecíficas, o que lle permite estar permanentemente en contacto cos seus propios aleloquímicos, favorecendo a adquisición de BR (Renne et al., 2014). A regulación do crecemento da poboación produciríase a través do recoñecemento bioquímico por parte das sementes das condicións ideais para a súa xerminación, grazas ós individuos adultos que a través da liberación de compostos químicos, ben sexa polas raíces, froitos ou follas posporían a xerminación até que o ambiente fose propicio para o establecemento. Este comportamento sería beneficioso para as plantas adultas da acacia negra e o eucalipto, igual que foi descrito para a *A. dealbata* en Chile (Aguilera et al., 2017), cuxas plántulas no campo se estableceron mellor en matrices de monte nativo que nas da propia mimosa e para *Acacia tortilis* Hayne (Noumi et al., 2013), cuxa xerminación descendeu ó aplicar extractos acuosos das súas propias follas, sendo maior o efecto a maiores concentracións.

A xerminación da especie biotest *L. sativa* reduciu a súa porcentaxe coa aplicación dos extractos acuosos de acacia e atrasouse con todos os tratamentos aplicados. Resultados similares a estes foron obtidos por Souto et al. (2001), que toparon unha diminución da xerminación nas sementes de leituga sementadas en solo derivado de masas forestais de *A. melanoxylon*. Tamén Hussain et al. (2020, 2011a) declararon unha inhibición da xerminación de sementes de *L. sativa* tratadas con extractos de flores e filodios de acacia negra; ademais dunha redución da xerminación de varias especies tanto herbáceas como leñosas nativas do bosque atlántico, como o panasco (*Dactylis glomerata* L.), o raigrás (*Lolium perenne* L.) e a aceda mansa (*Rumex acetosella* L.). No entanto, os extractos acuosos de eucalipto non afectaron a xerminación da leituga, nin no traballo realizado no **capítulo 3** nin no estudo de Souto et al. (2001). Nelson et al. (2021) tampouco acharon efectos inhibitorios do *E. globulus* sobre a xerminación de especies nativas do sotobosque de California. Pola contra, Morsi e Abdelmigid (2016) encontraron efectos inhibitorios na xerminación de orxo (*Hordeum vulgare* L.), unha especie nativa do monte de Arabia Saudita, usando extracto de eucalipto en concentracións elevadas. Se se considera á *L. sativa* como especie nativa, os resultados respecto ós extractos acuosos da acacia negra apoian a NWH (Callaway e Aschehoug, 2000). Malia o seu uso común

como especie testemuña en estudos de alelopatía, o uso de *L. sativa* como especie nativa presenta limitacións polo seu uso comercial e a selección artificial á que foi sometida para o seu uso na agricultura. Por este motivo, é necesario facer máis estudos nun rango máis amplo de especies nativas do monte atlántico para extraer conclusións sólidas en relación coa NWH e as dúas especies doadoras.

Os diferentes extractos e doses case non modificaron a velocidade da xerminación nin a distribución temporal da mesma. Na mimosa, as sementes tratadas demoraron máis tempo en acadar o T₅₀ ó comparalas co tratamento control. O mesmo aconteceu na leituga, cuxas sementes tratadas tamén comezaron a xerminación máis tarde ca o control. Outros autores demostraron que as reducións da porcentaxe de xerminación non sempre están asociadas a mudanzas no T₅₀ (Cruz et al., 2020). O inicio da xerminación tamén se atrasou nalgunhas das especies albo, entre 2 e 6 días; un atraso do inicio da xerminación podería estar ligado ó BR, posto que os extractos acuosos só se aplicaron no inicio do experimento, e a partir de aí engadiuse auga destilada. É posíbel que a concentración de fitoquímicos se fose diluíndo con cada adición subsecuente de auga, levando a unhas condicións máis propicias para a xerminación, nas que a intensidade dos sinais que median o recoñecemento bioquímico non fose abonda para desencadear este mecanismo. Ó compara-las 8 especies estudadas no **capítulo 3**, as máis sensíbeis foron *A. dealbata*, *E. globulus* e *P. americana*, cuxa xerminación foi reducida por tres dos catro tratamentos probados. Ademais, as únicas especies que sufriron unha redución total da xerminación foron *E. globulus* e *L. sativa* cando se trataron co extracto 200-acacia. Estas dúas especies son as únicas entre todas as estudadas que non presentan cuberta dura nas sementes, e tamén son as dúas coas sementes de menor tamaño. Porén, todas as sementes con cuberta dura foron escarificadas de xeito mecánico, polo que non podemos atribuír ningún efecto protector á cuberta.

5.4 ANÁLISE DOS COMPOSTOS QUÍMICOS IDENTIFICADOS NA MOSTRA

Algúns dos compostos principais atopados na mostra tomada dos extractos acuosos de *A. melanoxyton* xa foran topados en estudos anteriores. O ácido *p*-Hydroxybenzoico (Hussain et al., 2020, 2011b; Reigosa e Carballeira, 1999) incluso amosou causar supresión da xerminación e a inhibición do crecemento da radícula en varias especies e empregando varias concentracións. Este ácido, amais de inhibir lixeiramente a lonxitude das raíces na labaza crespá (*Rumex crispus* L.), demostrou acurta-la lonxitude dos cotiledóns (Chaves et al., 2001). No experimento realizado no **capítulo 3**, nos extractos de acacia negra non se detectaron *gallic acid*, *ferulic acid* (Hussain et al., 2011b; Souto et al., 1994) nin *ellagic acid* (Souto et al., 1994) a pesar de que se incluíron na procura. Pola contra, atopouse que os compostos máis abundantes foron o *trihydroxyoctadecenoic acid* e *tyrosol glucoside*, os cales segundo a bibliografía consultada non foran achados previamente en extractos de *A. melanoxyton*. Nos extractos acuosos de *E. globulus*, os compostos principais atopados, *gallic acid*, *epicatechin*, *ferulic acid* e *ellagic acid*, xa foran observados previamente noutros estudos (Hussain et al., 2011b; Reigosa et al., 2000; Souto et al., 1994) e tamén en estudos con outras especies o xénero *Eucalyptus* (Li

et al., 2010; Suresh e Vinaya Rai, 1987). O *gallic acid* e o *chlorogenic acid* tamén foron atopados por Puig et al. (2018), que concluíron que o efecto inhibitorio que observaron podía ser atribuído *a priori* ás fitotoxinas presentes nos extractos vexetais empregados. Ademais, Puig et al. (2018) atoparon que algúns dos compostos que foron identificados no **capítulo 3** causaron supresión do crecemento en plántulas e Hussain et al. (2010) acharon que o *ferulic acid* provocaba unha redución do tamaño dos gomos, as follas e as raíces así como unha diminución da biomasa fresca na *L. sativa*. Este efecto sobre o crecemento das plántulas de leituga apoiaría a NWH, se empregamos a leituga como representación das plantas nativas, e que polo tanto nunca estiveron expostas ós aleloquímicos das EEI doadoras, e consecuentemente se verían afectadas unha vez expostos a eles.

Para entender mellor o efecto dos extractos acuosos sobre as especies albo, sería interesante clarificar se os compostos atopados nos extractos causan efectos supresores da xerminación de xeito illado das mesturas. Outros autores probaron a eficacia de algún destes compostos illados como inhibidores da xerminación, e concluíron que a mestura de compostos tivo máis efecto fitotóxico que os compostos por separado (Chon et al., 2003; Reigosa e Pazos-Malvido, 2007). Sendo que no **capítulo 3** non se atoparon efectos fitotóxicos das EEI doadoras sobre as EEI albo senón BR entre elas, sería necesario esclarecer se igual que acontece coa alelopatía, o BR tamén é máis forte na mestura de compoñentes ou pola contra algún ou algúns dos compostos son os responsables desta sinalización. Do mesmo xeito, o efecto aleloquímico podería ser unha supresión temporal da xerminación, que non dana a viabilidade das sementes, e reversíbel cando o ambiente fose máis propicio para a xerminación.

5.5 EFECTOS DO CORTE E A QUEIMA NO CONTROL DE POBOACIÓNS DE EEI

A corta e a queima das poboacións son os métodos de control de EEI máis empregados no mundo (Kettenring e Adams, 2011), dada a sinxeleza da súa aplicación e o relativo baixo custo económico e ecolóxico ó comparalo con outros métodos. Neste traballo de tese procurouse dar resposta á necesidade de control das poboacións de especies exóticas invasoras mediante a aplicación de métodos mecánicos, como son a queima, a corta e a combinación de ambos.

Os resultados da experiencia de corte e queima produciron modelos que obtiveron R^2 con valores moi variados. Os modelos que obtiveron valores de R^2 de 0,40 ou máis consideráronse bos modelos, xa que os seus factores fixos explican polo menos un 40% da variabilidade dos datos de campo; os modelos con valores de R^2 entre 0,40 e 0,10 consideráronse modelos aceptábeis; aqueloutros cuxo valor de R^2 foi menor de 0,10 non se tiveron en conta a efectos de discusión por explicar unha parte moi pequena da variabilidade dos datos (ver táboas S6, S7, S8).

Con respecto á densidade de rebentos, obtivéronse dous modelos cun R^2 suficiente para ser tidos en conta. O modelo máis básico, co que se abordaron as parcelas nas que se practicaron tratamentos simples, obtivo o R^2 máis alto, e polo tanto é o que máis variabilidade dos datos explica. Neste modelo os resultados salientaron unha densidade máis elevada de rebentos nas

parcelas cortadas, malia que o tempo influenciou negativamente, polo que a densidade descendeu ó longo da mostraxe. Isto concorda con outros traballos (Le Maitre et al., 2011; Perrando e Martins Corder, 2006) nos que o corte das acacias aumenta a súa densidade. Ademais de incrementa-la densidade, nas parcelas cortadas tamén medrou a altura dos rebentos con respecto ó control. Malia que a densidade permaneceu inalterada nas parcelas queimadas, a altura dos rebentos decreceu lixeiramente con respecto ó control.

Para as parcelas con tratamentos de corta repetida, non se obtivo un bo R^2 , polo que non podemos predicir o seu comportamento. A pesar disto, a comparación da altura dos rebentos revelou un descenso acusado da altura dos rebentos ó aumentar o número de cortas. Pola contra, Perrando e Martins Corder (2006) obtiveron que o corte da acacia de Mearns estimulaba vigorosamente o rebento basal cando o corte se realizaba durante o outono ou a primavera, e concluíron que a mellor época para que o tratamento fose efectivo era o verán. No presente estudo, todos os tratamentos de corta se realizaron evitando a época de verán por cuestións de seguridade (elevado risco de incendio forestal), polo que os resultados non son comparábeis. Shackleton (2000) demostrou que o número de rebentos na *Albizia harveyi* E.Fourn. (familia Fabaceae) despois do corte en talladía estaba relacionado coa altura á que se facían as cortas, presentando densidades máis elevadas os cepos que se cortaran a unha altura maior; neste traballo de tese, a corta da mimosa realizouse a 20 cm sobre a altura do solo, polo que diminuí-la altura do corte para descende-la cantidade de rebentos non é posíbel debido á axustada marxe coa que xa foi practicado.

Os tratamentos combinados de corta e queima deron un modelo cun bo R^2 , resaltando que as parcelas nas que se realizou *1 slash 1 burn* mantiveron valores baixos de densidade de rebentos durante todo o tempo que durou a monitorización. As parcelas con maior número de cortas traducíronse nun incremento da densidade de rebentos, coincidindo que encontrado por Le Maitre et al. (2011), que concluíron que despois dunha perturbación, as acacias aumentan a densidade de poboación rapidamente a través dos rebentos, o cal implica unha forte competencia para as especies nativas. Do mesmo xeito, ó incrementar o número de queimas tamén incrementou a densidade. Isto coincide co comportamento de catro acacias diferentes en Australia descrito por Wright et al. (2007), que acharon que con intervalos curtos entre lume (menos de dous anos) a capacidade de producir rebentos non minguaba. Ademais atoparon que a intensidade do lume tiña un impacto importante na supervivencia das especies estudadas; no entanto no presente estudo, os parámetros relativos ó comportamento do lume (lonxitude de chama, tempo de residencia) non foron retidos por ningún dos modelos e polo tanto non pareceron influencia-la resposta da *A. dealbata* ós tratamentos. É posíbel que as parcelas expostas a un número maior de cortas ou queimas incrementen a densidade de rebentos debido a activación de xemas dormentes e á mobilización de reservas causadas pola perturbación (Pausas et al., 2016). Por outra parte, os tratamentos combinados amosaron que a pesar dunha disparidade inicial, non houbo diferenzas na altura dos rebentos pasado o primeiro ano de monitorización.

No referente á densidade de plántulas observadas, todos os modelos obtidos foron máis confiábeis e acadaron como mínimo valores aceptábeis de R^2 . Para os tratamentos simples obtívose que o tempo dende o último tratamento e a interacción entre o tempo e as outras variábeis foron significativos, producindo un incremento na densidade de plántulas ó final do experimento tanto nas parcelas cortadas como nas queimadas. Os modelos para a corta repetida amosaron resultados diferentes, indicando que a corta repetida reduce a densidade de plántulas pero o tempo despois do último tratamento incrementaa. É posíbel que a aplicación da perturbación continua impida a observación de novas plántulas a curto prazo: a corta repetida produciría dano nas plántulas xa establecidas, ó bloquea-la correcta adquisición de nutrientes e polo tanto afecte ó crecemento e supervivencia das plántulas. Ademais causa o esgotamento do banco de sementes do solo mediante dous mecanismos: as sementes xerminan e establécense (para despois ser cortadas), deixando de formar parte do banco de sementes do solo, e a corta repetida e constante impide o desenvolvemento das plántulas a individuos adultos e eliminando os preexistentes, polo que cesaría o aporte de novas sementes ó banco de sementes do solo. Por outra banda, a *A. dealbata* posúe recoñecemento bioquímico intra-específico (Renne et al., 2014) que facilita a xerminación e o establecemento de mimosas en áreas xa colonizadas por elas (Yannelli et al., 2020), polo que a falta deste estímulo ó non haber individuos adultos podería impedi-la xerminación das sementes que quedasen no banco de sementes do solo. Con respecto ós tratamentos combinados, ambos modelos (360 e 720 días) presentaron R^2 bos, polo que son os máis confiábeis para a densidade de plántulas. Os resultados amosados por ambos modelos foron comúns: o tempo tivo influencia negativa na densidade, probabelmente causado pola mortalidade inherente das plántulas acabadas de agromar e a perturbación repetida; o incremento do número de cortas reduciu a densidade, similar ó acontecido nas parcelas con cortas repetidas. A densidade maior de plántulas deuse nas parcelas con *1 slash 2 burn*; as sementes de mimosa son estimuladas polas temperaturas baixas e moderadas que se producen durante o lume (Cruz et al., 2021), o cal implica que despois dun lume controlado exista a posibilidade dun evento de xerminación masiva promovido pola calor que chega ó banco de sementes do solo. Ademais, a falta de competencia provocada polas dúas cortas, leva a un ambiente propicio para o establecemento das plántulas, causando unha elevada densidade das mesmas.

De cara a un manexo eficiente, e dado a complexidade dos resultados dos modelos para densidade de plántulas e densidade de rebentos por separado, considerouse máis importante tratar no seu conxunto a densidade de ambos como unha densidade total, xa que para os efectos de control da especie o que se precisa son xeitos de actuar sobre ela, independentemente de se o que hai no lugar de aplicación son plántulas ou rebentos e que en moitas ocasións son complicados de distinguir entre si. O R^2 dos modelos obtidos para a densidade total foi bo, e os resultados dos mesmos foron similares ós obtidos para a densidade de plántulas. Os mellores resultados obtivéronse para os tratamentos combinados até 360 días, xa que todos os factores estudados diminuíron a densidade total (queimas, cortas e tempo), ademais de contar co R^2 máis elevado, dun 45%. Para os mesmos tratamentos pero nun período máis longo, os resultados foron similares malia que o R^2 descendeu un pouco. Co paso do tempo após a aplicación do

tratamento, máis factores que os estudados entran en xogo no sistema, polo que a predición do comportamento do mesmo a partir dos parámetros medidos vólvese máis complicada. Factores como a depredación sobre o sistema, a climatoloxía ou a dispoñibilidade de nutrientes. Podería ser interesante explorar a posibilidade de levar a cabo queimas repetidas sobre as parcelas, polo seu efecto redutor da densidade total nos tratamentos combinados; do mesmo xeito sería interesante experimentar cun número de cortas maior, dados os resultados prometedores dos modelos de corta repetida. Malia isto, xa que a redución da densidade acaba neste traballo non foi en ningún caso menor que a densidade das parcelas control, non esperamos que teña un efecto significativo. Ademais outros autores demostraron que algunhas especies de *Acacia* son extremadamente resilientes ós incendios forestais, incluso ós de maior severidade, o cal se traduce nun aumento do risco de incendio (Gordon et al., 2017). Tamén os intervalos curtos entre incendios non diminuíron o número de acacias en áreas xa colonizadas, pese a que si que mudan as características das acacias presentes, que producen xemas máis superficiais e que son máis susceptíbeis ós incendios que as xemas profundas (Wright et al., 2007).

Existen multitude de factores que puideron afectar ó resultado dos experimentos de control de EEI por corta e queima. Algúns deles foron tidos en conta no experimento e resultaron ser de relevancia para o estudo, como o número de cortas e queimas aplicadas e o tempo decorrido dende o último tratamento; mentres que outros, malia que foron tidos en conta, non afectaron ós resultados, como os parámetros relacionados coas características do poboamento (área basal, diámetro basal, DBH, altura modal) ou os relacionados co lume aplicado nos tratamentos de queima (lonxitude de chama e tempo de residencia). Mesmo así, moitos outros factores que poderían axudar a entender a resposta ós tratamentos non foron estudados, como a época na que se realizaron os tratamentos, a idade previa das acacias (malia que habitualmente ten correlación co tamaño, polo que non agardamos que producise resultados diferentes á altura modal ou o DBH), ou a altura do corte, que como se explicou anteriormente realizouse moi preto da base da árbore —outros estudos sinalaron que canto máis baixa era a altura do corte, máis eficaz era o tratamento para evitar o rebento (Shackleton, 2000)—, polo que a marxe de mellora é inexistente. Tamén se debe ter en conta á hora de abordar os resultados producidos por este experimento a época na que foron feitos os tratamentos, xa que outros autores sinalaron o verán como a época máis eficaz para evitar o rebento (Perrando e Martins Corder, 2006) mais todos os tratamentos foron realizados evitando a época estival por cuestións de seguranza. Isto probabelmente condicionou tamén os resultados das experiencias de queima, xa que se observou que as mimosas no inverno arden mal, o que complicou a aplicación do lume en varias parcelas e fixo que se necesitasen máis focos de ignición e que en ocasións o lume non propagase correctamente quedando algunhas pequenas áreas sen queimar.

Os métodos explorados nesta investigación para o control de poboacións de *A. dealbata* non causaron os resultados esperados polo tanto han de ser estudadas outras alternativas para o seu control, como poderían ser a retirada da cortiza, os métodos químicos ou o pastoreo. Cando se traballa no manexo e control de especies invasoras os resultados negativos son habituais, xa que hai unha miríade de factores que condicionan o éxito dos experimentos, entre os que se atopan a falta de experiencias previas de control sobre a especie albo e a limitación de tempo

ou orzamento (Bartz e Kowarik, 2019), inda que tamén afecta os traballos nos que se conta con grandes partidas orzamentarias (Genovesi, 2005; Kraaij et al., 2017; McConnachie et al., 2012). Malia isto, é necesario continuar explorando outras alternativas para desenvolver formas de control efectivas para as EEI (McGeoch et al., 2016).

6 CONCLUSIÓN

The results presented in this thesis have addressed the objectives initially formulated. Thanks to the study carried out, a contribution has been made to improving the knowledge on invasive alien species and the relationship established between these species and fire in terms of germination, as well as the establishment methods used by them. Knowledge has also been extended regarding mechanical control methods for invasive alien species. The conclusions drawn after studying the ecological basis for the control of invasive alien species in relation to forest fires are presented below:

1.- In absence of fire, the native species *D. carota* and the invasive alien species *H. foetidum* and *O. glazioviana* showed a very different germination percentage between them. They also exhibited different responses to various fire factors that could be related to the characteristics of their original ecosystems; thus, the species' origin, whether native or invasive, influenced the germinative response.

2.- The three herbaceous species studied showed rapid germination, so the observed differences among them were not due to the length of the germination period but to the number of seeds germinated.

3.- The invasive exotic species *H. foetidum* and *O. glazioviana* might experience enhanced germination following a forest fire, as *H. foetidum* exhibited high germination, and fire barely produced modifications in its germination. *O. glazioviana*, despite having a lower control germination, was stimulated by smoke and heat, increasing the number of germinated seeds.

4.- The native species *D. carota* reduced its germination after exposure to certain fire factors, especially heat and ash, indicating that its population could decline after a forest fire.

5.- In absence of fire, *A. longifolia* exhibits abundant germination, and the seeds that do not germinate remain dormant in the seed bank, making them available for germination after their dormancy is broken, for example, by a forest fire. Additionally, some fire factors stimulate its germination.

6.- *Acacia mearnsii* has very low control germination. Therefore, requires external stimuli, such as fire factors, to break dormancy and promote germination, both in new and old seeds.

7.- Germination and viability of *A. longifolia* or *A. mearnsii* were not modified by the fire factors charcoal, ash, and smoke.

8.- Intense heat cancelled the germination of all species subjected to simulated fire factor treatments. Temperatures above 150 °C severely damage the seeds, making these temperatures effective for reducing the seed bank of the studied species.

9.- The addition of aqueous extracts derived from *E. globulus* leaves affected the germination of three of the studied species, while aqueous extracts derived from *A. melanoxylon* affected all species. Whenever there was an effect on germination, it was consistently negative.

10.- The germination-reducing effect of aqueous extracts from donor species on their own seeds suggests the existence of intra-specific biochemical recognition in *E. globulus* and *A. melanoxylon*.

11.- If we consider the reference species *L. sativa* as a native species, the results obtained seem to support the *Novel Weapons Hypothesis* for *E. globulus* and *A. melanoxylon*. Nevertheless, further study of native species from the Galician forests is necessary to consolidate these results.

12.- The *Invasional Meltdown Hypothesis* was not supported by the results obtained, as the addition of aqueous extracts from invasive species did not promote germination in any of the studied cases.

13.- The identification of present compounds in the aqueous extracts revealed differences between both donor species. Although they shared many common compounds, some of the most abundant in each sample were not present in the other, suggesting they could be responsible candidates for the differential response caused by both extracts.

14.- Mimosa shoots increased in quantity and height after the cutting treatment. The same occurred with seedling density, which increased after cutting and burning treatments.

15.- The total density of *A. dealbata* plants was higher with cutting and burning treatments than in control plots. However, repeated disturbance could lead to a decrease in density over time due to depletion of resources from the stump and seed bank. Despite this, the results of the mimosa cutting and burning experiment were not as expected, and in none of the cases was the density of shoots and seedlings in the treated plots lower than that in the control plots.

BIBLIOGRAFÍA

- A Chave, 2020. Os nomes galegos das plantas e árbores, 2.^a ed. Xinzo de Limia (Ourense).
- Abood, S.A., Lee, J.S.H., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., Koh, L.P., 2015. Relative Contributions of the Logging, Fiber, Oil Palm, and Mining Industries to Forest Loss in Indonesia. *Conservation Letters* 8, 58–67. <https://doi.org/10.1111/CONL.12103>
- Aerts, R., Honnay, O., 2011. Forest restoration, biodiversity and ecosystem functioning. *BMC Ecology* 2011 11:1 11, 1–10. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-11-29>
- Aguilera, N., Guedes, L.M., Becerra, J., González, L., 2017. Is autotoxicity responsible for inhibition growth of new conspecific seedlings under the canopy of the invasive *Acacia dealbata* Link? *Gayana. Botánica* 74, 1–14. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432017005000101>
- Alexander, J.M., D'Antonio, C.M., 2003. Seed Bank Dynamics of French Broom in Coastal California Grasslands: Effects of Stand Age and Prescribed Burning on Control and Restoration. *Restoration Ecology* 11, 185–197. <https://doi.org/10.1046/J.1526-100X.2003.00169.X>
- Aragão, L.E.O.C., 2012. The rainforest's water pump. *Nature* 489, 217–218. <https://doi.org/10.1038/nature11485>
- Arán, D., García-Duro, J., Cruz, Ó., Casal, M., Reyes, O., 2017. Understanding biological characteristics of *Acacia melanoxylon* in relation to fire to implement control measurements. *Annals of Forest Science* 74, 61. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0661-y>
- Arán, D., García-Duro, J., Reyes, O., Casal, M., 2013. Fire and invasive species: Modifications in the germination potential of *Acacia melanoxylon*, *Conyza canadensis* and *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management* 302, 7.13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.030>
- Baeza, M.J., Roy, J., 2008. Germination of an obligate seeder (*Ulex parviflorus*) and consequences for wildfire management. *Forest Ecology and Management* 256, 685–693. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2008.05.014>
- Baeza, M.J., Valdecantos, A., Alloza, J.A., Vallejo, V.R., 2007. Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. *Journal of Vegetation Science* 18, 243–252.
- Baeza, M.J., Vallejo, V.R., 2006. Ecological mechanisms involved in dormancy breakage in *Ulex parviflorus* seeds. *Plant Ecology* 183, 191–205. <https://doi.org/10.1007/S11258-005-9016-0/METRICS>
- Balogh, L., Magdolna, J., 2008. American and Chinese pokeweed (*Phytolacca americana*, *Phytolacca esculenta*), em: Botta-Dukát, Z., Balogh, L. (Eds.), *The most important invasive plants in Hungary*. Hungarian Academy of Sciences, Vácrátót, pp. 35–46.
- Bartón, K., 2009. MuMIn: Multi-model inference.
- Bartz, R., Kowarik, I., 2019. Assessing the environmental impacts of invasive alien plants: A review of assessment approaches. *NeoBiota* 43, 69–99.

- <https://doi.org/10.3897/NEOBIOTA.43.30122>
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 1994. Germination requirements of *Oenothera biennis* seeds during burial under natural seasonal temperature cycles. *Canadian Journal of Botany* 72, 779–782. <https://doi.org/10.1139/b94-098>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M., Walker, S.C., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67, 1–48. <https://doi.org/10.18637/JSS.V067.I01>
- Becerra, P.I., Catford, J.A., Inderjit, Luce McLeod, M., Andonian, K., Aschehoug, E.T., Montesinos, D., Callaway, R.M., 2018. Inhibitory effects of *Eucalyptus globulus* on understorey plant growth and species richness are greater in non-native regions. *Global Ecology and Biogeography* 27, 68–76. <https://doi.org/10.1111/GEB.12676>
- Bellassen, V., Luysaert, S., 2014. Carbon sequestration: Managing forests in uncertain times. *Nature* 506, 153–155. <https://doi.org/10.1038/506153a>
- Beza, S.A., Assen, M.A., 2017. Expansion of sugarcane monoculture: associated impacts and management measures in the semi-arid East African Rift Valley, Ethiopia. *Environmental Monitoring and Assessment* 189, 1–14. <https://doi.org/10.1007/S10661-016-5761-X/FIGURES/3>
- Bisquert, M., Sánchez, J.M., Caselles, V., 2014. Modeling Fire Danger in Galicia and Asturias (Spain) from MODIS Images. *Remote Sensing* 2014, Vol. 6, Pages 540–554 6, 540–554. <https://doi.org/10.3390/RS6010540>
- Boland, D.J., Brooker, M.I.H., Chippendale, G.M., Hall, N., Hyland, B.P.M., Johnston, R.D., Kleinig, D.A., McDonald, M.E., Turner, J.D., 2006. *Forest Trees of Australia*, 5.^a ed. CISRO Publishing, Collingwood.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 45–51. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02033-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02033-4)
- Boudiaf, I., Baudoin, E., Sanguin, H., Beddiar, A., Thioulouse, J., Galiana, A., Prin, Y., Le Roux, C., Lebrun, M., Duponnois, R., 2013. The exotic legume tree species, *Acacia mearnsii*, alters microbial soil functionalities and the early development of a native tree species, *Quercus suber*, in North Africa. *Soil Biology and Biochemistry* 65, 172–179. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2013.05.003>
- Boyd, D., 1996. Use of Fire to Control French Broom, ed: Lovich, J., Randall, J., Kelly, M. (Eds.), *California Exotic Pest Plant Council Symposium*. pp. 9–12.
- Bradstock, R.A., Auld, T.D., 1995. Soil Temperatures During Experimental Bushfires in Relation to Fire Intensity: Consequences for Legume Germination and Fire Management in South-Eastern Australia. *The Journal of Applied Ecology* 32, 76. <https://doi.org/10.2307/2404417>
- Bran, D., Lobréaux, O., Maistre, M., Perret, P., Romane, F., 1990. Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice - Long-term consequences. *Vegetatio* 87, 45–50. <https://doi.org/10.1007/BF00045654>
- Brooks, M.E., Kristensen, K., van Benthem, K.J., Magnusson, A., Berg, C.W., Nielsen, A., Skaug, H.J., Mächler, M., Bolker, B.M., 2017. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal* 9, 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Brooks, M.L., D’Antonio, C.M., Richardson, D.M., Keeley, J.E., DiTomaso, J.M., Hobbs, R.J., Mike Pellant, David Pyke, 2004. Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes | *BioScience* | Oxford Academic. *BioScience* 54, 677–688. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0677:EOIAP0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0677:EOIAP0]2.0.CO;2)

- Brown, N.A.C., Van Staden, J., Daws, M.I., Johnson, T., 2003. Patterns in the seed germination response to smoke in plants from the Cape Floristic Region, South Africa. *South African Journal of Botany* 69, 514–525. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30289-1](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30289-1)
- Burrows, G.E., Virgona, J.M., Heady, R.D., 2009. Effect of boiling water, seed coat structure and provenance on the germination of *Acacia melanoxylon* seeds. *Australian Journal of Botany* 57, 139–147. <https://doi.org/10.1071/BT08194>
- Callaway, R.M., Aschehoug, E.T., 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science* 290, 521–523. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.290.5491.521/ASSET/C45238A7-1E34-42FC-ADAF-9A1315822366/ASSETS/GRAPHIC/SE4008916004.JPEG>
- Carroll, S.P., Dingle, H., Klassen, S.P., 1997. Genetic differentiation of fitness-associated traits among rapidly evolving populations of the soapberry bug. *Evolution* 51, 1182–1188. <https://doi.org/10.1111/J.1558-5646.1997.TB03966.X>
- Carvalho, F.G., de Oliveira Roque, F., Barbosa, L., de Assis Montag, L.F., Juen, L., 2018. Oil palm plantation is not a suitable environment for most forest specialist species of Odonata in Amazonia. *Animal Conservation* 21, 526–533. <https://doi.org/10.1111/ACV.12427>
- Carvalho, M., Andrade-Vieira, L.F., Santos, F.E. dos, Correa, F.F., das Graças Cardoso, M., Vilela, L.R., 2019. Allelopathic potential and phytochemical screening of ethanolic extracts from five species of *Amaranthus* spp. in the plant model *Lactuca sativa*. *Scientia Horticulturae* 245, 90–98. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2018.10.001>
- Castillo, M., Plaza, Á., Garfia, R., 2020. A recent review of fire behavior and fire effects on native vegetation in Central Chile. *Global Ecology and Conservation* 24, e01210. <https://doi.org/10.1016/J.GECCO.2020.E01210>
- Castro-Camba, R., Sánchez, C., Vidal, N., Vielba, J.M., 2022a. Plant Development and Crop Yield: The Role of Gibberellins. *Plants* 11, 2650. <https://doi.org/10.3390/PLANTS11192650/S1>
- Castro-Camba, R., Sánchez, C., Vidal, N., Vielba, J.M., 2022b. Interactions of Gibberellins with Phytohormones and Their Role in Stress Responses. *Horticulturae* 2022, Vol. 8, Page 241 8, 241. <https://doi.org/10.3390/HORTICULTURAE8030241>
- Cervantes, V., Carabias, J., Vázquez-Yanes, C., 1996. Seed germination of woody legumes from deciduous tropical forest of southern Mexico. *Forest Ecology and Management* 82, 171–184. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03671-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03671-7)
- Chaves, N., Sosa, T., Alías, J.C., Escudero, J.C., 2001. Identification and effects of interaction phytotoxic compounds from exudate of *Cistus ladanifer* leaves. *Journal of Chemical Ecology* 27, 611–621. <https://doi.org/10.1023/A:1010336921853>
- Chen, H., Yi, Z.F., Schmidt-Vogt, D., Ahrends, A., Beckschäfer, P., Kleinn, C., Ranjitkar, S., Xu, J., 2016. Pushing the Limits: The Pattern and Dynamics of Rubber Monoculture Expansion in Xishuangbanna, SW China. *PLOS ONE* 11, e0150062. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0150062>
- Cheng, X., Van Damme, S., Li, L., Uyttenhove, P., 2019. Evaluation of cultural ecosystem services: A review of methods. *Ecosystem Services* 37, 100925. <https://doi.org/10.1016/J.ECOSER.2019.100925>
- Chiwocha, S.D.S., Dixon, K.W., Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Merritt, D.J., Nelson, D.C., Riseborough, J.A.M., Smith, S.M., Stevens, J.C., 2009. Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science* 177, 252–256. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2009.06.007>

- Chon, S.-U., Kim, Y.-M., Lee, J.-C., 2003. Herbicidal potential and quantification of causative allelochemicals from several Compositae weeds. *Weed Research* 43, 444–450. <https://doi.org/10.1046/j.0043-1737.2003.00361.x>
- Clarke, H., Lucas, C., Smith, P., 2013. Changes in Australian fire weather between 1973 and 2010. *International Journal of Climatology* 33, 931–944. <https://doi.org/10.1002/JOC.3480>
- Clewley, G.D., Eschen, R., Shaw, R.H., Wright, D.J., 2012. The effectiveness of classical biological control of invasive plants. *Journal of Applied Ecology* 49, 1287–1295. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2012.02209.X>
- CMAOT Consellería de Medio Ambiente, T. e V., 2023. O Catálogo galego de árbores senlleiras [WWW Document]. URL https://cmatv.xunta.gal/seccion-organizacion/c/CMAOT_DX_Conservacion_Natureza?content=Direccion_Xeral_Conservacion_Natureza/Biodiversidade/seccion.html&std=Arbores_senlleiras.html&sub=Arbores_senlleiras/ (accedido 6.14.23).
- Crous, C.J., Jacobs, S.M., Esler, K.J., 2012. Wood anatomical traits as a measure of plant responses to water availability: Invasive *Acacia mearnsii* De Wild. compared with native tree species in fynbos riparian ecotones, South Africa. *Trees - Structure and Function* 26, 1527–1536. <https://doi.org/10.1007/S00468-012-0726-3/TABLES/4>
- Cruz, Ó., García-Duro, J., Casal, M., Reyes, O., 2019. Role of serotiny on *Pinus pinaster* Aiton germination and its relation to mother plant age and fire severity. *iForest* 12, 491–497. <https://doi.org/10.3832/ifor2968-012>
- Cruz, Ó., García-Duro, J., Casal, M., Reyes, O., 2017. Can the mother plant age of *Acacia melanoxylon* (Leguminosae) modulate the germinative response to fire? *Australian Journal of Botany* 65, 593. <https://doi.org/10.1071/BT17083>
- Cruz, Ó., García-Duro, J., Riveiro, S.F., García-García, C., Casal, M., Reyes, O., 2020. Fire severity drives the natural regeneration of *Cytisus scoparius* L. (link) and *Salix atrocinerea* brot. communities and the germinative behaviour of these species. *Forests* 11, 124. <https://doi.org/10.3390/f11020124>
- Cruz, Ó., Riveiro, S.F., Arán, D., Bernal, J., Casal, M., Reyes, O., 2021. Germinative behaviour of *Acacia dealbata* Link, *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle and *Robinia pseudoacacia* L. in relation to fire and exploration of the regenerative niche of native species for the control of invaders. *Global Ecology and Conservation* e01811. <https://doi.org/10.1016/J.GECCO.2021.E01811>
- Cruz, Ó., Riveiro, S.F., Casal, M., Reyes, O., 2022. Effect of fire factors (smoke, ash, charcoal and heat) on seeds of plant species. *MethodsX* 9, 101679. <https://doi.org/10.1016/J.MEX.2022.101679>
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23, 63–87. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- Dai, A., Zhao, T., Chen, J., 2018. Climate Change and Drought: a Precipitation and Evaporation Perspective. *Current Climate Change Reports* 2018 4:3 4, 301–312. <https://doi.org/10.1007/S40641-018-0101-6>
- Davis, K.T., Dobrowski, S.Z., Holden, Z.A., Higuera, P.E., Abatzoglou, J.T., 2019. Microclimatic buffering in forests of the future: the role of local water balance. *Ecography* 42, 1–11. <https://doi.org/10.1111/ECOG.03836>
- de Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., de Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klings, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R., Meeussen,

- C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., Hylander, K., 2021. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology* 27, 2279–2297. <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>
- de Lange, J.H., Boucher, C., 1990. Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). I. Plant-derived smoke as a seed germination cue. *South African Journal of Botany* 56, 700–703. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(16\)31009-2](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31009-2)
- de Mendiburu, F., Yassen, M., 2020. *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*.
- Deák, B., Valkó, O., Török, P., Végvári, Z.S., Hartel, T., Schmotzer, A., Kapocsi, I., Tóthmérész, B., 2014. Grassland fires in Hungary - Experiences of nature conservationists on the effects of fire on biodiversity. *Applied Ecology and Environmental Research* 12, 267–283. https://doi.org/10.15666/AEER/1201_267283
- Delitti, W., Ferran, A., Trabaud, L., Vallejo, V.R., 2005. Effects of fire recurrence in *Quercus coccifera* L. shrublands of the Valencia Region (Spain): I. plant composition and productivity. *Plant Ecology* 177, 57–70. <https://doi.org/10.1007/S11258-005-2140-Z/METRICS>
- Díaz-Fierros, F., 2021. Unha nova xeración de lumes? Actas do Coloquio Galaico-Portugués sobre Incendios Forestais, Unha nova xeración de lumes? Actas do Coloquio Galaico-Portugués sobre Incendios Forestais. Consello da Cultura Galega, Santiago de Compostela. <https://doi.org/10.17075/UNXL.2021>
- Díaz-Fierros, F., Benito, E., Vega, J.A., Castela, A., Soto, B., Pérez, R., Taboada, T., 1990. Solute loss and soil erosion in burnt soils from Galicia (NW Spain), em: Goldammer, J.G., Jenkins, M.J. (Eds.), *Fire in ecosystem dynamics: Mediterranean and Northern perspectives*. SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 103–116.
- Díaz, S., Hector, A., Wardle, D.A., 2009. Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1, 55–60. <https://doi.org/10.1016/J.COSUST.2009.08.001>
- DiTomaso, J.M., Brooks, M.L., Allen, E.B., Minnich, R., Support, P., 2006. *The Use of Fire as a Tool for Controlling Invasive Plants*. California Invasive Plant Council, Berkeley, CA.
- Dore, M.H.I., 2005. Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International* 31, 1167–1181. <https://doi.org/10.1016/J.ENVINT.2005.03.004>
- dos Santos, P., Matias, H., Deus, E., Águas, A., Silva, J.S., 2015. Fire effects on capsules and encapsulated seeds from *Eucalyptus globulus* in Portugal. *Plant Ecology* 216, 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/S11258-015-0544-Y/FIGURES/4>
- Duane, A., Castellnou, M., Brotons, L., 2021. Towards a comprehensive look at global drivers of novel extreme wildfire events. *Climatic Change* 2021 165:3 165, 1–21. <https://doi.org/10.1007/S10584-021-03066-4>
- Dyer, A.R., 2004. Maternal and sibling factors induce dormancy in dimorphic seed pairs of *Aegilops triuncialis*. *Plant Ecology* 172, 211–218. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026339.61069.33/METRICS>
- El-Keblawy, A., Al-Ansari, F., 2000. Effects of site of origin, time of seed maturation, and seed age on germination behavior of *Portulaca oleracea* from the Old and New Worlds. *Canadian Journal of Botany* 78, 279–287. <https://doi.org/10.1139/B00-001>
- Eugenio, M., Lloret, F., 2016. Fire recurrence effects on the structure and composition of Mediterranean *Pinus halepensis* communities in Catalonia (northeast Iberian Peninsula). <http://dx.doi.org/10.1080/11956860.2004.11682854> 11, 446–454.

- <https://doi.org/10.1080/11956860.2004.11682854>
- Fagúndez, J., Barrada, M., 2007. Plantas invasoras de Galicia: Biología, distribución e métodos de control.
- FAO, 2010. Global Forest Resources Assessment. Roma.
- FAO, 2009. International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. FAO, Rome.
- Farrer, E.C., Goldberg, D.E., 2009. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications* 19, 398–412. <https://doi.org/10.1890/08-0485.1>
- Felker-Quinn, E., Bailey, J.K., Schweitzer, J.A., 2011. Soil biota drive expression of genetic variation and development of population-specific feedbacks in an invasive plant. *Ecology* 92, 1208–1214. <https://doi.org/10.1890/10-1370.1>
- Fenesi, A., Kelemen, K., Sándor, D., Ruprecht, E., Török, P., Bullock, J.M., Jiménez-Alfaro, B., Sonkoly, J., 2020. Influential neighbours: Seeds of dominant species affect the germination of common grassland species. *Journal of Vegetation Science* 31, 1028–1038. <https://doi.org/10.1111/JVS.12892>
- Fernandes, P.M., 2009. Combining forest structure data and fuel modelling to classify fire hazard in Portugal. *Annals of Forest Science* 2009 66:4 66, 415–415. <https://doi.org/10.1051/FORREST/2009013>
- Fernández-García, V., Fulé, P.Z., Marcos, E., Calvo, L., 2019a. The role of fire frequency and severity on the regeneration of Mediterranean serotinous pines under different environmental conditions. *Forest Ecology and Management* 444, 59–68. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2019.04.040>
- Fernández-García, V., Miesel, J., Baeza, M.J., Marcos, E., Calvo, L., 2019b. Wildfire effects on soil properties in fire-prone pine ecosystems: Indicators of burn severity legacy over the medium term after fire. *Applied Soil Ecology* 135, 147–156. <https://doi.org/10.1016/J.APSOIL.2018.12.002>
- Fernández-Guisuraga, J.M., Marcos, E., Calvo, L., 2023. The footprint of large wildfires on the multifunctionality of fire-prone pine ecosystems is driven by the interaction of fire regime attributes. *Fire Ecology* 2023 19:1 19, 1–16. <https://doi.org/10.1186/S42408-023-00193-4>
- Fernández-Guisuraga, J.M., Suárez-Seoane, S., García-Llamas, P., Calvo, L., 2021. Vegetation structure parameters determine high burn severity likelihood in different ecosystem types: A case study in a burned Mediterranean landscape. *Journal of Environmental Management* 288, 112462. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2021.112462>
- Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W., Trengove, R.D., 2004. A compound from smoke that promotes seed germination. *Science* 305, 977. <https://doi.org/10.1126/science.1099944>
- Fosberg, M.A., 1970. Drying rates of heartwood below fiber saturation. *Forest Science* 16, 57–63.
- Fox, J., Weisberg, S., 2019. *An R Companion to Applied Regression*, 3.^a ed. Sage, Thousand Oaks (CA).
- França-Neto, J. de B., Krzyzanowski, F.C., 2019. Tetrazolium: an important test for physiological seed quality evaluation. *Journal of Seed Science* 41, 359–366. <https://doi.org/10.1590/2317-1545V41N3223104>
- Gaertner, M., Biggs, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J., Richardson, D.M., 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions* 20, 733–744.

- <https://doi.org/10.1111/ddi.12182>
- Galíndez, G., López-Spahr, D., Gómez, C.A., Pastrana-Ignes, V., Díaz, R., Bertuzzi, T., Ortega-Baes, P., 2019. Morpho-Anatomical structure and physical dormancy breaking of *Malvastrum comomandelianum* spp. *coromandelianum* (Malvaceae) seeds. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botaíca* 54, 509–517. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v54.n4.24162>
- García-Duro, J., Cruz, Ó., Casal, M., Reyes, O., 2019. Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biological Invasions* 21, 1427–1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>
- Gardner, M.J., Dalling, K.J., Light, M.E., Jäger, A.K., van Staden, J., 2001. Does smoke substitute for red light in the germination of light-sensitive lettuce seeds by affecting gibberellin metabolism? *South African Journal of Botany* 67, 636–640. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31194-7](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31194-7)
- GBIF Backbone Taxonomy, 2023a. *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. [WWW Document]. URL <https://www.gbif.org/es/species/2978730> (accedido 6.14.23).
- GBIF Backbone Taxonomy, 2023b. *Acacia mearnsii* De Wild. [WWW Document]. URL <https://www.gbif.org/species/2979775> (accedido 6.14.23).
- GBIF Backbone Taxonomy, 2023c. *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C.Nielsen [WWW Document]. URL <https://www.gbif.org/species/2943719> (accedido 6.14.23).
- Genovesi, P., 2005. Eradications of invasive alien species in Europe: A review. *Biological Invasions* 7, 127–133. <https://doi.org/10.1007/S10530-004-9642-9/METRICS>
- Gibson, M.R., Richardson, D.M., Marchante, E., Marchante, H., Rodger, J.G., Stone, G.N., Byrne, M., Fuentes-Ramírez, A., George, N., Harris, C., Johnson, S.D., Roux, J.J.L., Miller, J.T., Murphy, D.J., Pauw, A., Prescott, M.N., Wandrag, E.M., Wilson, J.R.U., 2011. Reproductive biology of Australian acacias: important mediator of invasiveness? *Diversity and Distributions* 17, 911–933. <https://doi.org/10.1111/J.1472-4642.2011.00808.X>
- Giulio, S., Pinna, L.C., Carboni, M., Marzialetti, F., Rosario Acosta, A.T., 2021. Invasion success on European coastal dunes. *Plant Sociology* 58(1): 29-39 58, 29–39. <https://doi.org/10.3897/PLS2021581/02>
- Gómez-González, S., Sierra-Almeida, A., Cavieres, L.A., 2008. Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile? *Forest Ecology and Management* 255, 1510–1515. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2007.11.006>
- Gómez-Ruiz, E.P., Lacher Jr., T.E., 2019. Climate change, range shifts, and the disruption of a pollinator-plant complex. *Scientific Reports* 2019 9:1 9, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50059-6>
- González-Rabanal, F., Casal, M., 1995. Effect of high temperatures and ash on germination of ten species from gorse shrubland. *Vegetatio* 116, 123–131. <https://doi.org/10.1007/BF00045303>
- Gordon, C.E., Price, O.F., Tasker, E.M., Denham, A.J., 2017. Acacia shrubs respond positively to high severity wildfire: Implications for conservation and fuel hazard management. *Science of The Total Environment* 575, 858–868. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2016.09.129>
- Greiner, S., Köhl, K., 2014. Growing evening primroses (*Oenothera*). *Frontiers in Plant Science* 5. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2014.00038/BIBTEX>
- Grime, J.P., 2006. Plant strategies and vegetation process, em: Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley, p. 417.

- Guitián, J., Guitián, P., Giménez de Azcárate, J., 1989. Sobre la distribución de los *Helychrysum costeros gallegos*. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 45, 564–564.
- Hall, R.M., Urban, B., Skálová, H., Moravcová, L., Sölter, U., Starfinger, U., Kazinczi, G., van Valkenburg, J., Fenesi, A., Konstantinovic, B., Uludag, A., Lommen, S., Karrer, G., 2021. Seed viability of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is affected by seed origin and age, but also by testing method and laboratory. *NeoBiota* 70: 193–221 70, 193–221. <https://doi.org/10.3897/NEOBIOTA.70.66915>
- Hall, I. V., Steiner, E., Threadgill, P., Jones, R.W., 1988. The biology of Canadian weeds: 84. *Oenothera biennis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 68, 163–173. <https://doi.org/10.4141/CJPS88-016>
- Halofsky, J.E., Peterson, D.L., Harvey, B.J., 2020. Changing wildfire, changing forests: the effects of climate change on fire regimes and vegetation in the Pacific Northwest, USA. *Fire Ecology* 16, 1–26. <https://doi.org/10.1186/S42408-019-0062-8/FIGURES/4>
- Hartig, F., 2022. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models.
- Herrero, C., San Martín, R., Bravo, F., 2007. Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*. *Journal of Arid Environments* 70, 540–548. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.12.027>
- Hierro, J.L., Callaway, R.M., 2021. The Ecological Importance of Allelopathy. *Annual Reviews* 52, 25–45. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-051120-030619>
- Hierro, J.L., Callaway, R.M., 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* 256, 29–39.
- Hirons, M., Comberti, C., Dunford, R., 2016. Valuing Cultural Ecosystem Services. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-110615-085831> 41, 545–574. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ENVIRON-110615-085831>
- Holmes, P.M., 1989. Decay rates in buried alien *Acacia* seed populations of different density. *South African Journal of Botany* 55, 299–303. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(16\)31179-6](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(16)31179-6)
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50, 346–363. <https://doi.org/10.1002/BIMJ.200810425>
- Houseman, G.R., Mahoney, A.K., 2015. Intraspecific seed interactions alter seedling emergence of *Lespedeza cuneata* under field conditions. *Population Ecology* 57, 539–544. <https://doi.org/10.1007/S10144-015-0495-0>
- Huang, W., Ding, J., 2016. Effects of generalist herbivory on resistance and resource allocation by the invasive plant, *Phytolacca americana*. *Insect Science* 23, 191–199. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12244>
- Huerta, S., Fernández-García, V., Marcos, E., Suárez-Seoane, S., Calvo, L., 2021. Physiological and Regenerative Plant Traits Explain Vegetation Regeneration under Different Severity Levels in Mediterranean Fire-Prone Ecosystems. *Forests* 2021, Vol. 12, Page 149 12, 149. <https://doi.org/10.3390/F12020149>
- Huerta, S., Marcos, E., Fernández-García, V., Calvo, L., 2022. Short-term effects of burn severity on ecosystem multifunctionality in the northwest Iberian Peninsula. *Science of The Total Environment* 844, 157193. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2022.157193>
- Hussain, M.I., El-Sheikh, M.A., Reigosa, M.J., 2020. Allelopathic potential of Aqueous extract from *acacia melanoxylon* r. Br. on *lactuca sativa*. *Plants* 9, 1–13. <https://doi.org/10.3390/plants9091228>
- Hussain, M.I., González, L., Reigosa, M.J., 2011a. Allelopathic potential of *Acacia*

- melanoxyton on the germination and root growth of native species. *Weed Biology and Management* 11, 18–28. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2011.00401.x>
- Hussain, M.I., González, L., Reigosa, M.J., 2010. Phytotoxic effects of allelochemicals and herbicides on photosynthesis, growth and carbon isotope discrimination in *Lactuca sativa*. *Allelopathy Journal* 26, 157–174.
- Hussain, M.I., González, L., Souto, X.C., Reigosa, M.J., 2011b. Ecophysiological responses of three native herbs to phytotoxic potential of invasive *Acacia melanoxyton* R. Br. *Agroforestry Systems* 83, 149–166. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9433-0>
- IBM-Corp, 2016. IBM SPSS Statistics for Windows.
- IFN4, 2011. Cuarto Inventario Forestal Nacional, Galicia.
- IPNI, 2023. International Plant Names Index [WWW Document]. URL <https://www.ipni.org/> (accedido 7.4.23).
- ITIS, 2023. Integrated Taxonomic Information System [WWW Document]. <https://doi.org/10.5066/F7KH0KBK>
- Izco, J., 1996. Flora del «Agua de Rosas» de la noche de San Juan en Galicia. *Anales de la Real Academia de Farmacia* 62, 223–238.
- Jolly, W.M., Cochrane, M.A., Freeborn, P.H., Holden, Z.A., Brown, T.J., Williamson, G.J., Bowman, D.M.J.S., 2015. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature communications* 6. <https://doi.org/10.1038/NCOMMS8537>
- Kalisz, S., Kivlin, S.N., Bialic-Murphy, L., 2021. Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biological Invasions* 23, 367–371. <https://doi.org/10.1007/S10530-020-02383-6/FIGURES/1>
- Kamal, J.K.A., Behere, D. V., 2002. Thermal and conformational stability of seed coat soybean peroxidase. *Biochemistry* 41, 9034–9042. <https://doi.org/10.1021/BI025621E/ASSET/IMAGES/MEDIUM/BI025621EE00005.GIF>
- Keane, R.M., Crawley, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Keeley, J.E., 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire* 18, 116–126. <https://doi.org/10.1071/WF07049>
- Keeley, J.E., 1987. Role of Fire in Seed Germination of Woody Taxa in California Chaparral. *Ecology* 68, 434–443. <https://doi.org/10.2307/1939275>
- Keeley, J.E., Fotheringham, C.J., 2000. Role of fire in regeneration from seed., em: Fenner, M. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. US Geological Survey, USA, pp. 311–330. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0311>
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., 2018. Evolution of ‘smoke’ induced seed germination in pyroendemic plants. *South African Journal of Botany* 115, 251–255. <https://doi.org/10.1016/J.SAJB.2016.07.012>
- Keeley, J.E., Syphard, A.D., 2016. Climate Change and Future Fire Regimes: Examples from California. *Geosciences* 6, 37. <https://doi.org/10.3390/GEOSCIENCES6030037>
- Kemball, K.J., Westwood, A.R., Wang, G.G., 2010. Laboratory assessment of the effect of forest floor ash on conifer germination. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 822–826. <https://doi.org/10.1139/X10-027>
- Kettenring, K.M., Adams, C.R., 2011. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 48, 970–979. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2011.01979.X>

- Khan, D., Shaukat, S., 2006. Phytotoxic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. DC. against some of its field associates and the cultivated species. *International Journal of Biology and Biotechnology* 3, 353–366.
- Korakaki, E., Legakis, A., Katsanevakis, S., Koulelis, P.P., Avramidou, E.V., Soulioti, N., Petrakis, P.V., 2021. Invasive Alien Species of Greece, em: Pullaiah, T., Ielmini, M.R. (Eds.), *Invasive Alien Species: Observations and Issues from Around the World*. Wiley, pp. 124–189. <https://doi.org/10.1002/9781119607045.CH29>
- Koutsias, N., Allgöwer, B., Kalabokidis, K., Mallinis, G., Balatsos, P., Goldammer, J.G., 2015. Fire occurrence zoning from local to global scale in the European Mediterranean basin: implications for multi-scale fire management and policy. *iForest - Biogeosciences and Forestry* 9, 195. <https://doi.org/10.3832/IFOR1513-008>
- Kraaij, T., Baard, J.A., Rikhotso, D.R., Cole, N.S., Van Wilgen, B.W., 2017. Assessing the effectiveness of invasive alien plant management in a large fynbos protected area. *Bothalia* 47, 11. <https://doi.org/10.4102/ABC.V47I2.2105>
- Kudo, G., Ida, T.Y., 2013. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94, 2311–2320. <https://doi.org/10.1890/12-2003.1>
- Kuebbing, S.E., Nuñez, M.A., 2015. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Global Change Biology* 21, 926–934. <https://doi.org/10.1111/GCB.12711>
- Kulkarni, M.G., Sparg, S.G., Van Staden, J., 2007. Germination and post-germination response of *Acacia* seeds to smoke-water and butenolide, a smoke-derived compound. *Journal of Arid Environments* 69, 177–187. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2006.09.001>
- Kumar Rai, P., Singh, J.S., 2020. Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecological Indicators* 111, 106020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106020>
- Kurz, W.A., Dymond, C.C., Stinson, G., Rampley, G.J., Neilson, E.T., Carroll, A.L., Ebata, T., Safranyik, L., 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* 452:7190 452, 987–990. <https://doi.org/10.1038/nature06777>
- Laurance, W.F., 2003. Slow burn: The insidious effects of surface fires on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 209–212. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00064-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00064-8)
- Laurance, W.F., Sayer, J., Cassman, K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 107–116. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2013.12.001>
- Lazzaro, L., Giuliani, C., Fabiani, A., Agnelli, A.E., Pastorelli, R., Lagomarsino, A., Benesperi, R., Calamassi, R., Foggi, B., 2014. Soil and plant changing after invasion: The case of *Acacia dealbata* in a Mediterranean ecosystem. *Science of The Total Environment* 497–498, 491–498. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2014.08.014>
- Le Maitre, D.C., Gaertner, M., Marchante, E., Ens, E.-J.J., Holmes, P.M., Pauchard, A., O'Farrell, P.J., Rogers, A.M., Blanchard, R., Blignaut, J., Richardson, D.M., 2011. Impacts of invasive Australian acacias: implications for management and restoration. *Diversity and Distributions* 17, 1015–1029. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00816.x>
- Le Roux, J.J., Ellis, A.G., van Zyl, L.M., Hosking, N.D., Keet, J.H., Yannelli, F.A., 2018. Importance of soil legacy effects and successful mutualistic interactions during Australian acacia invasions in nutrient-poor environments. *Journal of Ecology* 106, 2071–2081. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12965>

- Leino, M.W., Edqvist, J., 2010. Germination of 151-year old *Acacia* spp. seeds. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57, 741–746. <https://doi.org/10.1007/s10722-009-9512-5>
- Levine, J.M., Vilà, M., Antonio, C.M.D., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Li, H., Yao, W., Liu, Q., Xu, J., Bao, B., Shan, M., Cao, Y., Cheng, F., Ding, A., Zhang, L., 2017. Application of UHPLC-ESI-Q-TOF-MS to identify multiple constituents in processed products of the herbal medicine *ligustri lucidi fructus*. *Molecules* 22. <https://doi.org/10.3390/molecules22050689>
- Li, Z.H., Wang, Q., Ruan, X., Pan, C. De, Jiang, D.A., 2010. Phenolics and Plant Allelopathy. *Molecules* 2010, Vol. 15, Pages 8933-8952 15, 8933–8952. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES15128933>
- Liao, H., Li, X., Yang, Q., Bai, Y., Cui, P., Wen, C., Liu, C., Chen, Z., Tang, J., Che, J., Yu, Z., Geisen, S., Zhou, S., Friman, V.P., Zhu, Y.G., 2021. Herbicide Selection Promotes Antibiotic Resistance in Soil Microbiomes. *Molecular Biology and Evolution* 38, 2337–2350. <https://doi.org/10.1093/MOLBEV/MSAB029>
- Lile, N.S., 2021. Seedling age, nitrogen fertilizer, and seed storage time affect the seed germination of rice varieties in Nigeria. *Journal of Current Opinion in Crop Science* 2, 233–237.
- Lira, P.K., Tambosi, L.R., Ewers, R.M., Metzger, J.P., 2012. Land-use and land-cover change in Atlantic Forest landscapes. *Forest Ecology and Management* 278, 80–89. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.05.008>
- Liu, Y., Stanturf, J., Goodrick, S., 2010. Trends in global wildfire potential in a changing climate. *Forest Ecology and Management* 259, 685–697. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2009.09.002>
- López-Iglesias, E., 2021. Factores estruturais que contribúen ao problema dos incendios en Galicia: mudanzas no medio rural e deficiencias na xestión do territorio, em: Díaz-Fierros, F. (Ed.), *Unha nova xeración de lumes? Actas do Coloquio Galaico-Portugués sobre Incendios Forestais*. Consello da Cultura Galega, Santiago de Compostela, pp. 121–149. <https://doi.org/10.17075/unxl.2021.003>
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804–808. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1064088/ASSET/830E9B5B-125C-4084-BB69-02D0658E80B6/ASSETS/GRAPHIC/SE4219878004.JPEG>
- Lorenzo, P., Pazos-Malvido, E., Rubido-Bará, M., Reigosa, M.J., González, L., 2012. Invasion by the leguminous tree *Acacia dealbata* (Mimosaceae) reduces the native understorey plant species in different communities. *Australian Journal of Botany* 60, 669. <https://doi.org/10.1071/BT12036>
- Lorenzo, P., Rodríguez-Echeverría, S., 2012. Influence of soil microorganisms, allelopathy and soil origin on the establishment of the invasive *Acacia dealbata*. <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2012.713404> 5, 67–73. <https://doi.org/10.1080/17550874.2012.713404>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M., 2004. 100 Of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database, 2.^a ed. Hollands Printing Ltd, New Zealand.
- Lubchenco, J., 1998. Entering the Century of the Environment: A New Social Contract for Science. *Science* 279, 491–497. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.279.5350.491>

- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M.S., Patil, I., Waggoner, P., Makowski, D., 2021. performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models. *Journal of Open Source Software* 6, 3139. <https://doi.org/10.21105/JOSS.03139>
- Mack, M.C., D'Antonio, C.M., 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 195–198. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01286-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01286-X)
- Marchante, E., Kjøller, A., Struwe, S., Freitas, H., 2008a. Invasive *Acacia longifolia* induce changes in the microbial catabolic diversity of sand dunes. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2563–2568. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2008.06.017>
- Marchante, E., Kjøller, A., Struwe, S., Freitas, H., 2008b. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40, 210–217. <https://doi.org/10.1016/J.APSOIL.2008.04.004>
- Marchante, H., Freitas, H., Hoffmann, J.H., 2010. Seed ecology of an invasive alien species, *Acacia longifolia* (Fabaceae), in Portuguese dune ecosystems. *American Journal of Botany* 97, 1780–1790. <https://doi.org/10.3732/AJB.1000091>
- Maret, M.P., Wilson, V., 2005. Fire and Litter Effects on Seedling Establishment in Western Oregon Upland Prairies. *Restoration Ecology* 13, 562–568.
- Martínez-Fernández, J., Hernández, L., Vázquez de la Cueva, A., Cañellas, I., 2012. Distribution and dynamics of *Acacia* spp. in Galicia: an analysis from the Third and Fourth Spanish National Forest Inventory, em: Grupo Especialista en Invasiones Biológicas (GEIB) (Ed.), . León.
- Mataix-Solera, J., Arcenegui, V., Tessler, N., Zornoza, R., Wittenberg, L., Martínez, C., Caselles, P., Pérez-Bejarano, A., Malkinson, D., Jordán, M.M., 2013. Soil properties as key factors controlling water repellency in fire-affected areas: Evidences from burned sites in Spain and Israel. *CATENA* 108, 6–13. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2011.12.006>
- McConnachie, M.M., Cowling, R.M., van Wilgen, B.W., McConnachie, D.A., 2012. Evaluating the cost-effectiveness of invasive alien plant clearing: A case study from South Africa. *Biological Conservation* 155, 128–135. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2012.06.006>
- McGeoch, M.A., Genovesi, P., Bellingham, P.J., Costello, M.J., McGrannachan, C., Sheppard, A., 2016. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions* 18, 299–314. <https://doi.org/10.1007/S10530-015-1013-1/FIGURES/6>
- McNeely, J.A., Mooney, H.A., Neville, L.E., Schei, P.J., Waage, J.K., 2001. Global strategy on invasive alien species. IUCN, Sacramento, CA. <https://doi.org/7882>
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M. V., 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters* 10, 710–717. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2007.01061.X>
- Mihulka, S., Pyšek, P., 2001. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *Journal of Biogeography* 28, 597–609. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00574.x>
- Mihulka, S., Pyšek, P., Martínková, J., 2003. Invasiveness of *Oenothera* congeners in Europe related to seed characteristics, em: Child, L., Brock, J.H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P., Wade, P.M., Williamson, M. (Eds.), *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands, pp. 213–225.
- Miles, B., Baard, J.A., Kraaij, T., 2022. Potential allelopathic effects of alien *Acacia*

- melanoxyton and indigenous *Olea capensis* subsp. *macrocarpa* on germination of *Acacia melanoxyton*. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.04.054>
- Milton, S.J., Hall, A. V., 1981. Reproductive biology of Australian Acacias in the South-Western Cape Province, South Africa. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 44, 465–487. <https://doi.org/10.1080/00359198109520589>
- Modugno, S., Balzter, H., Cole, B., Borrelli, P., 2016. Mapping regional patterns of large forest fires in Wildland–Urban Interface areas in Europe. *Journal of Environmental Management* 172, 112–126. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2016.02.013>
- Molisch, H., 1937. *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere Allelopathie*. Verlag von Gustav Fischer, Jena: Gustav Fisher Verlag. <https://doi.org/10.3/JQUERY-UIJS>
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E., Pausas, J.G., 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany* 105, 627–635. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCQ017>
- Morsi, M.M., Abdelmigid, H.M., 2016. Allelopathic activity of *Eucalyptus globulus* leaf aqueous extract on *Hordeum vulgare* growth and cytogenetic behaviour. *AJCS* 10, 1835–2707. <https://doi.org/10.21475/ajcs.2016.10.11.PNE122>
- Moya, D., González-De Vega, S., García-Orenes, F., Morugán-Coronado, A., Arcenegui, V., Mataix-Solera, J., Lucas-Borja, M.E., de las Heras, J., 2018. Temporal characterisation of soil-plant natural recovery related to fire severity in burned *Pinus halepensis* Mill. forests. *Science of The Total Environment* 640–641, 42–51. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2018.05.212>
- Mumme, J., Getz, J., Prasad, M., Lüder, U., Kern, J., Mašek, O., Buss, W., 2018. Toxicity screening of biochar-mineral composites using germination tests. *Chemosphere* 207, 91–100. <https://doi.org/10.1016/J.CHEMOSPHERE.2018.05.042>
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 133–142. <https://doi.org/10.1111/J.2041-210X.2012.00261.X>
- Nelson, K.M., Bisbing, S., Grossenbacher, D.L., Ritter, M., Yost, J.M., 2021. Testing an invasion mechanism for *Eucalyptus globulus*: Is there evidence of allelopathy? *American Journal of Botany* 108, 607–615. <https://doi.org/10.1002/AJB2.1635>
- Nentwig, W., Bacher, S., Kumschick, S., Pyšek, P., Vilà, M., 2018. More than “100 worst” alien species in Europe. *Biological Invasions* 20, 1611–1621. <https://doi.org/10.1007/S10530-017-1651-6/FIGURES/1>
- Nieto-Feliner, G., 2007. *Flora Ibérica* 8, em: Castroviejo, S. (Ed.), *Flora Ibérica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, pp. 90–100.
- North, M.P., Stephens, S.L., Collins, B.M., Agee, J.K., Aplet, G., Franklin, J.F., Fulé, P.Z., 2015. Reform forest fire management. *Science* 349, 1280–1281. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAB2356>
- Noumi, Z., Dhaou, S.O., Abdallah, F., Touzard, B., Chaieb, M., 2013. *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in the North African arid zone: the obstacles to natural regeneration. <http://dx.doi.org/10.1080/12538078.2010.10516200> 157, 231–240. <https://doi.org/10.1080/12538078.2010.10516200>
- Novoa, A., González, L., Moravcová, L., Pyšek, P., 2012. Effects of Soil Characteristics, Allelopathy and Frugivory on Establishment of the Invasive Plant *Carpobrotus edulis* and a Co-Occurring Native, *Malcolmia littorea*. *PLOS ONE* 7, e53166. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0053166>
- Nurjanah, U., Setyowati, N., Simarmata, M., 2020. Allelopathic potential of aqueous extract of *Archidendron jiringa* (Jering) pods for weed control in Swamp paddy field.

- International Journal of Agricultural Technology 16, 1153–1164.
- O’Gorman, P.A., 2015. Precipitation Extremes Under Climate Change. *Current Climate Change Reports* 1, 49–59. <https://doi.org/10.1007/S40641-015-0009-3/FIGURES/3>
- Ogle, D.H., Doll, J.C., Wheeler, P., Dinno, A., 2022. FSA: Fisheries Stock Analysis.
- Ohlson, M., Tryterud, E., 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene* 10, 519–525. <https://doi.org/10.1191/095968300667442551>
- Ohsaki, H., Mukai, H., Yamowo, A., 2020. Biochemical recognition in seeds: Germination of *Rumex obtusifolius* is promoted by leaves of facilitative adult conspecifics. *Plant Species Biology* 35, 233–242. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12275>
- Oliveira, A.S., Silva, J.S., Guimar, N., Fernandes, P., Nereu, M., Gaspar, J., Lopes, R.F.R., Rodrigues, J.P.C., 2023. The effect of broadleaf forests in wildfire mitigation in the WUI – A simulation study. *International Journal of Disaster Risk Reduction* 93, 103788. <https://doi.org/10.1016/J.IJDRR.2023.103788>
- Ooi, M.K.J., 2010. Delayed emergence and post-fire recruitment success: effects of seasonal germination, fire season and dormancy type. *Australian Journal of Botany* 58, 248–256. <https://doi.org/10.1071/BT09228>
- Ooi, M.K.J., Denham, A.J., Santana, V.M., Auld, T.D., 2014. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and Evolution* 4, 656–671. <https://doi.org/10.1002/ECE3.973>
- Orlandini, S., Vanos, J.K., Marzarakis, A., Massetti, L., Petralli, M., 2017. Urban forestry and microclimate, em: Ferrini, F., van den Bosch, C.C.K., Fini, A. (Eds.), *Routledge Handbook of Urban Forestry*. Routledge, pp. 96–111. <https://doi.org/10.4324/9781315627106-7>
- Orrock, J.L., 2011. The effect of gut passage by two species of avian frugivore on seeds of pokeweed, *Phytolacca americana*. <https://doi.org/10.1139/b05-016> 83, 427–431. <https://doi.org/10.1139/B05-016>
- Orrock, J.L., Christopher, C.C., 2010. Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *American Journal of Botany* 97, 694–699. <https://doi.org/10.3732/AJB.0900051>
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Phillips, O.L., Jackson, R.B., 2013. The Structure, Distribution, and Biomass of the World’s Forests. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914> 44, 593–622. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-110512-135914>
- Patches, K.M., Curran, W.S., Lingenfelter, D.D., 2017. Effectiveness of Herbicides for Control of Common Pokeweed (*Phytolacca americana*) in Corn and Soybean. *Weed Technology* 31, 193–201. <https://doi.org/10.1614/WT-D-16-00043.1>
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E., Hoffman, W., Kenny, B., Lloret, F., Trabaud, L., 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85, 1085–1100. <https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., Jacobsen, A.L., Ramirez, A.R., Vilagrosa, A., Paula, S., Kaneakua-Pia, I.N., Davis, S.D., 2016. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist* 209, 945–954. <https://doi.org/10.1111/NPH.13644>
- Pausas, J.G., Pratt, R.B., Keeley, J.E., Jacobsen, A.L., Ramirez, A.R., Vilagrosa, A., Paula, S., Kaneakua-Pia, I.N., Davis, S.D., 2015. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist* 209, 945–954. <https://doi.org/10.1111/NPH.13644>
- Pereira, P., Francos, M., Brevik, E.C., Ubeda, X., Bogunovic, I., 2018. Post-fire soil management. *Current Opinion in Environmental Science & Health* 5, 26–32.

- <https://doi.org/10.1016/J.COESH.2018.04.002>
- Perrando, E.R., Martins Corder, M.P., 2006. Rebrotas de cepas de *Acacia mearnsii* em diferentes idades, épocas do ano e alturas de corte. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41, 555–562. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2006000400002>
- Pesqueira, X.M., 2010. Análisis estructural de comunidades de matorral de Galicia: influencia de usos tradicionales. Universidade de Santiago de Compostela.
- Pieterse, P.J., Cairns, A.L.P., 1986. The effect of fire on an *Acacia longifolia* seed bank in the south-western Cape. *South African Journal of Botany* 52, 233–236. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(16\)31555-1](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31555-1)
- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- PLADIGA, 2023. Pladiga 2023 | Portal da Consellería do Medio Rural.
- Plummer, J., Collett, L., Korpelanien, H., Draper Munt, D., Labokas, J., Magos Brehm, J., Tavares, M., Eliáš, P., Strajeru, S., Smekalova, T., Bulínska, Z., 2021. *Daucus carota* (Wild Carrot) [WWW Document]. *Daucus carota*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-3.RLTS.T172210A19412090.en>
- Portugal. Comissão Nacional do Ambiente, 1982. Carta litológica de Portugal. Lisboa.
- Potapov, A., Schaefer, I., Jochum, M., Widyastuti, R., Eisenhauer, N., Scheu, S., 2021. Oil palm and rubber expansion facilitates earthworm invasion in Indonesia. *Biological Invasions* 23, 2783–2795. <https://doi.org/10.1007/S10530-021-02539-Y/FIGURES/3>
- Puentes, A., Basanta, M., 2002. Architecture of *Ulex europaeus*: Changes in the vertical distribution of organs in relation to plant height and season. *Journal of Vegetation Science* 13, 793–802. <https://doi.org/10.1111/J.1654-1103.2002.TB02109.X>
- Puig, C.G., Reigosa, M.J., Valentão, P., Andrade, P.B., Pedrol, N., 2018. Unravelling the bioherbicide potential of *Eucalyptus globulus* Labill: Biochemistry and effects of its aqueous extract. *PLOS ONE* 13, e0192872. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0192872>
- Pujadas Salvà, A.J., 2003. *Flora Ibérica* 10, em: Castroviejo, S. (Ed.), *Flora Ibérica*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., Vilà, M., 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18.
- R Core Team, 2023. R: A language and environment for statistical computing.
- Rakaj, M., Rostanski, K., 2009. New species of the genus *Oenothera* L. from coasts of the Albania and Montenegro. *Natura Montenegrina* 8, 163–171.
- Ramsfield, T.D., Bentz, B.J., Faccoli, M., Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2016. Forest health in a changing world: effects of globalization and climate change on forest insect and pathogen impacts. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 89, 245–252. <https://doi.org/10.1093/FORESTRY/CPW018>
- Real Academia Galega, Instituto da Lingua Galega, 2012. Normas ortográficas e morfolóxicas do idioma galego, 23.^a ed. Real Academia Galega.
- Reigosa, M.J., Carballeira, A., 1999. Effects of natural leachates of *Acacia dealbata* Link in Galicia (NW Spain). *Botanical Bulletin of Academia Sinica*.
- Reigosa, M.J., González, L., Souto, X.C., Pastoriza, J.E., 2000. Allelopathy in forest ecosystems, em: *Allelopathy in Ecological Agriculture and Forestry*. Springer Netherlands, pp. 183–193. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4173-4_12

- Reigosa, M.J., Pazos-Malvido, E., 2007. Phytotoxic Effects of 21 Plant Secondary Metabolites on *Arabidopsis thaliana* Germination and Root Growth. *Journal of Chemical Ecology* 33, 1456–1466. <https://doi.org/10.1007/S10886-007-9318-X>
- Reinhart, K.O., Callaway, R.M., 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* 170, 445–457. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.2006.01715.X>
- Ren, Y., Lü, Y., Fu, B., Zhang, K., 2017. Biodiversity and Ecosystem Functional Enhancement by Forest Restoration: A Meta-analysis in China. *Land Degradation & Development* 28, 2062–2073. <https://doi.org/10.1002/LDR.2728>
- Renne, I.J., Rios, B.G., Fehmi, J.S., Tracy, B.F., 2004. Low allelopathic potential of an invasive forage grass on native grassland plants: a cause for encouragement? *Basic and Applied Ecology* 5, 261–269. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2003.11.001>
- Renne, I.J., Sinn, B.T., Shook, G.W., Sedlacko, D.M., Dull, J.R., Villarreal, D., Hierro, J.L., 2014. Eavesdropping in plants: delayed germination via biochemical recognition. *Journal of Ecology* 102, 86–94. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12189>
- Reyes, O., Basanta, M., Casal, M., Díaz-Vizcaíno, E., 2000. Functioning and dynamics of Woody plant ecosystems in Galicia (NW Spain), em: Trabaud, L. (Ed.), *Life and Environment in the Mediterranean*. WIT Press, Southampton, pp. 1–41.
- Reyes, O., Casal, M., 2008. Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species. *Journal of Vegetation Science* 19, 575–583. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18412>
- Reyes, O., Casal, M., 2004. Effects of forest fire ash on germination and early growth of four pinus species. *Plant Ecology* 175, 81–89. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000048089.25497.0c>
- Reyes, O., Casal, M., 2001. The influence of seed age on germinative response to the effects of fire in *Pinus pinaster*, *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus*. *Annals of Forest Science* 58, 439–447. <https://doi.org/10.1051/forest:2001137>
- Reyes, O., Casal, M., 1998. Germination of *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *Eucalyptus globulus* in relation to the amount of ash produced in forest fires. *Annales des Sciences Forestières* 55, 837–845. <https://doi.org/10.1051/forest:19980707>
- Reyes, O., García-Duro, J., Salgado, J., 2015a. Fire affects soil organic matter and the emergence of *Pinus radiata* seedlings. *Annals of Forest Science* 72, 267–275. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0427-8>
- Reyes, O., Kaal, J., Arán, D., Gago, R., Bernal, J., García-Duro, J., Basanta, M., 2015b. The effects of ash and black carbon (biochar) on germination of different tree species. *Fire Ecology* 11, 119–133.
- Reyes, O., Trabaud, L., 2009. Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: Smoke and heat. *Plant Ecology* 202, 113–121. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9532-9>
- Richardson, D.M., Kluge, R.L., 2008. Seed banks of invasive Australian *Acacia* species in South Africa: Role in invasiveness and options for management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10, 161–177. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.03.001>
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity* <html_ent glyph="@amp;" ascii="&"/> *Distributions* 6, 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Rivas, M., Reyes, O., Casal, M., 2006. Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. *International Journal of Wildland Fire*

- 15, 73–80. <https://doi.org/10.1071/WF05008>
- Rodríguez-Suárez, J.A., Díaz-Fierros, F., Perez, R., Soto, B., 2014. Assessing the influence of afforestation with *Eucalyptus globulus* on hydrological response from a small catchment in northwestern Spain using the HBV hydrological model. *Hydrological Processes* 28, 5561–5572. <https://doi.org/10.1002/HYP.10061>
- Rodríguez-Suárez, J.A., Soto, B., Perez, R., Díaz-Fierros, F., 2011. Influence of *Eucalyptus globulus* plantation growth on water table levels and low flows in a small catchment. *Journal of Hydrology* 396, 321–326. <https://doi.org/10.1016/J.JHYDROL.2010.11.027>
- Rodríguez, J., Cordero-Rivera, A., González, L., 2020. Characterizing arthropod communities and trophic diversity in areas invaded by Australian acacias. *Arthropod-Plant Interactions* 14, 531–545. <https://doi.org/10.1007/S11829-020-09758-5/TABLES/5>
- Romane, F., Bacillieri, R., Bran, D., Bouchet, M.A., 1992. Natural Degenerate Mediterranean Forests: Which Future ? The Examples of the Holm Oak (*Quercus Ilex L.*) and Chestnut (*Castanea Sativa Mill.*) Coppice Stands, em: Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes. Springer Netherlands, pp. 374–380. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2866-7_34
- Ruckman, E.M., Schwinning, S., Lyons, K.G., 2012. Effects of Phenology at Burn Time on Post-Fire Recovery in an Invasive C4 Grass. *Restoration Ecology* 20, 756–763. <https://doi.org/10.1111/J.1526-100X.2011.00830.X>
- Salgado, J., González, M., Armada, J., Paz-Andrade, M., Carballas, M., Carballas, T., 1995. Loss of organic matter in Atlantic forest soils due to wildfires. Calculation of the ignition temperature. *Thermochimica Acta* 259, 165–175. [https://doi.org/10.1016/0040-6031\(95\)02274-6](https://doi.org/10.1016/0040-6031(95)02274-6)
- San-Miguel-Ayanz, J., Moreno, J.M., Camia, A., 2013. Analysis of large fires in European Mediterranean landscapes: Lessons learned and perspectives. *Forest Ecology and Management* 294, 11–22. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.10.050>
- Santamarina, S., Mateo, R.G., Alfaro-Saiz, E., Acedo, C., 2023. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10, 1049142. <https://doi.org/10.3389/FEVO.2022.1049142/BIBTEX>
- Santamarina, S., Montesinos, D., Alfaro-Saiz, E., Acedo, C., 2022. Drought affects the performance of native oak seedlings more strongly than competition with invasive crested wattle seedlings. *Plant Biology* 24, 1297–1305. <https://doi.org/10.1111/PLB.13416>
- Santana, V.M., Baeza, M.J., Blanes, M.C., 2013. Clarifying the role of fire heat and daily temperature fluctuations as germination cues for Mediterranean Basin obligate seeders. *Annals of Botany* 111, 127–134. <https://doi.org/10.1093/AOB/MCS238>
- Santana, V.M., Baeza, M.J., Marrs, R.H., Vallejo, V.R., 2010a. Old-field secondary succession in SE Spain: Can fire divert it? *Plant Ecology* 211, 337–349. <https://doi.org/10.1007/S11258-010-9793-Y/TABLES/3>
- Santana, V.M., Bradstock, R.A., Ooi, M.K.J., Denham, A.J., Auld, T.D., Baeza, M.J., Santana, V.M., Bradstock, R.A., Ooi, M.K.J., Denham, A.J., Auld, T.D., Baeza, M.J., 2010b. Effects of soil temperature regimes after fire on seed dormancy and germination in six Australian Fabaceae species. *Australian Journal of Botany* 58, 539–545. <https://doi.org/10.1071/BT10144>
- Scheffers, B.R., de Meester, L., Bridge, T.C.L., Hoffmann, A.A., Pandolfi, J.M., Corlett, R.T., Butchart, S.H.M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K.M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W.B., Martin, T.G., Mora, C., Bickford, D., Watson, J.E.M., 2016. The broad

- footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* 354.
<https://doi.org/10.1126/SCIENCE.AAF7671>
- Schirmel, J., 2020. Differential effects of American pokeweed (*Phytolacca americana*) invasion on ground-dwelling forest arthropods in southwest Germany. *Biological Invasions* 22, 1289–1298. <https://doi.org/10.1007/S10530-019-02180-W/FIGURES/2>
- Schmidt, K.A., Whelan, C.J., 1999. Effects of Exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on Songbird Nest Predation. *Conservation Biology* 13, 1502–1506.
- Seastedt, T.R., 2014. Biological control of invasive plant species: a reassessment for the Anthropocene. *Tansley Reviews* 205, 490–502. <https://doi.org/10.1111/nph.13065>
- Sedjo, R., Sohngen, B., 2012. Carbon Sequestration in Forests and Soils. <https://doi.org/10.1146/annurev-resource-083110-115941> 4, 127–144.
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV-RESOURCE-083110-115941>
- Seghers, D., Verthé, K., Reheul, D., Bulcke, R., Siciliano, S.D., Verstraete, W., Top, E.M., 2003. Effect of long-term herbicide applications on the bacterial community structure and function in an agricultural soil. *FEMS Microbiology Ecology* 46, 139–146.
[https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00205-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00205-8)
- Shackleton, C.M., 2000. Stump size and the number of coppice shoots for selected savanna tree species. *South African Journal of Botany* 66, 124–127.
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31074-7](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31074-7)
- Shrestha, U.B., Shrestha, B.B., 2019. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal. *Diversity and Distributions* 25, 1599–1612. <https://doi.org/10.1111/DDI.12963>
- Simberloff, D., von Holle, B., 1999. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biological Invasions* 1999 1:1 1, 21–32.
<https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- Smits, K.M., Kirby, E., Massman, W.J., Baggett, L.S., 2016. Experimental and Modeling Study of Forest Fire Effect on Soil Thermal Conductivity. *Pedosphere* 26, 462–473.
[https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(15\)60057-1](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(15)60057-1)
- Sohrabi, S., Vilà, M., Zand, E., Gherekhloo, J., Hassanpour-bourkheili, S., 2023. Alien plants of Iran: impacts, distribution and managements. *Biological Invasions* 25, 97–114.
<https://doi.org/10.1007/S10530-022-02884-6/TABLES/2>
- Soto, B., Basanta, R., Díaz-Fierros, F., 1997. Effects of burning on nutrient balance in an area of gorse (*Ulex europaeus* L.) scrub. *The Science of the Total Environment* 204, 271–281.
[https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(97\)00185-X](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(97)00185-X)
- Sousa, W.P., 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353–391.
<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ES.15.110184.002033>
- Souto, X.C., Bolaño, J.C., González, L., Reigosa, M.J., 2001. Allelopathic effects of tree species on some soil microbial populations and herbaceous plants. *Biologia Plantarum* 44, 269–275. <https://doi.org/10.1023/A:1010259627812>
- Souto, X.C., González, L., Reigosa, M.J., 1994. Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *Journal of Chemical Ecology* 20, 3005–3015.
<https://doi.org/10.1007/BF02098405>
- Suresh, K.K., Vinaya Rai, R.S., 1987. Studies on the allelopathic effects of some agroforestry tree crops. *International Tree Crops Journal* 4, 109–115.
<https://doi.org/10.1080/01435698.1987.9752816>
- te Beest, M., Cromsigt, J.P.G.M., Ngobese, J., Olf, H., 2012. Managing invasions at the cost of native habitat? An experimental test of the impact of fire on the invasion of

- Chromolaena odorata in a South African savanna. *Biological Invasions* 14, 607–618.
<https://doi.org/10.1007/S10530-011-0102-Z/FIGURES/6>
- Te Beest, M., Stevens, N., Olf, H., Van Der Putten, W.H., 2009. Plant-soil feedback induces shifts in biomass allocation in the invasive plant *Chromolaena odorata*. *Journal of Ecology* 97, 1281–1290. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2745.2009.01574.X>
- Teerarak, M., Laosinwattana, C., Charoenying, P., 2010. Evaluation of allelopathic, decomposition and cytogenetic activities of *Jasminum officinale* L. f. var. *grandiflorum* (L.) Kob. on bioassay plants. *Bioresource Technology* 101, 5677–5684.
<https://doi.org/10.1016/J.BIORTECH.2010.02.038>
- Thapa, S., Chitale, V., Rijal, S.J., Bisht, N., Shrestha, B.B., 2018. Understanding the dynamics in distribution of invasive alien plant species under predicted climate change in Western Himalaya. *PLOS ONE* 13, e0195752.
<https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0195752>
- Thomas, P.B., Morris, E.C., Auld, T.D., Haigh, A.M., 2010. The interaction of temperature, water availability and fire cues regulates seed germination in a fire-prone landscape. *Oecologia* 162, 293–302. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1456-0>
- Tielbörger, K., Prasse, R., 2009. Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos* 118, 792–800.
<https://doi.org/10.1111/J.1600-0706.2008.17175.X>
- Tieu, A., Dixon, K.W., Meney, K.A., Sivasithamparam, K., 2001. The Interaction of Heat and Smoke in the Release of Seed Dormancy in Seven Species from Southwestern Western Australia. *Annals of Botany* 88, 259–265. <https://doi.org/10.1006/ANBO.2001.1451>
- Trabaud, L., 1979. Etude du comportement du feu dans la Garrigue de Chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. *Annales des Sciences Forestières* 36, 13–38. <https://doi.org/10.1051/FOREST/19790102>
- Urziceanu, M., Camen-Comănescu, P., LastNameNagodă, E., Raicu, M., Sîrbu, I.-M., Anastasiu, P., 2020. Updated list of non-native ornamental plants in Romania. *Contribuții Botanice* 59–82. <https://doi.org/10.24193/Contrib.Bot.55.4>
- Valbuena, L., Tárrega, R., Luis, E., 1992. Influence of Heat on Seed Germination of *Cistus Laurifolius* and *Cistus Ladanifer*. *International Journal of Wildland Fire* 2, 15–20.
<https://doi.org/10.1071/WF9920015>
- van Staden, J., Jäger, A.K., Light, M.E., Burger, B. V., Brown, N.A.C., Thomas, T.H., 2004. Isolation of the major germination cue from plant-derived smoke. *South African Journal of Botany* 70, 654–659. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30206-4](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30206-4)
- Vicente, J.R., Fernandes, R.F., Randin, C.F., Broennimann, O., Gonçalves, J., Marcos, B., Pôças, I., Alves, P., Guisan, A., Honrado, J.P., 2013. Will climate change drive alien invasive plants into areas of high protection value? An improved model-based regional assessment to prioritise the management of invasions. *Journal of Environmental Management* 131, 185–195. <https://doi.org/10.1016/J.JENVMAN.2013.09.032>
- Vilà, M., Basnou, C., Gollasch, S., Josefsson, M., Pergl, J., Scalera, R., 2009. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe, em: DAISIE (Ed.), *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer sCIENCE, Dordrecht, pp. 265–268.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8280-1_12
- Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vilà, M., Tessier, M., Suehs, C.M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., Lambdon, P., Manca,

- M., Médail, F., Moragues, E., Traveset, A., Troumbis, A.Y., Hulme, P.E., 2006. Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 33, 853–861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01430.x>
- Vítková, M., Sádlo, J., Roleček, J., Petřík, P., Sitzia, T., Müllerová, J., Pyšek, P., 2020. Robinia pseudoacacia-dominated vegetation types of Southern Europe: Species composition, history, distribution and management. *Science of The Total Environment* 707, 134857. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2019.134857>
- Vogelsang, K.M., Bever, J.D., 2009. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology* 90, 399–407. <https://doi.org/10.1890/07-2144.1>
- Wang, C.-J., Wan, J.-Z., Zhang, Z.-X., 2017. Expansion potential of invasive tree plants in ecoregions under climate change scenarios: an assessment of 54 species at a global scale. *Scandinavian Journal of Forest Research* 32, 663–670. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1283049>
- Warren-Thomas, E., Dolman, P.M., Edwards, D.P., 2015. Increasing Demand for Natural Rubber Necessitates a Robust Sustainability Initiative to Mitigate Impacts on Tropical Biodiversity. *Conservation Letters* 8, 230–241. <https://doi.org/10.1111/CONL.12170>
- Weidlich, E.W.A., Flórido, F.G., Sorrini, T.B., Brancalion, P.H.S., 2020. Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review. *Journal of Applied Ecology* 57, 1806–1817. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13656>
- Weise, D.R., Cobian-Iñiguez, J., Princevac, M., 2018. Surface to Crown Transition. *Encyclopedia of Wildfires and Wildland-Urban Interface (WUI) Fires* 1–5. https://doi.org/10.1007/978-3-319-51727-8_24-1
- Wright, B.R., Clarke, P.J., Wright, B.R., Clarke, P.J., 2007. Resprouting responses of Acacia shrubs in the Western Desert of Australia – fire severity, interval and season influence survival. *International Journal of Wildland Fire* 16, 317–323. <https://doi.org/10.1071/WF06094>
- Yamowo, A., Mukai, H., 2017. Seeds integrate biological information about conspecific and allospesific neighbours. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284, 20170800. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0800>
- Yannelli, F.A., Novoa, A., Lorenzo, P., Rodríguez, J., Le Roux, J.J., 2020. No evidence for novel weapons: biochemical recognition modulates early ontogenetic processes in native species and invasive acacias. *Biological Invasions* 22, 549–562. <https://doi.org/10.1007/S10530-019-02110-W/FIGURES/3>
- Zhang, Z., Liu, Y., Yuan, L., Weber, E., van Kleunen, M., 2021. Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis. *Ecology Letters* 24, 348–362. <https://doi.org/10.1111/ELE.13627>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. *Statistics for Biology and Health*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Táboa S 1. Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SD) e T₅₀ en días (media \pm SD) para *D. carota*, *H. foetidum* e *O. glazioviana* no control e nos tratamentos con factores de lume. A primeira fila de cada tratamento corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T₅₀. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T₅₀ (A, B, C) entre o control e os tratamentos con factores de lume segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba.

Especie / Tratamento		<i>D. carota</i>	<i>H. foetidum</i>	<i>O. glazioviana</i>
control	G	34,4 \pm 3,6 ^a	77,6 \pm 14,0 ^a	12,0 \pm 11,3 ^a
	T ₅₀	10,6 \pm 3,7 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A	5,3 \pm 1,5 ^A
80°C-5 min	G	37,6 \pm 4,6 ^a	69,6 \pm 11,9 ^a	35,2 \pm 10,0 ^{bc}
	T ₅₀	11,6 \pm 3,5 ^A	8,8 \pm 6,3 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A
80°C-10 min	G	41,6 \pm 10,0 ^a	79,2 \pm 9,5 ^a	31,2 \pm 14,3 ^c
	T ₅₀	8,0 \pm 1,4 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A
110°C-5 min	G	12,8 \pm 6,6 ^{ab}	55,2 \pm 11,1 ^a	79,2 \pm 13,7 ^b
	T ₅₀	15,6 \pm 3,0 ^A	8,8 \pm 1,1 ^A	6,8 \pm 1,1 ^A
110°C-10 min	G	9,6 \pm 2,2 ^b	73,6 \pm 6,1 ^a	63,2 \pm 21,4 ^b
	T ₅₀	14,4 \pm 6,0 ^B	9,2 \pm 1,1 ^A	8,0 \pm 0,0 ^A
150°C-5 min	G	0,0 \pm 0,0 ^c	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
150°C-10 min	G	0,0 \pm 0,0 ^c	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
200°C-5 min	G	0,0 \pm 0,0 ^c	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
200°C-10 min	G	0,0 \pm 0,0 ^c	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
carbón	G	25,6 \pm 6,1 ^a	76,8 \pm 12,5 ^a	28,0 \pm 17,4 ^a
	T ₅₀	12,0 \pm 3,1 ^A	6,4 \pm 0,9 ^A	9,0 \pm 4,8 ^A
cinza 1	G	28,8 \pm 11,1 ^a	69,6 \pm 18,9 ^a	20,0 \pm 11,7 ^a
	T ₅₀	13,2 \pm 2,5 ^A	8,0 \pm 0,0 ^A	8,8 \pm 3,8 ^A
cinza 2	G	24,8 \pm 7,7 ^a	40,8 \pm 10,4 ^a	167,7 \pm 9,2 ^a
	T ₅₀	16,0 \pm 3,0 ^A	10,0 \pm 0,0 ^A	6,4 \pm 0,9 ^A
cinza 3	G	11,2 \pm 7,2 ^a	8,8 \pm 6,6 ^c	8,8 \pm 3,3 ^a
	T ₅₀	18,8 \pm 2,9 ^B	10,5 \pm 3,3 ^B	11,8 \pm 9,2 ^B
cinza 4	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
cinza 5	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^d
	T ₅₀	na	na	na
fume 5 min	G	35,2 \pm 12,1 ^a	79,2 \pm 10,0 ^a	64,0 \pm 13,9 ^b
	T ₅₀	9,2 \pm 1,1 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A	6,4 \pm 0,9 ^A
fume 10 min	G	29,6 \pm 6,7 ^a	80,8 \pm 4,4 ^a	19,2 \pm 7,7 ^a
	T ₅₀	11,2 \pm 1,6 ^A	6,8 \pm 1,1 ^A	6,0 \pm 0,0 ^A
fume 15 min	G	33,6 \pm 13,4 ^a	70,4 \pm 12,2 ^a	57,6 \pm 8,3 ^b
	T ₅₀	11,2 \pm 1,6 ^A	6,8 \pm 1,1 ^A	6,4 \pm 0,9 ^A

Táboa S 2. Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SE) e T₅₀ en días (media \pm SE) para sementes vellas e novas de *A. longifolia* e *A. mearnsii* no control, na escarificación e nos tratamentos con factores de lume. A primeira fila de cada tratamento corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T₅₀. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T₅₀ (A, B, C) entre o control e os tratamentos con factores de lume segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba.

Especie / Tratamento	<i>A. longifolia</i>		<i>A. mearnsii</i>		
		vellas	novas	vellas	novas
control	G	1,6 \pm 1,0 ^a	65,6 \pm 5,7 ^a	1,6 \pm 1,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	na	28,8 \pm 1,0 ^A	na	na
80 °C-5 min	G	73,6 \pm 3,2 ^b	88,8 \pm 3,0 ^b	2,4 \pm 0,97 ^a	1,6 \pm 3,1 ^a
	T ₅₀	12,0 \pm 0,0 ^A	18,2 \pm 2,0 ^B	27,6 \pm 6,9 ^A	na
80 °C-10 min	G	83,2 \pm 2,3 ^c	90,4 \pm 4,1 ^b	6,4 \pm 2,0 ^a	8,8 \pm 2,9 ^a
	T ₅₀	12,00 \pm 0,0 ^A	19,2 \pm 1,4 ^B	6,0 \pm 0,5 ^B	7,8 \pm 1,4 ^A
110 °C-5 min	G	68,8 \pm 8,5 ^b	37,6 \pm 8,2 ^c	58,4 \pm 3,4 ^b	64,8 \pm 5,1 ^b
	T ₅₀	14,8 \pm 1,0 ^A	20,6 \pm 5,0 ^B	10,8 \pm 0,5 ^B	12,0 \pm 0,6 ^A
110 °C-10 min	G	49,6 \pm 8,9 ^b	3,2 \pm 1,5 ^d	58,4 \pm 8,3 ^b	76,8 \pm 3,6 ^b
	T ₅₀	13,2 \pm 0,8 ^A	21,3 \pm 2,9 ^B	11,2 \pm 0,5 ^B	13,2 \pm 0,5 ^A
150 °C-5 min	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	na	na	na	na
150 °C-10 min	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	na	na	na	na
200 °C-5 min	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	na	na	na	na
200 °C-10 min	G	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^d	0,0 \pm 0,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	na	na	na	na
carbón	G	3,2 \pm 2,0 ^a	60,8 \pm 2,7 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a	0,8 \pm 0,8 ^a
	T ₅₀	na	29,0 \pm 1,4 ^A	na	na
cinza 1	G	4,0 \pm 1,3 ^a	62,2 \pm 4,5 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a	1,6 \pm 1,0 ^a
	T ₅₀	30,6 \pm 15,3 ^B	29,6 \pm 1,0 ^A	na	na
cinza 2	G	7,2 \pm 0,8 ^a	60,8 \pm 2,7 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a	2,4 \pm 1,6 ^a
	T ₅₀	13,6 \pm 1,9 ^A	29,0 \pm 1,4 ^A	na	na
cinza 3	G	4,0 \pm 1,7 ^a	51,2 \pm 4,1 ^a	0,8 \pm 0,8 ^a	0,8 \pm 0,8 ^a
	T ₅₀	13,7 \pm 1,6 ^A	28,6 \pm 2,0 ^A	na	na
fume 5 min	G	6,4 \pm 2,0 ^a	49,6 \pm 7,5 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a	1,6 \pm 1,0 ^a
	T ₅₀	12,0 \pm 2,0 ^A	29,9 \pm 1,0 ^A	na	40,0 \pm 22,1 ^A
fume 10 min	G	8,0 \pm 1,3 ^a	58,4 \pm 7,7 ^a	1,6 \pm 1,0 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	16,2 \pm 1,6 ^A	28,8 \pm 1,4 ^A	na	na
fume 15 min	G	8,0 \pm 2,6 ^a	52,0 \pm 7,7 ^a	2,4 \pm 7,7 ^a	0,0 \pm 0,0 ^a
	T ₅₀	28,8 \pm 11,7 ^B	29,4 \pm 2,1 ^A	38,7 \pm 1,0 ^A	na

Táboa S 3 Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SD) e T₅₀ en días (media \pm SD) para *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. A primeira fila de cada especie corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T₅₀. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T₅₀ (A, B, C) entre o control e os tratamentos con extractos acuosos aleloquímicos segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba.

Espece / Tratamento		control	100-eucalyptus	200-eucalyptus	100-acacia	200-acacia
<i>A. dealbata</i>	G	96.0 \pm 4.9 ^a	63.2 \pm 25.8 ^b	57.6 \pm 8.3 ^b	64.0 \pm 10.2 ^b	24.0 \pm 11.7 ^c
	T ₅₀	3.0 \pm 0.0 ^A	5.8 \pm 1.8 ^B	6.2 \pm 2.7 ^B	5.0 \pm 0.0 ^B	5.0 \pm 0.0 ^B
<i>A. mearnsii</i>	G	96.0 \pm 4.0 ^a	79.2 \pm 14.5 ^{ab}	77.6 \pm 10.0 ^{ab}	88.0 \pm 20.6 ^{ab}	60.0 \pm 25.5 ^b
	T ₅₀	5.0 \pm 0.0 ^A	5.8 \pm 1.8 ^A	5.8 \pm 1.8 ^A	5.0 \pm 0.0 ^A	6.0 \pm 2.2 ^A
<i>A. melanoxylon</i>	G	50.4 \pm 20.1 ^a	28.0 \pm 17.7 ^{ab}	27.2 \pm 21.4 ^{ab}	6.4 \pm 5.4 ^b	16.0 \pm 10.6 ^b
	T ₅₀	5.0 \pm 0.0 ^A	6.6 \pm 2.2 ^A	9.0 \pm 2.4 ^A	6.5 \pm 3.0 ^A	5.8 \pm 1.8 ^A
<i>A. longifolia</i>	G	78.4 \pm 7.8 ^a	61.6 \pm 37.3 ^{ab}	59.2 \pm 18.0 ^{ab}	30.4 \pm 22.0 ^b	22.4 \pm 14.3 ^b
	T ₅₀	8.2 \pm 1.8 ^A	9.0 \pm 0.0 ^A	9.0 \pm 0.0 ^A	7.4 \pm 2.2 ^A	9.0 \pm 0.0 ^A
<i>E. globulus</i>	G	52.0 \pm 22.8 ^{ab}	53.6 \pm 12.8 ^a	15.2 \pm 11.8 ^c	24.0 \pm 17.4 ^c	0.0 \pm 0.0 ^c
	T ₅₀	5.0 \pm 0.0 ^A	8.2 \pm 1.8 ^A	11.8 \pm 2.2 ^A	8.6 \pm 2.2 ^A	na
<i>P. lophantha</i>	G	76.0 \pm 9.8 ^a	61.6 \pm 12.5 ^{ab}	55.2 \pm 13.1 ^{ab}	59.2 \pm 12.8 ^{ab}	46.4 \pm 10.4 ^b
	T ₅₀	5.0 \pm 0.0 ^A	5.0 \pm 0.0 ^A	5.0 \pm 0.0 ^A	5.0 \pm 0.0 ^A	5.8 \pm 1.8 ^A
<i>P. americana</i>	G	93.6 \pm 3.6 ^a	87.2 \pm 5.9 ^{ab}	76.0 \pm 7.5 ^b	71.2 \pm 10.0 ^{bc}	52.8 \pm 11.1 ^d
	T ₅₀	5.0 \pm 0.0 ^A	8.2 \pm 1.8 ^A	11.0 \pm 2.0 ^A	7.6 \pm 4.0 ^A	8.4 \pm 5.6 ^A
<i>L. sativa</i>	G	96.0 \pm 2.8 ^a	92.8 \pm 5.2 ^a	77.0 \pm 17.4 ^a	42.4 \pm 25.2 ^{ab}	0.0 \pm 0.0 ^c
	T ₅₀	2.0 \pm 0.0 ^A	5.0 \pm 0.0 ^B	5.0 \pm 0.0 ^B	5.0 \pm 0.0 ^B	na

Táboa S 4. Resultados dos Modelos Lineais Xerais (GLMs) realizados para cada unha das especies albo para avalía-la influencia da fonte (control, acacia, eucalyptus) e a dose do extracto (100 g L⁻¹, 200 g L⁻¹) sobre as variábeis resposta (porcentaxe de xerminación e T₅₀). A sección da esquerda amosa os resultados para a porcentaxe de xerminación e a sección da dereita para o T₅₀. O nivel de referencia da variábel categórica fonte reflíctese entre parénteses. Niveis do p-value: ≤0,001 = ***; ≤0,01 = **; ≤0,05 = *; >0,05 = ns.

		Xerminación (%)				T ₅₀ (días)			
		Estimate	Std. error	t-value	p-value	Estimate	Std. error	t-value	p-value
<i>Acacia dealbata</i>	(Intercept)	96,00	7,22	13,29	***	3,00	0,54	5,56	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	-17,80	13,99	-1,27	ns	1,10	1,04	1,05	ns
	Eucalyptus	-1,40	13,99	-0,10	ns	1,70	1,04	1,63	ns
	Dose	-0,23	0,07	-3,16	**	0,01	0,01	1,11	ns
<i>Acacia mearnsii</i>	(Intercept)	24,00	1,96	12,23	***	5,00	0,68	7,40	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	0,05	3,80	0,01	ns	-0,40	1,31	-0,31	ns
	Eucalyptus	1,15	3,80	0,30	ns	-0,40	1,31	-0,31	ns
	Dose	-0,04	0,02	-1,88	ns	0,01	0,01	1,18	ns
<i>Acacia melanoxylon</i>	(Intercept)	50,40	7,17	7,03	***	5,00	0,97	5,15	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	-45,80	13,89	-3,30	**	-0,35	1,97	-0,18	ns
	Eucalyptus	-29,40	13,89	-2,12	*	1,39	1,91	0,72	ns
	Dose	0,04	0,07	0,61	ns	0,01	0,01	0,94	ns
<i>Acacia longifolia</i>	(Intercept)	19,60	2,43	8,08	***	8,20	0,58	14,16	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	-11,05	4,70	-2,35	*	-1,20	1,12	-1,07	ns
	Eucalyptus	-2,55	4,70	-0,54	ns	-0,40	1,12	-0,36	ns
	Dose	-0,01	0,02	-0,54	ns	0,01	0,01	1,38	ns
<i>Eucalyptus globulus</i>	(Intercept)	52,00	6,74	7,71	***	5,00	7,97e01	6,27	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	6,80	13,05	0,52	ns	1,20e+15	1,59	0,00	ns
	Eucalyptus	29,20	13,05	2,24	*	-4,00e-01	1,95	-0,20	ns
	Dose	-0,31	0,06	-4,63	***	3,60e-02	1,27e-02	3,19	***
<i>Paraserianthes lophantha</i>	(Intercept)	19,00	1,30	14,62	***	5,00	0,36	13,89	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	-2,20	2,52	-0,87	ns	-0,20	0,70	-0,29	ns
	Eucalyptus	-0,80	2,52	-0,32	ns	-0,60	0,70	-0,86	ns
	Dose	-0,02	0,01	-1,85	ns	0,01*	0,01*	1,11	ns
<i>Phytolacca americana</i>	(Intercept)	23,40	0,90	25,91	***	5,00	1,46	3,42	**
	(Fonte Control)								
	Acacia	-2,35	1,75	-1,34	ns	0,30	2,83	0,11	ns

	Eucalyptus	2,55	1,75	1,46	ns	1,90	2,83	0,67	ns
	Dose	-0,04	0,01	-4,10	***	0,02	0,01	0,23	ns
<i>Lactuca sativa</i>	(Intercept)	96,00	8,99	10,67	***	2,00	6,97e-16	3,17e15	***
	(Fonte Control)								
	Acacia	-19,60	17,41	-1,12	ns	3,00	1,29e-15	2,31e15	***
	Eucalyptus	36,40	17,41	2,09	*	3,00	1,29e-15	1,90e15	***
	Dose	-0,37	0,08	-4,09	***	3,96e-32	9,45e-18	0,00	ns

Táboa S 5 Fenóis e flavonoides encontrados nos extractos acuosos aleloquímicos dos filodios de *A. melanoxylon* e das follas de *E. globulus*. Amósanse aqueles compostos que obtiveron confianza tentativa ou nula nas análises e están ordenados por tempo de retención en minutos na mostra de eucalipto. m/z representa a ratio entre carga e masa, RT(min) é o tempo de retención en minutos, % en área é a abundancia na mostra, e o Score é a medida da confianza de identificación dos compostos baseada en diversos parámetros.

No	Composto proposto	Fórmula	m/z esperada	RT (min)	Acacia			Eucalyptus			
					m/z medida	% en área	Score	RT (min)	m/z medida	% en área	Score
1	Perseitol	C ₇ H ₁₆ O ₇	211,0823					1,04	211,0823	0,1	+
2	Malic acid	C ₄ H ₆ O ₅	133,0142					1,23	133,0143	0,7	+
3	Succinic acid	C ₄ H ₆ O ₄	117,0193					1,47	117,0193	0,3	+
4	Quinic acid	C ₇ H ₁₂ O ₆	191,0561	1,43	191,0558	1,2	+	1,99	191,0560	1,7	
5	Procyanidin	C ₃₀ H ₂₆ O ₁₃	593,1301					2,24	593,1298	0,3	
6	Epigallocatechin	C ₁₅ H ₁₄ O ₇	305,0667					2,27	305,0670	0,2	+
7	Procyanidin B2	C ₃₀ H ₂₆ O ₁₂	577,1351					2,31	577,1352	0,2	+
8	Juglone	C ₁₀ H ₆ O ₃	173,0244					2,37	173,0244	0,6	+
9	Kaempferol-trihexose	C ₃₃ H ₄₀ O ₂₁	771,1989					2,50	771,1994	0,1	
10	Tyrosol-hexoside-pentoside	C ₁₉ H ₂₈ O ₁₁	431,1559					2,55	431,1557	0,2	+
11	Benzoic acid	C ₇ H ₆ O ₂	121,0294	3,09	121,0295	3,8	+	2,61	121,0295	0,1	
12	Dihydrocaffeic acid	C ₉ H ₁₀ O ₄	181,0506	2,58	181,0506	3,6	+	2,80	181,0504	0,5	
13	Syringic acid	C ₉ H ₁₀ O ₅	197,0455	2,51	197,0455	2,6	+	2,82	197,0456	0,3	
14	Vanillic acid	C ₈ H ₈ O ₄	167,0350	2,47	167,0349	1,8	+	2,95	167,0350	0,3	
15	Quercetin-diglucoside	C ₂₇ H ₃₀ O ₁₇	625,1410					2,99	625,1406	0,1	
16	Cinchonain	C ₂₄ H ₂₀ O ₉	451,1035					3,03	451,1035	0,4	+
17	4-hydroxyphenethyl alcohol	C ₈ H ₁₀ O ₂	137,0608					3,04	137,0605	0,1	+
18	Nudiposide	C ₂₇ H ₃₆ O ₁₂	551,2134					3,07	551,2132	0,1	+
19	(1'S, 6'R)-8'-hydroxyabscisic acid B-D-glucoside	C ₂₁ H ₃₀ O ₁₀	441,1766					3,10	441,1767	0,2	+
20	2-methyl-phenyl-1-pentanol	C ₁₂ H ₁₈ O	177,1285					3,13	177,1284	0,1	+
21	4-hydroxy-3-methoxybenzyl alcohol	C ₈ H ₁₀ O ₃	153,0557	2,61	153,0556	2,1	+	3,24	153,0558	0,6	
22	Vanillin	C ₈ H ₈ O ₃	151,04068	2,64	151,0398	2,4	+	3,30	151,0400	0,1	
23	3,4,5,-Trimethoxybenzoic acid	C ₁₀ H ₁₂ O ₅	211,0612	3,57	211,0611	3,2	+	3,34	211,0612	0,8	
24	3,4,5,-Trimethoxybenzoic acid	C ₁₀ H ₁₂ O ₅	211,0612					3,34	211,0612	0,8	+
25	Luteolin 7-O-(2''-O-pentosyl) hexoside	C ₂₆ H ₂₈ O ₁₅	579,1355					3,48	579,1354	0,2	+
26	Tyrosol glucoside	C ₁₄ H ₂₀ O ₇	299,1136					3,49	299,1133	0,1	+
27	Quercitrin	C ₂₁ H ₂₀ O ₁₁	447,0933					3,79	447,0933	0,2	+

28	Kaempferol O-glucosyl-rhamnoside	C ₂₇ H ₃₀ O ₁₅	593,1512					3,88	593,1515	0,1	
29	2-methyl-phenyl-1-butanol	C ₁₁ H ₁₆ O	163,1128	3,93	163,1125	0,8	+	4,05	163,1128	0,1	
30	Maackiain	C ₁₆ H ₁₂ O ₅	283,0612					5,51	283,0613	0,3	-
31	Dihydroxy-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₄ O ₄	313,2384	6,31	313,2385	5,6	+	5,95	313,2383	0,0	+
32	Hydroxy-oxo-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₂ O ₄	311,2228					6,08	311,2227	0,2	+
33	Hydroxy-oxo-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₂ O ₄	311,2228	6,03	311,2227	3,2	+	6,97	295,2275	0,0	+
34	Palmitic acid	C ₁₆ H ₃₂ O ₂	255,2330	8,17	255,2329	39,9	-	8,16	255,2331	8,3	-

Táboa S 6. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade de rebentos, segundo os resultados dos tres GLMMs. O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = ns$.

	Estimate	Erro estándar	Z Value	Pr (> z)	Marginal R2 / Conditional R2
Tratamentos simples					0,70 / 0,46
(Intercept)	-2,570	0,687	-3,739	***	
(Control)					
Burn	1,182	0,762	1,551	ns	
Slash	3,888	0,628	6,195	***	
TLT	-0,000	0,000	-2,139	*	
Tratamentos repetidos					0,68 / 0,03
(Intercept)	4,229e-01	2,959e-01	1,429	ns	
(1 Slash)					
2 Slash	4,061e-02	2,386e-01	0,170	ns	
TLT	-2,876e-05	3,028e-04	-0,095	ns	
2 Slash : TLT	1,986e-03	6,086e-04	3,263	**	
Tratamentos combinados					
720 días					0,70 / 0,07
(Intercept)	- 1,322	0,521	-2, 539	*	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	1,203	0,320	3,757	***	
TLT	0,001	0,000	3,894	***	
360 días					0,70 / 0,10
(Intercept)	-1,720	0,585	-2,940	**	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	1,207	0,407	2,970	**	
1 Slash 2 Burn	1,176	0,268	4,375	***	
TLT	0,003	0,001	2,632	***	

Táboa S 7. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade de plántulas (xerminacións), segundo os resultados dos tres GLMMs. O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = ns$.

	Estimate	Erro estándar	Z Value	Pr (> z)	Marginal R2 / Conditional R2
Tratamentos simples					0,50 / 0,19
(Intercept)	0,598	0,819	0,793	ns	
(Control)					
Burn	1,699	0,970	1,751	ns	
Slash	0,452	0,840	0,538	ns	
TLT	0,004	0,001	-3,917	***	
Burn : TLT	0,002	0,001	2,130	*	
Slash :TLT	0,003	0,001	2,851	**	
Tratamentos repetidos					0,71 / 0,13
(Intercept)	4,267	0,414	10,311	***	
(1 Slash)					
2 Slash	-0,704	0,475	-1,482	ns	
TLT	-0,004	0,000	-9,442	***	
2 Slash : TLT	0,002	0,002	2,446	*	
Tratamentos combinados					
720 días					0,66 / 0,41
(Intercept)	5,865	0,293	19,983	***	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	-2,861	0,399	-7,161	***	
TLT	-0,005	0,000	-13,525	***	
2 Slash: TLT	0,005	0,001	4,860	***	
360 días					0,71 / 0,50
(Intercept)	5,482	0,371	14,749	***	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	-1,680	0,364	-4,609	***	
1 Slash 2 Burn	-2,784	0,238	-11,716	***	
TLT	-0,003	0,001	-3,714	**	

Táboa S 8. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade total de talos (rebentos e xerminacións), segundo os resultados dos tres GLMMs. O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = ns$.

	Estimate	Erro estándar	Z Value	Pr (> z)	Marginal R2 / Conditional R2
Tratamentos simples					0.62 / 0.32
(Intercept)	-0,090	0,487	-0,184	ns	
(Control)					
Burn	2,255	0,601	3,753	***	
Slash	2,546	0,487	5,231	***	
TLT	-0,001	0,000	-5,695	***	
Tratamentos repetidos					0.65 / 0.20
(Intercept)	4,711	0,317	14,848	***	
(1 Slash)					
2 Slash	-1,244	0,336	-3,698	***	
TLT	-0,004	0,000	-12,205	***	
2 Slash : TLT	0,003	0,001	5,029	***	
Tratamentos combinados					
720 días					0.66 / 0.41
(Intercept)	5,857	0,279	21,020	***	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	-2,655	0,359	-7,423	***	
TLT	-0,005	0,000	-14,387	***	
2 Slash: TLT	0,005	0,001	5,462	***	
360 días					0,67 / 0,44
(Intercept)	5,392	0.341	15,788	***	
(1 Slash 1 Burn)					
2 Slash 1 Burn	-2,417	0,207	0,690	***	
TLT	-0,003	0,001	-3,166	**	

LISTAXE DE FIGURAS

Figura 1. Rebento de <i>Ulex europaeus</i> (A) e plántula de <i>Adenocarpus complicatus</i> (B).....	28
Figura 2. Poboación invasora de <i>Acacia</i> en Padrón, Galiza.....	29
Figura 3. Detalle das sementes das 11 especies estudadas.....	45
Figura 4. Localización das poboacións de EEI dentro de Galiza nas que foron recollidas as sementes para levar a cabo os experimentos no laboratorio	46
Figura 5. Detalle do carbón (A) e a cinza (B) de <i>Acacia</i>	48
Figura 6. Detalle de sementes de <i>A. melanoxylon</i> (esquerda), <i>P. lophantha</i> (centro) e <i>A. longifolia</i> (dereita) tinguidas tras a realización da proba de tetrazolio.	52
Figura 7. Localización das oito masas forestais no distrito de Coimbra (Portugal), nas cales se levaron a cabo os experimentos de campo.	54
Figura 8. Detalle dunha operación de queima no lugar de estudo Lousã-Bandeira 2.	56
Figura 9. Porcentaxe media de xerminación (media \pm SD) de <i>D. carota</i> , <i>H. foetidum</i> e <i>O. glazioviana</i> no tratamento control e nos tratamentos con factores de lume. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.	67
Figura 10. Media do T ₅₀ (media \pm SD) de <i>D. carota</i> , <i>H. foetidum</i> e <i>O. glazioviana</i> no tratamento control e nos tratamentos con factores de lume. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.....	68
Figura 11. Distribución temporal da xerminación de <i>D. carota</i> (arriba), <i>H. foetidum</i> (centro) e <i>O. glazioviana</i> (abaixo) no tratamento control e nos tratamentos de lume. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días.	70
Figura 12. Viabilidade e xerminación trala aplicación dos factores de lume das sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> . Porcentaxe de xerminación media (media \pm SD) en barras e porcentaxe de viabilidade en liñas. Etiquetas diferentes sobre as barras para cada especie indican diferenzas significativas na porcentaxe de xerminación entre o control e os tratamentos de lume segundo a proba post-hoc de Tukey.....	75
Figura 13 T ₅₀ medio (media \pm SD) para sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> . Etiquetas diferentes sobre as barras indican diferenzas significativas entre os tratamentos con factores de lume segundo a proba post-hoc de Tukey.....	78
Figura 14. Distribución temporal da xerminación de sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> no tratamento control e nos tratamentos de lume. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días.....	79
Figura 15. Porcentaxe media de xerminación (media \pm SD) de <i>A. dealbata</i> , <i>A. mearnsii</i> , <i>A. melanoxylon</i> , <i>A. longifolia</i> , <i>E. globulus</i> , <i>P. lophantha</i> , <i>P. americana</i> e <i>L. Sativa</i> no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-	

acacia. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey.85

- Figura 16. T_{50} (media \pm SD) de *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. Etiquetas diferentes sobre as barras de cada especie indican diferenzas significativas entre o tratamento control e os demais tratamentos segundo as probas post-hoc de Tukey..... 86
- Figura 17. Distribución temporal da xerminación de *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no tratamento control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. O eixo vertical representa o número de sementes xerminadas, e o eixo horizontal o número de días..... 87
- Figura 18. Detalle dunha subparcela de mostraxe nunha parcela queimada (A) e dunha subparcela de mostraxe nunha parcela cortada (B). 96
- Figura 19. Densidade media (media \pm SE) dos rebentos (A, D, G), das plántulas (B, E, H) e densidade total media (C, F, I) nas parcelas baixo os distintos tratamentos: tratamentos simples (A, B, C), tratamentos de corta repetida (E, E, F) e tratamentos combinados de corta e queima (G, H, I). 97
- Figura 20. Altura media (media \pm SE) dos rebentos (A, D, G), das plántulas (B, E, H) e altura total media (C, F, I) nas parcelas baixo os distintos tratamentos: tratamentos simples (A, B, C), tratamentos de corta repetida (E, E, F) e tratamentos combinados de corta e queima (G, H, I). 100

LISTAXE DE TÁBOAS

Táboa 1. Resumo das xeracións de incendios	27
Táboa 2. Especies estudadas, familias e ordes ás que pertencen e orixe das mesas. Localización das poboacións en Galiza, onde foron recollidas as sementes para os estudos levados a cabo ..	46
Táboa 3. Tratamentos aplicados a cada unha das especies estudadas. Os tratamentos agrupáronse en función de se foron medidas de xerminación, resposta ós factores do lume, ós extractos acuosos aleloquímicos ou control mecánico.	49
Táboa 4. Caracterización das masas forestais de <i>A. dealbata</i> antes do inicio da aplicación dos tratamentos de control de EEI. DBH: diámetro á altura do peito (media \pm SE); área basal ; altura modal; densidade media (media \pm SE).....	55
Táboa 5. Tratamentos levados a cabo en cada lugar de estudo. En cada un dos lugares de estudo pode haber unha ou máis parcelas co mesmo tipo de tratamento.	56
Táboa 6. Porcentaxe de xerminación media (media \pm SD) e T ₅₀ (media \pm SD) para sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> no tratamento de escarificación. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas na proba HSD de Tukey realizada entre ambos estados de maduración para o porcentaxe de xerminación e o T ₅₀	74
Táboa 7 Porcentaxe de dormencia media (media \pm SD) para sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> despois da aplicación dos tratamentos cos factores de lume e escarificación. Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas na proba HSD de Tukey realizada entre o control e os diferentes tratamentos en cada especie e estado de maduración para o porcentaxe de xerminación e o T ₅₀	76
Táboa 8. Fenois e flavonoides encontrados nos extractos acuosos aleloquímicos dos filodios de <i>A. melanoxyton</i> e das follas de <i>E. globulus</i> . Amósanse aqueles compostos que obtiveron confianza alta ou media nas análises e están ordenados por tempo de retención en minutos na mostra de eucalipto. m/z representa a ratio entre carga e masa, RT(min) é o tempo de retención en minutos, % en área é a abundancia na mostra, e o Score é a medida da confianza de identificación dos compostos baseada en diversos parámetros.....	89
Táboa S 1. Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SD) e T ₅₀ en días (media \pm SD) para <i>D. carota</i> , <i>H. foetidum</i> e <i>O. glazioviana</i> no control e nos tratamentos con factores de lume. A primeira fila de cada tratamento corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T ₅₀ . Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T50 (A, B, C) entre o control e os tratamentos con factores de lume segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba.....	137
Táboa S 2. Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SE) e T ₅₀ en días (media \pm SE) para sementes vellas e novas de <i>A. longifolia</i> e <i>A. mearnsii</i> no control, na escarificación e nos	

tratamentos con factores de lume. A primeira fila de cada tratamento corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T_{50} . Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T_{50} (A, B, C) entre o control e os tratamentos con factores de lume segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba. 138

- Táboa S 3 Porcentaxe de xerminación final media (media \pm SD) e T_{50} en días (media \pm SD) para *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* e *L. sativa* no control e nos tratamentos 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia e 200-acacia. A primeira fila de cada especie corresponde coa porcentaxe de xerminación (G) e a segunda coa T_{50} . Etiquetas diferentes indican diferenzas significativas para cada especie na xerminación (a, b, c) e no T_{50} (A, B, C) entre o control e os tratamentos con extractos acuosos aleloquímicos segundo o contraste de Tukey. “na” indica que non houbo réplicas abondo para face-la proba. 139
- Táboa S 4. Resultados dos Modelos Lineais Xerais (GLMs) realizados para cada unha das especies albo para avalia-la influencia da fonte (control, acacia, eucalyptus) e a dose do extracto (100 g L^{-1} , 200 g L^{-1}) sobre as variábeis resposta (porcentaxe de xerminación e T_{50}). A sección da esquerda amosa os resultados para a porcentaxe de xerminación e a sección da dereita para o T_{50} . O nivel de referencia da variábel categórica fonte reflíctese entre parénteses. Niveis do p-value: $\leq 0,001 = ***$; $\leq 0,01 = **$; $\leq 0,05 = *$; $> 0,05 = \text{ns}$ 140
- Táboa S 5 Fenóis e flavonoides encontrados nos extractos acuosos aleloquímicos dos filodios de *A. melanoxylon* e das follas de *E. globulus*. Amósanse aqueles compostos que obtiveron confianza tentativa ou nula nas análises e están ordenados por tempo de retención en minutos na mostra de eucalipto. m/z representa a ratio entre carga e masa, RT(min) é o tempo de retención en minutos, % en área é a abundancia na mostra, e o Score é a medida da confianza de identificación dos compostos baseada en diversos parámetros. 142
- Táboa S 6. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade de rebentos, segundo os resultados dos tres GLMMs. O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = \text{ns}$ 144
- Táboa S 7. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade de plántulas (xerminacións), segundo os resultados dos tres GLMMs. O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = \text{ns}$ 145
- Táboa S 8. Efectos das operacións de control (corte, queima e combinacións de corte e queima) e do TLT sobre a densidade total de talos (rebentos e xerminacións), segundo os resultados dos tres GLMMs. . O nivel de referencia reflíctese entre parénteses. A táboa amosa os coeficientes dos modelos, os seus respectivos erros estándar, o estatístico z e as probabilidades asociadas: $\leq 0.001 = ***$; $\leq 0.01 = **$; $\leq 0.05 = *$; $> 0.05 = \text{ns}$ 146

RELACIÓN DE PUBLICACIONES

Neste apartado lístanse, na orde descrita: a relación de publicacións reproducidas total ou parcialmente no corpo da tese, as publicacións en revisión e en preparación, o permiso explícito das revistas para a reprodución de contido, as aportacións a congresos e outras publicacións derivadas da investigación da tese.

Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*.

Sheila F. Riveiro¹, Juan García-Duro^{2,3}, Óscar Cruz¹, Mercedes Casal¹, Otilia Reyes¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

²Institutul Național de Cercetare-Dezvoltare în Silvicultură Marin Drăcea. Bdul. Eroilor 128. 077190 Voluntari, Ilfov. Romania

Global Ecology and Conservation (2019). ELSEVIER

eISSN: 2351-9894

JCR IF: 2.526, Quartile: Q2; 45/169 (ecology), 12/65 (biodiversity conservation)

SJR Index: 1.165; Quartile: Q1

<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00730>

Contribución da Sheila F. Riveiro: conceptualización, metodoloxía, investigación, preparación dos datos, escritura do manuscrito.

Fire and seed maturity drive the viability, dormancy, and germination of two invasive species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. and *Acacia mearnsii* De Wild.

Sheila F. Riveiro¹, Óscar Cruz¹, Otilia Reyes¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

Annals of forest science (2020). BMC, Springer Nature

eISSN: 1297-966X; ISSN: 1286-4560

JCR IF: 2.033, Quartile: Q1; 15/67(forestry)

SJR Index: 0.834; Quartile: Q1

<https://doi.org/10.1007/s13595-020-00965-x>

Contribución da Sheila F. Riveiro: conceptualización, metodoloxía, investigación, preparación e análise dos datos, escritura do manuscrito.

Are the invasive species *Acacia melanoxylon* and *Eucalyptus globulus* drivers of other species invasion? Testing their allelochemical effects on germination.

Sheila F. Riveiro¹, Óscar Cruz², Otilia Reyes¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

²Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional. Universidade de Santiago de Compostela. EPSE Campus Terra, 27002 Lugo, España

Aceptada con revisións menores

New Forests. Springer

eISSN: 1297-966X; ISSN: 1286-4560

JCR Impact Factor: 2.2, Quartile: Q2; 26/88 (forestry)

SJR Index: 0.6114; Quartile: Q1

Os datos do artigo están dispoñíbeis baixo petición a autora en Zenodo, con DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.5910035>

Contribución da Sheila F. Riveiro: conceptualización, metodoloxía, investigación, preparación e análise dos datos, escritura do manuscrito.

Using disturbance-based methods to control a disturbance-adapted invasive plant species. The case of *Acacia dealbata* in Portugal.

Sheila F. Riveiro¹, Mauro Nereu^{2,3}, Otilia Reyes¹, Joaquim S. Silva^{2,3}

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

²Instituto Politécnico de Coimbra, Escola Superior Agrária de Coimbra, Bencanta, 3045-601 Coimbra, Portugal

³Centro de Ecología Funcional, Universidade de Coimbra, Calçada Martim de Freitas, 3000-456 Coimbra, Portugal

En preparación

Contribución da Sheila F. Riveiro: investigación, preparación e análise dos datos, escritura do manuscrito.

Información ORCID da autora e os demais coautores:

Sheila F. Riveiro: 0000-0001-5078-020X

Joaquim S. Silva: 0000-0001-6604-6878

Juan García-Duro: 0000-0003-2550-876X

Mauro Nereu: 0000-0001-7484-1177

Mercedes Casal: 0000-0002-1020-2402

Óscar Cruz: 0000-0002-7661-0724

Otilia Reyes: 0000-0002-2276-7734



From: Permissions Helpdesk permissionshelpdesk@elsevier.com
To: Sheila F. Riveiro sheila.riveiro@usc.es

Dear Sheila F. Riveiro,

Thank you for contacting us.

We hereby grant you permission to reproduce the material detailed below in print and electronic format at no charge subject to the following conditions:

RE: Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*, Global Ecology and Conservation, Volume 20, October 2019, e00730.

1. If any part of the material to be used (for example, figures) has appeared in our publication with credit or acknowledgement to another source, permission must also be sought from that source. If such permission is not obtained then that material may not be included in your publication/copies.
2. Suitable acknowledgement to the source must be made, either as a footnote or in a reference list at the end of your publication as follows:

“This article was published in Publication title, Vol number, Author(s), Title of article, Page Nos, Copyright Elsevier (or appropriate Society name) (Year).”
3. This permission is granted for non-exclusive world rights in all languages.
4. Reproduction of this material is granted for the purpose for which permission is hereby given, and includes use in any future editions.

Kind regards,
Thomas Rexson Yesudoss
Copyrights Specialist
ELSEVIER | HCM - Health Content Management

Visit [Elsevier Permissions](#)

From: Open Research Support orsupport@springernature.com
To: Sheila F. Riveiro sheila.riveiro@usc.es

Dear Sheila F. Riveiro,

Thank you for contacting Springer Nature.

Copyright on any research article in open access (OA) journals published by Springer Nature is retained by the author(s). Authors grant Springer Nature a license to publish the article and identify itself as the original publisher. Authors also grant any third party the right to use the article freely as long as its integrity is maintained and its original authors, citation details and publisher are identified.

OA articles in Springer Nature journals are predominantly published under Creative Commons Attribution v4.0 International license (CC BY). For more information please read our [journal policy](#).

The majority of articles published in any journals under the open access (OA) publishing model are made available under the Creative Commons Attribution (CC-BY) license, which means they are accessible online without any restrictions and can be re-used in any way, subject only to proper attribution (which, in an academic context, usually means citation).

In order to check the type of license and how can it be used, please access the Copyright information at the bottom of the article.

To learn more about copyright and licensing for each of our publishing brands, please visit:

[BMC](#)
[SpringerOpen](#)
[Nature Research](#)
[Palgrave Macmillan](#)
[Springer](#)

If you have any questions, please do not hesitate to contact us quoting your Ticket ID [#7860407].

With kind regards,

--

Camille Ubalde
Global Open Research Support Specialist
Author Service

Springer Nature Group
www.springernature.com



Comunicacións a congresos derivadas da tese:

Effect of charcoal and ash from forest fires on the reproductive behavior of two native species versus two invasive species.

Sheila F. Riveiro¹, Óscar Cruz¹, Otilia Reyes¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

Virtual EGU General Assembly 2021. Online, 19-30 abril 2021.

Are allelopathy substances useful to control emergence of IAS? A field test.

Sheila F. Riveiro¹, Óscar Cruz¹, Otilia Reyes¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

VIII Encontro da Mocidade Investigadora. Online, , 26-28 de maio 2021.

Exploring the two-way relationships between fire and two Australian fire-adapted plant invaders to support ecosystem management

Joaquim S. Silva^{1,2}, Ernesto Deus^{1,2}, Mauro Nereu^{1,2}, Luís Queirós^{1,2}, Sheila F. Riveiro³, Dionathan Gerber^{2,4}, Paulo Fernandes⁵

¹Instituto Politécnico de Coimbra, Escola Superior Agrária de Coimbra, Bencanta, 3045-601 Coimbra, Portugal

²Centro de Ecologia Funcional, Universidade de Coimbra, Calçada Martim de Freitas, 3000-456 Coimbra, Portugal

³Grupo Bioaplic. Área de Ecoloxía, Departamento de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

⁴Instituto Politécnico de Bragança, Centro de Investigación de Montanha (CIMO), Campus Santa Apolónia, 5300-253 Bragança, Portugal

⁵Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Centre for the Research and Technology of Agro-Environmental and Biological Sciences, Portugal

Fourth International Congress on Biological Invasions (ICBI). Christchurch Town Hall, Nova Zelandia 1–4 Maio 2023

Outras publicacións derivadas da tese:

Especies invasoras e incendios forestales en el NW de la Península Ibérica en Ecología de la regeneración de zonas incendiadas (2018). ISBN: 978-84-09-05946-1

Otilia Reyes¹, Oscar Cruz¹, Juan García-Duro¹, Diego Arán¹, Raquel Gago¹, Sheila F. Riveiro¹, Mercedes Casal¹

¹Grupo Bioaplic. Área de Ecología, Departamento de Biología Funcional, Facultade de Biología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

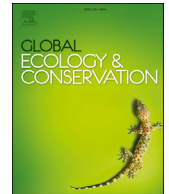
Efectos de la severidad: bases para la gestión post-incendio en Consejos de Gestión Forestal en el marco de los incendios forestales (2023). ISBN: 978-84-19682-13-0

Coord.: Luz Valbuena¹, Otilia Reyes², Carmen Quintano³. Col.: [...], Sheila F. Riveiro², [...].

¹Área de Ecología, Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, Universidad de León, 24071 León, España.

²Grupo Bioaplic. Área de Ecología, Departamento de Biología Funcional, Facultade de Biología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España

³Departamento de Tecnología Electrónica, Escuela de Ingenierías Industriales, Universidad de Valladolid, 47011 Valladolid, España



Original Research Article

Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*

Sheila F. Riveiro^{*}, Juan García-Duro¹, Óscar Cruz, Mercedes Casal, Otilia Reyes

Área de Ecoloxía, Dpto. de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782, Santiago de Compostela, Spain



ARTICLE INFO

Article history:

Received 1 February 2019

Received in revised form 24 July 2019

Accepted 24 July 2019

Keywords:

Invasive alien species

Germination

Fire factors

Daucus carota

Helichrysum foetidum

Oenothera glazioviana

ABSTRACT

Fire is an ecological factor that affects ecosystem structure and functioning and determines later recovery of the ecosystem through the modification of biological processes, such as seed germination and seedling establishment. Another factor that modifies ecosystems is the presence of invasive alien species, which easily colonize new habitats after disturbances such as forest fires. Within this research, we analysed the germination response to fire of three species that share a habitat, one native species (*Daucus carota* L.) and two invasive alien species (*Helichrysum foetidum* (L.) Moench and *Oenothera glazioviana* Micheli) to identify and compare the effects of fire on the germination of these three species. For this purpose, germination tests were performed by using seeds treated with heat, smoke, charcoal and ash, simulating conditions of forest fires.

The three species showed slightly different responses to fire factors. At high levels, heat and ash prevented the germination of the three species. In contrast, intermediate heat shocks and some smoke treatments stimulated *O. glazioviana* germination, while the other species remained unaffected. *H. foetidum* presented high germination success for most treatments. The difference in the germination response of the three species can change the current balance among three species in natural fire-prone ecosystems, contributing to the spread of *O. glazioviana* and *H. foetidum* to new areas and potentially reducing native *D. carota* populations.

© 2019 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. Introduction

Fires and alien species invasion are two of the main environmental factors affecting both natural and managed ecosystems (Mack and D'Antonio, 1998; Keeley, 2006; Baeza et al., 2007), particularly in the recent decades. Fire has played an important role in ecosystems due to its influence on species' evolution processes (Trabaud, 1992) and has been present in many ecosystems on Earth for millennia (Pausas, 2004; Keeley et al., 2011). Because of climate change, fire recurrence and intensity are increasing, burning millions of hectares every year, affecting ecosystems and human populations (Pausas, 2004).

* Corresponding author.

E-mail address: sheila.fernandez.riveiro@rai.usc.es (S.F. Riveiro).

¹ Present address: Institutul Național de Cercetare-Dezvoltare în Silvicultură Marin Drăcea. Bdul. Eroilor 128. 077190 Voluntari, Ilfov. Romania.

Fires are increasing in savanna and grassland, primarily in the tropics but also in temperate regions (Flannigan et al., 2009). In southern Europe, the area burned has increased as a result of changes in agricultural policy causing rural exodus and the establishment of forest and shrubland on abandoned land (Mouillot and Field, 2005). In Europe, the northwest of the Iberian Peninsula is the region with the highest forest fire activity (San-Miguel-Ayanz et al., 2012). In Galicia (northwest of the Iberian Peninsula), during the decade 2001–2010, forest fires burned 288,732.10 ha of shrublands and forests (Cubo et al., 2012), which is more than 25% of the total forest area of the region. In addition, both intensity and recurrence of fires are expected to increase due to climate change and land-use change (IPCC, 2014), which will also favour the colonization of non-native plants (Thuiller et al., 2008; Wang et al., 2017).

In fire-prone ecosystems, fire has shaped plant traits, and some species present adaptations to fire, such as resprouting, serotinity or heat-shock triggered germination (Keeley et al., 2011). Fire modifies plant communities by reducing or completely removing aboveground vegetation, leaving open gaps where the same or new species can establish. Fires often affect seed germination and determine establishment of seedlings (Guthrie et al., 2016). Some invasive species are able to establish themselves in ecosystems affected by fire (Hulme et al., 2007; García-Duro et al., 2019), usually due to their quick germination (Arán et al., 2013) and/or to the stimulation of their seeds by fire factors (Arán et al., 2017; Cruz et al., 2017).

Invasive alien species affect the recovery of native species after fire because the invasive species are usually strong competitors (Levine et al., 2003; Hager, 2004), driving reductions of the area occupied by native species. In fact, 80% of threatened species around the world are at risk due to competition caused by invasive species (Pimentel et al., 2005). On the global scale, the presence of non-native invasive species in local ecosystems has substantial negative economic and environmental impacts (Pimentel et al., 2005).

A high proportion of coastal areas in Galicia are protected under the Natura 2000 Network and include several natural ecosystems and priority habitats included in the EU Habitats Directive (Council Directive 92/43/EEC, 1992). In these habitats, together with other similar endemic species, we find *Daucus carota* L. (Apiaceae), a widespread species of wild carrot present throughout the Galician territory (Castroviejo, 1986–2015) and native to Europe, temperate Asia and northern Africa. In exotic environments, such as the western Oregon Upland Prairies, burning favours the establishment of this species (Maret and Wilson, 2005). *D. carota* is of importance due to the possibility of this species harbouring genes for carrot improvement, which is why *D. carota* has been included in Annex I of the International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture (Collett et al., 2011).

Commonly sharing habitat with this native species are *Helichrysum foetidum* (L) Moench (Asteraceae) and *Oenothera glazioviana* Micheli (Onagraceae), two alien species that have invaded forest and agricultural lands (Fagúndez and Barrada, 2007).

H. foetidum is native to South Africa, was introduced in Galicia as an ornamental species and is naturalized in littoral areas (Gutián et al., 1988). In fynbos, this species is a fire ephemeral and presents low germination, but it can be enhanced by fire (Brown et al., 2003).

The *Oenothera* genus is native to America, but *O. glazioviana* arose in central Europe by hybridization (Castroviejo, 1986–2015). Currently, this species is present all over the world due to its high potential for invasion (Mihulka and Pyšek, 2001). *O. glazioviana* also has a coastal distribution in Galicia (Castroviejo, 1986–2015), but it is even more generalist than *H. foetidum* and tends to establish in altered environments. The three species are biennial forbs, have dormant seeds and form soil seeds banks (Baskin and Baskin, 1994; Teketay, 1997; Brown et al., 2003; Clark and Wilson, 2003; Maret and Wilson, 2005). *O. glazioviana* is the only one of the three species studied that has seeds with hard coats. Indeed, the habitats that the three species occupy are often affected by fire, which might provide the suitable environment for these species to establish and maintain their populations (Thuiller et al., 2008; Wang et al., 2017). Furthermore, associated with a high recurrence of fire, there is a risk that the invasive species outcompete native ones. Heat, ash, charcoal and smoke produced during forest fires exert notable effects on the germination of many species. Moderate heat may stimulate germination of some species, and high heat may inhibit germination in many species (Keeley, 1987; Rivas et al., 2006; Herrero et al., 2007). Ash produced during forest fires modifies germination of many species, and in some cases, large concentrations of ash inhibit germination (Reyes and Casal, 2004; Kembal et al., 2010). Charcoal can have stimulating or neutral effects (Keeley and Fotheringham, 2000; Reyes et al., 2015b) on seeds germination. In species from the Mediterranean basin, smoke stimulate germination (Çatav et al., 2014) not modify it (Reyes and Traubaud, 2009; Reyes et al., 2015a) or even inhibit it (Ne'eman et al., 2012). These four fire factors can enhance or reduce the germination of some plant species, leading to a very different colonization of the space after the occurrence of a fire.

Understanding the germination response to fire invasive alien species is important to manage them properly because these species currently share habitat with native species, such as *D. carota*, that could be displaced from their natural habitat. For these reasons, this study has been carried out with the following objective: to analyse the effects of fire through its main factors (heat, smoke, ash and charcoal) on *D. carota*, *H. foetidum* and *O. glazioviana*.

2. Material and methods

To identify differences in the germination response of *D. carota*, *H. foetidum* and *O. glazioviana* to fire factors and to determine whether their germination response is related to being or not an invasive species, we conducted a series of germination tests consisting of 18 treatments. Different levels of the main fire factors (heat, charcoal, ash and smoke) were tested.

Seeds of the three different species were collected during the seed dispersal season, in summer 2015, from natural populations in an area close to the Natura 2000 site Carnota-Monte Pindo (42°53'15"N 9°08'06"W), in W Galicia. The seeds were taken from at least 30 individuals of each species in order to cover the environmental and genetic diversity of the population, and the seeds were stored in open paper bags under laboratory conditions (21 °C and <70% RH) until the beginning of the germination tests (2 months later). The microclimate of Carnota-Monte Pindo does not present frosts, and therefore, the seeds were not vernalized.

In addition to the control, seventeen fire treatments were performed following previous studies (Cruz et al., 2017): eight heat treatments (80°C-5 min, 80°C-10 min, 110°C-5 min, 110°C-10 min, 150°C-5 min, 150°C-10 min, 200°C-5 min, 200°C-10 min), one charcoal treatment (0.26 g/Petri dish, the equivalent of 411 kg/ha), five ash treatments (Ash1: 0.027 g/Petri dish ≈ 43.5 kg/ha, Ash2: 0.055 g/Petri dish ≈ 87 kg/ha, Ash3: 0.110 g/Petri dish ≈ 174 kg/ha, Ash4: 0.275 g/Petri dish ≈ 435 kg/ha, Ash5: 0.550 g/Petri dish ≈ 870 kg/ha) and three smoke treatments (Smoke-5 min, Smoke-10 min, Smoke-15 min).

A forced-air oven was used to apply the heat shocks; the selected temperatures corresponded with the most likely temperatures and time in the soil surface layer (0–5 cm depth) in forest fires (Salgado et al., 1995).

Charcoal, ash and smoke were obtained from burning twigs and branches of *Ulex europaeus* L., which is one of the predominant species in Galician ecosystems. The amount of ash used was based on the quantities of ash per hectare measured by Soto et al. (1997) in fires of moderate intensity in Galicia. The amount of charcoal was selected based on the quantity recorded in experimental forest fires in Scandinavia (Ohlson and Tryterud, 2000). Ashes were separated with a 0.4 mm sieve and charcoal with a 2.4 mm sieve. Smoke treatments were performed by direct exposure of the seeds to aerosol smoke-saturation conditions using the "Fume 2000" smoke applicator (Reyes and Trabaud, 2009; Reyes et al., 2015b) based on the methodology proposed by de Lange and Boucher (1990). Smoke was generated by burning aerial parts of *Ulex europaeus* L., a shrub species often associated with the 3 studied species in the northwest of the Iberian Peninsula. Seeds placed in Petri dishes were introduced into a smoke-saturated fabric chamber and were maintained in these conditions for 5, 10 or 15 min. These treatments coincide with those tested by other authors in fire-prone areas (Keeley and Fotheringham, 1998; Thomas et al., 2010).

For each treatment, 5 replicates of 25 seeds were made. Each replicate was placed in a 9 cm diameter Petri dish, using cellulose filter paper as substrate. At the beginning of the experiment, 4 mL of distilled water was added to each replicate; subsequently, seeds were evaluated three times a week, and on those days, more water was added to keep seeds moist.

Seed incubation was performed in a germination chamber. Following other studies (Reyes et al., 2015a; Cruz et al., 2017), the thermo-photoperiod was 16 h of light at 24 °C and 8 h of darkness at 16 °C, simulating the favourable conditions during the germination period for these species (spring). Germination was checked three times every week for 35 days. A seed was considered to have germinated when it showed a visible radicle. The data obtained were used to calculate the average germination percentage and the distribution of germination over time.

The differences in germination percentage were tested using linear mixed models because they are an extension of simple linear models for data that involve random effects, such as non-independent, multilevel/hierarchical, longitudinal, or correlated data. The model tested here accounts for the intensity level, nested within the corresponding fire factors. A posteriori HSD Tukey tests were performed to compare each treatment to the control within each species. Also, treatments were compared across species. Those analyses were performed in R, with the lme4 (Bates et al., 2015) and multcomp (Hothorn et al., 2008) packages.

3. Results

3.1. Germination percentage

The germination percentage varied depending on the species and treatment (Fig. 1). Statistical analysis detected highly significant differences ($p < 0.001$) between the control and some fire factors in the three species. The value of control germination reached by the native species, *D. carota*, was 34.4% (Fig. 1a), and the values reached by the invasive species were 77.6% in *H. foetidum* (Fig. 1b) and 12.0% in *O. glazioviana* (Fig. 1c), being significantly different ($p < 0.005$).

Moderate heat treatments (80°C-5 min and 80°C-10 min) significantly stimulated the germination of *O. glazioviana* reaching 35.2% and 31.2% (Fig. 1c), respectively, while they did not modify the germination of *D. carota* and *H. foetidum* (Fig. 1a and b). With intermediate heat treatments (110°C-5 min and 110°C-10 min), *D. carota* experienced significant reductions in germination (12.8% and 9.6%, Fig. 1a), *H. foetidum* was not modified (Fig. 1b), and *O. glazioviana* increased its germination (79.2% and 73.2%, Fig. 1c) 6-fold higher than its control germination. High-intensity heat (150°C-5 min, 150°C-10 min, 200°C-5 min, 200°C-10 min) completely inhibited germination (Fig. 1a, b, c).

Charcoal treatment did not modify the germination percentage in any of the three species studied. Ash treatments tended to reduce the germination of the three species as the ash concentration increased, to the point that Ash4 and Ash5 completely inhibited germination for all species (Fig. 1a, b, c). In addition, Ash2 significantly reduced the germination of *H. foetidum* (40.8%, Fig. 1b), and Ash3 reduced the germination of *D. carota* to 11.2% and *H. foetidum* to 8.8% (Fig. 1a and b). Smoke treatments did not alter the germination of *D. carota* and *H. foetidum*; however, low- and high-exposure treatments (Smoke-5 min and Smoke-15 min) strongly stimulated the germination of *O. glazioviana*, in contrast to the intermediate exposure treatment (Smoke-10 min), which maintained germination values close to the control (Fig. 1c).

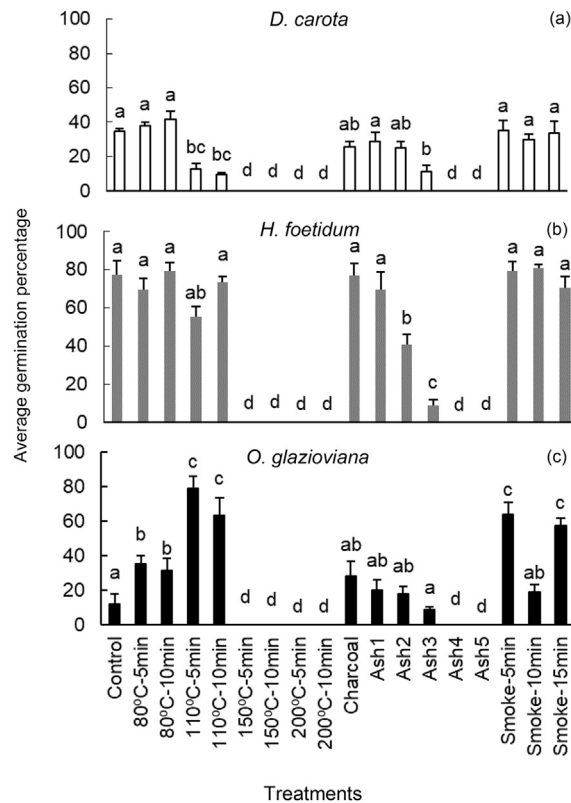


Fig. 1. Average germination percentage ($\bar{x} \pm \text{SEM}$) for seeds of *D. carota* (a), *O. glazioviana* (b) and *H. foetidum* (c). Different labels over the bars for each species indicate significant differences in the HSD Tukey test performed between the control and fire treatments.

In summary, none of the fire treatments stimulated *D. carota* and *H. foetidum* seed germination, but heat (moderate and intermediate levels) and smoke enhanced the germination of *O. glazioviana*. Charcoal did not modify the germination of the three species, and ash produced significant reductions in germination as the ash concentration increased. The seed germination of the three species was inhibited at high levels of heat and ash.

3.2. Temporal distribution of germination

D. carota showed a regular pattern of germination over time, with high percentage of germination after the eighth day after sowing (Fig. 2a). Control germination started on the third day and progressed gradually until the twentieth day; afterwards, germination declined and became sporadic. In the charcoal and ash treatments, germination was slower and remained low until the end of the experiment. The smoke and moderate heat treatments followed a similar pattern to the control.

In *H. foetidum* the seed control germination was markedly high and early, concentrated between the third and tenth post-sowing day, after which almost all the seeds had germinated (Fig. 2 b). A delay of germination was observed in seeds treated with 110°C-5 min, 110°C-10 min, Ash2 and Ash3, whose germination did not begin until the sixth day. The moderate heat, charcoal, Ash1 and smoke treatments were similar to the control.

The vast majority of seeds from *O. glazioviana* germinated during a short period of time. Most of the treatments started germination on the sixth day after sowing and ended before 15 days. Some late sporadic germination occurred in seeds treated with charcoal and ash, whose germination was lower but extended over time.

4. Discussion

Fire affects the germination response of the native species *D. carota* and invasive alien species *H. foetidum* and *O. glazioviana* in different ways. Heat treatments under 110°C-10 min stimulated *O. glazioviana* germination. This stimulation is a common effect of fire on species with hard-coated seeds (Keeley and Fotheringham, 2000; Herrero et al., 2007; Reyes and Trabaud, 2009), such as those of *O. glazioviana*. The stimulation of seed germination by heat is usually due to the seed coat melting or cracking caused by high temperatures (Kamal and Behere, 2002) that make the seed coats permeable to both water and oxygen, breaking the exogenous dormancy (Keeley, 1987; Keeley and Fotheringham, 2000). However, after cracking

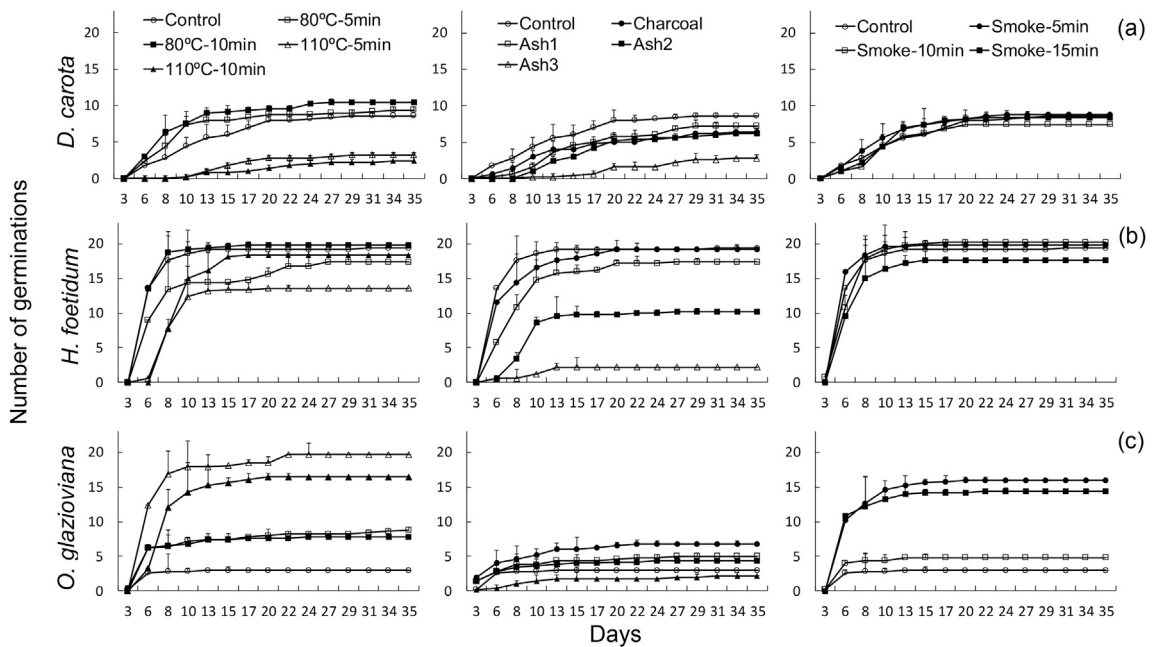


Fig. 2. Temporal distribution of germination + SD of *D. carota* (a), *H. foetidum* (b) and *O. glazioviana* (c) in treatments without total suppression of germination.

the seed coats, high temperatures can damage the embryo, making germination impossible. Previous works demonstrate that the balance among both processes can trigger a massive post-fire germination in different species (Herrero et al., 2007; Arán et al., 2017; García-Duro et al., 2019). Regarding our three species, the relatively low germination of the native species *D. carota* under low and intermediate heat shocks contrasts with the high *H. foetidum* germination and the stimulation of *O. glazioviana* germination, making both invasive alien species more likely to succeed in fire-prone environments under these specific conditions. High temperatures above 110°C-10 min totally prevent germination of three species.

Other studies link charcoal addition to increased germination (Keeley and Fotheringham, 2000). We did not find any effect on the germination response of native or invasive alien species; perhaps the effects of charcoal depend on the type of the burned material and hence are strongly related to the target species' native or alien status (Reyes et al., 2015b; García-Duro et al., 2019).

In contrast to charcoal, ash had a significantly negative impact on the germination of the three species, *H. foetidum* being the most sensitive one. The decreased germination associated with ash addition has already been found in other species (Reyes and Casal, 2004; Kembell et al., 2010; Cruz et al., 2017), and it is likely caused by the increase of the osmotic pressure induced by ashes, according to González-Rabanal and Casal (1995). Although large quantities of ash prevented any germination in all three studied species, *H. foetidum* also showed a strong decrease in germination under low-intermediate ash quantities. However, despite those negative effects, *H. foetidum* overall germination success remained higher than *D. carota* germination. Hence, alien species are supposed to be strong competitors to *D. carota* and other native species in post-fire burned environments.

The influence of smoke components on seed germination has been widely studied, and the majority of the identified smoke-stimulated species are native to the Mediterranean ecosystems across the world (Keeley and Pausas, 2018). *H. foetidum* in South African fynbos presents low germination in control treatments and reacts positively to smoke (Brown et al., 2003). However, those stimulating effects were not displayed by *H. foetidum* in southwest Europe, probably due to its high germination in our control tests. The other alien species, *O. glazioviana*, showed a positive response to smoke exposure, similar to other species of cosmopolitan distribution (Keeley and Fotheringham, 2000). *O. glazioviana* germination was almost 6-fold greater than the control in some treatments. According to Baskin and Baskin (1994), species of the genus *Oenothera* usually have physiological dormancy, so the stimulation of germination by smoke is likely due to active compounds of the smoke, such as 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one (Flematti et al., 2004; van Staden et al., 2004), which might act in the same way as other chemical stimuli that break the seed dormancy (Gardner et al., 2001). In contrast, smoke did not change the germination response of the native species *D. carota*. Similar results were found in studies conducted by Rivas et al. (2006) in native species of the Euro Siberian flora, and these findings suggest that the native or alien origin might have an influence on seed germination, contributing to the success of invasive alien species.

The time required for germination of the three species is short. A short germination period can be a very important ecological advantage when colonizing an empty space (Grime, 2006; Arán et al., 2013); however, the germination time is similar for the three species, and the small differences are not expected to have a strong influence on their recruitment and

the success of their populations in the study area. Severe heat and ash treatments tend to slightly increase the time required for germination, and the length of this period seems to grow proportionally to the intensity of the treatment.

In the absence of fire, the native species *D. carota* and the invasive alien species *H. foetidum* and *O. glazioviana* had substantially different germination percentage, characteristic acquired throughout evolution in very different environments (Castroviejo, 1986–2015; Guitián et al., 1988). In addition, these species also showed slightly different germination responses after fire that can be related to the characteristics of their native ecosystems; thus, their native or alien origin might have strong consequences on their success in burned environments. In any case, the three species germinate quickly, a common trait of opportunistic or ruderal species (Grime, 2006), and the main differences are not associated with the length of the germination period but to the amount of seeds that germinate.

From the analysis of the germination response, it can be concluded that *H. foetidum* will quickly colonize burned environments due to its early germination, high germination success, and the relatively small effect of fire factors on its germination. This conclusion is also valid for *O. glazioviana*, which in addition to having a large seed bank, is stimulated by some fire factors such as smoke and heat, contributing to the spreading and maintenance of their populations in fire-prone ecosystems and burned environments in general. In contrast, the overall germination response of *D. carota* is affected more negatively by fire than these two invasive alien species, showing a lower post-fire germination response due to inhibition by several factors. More work is needed to analyse the establishment of the seedlings and the competition between them in fire-prone environments to know with certainty the post-fire success of the populations of these three species; however, these results suggest that the invasive alien species would occupy the empty space created after fire faster than *D. carota*, and as a collateral consequence, fires would contribute directly or indirectly to endangering the native populations of *D. carota* and its gene bank.

Declarations of interest

None.

Acknowledgements

This work was supported by the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness, the Spanish Ministry of Science, Innovation and Universities, the Castilla y León Regional Government, the Galicia Regional Government and the European Regional Development Fund (ERDF) in the framework of the GESFIRE (AGL2013-48189-C2-2-R), FIRESEVES (AGL2017-86075-C2-2-R) and SEFIRECYL (LE001PE17) projects, the Competitive Reference Group BIOAPLIC (ED431C2019/07) and the Strategic Researcher Cluster BioReDeS (ED431E 2018/09).

References

- Arán, D., García-Duro, J., Reyes, O., Casal, M., 2013. Fire and invasive species: modifications in the germination potential of *Acacia melanoxylon*, *Conyza canadensis* and *Eucalyptus globulus*. For. Ecol. Manag. 302, 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.030>.
- Arán, D., García-Duro, J., Cruz, O., Casal, M., Reyes, O., 2017. Understanding biological characteristics of *Acacia melanoxylon* in relation to fire to implement control measurements. Ann. For. Sci. 74, 61. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0661-y>.
- Baeza, M., Valdecantos, A., Alloza, J., Vallejo, V., 2007. Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. J. Veg. Sci. 18, 243–252. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02535.x>.
- Baskin, C., Baskin, J., 1994. Germination requirements of *Oenothera biennis* seeds during burial under natural seasonal temperature cycles. Can. J. Bot. 72, 779–782. <https://doi.org/10.1139/b94-098>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. J. Stat. Softw. 67 (1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Brown, N., van Staden, J., Daws, M., Johnson, T., van Wyk, A., 2003. Patterns in the seed germination response to smoke in plants from the Cape Floristic Region, South Africa. South Afr. J. Bot. 69, 514–525. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30289-1](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30289-1).
- Castroviejo, S., 1986–2015. Flora ibérica (general Coordinator). Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, 1–8, 10–15, 16, 17–18, 21.
- Çatav, Ş., Küçükakyüz, K., Akbaş, K., Tavşanoğlu, Ç., 2014. Smoke-enhanced seed germination in Mediterranean Lamiaceae. Seed Sci. Res. 24, 257–264. <https://doi.org/10.1017/s0960258514000142>.
- Clark, D., Wilson, M., 2003. Post-dispersal seed fates of four prairie species. Am. J. Bot. 90, 730–735. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.730>.
- Collett, L., Korpelainen, H., Draper Munt, D., Labokas, J., Magos Brehm, J., Tavares, M., Eliás, P., Strajeru, S., Smekalova, T., Bulińska, Z., 2011. *Daucus carota*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T172210A6849906. Downloaded on 05 September 2018.
- Council Directive 92/43/EEC, 21 May 1992. On the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Off. J. Eur. Commun. 206/7, 7–50.
- Cruz, O., García-Duro, J., Casal, M., Reyes, O., 2017. Can the mother plant age of *Acacia melanoxylon* (Leguminosae) modulate the germinative response to fire? Aust. J. Bot. 65, 593–600. <https://doi.org/10.1071/BT17083>.
- Cubo, J., Enriquez, E., Gallar, J.J., Jemes, V., López, M., Mateo, M.L., Muñoz, A., Parra, P., 2012. Los incendios forestales en España. Decenio 2001–2010. Área de Defensa Contra Incendios Forestales (ADCIF) del Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid.
- de Lange, J., Boucher, C., 1990. Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). I. Plant-derived smoke as a seed germination cue. South Afr. J. Bot. 56, 700–703. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(16\)31009-2](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(16)31009-2).
- Fagúndez, J., Barrada, M., 2007. Plantas invasoras de Galicia. Consellería de Medio Ambiente. Xunta de Galicia, Santiago de Compostela, p. 209.
- Flannigan, M.D., Krawchuk, M.A., de Groot, W.J., Wotton, B.M., Gowman, L.M., 2009. Implications of changing climate for global wildland fire. Int. J. Wildland Fire 18, 483–507. <https://doi.org/10.1071/wf08187>.
- Flematti, G., Ghisalberti, E., Dixon, K., Trengove, R., 2004. A compound from smoke that promotes seed germination. Science 305, 977, 977. <https://doi.org/10.1126/science.1099944>.
- García-Duro, J., Cruz, O., Casal, M., Reyes, O., 2019. Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. Biol. Invasions 21, 1427–1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>.
- Gardner, M., Dalling, K., Light, M., Jäger, A., van Staden, J., 2001. Does lettuce substitute for red light in the germination of light sensitive lettuce seeds by affecting gibberellin metabolism? South Afr. J. Bot. 67, 636–640. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31194-7](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31194-7).

- González-Rabanal, F., Casal, M., 1995. Effect of high temperatures and ash on germination of ten species from gorse shrubland. *Vegetatio* 116, 123–131. <https://doi.org/10.1007/BF00045303>.
- Grime, J., 2006. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Wiley, Chichester.
- Gutián, J., Gutián, P., Giménez, J., 1988. Sobre la distribución de los *Helichrysum costeros gallegos*. *Anales del Real Jardín Botánico de Madrid* 45 (2), 564.
- Guthrie, S., Crandall, R., Knight, T., 2016. Fire indirectly benefits fitness in two invasive species. *Biol. Invasions* 18, 1265–1273. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1064-y>.
- Hager, H., 2004. Competitive effect versus competitive response of invasive and native wetland plant species. *Oecologia* 139, 140–149. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1494-6>.
- Herrero, C., San Martín, R., Bravo, F., 2007. Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*. *J. Arid Environ.* 70, 540–548. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.12.027>.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biom. J.* 50 (3), 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>.
- Hulme, P.E., Brundu, G., Camarda, I., Dalías, P., Lambdon, P., Lloret, F., Medail, F., Moragues, E., Suehs, C., Traveset, A., Troumbis, A., Vilà, M., 2007. Assessing the risks to Mediterranean islands ecosystems from non-native plant introductions. In: Tokarska-Guzik, B., Brundu, G., Brock, J.H., Child, L.E., Pysek, P., Daehler, C. (Eds.), *Plant Invasions*. LeiBackhuys Publishers, Leiden.
- IPCC, 2014. In: Core Writing Team, Pachauri, R.K., Meyer, L.A. (Eds.), *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 151.
- Kamal, J., Behere, D., 2002. Thermal and conformational stability of seed coat soybean peroxidase. *Biochemistry* 41 (29), 9034–9042. <https://doi.org/10.1021/bi025621e>.
- Keeley, J., 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68, 434–443. <https://doi.org/10.2307/1939275>.
- Keeley, J., 2006. Fire management impacts on invasive plant species in the Western United States. *Conserv. Biol.* 20, 375–384. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00339.x>.
- Keeley, J., Fotheringham, C., 1998. Mechanism of smoke-induced seed germination in a post-fire chaparral annual. *J. Ecol.* 86, 27–36.
- Keeley, J., Fotheringham, C., 2000. Role of fire in regeneration from seed. *Seed. Ecol. Regen. Plant Commun.* 2, 311–330. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0311>.
- Keeley, J., Pausas, J., 2018. Evolution of 'smoke' induced seed germination in pyroendemic plants. *South Afr. J. Bot.* 115, 251–255. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.07.012>.
- Keeley, J., Pausas, J., Rundel, P., Bond, W., Bradstock, R., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci.* 16, 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>.
- Kemball, K., Westwood, A., Wang, G., 2010. Laboratory assessment of the effect of forest floor ash on conifer germination. *Can. J. For. Res.* 40, 822–826. <https://doi.org/10.1139/X10-027>.
- Levine, J., Vilà, M., D'Antonio, C., Dukes, J., Grigulis, K., Lavorel, S., 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 270, 775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>.
- Mack, M., D'Antonio, C., 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends Ecol. Evol.* 13, 195–198. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(97\)01286-x](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(97)01286-x).
- Maret, M., Wilson, M., 2005. Fire and litter effects on seedling establishment in western Oregon Upland Prairies. *Restor. Ecol.* 13, 562–568. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100x.2005.00071.x>.
- Mihulka, S., Pysek, P., 2001. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *J. Biogeogr.* 28, 597–609. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00574.x>.
- Mouillot, F., Field, C.B., 2005. Fire history and the global carbon budget: a 1° × 1° fire history reconstruction for the 20th century. *Glob. Chang. Biol.* 11, 398–420. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00920.x>.
- Ne'eman, G., Lev-Yadun, S., Arianoutsou, M., 2012. Fire-related traits in Mediterranean basin plants. *Israel J. Ecol. Evol.* 58, 177–194.
- Ohlson, M., Tryterud, E., 2000. Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *Holocene* 10, 519–525. <https://doi.org/10.1191/095968300667442551>.
- Pausas, J., 2004. Changes in fire and climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Clim. Change* 63, 337–350. <https://doi.org/10.1023/b:clim.0000018508.94901.9c>.
- Pimentel, D., Zuniga, R., Morrison, D., 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52, 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>.
- Reyes, O., Casal, M., 2004. Effects of forest fire ash on germination and early growth of four *Pinus* species. *Plant Ecol.* 175, 81–89. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000048089.25497.0c>.
- Reyes, O., Traubad, L., 2009. Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecol.* 202, 113–121. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9532-9>.
- Reyes, O., García-Duro, J., Salgado, J., 2015a. Fire affects soil organic matter and the emergence of *Pinus radiata* seedlings. *Ann. For. Sci.* 72, 267–275. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0427-8>.
- Reyes, O., Kaal, J., Arán, D., Gago, R., Bernal, J., García-Duro, J., Basanta, M., 2015b. The effects of ash and black carbon (biochar) on germination of different tree species. *Fire Ecol.* 11, 119–133. <https://doi.org/10.4996/fireecology.1101119>.
- Rivas, M., Reyes, O., Casal, M., 2006. Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. *Int. J. Wildland Fire* 15, 73–80. <https://doi.org/10.1071/wf05008>.
- Salgado, J., González, M., Armada, J., Paz-Andrade, M., Carballas, M., Carballas, T., 1995. Loss of organic matter in Atlantic forest soils due to wildfires. Calculation of the ignition temperature. *Thermochim. Acta* 259, 165–175. [https://doi.org/10.1016/0040-6031\(95\)02274-6](https://doi.org/10.1016/0040-6031(95)02274-6).
- San-Miguel-Ayanz, J., Schulte, E., Schmuck, G., Camia, A., 2012. Comprehensive monitoring of wildfires in Europe: the European forest fire information system (EFFIS). In: Tiefenbacher, J. (Ed.), *Approaches to Managing Disaster-Assessing Hazards, Emergencies and Disaster Impacts*, pp. 87–105.
- Soto, B., Basanta, R., Díaz-Fierros, F., 1997. Effects of burning on nutrient balance in an area of gorse (*Ulex europaeus* L.) scrub. *Sci. Total Environ.* 204, 271–281. [https://doi.org/10.1016/s0048-9697\(97\)00185-x](https://doi.org/10.1016/s0048-9697(97)00185-x).
- Teketay, D., 1997. The impact of clearing and conversion of dry Afromontane forests into arable land on the composition and density of soil seed banks. *Acta Oecol.* 18, 557–573. [https://doi.org/10.1016/s1146-609x\(97\)80041-0](https://doi.org/10.1016/s1146-609x(97)80041-0).
- Thomas, P.B., Morris, E.C., Auld, T.D., Haigh, A.M., 2010. The interaction of temperature, water availability and fire cues regulates seed germination in a fire-prone landscape. *Oecologia* 162, 293–302. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1456-0>.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Midgley, G.F., 2008. Will climate change promote alien plant invasions?. In: Nentwig, W. (Ed.), *Biological Invasions. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol. 193. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Traubad, L., 1992. Influence du régime des feux sur les modifications à court terme et la stabilité à long terme de la flore d'une garrigue de *Quercus coccifera*. *Revue d'écologie* 47, 209–230.
- van Staden, J., Jäger, A., Light, M., Burger, B., Brown, N., Thomas, T., 2004. Isolation of the major germination cue from plant-derived smoke. *South Afr. J. Bot.* 74, 654–659. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30206-4](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30206-4).
- Wang, C., Wan, J., Zhang, Z., 2017. Expansion potential of invasive tree plants in ecoregions under climate change scenarios: an assessment of 54 species at a global scale. *Scand. J. For. Res.* 32, 663–670. <https://doi.org/10.1080/02827581.2017.1283049>.



Fire and seed maturity drive the viability, dormancy, and germination of two invasive species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. and *Acacia mearnsii* De Wild

Sheila F. Riveiro¹ · Óscar Cruz¹ · Mercedes Casal¹ · Otilia Reyes¹

Received: 4 February 2020 / Accepted: 19 May 2020 / Published online: 15 June 2020
© INRAE and Springer-Verlag France SAS, part of Springer Nature 2020

Abstract

• **Key message** *Acacia longifolia* and *Acacia mearnsii* exhibit different reproductive behavior (viability, germination, and dormancy) in relation to fire and seed maturation. The potential of invasion of *A. longifolia* is stronger than that of *A. mearnsii*. *A. longifolia* germinates abundantly between fires and after fires, while *A. mearnsii* only germinates after fire and needs higher thermal thresholds to break dormancy.

• **Context** Fire affects environments through the modification of biological processes such as seed viability, dormancy, and germination. Seed maturation stage can modulate seed response to fire. Invasive alien species could be enhanced by forest fires.

• **Aims** To analyze the viability, germination, and dormancy of two invasive alien species (*Acacia longifolia* and *Acacia mearnsii*) in relation to fire and seed maturation.

• **Methods** Viability of seeds was obtained performing a tetrazolium test. Additionally, we obtained germination and dormancy in mature and fresh seeds simulating fire conditions through different levels of fire factors (smoke, ash, charcoal, and heat).

• **Results** Control viability of seeds was 100% in the two *Acacia* species and maturation stages and severe heat reduced it to zero. Germination of *A. longifolia* varied depending on the maturation stage, being higher in fresh seeds. In *A. mearnsii*, germination did not change with maturation. In both species, heat stimulated germination by breaking seed dormancy. Seed maturation stage and fire factors affect the germination speed of each species differently.

• **Conclusion** Fire reduces viability, stimulates germination, and breaks dormancy of the two species. Seed maturity exerts notable effects on *A. longifolia* reproductive behavior.

Keywords Invasive alien species · Seed maturation · Germination · Fire factors · Seed dormancy · *Acacia*

Handling Editor: Paulo Fernandes

Contributions of the co-authors Conceptualization: S.F.R.; methodology: S.F.R.; formal analysis: S.F.R.; investigation: S.F.R.; writing – original draft: S.F.R....; writing – review and editing: S.F.R., O.C., and O.R.; supervision: O.R. and M.C.; project administration: O.R.; and funding acquisition: O.R. and M.C.

✉ Sheila F. Riveiro
sheila.fernandez.riveiro@rai.usc.es

Óscar Cruz
oscar.cruz@usc.es

Mercedes Casal
mercedes.casal@usc.es

Otilia Reyes
otilia.reyes@usc.es

¹ Área de Ecología, Dpto. de Biología Funcional, Facultade de Biología, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Spain



1 Introduction

Forest fires are one of the main environmental factors affecting natural and seminatural populations worldwide. They occur around the world causing economic losses in forestry and endangering biodiversity. Furthermore, there are indications that climate change, with the increase of global temperature, will also increase fire frequency and magnitude (IPCC 2013).

Fire also plays an important role shaping plant communities in many ways, driving their diversity (He et al. 2019), shaping plant traits (Keeley et al. 2011), creating open gaps, and modifying the dormancy and germination of many species (Auld and O'Connell 1991; Reyes and Casal 2008). Fire and summer temperatures work together breaking seed dormancy (Luna 2020), opening the possibility for new species to establish in natural communities or even become dominant. Since germination is the most critical stage in the life cycle of many plants, the influence of fire on seed dormancy breaking and germination may be decisive for the establishment of native (Reyes et al. 2000) and invasive alien species (IAS) (Arán et al. 2017). The ecological advantage of the non-dormant phase is that seeds can germinate abundantly in favorable conditions and establish large populations quickly.

Another factor that affects viability (a viable seed is one which is capable of germination under suitable conditions; Bradbeer 1988), dormancy, and germination of some species is the seeds' maturation stage (El-Keblawy and Al-Ansari 2000). In this work, we understand maturation as the set of physiological processes that occur in post-dispersal seeds. In some species, seed maturation is a strategy related with dormancy so that the ecological sense of the maturation phase is to prevent seed germination immediately after dispersion and preserve them until environmental conditions are favorable to the establishment of seedlings. Viability and dormancy of some species either remain constant for many years or vary during the first year of maturation (Orscheg and Enright 2011). Seed maturation can interact with fire and/or with summer temperatures (Luna 2020) by modulating the dormancy and germination response to fire (Reyes and Casal 2001; Ooi 2010). Specifically, Arán et al. (2017) found that 2-year-old *Acacia melanoxylon* R. Br. seeds slightly increased germination compared with fresh seeds and that the seeds of the soil bank (many years of maturation) were mainly dormant seeds whose germination was stimulated by high fire temperatures, and García-Duro et al. (2019) found great modifications of the viability, dormancy, and germination of *Paraserianthes lophanta* (Willd.) I.C. Nielsen due to fire.

Fire and seed maturity are relevant for the expansion of IAS (García-Duro et al. 2019). Some of the more proliferous IAS in Europe belong to *Acacia* genus (Lorenzo et al. 2009). According to many studies, acacias endanger many natural

habitats (Sanz-Elorza et al. 2004; Adair 2008; Vicente et al. 2013). *Acacia* species have been reported to cause major structural changes in the areas they invade due to the accumulation of biomass and litter (Gaertner et al. 2011), which may increase the occurrence and intensity of forest fires. *Acacia* is a cosmopolitan genus native to Australia, which has been introduced in many areas around the world (Bennet 2014). Some of its species has become invasive, threatening native flora and ecosystems, particularly Mediterranean ones (Souza-Alonso et al. 2017).

Many IAS have their seed dormancy broken and are stimulated to germinate (Riveiro et al. 2019). Particularly, heat shocks generated during fires are reported to have an important role releasing seed dormancy of *Acacia* species (Arán et al. 2013; Ooi et al. 2014; Cruz et al. 2017). Seeds from Australian *Acacia* seed banks are generally 85% viable (Milton 1980; Arán et al. 2017) and may remain dormant for 50 years or more (Holmes 1989; Leino and Edqvist 2010). Since fire may eliminate native seeds from the surface layer, stimulation of germination of seeds from soil seed bank by fire could cause a massive germination event of acacias. Marchante et al. (2008) observed a large-scale invasion of *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. after a fire occurrence in Portugal.

The first stages of invasion are critical in IAS, since the actions for control and/or eradication are more cost-effective. When a species becomes established, it is difficult and unlikely to eradicate (Genovesi 2005; Hulme 2012). We chose two invasive *Acacia* species in Europe: *A. longifolia* and *Acacia mearnsii* De Wild., (Sanz-Elorza et al. 2004) at initial stages of invasion (Reyes et al. 2018).

A. mearnsii has been recorded in 4 European countries (Portugal, Spain, France and Italy); and *A. longifolia* has been recorded in 5 European countries (Portugal, Spain, France, Italy, Greece), according to GBIF (GBIF Backbone Taxonomy 2020). In contrast, other invasive acacias (i.e., *Acacia dealbata* Link) have been recorded in many European countries, and the number of records is much higher. They are listed in "100 world's worst invasive alien species" and "100 of the most invasive alien species in Europe" (ISSG 2017; Nentwig et al. 2017; DAISIE 2008). They are possibly at risk of expanding to other European countries due to their invasive potential. Looking further into the reproductive behavior of these IAS will allow for the implementation of efficient control measures to properly manage them.

In order to obtain more information about the potential of expansion of the two wattles, we have set the following objectives: (i) to determine the viability of *A. longifolia* and *A. mearnsii* seeds before and after fire, (ii) to test fire factor effects on the dormancy and germination of seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii* (iii) to know the interaction between seed maturation and fire factors in seed dormancy and germination.

2 Material and methods

Seeds of both *Acacia* species were collected during the seed dispersal period from naturalized populations of approximately 7–8 years old in 2017 in Galicia (southwestern Europe) placed in forests in the municipality of Padrón (location provided by Mouriño, J. in personal communication). Seeds were collected in two consecutive years and stored in open paper bags under laboratory conditions until the beginning of the tests. Therefore, there were two seed lots from each species: fresh seeds (collected in 2017) and mature seeds (collected in 2016, hence 1 year of maturation in laboratory conditions).

Seed viability was determined conducting a tetrazolium viability test (Calvo et al. 2015) with untreated seeds from each species and maturation stage. At the end of the experiment, a posteriori viability test based on the consistency of the seeds was conducted; soft seeds were considered dead, and seeds which maintained their hardness were considered still viable.

A control test was performed to simulate unburnt conditions, and a scarification test was carried out to simulate the ideal germination conditions of species with physical dormancy. The scarification performed was mechanical, cutting the seed coat at the distal end of the seed.

In order to know if there was a difference between the germination response of *A. longifolia* and *A. mearnsii* to fire factors and to determine if the seed maturation affected this response, a series of germination tests was conducted. Different levels of the main fire factors (heat, charcoal, ash, and smoke) were tested.

In addition to the control and scarification treatment, 15 fire treatments were performed following previous studies (García-Duro et al. 2019; Riveiro et al. 2019): eight heat treatments (80 °C, 5 min; 80 °C, 10 min; 110 °C, 5 min; 110 °C, 10 min; 150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min), one charcoal treatment (0.26 g/Petri dish, the equivalent of 411 kg/ha), three ash treatments (ash-low, 0.110 g/Petri dish \approx 74 kg/ha; ash-medium, 0.275 g/Petri dish \approx 435 kg/ha; ash-high, 0.550 g/Petri dish \approx 870 kg/ha) and three smoke treatments (smoke, 5 min; smoke, 10 min; smoke, 15 min).

A forced-air oven was used to apply the heat shocks; the selected temperatures corresponded with the most likely temperatures and time in the soil surface layer (0–5 cm depth) in forest fires (Salgado et al. 1995).

Charcoal, ash, and smoke were obtained from burning twigs and branches of each *Acacia* species, since they tend to form single-species woodlands. The amount of ash used was based on the quantities of ash per hectare measured by Soto et al. (1997) in fires of moderate intensity in Galicia. The amount of charcoal was selected based on the quantity recorded in experimental forest fires in Scandinavia (Ohlson and Tryterud 2000). Ashes were separated with a 0.4-mm sieve and charcoal with a 2.4-mm sieve. Smoke treatments were

performed by direct exposure of the seeds to aerosol smoke-saturation conditions using the “Fume 2000” smoke applicator (Reyes and Trabaud 2009; Reyes et al. 2015b). Seeds placed in Petri dishes were introduced into a smoke-saturated fabric chamber and were kept in these conditions for 5, 10, or 15 min. These treatments coincide with those tested by other authors in fire-prone areas (Keeley and Fotheringham 2000; Thomas et al. 2009).

For each treatment, 5 replicates of 25 seeds were made. Each replicate was placed on a 9-cm diameter Petri dish, using cellulose filter paper as substrate. At the beginning of the test, 4 ml of distilled water was added to each replicate; subsequently, seeds were evaluated three times a week for 3 months. On those days, more water was added to keep seeds moist, and seeds which had germinated (visible radicle) were removed from the Petri dish.

Seed incubation was performed in a germination chamber, which allows control of light and temperature conditions. Following other studies (Reyes et al. 2015a; Cruz et al. 2019), the thermo-photoperiod was 16 h of light at 24 °C and 8 h of darkness at 16 °C, simulating favorable conditions for germination.

The data obtained were used to calculate the pre- and post-average viability percentage, the average germination percentage, the average dormancy percentage, the speed of germination as T_{50} (it measures germination speed as the time required by seeds to reach 50% of final germination) and the distribution of germination over time. Those seeds that at the end of the experiment were viable but had not germinated were considered dormant seeds.

General linear models (GLM) at a significance level of 0.05 were carried out to test the effects of fire factors and seed maturity on dormancy, germination percentage, and T_{50} . Only treatments with 3 replicates or more over 0% germination were used for the T_{50} analysis. A posteriori HSD Tukey tests were performed to compare each treatment with the control within each species and maturation stage. Those analyses were performed in IBM SPSS Statistics 24.

3 Results

3.1 Seed viability

The tetrazolium tests showed a viability of 100% in both maturity stages in the two *Acacia* species. The scarification performed to seeds from the two *Acacia* species and maturation stages showed a clear response, 100% of the seeds germinated (Table 1). These results were supported by the previous tetrazolium viability test performed to the seeds.

The posteriori viability test showed that despite the lower germination ratios in most of the treatments, seeds

Table 1 Average germination percentage ($\times \pm$ SD) and T_{50} ($\times \pm$ SD) for mature and fresh seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii* in scarification treatment. Different labels indicate significant differences in the HSD Tukey test performed between maturation stages for germination percentage and T_{50} (days)

Scarification		Germination %	T_{50}
<i>A. longifolia</i>	Mature	100 \pm 0 ^a	3.6 \pm 0.9 ^b
	Fresh	100 \pm 0 ^a	3.0 \pm 0 ^b
<i>A. mearnsii</i>	Mature	100 \pm 0 ^a	3.0 \pm 0 ^b
	Fresh	100 \pm 0 ^a	3.0 \pm 0 ^b

were still viable at the end of the experiment (Fig. 1). In *A. longifolia*, with moderate (80 °C, 5 min; 80 °C, 10 min) and intermediate (110 °C, 5 min; 110 °C, 10 min) heat treatments, almost all the viable seeds had germinated (Fig. 2); the seeds that did not germinate had lost their viability. Extreme heat shocks (150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min) suppressed the viability of the seeds, making them incapable of germination.

In *A. mearnsii* mature seeds, a small decrease in viability was observed with 110 °C, 10 min (Fig. 1). Extreme heat shock (150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min, 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min) reduced the seed viability of both maturation stages.

3.2 Germination percentage

Germination percentage varied depending on *Acacia* species, maturation stage of the seeds, and fire treatments performed.

Germination percentage in *A. longifolia* varied greatly depending on the maturation stage of the seeds, in addition to the fire treatments. For mature seeds, control germination was 0.4% (Fig. 1a), and most treatments did not differ from control (smoke, 5 min; smoke, 10 min; smoke, 15 min; ash-low, ash-medium, ash-high, charcoal, 150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min). Four heat treatments showed significant differences from control (80 °C, 5 min; 80 °C, 10 min; 110 °C, 5 min; 110 °C-10 min). These fire treatments greatly enhanced germination, being 100 to 200 times greater than that of control. Heat treatment 80 °C, 10 min showed the highest stimulation, being significantly different from the other stimulating heat treatments.

Control germination for fresh seeds was 65.6% (Fig. 1b), and some treatments (smoke, 5 min; smoke, 10 min; smoke, 15 min; ash-low, ash-medium, ash-high, charcoal; 110 °C, 5 min) did not differ from control. Moderate heat treatments (80 °C, 5 min; 80 °C, 10 min) differed from that of the control, increasing the germination percentage of seeds (88.8% and 90.4% respectively). Higher heat treatments (110 °C, 10 min; 150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min) greatly inhibited seed germination, 110 °C, 10 min was 3.2% and the remaining treatments were 0%.

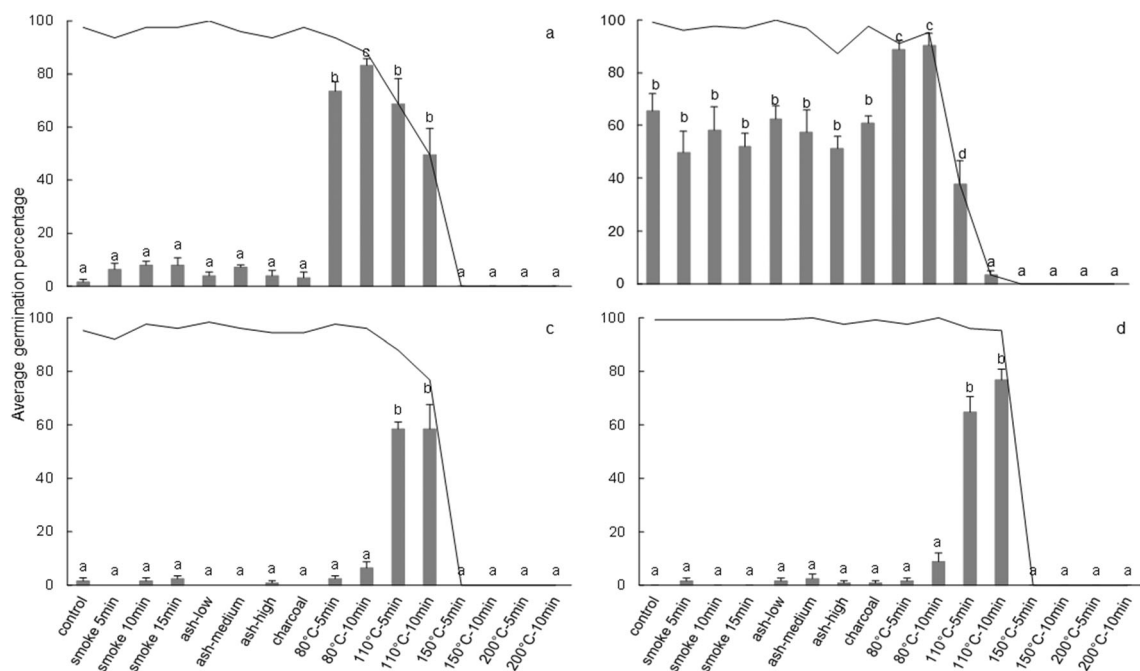


Fig. 1 Viability and germination after fire factors for mature and fresh seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii*. Average germination percentage ($\times \pm$ SD) in bars and average viability percentage in lines. Different labels over the bars for each species indicate significant differences in

germination between the control and fire treatments in the HSD Tukey test performed. **a** *A. longifolia* mature seeds. **b** *A. longifolia* fresh seeds. **c** *A. mearnsii* mature seeds. **d** *A. mearnsii* fresh seeds

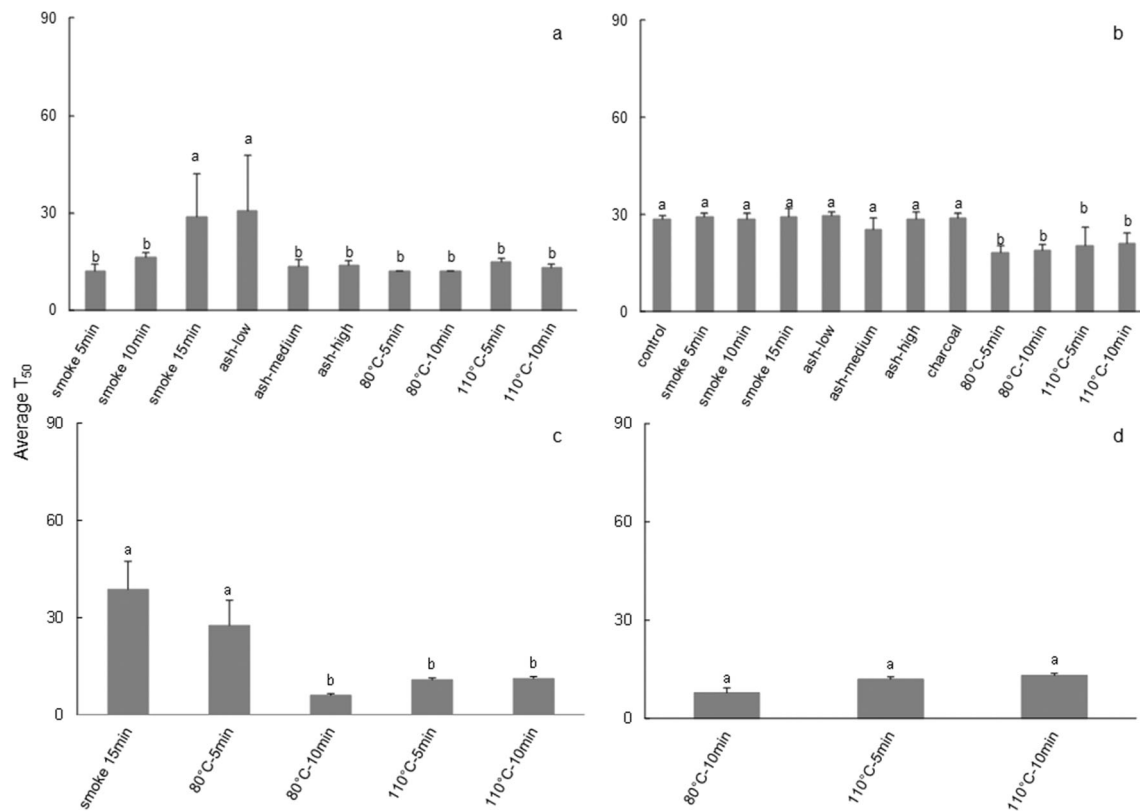


Fig. 2 Average T_{50} ($\times \pm$ SD) in days for mature and fresh seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii*. Different labels over the bars for each species indicate significant differences between fire treatments in the

HSD Tukey test performed. **a** *A. longifolia* mature seeds. **b** *A. longifolia* fresh seeds. **c** *A. mearnsii* mature seeds. **d** *A. mearnsii* fresh seeds

In *A. mearnsii*, the maturation of seeds had no effect. In both cases, mature seeds and fresh seeds followed the same germination pattern. Germination in control was low—0.4% in mature seeds and 0% in fresh seeds (Fig. 1c, d). Most treatments showed a similar germination percentage to control (smoke, 5 min; smoke, 10 min; smoke, 15 min; ash-low, ash-medium, ash-high; 80 °C, 5 min; 80 °C, 10 min; 150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min). Only heat treatments 150 °C, 5 min and 150 °C, 10 min differed from control (Fig. 1c, d). For mature seeds, this germination was 58.4% in both cases; for fresh seeds, it was 64.8% and 76.8% respectively. These percentages imply a high stimulation of the germination by intermediate heat shocks.

3.3 Seed dormancy

In *A. longifolia*, the control dormancy of seeds varied greatly depending on the maturation stage of seeds (Table 2). In mature seeds, this dormancy was very high (96.0%), while in fresh seeds it was 33.6%. In *A. mearnsii*, dormancy was the same for both mature and fresh seeds (93.6% and 99.2% respectively). In both species, this control dormancy was not modified by most fire factors (smoke, ash, and charcoal). Instead, heat shocks modified the seed dormancy; in both species and maturation stages, seed dormancy was reduced

by some fire factors (Table 2). As heat shock severity increased, seed dormancy was reduced until it became zero with severe heat shocks (150 °C, 5 min; 150 °C, 10 min; 200 °C, 5 min; 200 °C, 10 min); in *A. longifolia*, the reduction began with 80 °C, 5 min, while in *A. mearnsii*, it began with 110 °C, 5 min.

In all species and seed maturation stages, scarification reduced the dormancy of seeds to zero (Table 2).

3.4 T_{50}

In *A. longifolia*, this measure was possible in almost all treatments (Fig. 2a, b). In mature seeds most treatments reached T_{50} at the same time, in 13.4 days on average. Two treatments (smoke-5 min and ash-low) were significantly different from the others (28.8 and 30.8 days). In fresh seeds there were differences in T_{50} between the control, smoke, ash and charcoal treatments (28.6 days) and heat treatments (80 °C-5 min, 80 °C-10 min, 110 °C-5 min, 110 °C-10 min; 19.8 days). Between mature and fresh seeds, the main difference was that control and smoke-10 min could not be measured in the former. Furthermore, T_{50} were higher on average in fresh seeds (25.7 days opposite 16.7 days).

In *A. mearnsii*, it was only possible to measure T_{50} in 5 treatments in mature seeds and in 3 treatments in fresh seeds

Table 2 Average dormancy percentage ($\times \pm$ SD) for mature and fresh seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii* after different levels of fire factors and after scarification. Different labels indicate significant differences in the HSD Tukey test performed between the control and treatments

	Seed dormancy			
	<i>A. longifolia</i>		<i>A. mearnsii</i>	
	Mature	Fresh	Mature	Fresh
Control	96.0 \pm 8.3 ^a	33.6 \pm 1.8 ^b	93.6 \pm 4.0 ^a	99.2 \pm 12.8 ^a
Smoke, 5 min	87.2 \pm 8.0 ^a	46.4 \pm 3.6 ^b	92.0 \pm 4.4 ^a	97.6 \pm 18.0 ^a
Smoke, 10 min	89.6 \pm 4.0 ^a	39.2 \pm 1.8 ^b	96.0 \pm 5.4 ^a	99.2 \pm 15.6 ^a
Smoke, 15 min	89.6 \pm 2.2 ^a	44.8 \pm 1.8 ^b	93.6 \pm 5.4 ^a	99.2 \pm 10.0 ^a
Ash-low	96.0 \pm 2.2 ^a	37.6 \pm 2.2 ^b	98.4 \pm 2.8 ^a	97.6 \pm 10.0 ^a
Ash-medium	88.8 \pm 4.9 ^a	39.2 \pm 3.6 ^b	96.0 \pm 3.3 ^a	97.6 \pm 16.3 ^a
Ash-high	89.6 \pm 4.6 ^a	36.0 \pm 4.4 ^b	93.6 \pm 6.1 ^a	96.8 \pm 11.3 ^a
Charcoal	94.4 \pm 2.2 ^a	36.8 \pm 2.2 ^b	94.4 \pm 6.1 ^a	98.4 \pm 6.6 ^a
80 °C, 5 min	20.0 \pm 3.3 ^b	2.4 \pm 2.8 ^{cd}	95.2 \pm 11.0 ^a	96.0 \pm 3.6 ^a
80 °C, 10 min	6.4 \pm 4.6 ^{cd}	4.8 \pm 6.6 ^{cd}	89.6 \pm 4.6 ^a	91.2 \pm 5.2 ^a
110 °C, 5 min	0.8 \pm 7.8 ^d	2.4 \pm 9.5 ^{cd}	30.4 \pm 1.8 ^b	31.2 \pm 2.2 ^b
110 °C, 10 min	0.8 \pm 12.5 ^d	1.6 \pm 10.4 ^d	19.2 \pm 1.8 ^c	18.4 \pm 2.2 ^c
150 °C, 5 min	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d
150 °C, 10 min	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d
200 °C, 5 min	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d
200 °C, 10 min	0 \pm 0	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d
Scarification	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d	0 \pm 0 ^d

(Fig. 2c, d). The 3 treatments in fresh seeds (80 °C, 10 min; 110 °C, 5 min; 110 °C, 10 min) coincided with those of mature seeds. These 3 treatments did not differ and 50% of the seeds had germinated in 11 days and 9.3 days respectively. In *A. mearnsii* mature seeds, smoke, 5 min and 80 °C, 5 min had a delay in germination in contrast to the other treatments; they needed 38.7 and 27.6 days respectively to reach 50% of germinations.

The T_{50} of scarified seeds was much lower than in any other treatment: seeds reached half of total germinations in 3 days in all cases (Table 1).

3.5 Temporal distribution of germination

Distribution of germination over time is presented for control and treatments which have stimulated germination.

In mature seeds of *A. longifolia*, the vast majority of seeds germinated between the 7th and 28th day (Fig. 3a). In control seeds, germination took place on the 12th day. The temporal distribution of germination in fresh seeds of *A. longifolia* was quite different and more expanded over time. Germination started on day 7 and stopped on day 50 (Fig. 3b), with some single germinations occurring after that day.

In seeds of *A. mearnsii*, the time in which most germination occurred was shorter, between the 10th and 20th day. Mature (Fig. 3c) and fresh (Fig. 3d) seeds had the same distribution of germination. In mature seeds, control germination started on the 10th day, while fresh seeds did not germinate.

4 Discussion

The viability of the two *Acacia* species studied is very high under control conditions, regardless of seed maturation stage. This total viability was proven by the 100% germination of scarified seeds in both species and maturation stages. Milton and Hall (1981) reported 97% viability in *A. longifolia* seeds and Holmes (1989) reported 99% viability in *A. mearnsii* seeds in soil seed banks of South Africa. In Galicia (south-western Europe), Arán et al. (2017) found similar data in fresh seeds (aerial bank) and mature seeds (soil seed bank) of *A. melanoxylon*. In our species, this viability persisted after some fire treatments (smoke, ash, charcoal, and low and intermediate heat shocks) but totally declined with severe heat shocks. Comparing the two studied species, seeds of *A. mearnsii* better resisted severe effects of high temperatures. In *A. longifolia*, mature seeds resisted to more heat than fresh seeds, while in *A. mearnsii*, fresh seeds resisted slightly further. These high values of viability, before and after fire treatments, add a new point of view to seed behavior and help to explain the reasons that determine its high invasiveness (Richardson and Kluge 2008).

Conversely, the germination and dormancy results obtained showed great differences between the two *Acacia* species in relation to both seed maturity stage and fire factor response.

A. longifolia has seeds ready to germinate both in periods between fires and in periods immediately after fire, while the seeds of *A. mearnsii* are especially prepared to germinate after fire, and in addition, more severe thermal shocks are required to break their dormancy than to break the dormancy of the seeds of *A. longifolia*. Other authors noted that *A. longifolia* and *A. mearnsii* have physical dormancy and fire stimulation (Pieterse and Cairns 1986; Kulkarni et al. 2007; Marchante et al. 2010), but so far, these reproductive features in relation to fire have not been meticulously described in such a precise way. Regarding the effect of fire on dormancy, *A. longifolia* and *A. mearnsii* follow very different strategies. It could be said that *A. longifolia* has a dormant multi-response because newly ripened seeds have low dormancy, but after 1 year of maturation, their dormancy becomes very high. However, the dormancy of *A. mearnsii* seeds is very high at ripening and stays so after 1 year. Baeza and Vallejo (2006) also found multi-response strategy of dormancy in *Ulex parviflorus* Pourr. but in the opposite way to *A. longifolia*. Following the classification of Ooi et al. (2014), *A. longifolia* belongs to the facultative pyrogenic dormancy release class and

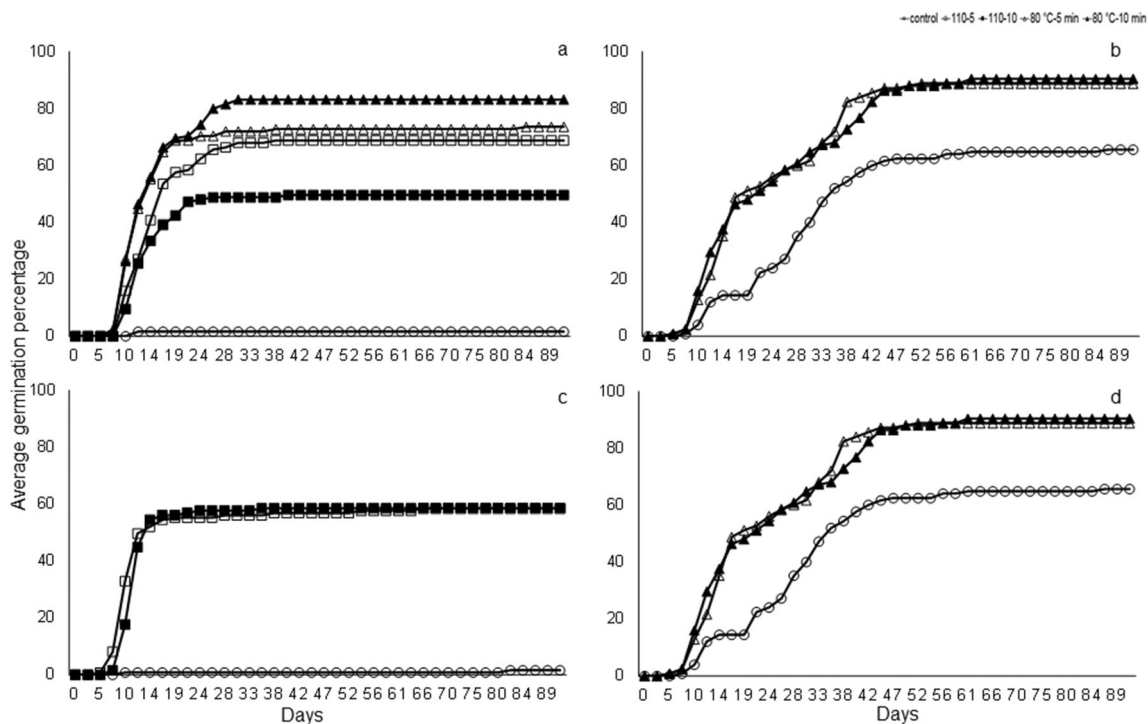


Fig. 3 Temporal distribution of germination for mature and fresh seeds of *A. longifolia* and *A. mearnsii* in control and treatments that stimulated seed germination. **a** *A. longifolia* mature seeds. **b** *A. longifolia* fresh seeds. **c** *A. mearnsii* mature seeds. **d** *A. mearnsii* fresh seeds

A. mearnsii to obligate pyrogenic dormancy release class. Another notable issue of this research is that of the 4 studied fire factors, only heat reduces dormancy in both species. Smoke rarely causes dormancy breaking (Clarke et al. 2000; Tieu 2001; Gómez-González et al. 2008) in other species of fire-prone environments. In addition, the scarification of seeds demonstrated that dormancy of *A. longifolia* and *A. mearnsii* seeds (Milton and Hall 1981; Holmes 1989) is only physical, so any factor able to break the hard coat without causing damage to the embryo will promote germination in a few days. This is a very common type of dormancy among *Leguminosae* species, but it is not present in all (Ooi et al. 2014; Galíndez et al. 2019). Arán et al. (2017) demonstrated in seeds of *A. melanoxylon* soil bank that not all seeds of soil bank respond to fire; there remains a part of dormant seeds that could break dormancy through other mechanisms, such as scarification by friction with soil particles or the expansion and contraction caused by summer temperatures. This loss of dormancy can be added to that caused by fire in some species (Santana et al. 2010, 2013; Luna 2020), generating extensive germination in mature seeds.

Also, heat was the only fire factor studied in this paper that produced significant effects on the germination of *A. longifolia* and *A. mearnsii*. In both species, moderate heat treatments stimulate germination, but in *A. longifolia*, stimulation starts at 80 °C, 5 min and does not decay until the heat exceeds 110 °C, 10 min. In *A. mearnsii*, germination

stimulation starts with 110 °C, 5 min. Moreover, mature seeds of *A. longifolia* reached maximum stimulation with 80 °C, 10 min and fresh seeds with 80 °C, 5 min, while seeds (fresh and mature) of *A. mearnsii* did so with 110 °C, 5 min and 110 °C, 10 min respectively. Arán et al. (2013) and Cruz et al. (2017) also found significant stimulations of the germination of *A. melanoxylon* with 80 °C, 5 min and 80 °C, 10 min. Other leguminous species of the Iberian Peninsula such as *Cytisus scoparius* (L.) Link, *Pterospartum tridentatum* Willk. (Rivas et al. 2006), *U. parviflorus* (Baeza and Roy 2008), and those from other Mediterranean areas, such as *Bituminaria bituminosa* (L.) C.H.Stirt. and *Spartium junceum* L. (Reyes and Trabaud 2009), also greatly increase their germination with 80 °C, 10 min and 110 °C, 5 min. *A. mearnsii* seeds are more resistant to heat shocks, reaching high values of germination even at 110 °C, 10 min. Fresh seeds of *A. longifolia* germinate well in periods between fires. Nevertheless, mature seeds of *A. longifolia* and the fresh and mature seeds of *A. mearnsii* need threshold temperatures that only occur during fire. Severe heat treatments (from 150 °C, 5 min) killed all the seeds. However, this combination of temperature and duration is not common in the soil of Galicia forests (Mataix-Solera et al. 2013; Reyes et al. 2015b). Furthermore, the soil seed bank of *Acacias* species is usually very abundant and at a depth of between 2- and 5-cm deep (Arán et al. 2017), where it is protected from severe thermal shocks. In both species, smoke, ash, and charcoal did not

stimulate germination, but did not reduce seed viability either. That means that many viable seeds of these two species increase the soil seed bank every year, and, after a forest fire, a large number of seeds germinate and many of the ones that do not are still viable to germinate after the occurrence of another fire.

The maturation stage of seeds can exert remarkable effects on percentage and speed of germination of some plant species (El-Keblawy and Al-Ansari 2000). We have detected different behavior depending on the species: in *A. longifolia*, the maturation stage influences the control germination percentage and the response to fire severity, whereas in *A. mearnsii*, it does not have an influence. Arán et al. (2017) found higher germination in fresh seeds of *A. melanoxylon* than in mature seeds from soil seed bank. Reyes and Casal (2001) also found different sensibility to fire factors in seeds of *Pinus radiata* D. Don and *Eucalyptus globulus* Labill., depending on the age of seeds.

The mature seeds of both *Acacia* species and fresh seeds of *A. mearnsii* slightly germinated in control, smoke, ash, and charcoal treatments, and instead, the fresh seeds of *A. longifolia* multiply the germination percentages with those same treatments by a factor of 6. On average, speed of germination was lower in fresh seeds of *A. longifolia* than in mature seeds, while in *A. mearnsii*, mature and fresh seeds presented low values of T_{50} and similar to those of mature seeds of *A. longifolia*. Cervantes et al. (1996) found different germination capacity and germination speed in seeds of *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Acacia farnesiana* (L.) Willd., and *Acacia pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., with ages from 3 months to 5 years old. Times required for germination of *A. longifolia* and *A. mearnsii* are shorter than those registered for *A. melanoxylon* (Arán et al. 2017; Cruz et al. 2017), and this is another trait of their invading character. The temporal distribution of germination of both species is very similar and does not change with the maturation of seeds, coinciding with the results of Arán et al. (2017) and of Burrows et al. (2009) in *A. melanoxylon*.

5 Conclusion

The two studied species exhibit different reproductive behavior in relation to fire and seed maturation. The potential of invasion of *A. longifolia* is stronger than that of *A. mearnsii*, because *A. longifolia* can germinate abundantly in absence of fire and the seeds that do not germinate enter a dormant phase, becoming available in the soil seed bank to germinate after a forest fire. *A. longifolia* has the ability to germinate both after fires and in periods between fires.

In contrast, *A. mearnsii* barely germinates in periods between fires and needs higher temperatures to break dormancy and germinate, so its dependence on fire is greater.

The two *Acacia* species germinate abundantly after fires and thermal shocks over 100 °C are necessary to reduce their soil seed bank. In a more severe and recurring fire scenario, both species will have advantage over native species because both *Acacias* germinate rapidly, with high percentages, and produce seeds at early ages (2–3 years, personal observation). Other native species adapted to fire such as *Ulex europaeus* L., *C. scoparius*, or *P. tridentatum* (Reyes and Casal 2008; Cruz et al. 2020) are shrubs and therefore could not compete with invading trees that grow very fast in height. Among the native vegetation of Galicia, two fast-growing tree species could compete with the two studied species without fire, *Salix atrocinera* Brot. and *Betula pendula* Roth.; however, their germination is not stimulated by fire (Reyes and Trabaud 1997; Cruz et al. 2020), and its competitiveness would be compromised after fire.

The best weapon to fight these IAS in southwestern Europe is prevention, and for this, the native vegetation must be preserved. For this reason, after a forest fire, we recommend favoring native vegetation by sowing seeds and planting seedlings of indigenous species and removing the established *Acacia* seedlings.

Acknowledgments The authors would like to thank Jorge Mouriño and Juan García-Duro for their help with the localization of studied populations as well as Erwin Dreyer, Paulo Fernandes, and the two anonymous reviewers for their valuable suggestions in improving the manuscript.

Funding information This work was supported by the Spanish Ministry of Economy, Industry and Competitiveness, the Spanish Ministry of Science, Innovation and Universities, the Castilla y León Regional Government, the Galicia Regional Government and the European Regional Development Fund (ERDF) in the framework of the GESFIRE (AGL2013-48189-C2-2-R), FIRESEVES (AGL2017-86075-C2-2-R), and SEFIRECYL (LE001PE17) projects and the Competitive Reference Group BIOAPLIC (ED431C2019/07) and the Strategic Researcher Cluster BioReDeS (ED431E 2018/09)

Data availability The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Adair J (2008) Biological control of Australian native plants, in Australia, with an emphasis on acacias. *Muelleria* 26(1):67–78
- Arán D, García-Duro J, Reyes O, Casal M (2013) Fire and invasive species: modifications in the germination potential of *Acacia melanoxylon*, *Conyza canadensis* and *Eucalyptus globulus*. For Ecol Manag 302: 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.030>

- Arán D, García-Duro J, Cruz O, Casal M, Reyes O (2017) Understanding biological characteristics of *Acacia melanoxylon* in relation to fire to implement control measurements. *Ann For Sci* 74:61. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0661-y>
- Auld T, O'Connell M (1991) Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Austral Ecol* 16(1):53–70. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01481.x>
- Baeza M, Roy J (2008) Germination of an obligate seeder (*Ulex parviflorus*) and consequences for wildfire management. *For Ecol Manag* 256(4):685–693. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.014>
- Baeza M, Vallejo V (2006) Ecological mechanisms involved in dormancy breakage in *Ulex parviflorus* seeds. *Plant Ecol* 183(2):191–205. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9016-0>
- Bennet B (2014) Model invasions and the development of national concerns over invasive introduced trees: insights from South African history. *Biol Invasions* 16:499–512. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0601-1>
- Bradbeer J (1988) Seed viability and vigour. *Seed Dormancy and Germination*:95–109. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-7747-4_8
- Burrows G, Virgona J, Heady R (2009) Effect of boiling water, seed coat structure and provenance on the germination of *Acacia melanoxylon* seeds. *Aust J Bot* 57(2):139–147. <https://doi.org/10.1071/bt08194>
- Calvo L, Hernández V, Valbuena L, Taboada A (2015) Provenance and seed mass determine seed tolerance to high temperatures associated to forest fires in *Pinus pinaster*. *Ann For Sci* 73(2):381–391. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0527-0>
- Cervantes V, Carabias J, Vázquez-Yanes C (1996) Seed germination of woody legumes from deciduous tropical forest of southern Mexico. *For Ecol Manag* 82:171–184. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03671-7](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03671-7)
- Clarke P, Davison E, Fulloon L (2000) Germination and dormancy of grassy woodland and forest species: effects of smoke, heat, darkness and cold. *Aust J Bot* 48(6):687–699. <https://doi.org/10.1071/bt99077>
- Cruz O, García-Duro J, Casal M, Reyes O (2017) Can the mother plant age of *Acacia melanoxylon* (Leguminosae) modulate the germinative response to fire? *Aust J Bot* 65(7):593–600. <https://doi.org/10.1071/bt17083>
- Cruz O, García-Duro J, Casal M, Reyes O (2019) Role of serotiny on *Pinus pinaster* Aiton germination and its relation to mother plant age and fire severity. *Ifor - Biogeosci For* 12(6):491–497. <https://doi.org/10.3832/ifer2968-012>
- Cruz O, García-Duro J, Riveiro SF, García-García C, Casal M, Reyes O (2020) Fire severity drives the natural regeneration of *Cytisus scoparius* L. (Link) and *Salix atrocinerea* Brot. communities and the germinative behaviour of these species. *Forests* 11(2): 124. <https://doi.org/10.3390/f11020124>
- DAISIE (2008) Species accounts of 100 of the most invasive alien species in Europe. Handbook of alien species in Europe. Springer, Dordrecht, In
- El-Keblawy A, Al-Ansari F (2000) Effects of site of origin, time of seed maturation, and seed age on germination behavior of *Portulaca oleracea* from the Old and New Worlds. *Canadian J Bot* 78(3): 279–287. <https://doi.org/10.1139/b00-001>
- Gaertner M, Richardson D, Privett S (2011) Effects of alien plants on ecosystem structure and functioning and implications for restoration: insights from three degraded sites in South African Fynbos. *Env Manag* 48:57–69. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9675-7>
- Galíndez G, Lopez-Spahr D, Gomez C, Pastrana-Ignes V, Diaz R, Bertuzzi T, Ortega-Baes P (2019) Estructura morfo-anatómica y salida de dormición física de las semillas de *Malvastrum coromandelianum* ssp. *coromandelianum* (Malvaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 54(4):509–517
- García-Duro J, Cruz O, Casal M, Reyes O (2019) Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biol Invasions* 21(4):1427–1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>
- GBIF Backbone Taxonomy (2020) *Acacia* Mill. in GBIF Secretariat. Checklist dataset. [GBIF.org](https://doi.org/10.15468/39omei) Accessed on 09 Jan 2020. <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Genovesi P (2005) Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biol Invasions* 7:127–133. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-9642-9>
- Gómez-González S, Sierra-Almeida A, Caviries L (2008) Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile? *For Ecol Manag* 255(5):1510–1515. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.006>
- He T, Lamont BB, Pausas JG (2019) Fire as a key driver of Earth's biodiversity. *Biol Rev* 94:1983–2010. <https://doi.org/10.1111/brv.12544>
- Holmes P (1989) Decay rates in buried alien *Acacia* seed populations of different density. *South Afr J Bot* 55(3):299–303. [do.org/10.1016/S0254-6299\(16\)31179-6](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31179-6)
- Hulme PE (2012) Weed risk assessment: a way forward or a waste of time? *J Applied Ecol* 49:10–19. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02069.x>
- IPCC (2013) *Climate change 2013, the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge University Press, Cambridge
- ISSG (2017) 100 of the world's worst invasive alien species. Invasive Species Specialist Group. http://www.issg.org/worst100_species.html Accessed 20 Dic 2019.
- Keeley J, Fotheringham C (2000) Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner M (ed) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities.* CABI Publishing, Wallingford. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0311>
- Keeley JE, Pausas JG, Rundel PW, Bond WJ, Bradstock RA (2011) Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant Sci* 16(8):406–411 [j.tplants.2011.04.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002)
- Kulkarni MG, Sparg S, Van Staden J (2007) Germination and post-germination response of *Acacia* seeds to smoke-water and butanolide, a smoke derived compound. *J Arid Env* 69(1):177–187 [j.jaridenv.2006.09.001](https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.001)
- Leino M, Edqvist J (2010) Germination of 151-year old *Acacia* spp. seeds. *Genet Resour Crop Evol* 57(5):741–746. <https://doi.org/10.1007/s10722-009-9512-5>
- Lorenzo P, González L, Reigosa M (2009) The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Ann For Sci* 67(1):101–101. <https://doi.org/10.1051/forest/2009082>
- Luna B (2020) Fire and summer temperatures work together breaking physical seed dormancy. *Sci Rep*:6031. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62909-9>
- Marchante H, Kjoller A, Struwe S, Freitas H (2008) Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Appl Soil Ecol* 40(2): 210–217. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.04.004>
- Marchante H, Freitas H, Hoffmann JH (2010) Seed ecology of an invasive alien species, *Acacia longifolia* (Fabaceae), in Portuguese dune ecosystems. *Am J of Bot* 97(11):1780–1790. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000091>
- Mataix-Solera J, Arcenegui V, Tessler N, Zornoza R, Wittenberg L, Martínez C, Caselles P, Pérez-Bejarrano A, Malkinson D, Jordán MM (2013) Soil properties as key factors controlling water repellency in fire-affected areas: Evidences from burned sites in Spain and Israel. *CATENA* 108:6–13. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2011.12.006>
- Milton SJ (1980) *Studies of Australian acacias in the south western Cape.* M.Sc. Thesis, University of Cape Town, Cape Town.
- Milton SJ, Hall A (1981) Reproductive biology of Australian cacias in the South-Western Cape Province, South Africa. *Transactions of the*

- Royal Society of South Africa 44(3):465–487. <https://doi.org/10.1080/00359198109520589>
- Nentwig W, Bacher S, Kumschick S, Pyšek P, Vilà M (2017) More than “100 worst” alien species in Europe. *Biol Invasions* 20(6):1611–1621. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6>
- Ohlson M, Tryterud E (2000) Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene* 10(4):519–525. <https://doi.org/10.1191/095968300667442551>
- Ooi M (2010) Delayed emergence and post-fire recruitment success: effects of seasonal germination, fire season and dormancy type. *Austr J Bot* 58(4):248–256. <https://doi.org/10.1071/BT09228>
- Ooi M, Denham A, Santana V, Auld T (2014) Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecol Evol* 4(5):656–671. <https://doi.org/10.1002/ece3.973>
- Orscheg C, Enright N (2011) Patterns of seed longevity and dormancy in obligate seeding legumes of box-ironbark forests, south-eastern Australia. *Austral Ecol* 36(2):185–194. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02135.x>
- Pieterse PJ, Cairns ALP (1986) The effect of fire on an *Acacia longifolia* seed bank in the south-western Cape. *South Afr J Bot* 52(3):233–236. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(16\)31555-1](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(16)31555-1)
- Reyes O, Casal M (2001) The influence of seed age on germinative response to the effects of fire in *Pinus pinaster*, *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus*. *Ann For Sci* 58:439–447. <https://doi.org/10.1051/forest:2001137>
- Reyes O, Casal M (2008) Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species. *J Veg Sci* 19(4):575–583. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18412>
- Reyes O, Trabaud L (1997) The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. *Pl Ecol* 133:201–208. <https://doi.org/10.1023/A:1009751513547>
- Reyes O, Trabaud L (2009) Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecol* 202: 113–121. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9532-9>
- Reyes O, Basanta M, Casal M, Díaz-Vizcaíno E (2000) Functioning and dynamics of woody plant ecosystems in Galicia (NW Spain). In: Trabaud L (ed) *Life and Environment in the Mediterranean*. Witpress, Southampton
- Reyes O, García-Duro J, Salgado J (2015a) Fire affects soil organic matter and the emergence of *Pinus radiata* seedlings. *Ann For Sci* 72(2): 267–275. <https://doi.org/10.1007/s13595-014-0427-8>
- Reyes O, Kaal J, Arán D, Gago R, Bernal J, García-Duro J, Basanta M (2015b) The effects of ash and black carbon (biochar) on germination of different tree species. *Fire Ecol* 11(1):119–133. <https://doi.org/10.4996/fireecology.1101119>
- Reyes O, Cruz O, García-Duro J, Arán D, Gago R, Riveiro SF, Casal M (2018) Especies invasoras e incendios forestales en el NW de la Península Ibérica. In: García-Novo F, Casal M, Pausas J (eds) *Ecología de la regeneración de zonas incendiadas*. Academia de Ciencias Sociales y del Medio Ambiente de Andalucía, Sevilla
- Richardson D, Kluge R (2008) Seed banks of invasive Australian *Acacia* species in South Africa: role in invasiveness and options for management. *Perspect Plant Ecol, Evol Systematics* 10(3):161–177. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.03.001>
- Rivas M, Reyes O, Casal M (2006) Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. *Int. J. Wildland Fire* 15:73e80. <https://doi.org/10.1071/wf05008>
- Riveiro SF, García-Duro J, Cruz Ó, Casal M, Reyes O (2019) Fire effects on germination response of the native species *Daucus carota* and the invasive alien species *Helichrysum foetidum* and *Oenothera glazioviana*. *Glob Ecol Conserv* 20:e00730. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00730>
- Salgado J, González M, Armada J, Paz-Andrade M, Carballas M, Carballas T (1995) Loss of organic matter in Atlantic forest soils due to wildfires. Calculation of the ignition temperature. *Thermochimica Acta* 259(1):165–175. [https://doi.org/10.1016/0040-6031\(95\)02274-6](https://doi.org/10.1016/0040-6031(95)02274-6)
- Santana V, Baeza J, Blanes C (2013) Clarifying the role of fire heat and daily temperature fluctuations as germination cues for Mediterranean Basin obligate seeders. *Ann Bot* 111:127–134
- Santana VM, Bradstock RA, Ooi M, Denham JA, Auld TD, Baeza J (2010) Effects of soil temperature regimes after fire on seed dormancy and germination in six Australian Fabaceae species. *Austr Jour of Bot* 58:539–545. <https://doi.org/10.1071/BT10144>
- Sanz-Elorza M, Dana-Sánchez ED, Sobrino-Vesperinas E (eds) (2004) *Atlas de las plantas alóctonas invasoras en España*. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid
- Soto B, Basanta R, Diaz-Fierros F (1997) Effects of burning on nutrient balance in an area of gorse (*Ulex europaeus* L.) scrub. *Sci Total Environ* 204(3):271–281. [https://doi.org/10.1016/s0048-9697\(97\)00185-x](https://doi.org/10.1016/s0048-9697(97)00185-x)
- Souza-Alonso P, Rodríguez J, González L, Lorenzo P (2017) Here to stay. Recent advances and perspectives about *Acacia* invasion in Mediterranean areas. *Ann For Sci* 74(3):55. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0651-0>
- Thomas P, Morris E, Auld T, Haigh A (2009) The interaction of temperature, water availability and fire cues regulates seed germination in a fire-prone landscape. *Oecol* 162(2):293–302. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1456-0>
- Tieu A (2001) The Interaction of heat and smoke in the release of seed dormancy in seven species from southwestern western Australia. *Ann Bot* 88(2):259–265. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1451>
- Vicente J, Pinto A, Araújo M, Verburg P, Lomba A, Randin C, Guisan A, Honrado J (2013) Using life strategies to explore the vulnerability of ecosystem services to invasion by alien plants. *Ecosystems* 16(4): 678–693

Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Are the invasive species *Acacia melanoxylon* and *Eucalyptus globulus* drivers of other species invasion? Testing their allelochemical effects on germination.

Sheila F. Riveiro¹, Óscar Cruz², Otilia Reyes¹

¹BIOAPLIC group. Área de Ecoloxía, Dpto. de Bioloxía Funcional, Facultade de Bioloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, Spain

²BIOAPLIC group. Área de Ecoloxía, Dpto. de Bioloxía Funcional. Universidade de Santiago de Compostela. EPSE Campus Terra, 27002 Lugo, Spain

Abstract. Many invasive alien species (IAS) produce secondary metabolites that affect how other plants function (allelopathic compounds), and could drive other species invasion, as proposed by the invasional meltdown hypothesis. *Acacia melanoxylon* and *Eucalyptus globulus* are two of such species. In this study, we analyzed the germination response of seven IAS (*Acacia dealbata*, *Acacia mearnsii*, *Acacia melanoxylon*, *Acacia longifolia*, *Eucalyptus globulus*, *Paraserianthes lophantha*, *Phytolacca americana*) and a native biotest species (*Lactuca sativa*) to the application of two different aqueous extracts containing different concentrations of donor species *A. melanoxylon* and *E. globulus*. Extract compounds were identified by UHPLC-ESI-QTOF-MS. *Eucalyptus* aqueous extracts significantly reduced germination in three species (*A. dealbata*, *E. globulus*, *P. americana*). The germination of all the species tested was reduced with acacia aqueous extracts. The results supported the postulates of the Biochemical Recognition Hypothesis of seeds gauging the moment for establishment based on other species' chemical compound release. Furthermore, *A. melanoxylon* and *E. globulus* lowered their own germination, suggesting that these species present intraspecific biochemical recognition. We also found support for the Novel Weapons Hypothesis in the case of *L. sativa* as a native species.

Keywords: allelopathy, biochemical recognition hypothesis, invasional meltdown hypothesis, novel weapons hypothesis, invasive alien species, seed germination.

INTRODUCTION

Invasive alien species (IAS) are a threat to global biodiversity, since they outcompete native species, change the physico-chemical characteristics of soils (e.g., modification of the soil microbial activity—Qu et al. 2021; allelochemical release that reduces native plant establishment—Zhang et al. 2021), alter the rate of nutrient cycling (Vilà et al. 2011) and modify ecosystem fire regimes (D'Antonio and Vitousek 1992; Gaertner et al. 2014). Plant invaders reduce the richness and abundance of native species (Pyšek et al. 2012; Wohlgemuth et al. 2022) by modulating seed germination, seedling establishment, inhibition of growth (Hussain et al. 2011a) and modification of plant-pollinator interactions, and pose a significant impact at species, ecosystem and community levels (Vilà et al. 2011). Additionally, IAS influence ecosystem services and lead to economic losses in forestry and agriculture (Pimentel et al. 2005).

This global problem related to IAS is currently being speeded up by anthropogenic perturbations (Young and Larson 2011). Coastal areas with temperate climates are one of the primary pathways for the introduction of IAS to Europe and the level of invasion in these areas is usually high (Chytrý et al. 2009) due to its favorable climate for plant establishment and growth (Stohlgren et al. 2003; Stohlgren et al. 2006). The northwestern Iberian Peninsula constitutes a pathway of entry of IAS to Europe, and exhibits some IAS at early stages of invasion (Capdevila-Argüelles et al. 2012; GISD 2022). This coastal region also has highest forest fire activity in Europe (San-Miguel-Ayán et al. 2013) and is one of the most affected regions in the world (Archibald et al. 2013). Some of the IAS are tree species that cause major ecosystem problems, including the propagation of forest fires and making areas more fire prone (Brooks et al. 2004; Underwood et al. 2019; Aslan and Dickson 2020), leading to a general degradation of natural ecosystems. Among these species, in the northwest of the Iberian Peninsula several species stand out, including widely distributed species of *Acacia* and *Eucalyptus* genera (Sanz-Elorza et al. 2004), as well as others in early stages of invasion, such as the genera *Paraserianthes* (Dana et al. 2004) or *Phytolacca* (Valdés et al. 2011).

The invasional meltdown hypothesis (Simberloff and Von Holle 1999), states that the establishment of one IAS in a new environment makes it easier for another nonnative species to invade (Kumar Rai and Singh 2020). Testing this hypothesis is the first step to know the magnitude of invasive processes and the repercussion of the initial invasions on subsequent ones. Furthermore, it will be useful for exposing possible key species in the process of invasion. *Acacia melanoxylon* R. Br. (Australian Blackwood) is one of the most damaging species for agriculture (Souto et al. 1994; Hussain et al. 2020) and *Eucalyptus globulus* Labill. (blue gum) for forestry ecosystems (Arán et al. 2013; Calviño-Cancela and Rubido-Bará 2013). Testing the invasional meltdown hypothesis for these IAS will allow us to discover if their presence helps the establishment of other IAS, namely other acacias, *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C.Nielsen or *Phytolacca americana* L.. This hypothesis postulates an adverse IAS diversity synergism on native species. Invasive species can also drive their own regeneration or produce negative feedback that limit it. Seeds can recognize phytochemicals of conspecific seeds and establishing plants (biochemical recognition hypothesis, BRH; *sensu* Renne et al. 2004, 2014). Based on their dose-dependent assessment, they may decide to accelerate (e.g., avoid priority effects or enjoy conspecific facilitation; Dyer 2004; Orrock and Christopher 2010; Yamowo and Mukai 2017; Yannelli et al. 2020; Ohsaki et al. 2020) or delay germination (e.g., avoid competition-induced post-emergence mortality; Renne et al. 2014; Houseman and Mahoney 2015) to maximize establishment potential. In either case, this competition avoidance mechanism is predicted to maximize establishment potential (Renne et al. 2014) and thus, invasion success. This process also applies to heterospecific recognition (Tielbörger and Prasse 2009; Yannelli et al. 2020; Fenesi et al. 2020). Some invasive plants may succeed because they bring novel mechanisms of interaction to natural plant communities, as proposed by Callaway and Aschehoug (2000) in the novel weapons hypothesis (NWH). This would be a non-mutually exclusive mechanism to the BRH, for their own population's regeneration. Following this statement, native species would be more vulnerable to allelochemicals that they had never faced before. This is a chemically mediated mechanism that has been demonstrated in several studies (Callaway and Ridenour 2004; Becerra et al. 2018; Puig et al. 2018), and affects other species germination or seedling growth. This knowledge will be very useful for policymaking on control and management of these invasive alien species due to its wide distribution around the world (GISD 2022) since their interactions and synergies could also take place in other locations.

Many introduced species of *Acacia* and *Eucalyptus* produce allelopathic compounds, which reduce germination of some species (Souto et al. 2001; Hussain et al. 2011b; Lorenzo et al. 2012). Allelopathy is the ecological process in which biotic interference occurs through bioactive molecules (Singh et al. 1999). Allelochemicals (i.e., secondary metabolites, mostly phenolics and terpenoids) usually reduce native species and pave the way for IAS colonization in new habitats (Novoa et al. 2012; Kalisz et al. 2021; Zhang et al. 2021). The identification of phenolics, flavonoids and terpenoids can be a complex task because they contain several structures but HPLS-MS is a useful tool to identify natural compounds in vegetal extracts (Quirantes-Piné et al. 2013; Jia et al. 2016). Allelochemicals could drive the invasion success of IAS, and it is important to know which compounds or doses affect their own germination and that of other species. Since germination is the most critical stage in the life cycle of many plants (Reyes et al. 1997) it is necessary to know how IAS seeds respond to their own allelopathic compounds and how the allelochemicals affect other IAS germination in already colonized areas.

In this study, we addressed the following objectives: (i) to determine the effect of different doses of allelopathic compounds from aqueous extracts of *A. melanoxylon* phyllodes and *E. globulus* leaves on their own germination and on other IAS germination, and (ii) to identify the possible compounds responsible for germination modification.

MATERIAL AND METHODS

Study species

We studied 7 invasive alien species present in the northwest of the Iberian Peninsula and found in many other areas of the world: *Acacia dealbata* Link, *Acacia mearnsii* De Wild., *Acacia melanoxylon* R.Br., *Acacia longifolia* (Andrews) Willd., *Eucalyptus globulus* Labill., *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I.C.Nielsen and *Phytolacca americana* L. The seeds of the tested species were collected in naturalized IAS populations in Galicia, Spain (northwestern Iberian Peninsula, Table S1). Additionally, we used *Lactuca sativa* L (cv. “Batavia”) commercial seeds as a biotest species due to their fast germination and common use in allelopathic bioassays; seeds were purchased from Wamestrada S.L.L. (A Estrada, Spain).

Allelochemicals water extraction

Acacia melanoxylon and *E. globulus* were chosen as donor species of allelopathic compounds, due to their invasive character, their wide distribution and the density of their populations in the study area. *Acacia melanoxylon* is one of the IAS that has presented a large increase in its area of extent, height and basimetric area in recent years (Martínez-Fernández et al. 2012); *E. globulus* is one of the most abundant species in the northwestern Iberian Peninsula, occupying 20% of the forested areas according to the IFN4 (IFN4 2011). Four aqueous extracts constituted the test treatments of IAS germination: two extracts at different concentrations from each of the two donor species. For the acacia extracts, we used *A. melanoxylon* abscised dry phyllodes and for the eucalyptus extracts we used *E. globulus* abscised dry leaves. Phyllodes and leaves were collected in naturalized adult populations in the Monte Pedroso area (Galicia, Spain). After collection, phyllodes and leaves were slashed in 2 cm² pieces. Extraction was performed in beakers covered with plastic film by soaking slashed phyllodes or leaves in distilled water at 200 g/L (hereafter, 200-acacia and 200-eucalyptus) and 100 g/L (100-acacia and 100-eucalyptus) for 72 hours at room temperature. Then, leaves and phyllodes were separated from water by filtration and discarded, leading to the aqueous extracts. Following a similar methodology to Teerarak et al. (2010) and Nurjanah et al. (2020), the chosen values corresponded to the phyllodes or leaves maximum amount that is possible to soak in a known

amount of water (200 g of phyllodes or leaves slashed pieces in 1 L of distilled water) and then reducing this amount to a half (100 g in 1 L).

Germination bioassays

For each of the 7 species studied, in addition to 4 aqueous extract treatments, we used distilled water as a control to simulate natural conditions (control treatment). Hard-coated seeds were mechanically scarified before the beginning of the test to simulate the species ideal germination conditions. Scarification was performed with a scalpel, transversally cutting off a small part of the seed's distal end. For each treatment, 5 replicates of 25 seeds each were made. Each replicate was placed on a 9-cm diameter Petri dish, using two cellulose filter papers as substrate.

At the beginning of the test, 4 ml of the corresponding aqueous extract or distilled water was added to each replicate (Salgado et al. 2017). Subsequently, seed germination was checked every other day during a month. On those days, more water was added to keep the seeds moist, and seeds that had germinated (visible radicle) were removed from the Petri dish. Seed incubation was performed in a germination chamber (Climas AGP890), which allows for the control of light and temperature conditions. Following other studies (Cruz et al. 2019; Riveiro et al. 2020), the thermo-photoperiod was 16 h of light at 24 °C and 8 h of darkness at 16 °C, simulating favorable conditions for germination in the northwest of the Iberian Peninsula.

Compound identification

To identify the *A. melanoxylo*n and *E. globulus* chemical constituents present in the aqueous extracts, we conducted an ultrahigh-performance liquid chromatography coupled with quadrupole time-of-flight tandem mass spectrometry (UHPLC-ESI-QTOF-MS), a powerful tool for the characterization of complex natural products (Li et al., 2017). The compounds were identified by comparing their retention times and MS/MS spectra provided by QTOF-MS with those of authentic standards whenever available. The remaining compounds were identified by interpreting their MS and MS/MS spectra obtained by QTOF-MS combined with the data provided in the literature. The score is a measure of identification confidence, based on the parameters of exact mass, retention time, mSigma and qualifier ions. Five score levels were obtained based on this: high (++++/+++), medium (++) , tentative (+) and null (-); null level means that the qualifier ion was not found.

Data analysis

The data obtained were used to calculate the average germination percentage, the distribution of germination over time and the germination speed as T_{50} (which measures germination speed as the time required by seeds to reach 50% of final germination). T_{50} was calculated according to Cruz et al. (2022).

General linear models (GLMs) at a significance level of 0.05, with binomial error distribution, were carried out to test the effects of acacia and eucalyptus extracts on *germination percentage* and T_{50} (see supplementary material, Table S2). Independent analyses for each target species were carried out in a factorial analysis with the fixed factors *extract source* and *concentration of the extract*. Interaction between extract source and concentration of the extract was tested but it was not significant in any of the analyses, so we did not include it in the model to have a better model fit. We tested whether there were significant differences in *extract source* and *concentration of the extract* through ANOVA using the package *car* (Fox and Weisberg 2019); followed by a post-hoc HSD Tukey test using the package *agricolae* (de Mendiburu and Yassen 2020). GLMs for target species *E. globulus* and *L. sativa* regarding the response variable T_{50} did

not include the predictor variable *concentration of the extract* for acacia extracts owing to the lack of data (there was no germination under these treatments). All the analyses were performed using R Software (R Core Team 2022).

RESULTS

Germination percentage

Final germination varied by species and treatment (Table 1). All the species studied underwent significant reductions in germination by at least one of the applied treatments. None of the treatments promoted germination. The germination percentage of *A. dealbata* and *P. lophantha* decreased in all treatments with respect to control and was especially low with 200-acacia treatment. The germination of *A. dealbata* decreased by a third with 100-eucalyptus, 200-eucalyptus and 100-acacia and to a quarter with 200-acacia. *Paraserianthes lophantha* germination decreased 40% from control treatment with 200-acacia treatment ($p < 0.013$) and none of the other treatments modified its germination percentage. Germination of *A. mearnsii* decreased 36% with 200-acacia treatment ($p < 0.04$) with respect to control. *Acacia longifolia* and *A. melanoxylon* seed germination percentage was severely reduced with both 100-acacia (61%, 87% respectively) and 200-acacia (71%, 68% respectively) treatments. Other treatments showed a very slight decrease in germination, and was therefore not significant.

In *E. globulus* 200-acacia treatment totally inhibited germination. 200-eucalyptus and 100-acacia reduced it by 70% and 53% with respect to control. Almost all treatments applied to *P. americana* significantly reduced germination ($p < 0.001$); 200-acacia reduced it by 43%, and 100-acacia and 200-eucalyptus produced lower reductions (24%, 19% respectively). 100-eucalyptus did not affect germination of these two species.

Biotest species *L. sativa* showed a marked decrease in germination percentage with 200-acacia ($p < 0.001$) from 89.6% in control treatment to 0%; other treatments did not affect its germination.

Acacia melanoxylon reduced target species germination both with low (100-acacia) and high (200-acacia) concentration extracts. The same thing occurred when applying aqueous extracts to its own seeds. Regarding *E. globulus*, low concentration extract (100-eucalyptus) did not modify its own germination, but high concentrations (200-eucalyptus) reduced it. This effect was similar to that produced by *E. globulus* extracts in the other species studied, in which high concentration extract reduced germination more than low concentration extracts.

The most affected species by the applied treatments were *A. dealbata*, *E. globulus* and *P. americana*, whose germination was significantly reduced by 3 of the 4 treatments tested. In contrast, *A. mearnsii*, *P. lophantha* and *L. sativa* were the most resistant species tested, since their germination was reduced by only 1 out of 4 treatments. Regarding the treatments, eucalyptus aqueous extracts inhibited germination in 4 out of the 16 tests, and acacia aqueous extracts were inhibitory in 13 out of the 16 tests performed. Overall, the treatment which had the strongest effect was 200-acacia, which significantly reduced the germination percentage of seeds in all the species studied. 100-eucalyptus had the weakest effect, only modifying the germination of 1 out of 8 species.

Table 1. Average final germination percentage ($\bar{x} \pm \text{SD}$) and T_{50} in days ($\bar{x} \pm \text{SD}$) for *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* and *L. sativa* in control and 100-eucalyptus, 200-eucalyptus, 100-acacia and 200-acacia treatments. The first row for each species corresponds to germination percentage (G) and the second row to T_{50} . Different labels indicate significant differences for each species in germination (a, b, c, d) and in T_{50} (A, B, C) between the control and aqueous extracts in the Tukey contrasts performed. WD indicates that there were not enough replicates to perform the test.

Treatment / Species		control	100-eucalyptus	200-eucalyptus	100-acacia	200-acacia
<i>A. dealbata</i>	G	96.0 ± 4.9 ^a	63.2 ± 25.8 ^b	57.6 ± 8.3 ^b	64.0 ± 10.2 ^b	24.0 ± 11.7 ^c
	T_{50}	3.0 ± 0.0 ^A	5.8 ± 1.8 ^B	6.2 ± 2.7 ^B	5.0 ± 0.0 ^B	5.0 ± 0.0 ^B
<i>A. mearnsii</i>	G	96.0 ± 4.0 ^a	79.2 ± 14.5 ^{ab}	77.6 ± 10.0 ^{ab}	88.0 ± 20.6 ^{ab}	60.0 ± 25.5 ^b
	T_{50}	5.0 ± 0.0 ^A	5.8 ± 1.8 ^A	5.8 ± 1.8 ^A	5.0 ± 0.0 ^A	6.0 ± 2.2 ^A
<i>A. melanoxylon</i>	G	50.4 ± 20.1 ^a	28.0 ± 17.7 ^{ab}	27.2 ± 21.4 ^{ab}	6.4 ± 5.4 ^b	16.0 ± 10.6 ^b
	T_{50}	5.0 ± 0.0 ^A	6.6 ± 2.2 ^A	9.0 ± 2.4 ^A	6.5 ± 3.0 ^A	5.8 ± 1.8 ^A
<i>A. longifolia</i>	G	78.4 ± 7.8 ^a	61.6 ± 37.3 ^{ab}	59.2 ± 18.0 ^{ab}	30.4 ± 22.0 ^b	22.4 ± 14.3 ^b
	T_{50}	8.2 ± 1.8 ^A	9.0 ± 0.0 ^A	9.0 ± 0.0 ^A	7.4 ± 2.2 ^A	9.0 ± 0.0 ^A
<i>E. globulus</i>	G	52.0 ± 22.8 ^{ab}	53.6 ± 12.8 ^a	15.2 ± 11.8 ^c	24.0 ± 17.4 ^c	0.0 ± 0.0 ^c
	T_{50}	5.0 ± 0.0 ^A	8.2 ± 1.8 ^A	11.8 ± 2.2 ^A	8.6 ± 2.2 ^A	WD
<i>P. lophantha</i>	G	76.0 ± 9.8 ^a	61.6 ± 12.5 ^{ab}	55.2 ± 13.1 ^{ab}	59.2 ± 12.8 ^{ab}	46.4 ± 10.4 ^b
	T_{50}	5.0 ± 0.0 ^A	5.0 ± 0.0 ^A	5.0 ± 0.0 ^A	5.0 ± 0.0 ^A	5.8 ± 1.8 ^A
<i>P. americana</i>	G	93.6 ± 3.6 ^a	87.2 ± 5.9 ^{ab}	76.0 ± 7.5 ^b	71.2 ± 10.0 ^{bc}	52.8 ± 11.1 ^d
	T_{50}	5.0 ± 0.0 ^A	8.2 ± 1.8 ^A	11.0 ± 2.0 ^A	7.6 ± 4.0 ^A	8.4 ± 5.6 ^A
<i>L. sativa</i>	G	96.0 ± 2.8 ^a	92.8 ± 5.2 ^a	77.0 ± 17.4 ^a	42.4 ± 25.2 ^{ab}	0.0 ± 0.0 ^c
	T_{50}	2.0 ± 0.0 ^A	5.0 ± 0.0 ^B	5.0 ± 0.0 ^B	5.0 ± 0.0 ^B	WD

*T*₅₀ and temporal distribution

For most of the species studied, T_{50} increased slightly with some of the treatments, but the statistical analysis did not show significant differences. The treatments applied only lead to a significant delay in the T_{50} for *A. dealbata* and *L. sativa* ($p < 0.004$ and $p < 0.001$, respectively). The control germination of *A. dealbata* started on day 3 (Figure 1) and ended on day 18, with a T_{50} of 3 days. All treatments significantly increased the T_{50} of this species (Table 1), reaching 5.0 to 6.2 days. Treated seeds had a delayed germination start on day 5. Control T_{50} of *L. sativa* biotest species was 2.0 days, which significantly increased to 5.0 days ($p < 0.05$) for the seeds treated with 100-eucalyptus, 200-eucalyptus and 100-acacia. The control germination of *L. sativa* started on day 3, while the seeds' germination treated with 100-acacia started on day 5 and with 100-eucalyptus and 200-eucalyptus, germination started on day 9.

Acacia longifolia had the longest T_{50} at 8 days, while all the other species reached T_{50} at 5 days. Overall, the application of donor species extracts barely modified the T_{50} (Table 1).

In *A. mearnsii* control germination started on day 3 (Figure 1) and reached a T_{50} of 5.0 days. The control germination of *A. melanoxylon*, *E. globulus* and *P. americana* started on day 5, and reached T_{50} on day 5 (Table 1). Treated seeds of *A. melanoxylon* started germination on day 9, delaying it with respect to control. *Eucalyptus globulus* seeds treated with 100-acacia started germination on the same day as control (Figure 1) while seeds treated with 100-eucalyptus and 200-eucalyptus delayed their germination. Neither *A. melanoxylon* nor *E. globulus* modified their own T_{50} .

Germination of *A. longifolia* started on day 5 in control and treated seeds, with a T_{50} of 8.2 days and none of the treatments modified it (Table 1). Control seeds of *P. lophantha* and *P.*

americana began their germination on day 3 while treated seeds started germination on day 5 (Figure 1). The T_{50} of *P. lophantha* was very consistent, with no variation between control and treatments, being 5.0 days on average (Table 1).

To sum up, the T_{50} of most species remained unchanged after the application of treatments compared to control, except for *A. dealbata* and *L. sativa* in which case it was delayed (Table 1). Eucalyptus aqueous extracts delayed T_{50} in 4 out of 16 treatments, and acacia aqueous extracts delayed it in 3 out of 14 (Table 1). The treatments also delayed the start of germination, ranging from 2 to 6 days in all species except *A. longifolia*, whose treated seeds started germinating the same day as the control seeds (Figure 1).

Identification and chemical analysis of compounds in aqueous extracts

The eucalyptus extracts contained a total of 47 compounds, while acacia extracts had 20 compounds (Table S3, supplementary material). The maximum confidence level obtained in acacia extracts was medium (++), in 8 compounds and none of the compounds reached the highest level. From these compounds, the most abundant were trihydroxyoctadecenoic acid (17.5%), tyrosol glucoside (3.6%), gentistic acid (2.5%) and scopoletin (2.0%). Eleven compounds of eucalyptus extract obtained medium confidence level (++) and 4 compounds obtained a high level (++++). The high confidence level compounds were gallic acid, epicatechin, ferulic acid and ellagic acid, which represents 39.4% of the total eucalyptus sample analyzed. Thus, gallic acid and ellagic acid were the two main compounds in Eucalyptus extracts, and two of the most certain in the sample.

Eucalyptus and Acacia extracts shared 7 out of 16 high confidence level compounds. However, gallic acid and ellagic acid, the two most abundant compounds in eucalyptus extracts, were not present in the acacia extracts. Only 1 of the 16 high confidence compounds, tyrosol glucoside, was present in acacia extracts but not in eucalyptus extracts

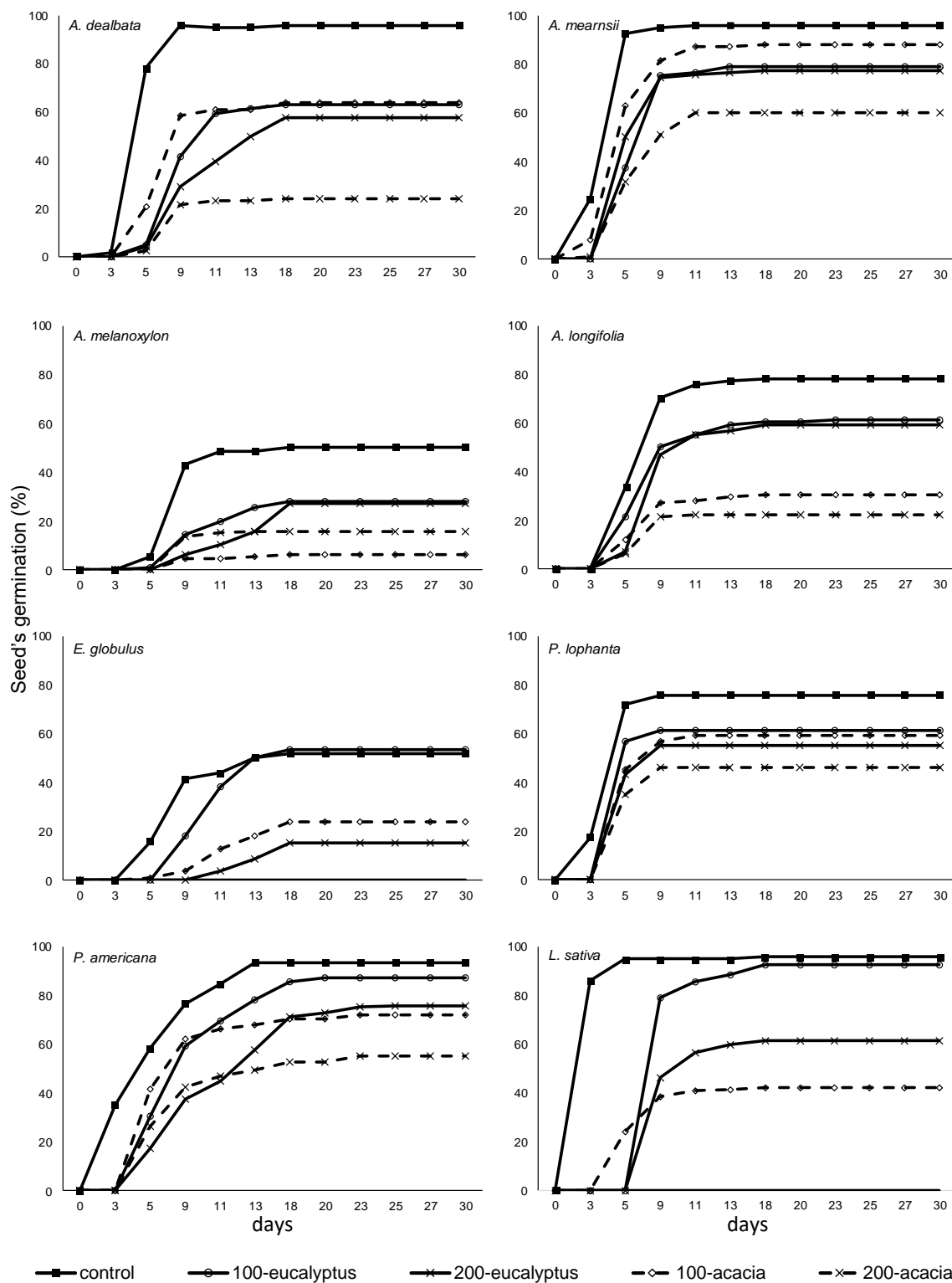


Figure 1. Temporal distribution of germination for control and treated seeds of *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *A. melanoxylon*, *A. longifolia*, *E. globulus*, *P. lophantha*, *P. americana* and *L. sativa* in treatments without total suppression of germination. Values on day 30 constitute the final germination percentages.

Table 2. Phenolics and flavonoids found in phyllode aqueous extracts of *A. melanoxylon* and leaf aqueous extracts of *E. globulus*, with high or medium identification confidence. Compounds are ordered by retention time (RT) for Eucalyptus extracts in minutes. m/z represents the mass to charge ratio, % in area is the abundance in the sample and Score is a measure of identification confidence of the compounds based on several parameters.

No	Proposed compound	Formula	m/z expected	Acacia				Eucalyptus			
				RT (min)	m/z measured	% in area	Score	RT (min)	m/z measured	% in area	Score
1	Citric acid	C ₆ H ₈ O ₇	191,0195	1,58	191,0197	0,6	++	1,35	191,0197	11,7	++
2	Gallic acid	C ₇ H ₆ O ₅	169,0142					2,18	169,0142	25,8	++++
3	4-hydroxybenzoic acid	C ₇ H ₆ O ₃	137,0244	3,66	137,0244	0,6	++	2,43	137,0245	2,0	++
4	Epicatechin	C ₁₅ H ₁₄ O ₆	289,0718					2,44	289,0719	0,7	++++
5	Gentisic acid	C ₇ H ₆ O ₄	153,0193	2,50	153,0192	2,5	++	2,51	153,0193	2,1	++
6	Hydroquinone	C ₆ H ₆ O ₂	109,0295	2,53	109,0294	1,6	++	2,52	109,0294	1,3	++
7	Chlorogenic acid	C ₁₆ H ₁₈ O ₉	353,0878					2,57	353,0879	9,9	++
8	Caffeic acid	C ₉ H ₈ O ₄	179,0350					2,76	179,0349	1,8	++
9	Tyrosol glucoside	C ₁₄ H ₂₀ O ₇	299,1136	2,69	299,1135	3,6	++				
10	Quercetin-O-arabinosyl-glucoside	C ₂₆ H ₂₈ O ₁₆	595,1305					3,15	595,1301	0,8	++
11	Quercetin glucuronide	C ₂₁ H ₁₈ O ₁₃	477,0675					3,16	477,0673	1,1	++
12	Scopoletin	C ₁₀ H ₈ O ₄	191,0350	3,80	191,0349	2,0	++	3,19	191,0350	11,6	++
13	Ferulic acid	C ₁₀ H ₁₀ O ₄	193,0506					3,23	193,0506	0,7	++++
14	Sinapic acid	C ₁₁ H ₁₂ O ₅	223,0612	3,09	223,0614	1,4	++	3,24	223,0612	1,7	++
15	Ellagic acid	C ₁₄ H ₆ O ₈	300,9990					3,64	300,9992	12,2	++++
16	Trihydroxyoctadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₄ O ₅	329,2333	5,65	329,2332	17,5	++	5,16	329,2334	0,6	++

DISCUSSION

Germination and ecological implications

Acacia and eucalyptus allelopathic compounds affected seed germination of the 8 studied species. Aqueous extract dose and origin played a fundamental role on germination response. Extracts of *A. melanoxylon* lowered germination in all species treated with 200-acacia, *E. globulus* extracts decreased germination in *A. dealbata*, *E. globulus* and *P. americana*; and none of the extracts fostered germination in any of the studied species. The germination reduction in all the studied species by *A. melanoxylon* extracts, at least at the highest concentration (200-acacia), matches the results of Hussain et al. (2011), who concluded that allelopathy effects depend on extract concentration. Of the five species whose germination was inhibited with the two concentrations tested, the inhibition effect increased with while incrementing extract concentration only in *A. dealbata* and *P. americana*. The lack of germination promotion in any target species, disagrees with the invasional meltdown hypothesis (Simberloff and Von Holle 1999) of *A. melanoxylon* and *E. globulus* enhancing the invasion of *A. dealbata*, *A. mearnsii*, *P. lophantha* and *P. americana* through allelopathy compounds in areas already colonized by *A. melanoxylon* or *E. globulus*. These results are consistent with the review work of Kuebbing and Nuñez (2015) who stated that of the 200 interactions between invaders examined, 39.8% were negative, 41.3% were neutral and only 18.9% were positive.

Regarding their native range, all target acacias are sympatric—as well as congeneric—so it is possible for all of them to have developed species-specific BR (Renne et al. 2014). The lowered acacia germination with *A. melanoxylon* extracts do not support the NWH, because the phytotoxins would not be new to the target acacias and it is unlikely that sharing habitat both in their native range and in their invaded range to not have developed some sort of mechanism to avoid the phytotoxic effects of close species. It is important to note that *A. melanoxylon* extracts (100-acacia and 200-acacia) reduced germination of *A. melanoxylon* seeds, and 200-eucalyptus reduced *E. globulus* germination. This was found in other Fabaceae species (Khan and Shaukat 2006) treated with its own fruit extracts and in other woody species (Bran et al. 1990; Romane et al. 1992). The fact that the germination reduction is stronger on donor species than on the other IAS clearly supports the BRH. Donor species would be able to recognize high population density through phytochemicals released into the environment (intraspecific-BR) and react by limiting their germination to avoid strong intraspecific competition in the future (Renne et al. 2014; Hierro and Callaway 2021). This effect of suppression of its own germination is not detected in natural populations, probably due to the potential seed bank that those species presents; in *A. melanoxylon* the soil seed bank is very large and time persisting (Arán et al. 2017) and *E. globulus* has an aerial seed bank in which seeds can remain viable during years (Reyes & Casal, 1998). Specifically, *A. melanoxylon*, in which we found the strongest germination reduction, tends to form dense monospecific stands which allow them to be permanently in contact with their conspecific phytochemicals, favoring BR development (Renne et al. 2014). The regulation of populational growth would be through BR of the ideal conditions for seed germination, with adult individuals releasing phytochemicals that would postpone germination until the environment is conducive for establishment. This behavior would be beneficial for adult plants of *A. melanoxylon* and *E. globulus*, as described by Aguilera et al. (2017) for *A. dealbata* in Chile.

U Germination of biotest *L. sativa* was reduced with acacia extracts and delayed by all applied treatments. Similar results were obtained by Souto et al., 2001, who found reduced germination of *L. sativa* seeds from *A. melanoxylon* stands. Also, Hussain et al. 2011a, 2020 reported inhibition of germination of *L. sativa* seeds treated with flower and phyllodes extracts of *A.*

melanoxyton; they also detected native species inhibition in Atlantic forests, such as *Dactylis glomerata* L., *Lolium perenne* L. and *Rumex acetosella* L.. Meanwhile, *E. globulus* extracts did not affect *L. sativa* germination, neither in our study nor in Souto et al. (2001). Considering *L. sativa* as a native species, our results regarding acacia extracts support the NWH (Callaway and Aschehoug 2000). Nelson et al. (2021) did not find inhibitory effects of *E. globulus* on the germination of understory Californian native species either. By contrast Morsi and Abdelmigid (2016) found inhibitory effects on *Hordeum vulgare* L. germination, a native species of Saudi Arabian forests, using a high concentration of *E. globulus* leaf extracts. Additionally, despite its common use as biotest species in allelopathy studies, we are aware of the limitations of using *L. sativa* as a native species, due to its commercial use and its artificial selection for agriculture. For these reasons, it is necessary to perform more tests on a wider range of native species to extract solid conclusions about the NWH for the two donor species.

Different extracts and doses barely modified speed and temporal distribution of germination. In *A. dealbata*, treated seeds took longer to reach T_{50} when compared to control treatment. This also occurs in *L. sativa*, whose treated seeds also started germination later than control treatment. Other authors found that reduced germination is not linked to changes in T_{50} (Cruz et al., 2020). Start of germination was also delayed in some target species between 2 and 6 days; a delay in germination onset could be due to BR, since we only applied the aqueous extracts at the start of the experiment, and subsequently applied distilled water. It is possible that phytochemical concentration in the seed environment was reduced, leading to more conducive conditions for germination. Comparing the 8 studied species, the most sensitive ones were *A. dealbata*, *E. globulus* and *P. americana*, whose germination was lowered by 3 out of 4 tested treatments. Furthermore, the only species whose germination was totally inhibited were *L. sativa* and *E. globulus*, which were treated with 200-acacia. These two species were the only ones studied that did not present hard-coated seeds and had the smallest seed size. Nevertheless, all hard-coated seeds used in this study were scarified, so we cannot attribute this effect to the protective coat. In normal conditions, with the hard coat unaltered, these species take 1 to 3 months to germinate and their germination is low (Arán et al., 2017; Cruz et al., 2017; García-Duro et al., 2019; Riveiro et al., 2020).

Aqueous extract composition

Some of the main compounds found in the *A. melanoxyton* chemical analysis were reported in previous allelopathy studies. *p*-Hydroxybenzoic acid (Reigosa et al. 1999; Hussain et al. 2011b) was even reported to cause germination suppression and radicle growth inhibition at different concentrations in several species. In our study, *A. melanoxyton* extracts did not contain gallic acid, ferulic acid (Souto et al. 1994; Hussain et al. 2011b) or ellagic acid (Souto et al. 1994) despite being tested for them. Instead, we found that the most abundant compounds were trihydroxyoctadecenoic acid and tyrosol glucoside, which were not previously reported in *A. melanoxyton* extracts. In *E. globulus* extracts, the principal compounds gallic acid, epicatechin, ferulic acid and ellagic acid were found in other studies (Souto et al. 1994; Reigosa et al. 2000; Hussain et al. 2011b) and in other species of the Eucalyptus genus (Suresh and Vinaya Rai 1987; Li et al. 2010). Gallic acid and chlorogenic acid were also found by Puig et al., 2018 who concluded that the inhibitory effects observed could be attributed *a priori* to the phytotoxins present in the plant's aqueous extracts. Puig et al. (2018) found that some of the compounds identified in our study also cause growth suppression in seedlings and Hussain et al. (2010) found a reduction on shoot, leaf and root length and a drop in fresh biomass of *L. sativa* using ferulic acid. This effect on the seedling growth would support the NWH if we use *L. sativa* to

depict native species that have never been exposed to IAS allelochemicals of tested donor species, and consequently would experience negative effects after the exposure.

It would be interesting to clarify if the compounds found in our aqueous extracts cause inhibitory effects on germination when isolated from the mixtures. Other authors (Chon et al., 2003; Reigosa & Pazos-Malvido, 2007) have tested the efficacy of these compounds as germination suppressors, and they have concluded that the compound's mixtures were more phytotoxic than individual compounds. As we did not find phytotoxic effects on IAS but biochemical recognition among them, we wonder if the BR would be stronger in the compound mixture than in the isolated compounds, or in contrast, whether there would be some compounds responsible for the BR. Furthermore, the allelochemical effect could be a temporary germination inhibition, reversible when the allopathic compound concentration decreases, and the environment is more conducive for establishment.

CONCLUSION

From the seven studied IAS, only three were affected by adding eucalyptus aqueous extracts. In contrast, all of them were affected by acacia aqueous extracts. Regarding the treatments, eucalyptus aqueous extracts lowered germination in 4 out of 16 tests, and acacia aqueous extracts were inhibitory in 13 out of 16 tests performed. In all cases, the treatment that reduced germination the most was 200-acacia (acacia aqueous extract at higher concentration). We also detected germination reduction in the two donor species treated with their own phytochemicals, suggesting intraspecific BR, and found support for the NWH depicting *L. sativa* as a native species. None of the donor species promoted germination in the tested species, discarding the meltdown hypothesis for *A. melanoxylon* and *E. globulus* aqueous extracts.

REFERENCE LIST

- Aguilera N, Guedes LM, Becerra J, González L (2017) Is autotoxicity responsible for inhibition growth of new conspecific seedlings under the canopy of the invasive *Acacia dealbata* Link? *Gayana Botánica* 74:1–14. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432017005000101>
- Arán D, García-Duro J, Cruz Ó, et al (2017) Understanding biological characteristics of *Acacia melanoxylon* in relation to fire to implement control measurements. *Ann For Sci* 74:61. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0661-y>
- Arán D, García-Duro J, Reyes O, Casal M (2013) Fire and invasive species: Modifications in the germination potential of *Acacia melanoxylon*, *Conyza canadensis* and *Eucalyptus globulus*. *For Ecol Manage.* <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.030>
- Archibald S, Lehmann CER, Gomez-Dans JL, Bradstock RA (2013) Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proc Natl Acad Sci* 110:6442–6447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110>
- Aslan CE, Dickson BG (2020) Non-native plants exert strong but under-studied influence on fire dynamics. *NeoBiota* 61 47-64 61:47–64. <https://doi.org/10.3897/NEOBIOTA.61.51141>
- Becerra PI, Catford JA, Inderjit, et al (2018) Inhibitory effects of *Eucalyptus globulus* on understorey plant growth and species richness are greater in non-native regions. *Glob Ecol Biogeogr* 27:68–76. <https://doi.org/10.1111/GEB.12676>
- Bran D, Lobréaux O, Maistre M, et al (1990) Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice - Long-term consequences. *Vegetatio* 87:45–50.

<https://doi.org/10.1007/BF00045654>

Brooks ML, D'Antonio CM, Richardson DM, et al (2004) Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes | *BioScience* | Oxford Academic. *Bioscience* 54:677–688.

[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0677:EOIAPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0677:EOIAPO]2.0.CO;2)

Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science* (80-) 290:521–523.

<https://doi.org/10.1126/SCIENCE.290.5491.521/ASSET/C45238A7-1E34-42FC-ADAF-9A1315822366/ASSETS/GRAPHIC/SE4008916004.JPEG>

Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability - Callaway - 2004 - *Frontiers in Ecology and the Environment* - Wiley Online Library. *Front Ecol Environ* 2:436–443.

[https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)

Calviño-Cancela M, Rubido-Bará M (2013) Invasive potential of *Eucalyptus globulus*: Seed dispersal, seedling recruitment and survival in habitats surrounding plantations. *For Ecol Manage* 305:129–137. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2013.05.037>

Capdevila-Argüelles L, Zilletti B, Suárez Álvarez VÁ (2012) Plan Estratégico Galego de xestión das Especies Exóticas Invasoras e para o desenvolvemento dun sistema estandarizado de Análise de Risco para as especies exóticas en Galicia

Chon S-U, Kim Y-M, Lee J-C (2003) Herbicidal potential and quantification of causative allelochemicals from several Compositae weeds. *Weed Res* 43:444–450.

<https://doi.org/10.1046/J.0043-1737.2003.00361.X>

Chytrý M, Pyšek P, Wild J, et al (2009) European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats. *Divers Distrib* 15:98–107.

<https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00515.x>

Cruz Ó, García-Duro J, Casal M, Reyes O (2019) Role of serotiny on *Pinus pinaster* Aiton germination and its relation to mother plant age and fire severity. *iForest* 12:491–497.

<https://doi.org/10.3832/ifor2968-012>

Cruz Ó, García-Duro J, Casal M, Reyes O (2017) Can the mother plant age of *Acacia melanoxylon* (Leguminosae) modulate the germinative response to fire? *Aust J Bot* 65:593. <https://doi.org/10.1071/BT17083>

Cruz Ó, García-Duro J, Riveiro SF, et al (2020) Fire severity drives the natural regeneration of *Cytisus scoparius* L. (link) and *Salix atrocinerea* brot. communities and the germinative behaviour of these species. *Forests* 11:124. <https://doi.org/10.3390/f11020124>

Cruz Ó, Riveiro SF, Casal M, Reyes O (2022) Effect of fire factors (smoke, ash, charcoal and heat) on seeds of plant species. *MethodsX* 9:101679.

<https://doi.org/10.1016/J.MEX.2022.101679>

D'Antonio CM, Vitousek PM (1992) Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annu Rev Ecol Syst* 23:63–87.

<https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ES.23.110192.000431>

Dana ED, Sobrino E, Sanz-Elorza M (2004) Plantas invasoras en España: un nuevo problema en las estrategias de conservación. In: Bañares Á, Blanca G, Güemes J, et al. (eds) *Atlas y*

libro rojo de la flora vascular amenazada. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, pp 1010–1029

de Mendiburu F, Yassen M (2020) *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*

Dyer AR (2004) Maternal and sibling factors induce dormancy in dimorphic seed pairs of *Aegilops triuncialis*. *Plant Ecol* 172:211–218.

<https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026339.61069.33/METRICS>

Fenesi A, Kelemen K, Sándor D, et al (2020) Influential neighbours: Seeds of dominant species affect the germination of common grassland species. *J Veg Sci* 31:1028–1038.

<https://doi.org/10.1111/JVS.12892>

Fox J, Weisberg S (2019) *An R Companion to Applied Regression*, 3rd edn. Sage, Thousand Oaks (CA)

Gaertner M, Biggs R, Te Beest M, et al (2014) Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Divers Distrib* 20:733–744. <https://doi.org/10.1111/ddi.12182>

García-Duro J, Cruz Ó, Casal M, Reyes O (2019) Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe. *Biol Invasions* 21:1427–1438. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-01910-w>

GISD (2022) *Global Invasive Species Database (GISD)*.

<https://www.cabi.org/isc/abstract/20067200496>. Accessed 14 Dec 2020

Herrero-Borgoñón J (2007) Dos Mimosoideas (Leguminosae) nuevas para la flora castellonense. *Flora Montiberica* 28:26–28

Hierro JL, Callaway RM (2021) The Ecological Importance of Allelopathy.

<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-051120-030619> 52:25–45.

<https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ECOLSYS-051120-030619>

Houseman GR, Mahoney AK (2015) Intraspecific seed interactions alter seedling emergence of *Lespedeza cuneata* under field conditions. *Popul Ecol* 57:539–544.

<https://doi.org/10.1007/S10144-015-0495-0>

Hussain MI, El-Sheikh MA, Reigosa MJ (2020) Allelopathic potential of Aqueous extract from *acacia melanoxylon* r. Br. on *lactuca sativa*. *Plants* 9:1–13.

<https://doi.org/10.3390/plants9091228>

Hussain MI, González L, Reigosa MJ (2011a) Allelopathic potential of *Acacia melanoxylon* on the germination and root growth of native species. *Weed Biol Manag* 11:18–28.

<https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2011.00401.x>

Hussain MI, González L, Reigosa MJ (2010) Phytotoxic effects of allelochemicals and herbicides on photosynthesis, growth and carbon isotope discrimination in *Lactuca sativa*.

Allelopathy J 26:157–174

Hussain MI, González L, Souto XC, Reigosa MJ (2011b) Ecophysiological responses of three native herbs to phytotoxic potential of invasive *Acacia melanoxylon* R. Br. *Agrofor Syst*

83:149–166. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9433-0>

IFN4 (2011) *Cuarto Inventario Forestal Nacional*, Galicia

- Jia M, Li Y, Zhai X, et al (2016) Qualitative Analysis and Quality Evaluation of *Cnidium monnieri* Using UHPLC-ESI-Q-TOF/MS. *Chinese Herb Med* 8:323–330. [https://doi.org/10.1016/s1674-6384\(16\)60058-8](https://doi.org/10.1016/s1674-6384(16)60058-8)
- Kalisz S, Kivlin SN, Bialic-Murphy L (2021) Allelopathy is pervasive in invasive plants. *Biol Invasions* 23:367–371. <https://doi.org/10.1007/S10530-020-02383-6/FIGURES/1>
- Khan D, Shaikat S (2006) Phytotoxic effects of *Prosopis juliflora* Swartz. DC. against some of its field associates and the cultivated species. *Int J Biol Biotechnol* 3:353–366
- Kuebbing SE, Nuñez MA (2015) Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications. *Glob Chang Biol* 21:926–934. <https://doi.org/10.1111/GCB.12711>
- Kumar Rai P, Singh JS (2020) Invasive alien plant species: Their impact on environment, ecosystem services and human health. *Ecol Indic* 111:106020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106020>
- Li H, Yao W, Liu Q, et al (2017a) Application of UHPLC-ESI-Q-TOF-MS to identify multiple constituents in processed products of the herbal medicine *ligustri lucidi fructus*. *Molecules* 22:. <https://doi.org/10.3390/molecules22050689>
- Li N, Yang W, Fang S, et al (2017b) Dispersal of invasive *Phytolacca americana* seeds by birds in an urban garden in China. *Integr Zool* 12:26–31. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12214>
- Li ZH, Wang Q, Ruan X, et al (2010) Phenolics and Plant Allelopathy. *Mol* 2010, Vol 15, Pages 8933-8952 15:8933–8952. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES15128933>
- Lorenzo P, Pazos-Malvido E, Rubido-Bará M, et al (2012) Invasion by the leguminous tree *Acacia dealbata* (Mimosaceae) reduces the native understorey plant species in different communities. *Aust J Bot* 60:669. <https://doi.org/10.1071/BT12036>
- Martínez-Fernández J, Hernández L, Vázquez de la Cueva A, Cañellas I (2012) (PDF) Distribución y dinámica del género *Acacia* en Galicia: un análisis a partir del Tercer y Cuarto Inventario Forestal Nacional. In: EEI 2012 Notas Científicas 4º Congreso Nacional sobre Especies Exóticas Invasoras. pp 128–132
- Morsi MM, Abdelmigid HM (2016) Allelopathic activity of *Eucalyptus globulus* leaf aqueous extract on *Hordeum vulgare* growth and cytogenetic behaviour. *AJCS* 10:1835–2707. <https://doi.org/10.21475/ajcs.2016.10.11.PNE122>
- Nelson KM, Bisbing S, Grossenbacher DL, et al (2021) Testing an invasion mechanism for *Eucalyptus globulus*: Is there evidence of allelopathy? *Am J Bot* 108:607–615. <https://doi.org/10.1002/AJB2.1635>
- Novoa A, González L, Moravcová L, Pyšek P (2012) Effects of Soil Characteristics, Allelopathy and Frugivory on Establishment of the Invasive Plant *Carpobrotus edulis* and a Co-Occurring Native, *Malcolmia littorea*. *PLoS One* 7:e53166. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0053166>
- Nurjanah U, Setyowati N, Simarmata M (2020) Allelopathic potential of aqueous extract of *Archidendron jiringa* (Jering) pods for weed control in Swamp paddy field. *Int J Agric Technol* 16:1153–1164

- Ohsaki H, Mukai H, Yamowo A (2020) Biochemical recognition in seeds: Germination of *Rumex obtusifolius* is promoted by leaves of facilitative adult conspecifics. *Plant Species Biol* 35:233–242. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12275>
- Orrock JL, Christopher CC (2010) Density of intraspecific competitors determines the occurrence and benefits of accelerated germination. *Am J Bot* 97:694–699. <https://doi.org/10.3732/AJB.0900051>
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol Econ* 52:273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Puig CG, Reigosa MJ, Valentão P, et al (2018) Unravelling the bioherbicide potential of *Eucalyptus globulus* Labill: Biochemistry and effects of its aqueous extract. *PLoS One* 13:e0192872. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0192872>
- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, et al (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Chang Biol* 18:
- Qu T, Du X, Peng Y, et al (2021) Invasive species allelopathy decreases plant growth and soil microbial activity. *PLoS One* 16:e0246685. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0246685>
- Quirantes-Piné R, Lozano-Sánchez J, Herrero M, et al (2013) HPLC-ESI-QTOF-MS as a Powerful Analytical Tool for Characterising Phenolic Compounds in Olive-leaf Extracts. *Phytochem Anal* 24:213–223. <https://doi.org/10.1002/pca.2401>
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing
- Reigosa MJ, González L, Souto XC, Pastoriza JE (2000) Allelopathy in forest ecosystems. In: *Allelopathy in Ecological Agriculture and Forestry*. Springer Netherlands, pp 183–193
- Reigosa MJ, Pazos-Malvido E (2007) Phytotoxic Effects of 21 Plant Secondary Metabolites on *Arabidopsis thaliana* Germination and Root Growth. *J Chem Ecol* 33:1456–1466. <https://doi.org/10.1007/S10886-007-9318-X>
- Reigosa MJ, Souto XC, González L (1999) Effect of phenolic compounds on the germination of six weeds species. *Plant Growth Regul* 28:83–88. <https://doi.org/10.1023/A:1006269716762>
- Renne IJ, Rios BG, Fehmi JS, Tracy BF (2004) Low allelopathic potential of an invasive forage grass on native grassland plants: a cause for encouragement? *Basic Appl Ecol* 5:261–269. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2003.11.001>
- Renne IJ, Sinn BT, Shook GW, et al (2014) Eavesdropping in plants: delayed germination via biochemical recognition. *J Ecol* 102:86–94. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12189>
- Reyes O, Casal M (1998) Germination of *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *Eucalyptus globulus* in relation to the amount of ash produced in forest fires. *Ann des Sci For* 55:837–845
- Reyes O, Casal M, Traub-Lidatzki D (1997) The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. *Plant Ecol* 133:201–208. <https://doi.org/10.1023/A:1009751513547>

- Riveiro SF, Cruz Ó, Casal M, Reyes O (2020) Fire and seed maturity drive the viability, dormancy, and germination of two invasive species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. and *Acacia mearnsii* De Wild. *Ann For Sci* 77:60. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00965-x>
- Romane F, Bacillieri R, Bran D, Bouchet MA (1992) Natural Degenerate Mediterranean Forests: Which Future ? The Examples of the Holm Oak (*Quercus Ilex* L.) and Chestnut (*Castanea Sativa* Mill.) Coppice Stands. In: Responses of Forest Ecosystems to Environmental Changes. Springer Netherlands, pp 374–380
- Romero Buján MI (2007) Flora exótica de Galicia (noroeste ibérico). *Bot Complut* 31:113–125
- Salgado J, Parajó JJ, Tejeira T, et al (2017) New insight into the environmental impact of two imidazolium ionic liquids. Effects on seed germination and soil microbial activity. *Chemosphere* 185:665–672. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.07.065>
- San-Miguel-Ayanz J, Moreno JM, Camia A (2013) Analysis of large fires in European Mediterranean landscapes: Lessons learned and perspectives. *For Ecol Manage* 294:11–22. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.10.050>
- Sanz-Elorza M, Dana ED, Sobrino-Vesperinas E (2004) Atlas de las plantas alóctonas invasoras de España. Dirección General para la Biodiversidad, Madrid
- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biol Invasions* 1999 11 1:21–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- Singh HP, Batish DR, Kohli RK (1999) Autotoxicity: Concept, organisms, and ecological significance. Taylor & Francis Group
- Souto XC, Bolaño JC, González L, Reigosa MJ (2001) Allelopathic effects of tree species on some soil microbial populations and herbaceous plants. *Biol Plant* 44:269–275. <https://doi.org/10.1023/A:1010259627812>
- Souto XC, González L, Reigosa MJ (1994) Comparative analysis of allelopathic effects produced by four forestry species during decomposition process in their soils in Galicia (NW Spain). *J Chem Ecol* 20:3005–3015. <https://doi.org/10.1007/BF02098405>
- Stohlgren TJ, Jarnevich C, Chong GW, Evangelista PH (2006) Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance Měřitko studia a rostlinné invaze: teorie biotické akceptance. *Preslia* 78:405–426
- Stohlgren TJ, Barnett DT, Kartesz JT (2003) The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States - Stohlgren - 2003 - *Frontiers in Ecology and the Environment* - Wiley Online Library. *Front Ecol Environ* 1:. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0011:TRGRPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0011:TRGRPO]2.0.CO;2)
- Suresh KK, Vinaya Rai RS (1987) Studies on the allelopathic effects of some agroforestry tree crops. *Int Tree Crop J* 4:109–115. <https://doi.org/10.1080/01435698.1987.9752816>
- Teerarak M, Laosinwattana C, Charoenying P (2010) Evaluation of allelopathic, decomposition and cytogenetic activities of *Jasminum officinale* L. f. var. *grandiflorum* (L.) Kob. on bioassay plants. *Bioresour Technol* 101:5677–5684. <https://doi.org/10.1016/J.BIORTECH.2010.02.038>

- Tielbörger K, Prasse R (2009) Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos* 118:792–800. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0706.2008.17175.X>
- Underwood EC, Klinger RC, Brooks ML (2019) Effects of invasive plants on fire regimes and postfire vegetation diversity in an arid ecosystem. *Ecol Evol* 9:12421–12435. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5650>
- Valdés B, Melero D, Girón V (2011) Plantas americanas naturalizadas en el territorio de Doñana (SO de la Península Ibérica). *Lagascalia* 31:7–20
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* 14:702–708
- Wohlgemuth T, Gossner MM, Campagnaro T, et al (2022) Impact of non-native tree species in Europe on soil properties and biodiversity: a review. *NeoBiota* 78 45-69 78:45–69. <https://doi.org/10.3897/NEOBIOTA.78.87022>
- Yamowo A, Mukai H (2017) Seeds integrate biological information about conspecific and allospecific neighbours. *Proc R Soc B Biol Sci* 284:20170800. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0800>
- Yannelli FA, Novoa A, Lorenzo P, et al (2020) No evidence for novel weapons: biochemical recognition modulates early ontogenetic processes in native species and invasive acacias. *Biol Invasions* 22:549–562. <https://doi.org/10.1007/S10530-019-02110-W/FIGURES/3>
- Young AM, Larson BMH (2011) Clarifying debates in invasion biology: A survey of invasion biologists. *Environ Res* 111:893–898. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2011.06.006>
- Zhang Z, Liu Y, Yuan L, et al (2021) Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis. *Ecol Lett* 24:348–362. <https://doi.org/10.1111/ELE.13627>

Table S1. Family and native range of the species studied, date of collection and location of seeds used in the experiment. Invasiveness report column contains references that justify the invasiveness of the species studied.

Species	Family	Origin	Date of collection	Location (Spain)	Invasiveness report
<i>Acacia dealbata</i>	<i>Leguminosae</i>	SE Australia	July 2018	Pontecaldelas (Pontevedra)	(Sanz-Elorza et al. 2004; Romero Buján 2007)
<i>Acacia mearnsii</i>	<i>Leguminosae</i>	SE Australia	September 2017	A Escravitude (A Coruña)	(GISD, 2021)
<i>Acacia melanoxylon</i>	<i>Leguminosae</i>	SE Australia	July 2015	Monte Pedroso (A Coruña)	(Sanz-Elorza et al. 2004; Romero Buján 2007)
<i>Acacia longifolia</i>	<i>Leguminosae</i>	SE Australia	September 2017	Castrovalente (A Coruña)	(Sanz-Elorza et al. 2004; Romero Buján 2007)
<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Myrtaceae</i>	SE Australia	August 2019	Brión (A Coruña)	(Sanz-Elorza et al. 2004; Romero Buján 2007)
<i>Paraserianthes lophantha</i>	<i>Leguminosae</i>	SW Australia	July 2016	Monte Pindo (A Coruña)	(Herrero-Borgoñón 2007; García-Duro et al. 2019)
<i>Phytolacca americana</i>	<i>Phytolaccaceae</i>	North America	September 2018	Porto (Pontevedra)	(Li et al., 2017)
<i>Lactuca sativa</i>	<i>Compositae</i>	Europe, E Asia	2019	Toedo (Pontevedra)	

Table S2. Results of the general linear models (GLMs) performed for each target species, assessing the influence of source of the extracts (control, acacia, eucalyptus) and dose of the extracts on the response variables (germination percentage and T₅₀). The section on the left shows the results for germination percentage and the section on the right shows the results for the T₅₀. The reference level of the categorical variable “source” is shown in brackets. Significance p-value: ≤0.001=***; ≤0.01=**; ≤0.05=*; >0.05=ns.

		Germination percentage				T ₅₀			
		Estimate	Std. error	t-value	p-value	Estimate	Std. error	t-value	p-value
<i>Acacia dealbata</i>	(Intercept)	96.00	7.22	13.29	***	3.00	0.54	5.56	***
	(Source Control)								
	Acacia	-17.80	13.99	-1.27	ns	1.10	1.04	1.05	ns
	Eucalyptus	-1.40	13.99	-0.10	ns	1.70	1.04	1.63	ns
	Dose	-0.23	0.07	-3.16	**	0.01	0.01	1.11	ns
<i>Acacia mearnsii</i>	(Intercept)	24.00	1.96	12.23	***	5.00	0.68	7.40	***
	(Source Control)								
	Acacia	0.05	3.80	0.01	ns	-0.40	1.31	-0.31	ns
	Eucalyptus	1.15	3.80	0.30	ns	-0.40	1.31	-0.31	ns
	Dose	-0.04	0.02	-1.88	ns	0.01	0.01	1.18	ns
<i>Acacia melanoxylon</i>	(Intercept)	50.40	7.17	7.03	***	5.00	0.97	5.15	***
	(Source Control)								
	Acacia	-45.80	13.89	-3.30	**	-0.35	1.97	-0.18	ns
	Eucalyptus	-29.40	13.89	-2.12	*	1.39	1.91	0.72	ns
	Dose	0.04	0.07	0.61	ns	0.01	0.01	0.94	ns
<i>Acacia longifolia</i>	(Intercept)	19.60	2.43	8.08	***	8.20	0.58	14.16	***
	(Source Control)								
	Acacia	-11.05	4.70	-2.35	*	-1.20	1.12	-1.07	ns
	Eucalyptus	-2.55	4.70	-0.54	ns	-0.40	1.12	-0.36	ns
	Dose	-0.01	0.02	-0.54	ns	0.01	0.01	1.38	ns
<i>Eucalyptus globulus</i>	(Intercept)	52.00	6.74	7.71	***	5.00	7.97e01	6.27	***
	(Source Control)								
	Acacia	6.80	13.05	0.52	ns	1.20e+15	1.59	0.00	ns
	Eucalyptus	29.20	13.05	2.24	*	-4.00e-01	1.95	-0.20	ns
	Dose	-0.31	0.06	-4.63	***	3.60e-02	1.27e-02	3.19	***

<i>Paraserianthes lophantha</i>	(Intercept)	19.00	1.30	14.62	***	5.00	0.36	13.89	***
	(Source Control)								
	Acacia	-2.20	2.52	-0.87	ns	-0.20	0.70	-0.29	ns
	Eucalyptus	-0.80	2.52	-0.32	ns	-0.60	0.70	-0.86	ns
	Dose	-0.02	0.01	-1.85	ns	0.01*	0.01*	1.11	ns
<i>Phytolacca americana</i>	(Intercept)	23.40	0.90	25.91	***	5.00	1.46	3.42	**
	(Source Control)								
	Acacia	-2.35	1.75	-1.34	ns	0.30	2.83	0.11	ns
	Eucalyptus	2.55	1.75	1.46	ns	1.90	2.83	0.67	ns
	Dose	-0.04	0.01	-4.10	***	0.02	0.01	0.23	ns
<i>Lactuca sativa</i>	(Intercept)	96.00	8.99	10.67	***	2.00	6.97e-16	3.17e15	***
	(Source Control)								
	Acacia	-19.60	17.41	-1.12	ns	3.00	1.29e-15	2.31e15	***
	Eucalyptus	36.40	17.41	2.09	*	3.00	1.29e-15	1.90e15	***
	Dose	-0.37	0.08	-4.09	***	3.96e-32	9.45e-18	0.00	ns

Table S3. Phenolics and flavonoids found in phyllode extracts of *A. melanoxylon* and leaf extracts of *E. globulus* with tentative or null identification confidence. Compounds are ordered by retention time (RT) for Eucalyptus extracts in minutes. m/z represents the mass to charge ratio, % in area is the abundance in the sample, and Score is a measure of identification confidence of the compounds based on several parameters.

No	Proposed compound	Formula	m/z expected	RT (min)	Acacia			Eucalyptus			
					m/z measured	% in area	Score	RT (min)	m/z measured	% in area	Score
1	Perseitol	C ₇ H ₁₆ O ₇	211,0823					1,04	211,0823	0,1	+
2	Malic acid	C ₄ H ₆ O ₅	133,0142					1,23	133,0143	0,7	+
3	Succinic acid	C ₄ H ₆ O ₄	117,0193					1,47	117,0193	0,3	+
4	Quinic acid	C ₇ H ₁₂ O ₆	191,0561	1,43	191,0558	1,2	+	1,99	191,0560	1,7	
5	Procyanidin	C ₃₀ H ₂₆ O ₁₃	593,1301					2,24	593,1298	0,3	
6	Epigallocatechin	C ₁₅ H ₁₄ O ₇	305,0667					2,27	305,0670	0,2	+
7	Procyanidin B2	C ₃₀ H ₂₆ O ₁₂	577,1351					2,31	577,1352	0,2	+
8	Juglone	C ₁₀ H ₆ O ₃	173,0244					2,37	173,0244	0,6	+
9	Kaempferol-trihexose	C ₃₃ H ₄₀ O ₂₁	771,1989					2,50	771,1994	0,1	
10	Tyrosol-hexoside-pentoside	C ₁₉ H ₂₈ O ₁₁	431,1559					2,55	431,1557	0,2	+
11	Benzoic acid	C ₇ H ₆ O ₂	121,0294	3,09	121,0295	3,8	+	2,61	121,0295	0,1	
12	Dihydrocaffeic acid	C ₉ H ₁₀ O ₄	181,0506	2,58	181,0506	3,6	+	2,80	181,0504	0,5	
13	Syringic acid	C ₉ H ₁₀ O ₅	197,0455	2,51	197,0455	2,6	+	2,82	197,0456	0,3	
14	Vanillic acid	C ₈ H ₈ O ₄	167,0350	2,47	167,0349	1,8	+	2,95	167,0350	0,3	
15	Quercetin-diglucoside	C ₂₇ H ₃₀ O ₁₇	625,1410					2,99	625,1406	0,1	
16	Cinchonain	C ₂₄ H ₂₀ O ₉	451,1035					3,03	451,1035	0,4	+
17	4-hydroxyphenethyl alcohol	C ₈ H ₁₀ O ₂	137,0608					3,04	137,0605	0,1	+
18	Nudiposide	C ₂₇ H ₃₆ O ₁₂	551,2134					3,07	551,2132	0,1	+
19	(1'S, 6'R)-8'-hydroxyabscisic acid B-D-glucoside	C ₂₁ H ₃₀ O ₁₀	441,1766					3,10	441,1767	0,2	+
20	2-methyl-phenyl-1-pentanol	C ₁₂ H ₁₈ O	177,1285					3,13	177,1284	0,1	+
21	4-hydroxy-3-methoxybenzyl alcohol	C ₈ H ₁₀ O ₃	153,0557	2,61	153,0556	2,1	+	3,24	153,0558	0,6	
22	Vanillin	C ₈ H ₈ O ₃	151,04068	2,64	151,0398	2,4	+	3,30	151,0400	0,1	
23	3,4,5,-Trimethoxybenzoic acid	C ₁₀ H ₁₂ O ₅	211,0612	3,57	211,0611	3,2	+	3,34	211,0612	0,8	

24	3,4,5,-Trimethoxybenzoic acid	C ₁₀ H ₁₂ O ₅	211,0612						3,34	211,0612	0,8	+
25	Luteolin 7-O-(2''-O-pentosyl) hexoside	C ₂₆ H ₂₈ O ₁₅	579,1355						3,48	579,1354	0,2	+
26	Tyrosol glucoside	C ₁₄ H ₂₀ O ₇	299,1136						3,49	299,1133	0,1	+
27	Quercitrin	C ₂₁ H ₂₀ O ₁₁	447,0933						3,79	447,0933	0,2	+
28	Kaempferol O-glucosyl-rhamnoside	C ₂₇ H ₃₀ O ₁₅	593,1512						3,88	593,1515	0,1	
29	2-methyl-phenyl-1-butanol	C ₁₁ H ₁₆ O	163,1128	3,93	163,1125	0,8	+		4,05	163,1128	0,1	
30	Maackiain	C ₁₆ H ₁₂ O ₅	283,0612						5,51	283,0613	0,3	-
31	Dihydroxy-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₄ O ₄	313,2384	6,31	313,2385	5,6	+		5,95	313,2383	0,0	+
32	Hydroxy-oxo-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₂ O ₄	311,2228						6,08	311,2227	0,2	+
33	Hydroxy-oxo-octadecenoic acid	C ₁₈ H ₃₂ O ₄	311,2228	6,03	311,2227	3,2	+		6,97	295,2275	0,0	+
34	Palmitic acid	C ₁₆ H ₃₂ O ₂	255,2330	8,17	255,2329	39,9	-		8,16	255,2331	8,3	-

Statements and Declarations

The authors declare they have no conflicts of interest.

Data Availability Statement

All data is available under request at Zenodo under the DOI: 10.5281/zenodo.5910035

Acknowledgments

The authors thank the financial support of the Spanish Ministry of Science, Innovation and Universities, the Castilla y León Regional Government, the Galicia Regional Government and the European Regional Development Fund (ERDF) through FIRESEVES (AGL2017-86075-C2-2-R) and WUIFIRECYL (LE005P20) projects, the Competitive Reference Group BIOAPLIC (ED431C2019/07) and the Strategic Researcher Cluster BioReDeS (ED431E 2018/09). S. F. Riveiro is financially supported by a PhD Fellowship-Contract (ED481A-2020/088) from Xunta de Galicia (Axudas de apoio á etapa predoutoral 2020 - Modalidade B). Ó. Cruz is financially supported by a Collaboration agreement between Xunta de Galicia and University of Santiago de Compostela which regulates the "Campus Terra" Specialization Campus.

Authors would like to thank the use of RIAIDT-USC analytical facilities.



Dúas das meirandes ameazas ós montes son os incendios forestais e as especies exóticas invasoras (EEI). Neste traballo de tese trátase a relación entre ambos a través da xerminación ou os compostos alelopáticos e estudáronse tratamentos mecánicos para o control das EEI. Estudáronse 11 especies, das cales 9 son EEI presentes na Galiza e norte de Portugal, entre as que destacan diversas acacias, o eucalipto ou a albizia. As diferenzas achadas na resposta xerminativa das especies poderían mudar a composición do ecosistema tras un incendio. Tamén os aleloquímicos presentes nas follas parecen determinar a xerminación, xa que as sementes poden sentir sinais os químicos do ambiente e calibrar o mellor momento para a xerminación. Con todo isto, propuxéronse medidas de control de EEI para reducir as poboación xa establecidas.