TESIS DE DOCTORADO

CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE ESPECIES POTENCIALMENTE PRODUCTORAS DE BIOMASA EN RELACIÓN CON INCENDIOS FORESTALES

Óscar Cruz de la Fuente

ESCUELA DE DOCTORADO INTERNACIONAL DE LA UNIVERSIDAD DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

PROGRAMA DE DOCTORADO EN ENERGÍAS RENOVABLES Y SOSTENIBILIDAD ENERGÉTICA

SANTIAGO DE COMPOSTELA
2021

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

TESIS DE DOCTORADO

CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE ESPECIES POTENCIALMENTE PRODUCTORAS DE BIOMASA EN RELACIÓN CON INCENDIOS FORESTALES

Óscar Cruz de la Fuente

Departamento de Biología Funcional.
Facultad de Biología

SANTIAGO DE COMPOSTELA
2021

UNIÓN EUROPEA
Fondo Europeo de Desarrollo Regional "Una manera de hacer Europa"
GOBIERNO DE ESPAÑA MINISTERIO DE CIENCIA E INNOVACIÓN
XUNTA DE GALICIA
CONSELLERÍA DE CULTURA, EDUCACIÓN E ORDENACIÓN UNIVERSITARIA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

DECLARACIÓN DEL AUTOR DE LA TESIS

Caracterización ecológica del comportamiento reproductivo de especies potencialmente productoras de biomasa en relación con incendios forestales

D. Óscar Cruz de la Fuente

Presento mi tesis, siguiendo el procedimiento adecuado al Reglamento, y declaro que:

1) La tesis abarca los resultados de la elaboración de mi trabajo.
2) En su caso, en la tesis se hace referencia a las colaboraciones que tuvo este trabajo.
3) La tesis es la versión definitiva presentada para su defensa y coincide con la versión enviada en formato electrónico.
4) Confirmo que la tesis no incurre en ningún tipo de plagio de otros autores ni de trabajos presentados por mí para la obtención de otros títulos.

En Santiago de Compostela, 18 de mayo de 2021

Fdo. Óscar Cruz de la Fuente

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

AUTORIZACIÓN DEL DIRECTOR/TUTOR DE LA TESIS

D./Dña. **Otilia Reyes Ferreira**

En condición de **Tutor/a y director/a**

Título de la tesis: **Caracterización ecológica del comportamiento reproductivo de especies potencialmente productoras de biomasa en relación con incendios forestales.**

INFORMA:

Que la presente tesis, se corresponde con el trabajo realizado por D. *Óscar Cruz de la Fuente*, bajo mi dirección/tutorización, y autorizo su presentación, considerando que reúne los requisitos exigidos en el Reglamento de Estudios de Doctorado de la USC, y que como director/tutor de esta no incurre en las causas de abstención establecidas en la Ley 40/2015.

En Santiago de Compostela, 18 de mayo de 2021

Firma electrónica

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Esta tesis doctoral contó con la financiación de los siguientes proyectos:

1. Herramientas multiescala para la gestión post incendio de ecosistemas forestales propensos al fuego en el contexto de cambio global RETOS 2013 (2013 PN100). AGL2013 48189-C2 2 R ("GESFIRE").

2. 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. RETOS 2017 (2017 PN039). AGL2017 86075 C2 2 R ("FIRESEVES").

3. Agrupación estratégica del Campus Terra. Gestión y Producción sostenible de Biorrecursos (BioReDes) Agrupaciones estratégicas 2018 (2018 PG099).

4. Consolidación e estructuración 2015 GRC GI 1809 Biodiversidade e Botánica aplicada (BIOAPLIC).

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Esta tesis está relacionada con los siguientes trabajos:

Artículos publicados

1. 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. Impact factor: 3.087. Q1 (Ecology), Q1 (Ecology, Evolution, Behavior and Systematics) – JCR.

   https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-018-01910-w

   Contribución: Metodología, Investigación, Redacción.

2. 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. iForest 12: 491-497. https://doi: 10.3832/ifor2968-012. Impact factor: 1.683. Q2 (Ecology), Q2 (Forestry) – JCR.

   https://iforest.sisef.org/abstract/?id=ifor2968-012

   Contribución: Conceptualización, Metodología, Investigación, Redacción.

3. Cruz, O., García-Duro, J., F. Riveiro, S., 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. Impact factor: 2.221. Q1 (Forestry)-JCR.

   https://www.mdpi.com/1999-4907/11/2/124

   Contribución: Conceptualización, Metodología, Investigación, Redacción.

Congresos y Conferencias

1. Cruz, O.; F. Riveiro, S.; Reyes, O. Severidad de grandes incendios y especies exóticas invasoras. VII Encontró da Mocidade Investigadora. Comunicación oral. 27-29 Mayo 2019, Santiago de Compostela (España). 2019.

2. Cruz, O., Reyes, O., and F. Riveiro, S.: Effect of charcoal and ash from forest fires on the reproductive behavior of two native species versus two invasive species., EGU General Assembly 2021, online, 19–30 April 2021, EGU21-7273,

   https://doi.org/10.5194/egusphere-egu21-7273, 2021

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

AGRADECIMIENTOS

Una tesis requiere una gran capacidad para equilibrar lo académico con lo profesional, ya que es una época de ciclos, donde hay momentos buenos y crees que todo es muy fácil y momentos malos donde crees que no eres capaz a salir de ese pequeño bache, donde aprendes a no darlo todo por perdido.

En primer lugar, esto no sería posible sin la ayuda de mis padres, Carlos y María Isabel, que son la fuerza que me han llevado a emprender este viaje, en los momentos buenos y malos, y a mi hermano Carlos, que siempre ha estado cuando se necesita y ahora que va a tener un hij@, me ha dado una alegría inmensa para finalizar esta época.

A mi directora Dra. Otilia Reyes por llevar tantos años a mi lado, desde 2014 que empecé a hacer el TFM con ella y estamos a 2021 y aquí estamos finalizando una tesis doctoral. Has sido un gran apoyo en esta época y tengo mucho que agradecerte, porque he aprendido mucho y hemos muestreado en sitios que nunca me hubiera imaginado estar.

A mi pareja, Nuria, que ha tenido que aguantarme en los momentos buenos y malos de todo este proceso para llegar a donde puedo estar ahora mismo. Espero que esto sea un paso hacia un futuro juntos.

A los profesores y doctorandos que me han acompañado en la Universidad de Santiago durante todos estos años, Merce, Magui, Xan y Sheila. Gracias por todos los momentos que hemos vivido.

A la Universidad de León, porque fue la primera Universidad donde realice mi grado en Ciencias Ambientales, y en ella empezar a enfocar, más o menos, que camino quería seguir y después las estancias realizadas analizando los suelos de los dos proyectos donde he participado y todos los compañeros allá, tanto profesores, como doctorandos, Leonor Calvo, Elena Marcos, Luz Valbuena, Gemma Ansola, Susana Suarez, Víctor Fernández, Manuel Fernández, David Beltrán, Rayo Pinto, Sara Huerta, Paula García, etc.

Por último, a todas las personas que me recibieron en Santiago y me ayudaron a que la estancia fuera mejor, Arturo, Roi, Rubén, Carlos, Jeremy o Sarah.

Gracias a todos los que formaron parte de esta aventura.

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

ÍNDICE

RESUMEN **17**

1. INTRODUCCIÓN **19**

1.1. ESPECIES POTENCIALMENTE PRODUCTORAS DE BIOMASA 19

1.2. EL FUEGO Y LOS INCENDIOS FORESTALES 28

1.3. RASGOS REPRODUCTIVOS DE ADAPTACIÓN A LOS INCENDIOS FORESTALES 34

1.4. JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO 42

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS **45**

3. METODOLOGÍA **47**

3.1. ESPECIES ESTUDIADAS 47

3.2. ÁREA DE MUESTREO 49

3.4. GERMINACIÓN 50

3.5. SEROTINIDAD DE *PINUS PINASTER* 57

3.6. REGENERACIÓN POST-FUEGO 58

3.7. MODELIZACIÓN DE LA EXPANSIÓN DE *PARASERIANTHES LOPHANTHA* 62

3.7.1. Muestreo de campo *62*

3.7.2. El modelo: parametrización *64*

3.7.3. Reglas para nuevas simulaciones y pronósticos *66*

3.8. ESPECIES BARRERA 67

3.9. ANÁLISIS ESTADÍSTICO 69

3.9.1. Germinación *69*

3.9.2. Serotinidad *71*

3.9.3. Regeneración post-fuego *71*

3.9.4. Modelización de P. lophantha *72*

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN **73**

4.1. CAPÍTULO 1: PAPEL DE LA SEROTINIDAD EN LA GERMINACIÓN DE *PINUS PINASTER* AITON Y SU RELACIÓN CON LA EDAD DE LA PLANTA MADRE Y LA SEVERIDAD DEL FUEGO 73

4.1.1. Serotinidad *75*
4.1.2. Viabilidad y porcentaje de Germinación *80*
4.1.3. Distribución temporal de la germinación *84*
4.2. CAPÍTULO 2: LA SEVERIDAD DEL FUEGO CONDUCE LA REGENERACIÓN NATURAL DE LAS COMUNIDADES DE *CYTISUS SCOPARIUS* L. (LINK) Y *SALIX ATROCINEREA* BROT. Y EL COMPORTAMIENTO GERMINATIVO DE ESTAS ESPECIES 87
4.2.1. Viabilidad y respuesta germinativa *89*
4.2.2. Tiempo medio de germinación (T_{50}) *94*
4.2.3. Regeneración natural *96*
4.3. CAPÍTULO 3: EL FUEGO COMO CONDUCTOR DE LA EXPANSIÓN DE *PARASERIANTHES LOPHANTHA* (WILLD.) I. C. NIELSEN EN EL SW DE EUROPA 107
4.3.1. Comportamiento reproductivo después de fuego *109*
4.3.2. Modelización de la expansión de Paraserianthes lophantha *113*
4.3.3. Propuestas de manejo *118*
4.4. CAPÍTULO 4: NICHO REGENERATIVO DE LAS INVASORAS *ACACIA DEALBATA* LINK, *AILANTHUS ALTISSIMA* (MILL.) SWINGLE Y *ROBINIA PSEUDOACACIA* L. Y POSIBLES ESPECIES NATIVAS BARRERA DE ELLAS EN RELACIÓN CON EL FUEGO. 119
4.4.1. Comportamiento reproductivo de las especies invasoras *121*
4.4.2. Nicho regenerativo de posibles especies barrera de plantas exóticas invasoras (PEI) *131*

5. CONCLUSIONES 143

6. BIBLIOGRAFÍA 147

7. TRABAJOS PUBLICADOS 195

RESUMEN

Esta memoria de tesis doctoral pretende aportar conocimiento ecológico que sirva para esclarecer el comportamiento reproductivo de especies leñosas y arbustivas potencialmente productoras de biomasa en relación con los incendios forestales.

Todas las especies vegetales estudiadas en esta memoria son árboles o arbustos altos que crecen rápidamente y aportan mucha biomasa, por lo cual se han considerado especies potencialmente productoras de biomasa, sean o no utilizadas actualmente para este propósito.

El primer capítulo de esta memoria se centra en una especie arbórea utilizada para la producción de madera en Galicia y en muchas partes de Europa desde hace siglos, *Pinus pinaster* Aiton. El objetivo principal fue evaluar el efecto de la serotinidad y la edad de la planta madre sobre la germinación de semillas de *P. pinaster* en relación con la severidad del fuego. Se encontró que la serotinidad debería jugar un papel destacado en la selección de semillas para repoblaciones de esta especie en lugares propensos al fuego.

Cytisus scoparius L. (Link) y *Salix atrocinerea* Brot. son dos especies nativas de Europa atlántica que se caracterizan por poseer crecimiento rápido y proporcionar gran cantidad de biomasa. En el segundo capítulo se determinó el efecto de la severidad del fuego sobre la regeneración natural en campo de las comunidades de *C. scoparius* y *S. atrocinerea*, además también se estudió la interacción entre la edad de la planta madre y los tratamientos de fuego en la germinación de semillas de *C. scoparius* y *S. atrocinerea*, en laboratorio. La regeneración tras fuego de estas dos comunidades resultó ser altamente dependiente de las interacciones entre la severidad del fuego y las estrategias de regeneración de cada especie individual.

En el capítulo 3 se abordó el estudio de *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen, especie invasora en Europa y otras partes del

mundo, que en Galicia alcanza 4 m de altura en 3 años. Esta especie se ha encontrado en áreas quemadas y su expansión podría ser favorecida por los incendios forestales; se analizó la respuesta de germinación de sus semillas a los factores de fuego. Además, se desarrollaron modelos de invasión post-incendio para comprobar el impacto de incendios forestales repetidos en el tiempo. Se demostró el relevante y facilitador papel del fuego en la expansión de esta especie.

Por último, el capítulo 4 está dedicado a las especies invasoras *Acacia dealbata* Link, *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle y *Robinia pseudoacacia* L. y a las especies nativas que podrían actuar como control ecológico de su invasión. El cambio climático influye fuertemente sobre el régimen de incendios y sobre la expansión de especies exóticas invasoras y por eso es necesario estudiar el comportamiento germinativo de las especies exóticas invasoras en relación con el fuego y detectar posibles especies barrera entre las especies nativas. Son tres especies muy dañinas en Europa y en muchas otras partes del mundo, que requieren de estudios experimentales sobre el comportamiento germinativo frente a los diferentes factores asociados al fuego. Con base en datos bibliográficos, se comparó el nicho regenerativo de las tres especies invasoras (germinación, crecimiento de plántulas y altura adulta) con el de las especies nativas europeas para identificar especies candidatas a convertirse en especies barrera. Se seleccionaron algunas especies nativas con características muy adecuadas para controlar la colonización y crecimiento de especies exóticas invasoras en espacios recién quemados.

.

1. INTRODUCCIÓN

El comportamiento reproductivo de las especies determina en gran medida sus posibilidades de persistencia. Las perturbaciones ambientales son las principales impulsoras de la dinámica de los ecosistemas afectando tanto a los organismos vivos como al medio físico. También influyen en el bienestar humano y la prestación de servicios (Thom y Seidl, 2016; Turner, 2010). Las perturbaciones pueden ser naturales (incendios forestales, explosiones demográficas de insectos, inundaciones, terremotos) o antropogénicas (incendios, tala, pastoreo, roza, siega) y afectar a muchos tipos de ecosistemas diferentes. La interacción entre perturbaciones puede provocar impactos graves en los procesos clave y desencadenar problemas en el manejo de los ecosistemas (Buma, 2015; Foster et al., 2016; Johnstone et al., 2016; Thom y Seidl, 2016). Esto puede ocurrir en casi cualquier parte del mundo, incluso en regiones de clima Atlántico donde las precipitaciones son abundantes y regulares a lo largo del año como ocurre en la mayor parte de Galicia.

1.1. ESPECIES POTENCIALMENTE PRODUCTORAS DE BIOMASA

Las especies potencialmente productoras de biomasa juegan un papel primordial en la lucha contra el cambio climático a través de su función secuestradora de carbono. La vegetación y los suelos forestales constituyen una importante reserva de carbono terrestre con el potencial de absorber y almacenar dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera (Kaul et al., 2010). La evidencia del cambio climático ha contribuido a que en el Protocolo de Kyoto se considere explícitamente las actividades de reforestación y deforestación para la contabilidad del secuestro de carbono (IPCC, 2007). Estas dos actividades se consideran estrategias de mitigación potencialmente atractivas, ya que se pueden combinar la producción de biomasa y el almacenamiento de carbono (C). Algunos estudios además de tomar

en cuenta el carbono contenido en el ecosistema forestal también lo hacen con el carbono contenido en los productos de madera recolectada (Karjalainen et al., 2002; Pingoud et al., 2001). De ahí que, la acción que realizan las especies productoras de biomasa en actuar como sumideros de carbono y las características que han de tener las especies para ser potencialmente productoras de biomasa, son dos aspectos fundamentales para tener en consideración.

El CO_2 es un gas de efecto invernadero dominante que se atribuye principalmente a la quema de combustibles fósiles y la deforestación en todo el mundo (Hamburg et al., 1997). Los árboles actúan como sumideros de CO_2 al fijar carbono durante la fotosíntesis y almacenando el exceso de carbono como biomasa. La dinámica neta de fuente/sumidero de CO_2 a largo plazo de los bosques cambian con el tiempo a medida que los árboles crecen, mueren y se descomponen (Schaffer et al., 1997). Tan pronto como la biomasa de los árboles crece, el carbono retenido por la planta también aumenta las reservas de carbono (Jana et al., 2011). La tasa de almacenamiento de carbono aumenta en los rodales jóvenes, pero luego disminuye cuando el rodal envejece. En un estudio sobre especies de pino plantadas en tierras de cultivo, la tasa de almacenamiento de carbono comienza a disminuir aproximadamente a los 20 años y es cercano a cero a los 100 años (van 't Veld y Plantinga, 2005). El aumento de la concentración de CO_2 atmosférico estimula la tasa fotosintética de los árboles y puede resultar en un aumento de las tasas de crecimiento y producción de biomasa en especies productoras de esta (Jana et al., 2011). Esto sugiere que el aumento de CO_2 atmosférico podría tener un efecto positivo, mejorando la productividad de las plantas (Burley et al., 2004).

Por este motivo, que los bosques desempeñan un papel muy importante en el ciclo del carbono, ya que pueden capturar, almacenar y liberar grandes cantidades de carbono (Wilson et al., 2021). A menudo se sugiere reducir o eliminar la tala de bosques nativos como una forma viable de reducir las pérdidas de existencias de carbono almacenado (Keith et al., 2019; Perkins y Macintosh, 2013). La

prevención, mitigación y supresión de incendios forestales se sugieren como posibles formas de reducir las pérdidas de sumideros de carbono, pero pueden ofrecer menos certeza de éxito (Bradstock et al., 2012; Campbell et al., 2012). Comprender como las perturbaciones afectan al almacenamiento de carbono en los diferentes tipos de bosques es esencial para el desarrollo de cualquier política destinada a gestionar el secuestro o la reducción de las emisiones de carbono a la atmósfera (Wilson et al., 2021).

Las emisiones de carbono de los incendios forestales se calculan comúnmente como a partir de la superficie quemada, la biomasa previa al incendio, la eficiencia de combustión (la proporción de biomasa consumida durante la quema) y los factores de emisión (Seiler y Crutzen, 1980).

Como componentes clave de los ecosistemas forestales, los árboles albergan alrededor del 45% de carbono en su biomasa viva, y una preocupación fundamental en la era de cambio climático global es saber si serán capaces o no de secuestrar más carbono adicional (McDowell et al., 2020; Pan et al., 2011). Además, absorben casi un tercio de las emisiones humanas de CO_2 e influyen en el clima al intercambiar energía, agua y compuestos químicos con la atmosfera (Bonan, 2008). La implementación de planes de restauración y prácticas de manejo forestal sostenible, entre otras medidas, reduciría las emisiones de gases de efecto invernadero debidas a la deforestación y a la degradación forestal (CMNUCC, 1992). Las altas tasas de deforestación producidas en los trópicos (Santilli et al., 2005), que afectan tanto a los bosques tropicales primarios como secundarios (Wang et al., 2020), han suscitado un debate acerca de la importancia de los bosques templados de montaña con crecimiento antiguo como sumideros de carbono a largo plazo (Carey et al., 2001; Luyssaert et al., 2008; Soloway et al., 2017), como bosques de carbono neutro (Hoover et al., 2012; Ķēniņa et al., 2019; Nord-Larsen et al., 2019; Odum et al., 1979) o como bosques con capacidad limitada para crecer y mitigar el efecto invernadero (Bugmann y Bigler, 2011; Büntgen et al., 2019; Hubau et al., 2020; Jiang et al., 2020).

Las especies forestales que pueden llegar a utilizarse como productoras de biomasa están sufriendo grandes modificaciones debido al cambio climático (Imagen 1). Por una parte, el mayor calentamiento de la Tierra y el consiguiente aumento de las temperaturas y descenso de las precipitaciones están produciendo un aumento de los incendios forestales, llevando a la vegetación nativa a desaparecer por la acción directa del fuego e indirecta por la entrada de especies exóticas invasoras (EEI) que pueden llegar a desplazarlas (Allen et al., 2010; Breshears et al., 2005). Por otra parte, el uso y manejo de la tierra en actividades como el pastoreo disminuyen la vegetación herbácea pudiendo alterar potencialmente los regímenes de incendios, limitando la capacidad a largo plazo para retener carbono almacenado y contribuir a la incertidumbre de las estimaciones regionales de las reservas futuras de carbono (Skowronski et al., 2014).



Imagen 1: Conjunto de troncos de *P. pinaster* para su uso como biomasa.

La Unión Europea está promoviendo el uso de la biomasa maderera como fuente de energía sostenible (Directiva 2009/28/CE), por lo que algunos bosques, que hasta hace poco no habían sido explotados comercialmente, ahora tienen cierto valor económico y la extracción de madera se ha vuelto rentable (Sohngen et al., 1999). La revalorización de los derivados de la madera está estimulando la expansión de la silvicultura comercial, sobre todo en bosques con árboles más grandes y antiguos. Además, se están aplicando nuevas políticas y acciones que promueven la prevención de incendios forestales («EFFIS», 2021) que suelen consistir en la corta del sotobosque y la tala de árboles dominantes para romper la continuidad del combustible (Agee y Skinner, 2005; Moreira et al., 2011; Xanthopoulos et al., 2006), modificando así la estructura de las comunidades forestales. En los últimos años, estas técnicas de manejo forestal, que incluyen la promoción de prácticas forestales sostenibles relacionadas con la conservación de los ecosistemas, han sido objeto de estudios de cómo afectan directa e indirectamente a la biodiversidad (Ameztegui et al., 2018; Bengtsson et al., 2000). Por ello la Unión Europea acordó aumentar la participación en energías renovables en el consumo de energía la UE al 27% para 2030 («Bioenergy Europe», 2021). En 2017, la madera (y otros biocombustibles sólidos) representaron la mayor proporción de energía renovable con el 42% de la producción de energía primaria renovable («Eurostat», 2021). En la Cumbre de líderes sobre el Clima (2021) convocada por el presidente de EE. UU., la Comisión Europea y los Estados Miembros han acordado reducir en un 55% las emisiones de CO_2 antes del 2030.

Uno de los grandes problemas que tenemos las sociedades industrializadas es el empleo masivo de combustibles fósiles para todo tipo de usos, como puede ser la electricidad (Romero, 2010). Por eso, como pide la Unión Europea, es necesario la sustitución de combustibles fósiles por otras fuentes de energía, con el objetivo de la disminución de la emisión de contaminantes a la atmósfera y de gases de efecto invernadero. Esta necesidad está propiciando el desarrollo de cultivos

energéticos. Según el destino de la biomasa producida, los cultivos se centran en especies oleaginosas (producción de biodiesel), en especies ricas en azúcares (producción de bioetanol) o en especies productoras de biomasa (cultivos lignocelulósicos) para la generación de calor-frío o electricidad mediante su combustión u otros procesos (Romero, 2010).

Los cultivos lignocelulósicos producen biocombustibles sólidos que suelen proceder de las siguientes actividades (Herguedas et al., 2012):

- Actividades forestales: cultivos energéticos de corta rotación, tratamientos silvícolas en los bosques, restos de poda, clareos o cortas finales, carbón vegetal, etc. (Imagen 2).
- Actividades agrarias: cultivos energéticos como el sorgo o el cardo, restos de poda de vid, olivo o frutales, etc.
- Actividades industriales: restos de la industria de madera y mueble y de la industria agroalimentaria como cáscara de frutos secos, huesos de aceituna, orujillo, etc.



Imagen 2: Residuos lignocelulósicos de *P. pinaster* empaquetados para ser usados como biocombustible.

Para obtener estos biocombustibles sólidos, es necesario disponer de especies vegetales que puedan producirlos. A esto lo denominados cultivos energéticos que es el conjunto de actividades realizadas en terrenos agrícolas o forestales destinadas a la cosecha y producción de materia vegetal que va a ser utilizada para la generación de energía como producto final o en procesos de conversión que propician, además, otros productos distintos a los energéticos (Velázquez-Martí, 2018). Este término también se emplea para referirse al conjunto de especies vegetales que se cultivan en este tipo de explotaciones. Debido al incremento reciente en la demanda energética, los cultivos energéticos pueden contribuir a dar salida a cientos de miles de hectáreas abandonadas, que son convertidas en zonas de matorral ante la no actuación del ser humano en ellas, provocando que sean zonas con gran carga de combustible susceptibles de sufrir incendios forestales.

Entre los cultivos lignocelulósicos que producen este tipo de biomasa, se emplean especies leñosas de rápido crecimiento o herbáceas perennes de alta producción (Sixto et al., 2007). La producción de biomasa lignocelulósica a través del método de beneficio de monte bajo (corta y regeneración de la masa mediante rebrotes de cepa o raíz) ha sido empleada por el hombre desde la antigüedad, proporcionando materia prima concentrada en el espacio como en el tiempo (Sixto et al., 2007). En la última década, los cultivos forestales en turnos cortos (Short Rotation Forestry, SRF) (Imagen 3) cobraron importancia, ya que están considerados como prometedores en cuanto a capacidad de proporcionar biomasa para energía (Ledin y Willebrand, 1995). Se consideran cultivos forestales en turnos cortos (SRF) aquellos en los que se utilizan especies de crecimiento rápido, bajo un sistema de manejo intensivo y turnos de corta entre los 2 a 10 años y densidades de plantación de 10.000 a 20.000 plantas por ha (Makeschin, 1999; Weih, 2004). Según Ceulemans et al., (1996); Ranney et al., (1987); Sixto et al., (2007), las características que deben presentar las especies potenciales para producir biomasa son:

a) Alto poder energético y calidad como combustible.

b) Altas producciones de biomasa en peso seco.

c) Rápido crecimiento juvenil.

d) Buena capacidad de rebrote.

e) Copas estrechas o gran tamaño de hojas en la parte superior de la copa.

f) Gran adaptabilidad a diferentes hábitats y resistencia a estrés bióticos y abióticos.



Imagen 3: Recolección de biomasa lignocelulósica en cultivos forestales de turnos cortos (SRF) (Santangelo et al., 2015).

Existen beneficios medioambientales asociados a estas plantaciones, ya que actúan como sumideros de carbono, contribuyendo a la reducción de gases de efecto invernadero, fitorremediación de suelos y control de la erosión, eficaces cortavientos y sirven de refugio a la fauna, habiendo una elevada riqueza de especies que pueden llegar a albergar, así como la diversidad paisajística en las áreas donde se cultivan (Isebrands y Karnosky, 2001; Licht y Isebrands, 2005; Mirck et al., 2005; Twedt y Loesch, 1999). Entre las especies arbóreas forestales presentes en Galicia y con características potenciales para ser utilizadas en la producción de biomasa destacan: *R. pseudoacacia*, A. *altissima*, *P. lophantha*, *Acacia* sp., *Salix* sp., *Populus* sp. y

Eucalyptus sp. Estas especies también son consideradas como las de mayor potencial en el ámbito de la Unión Europea (Candilo et al., 2004; Goel y Behl, 2004; Itabia, 2002; Neumann et al., 2008).

Entre las especies que se podrían utilizar como productoras de biomasa hay algunas que son especies invasoras, y en la mayoría de los casos, su introducción se realizó con propósitos comerciales o para cumplir algún objetivo indirecto como estabilización de caminos o pendientes de carretera (Denley et al., 2019; Early et al., 2016). Es por ello, que también se han estudiado estas especies, con el fin de utilizarlas como especies potencialmente productoras de biomasa de forma ordenada en el territorio (Nunes et al., 2020), y de eliminarlas de zonas donde estén provocando problemas de invasión y desplazando especies autóctonas. Tanto para su utilización de forma ordenada en cultivos energéticos como para su eliminación en ecosistemas naturales se hace necesario estudiar los aspectos reproductivos más importantes como son su comportamiento germinativo, su capacidad rebrotadora y su crecimiento hasta su corta para producir biomasa.

Las plantaciones de árboles de crecimiento rápido suelen ser monocultivos (Liu et al., 2018). Sin embargo, en el contexto del cambio climático y la escasez de recursos, las plantaciones de especies mixtas pueden ser interesantes y presentan varias ventajas (Thomas et al., 2021). Además, las plantaciones mixtas pueden ser más resistentes, particularmente a enfermedades y ataques de plagas (Chamagne et al., 2017; Powell y Bork, 2004). Pero no siempre son más productivas, siendo necesario considerar cuidadosamente los conjuntos de especies y las condiciones específicas del sitio (Marron y Epron, 2019; Piotto, 2008). Un ejemplo de cultivo mixto puede ser la utilización de especies de los géneros *Cytisus* y *Pinus* (Watt et al., 2003). Este modelo de plantación mixta puede ser adecuado en regiones donde las especies puedan llegar a tener dificultades para existir por sí solas o no alcancen las condiciones adecuadas para acumular biomasa y fijar carbono en poco tiempo, como ocurre con *Pinus radiata* D.Don y *C. scoparius* en zonas áridas de Australia (Watt et al., 2003). Por ejemplo, *P. pinaster* presenta una elevada tasa

de germinación después de incendios (Torres et al., 2006), pero su regeneración depende de las condiciones ambientales, las cuales afectan tanto a la germinación de semillas como al establecimiento de plántulas (Rodrigo et al., 2004). Las posibles interacciones beneficiosas y perjudiciales entre las especies del sotobosque y el establecimiento de pinos ocurren principalmente durante los primeros procesos de reclutamiento (Nathan y Ne'eman, 2004) y el conocimiento de estos efectos es importante para diseñar estrategias de manejo forestal para áreas quemadas.

Por todo esto, es necesario estudiar las características reproductivas de especies potencialmente productoras de biomasa que habitan ambientes propensos al fuego. Para ello, es necesario testar el efecto de los incendios forestales sobre la viabilidad y la germinación de estas especies para diseñar modelos ecológicos de gestión que alteren lo menos posible a los ecosistemas.

1.2. El fuego y los incendios forestales

El fuego es un factor natural integrado en el funcionamiento de muchos ecosistemas y puede tener efectos positivos o negativos sobre las especies vegetales, dependiendo de la severidad y recurrencia del fuego, por un lado, y dependiendo de los rasgos adaptativos de sus especies, por otro (Imagen 4). Después de un incendio, muchos ecosistemas pueden regenerarse, mientras que otros se alteran radicalmente (Cochrane y Ryan, 2009). Los incendios forestales determinan la estructura y la composición de la vegetación en muchos biomas en todo el mundo (Bond et al., 2004; Calvo et al., 1999; Moya et al., 2009; Tárrega et al., 2006). El fuego destruye a su paso, en parte o totalmente, la biomasa (aérea y radical) de las plantas, y propicia la degradación del suelo (Bond y Keeley, 2005) y acelera uno de los mayores impactos que afecta a la Biosfera: el cambio climático. La combustión de enormes cantidades de biomasa provoca la emisión de gases químicamente activos, tales como dióxido de carbono, monóxido de carbono, metano, óxido nítrico y partículas más pequeñas (Andreae y Merlet, 2001).



Imagen 4: Incendio forestal en Galicia. Año 2020.

Más de la mitad de la superficie terrestre es propensa a incendios forestales (Keeley et al., 2012; Moreno y Oechel, 1994). Se estima que anualmente se pierden de 10 a 15 millones de hectáreas de bosques en regiones boreales y templadas, mientras que de 20 a 40 millones se pierden en bosques tropicales (Castillo et al., 2003). En todo el mundo, las zonas más afectadas por los incendios forestales se encuentran en bosques tropicales y boreales, preferentemente en países en vías de desarrollo (Castillo et al., 2003). En España, el origen del aumento de los incendios forestales no controlados se debió al éxodo rural. Grandes extensiones, especialmente en zonas montañosas, han quedado abandonadas y han sido colonizadas espontáneamente por matorral y arbolado, tanto natural como invasor, dependiendo de la zona de España en la que nos encontremos (Moreno et al., 2014). Esto no quiere decir que el área forestal haya quedado libre de actividades (McNeill, 1992), sino que la población que queda, envejecida, sigue haciendo quemas para eliminar la vegetación no deseada y renovar pastos (Moreno et al., 2014). Sin embargo, la acumulación de combustible es causa de que los incendios se conviertan en incontroladas quemas agrícolas (Vélez, 2000), que junto a la escasa población en zonas rurales y la reducida inversión pública en prevención favorece que los incendios sean cada vez más frecuentes. Según Díaz Fierros, (2018),

Galicia y el Norte de Portugal son zonas calientes de fuego, donde se llegan a producir gran cantidad de incendios forestales. Por ejemplo, el NO de la Península Ibérica (Galicia), es una de las regiones en España que presenta mayor número medio de incendios y de superficie quemada (Mataix-Solera y Cerdà, 2009) al año. La tendencia de grandes incendios (>500 ha) se muestra bastante estable en España en las últimas décadas (San-Miguel-Ayanz et al., 2013). Sin embargo, entre estos grandes incendios, algunos de estos episodios de incendios son megaincendios (Williams, 2013), es decir, eventos de incendios forestales grandes e incontrolados, que afectan a grandes superficies (>10.000 ha) y emiten ingentes cantidades de carbono a la atmósfera (Ito, 2011; Van Der Werf et al., 2010), provocando daños catastróficos y pérdida de vidas humanas (Imagen 5). El modelo de las fases píricas globales de Bowman et al., (2011), propone que actualmente estamos en la quinta fase pírica con una nueva generación de incendios relacionados con el cambio climático y la acumulación de carga de combustible. Esto es debido al aumento de la temperatura y la reducción de precipitaciones, entre otros factores, lo cual provoca una mayor extensión de la temporada de incendios, desde abril a octubre (Flannigan et al., 2009; Liu et al., 2012). Además, debido a las condiciones climáticas extremas, los incendios forestales son más grandes, más frecuentes, de alta severidad y rápida propagación (Hinojosa et al., 2016). Existen dos factores que pueden provocar estos mega incendios: el abandono de tierras y la acumulación de combustible (San-Miguel-Ayanz et al., 2013). Esta tendencia ha sido impulsada por cambios socioeconómicos, que han generado despoblación rural y cambios en el uso tradicional de la tierra (Chergui et al., 2018) a lo largo de las últimas décadas. De acuerdo con el Sistema Europeo de Información sobre Incendios Forestales, España es uno de los países donde mayor afección de incendios forestales hay, tanto en número como en extensión quemada. Los incendios forestales son particularmente frecuentes en ecosistemas propensos al fuego (Rundel et al., 2018), pueden llegar a constituir la principal perturbación ecológica y son la fuerza de selección más importante de las especies vegetales (Pausas y Keeley, 2014).



Imagen 5: Megaincendio en España. Fuente: Greenpeace.

La severidad del incendio definida por Keeley, (2009) como la pérdida o cambio en la biomasa del ecosistema, y la recurrencia de incendios (número de incendios en un período de tiempo) son dos de los atributos más importantes del régimen de incendios en la configuración de las comunidades de plantas (Fernández-García et al., 2018b; Hart et al., 2019; Keeley et al., 2011). La recurrencia y severidad de los incendios forestales dependen de las condiciones ambientales. Sin embargo, los incendios forestales, siendo un fenómeno asociado cada vez más a los cambios en el uso del suelo y el cambio climático, están desafiando el bienestar humano y la biodiversidad (Certini, 2005; Flannigan et al., 2006). Un ejemplo de cambio de usos del suelo, puede ser las plantaciones intensivas de *Eucalyptus globulus* Labill. (21119.72 ha) y *P. pinaster*. (42518.96 ha) en el noroeste de la Península Ibérica (Galicia y el norte de Portugal) asociadas a una alta frecuencia y severidad de incendios forestales (Cordero Rivera, 2017; Fernandes y Rigolot, 2007; Pereira et al., 2005).

Dentro de la cantidad de impactos ambientales producidos por los incendios forestales, son de gran importancia los efectos sobre las

propiedades físicas, químicas, mineralógicas y biológicas del suelo (Certini, 2005). Estos cambios dependen principalmente de la temperatura alcanzada durante el incendio (Neary et al., 1999). Entre esas modificaciones, sobresalen los cambios en el pH, alteraciones en los elementos esenciales del suelo como P asimilable, N o C orgánico, porosidad, estabilidad de los agregados, repelencia al agua o la disminución de la disponibilidad de la materia orgánica (DeBano et al., 1998; Fernández-García et al., 2019b; Reyes et al., 2015a). Por ejemplo, el pH inicial puede ser recuperado dependiendo de cuánto tiempo las cenizas permanezcan en el suelo, ya que pueden favorecer un aumento de los nutrientes y su enriquecimiento (Ca, Mg, K, Na, P) (Mataix-Solera y Guerrero, 2013). Sin embargo, algunos nutrientes se pierden por acción del viento, erosión o lixiviación pudiendo lavar la inyección de nutrientes, sobre todo cuando no hay vegetación (Cerdá et al., 2009; Kazanis y Arianoutsou, 1996; Neary et al., 1999). Es por lo que la fertilización puede ser efímera o llegar a durar 7 años (Gimeno-García et al., 2000; Kutiel, 1994; Úbeda et al., 2005). Sin embargo, no son lo suficientemente sensibles como para pronosticar cambios tempranos en el estado ambiental del suelo (Barreiro et al., 2020; Lombao et al., 2020). Los microorganismos del suelo son los principales agentes responsables de la sostenibilidad a largo plazo de los ecosistemas del suelo (Nannipieri et al., 2003), respondiendo mucho más rápido a las alteraciones y perturbaciones con cambios en el número, la biomasa, la actividad metabólica o la estructura de la comunidad que las propiedades químicas y físicas (Carballas et al., 2009). El fuego disminuye la riqueza y el número de especies que habitan en el suelo (microorganismos e invertebrados), siendo menos afectados los invertebrados por su alta movilidad y el hábito a construir madrigueras (Fontúrbel et al., 2012). La total desaparición de vegetación tras un incendio, ya sea de superficie o subterráneo, y los daños causados al suelo (materia orgánica, nitrógeno o alteración de la estructura del suelo) provocan que el tiempo necesario para la recuperación de cubierta vegetal sea mucho mayor que si fuera un incendio de copas (Mataix-Solera y Guerrero, 2013). Además, la

intensidad del incendio y la distribución del combustible en el suelo pueden llegar a determinar el éxito de la germinación y los patrones de regeneración y establecimiento de las plántulas en el ambiente post-fuego (DeBano et al., 1998; Herrero et al., 2007; Odion y Davis, 2000). Es posible que después de un incendio, especies de pinos como *P. pinaster* dependan de la estructura inicial del bosque para poder volver a repoblar la zona quemada (Barbero et al., 1987), ya que un factor decisivo para la regeneración del pinar es la entrada de semillas, que depende además de la edad del pinar (Vélez-Muñoz, 1985), de la producción de semillas de ese año y de la proximidad a individuos supervivientes (Castro, 1999). Pero puede ocurrir que la distribución espacial sea irregular, propiciando en ocasiones situaciones mixtas o con gran abundancia de especies arbustivas (Barbero et al., 1987; Faraco et al., 1993). Una característica que presentan algunas especies del género *Pinus* es la serotinidad, que destaca en zonas propensas a incendios forestales (de las Heras et al., 2012). Los conos serótinos, la liberación de semillas ocurre en respuesta a un desencadenante ambiental como el fuego, en vez de espontáneamente después de la maduración del cono. Las semillas que quedan encerradas en sus conos y liberadas después de incendio pueden germinar inmediatamente cuando las condiciones son favorables, restaurando así la población quemada por el fuego (Vega et al., 2009).

De ahí que, una acción importante es el estudio del comportamiento regenerativo de especies de sotobosque frente al fuego, ya que el fuego puede dificultar la regeneración de especies arbóreas como ocurre con los pinos (Faraco et al., 1993; Fernandes y Rigolot, 2007; Trabaud y Campant, 1991). Las leguminosas como las especies del género *Cytisus* son rebrotadoras facultativas con sistemas radiculares profundos de los que parten brotes tras corta o quema, como ha sido demostrado en especies como *C. scoparius* (Bossard, 1993; Bossard y Rejmanek, 1994), pero puede ocurrir que esta misma especie en otras zonas del mundo, tenga capacidad germinadora (Cruz et al., 2020; Muñoz et al., 2010; Peterson y Prasad, 1998), como ocurre en Galicia.

Por consiguiente, una de las opciones a barajar para evitar que los incendios forestales tengan una gran influencia en el medio, puede ser abordar la ordenación territorial de forma eficiente para gestionar la biomasa vegetal a fin de influir en la severidad del fuego, definiendo pautas y políticas de gestión de los terrenos forestales para reducir los efectos negativos y el riesgo de los incendios en paisajes propensos al fuego (Fernandes et al., 2009; Lee et al., 2009). Es necesaria una gestión del monte que pueda incluir desbroces o incluso en la que se contemple la posibilidad de usar el fuego controlado para combatir los incendios, opción que se aplica en Cataluña y Canarias o países como Australia o EEUU (Bodi et al., 2012). En Galicia se han intentado buscar medidas de gestión para poder desarrollar herramientas que nos permitan reducir los incendios cada vez más frecuentes y severos que llegan a producir efectos negativos en los ecosistemas (Fernández et al., 2013a, 2013b).

1.3. RASGOS REPRODUCTIVOS DE ADAPTACIÓN A LOS INCENDIOS FORESTALES

La relación vegetación-fuego es compleja. El fuego es un importante factor ecológico que puede llegar a modificar la vegetación y el paisaje a escala histórica o evolutiva, actuando de filtro selectivo de especies vegetales y animales. A escala ecológica, crea espacios abiertos, cambia la estructura del hábitat y la oferta alimenticia para la fauna, creando mosaicos espaciales de regeneración que, dependiendo de la escala espacial y la recurrencia de incendios, pueden generar mayor diversidad. Los rasgos reproductivos de adaptación al fuego son el resultado de diferentes vías evolutivas (Moreno y Vallejo, 1991; Ojeda, 2001; Valladares et al., 2005). Rasgos como el rebrote, la serotinidad o la estimulación de la germinación por calor o humo, son adaptaciones surgidas en especies de plantas en ambientes propensos al fuego (Keeley et al., 2011). El "nicho de regeneración" caracteriza las condiciones ambientales básicas (luz, agua y nutrientes) a escala fina que pueden llegar a ser

adecuadas para los procesos de regeneración (Clark et al., 1999; Grubb, 1977). Se distinguen dos grupos de plantas en función de los mecanismos de regeneración que pueden desarrollarse después de un incendio forestal: especies rebrotadoras y especies germinadoras (Cuco, 1987; Verdú, 2000).

Existen diferentes tipos de rebrote (rizomas, bulbos lignotubérculos…), que pueden haber surgido debido a la evolución de plantas en hábitats propensos al fuego o no, pero lo que es seguro es que existen diferentes rasgos de las plantas que sugieren adaptaciones al fuego, por ejemplo, el rebrote a partir de un lignotubérculo (Canadell y Zedler, 1995). La clasificación de las especies de plantas, tanto arbustivas como arbóreas, en rebrotadoras o no rebrotadoras se basa en su capacidad de supervivencia a perturbaciones severas en su parte aérea, como la actividad herbívora, la roza o los incendios forestales (Bond y van Wilgen, 1996; Trabaud, 1987; Vesk et al., 2004; Vesk y Westoby, 2004). Puede ocurrir que no todas las especies tengan una capacidad rebrotadora fuerte, por lo que se puede llegar a modelizar la respuesta de la vegetación en función de la intensidad de la perturbación (Reyes et al., 2009; Vesk y Westoby, 2004). Por ejemplo, una especie como *C. scoparius*, se puede considerar una especie dependiente del fuego porque su capacidad de rebrote es nula, su germinación en ausencia de fuego es muy escasa y, en cambio, tras fuego resulta muy estimulada por choques térmicos (Reyes y Casal, 2008). Otra especie dependiente del fuego y además con gran capacidad rebrotadora y germinadora después de incendio es *Ulex europaeus* L. (Imagen 6). Su germinación es estimulada por calor (Pereiras et al., 1995). Sin embargo, durante el primer verano después de incendio se produce una gran mortalidad de las plántulas de esta especie debido a la sequía (Gimingham, 1972; Mallik, 1982).



Imagen 6: Rebrote de *U. europaeus* al año después del incendio.

Otro de los rasgos de adaptación destacables es la serotinidad (la retención de semillas maduras en conos cerrados durante más de un año hasta que el fuego active la dispersión y la germinación) (Givnish, 1981). Diferentes estudios destacan este rasgo que, por ejemplo, presentan algunas especies del género *Pinus* (Reyes y Casal, 2002). La serotinidad se relaciona con la aridez o con la infertilidad del suelo (Axelrod, 1980), pero esto no llega a ser totalmente cierto, ya que después de un incendio se pueden mantener viables las semillas dependiendo de las temperaturas alcanzadas, las semillas encerradas en los frutos serótinos pueden soportar temperaturas de hasta 400ºC (Habrouk et al., 1999; Reyes y Casal, 2002). Una especie que destaca por ser una conífera muy inflamable y con alto contenido en resina es *P. pinaster* (Maia et al., 2012) (Imagen 7). Después de incendio *P. pinaster* no rebrota y su regeneración se basa enteramente en la germinación a partir de semillas (Pausas et al., 2004; Reyes y Casal, 1995). Las semillas recogidas en los conos se liberan tras el paso del fuego permitiendo que se produzca el reclutamiento de la especie de

nuevo después del incendio (Keeley et al., 2011). La regeneración natural post-incendio en pinares continua hasta 3 años después del incendio (Fernandes y Rigolot, 2007; Madrigal del Olmo et al., 2005). Se han reportado casos de banco de semillas almacenados en conos viejos que mantienen la viabilidad y vigor de las semillas aún después de 10 años de haber madurado el cono (Teste et al., 2011). Uno de los problemas de las poblaciones de especies serótinas para el restablecimiento tras fuego es que el incremento en la severidad, extensión y recurrencia de incendios puede alterar la resiliencia de los individuos al fuego. Si los tiempos entre fuegos se acortan, llegando a ser persistentes en el tiempo, los pinos no alcanzaran la edad reproductiva necesaria para la producción de semillas (Hernández-Serrano et al., 2013; Martín-Sanz et al., 2016). Esto es posible porque el tiempo mínimo requerido para que los pinos adultos puedan alcanzar su madurez reproductiva está entre 10 a 15 años (Maia et al., 2012; Tapias et al., 2001). Además, las sequias extremas que se producen en verano y la intensa competencia con especies rebrotadoras, pueden producir reducción del número de plántulas de *P. pinaster* (Madrigal et al., 2019; Rodrigo et al., 2004).



Imagen 7: Piña serótina vs piña no serótina de *P. pinaster*.

La latencia física de las semillas es una de las características frecuentes en las especies de la Familia Fabaceae (Riveiro et al., 2020). Sus semillas producen tegumentos externos de células densamente empaquetadas y cutículas cerosas que hacen a la semilla impermeable al agua. Por eso, uno de los factores que rompen la latencia y estimulan la germinación son las altas temperaturas (Bradshaw et al., 2011). Las semillas de estas especies son estimuladas con choques térmicos entre 60ºC y 120ºC aplicados entre 1-10 minutos, temperaturas por encima de 150ºC son letales para la mayoría de las especies (Cruz et al., 2017; Habrouk et al., 1999; Herrero et al., 2007; Reyes y Trabaud, 2009; Rivas et al., 2006).

Otro de los rasgos adaptativos que pueden surgir son la germinación inducida por el humo, la ceniza o la madera carbonizada, llegando a ser claramente adaptaciones al fuego (Herrero et al., 2007), ya que hay especies con bancos de semillas inactivos que solo llegan a germinar en la primera temporada de crecimiento después de incendio, y se ha demostrado experimentalmente su germinación en respuesta al humo o a extractos de madera carbonizada (Crosti et al., 2006; Lloyd et al., 2000; Read et al., 2000; Reyes et al., 2015b). La estimulación por humo se debe a un compuesto butanolide (karrikinolide) en el humo que hace desencadenar la germinación de una amplia gama de especies (Bradshaw et al., 2011).



Imagen 8: Reclutamiento de especies de *P. lophantha* después de incendio.

Otra de las características del régimen de fuego que modula el nicho de regeneración de las especies que viven en ambientes propensos al fuego es la recurrencia o frecuencia de fuegos. La recurrencia de fuego hace referencia al número de incendios que se producen en un período de tiempo (Keeley et al., 2011). En ambientes con alta recurrencia de incendios el intervalo entre fuegos suele ser corto (Imagen 9). El intervalo entre fuegos es el tiempo que transcurre entre un incendio y el siguiente en una ubicación geográfica (Díaz-Delgado et al., 2004; Fox y Fox, 1987). Este tiempo es crucial para que las plantas puedan completar o no su ciclo de vida. Si el ciclo entre

incendios es muy corto, puede provocar que la especie no llegue a ser viable y después del segundo incendio no se produzca una reproducción de esta especie en la zona quemada. Las plantas, después de un incendio, pueden regenerarse por rebrote o por semillas (Keeley, 1986; Specht, 1981). Las especies rebrotadoras tienden a ser más eficientes en la recuperación de la cobertura vegetal durante el primer año posterior al incendio (Vallejo y Alloza, 1998), debido a su capacidad para movilizar rápidamente las reservas subterráneas de agua nutrientes y carbohidratos para los nuevos brotes (Canadell et al., 1991; Hobbs y Mooney, 1986; Malanson y Trabaud, 1988) con cierta independencia de las condiciones externas. Por otra parte, los incendios recurrentes favorecen a las especies germinadoras, si el intervalo de fuego permite el tiempo de maduración de la planta y la producción de nuevas semillas (Bradstock et al., 1997; Keeley, 1986; Noble y Slatyer, 1981). La edad de la planta madre podría estar relacionada con la frecuencia de incendios, ya que éstas en ambientes propensos al fuego suelen ser jóvenes, y una de las características que presentan en su juventud algunas especies del género *Pinus* es la serotinidad de sus conos. En ambientes donde los incendios son esporádicos, las plantas madre pueden vivir más tiempo y ser plantas viejas y producir mayor cantidad de descendientes (Hernández-Serrano et al., 2013). La serotinidad es variable no solo entre especies estrechamente relacionadas (He et al., 2012; Keeley y Zedler, 1998; Lamont et al., 1991) sino también dentro y entre poblaciones de una sola especie (Muir y Lotan, 1985; Schoennagel et al., 2003; Tapias et al., 2004). Esta variabilidad puede tener profundas implicaciones para los procesos dinámicos. Los fuegos de copas podrían actuar como una fuerza selectiva favoreciendo el establecimiento de la descendencia de individuos serotinosos (Givnish, 1981). Bajo una alta frecuencia de incendios, el espacio y los recursos están disponibles de manera recurrente para el reclutamiento (después de cada incendio), lo que potencialmente permite que el reclutamiento se agregue espacialmente alrededor de cada madre (reflejando la sombra de lluvia de semillas) (Imagen 8). Por el contrario, en ausencia de incendios, el

reclutamiento depende de la disponibilidad de sitios seguros y no necesariamente se agrega espacialmente, sino que está impulsado por la dinámica de clareos relacionada con perturbaciones distintas del fuego (Hernández-Serrano et al., 2013).



Imagen 9: LIC Monte Pindo. Zona rocosa al fondo con gran recurrencia de incendios en los últimos 20 años.

El fuego es una de las perturbaciones recurrentes que han conformado la composición y la estructura del bosque actual. El cambio global y las tendencias producidas en la severidad y recurrencia de los incendios, puede variar la composición de especies de los bosques y matorrales, favoreciendo las especies con síndromes de regeneración (formación de bancos de semillas en el suelo o capacidad de rebrote de cepa). Es por eso necesario conocer los patrones de reclutamiento y analizar los factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración poblacional, para predecir el escenario cambiante que se produce en la dinámica de los bosques (Jordano y Herrera, 1995; Nathan y Muller-Landau, 2000; Pacala et al., 1996; Rey y Alcántara, 2000). Por eso, las

componentes del nicho de regeneración en respuesta a un incendio forestal son múltiples, debido a que difieren dependiendo de la capacidad que tienen las especies de poder establecerse de nuevo después de la perturbación y de que los factores externos no influyan en exceso en su recuperación.

1.4. JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

La presente memoria de tesis se justifica por la necesidad de ahondar en el conocimiento regenerativo de las especies potencialmente productoras de biomasa en relación con los incendios forestales. En el actual contexto de cambio climático, los incendios forestales son una de las principales amenazas para las masas forestales y según Field et al., (2014) en Europa se prevé un incremento paulatino de la temperatura media y disminución de las precipitaciones durante las próximas décadas, lo cual llevará a un régimen de fuego caracterizado por incendios más grandes, frecuentes y severos (Clarke et al., 2013; Jolly et al., 2015; Liu et al., 2010). Es preciso tener conocimiento de cómo responden las especies potencialmente biomásicas al fuego para poder anticiparnos y diseñar propuestas de gestión que mitiguen los efectos negativos del fuego.

Entre las especies potencialmente productoras de biomasa más ampliamente distribuidas en España destaca *P. pinaster*. Esta especie presenta un alto grado de serotinidad y su papel en la germinación en relación con el fuego debe ser explorado. Por otro lado, el efecto de la edad de la planta madre y de la severidad del fuego sobre la germinación de esta especie también son aspectos poco conocidos hasta el momento (Cruz et al., 2019). Estos conocimientos serán fundamentales para conducir la gestión de *P. pinaster* en escenarios de fuego más frecuentes y severos.

Dos especies autóctonas de Galicia y de la Europa atlántica, de crecimiento rápido y altamente productoras de biomasa, son *C. scoparius* y *S. atrocinerea* En ellas el efecto de la severidad de fuego y de su interacción con la edad de la planta madre sobre la germinación son poco o nada conocidos (Cruz et al., 2020). La

regeneración natural de estas especies en relación con el fuego también es poco conocida. Estas carencias justifican la investigación de la respuesta germinativa y de la regeneración de poblaciones naturales en relación con la severidad de fuego.

P. lophantha es una especie exótica invasora y potencialmente productora de biomasa presente en Galicia (Imagen 10). El fuego puede afectar a su germinación y expansión por lo que su comportamiento en relación con el fuego debe ser aclarado (García-Duro et al., 2019). Otras EEI potencialmente productoras de biomasa en Galicia son *A. dealbata*, *A. altissima* y *R. pseudoacacia* (Kowarik y Säumel, 2007; Rejmánek y Richardson, 2013). Para proponer medidas de control de estas especies invasoras es necesario analizar el nicho regenerativo en relación con el fuego, tanto de estas especies exóticas como de especies nativas que puedan actuar como barrera. La selección de especies nativas, barrera de especies exóticas invasoras, supondrá un avance de gran calado en la gestión de las EEI a través de medidas ecológicas.



Imagen 10: Plántulas de *P. lophantha* dos años después del incendio.

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El principal objetivo de la presente tesis doctoral es abordar el estudio de las características ecológicas de las especies potencialmente productoras de biomasa (EPPB) de ecosistemas forestales de Galicia en relación con el fuego.

Como objetivos concretos se plantean los siguientes:

1. Explorar la viabilidad y la respuesta germinativa de aquellas especies potencialmente productoras de biomasa que suelen sufrir incendios forestales frente a los factores de fuego más importantes: calor, carbón, ceniza y humo.

2. Analizar la capacidad de regeneración natural post-fuego de la vegetación a través de sus características estructurales, en función de la severidad del incendio.

3. Analizar el papel de la edad de las plantas madre productoras de semillas en la respuesta germinativa frente a los factores de fuego.

4. Determinar el papel de la serotinidad, en relación con la edad de la planta madre, en la regeneración post-incendio.

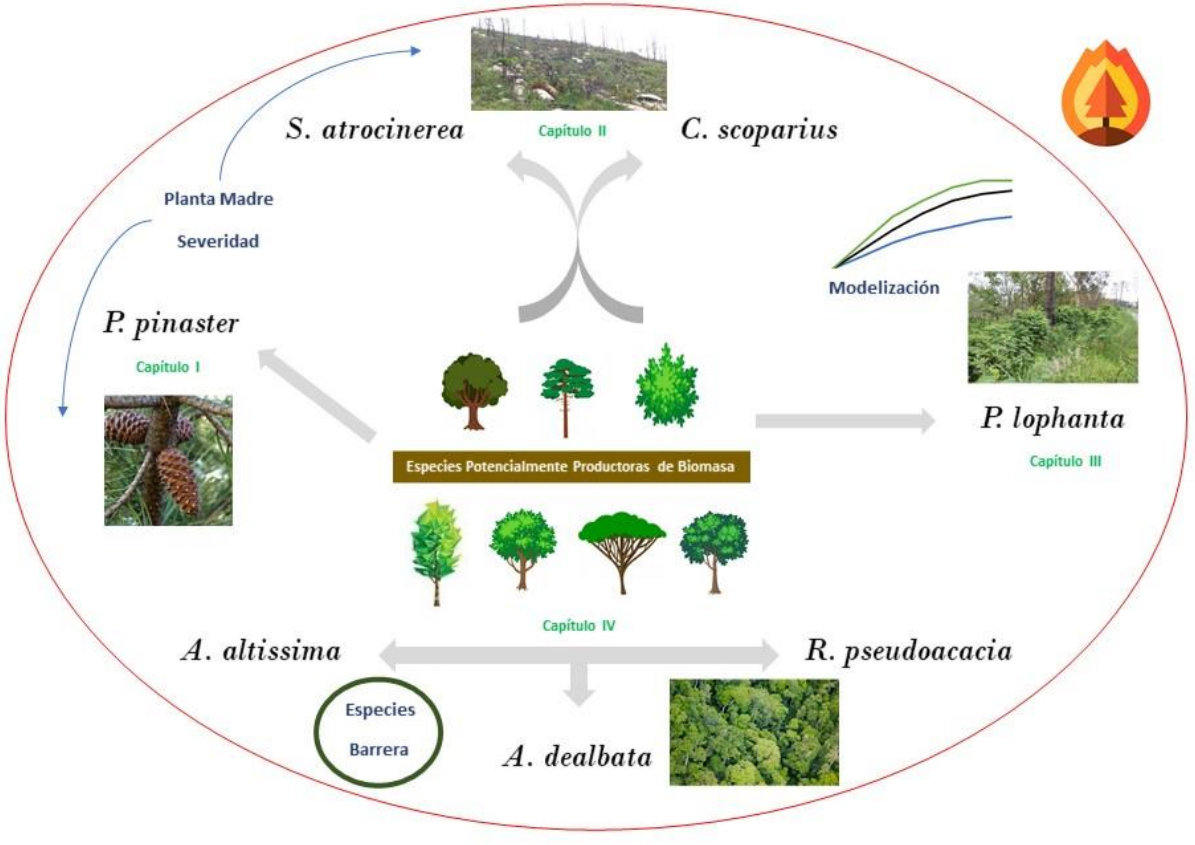
5. Modelizar la expansión de *P. lophantha* bajo diferentes recurrencias de fuego a través de un modelo de invasión espacialmente explícito e identificar algunos de los ambientes más propensos a la invasión

6. Identificar en las EPPB los mecanismos o procesos clave que son detectables y modificables para favorecer o impedir su emergencia en ambientes propensos al fuego.

7. Caracterizar el nicho regenerativo de especies autóctonas en relación con fuego como paso previo a la identificación de especies barrera (EB) de especies exóticas invasoras.

8. Proponer medidas de gestión encaminadas a favorecer la colonización de las áreas quemadas con especies autóctonas y a prevenir o reducir la colonización por especies exóticas invasoras.

Diagrama conceptual de la tesis doctoral



3. METODOLOGÍA

3.1. ESPECIES ESTUDIADAS

Las especies estudiadas en esta tesis son 7, todas pueden llegar a ser empleadas como especies potencialmente productoras de biomasa, además algunas de estas especies son exóticas invasoras y pueden llegar a desplazar especies autóctonas constituyendo un problema grave para la salud de los ecosistemas y para la economía de las poblaciones rurales dependientes de la economía forestal.

- *P. lophantha*: es una especie arbórea leguminosa nativa de áreas costeras del SW de Australia (Adair, 2008) que ha invadido otras áreas en Australia y otras regiones y países en todo el mundo como Nueva Zelanda, Indonesia, Sudáfrica, Bolivia, Chile, Colombia, Estados Unidos, Portugal, Francia, Italia y España, según los datos del Global Biodiversity Information Facility, (2021).
- *P. pinaster*: es una conífera del Mediterráneo occidental, que alcanza las costas atlánticas de Portugal, España y Francia con una distribución que supera los 4 millones de ha en amplios rangos de elevación, clima y suelo, y que, como resultado de ello, presenta una notable variación genética (Alia y Moro, 1996; Gil, 1991).
- *S. atrocinerea*: es un árbol de rápido crecimiento que se encuentra en suroeste, centro y norte de Europa y norte de África. Se encuentra en suelos de ambientes ribereños o suelos permanentemente húmedos, nitrificados o no, preferiblemente pobres en iones básicos. La altitud máxima que puede alcanzar es de 2000 metros (USDA, 2014).
- *C. scoparius*: es un arbusto de larga vida originario de Europa occidental y central (González-Andrés, 1995). Pionera y ubicua, crece en páramos, matorrales y sotobosques, desde

llanuras hasta 1700 m de altitud. Se ha introducido ampliamente como planta ornamental y ahora se puede encontrar naturalizada en áreas templadas del este y oeste de Estados Unidos, Canadá, Hawai, Chile y Argentina, el este de Nueva Zelanda, el sureste de Australia, India, Irán, Japón y Cabo Oeste (Sudáfrica) (Memmott et al., 1993; Parsons y Cuthbertson, 2001).

- *R. pseudoacacia*: es una especie arbórea de rápido crecimiento nativa del centro y este de los Estados Unidos (Kolbe et al., 2004). Introducido originalmente como un árbol ornamental de jardín y paisaje, ha sido plantado ampliamente y ahora está bien establecido en las partes del sur de las Islas Británicas y Europa Occidental (Cierjacks et al., 2013; Clement y Foster, 1994), siendo una de las tres especies exóticas más ampliamente distribuidas en Europa (Lambdon et al., 2008).
- *A. dealbata*: especie arbórea originaria de Australia (May y Attiwill, 2003). Se introdujo en Europa alrededor de 1800 utilizada como planta ornamental en el sur de Europa, actualmente está naturalizada en el suroeste de Europa (Lorenzo et al., 2010; Sheppard et al., 2006). Es una especie ampliamente extendida en Portugal (Domingues De Almeida y Freitas, 2006) y en el noroeste de España, que amenaza la flora autóctona y está convirtiéndose en un grave problema ambiental (Carballeira y Reigosa, 1999). En Francia e Italia, domina el litoral Mediterráneo (Sheppard et al., 2006).
- *A. altissima*: especie exótica de rápido crecimiento, nativa de China y el norte de Vietnam e introducida en Europa en 1750. Está naturalizada en todas las zonas templadas y meridionales del mundo (Kowarik y Säumel, 2007). Es una especie que invade la vegetación natural sólo si se produce alguna forma de perturbación que le proporciona sitios seguros para establecerse (Kowarik, 1995).

3.2. ÁREA DE MUESTREO

Se seleccionaron diferentes áreas de muestreo en la región costera Atlántica del suroeste de Europa para llevar a cabo los diversos estudios de campo descritos en la presente memoria de tesis doctoral (Figura 1). El estudio de las especies de *P. lophantha*, *C. scoparius* y *S. atrocinerea* se desarrolló en el Monte Pindo (Pindo, A Coruña, España, UTM 29T 490710 4748473, ETRS89). Por otra parte, el estudio de *P. pinaster* se realizó en una zona cercana a la anterior, en la localidad de Baio (A Coruña, España, UTM 29T 503600 4779811, ETRS89). Las semillas de *A. dealbata* y *A. altissima* fueron recogidas en Ourense y las semillas de *R. pseudoacacia* fueron compradas a un vivero.

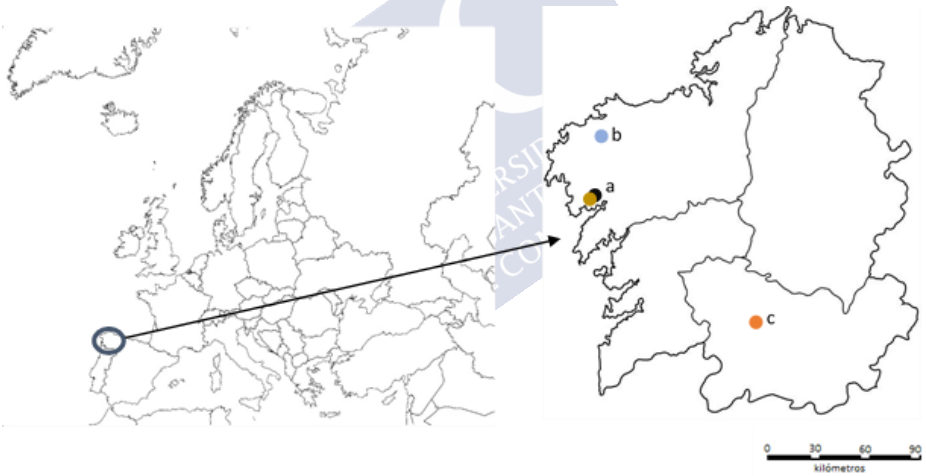


Figura 1. Mapa de Europa con la situación de la comunidad de Galicia donde se ubican las tres áreas de muestreo: (a) Monte Pindo, donde el circulo marrón es la zona afectada por el incendio y el circulo negro la zona control, (b) Baio (circulo azul) y (c) Ourense (circulo naranja).

Las zonas de trabajo tienen condiciones climáticas típicas de clima atlántico. La especie forestal nativa dominante es *P. pinaster* con vegetación de matorral de *U. europaeus*, *C. scoparius*, *Halimium. lasianthum* (Lam.) Spach y en zonas húmedas, la especie que destaca es *S. atrocinerea*. También están presentes en estas zonas especies no

nativas, como pueden ser *E. globulus*, A. *dealbata*, *Acacia melanoxylon* R. Br., *P. lophantha* o *R. pseudoacacia*.

Los suelos de estas dos zonas son de tipo granítico, habiendo también gneis y esquistos. Los suelos son ácidos (pH<5). La temperatura media anual es 12.5ºC y la precipitación media anual 1470 mm, no habiendo un período de sequía en verano (Figura 2).

El LIC Monte Pindo experimentó un gran incendio en septiembre de 2013 que quemó 2240 ha de zonas arboladas y monte raso, dejando varios grados de severidad. Por otra parte, en Baio, parte de la zona de pinar escogida sufrió un incendio en 2006 y la otra parte presentaba una masa de pinos con una edad mayor de 70 años.

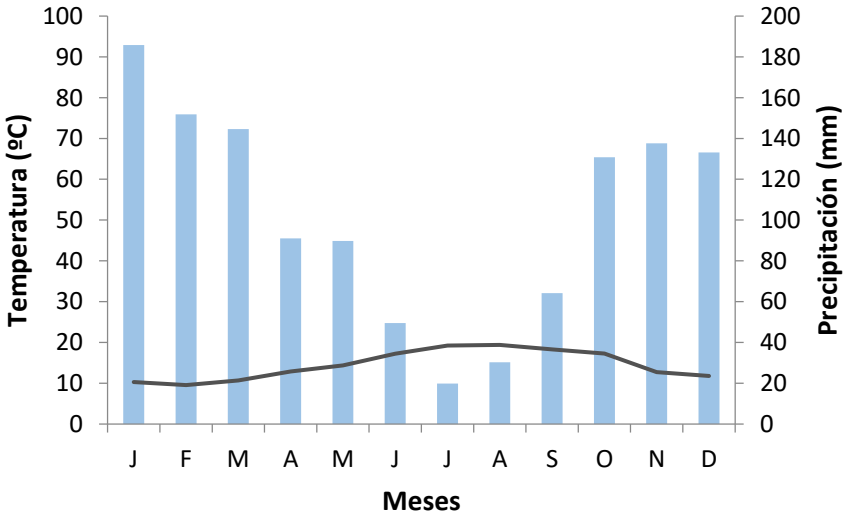


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de las áreas estudiadas en la provincia de Coruña (Monte Pindo y Baio)

3.4. GERMINACIÓN

Para realizar la germinación de las especies estudiadas se recogieron las semillas en distintas épocas del año, según el período de maduración de sus semillas (Tabla 1).

Tabla 1. Época del año y lugar de recogida de las especies estudiadas en esta tesis doctoral.

Especie	Lugar de recogida	Época de recogida
P. pinaster	Baio	Mayo/Julio 2015
S. atrocinerea	Monte Pindo	Mayo 2015
C. scoparius	Monte Pindo	Julio 2015
P. lophantha	Monte Pindo	Julio 2015
A. altissima	Ourense	Octubre 2018
A. dealbata	Ourense	Julio 2011
R. pseudoacacia	Valle del Ebro	2009/2010

Una vez recogidas las semillas, se estudió la viabilidad de las semillas a través de la prueba de Tetrazolio (Imagen 11), en la que se utiliza una solución de sal de cloruro 2,3,3-trifenil tetrazolio (incolora) como indicador de los procesos de reducción que ocurren en las células vivas. Para llevarlo a cabo, se realizó la escarificación de las semillas con cubiertas duras para que el líquido pueda penetrar más rápido en las células. Esta solución es embebida por las semillas, en ellas los tejidos vivos mediante procesos de oxidación-reducción convierten en los procesos de respiración esta sal en un compuesto denominado Formazan (de color rojo) que permite distinguir visualmente las partes vivas y muertas de una semilla (Ruiz, 2005).



Imagen 11: Prueba de tetrazolio en semillas de *P. lophantha*.

Para determinar el rol de los factores del fuego y como afecta a la germinación, se estudiaron diferentes niveles de calor, humo, ceniza y carbón (Arán et al., 2013; Reyes et al., 2015a, Cruz et al. 2017). Los diferentes tratamientos aplicados a las diferentes especies se especifican en la Tabla 2.

Los tratamientos de humo se realizaron con el aplicador Humo 2000 (Casal et al., 2001) (Imagen 12) con base en la metodología propuesta por De Lange y Boucher (1990). El dispositivo consta de un generador de humo, un tubo de refrigeración y una cámara de 2.5 m^3 que actúa como receptor de humo. Este sistema se utilizó para que el humo penetre en la cámara sin estar caliente, de manera que se pueda aislar perfectamente el efecto del humo (Reyes y Trabaud, 2009). En el momento que se alcanzó las condiciones de saturación, las semillas se colocaron durante 5, 10 y 15 minutos (Rivas et al., 2006).



Imagen 12: Aplicador de humo "Fume 2000".

Se aplicaron dos tratamientos de carbón, por un lado, carbón de *U. europaeus*, que es la especie arbustiva más abundante en el sotobosque de los ecosistemas forestales del noroeste de España

(Puentes et al., 2016; Reyes et al., 2000) y, por otro lado, el carbón de las distintas especies estudiadas aplicadas a las semillas de sus respectivas plantas. Las semillas se incubaron en placas Petri sobre 0,26 g (411 kg/ha) de carbón vegetal de la especie correspondiente. Esta cantidad equivale al carbón vegetal medido por (Ohlson y Tryterud, 2000) después de incendios experimentales producidos en los bosques boreales de Escandinavia, además de ser la dosis utilizada en otros estudios (Cruz et al., 2019, 2017; Reyes et al., 2015b). Los tratamientos de ceniza aplicados fueron:

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

Estas cantidades corresponden a múltiplos de la cantidad recolectada por Soto et al., (1997) después de una quema controlada realizada en un matorral atlántico del suroeste de Europa. La ceniza se obtuvo de la combustión total y el carbón vegetal de la combustión parcial (~20 min) de material seco (principalmente ramas y hojas) de *U. europaeus*, P. *pinaster, P. lophantha, S. atrocinerea* y *C. scoparius*. La ceniza se separó del carbón y otras fracciones con un tamiz de malla de 0,4 mm y el carbón del resto del material carbonizado con un tamiz de malla de 2,1 mm. Luego se colocaron cenizas y carbón vegetal en las respectivas placas y se sembraron las semillas en la parte superior.

Se utilizó una estufa de desecación de aire forzado (IDL-FI-120) (Imagen 13) para aplicar los choques térmicos a las semillas. Las temperaturas probadas fueron 80ºC, 110ºC, 150ºC y 200ºC y los tiempos de exposición fueron de 5 y 10 min. Las temperaturas y los tiempos de exposición corresponden a los registrados a diferentes profundidades del suelo durante los incendios forestales y las quemas experimentales realizadas por Auld y O'Connell (1991); Bradstock y Auld (1995) en ecosistemas mediterráneos del sudeste de Australia,

por Dunn y DeBano (1977) en chaparrales de California, por Trabaud (1979) en garrigas francesas y Díaz-Fierros et al., (1990) en matorrales del noroeste de España.



Imagen 13: Estufa de desecación de aire forzado.

Por último, en *C. scoparius* se probaron efectos combinados de los factores del fuego. Seleccionamos los tratamientos que más estimularon la germinación y realizamos los siguientes tratamientos combinados:

- SCAH: Humo 10 min + Carbón *C. scoparius* + Ceniza 1 + 80ºC-10 min
- SH: Humo 10 min + 80ºC-10 min
- CA: Carbón *C. scoparius* + Ceniza 1

Inmediatamente después de la aplicación de cada tratamiento, cada placa Petri se rego con 5 mL de agua destilada y luego con la cantidad de agua necesaria para permitir la germinación de las semillas a lo largo del tiempo. Las semillas se incubaron en una cámara de germinación Fitotron (Climas AGP890) (Imagen 14), con un fotoperiodo de incubación de 16 h de luz a 24ºC y de 8 h de oscuridad a 16ºC (Reyes et al., 2015a; Rivas et al., 2006); para simular el

termoperíodo propio del noroeste de la Península Ibérica durante el verano. Siguiendo a García-Duro et al., (2019); Riveiro et al., (2020) la germinación se controló tres veces por semana hasta que finalizó la germinación (varios días sin semillas germinadas en ambos tratamientos).



Imagen 14: Cámara de germinación Fitotrón.

Con los datos de viabilidad de las semillas se calculó el porcentaje de viabilidad y con los datos de germinación: el porcentaje de germinación (%), la tasa de germinación media o T_{50} (promedio del tiempo que se tarda en producir el 50% de la germinación total) y la distribución temporal de la germinación.

Tabla 2. Tratamientos de fuego aplicados a las especies estudiadas en la tesis doctoral

	P. pinaster	*C. scoparius*	*S. atrocinerea*	*P. lophantha*	*A. altissima*	*A. dealbata*	*R. pseudoacacia*
Viabilidad	x	x	x	x			
Control	x	x	x	x	x	x	x
80ºC – 5 min	x	x	x	x	x	x	x
80ºC – 10 min	x	x	x	x	x	x	x
110ºC – 5 min	x	x	x	x	x	x	x
110ºC – 10 min	x	x	x	x	x	x	x
150ºC – 5 min	x	x	x	x	x	x	x
150ºC – 10 min	x	x	x	x	x	x	x
200ºC – 5 min	x	x	x	x			
200ºC – 10 min	x	x	x	x			
Humo 5 min	x	x	x	x	x	x	x
Humo 10 min	x	x	x	x	x	x	x
Humo 15 min	x	x	x	x	x	x	x
Ceniza 1	x	x	x	x	x	x	
Ceniza 2	x	x	x	x	x	x	x
Ceniza 3	x	x	x	x	x	x	
Ceniza 4	x	x	x	x			
Ceniza 5	x	x	x	x			
Carbón *Ulex*	x	x	x	x	x	x	x
Carbón *Paraserianthes*				x			
Carbón *Pinus*	x						
Carbón *Cytisus*		x					
Carbón *Salix*			x				
SCAH		x					
SH		x					
CA		x					

3.5. SEROTINIDAD DE *PINUS PINASTER*

Siguiendo a Willan (1985) los conos de *P. pinaster* se recolectaron directamente de árboles madre de rodales con diferentes edades: el primer grupo de conos se obtuvo de un rodal viejo de 70 años o más del que se recogieron conos en 15 árboles adultos (aproximadamente 10 conos por árbol) reclutados después de una tala, mientras que el otro grupo se recogió en un rodal joven reclutado tras un incendio forestal ocurrido en 2006, 9 años atrás. Se obtuvieron conos de 11 árboles jóvenes (aproximadamente 5 conos por árbol). La edad de los árboles fue comunicada por los propietarios de ambos rodales. En total se recolectaron 133 conos en el rodal de árboles viejos y 52 conos en el rodal de árboles jóvenes. En ambos rodales se establecieron dos grupos de conos, conos serótinos y no serótinos según los criterios descritos por Tapias et al., (2001). El color de los conos serótinos era marrón brillante en los árboles de ambas edades, por lo que se asumió que la edad de los conos en el dosel era similar. Todos los conos extraídos de los árboles jóvenes eran conos serótinos.

Se midieron la longitud de los conos, y el número y peso de semillas en cada cono. Los conos no serótinos liberaron sus semillas sin influencia de agentes externos a temperatura ambiente, mientras que los conos serótinos, fueron expuestos a temperaturas entre 45-75ºC en un horno de aire forzado para que se liberaran sus semillas (Imagen 15). El tiempo de exposición a los choques térmicos se determinó en función del tiempo que fue necesario para que se produjese la apertura de los conos. Cada choque térmico realizado a los conos serótinos de ambas edades tuvo su respectivo control.



Imagen 15: Conos serótinos de *P. pinaster* calentados en estufa.

3.6. REGENERACIÓN POST-FUEGO

Se seleccionaron zonas de severidad alta y baja en el área de estudio del Monte Pindo siguiendo un diseño aleatorio estratificado. Calvo et al., (2018) realizaron un mapa de severidad del último incendio utilizando el dNBR (Differenced normalized burn ratio) (Key, 2006), que es el índice espectral de severidad calculado a partir de la diferencia entre el NBR previo al fuego y el NBR después de fuego (Fernández-García et al., 2018b). La fuente de datos utilizada para calcular este índice fueron imágenes de Landsat 8 del 30 de agosto de 2013 y el 15 de septiembre de 2013. Las imágenes Landsat, que tienen una resolución espacial de 30 x 30 m, se corrigieron atmosféricamente utilizando el algoritmo FLAASH (The Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercubes) y corregido topográficamente con la corrección C, obteniendo la reflectancia de la superficie terrestre de

cada banda (ver en Fernández-García et al., 2018b, 2018a). Tras estas correcciones, el dNBR se calculó de la siguiente manera:

$$NBR = (\rho 5 - \rho 7) / (\rho 5 + \rho 7)$$

$$dNBR = (NBRpre - NBRpost) - offset$$

NBR es el índice de relación de quemado normalizado; ρ5, la reflectancia de la superficie terrestre de Landsat 8 banda 5 (infrarrojo cercano); ρ7, la reflectancia de la superficie terrestre de Landsat 8 banda 7 (infrarrojo de onda corta 2); dNBR, la diferencia normalizada de quemado con valores que van desde -2 a 2; offset, el valor promedio de dNBR de píxeles en áreas homogéneas sin quemar.

El área quemada se clasificó en categorías de severidad baja y alta utilizando el valor dNBR de 0.55 como umbral (Fernández-García et al., 2019a, 2018a). Distribuimos las parcelas de campo proporcionalmente a cada categoría de severidad, estableciendo un mínimo de cinco parcelas en cada nivel de severidad.

Se ubicaron 40 parcelas de 30x30 m al azar en comunidades de ambas especies, 10 en zonas de severidad alta y 10 en zonas de severidad baja. Además, se estudiaron 10 parcelas control (al menos 15 años sin quemar), 5 con presencia de *C. scoparius* y 5 con presencia de *S. atrocinerea*. Las parcelas quemadas y no quemadas estaban separadas entre ellas entre 0.9 y 6.5 km. En cada parcela, se delimitaron tres subparcelas de 2x2 m. Las subparcelas se dividieron en cuatro unidades de muestreo de 1x1 m (Figura 3). Consideramos comunidades de *C. scoparius* (Imagen 16) o de *S. atrocinerea* (Imagen 17) siempre que la especie dominante estuviera presente en las 12 unidades de muestreo de 1x1 m.



Imagen 16: Parcela de *C. scoparius* 2 años después del incendio en el Monte Pindo.

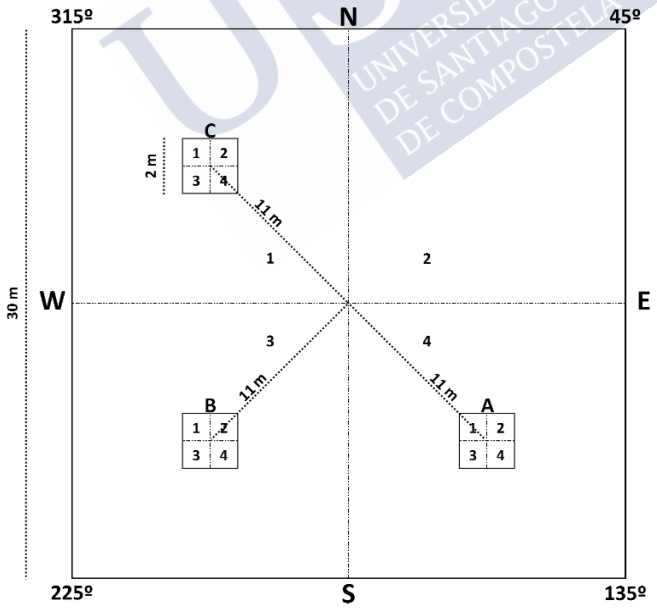


Figura 3. Esquema de la parcela de 30x30 m, las 4 subparcelas de 2x2 m y las 3 unidades de 1x1 m.

Dentro de cada unidad de muestreo, se tomaron las siguientes medidas mediante estimaciones visuales:

- La cobertura vertical, es decir, el porcentaje de cobertura vegetal presente en diferentes capas ubicadas verticalmente desde el suelo hacia arriba, en tres estratos verticales (0-1 m, 1-4 m, >4 m).
- El porcentaje de cobertura horizontal de especies herbáceas y leñosas.
- La altura media de la comunidad.



Imagen 17: Parcela de *S. atrocinerea* 2 años después del incendio en el Monte Pindo.

Para determinar la altura de la comunidad se tomó una medida en cada unidad de muestreo de 1x1 m, obteniendo 12 datos de altura por parcela. La cobertura horizontal y la altura de la comunidad son buenos indicadores de la velocidad de recuperación de la vegetación. La cobertura vertical sirve para saber si se ha recuperado la

arquitectura de la vegetación y la cobertura horizontal para identificar la recuperación de las especies y a qué ritmo lo hace cada una. Por estas razones, recopilamos las tres medidas. La cobertura vegetal y la altura se midieron durante los veranos de 2015, 2016 y 2017.

3.7. MODELIZACIÓN DE LA EXPANSIÓN DE *PARASERIANTHES LOPHANTHA*

3.7.1. Muestreo de campo

Para modelizar la expansión de *P. lophantha* bajo diferentes recurrencias de fuego a través de un modelo de invasión espacialmente explícito e identificar algunos de los ambientes más propensos a la invasión.



Imagen 18: Expansión de *P. lophantha* 3 años después del incendio de 2013 en el Monte Pindo.

Se identificaron 20 rodales de la especie en el LIC Monte Pindo (Imagen 18) y se tomaron datos visualmente de la cobertura de copas antes y después del incendio. Se estimaron las dimensiones de las plantas antes del incendio y su cobertura infiriendo la proyección de la corona anterior al incendio a partir de los esqueletos de los individuos de *P. lophantha* que persistieron tras el incendio. Se posicionaron los polígonos correspondientes a superficie cubierta por estos rodales en GPS y en aquellas zonas donde se alcanzó cobertura alta, las plantas fueron clasificadas en tres grupos, según su posición dentro del rodal (centro del rodal, borde del rodal y aislado) (Imagen 19).

El área de estudio, 2240 ha, se dividió en sectores 2.5 años después del incendio de 2013 en relación con las estructuras construidas, las carreteras y las características naturales del paisaje. Los rodales de *P. lophantha* de cobertura alta dentro de cada sector se perimetraron y se posicionaron con un GPS submétrico y sus características se post-procesaron.

Junto con los datos de cobertura de *P. lophantha* de cada sector, utilizamos el Sistema de Información sobre Ocupación de Tierras de España (SIOSE) para determinar la abundancia relativa y la tasa de propagación de *P. lophantha* en diferentes clases de cobertura terrestre e identificar los principales ambientes amenazados por la expansión de *P. lophantha*. Las categorías de cobertura en el sistema SIOSE se clasificaron en cinco grupos: artificial (poblaciones e infraestructuras), tierras agrícolas (cultivos y pastos), zonas boscosas (bosques y plantaciones), matorrales y sistemas naturales de baja cobertura (áreas rocosas, zonas de suelo desnudo, litorales arenosos, mantos de agua, etc).

Además, se buscaron los ambientes donde las plántulas de *P. lophantha* crecieron vigorosamente y alcanzaron una cobertura alta para recopilar información sobre la estructura de las plantas. Se seleccionó una parcela ambientalmente homogénea de unos 150 m de ancho y 200 m de largo y las plantas se clasificaron en tres grupos según su ubicación. Se midieron los diámetros máximo y mínimo de la proyección de las copas en más de 50 plantas elegidas al azar emergidas 2.5 años y 4 años después de incendio.

3.7.2. El modelo: parametrización

Se desarrolló un modelo estocástico para reproducir la propagación de *P. lophantha* después de un incendio mediante procesos de puntos espaciales. Nuestro modelo es similar al modelo sugerido por (Mouillot et al., 2000) para simular la distribución espacial de especies basada en reglas de agregación-repulsión.

El modelo tomó los polígonos post-procesados y las estimaciones de cobertura de *P. lophantha* registrados dentro de la misma área donde se midieron las copas de las plantas 2.5 años después del incendio. También tomó la función de densidad de probabilidad del área proyectada de las copas de las plantas medidas. La cobertura de *P. lophantha* dentro de cada polígono y una muestra aleatoria de la distribución de las áreas de la copa determinaron el número de plantas dentro de cada polígono en el modelo espacial.



Imagen 19: Toma de medidas de los polígonos de *P. lophantha* con GPS.

Las plantas anteriores a 2013 se generaron a partir del centro de los polígonos con plantas quemadas. Las cohortes posteriores fueron generadas a partir de la posición de las plantas en las cohortes anteriores. Se asumió que la distribución espacial de las plantas antes de 2013 y la distribución de nuevas cohortes con respecto a sus plantas madre seguían una de las siguientes funciones:

a) la función de la probabilidad de densidad de la distribución Gamma:

$$g(x|k,\theta) \backsim \frac{\theta^k x^{k-1} e^{-\theta x}}{\Gamma(k)} \; para\; x > 0 \; y \; k, \theta > 0 \qquad (1)$$

b) Distribuciones normales truncadas, donde se eliminaron los valores negativos de las distribuciones normales, de modo que,

$$\psi(x|\mu,\sigma^2,0) = \begin{cases} 0 & , \; si \leq 0 \\ \frac{\phi\,(x/\bar{\mu},\bar{\sigma}^2)}{\Phi\,(x/\bar{\mu},\bar{\sigma}^2)}, & sino. \end{cases} \qquad (2)$$

Aquí $\phi(x|\mu,\sigma^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}$ para $\mu, \sigma^2 > 0$ es la función de probabilidad de densidad de la distribución normal general, $\Phi(.)$ es la función de distribución acumulativa y los parámetros $\bar{\mu}$ y $\bar{\sigma}^2$ son la media y la varianza de la función de densidad de probabilidad normal general parental; $\bar{\mu} = 0$.

c) Distribuciones combinadas normales uniformes y truncadas

$$u(x|z,\mu,\sigma^2) \backsim \begin{cases} \frac{p}{z} & , \; x < z \\ \frac{\phi\left(\frac{x}{\bar{\mu},\bar{\sigma}^2}\right)}{\Phi\left(\frac{x}{\bar{\mu},\bar{\sigma}^2}\right)}(1-p), & sino. \end{cases} \qquad (3)$$

para $x > 0, z > 0$ y $\mu, \sigma^2 > 0$, siendo p el parámetro de ponderación

que hace que la probabilidad general sea igual a 1.

d) T y distribuciones combinadas exponenciales negativas para la dispersión de semillas y los efectos dependientes de la densidad, respectivamente (Beckman et al., 2012),

$$v(x|\alpha,\beta,\gamma) \sim \frac{1}{\pi e^{\alpha}\left(1+\frac{x^2}{e^{\alpha}}\right)^2} - \beta\frac{2}{\pi\beta^2}e^{-2\frac{x}{\gamma}} \quad (4)$$

Para $x > 0$ y $\alpha, \beta, \gamma > 0$

Una vez establecido el protocolo, se realizó un número mínimo de 250 simulaciones con parametrización aleatoria para cada distribución con el fin de poder reproducir la asignación de plantas al área de interés 2.5 años después de incendio. Toda el área de estudio se dividió en polígonos de Voronoi y, en las simulaciones, el área proyectada de cada planta se tomó al azar de acuerdo con el espacio disponible para cada planta. Finalmente, en cada simulación se calculó la RSME de la cobertura de *P. lophantha* con respecto a la cobertura medida en campo y se ajustó a una curva o superficie a través de mínimos cuadrados no lineales para cada distribución espacial, con el fin de seleccionar la distribución y los parámetros con menor desviación de los datos de campo.

3.7.3. Reglas para nuevas simulaciones y pronósticos

Una vez que se identificaron la distribución y los parámetros que mejor se ajustan a los datos de campo, se ejecutaron 50 simulaciones para reproducir la recurrencia de 4 incendios consecutivos en la misma área: las superficies quemadas en los incendios de 2005 y 2013, más otros dos incendios adicionales. Las condiciones para las simulaciones adicionales fueron las mismas que las indicadas en el apartado anterior para la parametrización del modelo. Sin embargo, dado que el número total de descendientes potenciales siguió una progresión geométrica, se supuso que los efectos dependientes de la densidad eran fuertes en los incendios posteriores a 2013 y se

introdujo aparte del modelo una corrección externa en las simulaciones para reproducir la mortalidad posterior al reclutamiento: se eliminaron un número de descendientes en los incendios posteriores a 2013 para cumplir con la distribución de las áreas de copa a los 2.5 y 4 años después del incendio. Después de asignar nuevas áreas a las plantas restantes y de calcular su espacio disponible a través de polígonos de Voronoi, la distribución de las áreas de copa de las plantas simuladas se comparó con la distribución teórica. Las plantas retiradas se descartaron definitivamente siempre que la nueva distribución se ajustase mejor a la distribución teórica. Este proceso iterativo se detuvo después de varias iteraciones sin mejorar el ajuste de la distribución anterior.

Una vez que se ejecutaron todas las simulaciones y se calculó la cobertura en cada simulación a los 0, 2.5 y 4 años tras el incendio, la tendencia de la cobertura de *P. lophantha* después del incendio se ajustó a una función exponencial biparamétrica. Las diferencias en la cobertura entre incendios se compararon utilizando modelos mixtos no lineales.

3.8. ESPECIES BARRERA

Para identificar potenciales especies barrera de EEI se llevó a cabo una extensa revisión bibliográfica de trabajos publicados sobre el nicho regenerativo de 47 especies de arbustos altos y árboles representativos y nativos de Europa, que viven en entornos propensos a incendios forestales.



Imagen 20: Competencia por el nicho regenerativo después de incendio entre *P. lophantha* y *S. atrocinerea*.

El nicho regenerativo se caracterizó a través del análisis de los datos de porcentaje de germinación, de T_{50} y del patrón temporal de la germinación (días totales que tardan las semillas en germinar). Junto a los datos antes mencionados, también se recopilaron los factores de fuego que pudieran estimular la germinación de estas especies con respecto al control y se registraron sus valores. Estos datos fueron tabulados y comparados con los datos de las especies exóticas invasoras estudiadas.

Además, se buscó información de estas potenciales especies barrera sobre su altura promedio en la edad adulta y la altura promedio de las plántulas o brotes basales después de una perturbación (fuego o corta). Ambas alturas, tanto de individuos adultos como jóvenes, se compararon con la altura de los mismos de las EEI estudiadas para determinar que especies nativas podrían competir eficazmente por la luz con las plantas invasoras. Suponemos que las especies son capaces de tomar ventaja en la captación de la luz solar también son competidoras fuertes en otros recursos como el agua o los nutrientes.

3.9. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

3.9.1. Germinación

Los análisis estadísticos realizados fueron semejantes en todas las especies estudiadas, con pequeñas variaciones (Tabla 3). Por una parte, los datos de porcentaje de germinación fueron transformados en 6 especies para cumplir las asunciones del análisis de varianza (*P. pinaster*, *C. scoparius*, *S. atrocinerea*, *A. altissima*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*). En las tres últimas especies, se realizó una transformación común para los datos de germinación que fue el arcseno (Scott et al., 1984) mientras que, en *P. lophantha*, se utilizaron los datos sin transformar. Por otra parte, los datos de T_{50} de 5 especies (*C. scoparius*, *S. atrocinerea*, *A. altissima*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*), al no seguir una distribución normal, fueron transformados con la raíz cuadrada y *P. lophantha* no necesitó transformación en estos datos.

En primer lugar, en *P. pinaster* se testaron diferencias entre la germinación de los cuatro controles: semillas de conos no serótinos de árboles viejos (control 1), semillas de conos no serótinos de árboles viejos que se calentaron a 45ºC durante 18 h (control 2), semillas de conos serótinos de árboles viejos (control 3) y las semillas de conos serótinos de árboles jóvenes (control 4), mediante ANOVA de una vía. Además, se realizaron ANOVAs bidireccionales para detectar

posibles diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre los tratamientos, tomando como factores la severidad del fuego y la edad de la planta madre. La prueba de Duncan se utilizó para comprobar diferencias significativas entre tratamientos.

En segundo lugar, se utilizó el modelo lineal general (GLM) totalmente factorial con un nivel de significación del 0.05 en *C. scoparius*, *S. atrocinerea*, *A. altissima*, *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* para probar los efectos de la severidad del fuego y de la edad de la planta madre sobre el porcentaje de germinación y sobre el T_{50}. Los tratamientos con menos de tres valores de T_{50} se eliminaron del análisis. Se utilizaron pruebas de Tukey para las comparaciones a posteriori.

Por último, en *P. lophantha*, las diferencias en el porcentaje de germinación y la viabilidad entre los tratamientos control y los tratamientos con fuego se probaron utilizando modelos lineales generalizados (GLMs) con distribución binomial. Los datos de T_{50} se analizaron mediante modelos lineales generalizados (GLMs) con distribución de Poisson. Los contrastes de Tukey se utilizaron como pruebas post hoc para múltiples comparaciones de medias. Se utilizaron los paquetes arm (Gelman y Su, 2016) y multcomp (Hothorn et al., 2008).

Tabla 3. Análisis estadístico realizado a las especies estudiadas.

	% Germinación (Transformación)	T_{50} (Transformación)	Estadística (% germinación)	Estadística (T_{50})	Post-hoc
P. pinaster	$X^{2/3}$	-	ANOVA bidireccionales	-	Duncan
C. scoparius	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada	GLMs factorial	GLMs factorial	Tukey
S. atrocinerea	Raíz cuadrada	Raíz cuadrada	GLMs factorial	GLMs factorial	Tukey
P. lophantha			GLMs distribución Binomial	GLMs distribución Poisson	Tukey
A. altissima	Arcseno	Raíz cuadrada	GLMs factorial	GLMs factorial	Tukey
A. dealbata	Arcseno	Raíz cuadrada	GLMs factorial	GLMs factorial	Tukey
R. pseudoacacia	Arcseno	Raíz cuadrada	GLMs factorial	GLMs factorial	Tukey

3.9.2. Serotinidad

Las diferencias en la proporción de conos serótinos y conos no serótinos entre las edades de las plantas madre se analizaron mediante la prueba de la $\chi 2$. Las diferencias en la longitud de los conos y el peso de las semillas se probaron utilizando ANOVAs de una vía entre:

- Conos serótinos y conos no serótinos.
- Árboles jóvenes y árboles viejos

Sin embargo, debido al diseño factorial desequilibrado, las diferencias en la serotinidad fueron testadas para cada nivel de edad y viceversa. Además, se aplicó un modelo de regresión escalonada basado en la selección de variables hacia atrás y hacia adelante para estimar la liberación de semillas de los conos serótinos de los árboles jóvenes y viejos a temperaturas crecientes. La significancia de cada coeficiente en el modelo fue probada adicionalmente mediante procedimientos de ANOVA. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC-Akaike, 1974) para evaluar la precisión del modelo en la predicción de los valores de liberación de semillas. Sea K el número de parámetros en el modelo y $\hat{L}$ el valor máximo de la función de verosimilitud para el modelo. Entonces, el valor AIC del modelo siguiente (Akaike, 1974-ecuación 1):

$$AIC=2\ k-2\ln(\hat{L}) \qquad (1)$$

3.9.3. Regeneración post-fuego

Se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos para evaluar los efectos de la severidad y los años después de incendio sobre la regeneración posterior al incendio con un nivel de significación del 0.05. Se llevaron a cabo análisis independientes para *C. scoparius* y *S. atrocinerea* en un análisis completamente factorial con los factores fijos Severidad y Año. Los efectos aleatorios de la unidad de muestreo y la subparcela, posteriormente anidado dentro de la variable aleatoria parcela, se agregaron para tener en cuenta las relaciones espaciales en los datos de campo. Las parcelas control también se incluyeron en el

análisis como no quemadas. Se utilizó el método LSD (diferencia mínima significativa) como prueba post-hoc.

3.9.4. Modelización de *P. lophantha*

Los algoritmos y las estadísticas se desarrollaron en el entorno R. Se utilizaron los paquetes maptools (Bivand y Lewin-Koh, 2016), rgeos (Bivand y Rundel, 2016), rgdal (Bivand et al., 2016), raster (Hijmans, 2016), nlme (Pinheiro et al., 2018) y deldir (Turner, 2016) para la gestión de características espaciales y estadísticas de polígonos en R. Los polígonos de *P. lophantha* fueron post procesados con el software MobileMapper Office 4.7 y datos de la Red Geodésica Nacional Española de Estaciones Permanentes de Referencia GNSS (2016).

El software utilizado para realizar todos los análisis a las especies fue SPSS ver. 24 (IBM, Armonk, NY, EE.UU.) y R. ver. 3.2.1 (R Core Team 2015).

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. CAPÍTULO 1: PAPEL DE LA SEROTINIDAD EN LA GERMINACIÓN DE *PINUS PINASTER* AITON Y SU RELACIÓN CON LA EDAD DE LA PLANTA MADRE Y LA SEVERIDAD DEL FUEGO

Este capítulo reproduce contenidos del siguiente artículo:

Role of serotiny on *Pinus pinaster* Aiton germination and its relation to mother plant age and fire severity

Cruz, O; García-Duro, J; Casal, M; Reyes, O. iForest: Biogeosciences and Forestry (2019), 12: 491-497

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

4.1.1. Serotinidad

P. pinaster es una especie germinadora obligada de la cuenca Mediterránea que desarrolla un banco de semillas aéreo a través de la serotinidad de los conos (Tapias et al., 2004). Los 52 conos del rodal de árboles jóvenes se clasificaron como conos serótinos (serotinidad total según Tapias et al., 2001), mientras que los conos no serótinos (baja serotinidad según Tapias et al., 2001) fueron más numerosos que los conos serótinos (73 vs 60) en el rodal de árboles viejos (Figura 4a). La prueba $\chi 2$ reveló diferencias altamente significativas ($p < 0.001$) entre las edades de la planta madre. La edad de la planta madre afecta al nivel de serotinidad de los conos dentro de la misma población de *P. pinaster*. Esto concuerda con los resultados encontrados por Hernández-Serrano et al., (2013) en poblaciones mediterráneas de *P. pinaster* y por Martin-Sanz et al., (2016) en *Pinus halepensis* Mill. El hecho de que los conos de las plantas madre jóvenes de este estudio sean todos serótinos puede atribuirse a una fuerte selección de este rasgo hereditario inducido por el fuego. Madrigal et al., (2019) también encontró diferencias en otros rasgos de adaptación al fuego de *Pinus pinea* L. entre los sitios de estudio, sugiriendo posibles diferencias genéticas inducidas por incendios forestales en el pasado. Es probable que la gran mayoría de las semillas dispersadas después del incendio de 2006 fueran de conos serótinos, mientras que las semillas liberadas por los conos no serótinos quedarían en el suelo del bosque y no sobrevivieron al incendio.

Por tanto, nuestros resultados son consistentes con la hipótesis de que podría haber tenido lugar una fuerte selección en contra los conos no serótinos en la población estudiada, lo que llevó a la serotinidad total observada en el rodal joven después del incendio producido en 2006. La estrategia de establecer un banco de semillas aéreo temprano minimiza el riesgo de inmadurez (Zedler, 1995) y asegura la regeneración posterior a incendio. En menor medida, la selección por serotinidad también podría deberse al diferente estado de desarrollo

del rodal. Así, Martín-Sanz et al., (2016) encontraron mayor nivel de serotinidad en árboles pequeños de *P. halepensis* que en los grandes, atribuyendo la menor serotinidad a la degradación física (meteorización) de los conos adultos que quedan en las copas. Espelta et al., (2011) argumentaron que los costes de mantenimiento de estas estrategias de larga duración también pueden verse afectados por la sequía.

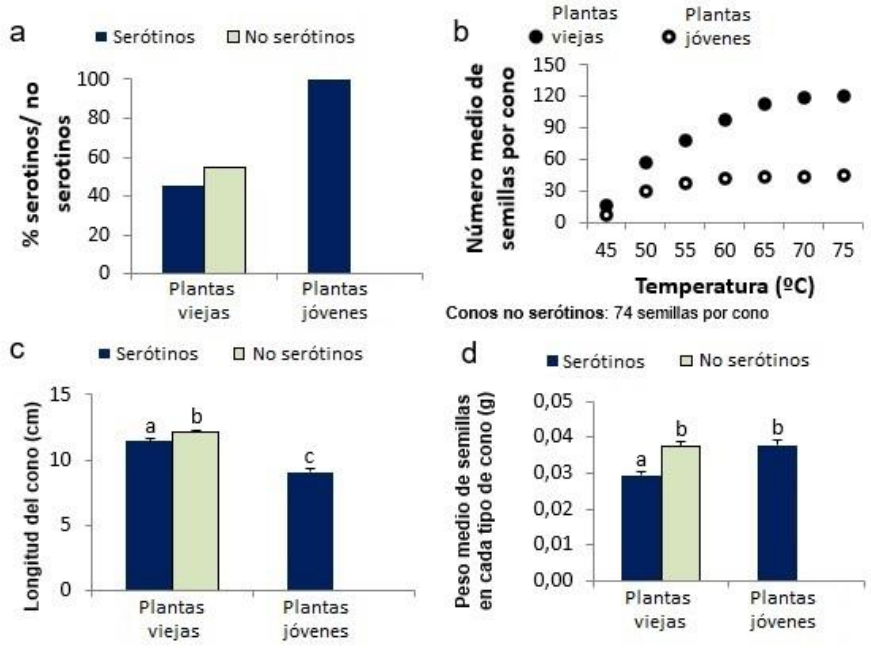


Figura 4. Medidas biométricas de conos y semillas de plantas jóvenes y viejas. a) proporción de conos serótinos y no serótinos; b) número medio de semillas liberadas espontáneamente de conos no serótinos y número medio de semillas liberadas de conos serótinos al aumentar la temperatura; c) longitud de los conos serótinos; d) peso medio de las semillas de conos serótinos y no serótinos. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las variables comparadas ($p < 0.05$)

La edad de la planta madre también jugó un papel notable en la determinación de la temperatura a la que los conos abren completamente sus escamas, pero el número de semillas liberadas

también depende del tamaño del cono y del número de semillas que contienen. Se encontraron grandes diferencias en el número de semillas liberadas de los conos serótinos de los árboles viejos en comparación con los árboles jóvenes (Figura 4b). La liberación de semillas de los conos serótinos aumentó con el incremento de las temperaturas. Las escamas de los conos serótinos de ambas edades comenzaron a abrirse liberando semillas a 45ºC, mientras que una pequeña cantidad de semillas se liberaron a temperaturas superiores a 60ºC. Se obtuvieron un total de 45 semillas por cono serótino en los árboles jóvenes. El número de semillas liberadas de los conos serótinos de los árboles viejos aumentó progresivamente a medida que la temperatura subió hasta los 70ºC, alcanzando un valor medio asintótico de 121 semillas por cono. Un número intermedio de semillas (74 semillas por cono) se liberó espontáneamente de los conos no serótinos de los árboles viejos.

El modelo cúbico para la liberación de semillas (RS) de los conos serótinos con temperaturas crecientes (ecuación 1) se ajustó bien a los datos (adj-R^2 = 0.997), revelando diferencias altamente significativas entre los árboles jóvenes y los árboles viejos. Todos los términos del modelo fueron altamente significativos ($p < 0.001$) independientemente del efecto significativo del coeficiente c ($p < 0.01$ – ecuación 1):

$$RS = aT + bT^2 + cT^3 + dR + eRT^2 + fT^3 \ (Ecuación\ 1)$$

Donde T es la temperatura en grados Celsius, R es el nivel de edad y a,…, f son los coeficientes en el modelo cúbico.

Los conos de los árboles viejos mostraron una longitud media mayor que los conos de los árboles jóvenes (12.11 vs. 9.11 cm – Figura 4c). Se detectaron diferencias significativas ($p < 0.001$) entre la longitud de los conos de árboles jóvenes y viejos, así como entre los conos no serótinos y serótinos de los árboles viejos ($p < 0.007$). Este hecho, pudo producir una liberación mayor de semillas de los conos serótinos de árboles viejos que los conos serótinos de los árboles

jóvenes. Por otro lado, pueden existir otros aspectos relacionados con la morfología del cono como son, la anatomía de las escamas de los conos, el suministro de agua a la planta, las precipitaciones y las temperaturas durante la formación de los conos, así como otros factores que podrían estar involucrados (Alfaro-Sánchez et al., 2015; Martín-Sanz et al., 2017). La longitud de los conos está relacionada con la edad de los árboles madre, es decir, los conos de los árboles viejos eran más largos que los de árboles jóvenes. En el rodal joven, los árboles eran muy jóvenes (9 años), por tanto, la longitud del cono podría verse afectada por el efecto materno. La relación entre la fertilidad y la edad de la planta madre se ha estudiado poco (Ganatsas et al., 2008; Oliver, 2002) y los resultados han sido muy diversos, a menudo porque las clases de edad de las plantas madre fueron muy diferentes entre los estudios.

Las semillas de los conos no serótinos de los árboles viejos y de conos serótinos de los árboles jóvenes tenían el mismo peso (0.038 g, $p > 0.05$), mientras que las semillas de los conos serótinos de árboles jóvenes eran más ligeras (0.026 g) que los dos grupos anteriores (Figura 4d). El ANOVA detectó diferencias significativas en el peso de las semillas de los conos serótinos, dependiendo de la edad de la planta madre ($p < 0.001$). También se encontraron diferencias significativas en el peso de las semillas entre los conos serótinos y los conos no serótinos de los árboles viejos ($p < 0.001$). El número y peso de semillas mostró una relación inversa que depende de la edad de la planta madre. De hecho, los conos serótinos de los árboles jóvenes contenían menos semillas y más pesadas que los conos serótinos de los árboles viejos. De acuerdo con Zas y Sampedro, (2015), el número y peso de semillas en los conos serótinos podría reflejar una estrategia reproductiva particular de los árboles madre, que consiste en producir conos más pequeños que contienen menos semillas y más pesadas a una edad más temprana, y conos más grandes con más semillas, aunque más pequeñas, a medida que las plantas madre crecen. Además, se encontraron semillas más pesadas, pero menor cantidad en los conos no serótinos que en los conos serótinos de los árboles viejos.

Es muy probable que la menor cantidad de semillas de los conos no serótinos se deba a la liberación de verano antes de la recolección (Lanner, 1998). Además, la apertura de los conos comienza desde las escamas apicales, que contienen las semillas más pequeñas en el cono (McGinley et al., 1990), por lo que es probable que el número y peso de las semillas en los conos no serótinos antes de la dispersión hubiera sido similar a los de los conos serótinos. A nivel intrapoblacional, esto conduciría a un aumento en el peso medio de las semillas, junto con un aumento en el nivel de serotinidad. Así, la muerte de árboles madre viejos debido al fuego podría conducir indirectamente a una mayor proporción de semillas más pesadas a nivel poblacional. Calvo et al., (2016) también encontraron una relación inversa entre el peso de la semilla y el grado de serotinidad de tres poblaciones de *P. pinaster*.

Basándonos en las consideraciones anteriores, se podría plantear la hipótesis de que en *P. pinaster* se ha seleccionado la estrategia de producir altos porcentajes de conos serótinos con pocas semillas grandes asegurando el éxito de regeneración post-incendio en poblaciones sometidas a alta frecuencia de incendios (donde todas las plantas madre probablemente serían jóvenes), dando lugar posteriormente a embriones más grandes con mayor vitalidad y mayor cantidad de reservas (Delgado et al., 2001). Probablemente esta estrategia le permite a *P. pinaster* asegurar la supervivencia de las poblaciones bajo regímenes de fuego recurrentes dando lugar a plántulas más vigorosas con menor tasa de mortalidad (Moles y Westoby, 2006) como encontraron Alfaro-Sánchez et al. (2015) en *P. halepensis* en respuesta a regímenes de incendios recurrentes o episodios de sequía. Por el contrario, en hábitats de baja recurrencia de incendios (donde muchos árboles madre probablemente serían viejos) la estrategia en el uso de los recursos podría favorecer los árboles con bajo nivel de serotinidad y conos con gran cantidad de semillas pequeñas que se dispersarían en años entre incendios. Es por ello, que se necesitan más investigaciones para conocer más profundamente la relación entre la edad de la planta madre y la serotinidad.

4.1.2. Viabilidad y porcentaje de Germinación

La viabilidad de semillas de conos serótinos fue de 89.9 ± 7.7% y la de las semillas de conos no serótinos fue de 38.4 ± 6.1%. La germinación control de *P. pinaster* se relacionó con la serotinidad de los conos y con los tratamientos de calentamiento aplicado para la liberación de semillas. La germinación de las semillas en condiciones control se vio afectada por la serotinidad de los conos, siendo mayor en los conos serótinos (independiente de la edad del árbol madre) que en las semillas no calentadas de los conos no serótinos. La germinación de semillas de conos no serótinos de árboles viejos (control 1) fue de 13.6%. Cuando estas semillas se calentaron a 45ºC durante 18 h (control 2) la germinación fue 20.8%, no existiendo diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.161$- Figura 5). La germinación de semillas de conos serótinos de árboles viejos (control 3) y la de las semillas de conos serótinos de árboles jóvenes (control 4) alcanzaron valores muy próximos (27.2% y 25.6%, respectivamente; $p > 0.05$).

Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre el control 1 y el control 3, y entre el control 1 y el control 4 ($p < 0.05$). Contrariamente a lo esperado, encontramos que la edad de la planta madre y la serotinidad de los conos, por sí solos, no afectaron a la germinación de las semillas de *P. pinaster*, pero sí lo hicieron a través de los porcentajes de germinación de las semillas de los conos no serótinos y serótinos. Los porcentajes de germinación de las semillas de árboles jóvenes fueron siempre mayores que los valores correspondientes a las semillas de árboles viejos (Figura 6).

Alvarez et al., (2007) también encontraron valores de germinación muy altos en una población de *P. pinaster* con un alto grado de serotinidad. El tiempo de germinación en condiciones control parece estar relacionado negativamente con el peso de la semilla, ya que la única diferencia significativa detectada fue encontrada entre las semillas de árboles viejos, que eran más pesadas en los conos no serótinos que en los serótinos. Calvo et al., (2016) también

encontraron una relación negativa entre el peso de la semilla y el tiempo de germinación.

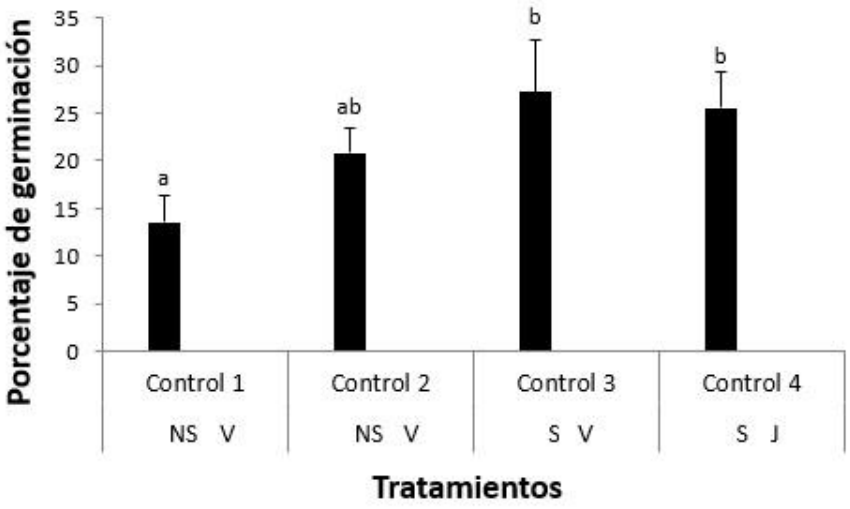


Figura 5. Porcentaje de germinación ($\bar{X}$ ± SD) en condiciones control según la edad del árbol madre y la serotinidad del cono. (NS): conos no serótinos; (S): conos serótinos; (V): árboles madre viejos; (J): árboles madre jóvenes; (Control 1): semillas de conos NS de árboles V sin calentar; (Control 2): semillas de conos NS de árboles V calentados a 45°C durante 18 h; (Control 3): semillas de conos S de árboles V liberados de los conos después de la exposición a 45°C durante 18 h: (Control 4): semillas de conos S de árboles J liberados después de 18 h de exposición a 45°C. Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre cada tratamiento y el control correspondiente de la misma edad de la planta madre.

Globalmente, la germinación después de aplicar los tratamientos de fuego fue más temprana y aumentó ligeramente en las semillas de árboles jóvenes en comparación con las semillas de árboles viejos (Figura 6). Se encontraron diferencias altamente significativas en la germinación de semillas entre niveles de edad y entre tratamientos de fuego ($p < 0.05$), la interacción entre ellos no resultó significativa ($p = 0.533$). Es por esto, que encontramos un patrón similar en las diferentes edades del árbol madre. Goubitz et al., (2002) no

encontraron diferencias en la germinación de semillas de conos de diferentes edades y diferente nivel de serotinidad de *P. halepensis*. Por otro lado, Tessler et al., (2014) encontraron menor abundancia de *P. halepensis* en áreas con alta recurrencia de incendios en comparación con aquellas sometidas a baja recurrencia de incendios. Esto puede deberse al hecho de que, en las áreas propensas a incendios, los árboles son más jóvenes y con bancos de semillas aéreas más pequeños, independientemente de la mayor tasa de germinación de sus semillas.

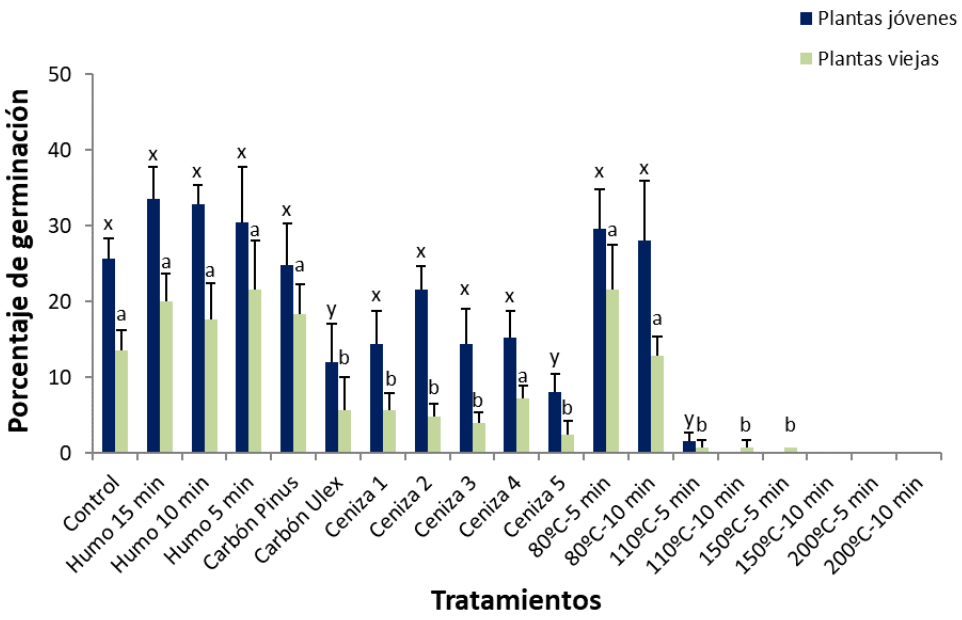


Figura 6. Porcentajes de germinación ($\bar{X}$ ± SD) de semillas de *P. pinaster* de plantas jóvenes y viejas después de aplicar tratamientos de fuego. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre cada tratamiento y el control correspondiente de la misma edad de la planta madre.

Los tratamientos de fuego tuvieron un efecto similar en las semillas de ambas edades de la planta madre. Los tratamientos con humo (5, 10 y 15 min) incrementaron la germinación hasta un 30% o

incluso más en los árboles jóvenes, y aproximadamente un 20% en los árboles viejos, aunque dicho aumento no fue estadísticamente significativo. Contrastando con otros resultados en la literatura sobre el efecto del humo en diferentes especies se detectaron diferentes respuestas frente al humo desde la estimulación en especies mediterráneas (Crosti et al., 2006) hasta efecto neutro en *P. pinaster* (Reyes y Casal, 1995) y otras especies de pino (Reyes et al., 2015a). El carbón de *P. pinaster* no alteró los valores de germinación de las semillas de ambas edades (jóvenes y viejos); sin embargo, el carbón de *U. europaeus* redujo los porcentajes de germinación con respecto al control en ambos niveles de edad (12% en semillas de árboles jóvenes y 6% en semillas de árboles viejos). Otros estudios revelaron efectos negativos (Buss y Mašek, 2014), neutros (Reyes y Casal, 2006) o positivos del carbón vegetal (Reyes et al., 2015b), lo que sugiere que el efecto del carbón vegetal sobre la germinación podría depender de su naturaleza y de las especies expuestas. Los efectos de la ceniza redujeron el porcentaje de germinación de las semillas de *P. pinaster*. Las semillas tratadas con ceniza en los árboles jóvenes alcanzaron valores de germinación más altos y su tiempo de germinación fue más variable que el de las semillas de los árboles viejos. La inhibición fue mayor al aumentar la dosis de ceniza, así ceniza 5 inhibió la germinación de semillas tanto de árboles jóvenes como de árboles viejos y ceniza 3 inhibió significativamente la germinación de semillas de árboles jóvenes ($p \leq 0.05$). Reyes y Casal, (2004) también encontraron una reducción significativa en *P. pinaster* y otras especies de pino con dosis altas de ceniza. Los tratamientos de 80ºC-5 min y 80ºC-10 min no afectaron la germinación en comparación con los valores control correspondientes para cada edad. No obstante, el tratamiento 110ºC-5 min redujo fuertemente la germinación hasta un 1% en las dos edades de planta madre y los tratamientos térmicos más altos causaron porcentajes de germinación inferiores al 1%, e incluso inhibición total en muchos casos. Las pruebas de Duncan señalaron diferencias significativas entre los tratamientos control y 110ºC-10 min en ambas edades y entre el tratamiento control y los tratamientos

de 150ºC y 200ºC en árboles jóvenes. En todos los casos, la germinación de las semillas de árboles jóvenes fue mayor y menos dispersa a lo largo del tiempo que la de semillas de árboles viejos. Calvo et al., (2013a); Escudero et al., (1999); Moya et al., (2013) reportan resultados similares para la germinación de *Pinus*, con reducciones muy marcadas por las altas temperaturas de fuego.

4.1.3. Distribución temporal de la germinación

La germinación de *P. pinaster* en todos los tratamientos duró 45 días o menos. En general, la tasa de germinación fue mayor en las primeras dos o tres semanas para los tratamientos que mostraron mayor germinación (Figura 7). El tiempo de germinación de las semillas control de los árboles jóvenes y viejos fue claramente diferente, ya que la mayoría de las semillas germinaron entre los días 12 y 17, mientras que la mayoría de las semillas de los árboles jóvenes germinaron entre los días 12 y 28. Los tratamientos de humo retrasaron ligeramente el comienzo de la germinación de las semillas, mostrando picos más altos y tardíos en comparación con los controles. Sólo el tratamiento de humo 5 min en semillas de árboles viejos no se apartó de este patrón y se acercó al del correspondiente control. En conjunto, los tratamientos de humo aplicados a las semillas no producen una estimulación de la germinación, ni un gran período de germinación durante un tiempo determinado, sino que se prolonga en el tiempo como ocurre con otras especies de género Leguminosae (Rivas et al., 2006). La germinación con los tratamientos de carbón presentó diferentes distribuciones temporales según la especie utilizada para generar el carbón. De hecho, el carbón de *Pinus* favoreció picos de germinación más intensos en semillas de árboles jóvenes y árboles viejos. Las semillas de árboles viejos tratados con carbón de *Ulex* también mostraron niveles más bajos de germinación, aunque los picos de germinación se concentraron en sólo dos semanas.

La germinación de semillas de árboles viejos tratados con ceniza fue temprana (< 20 días) y escasa. Las semillas de los árboles jóvenes

sometidos al tratamiento ceniza 2 mostraron un pico de germinación alto e intenso durante los primeros 15 días y picos de germinación más pequeños después. La germinación de las semillas sometidas a los tratamientos restantes fue baja pero constante, a excepción de las semillas con ceniza 3 y ceniza 5, que fueron 0 desde los días 33 y 24, respectivamente. Una de las causas por las que la ceniza puede provocar una inhibición de la germinación, es que a mayor cantidad de cenizas puede alterar el comportamiento de las semillas para embeber agua, ya que la alta presión osmótica en el medio daña al embrión por los efectos tóxicos que producen ciertos componentes de la ceniza (Neéman et al., 1993). Esta inhibición en el tiempo se encuentra en otras especies del género *Pinus*, como *P. halepensis* y *Pinus brutia* Ten. (Thanos y Skordilis, 1987).

Finalmente, los eventos de germinación tras tratamientos de choque térmico en semillas de árboles viejos fueron dispersos en el tiempo, produciéndose las germinaciones más grandes alrededor del día 12. Los picos de germinación de semillas de árboles jóvenes fueron mayores y tuvieron lugar al inicio del período de incubación, entre los días 7 y 24, siendo bajos después. Las semillas de *P. pinaster* toleran temperaturas más altas que otras especies de su género, y además su período de germinación es más prolongado en el tiempo (Álvarez et al., 2007). La resistencia a altas temperaturas y la prolongación en el tiempo de su germinación puede ser un factor clave para la regeneración después de incendio de la zona afectada por semillas (Rodrigo et al., 2004), ya que como destaca en la Figura 7, las semillas de árboles jóvenes presentan mayor germinación que las semillas de árboles viejos. Este hecho puede ser debido a la serotinidad de los conos y la floración temprana que tiene esta especie como estrategias ante incendios recurrentes (Álvarez et al., 2005; Tapias et al., 2004).

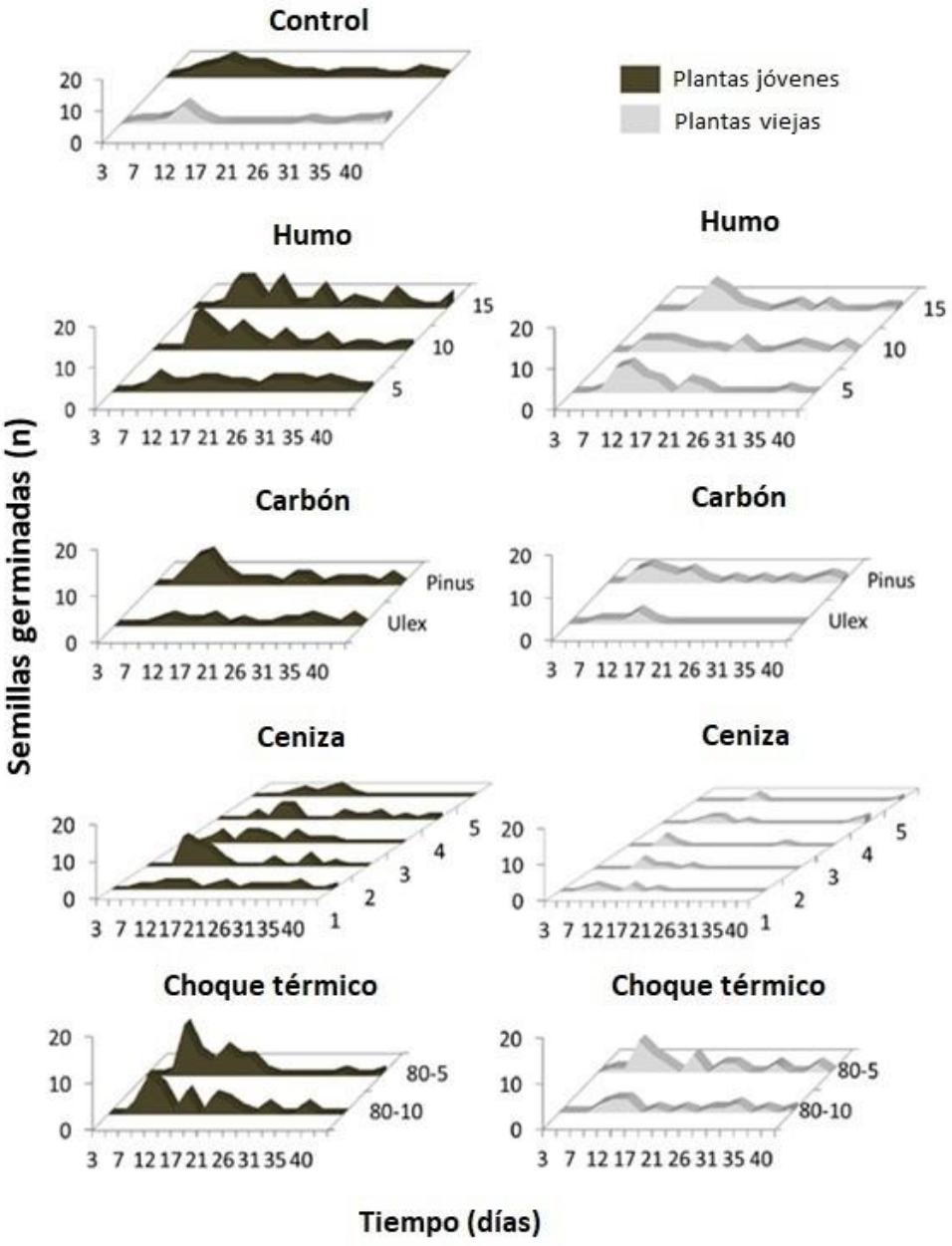


Figura 7. Distribución temporal de la germinación en *P. pinaster* de acuerdo con la edad de la planta madre y los tratamientos de fuego aplicados.

4.2. CAPÍTULO 2: LA SEVERIDAD DEL FUEGO CONDUCE LA REGENERACIÓN NATURAL DE LAS COMUNIDADES DE *CYTISUS SCOPARIUS* L. (LINK) Y *SALIX ATROCINEREA* BROT. Y EL COMPORTAMIENTO GERMINATIVO DE ESTAS ESPECIES

Este capítulo reproduce contenidos del siguiente artículo:

Fire severity Drives the Natural Regeneration of *Cytisus scoparius* L. (Link) and *Salix atrocinerea* Brot. Communities and the Germinative Behaviour of These Species

Cruz, O; García-Duro, J; F. Riveiro, S; García-García, C; Casal, M; Reyes, O. Forests (2020), 11: 124

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

4.2.1. Viabilidad y respuesta germinativa

La viabilidad de las semillas de *C. scoparius* fue del 100% en semillas de ambas edades de planta madre. Con respecto a *S. atrocinerea*, algunas réplicas de diferentes tratamientos de ambas edades de planta madre alcanzaron el 100% de germinación, y la viabilidad de *S. atrocinerea* también fue alta.

El efecto de la planta madre sobre la germinación de las dos especies estudiadas fue diferente. La edad de la planta madre determinó los porcentajes de germinación de las semillas de *C. scoparius*, pero no las de *S. atrocinerea*. Además, las semillas de plantas viejas germinaron más en respuesta a los factores de fuego humo y choque térmico (Cruz et al., 2019, 2017). Las semillas de *C. scoparius* de ambas edades presentaron importantes diferencias en el porcentaje de germinación. Las semillas de plantas jóvenes obtuvieron un valor promedio de 9.9% y las semillas de plantas viejas obtuvieron un valor de 12.3%. Se encontraron diferencias altamente significativas entre las semillas de diferentes edades de la planta madre ($p < 0.001$).

Dentro de cada edad, los diferentes tratamientos proporcionaron germinaciones muy diferentes y el análisis estadístico detectó diferencias significativas ($p < 0.001$) entre el control y los tratamientos con fuego. Los porcentajes de germinación control de *C. scoparius* fueron bajos; 4% en semillas de plantas jóvenes y 3.2% en semillas de plantas viejas (Figura 8a). Los tratamientos de humo y carbón no modificaron significativamente la germinación de las semillas de las dos clases de edad. Los tratamientos de ceniza 1, ceniza 2 y ceniza 3, en semillas de ambas edades de la planta madre, y ceniza 4, en semillas de plantas viejas, no modificaron la germinación de *C. scoparius*. Sin embargo, ceniza 4 en semillas de plantas jóvenes, y ceniza 5, en ambas edades, anularon por completo la germinación.

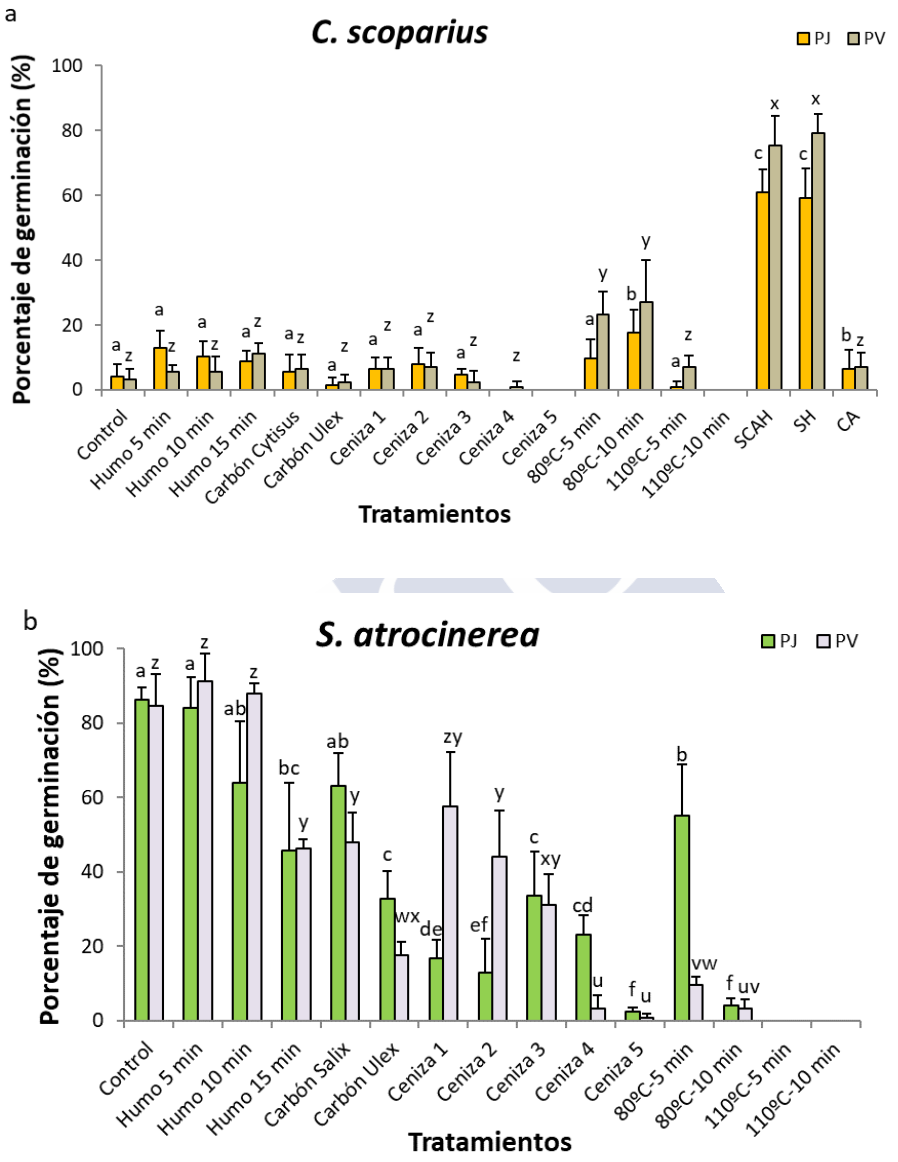


Figura 8. Porcentajes de germinación ($\bar{X}$ ± SD) alcanzados por las semillas de *C. scoparius* (a) y de *S. atrocinerea* (b) de edades jóvenes y viejas después de la aplicación de los tratamientos de fuego. PJ: plantas jóvenes, PV: plantas viejas. Las diferentes letras en las barras indican diferencias significativas entre los tratamientos y el control en las mismas edades de la planta madre.

Los tratamientos térmicos produjeron diferentes respuestas germinativas dependiendo de la intensidad del tratamiento aplicado. Choques térmicos de 80ºC-10 min en semillas de plantas jóvenes y 80ºC-5 min y 80ºC-10 min en semillas de plantas viejas incrementaron su germinación. El aumento fue 8 veces mayor con 80ºC-10 min que con el control. Por otro lado, 80ºC-5 min y 110ºC-5 min en semillas de plantas jóvenes y 110ºC-5 min en semillas de plantas viejas no modificaron la germinación control, mientras que 110ºC-10 min y tratamientos más severos inhibieron completamente la germinación de semillas de ambas edades de la planta madre. Moreira et al., (2010) encontraron estimulación de la germinación por humo o calor en el 77% de 30 especies mediterráneas estudiadas. Los tratamientos térmicos más severos inhibieron la germinación de semillas de *C. scoparius* de ambas edades de la planta madre. Cocks y Stock, (1997) encontraron que la germinación óptima de las especies leguminosas de fynbos se consigue con tratamientos térmicos entre 80ºC y 100ºC; mientras que la mortalidad más alta ocurrió con períodos más largos de exposición, a 100ºC y 120ºC. Auld y O'Connell, (1991) encontraron tendencias similares, mientras que Riveiro et al., (2019) determinaron que la exposición a 150ºC es letal para semillas de *Daucus carota* L., *Helichrysum foetidum* (L.) Moench. y *Oenothera glazioviana* Micheli.

Dado que algunos tratamientos actúan positivamente sobre la estimulación de la germinación de *C. scoparius*, se realizaron tratamientos combinados de aquellos tratamientos que produjeron estimulación. La combinación de humo, carbón, ceniza y calor (SCAH) por un lado, y humo y calor (SH) por otro, produjo un aumento muy marcado de la germinación, alcanzando niveles del 60% en semillas de plantas jóvenes y 80% en semillas de plantas viejas (Figura 8a). Este comportamiento multiplicó el valor control de germinación de las semillas por 15 en las plantas jóvenes y por 26 en las plantas viejas. Por el contrario, el tratamiento combinado de carbón y ceniza (CA) no modificó significativamente la germinación.

Con respecto a *S. atrocinerea,* también se encontraron diferencias altamente significativas entre los tratamientos ($p < 0.001$). El porcentaje de germinación de *S. atrocinerea* en el tratamiento control alcanzó 88.4% en semillas de plantas jóvenes y 84.8% en semillas de plantas viejas (Figura 8b) y en muy poco tiempo, apenas 7 días. Esta característica de rapidez en la germinación es compartida con otras especies de *Salix* como *Salix caroliniana* Michx. (Castro-Morales et al., 2014). Igualmente se observó gran reducción del porcentaje y velocidad de germinación con prácticamente todos los factores de fuego. Los tratamientos de humo 5 min y humo 10 min proporcionaron porcentajes de germinación muy altos y similares al control, siendo mayor en las semillas de plantas viejas que las semillas de plantas jóvenes. Con 15 min de exposición al humo se produjo una reducción significativa de la germinación en las semillas de ambas clases de edad, alcanzando las semillas de plantas jóvenes el 45.6% y las semillas de plantas viejas el 46.4% de germinación. El carbón de *Salix* condujo las semillas de plantas jóvenes a una germinación similar al control (63.2%), y significativamente menor al control a las semillas de plantas viejas (48%). El carbón de *Ulex* redujo significativamente la germinación a la mitad en semillas de plantas jóvenes (32.8%) y a una cuarta parte en semillas de plantas viejas (17.6%).

Todos los tratamientos de ceniza aplicados redujeron la germinación de las semillas de plantas madre de ambas edades, pero en las semillas de plantas jóvenes, ceniza 1, ceniza 2 y ceniza 5 produjeron inhibiciones muy fuertes dando porcentajes de 16.8%, 12.8% y 2.4% respectivamente, mientras que con ceniza 3 y ceniza 4, los porcentajes de germinación fueron levemente superiores (33.6% y 23.2% respectivamente). En las semillas de plantas viejas, la reducción de la germinación es mayor cuanto mayor es la concentración de ceniza, alcanzando valores entre el 57.6% en ceniza 1 y el 0.8% en ceniza 5. Los tratamientos térmicos también inhibieron fuertemente la germinación y con 110ºC-5 min, la inhibición fue total. Cabe señalar que las semillas de plantas jóvenes fueron más

resistentes a los efectos negativos del calor y germinaron más (55.2%) que las semillas de plantas viejas (13.6%) cuando se someten a 80ºC-5 min. Por tanto, después de un incendio, la recuperación de las poblaciones de *S. atrocinerea*, a través de la germinación, se limitaría a semillas de áreas no quemadas y por el corto período de tiempo durante el cual las semillas se dispersan y son viables. Sin embargo, la estrategia de rebrote permite a las especies de *Salix* una muy buena recuperación de sus poblaciones tras fuego (Lee et al., 2005; Stein et al., 1992, observación personal).

La severidad del fuego, a través de la combustión o el calentamiento letal durante la quema, determina directamente la disponibilidad de propágulos in situ generados después de incendio (Wang y Kemball, 2005); sin embargo, también puede conducir a un mayor reclutamiento de plántulas y rebrotes (Arán et al., 2017; van Leeuwen y Nieuwenhuis, 2010) y, probablemente, esto afecte la regeneración natural de las comunidades. Nuestros resultados mostraron que el comportamiento germinativo de *C. scoparius* y S. *atrocinerea* estuvo fuertemente influenciado por ciertos factores de fuego. El humo no modificó la germinación de *C. scoparius*, pero si la de *S. atrocinerea*, que se redujo con exposición al humo durante 15 min.

En otros estudios con especies leguminosas como *C. scoparius* o *Cytisus striatus* (Hill) Rothm. (Rivas et al., 2006) o *A. melanoxylon* (Arán et al., 2013) no se encontraron efectos significativos del humo sobre la germinación. Por el contrario, Pérez-Fernández y Rodríguez-Echeverría, (2003) detectaron efectos estimulantes del humo en *Trifolium angustifolium* L. y *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss con exposición al humo durante 10 min, pero no durante 20 min. Reyes y Trabaud, (2009) detectaron inhibición de la germinación de *Cistus albidus* L., *Fumana ericoides* (Cav.) Gand., *Bituminaria bituminosa* (L.) C.H.Stirt y *Emerus major* Mill. Es posible que cada especie tenga una sensibilidad diferente al humo y que los tiempos de exposición cortos la estimulen o mantengan en torno a los valores control. Una

exposición prolongada al humo probablemente conduciría a una reducción de la germinación.

El carbón no modificó la germinación control de *C. scoparius* y redujo la germinación de *S. atrocinerea*, y el carbón de *Ulex* tuvo un efecto inhibidor más fuerte que el carbón de *Salix*. En otras especies de leguminosas tampoco se encontró inhibición de la germinación por carbón, como *A. dealbata* y *A. melanoxylon* (Reyes et al., 2015b) o *T. angustifolium* y *R. sphaerocarpa* (Pérez-Fernández y Rodríguez-Echeverría, 2003). El efecto del carbón sobre la germinación parece depender de la naturaleza del carbón (Reyes et al., 2015b).

4.2.2. Tiempo medio de germinación (T_{50})

En ambas especies, la velocidad de germinación no dependió de la edad de la planta madre. Esto también ocurre en otras especies como *P. pinaster* o *A. melanoxylon* (Cruz et al., 2019, 2017). En promedio, la mitad de la germinación de *C. scoparius* ocurrió en 45.8 días en semillas de plantas jóvenes y en 46.9 días en semillas de plantas viejas (Tabla 4). El T_{50} control de semillas de plantas jóvenes fue 28.3 días, mientras que el T_{50} control de semillas plantas viejas fue 66 días. Se puede destacar una tendencia en ambas edades: a medida que los tratamientos aplicados (humo, ceniza o choque térmico) aumentaron en nivel de intensidad, el valor de T_{50} aumentó; sin embargo, estos valores nunca fueron significativamente mayores que los de los tratamientos control, como también encontraron Reyes et al., (2015b) en especies como *Quercus ilex* L., *Quercus rubra* L. o *P. radiata*. Los tratamientos combinados realizados alcanzaron valores de T_{50} entre 40 y 70 días, dependiendo del tratamiento y la edad analizada. A pesar de estas variaciones entre valores, no se detectaron diferencias significativas entre los tiempos de T_{50} de las semillas de las dos edades de planta madre, ni entre los tratamientos de fuego ($p = 0.930$).

Tabla 4. T_{50} ($\overline{X}$ ± SD) alcanzados por las semillas de *C. scoparius* y *S. atrocinerea* de plantas madre viejas y jóvenes después de aplicar los tratamientos de fuego.

		Cytisus scoparius		*Salix atrocinerea*	
Tratamientos		Plantas jóvenes	Plantas viejas	Plantas jóvenes	Plantas viejas
Control		28.3±18.5a	66±12.9z	4±0a	4.8±0.3z
Humo	5 min	45.4±18.3a	57.6±27.5z	4.8±0.3ab	4.8±0.3z
	10 min	68.4±13a	80.5±13.5z	4±0a	4±0z
	15 min	52±20.3a	25.4±12.1z	5.2±0.3ab	4±0z
Ceniza	1	57.6±14.9a	67.8±29.8z	4±0a	4±0z
	2	71.8±24.9a	57.4±25.6z	5.3±0.3ab	4±0z
	3	75.8±25.7a	68±9.2z	7±1.1bc	5.6±0.4z
	4	wd	110wr	7.6±0.2c	8wr
	5	wd	wd	8±0cd	13wr
Choque térmico	80°C-5 min	54.4±13.2a	57.6±10.8z	10±0d	6.2±0.3z
	80°C-10 min	62.6±11.7a	55.6±10.1z	10±0 d	7.5±0.9y
	110°C-5 min	78wr	57.6±23.1z	wd	wd
	110°C-10 min	wd	wd	wd	wd
Carbón	*U. europaeus*	78±22.6a	57±10.5z	6.4±0.2bc	6.4±0.4z
	C. scoparius	78±22.6a	44.5±12.2z	wd	wd
	S. atrocinerea	wd	wd	4.4±0.2a	5.2±0.3z
Tratamientos combinados	SCAH	48.2±4.2a	54.2±3.4z	wd	wd
	SH	72±5.3a	59.6±4.2z	wd	wd
	CA	55.5±6.1a	36.3±8.4z	wd	wd

La germinación de semillas de *S. atrocinerea* (6.1 ± 0.5 días) fue muy rápida en comparación con la germinación de las semillas de *C. scoparius* (46.4 ± 15 días, Tabla 4). La germinación de *S. atrocinerea* ocurrió entre 4 y 10 días en casi todos los tratamientos realizados sobre esta especie, tanto en semillas de plantas jóvenes como en semillas de plantas viejas y no hubo diferencias significativas entre ellas (6.2 días en semillas de plantas jóvenes y 6 días en semillas de plantas viejas) (Escudero et al., 1997; González-Rabanal y Casal, 1995; Reyes y Casal, 1998). Sin embargo, se detectaron diferencias significativas entre algunos tratamientos de fuego y el control ($p < 0.001$). El valor T_{50} de *S. atrocinerea* en el control fue de alrededor de 5 días en ambas edades. Existieron diferencias altamente significativas entre el control y el carbón de *Ulex*, ceniza 3, ceniza 4, ceniza 5, 80ºC-5 min, 80ºC-10 min en semillas de plantas jóvenes y sólo entre control y 80ºC-10 min en semillas de plantas viejas ($p < 0.001$).

Probablemente, ceniza 4 y ceniza 5 también serían significativamente diferentes si resultasen suficientes réplicas con germinación. Los tratamientos de humo, carbón de *Salix* y bajas dosis de ceniza no modificaron la velocidad de germinación.

Los tratamientos aplicados a las semillas de ambas especies producen diferentes comportamientos en el T_{50}, dando lugar a tiempos de germinación cortos, como ocurren en especies del género *Pinus* (Alvarez et al., 2007; Neéman et al., 1993), y en nuestro caso con *S. atrocinerea*, a tiempos intermedios como los obtenidos por otros autores en especies del género *Quercus* o *Acacia* (Arán et al., 2013; Valbuena y Tarrega, 1998; Zuloaga-Aguilar et al., 2011) o como encontramos en *C. scoparius*.

4.2.3. Regeneración natural

La severidad del fuego modula la regeneración natural de las comunidades de *C. scoparius* y *S. atrocinerea*, además como hemos probado anteriormente, tiene efectos mucho más fuertes sobre la germinación de estas especies.

La estructura vertical de ambas comunidades refleja importantes diferencias entre ellas; la comunidad de *C. scoparius* es una comunidad de matorral alto, en la que el desarrollo del estrato superior a 4 m de altura es escaso y, en cambio, la comunidad de *S. atrocinerea* es una comunidad de bosque que tiende a incrementar la cobertura del estrato superior a lo largo del tiempo (Figura 9 y 10). La severidad del fuego afectó a la recuperación de los estratos superiores de la comunidad de *C. scoparius* y de la comunidad de *S. atrocinerea*, de modo que cuanto mayor fue la severidad, menor fue la recuperación. Después del incendio, la comunidad de *C. scoparius* recuperó rápidamente el estrato 0-1 m, superando los valores de la comunidad control (49.5%) tanto en baja severidad (81.4% a los 2 años, 86.4% a los 3 años y 86% después de 4 años) como en alta severidad (92.9% a los 2 años, 94.8% a los 3 años y 95.9% a los 4 años). Existen diferencias altamente significativas entre la cobertura de la vegetación control y la cobertura vegetal posterior al incendio, en ambos niveles de severidad ($p < 0.001$, Figura 9).

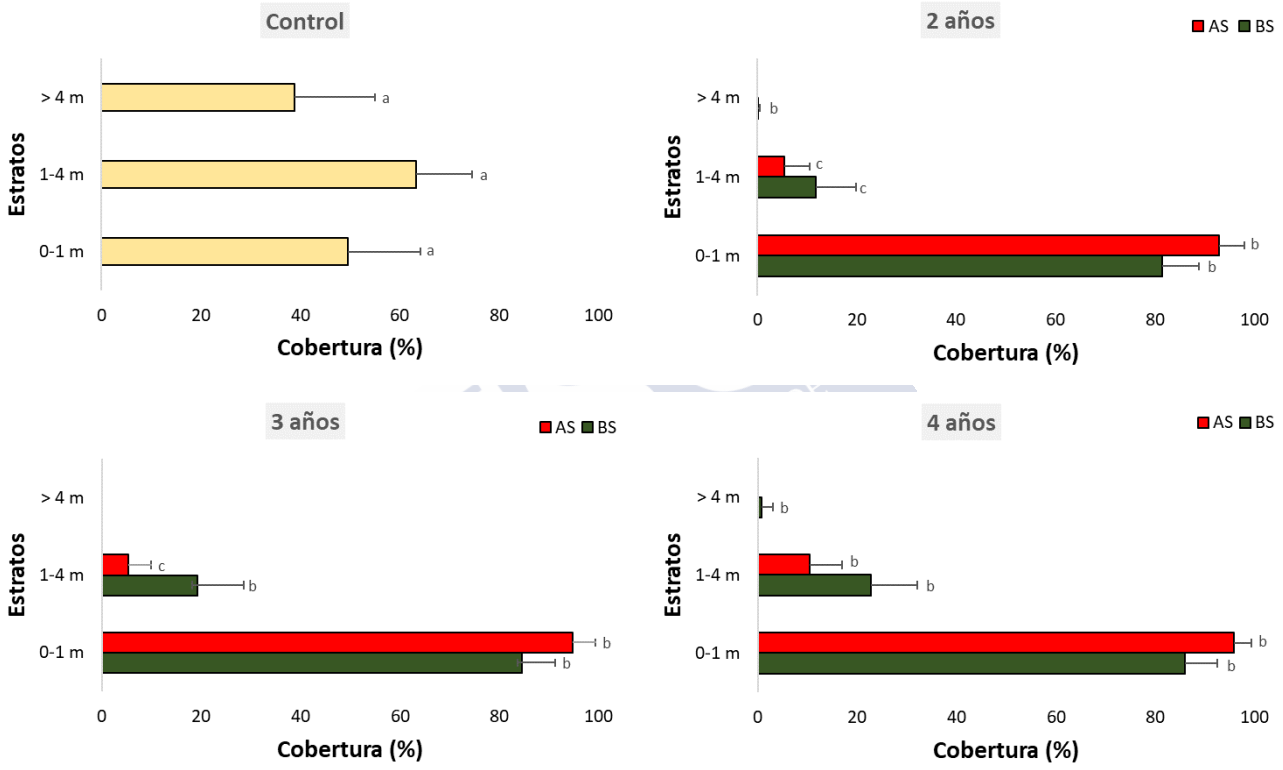


Figura 9. Cobertura por estratos ($\bar{X}$ ± SD) alcanzada en áreas no quemadas y quemadas a 2, 3 y 4 años después del incendio con diferentes niveles de severidad del fuego en la comunidad de *C. scoparius*. Los resultados se midieron en tres estratos (0-1 m, 1-4 m y > 4 m). Diferentes letras indican diferencias entre la severidad a nivel de estrato.

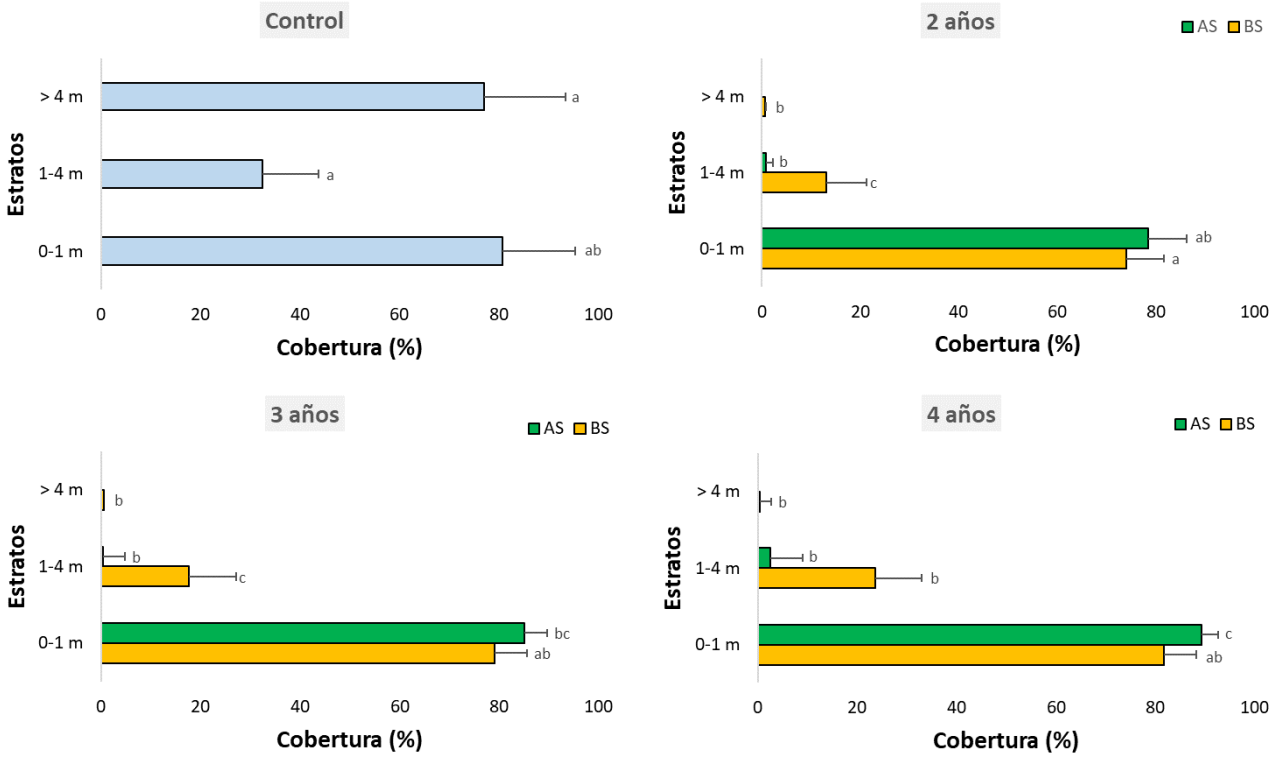


Figura 10. Cobertura por estratos ($\overline{X}$ ± SD) alcanzada en áreas no quemadas y quemadas a 2, 3 y 4 años después del incendio con diferentes niveles de severidad del fuego en la comunidad de *S. atrocinerea*. Los resultados se midieron en tres estratos (0-1 m, 1-4 m y > 4 m). Diferentes letras indican diferencias entre la severidad a nivel de estrato.

El segundo estrato, de 1 a 4 m de altura, alcanzó el 63.3% de cobertura en la comunidad no quemada y después del incendio comenzó una recuperación lenta que fue más fuerte en las áreas de baja severidad (11.6% a los 2 años, 19.2% a los 3 años y 22.8% a los 4 años) que en las áreas de alta severidad (5.5% a los 2 años, 5.3% a los 3 años y 10.4% a los 4 años). También en este segundo estrato, las diferencias registradas entre el área no quemada y el área quemada con severidad alta y baja fueron estadísticamente significativas ($p < 0.001$). El tercer estrato, de más de 4 m de altura, muestra un valor promedio de 38.7% en áreas no quemadas. Después del incendio sólo se detectó cobertura vegetal en áreas de baja severidad, siendo inferior en los 2 y 4 años posteriores al incendio.

Se detectaron diferencias significativas entre las áreas no quemadas y quemadas, y las áreas quemadas de baja y alta severidad ($p < 0.001$). En la comunidad control de *S. atrocinerea*, el estrato 0-1 m presentó un alto porcentaje de cobertura (80.8%). Después del incendio, la cobertura de plantas se recuperó rápidamente llegando a valores cercanos al valor control (74.1%) en baja severidad durante el segundo año. No hubo diferencias significativas entre la cobertura control y la cobertura de las áreas quemadas en el estrato 0-1 m de baja severidad (Figura 10). Sin embargo, la regeneración de la vegetación después del incendio en alta severidad fue tan rápida que 3 y 4 años después, la cobertura post incendio (85.1% y 89.3% respectivamente) superó la cobertura control, lo que originó diferencias significativas entre ellas ($p < 0.001$, Figura 10).

El estrato control de 1-4 m es poco denso (32.5%) y después del fuego se recuperó más lentamente en las áreas de alta severidad que en las de baja, pero incluso después de 4 años los porcentajes de cobertura fueron menores que los de las áreas no quemadas ($p < 0.001$, Figura 10). El estrato >4 m presentó 77.1% de cobertura antes del incendio y fue significativamente diferente de todos los valores de cobertura después del incendio. La regeneración natural de este estrato fue muy lenta. En los 2, 3 y 4 años después del incendio en las áreas de baja severidad los porcentajes de cobertura fueron inferiores al 1%.

En las áreas de alta severidad, el estrato >4 m desapareció totalmente. Es por ello, que el estrato más abundante en la comunidad de *C. scoparius* fue el estrato intermedio, mientras que en la de *S. atrocinerea* predominaron los estratos bajo y alto. El incendio simplificó la estructura vertical de ambas comunidades convirtiéndolas en comunidades dominadas por el estrato bajo y con casi la eliminación del estrato alto. Álvarez et al., (2009) encontraron este mismo efecto en los bosques de *Quercus pyrenaica* Willd y Muñoz et al., (2010) en los brezales de *Erica ciliaris* Loefl. Ex. L. y *Erica tetralix* L. Por otro lado, *C. scoparius* y *S. atrocinerea* son las especies más altas y abundantes en sus respectivas comunidades, probablemente necesitarán más de cuatro años para regenerar el estrato superior, incluso en un microclima favorable para el crecimiento de las plantas, como el suroeste de Europa (Núñez-Regueira et al., 2003). Dzwonko et al., (2015) encontraron diferentes efectos de la severidad del fuego en los diferentes estratos verticales de *Salix cinerea* L. en bosques de Polonia, y en su estudio, el estrato superior no comenzó a recuperarse hasta el séptimo año después de incendio.

En términos de cobertura horizontal, encontramos que la cobertura leñosa de la comunidad de *C. scoparius* y *S. atrocinerea* tendió a aumentar con el tiempo después del incendio forestal del Monte Pindo en 2013 (Figura 11a, b, $p < 0.001$). En el área control, la comunidad de *C. scoparius* cubrió el 91.4% del suelo y 4 años después del incendio, alcanzó el 60.7% en áreas de baja severidad y el 75.8% en las de alta severidad. La cobertura leñosa post-fuego se mantuvo por debajo de la cobertura de la comunidad control. En la comunidad de *C. scoparius*, la cobertura leñosa alcanzada durante el tercer y cuarto año después de incendio fue significativamente mayor que la obtenida durante el segundo año (Figura 11a). La severidad del fuego afectó a la cobertura de las especies leñosas, por lo que la comunidad de *C. scoparius* alcanzó una mayor cobertura en las áreas de alta severidad (Figura 11a, $p < 0.001$). La comunidad de *C. scoparius* estudiada estaba compuesta por varias especies con

germinación estimulada por el fuego, como *C. scoparius* (Rivas et al., 2006, este estudio), *U. europaeus* (González-Rabanal y Casal, 1995) o *Halimium alyssoides* (Lam.) Greuter (Rivas, 2015) que tenían un abundante banco de semillas en el suelo (Reyes y Quintero, 2001; Trabaud, 2000; Valbuena y Trabaud, 2001). Probablemente, las altas temperaturas y el humo de áreas de alta severidad estimularon fuertemente la germinación del banco de semillas del suelo (Rivas, 2015), resultando en una gran cantidad de plántulas en el primer año después de incendio que aumentaron su cobertura con el tiempo. En la comunidad de *S. atrocinerea*, la cobertura leñosa de las áreas control (97.7%) fue significativamente mayor que la alcanzada en los años post incendio estudiados (67.3% en baja severidad y 66% en alta severidad después de 4 años de regeneración post incendio). En esta comunidad, cada año la cobertura leñosa aumentó significativamente en comparación con la anterior (Figura 11b, $p < 0.001$), pero la severidad no afectó significativamente a la regeneración de la cobertura leñosa (Figura 11b).

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

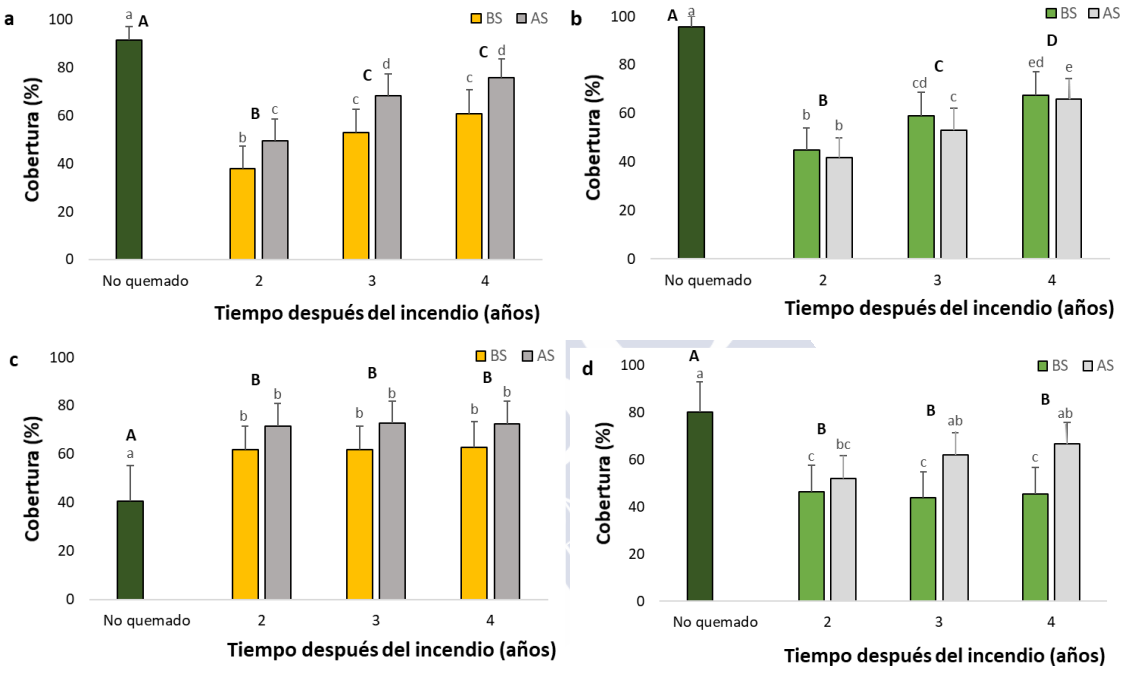


Figura 11. Cobertura horizontal de especies leñosas y herbáceas alcanzada en áreas control y áreas quemadas 2, 3 y 4 años después del incendio con diferentes niveles de severidad del fuego en las comunidades de *C. scoparius* y *S. atrocinerea*. a) cobertura leñosa de la comunidad de *C. scoparius*, b) cobertura leñosa de la comunidad de *S. atrocinerea*, c) cobertura herbácea de la comunidad de *C. scoparius*, d) cobertura herbácea de la comunidad de *S. atrocinerea*. BS: baja severidad y AS: alta severidad. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre la cobertura de áreas con diferente severidad y diferentes letras mayúsculas indican diferencias entre la cobertura de la comunidad control y la comunidad regenerada en los años posteriores al incendio.

La cobertura herbácea de la comunidad de *C. scoparius* fue significativamente menor en las áreas no quemadas (40.6%) que en las áreas quemadas (62.9% en baja severidad y 72.6% en alta severidad después de 4 años de regeneración post incendio), tanto en baja severidad como en alta severidad ($p < 0.001$, Figura 11c, d). Fernández-García et al., (2019a) encontraron que la alta severidad favoreció el desarrollo de la cobertura de especies arbustivas en ecosistemas de *P. pinaster* con una composición muy similar de sotobosque, Bowman et al., (2014) encontraron lo mismo en ecosistemas de *Eucalyptus delegatensis* F. Muell. Ex R.T. Baker (un ecosistema dominado por una especie germinadora y con una composición específica muy diferente). La cobertura de especies herbáceas alcanzó la cobertura de la comunidad control en el segundo año posterior al incendio, siendo mayor en alta severidad que en baja severidad y manteniéndose esa cobertura en el tiempo. Probablemente, el mayor desarrollo de la cobertura leñosa reducirá la penetración de luz en los estratos inferiores (Kami et al., 2010) y eso llevará a una cobertura de los estratos inferiores más baja con el tiempo, y será menor en alta severidad que en baja severidad.

En la comunidad de *S. atrocinerea*, la cobertura herbácea control (80.2%) fue significativamente mayor que la de áreas quemadas (45.5% en baja severidad y 66.8% en áreas de alta severidad después de 4 años de regeneración post incendio) ($p < 0.001$, Figura 11d). Cuatro años de regeneración no fueron suficientes para igualar la cobertura leñosa y herbácea de la comunidad control. *S. atrocinerea* dispersa sus semillas a principios de primavera y no forma bancos de semilla persistentes. Mas bien, sus semillas germinan rápidamente o mueren en unas pocas semanas (Karrenberg y Suter, 2003, observación personal). El gran incendio de Monte Pindo de 2013 ocurrió en septiembre y en ese momento no había semillas disponibles para poder germinar, tanto en la zona quemada como fuera de ella. La regeneración de *S. atrocinerea* posterior al incendio se produjo inicialmente sólo a través de rebrote. En años posteriores, podrían haber llegado semillas de áreas no quemadas, pero la competencia por

los recursos ya era alta en el segundo año posterior al incendio. Como en la comunidad de *C. scoparius*, la estabilidad de la cobertura herbácea de la comunidad de *S. atrocinerea* con el tiempo podría estar relacionada con el aumento de la cobertura leñosa (Thrippleton et al., 2016). Después del incendio, la cobertura herbácea no cambió con el tiempo, ni en la comunidad de *C. scoparius* (Figura 11c, $p = 0.980$), ni en la comunidad de *S. atrocinerea* (Figura 11d, $p = 0.197$), pero la severidad sí afectó significativamente la regeneración en cada año de estudio ($p < 0.001$ en ambas comunidades). La cobertura obtenida en las zonas de alta severidad fue mayor que las zonas de baja severidad.

La severidad redujo el crecimiento en altura de las dos comunidades. La altura promedio de la comunidad de *C. scoparius*, en 4 años de desarrollo de la vegetación (102.5 cm en baja severidad y 74.3 cm en alta severidad) no alcanzó la altura de la comunidad control (223 cm). Sin embargo, detectamos un aumento significativo en la altura con el tiempo (Figura 12a, $p < 0.001$) y la severidad baja favoreció el crecimiento en altura de esta comunidad durante el tercer y cuarto año después de incendio ($p < 0.001$). En la comunidad de *S. atrocinerea*, las diferencias entre la altura promedio de la comunidad control (800.2 cm) y la comunidad regenerada (99.5 cm en baja severidad y 62.8 cm en alta severidad) fueron aún más notables (Figura 12b). Se detectaron diferencias significativas entre la comunidad control y la comunidad regenerada a los 2, 3 y 4 años después del incendio ($p < 0.001$), y también entre los dos niveles de severidad dentro de cada año posterior al incendio estudiado ($p < 0.001$). La altura promedio de ambas comunidades comenzó a recuperarse lentamente después de que el incendio, y la severidad del incendio marcaron diferencias en la regeneración, siendo la recuperación más rápida en las áreas de baja severidad que en las áreas de alta severidad. El menor crecimiento en altura en las áreas de alta severidad puede deberse a una menor fertilidad del suelo. En suelos ácidos, como los de este estudio, Fernández-García et al., (2019c) encontraron relaciones inversas entre varias propiedades del suelo (biomasa microbiana, fosfatasa, glucosidasa y C orgánico) y la

severidad del fuego. Asimismo, durante un mes y medio después del incendio de Monte Pindo, hubo lluvias muy fuertes (305 L/m^2) con un episodio de lluvia de 61.8 L/m^2 en 24h (Meteogalicia, 2021). Debido a las abundantes lluvias y la fuerte pendiente (aproximadamente un 25%) enormes cantidades de suelo y la fertilidad de este, fueron arrastradas. El daño fue probablemente mayor en áreas de alta severidad que en las de baja severidad, ya que la estabilidad de los agregados del suelo y el carbono orgánico del suelo disminuyeron con la severidad (Francos et al., 2018).

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

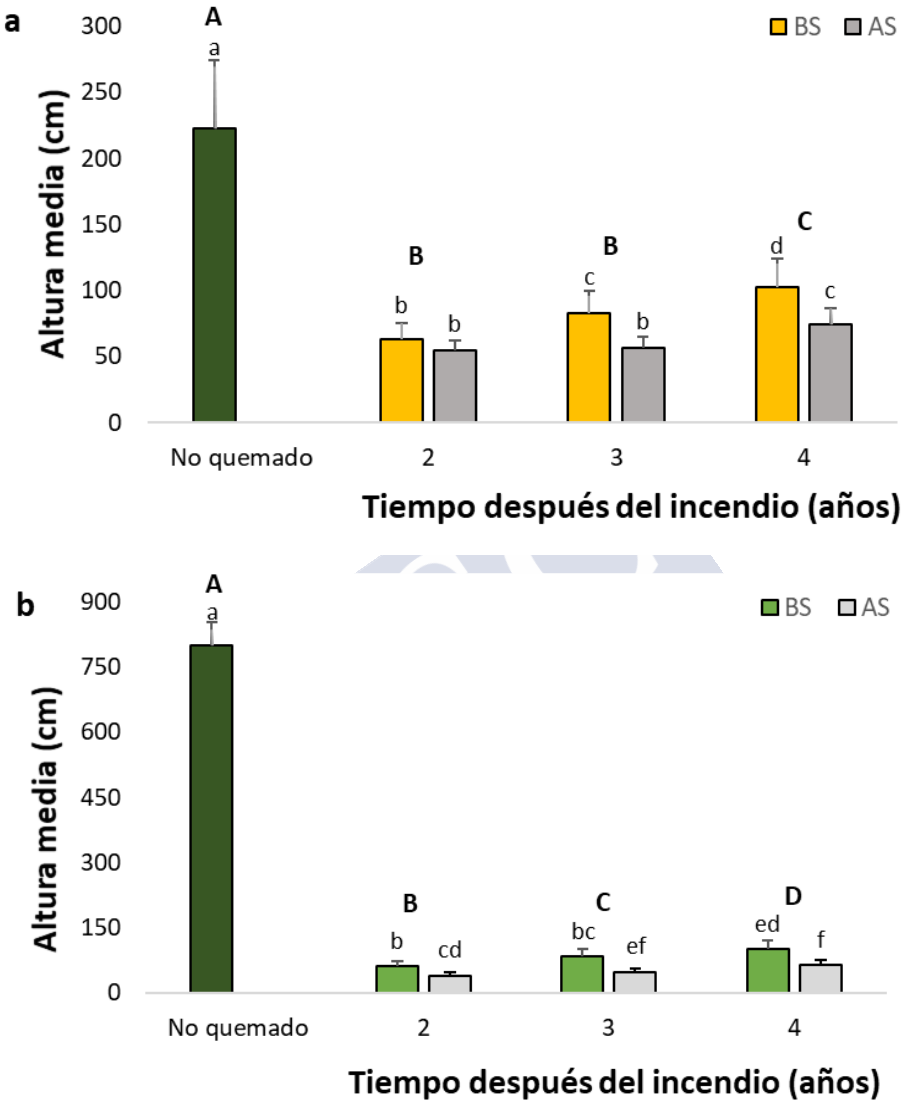


Figura 12. Altura promedio alcanzada en áreas control y áreas quemadas 2, 3 y 4 años después del incendio con diferente nivel de severidad en las comunidades de *C. scoparius* y *S. atrocinerea*. a) altura de la comunidad de *C. scoparius*, b) altura de la comunidad de *S. atrocinerea*. BS: baja severidad y AS: alta severidad. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre la severidad y diferentes letras mayúsculas indican diferencias entre la comunidad control y la comunidad regenerada en los años posteriores al incendio.

4.3. Capítulo 3: El fuego como conductor de la expansión de *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen en el SW de Europa

Este capítulo reproduce contenidos del siguiente artículo:

Fire as driver of the expansion of *Paraserianthes lophantha* (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe

García-Duro, J; Cruz, O; Casal, M; Reyes, O. Biological Invasions (2019), 21: 1427-1438

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Los factores de fuego, que a menudo ejercen efectos sobre la germinación de las especies y las características de los ambientes post fuego, tienden a crear condiciones favorables para la propagación de las especies invasoras. Ambos aspectos deben ser estudiados para conocer la expansión de las especies exóticas invasoras y proponer medidas de control.

4.3.1. Comportamiento reproductivo después de fuego

La germinación de *P. lophantha* sin fuego fue escasa, sólo alcanzó 0.8% de tasa de germinación (Figura 13). Los choques térmicos moderados (80ºC-5 min, 80ºC-10 min y 110ºC-5 min) produjeron una fuerte estimulación de la germinación: la germinación con el tratamiento 80ºC-10 min fue 21 veces superior a la germinación control (Bell et al., 1995). El calor rompió la latencia de las semillas y desencadenó procesos de germinación abundante, como se evidencia en otras especies leguminosas (Arán et al., 2017; Baeza y Roy, 2008; Reyes y Trabaud, 2009; Rivas et al., 2006). A medida que la temperatura superó 100ºC, el número de semillas escarificadas fue cada vez mayor. Sin embargo, también aumentó el porcentaje de semillas con embriones dañados o muertos. El aumento de la mortalidad fue notable por encima de 110ºC-10 min. Los choques térmicos altos tendieron a detener la germinación completamente. El análisis de la varianza detectó diferencias significativas muy altas entre tratamientos ($p < 2.2e-16$) y la prueba de Tukey detectó diferencias entre el control y los tratamientos de choques térmicos moderados. Los tratamientos de humo, ceniza y carbón (carbón de *Ulex* y carbón de *Paraserianthes*) no modificaron la germinación porque no pudieron romper la latencia de las semillas. Otra especie invasora en Europa, *A. melanoxylon* también exhibió el mismo comportamiento con respecto al origen del carbón (Cruz et al., 2017). Bajas concentraciones de ceniza produjeron porcentajes de germinación cercanos al control, pero la germinación tendió a disminuir a medida que la concentración de ceniza aumentaba

llegando a 0% con el tratamiento de ceniza 5. Esta inhibición pudo ser debida a la gran diferencia en la presión osmótica dentro y fuera de las semillas, previniendo la entrada de agua (González-Rabanal y Casal, 1995). No obstante, existe la posibilidad de que estos factores de fuego (humo, ceniza, carbón) influyan en la germinación cuando se presentan en combinación con calor (Arán et al., 2012; Thomas et al., 2003).

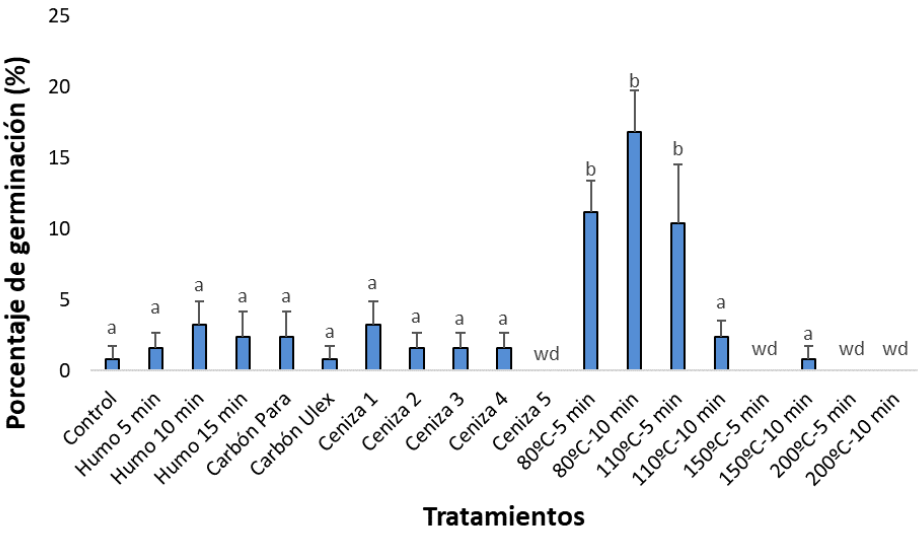


Figura 13. Media y error estándar ($\bar{X}$ ± SE) del porcentaje de germinación alcanzado con los tratamientos de fuego y con el tratamiento control. Las letras minúsculas indican diferencias significativas con respecto al control. wd significa que no hay dato de porcentaje de germinación. Carbón Para: carbón de *P. lophantha*.

El tiempo necesario para alcanzar la mitad de los eventos finales de germinación, T_{50}, fue 57 días en condiciones control (Figura 14); muchos tratamientos condujeron a valores más bajos de T_{50}. Existieron diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 2.2e-16$). Además, la tendencia general mostró que los tratamientos que incrementaron el porcentaje de germinación tendieron a reducir el T_{50} y viceversa. Por ejemplo, el T_{50} del tratamiento 80ºC-10 min y los

tratamientos con mayor temperatura fueron menores a 20 días y el T_{50} del tratamiento carbón *Ulex* fue 80 días. El T_{50} del tratamiento de humo 10 min fue significativamente mayor que el de 80ºC-10 min y los de los tratamientos de 110ºC, los cuales obtuvieron valores de germinación bastante similares a la germinación en condiciones control.

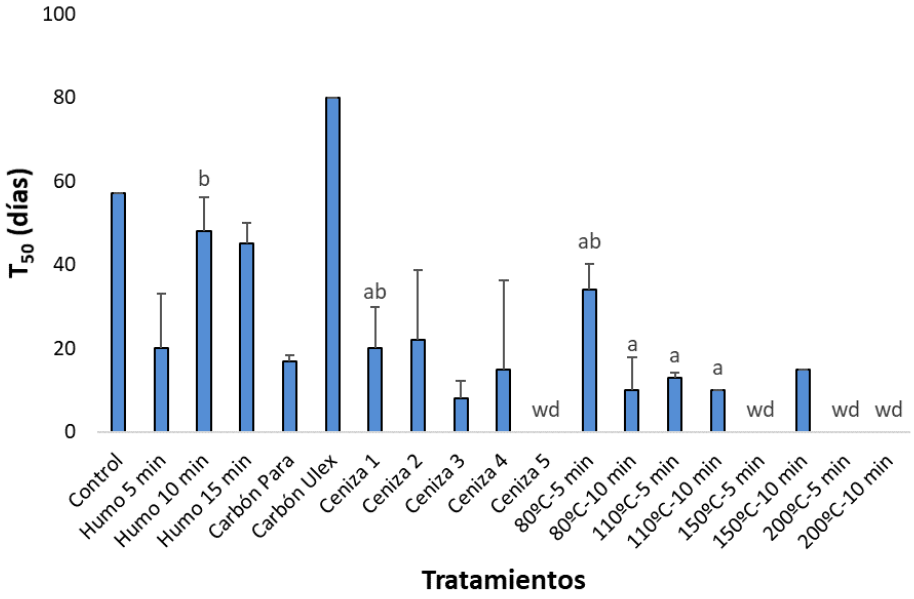


Figura 14. Media y error estándar ($\bar{X}$ ± SE) del T_{50} alcanzado con los tratamientos de fuego aplicados. Las letras minúsculas indican diferencias significativas con respecto al control. wd significa que no hay dato de T_{50}, ya que el porcentaje de germinación fue cero. Carbón Para: carbón de *P. lophantha*.

La viabilidad de las semillas control fue cercana al 100%, ya fuesen recogidas en 2015 o en 2016 (Figura 15). Los tratamientos 80ºC-5 min y 80ºC-10 min no cambiaron la viabilidad de las semillas; los choques térmicos superiores a 110ºC-5 min redujeron la viabilidad y los efectos negativos de los tratamientos aumentaron al incrementar la temperatura o al aumentar el tiempo de exposición al calor. Con el

tratamiento de 110ºC-5 min la viabilidad se redujo a 83.2% y 42.4% con 110ºC-10 min. El tratamiento 150ºC-5 min y los tratamientos posteriores mataron todas las semillas. El análisis de varianza detectó diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p < 2.2e-16$) y la prueba de Tukey encontró tres grupos. El primer grupo consistió en cuatro tratamientos: Control, 80ºC-5 min y 80ºC-10 min; el siguiente grupo estaba compuesto por el tratamiento 110ºC-5 min y el último grupo incluye los tratamientos 110ºC-10 min, 150ºC-5 min, 150ºC-10 min, 200ºC-5 min y 200ºC-10 min. La mayoría de las semillas, latentes en condiciones control y tratamientos térmicos moderados, murieron con fuertes choques térmicos.

El balance general entre la rotura de la cubierta de la semilla y la mortalidad del embrión resultó en una respuesta germinativa al calor común a otras especies leguminosas y no leguminosas en ambientes propensos a incendios (Arán et al., 2013; Reyes y Casal, 2008). A pesar de que muchas especies nativas tienen una fuerte respuesta positiva al fuego (Reyes y Casal, 2008), los incendios forestales promueven la propagación de *P. lophantha* porque el fuego tiene doble efecto, estimulando la germinación de semillas, como se indicó anteriormente, y reduciendo la resistencia competitiva de la vegetación nativa. Ambos efectos también tienen un efecto positivo significativo sobre el reclutamiento de plántulas de otras especies leguminosas germinadoras obligadas (Baeza y Roy, 2008; Pauchard et al., 2008). El reclutamiento de nuevas plantas ocurre principalmente los primeros meses después de incendio y, más tarde, el aumento de la cobertura depende del crecimiento de las plantas.

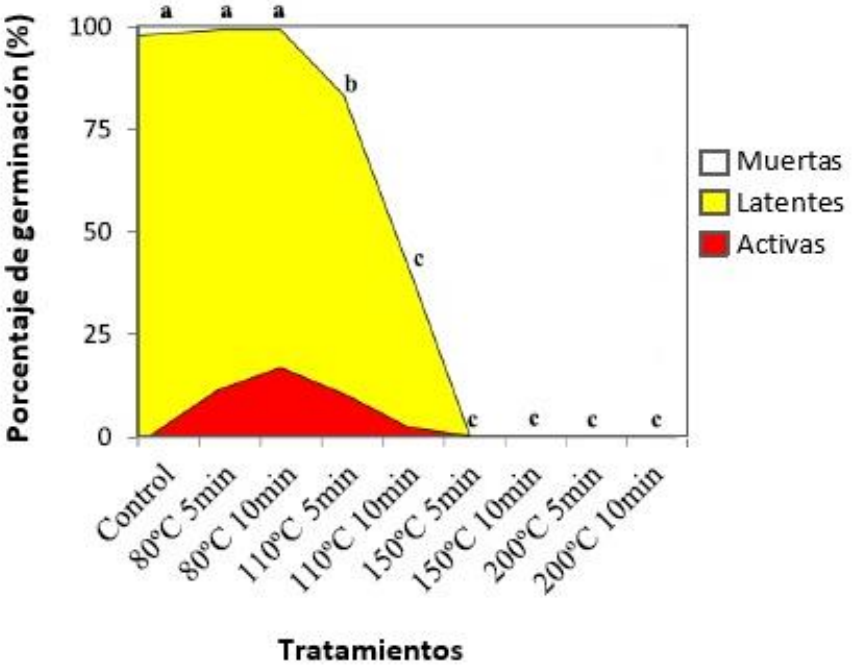


Figura 15. Semillas activas, latentes y muertas en condiciones control y tras tratamientos térmicos. Las letras minúsculas indican diferencias en el porcentaje de viabilidad de las semillas de *P. lophantha* después de los tratamientos térmicos.

4.3.2. Modelización de la expansión de *Paraserianthes lophantha*

Según el sistema SIOSE los matorrales ocuparon alrededor del 87% del área de estudio, las zonas boscosas alrededor del 9% y las tierras agrícolas y los sistemas naturales de cobertura baja alrededor del 2.5% y el 1.6%, respectivamente.

En 2016 los rodales de *P. lophantha* estaban ampliamente distribuidos en el Monte Pindo, pero algunos entornos, como los vertederos de desechos inertes no controlados, eran altamente susceptibles a la invasión de *P. lophantha* y muchas otras especies

exóticas. Estos entornos fueron los primeros en ser invadidos, alcanzado una gran cobertura antes de 2005 y fueron la fuente de invasión de nuevas áreas. *P. lophantha* también tendió a estar cerca de las carreteras y pistas forestales. Además, los bordes de las áreas agrícolas y los campos abandonados fueron particularmente afectados por *P. lophantha*. En cambio, ecosistemas naturales bien conservados con alta cobertura de vegetación y áreas con suelos poco desarrollados mostraron baja presencia y menor expansión de la especie.

Antes del incendio, la ocupación relativa era muy baja en todas las categorías de cobertura terrestre, 0.035% en tierras agrícolas y áreas artificiales, aproximadamente 0.015% en áreas boscosas y matorrales y 0.006% en sistemas naturales de cobertura baja. Cuatro años después del incendio, la cobertura de *P. lophantha* fue 15 veces mayor en las áreas boscosas, asociada al declive de los pinares los cuales difícilmente soportan alta recurrencia de fuego, 7 veces mayor en matorrales, 5.6 veces en tierras agrícolas, 4.9 veces en comunidades vegetales naturales con baja cobertura y 3.4 veces en áreas artificiales. Sin embargo, el manejo regular, las medidas de control específicas y la disminución de ambientes adecuados limitaron la expansión de *P. lophantha* en tierras agrícolas y áreas artificiales.

En 2017, tres años después del incendio, el área total ocupada por la proyección de plantas de *P. lophantha* fue de 1.99 ha, 7.5 veces más alta que la cobertura previa al fuego. Después del incendio, *P. lophantha* formó rodales densos (con más del 95% de cobertura vegetal debida a esta especie), remplazando a las comunidades nativas (ESM_1). Estos rodales fueron encontrados en áreas donde la especie ya estaba presente antes del incendio o en lugares a donde llegaron grandes cantidades de semillas procedentes de rodales vecinos existentes antes del incendio. Las plantas aisladas se encontraban generalmente alrededor de densos rodales post-incendio, dispersas en comunidades vegetales nativas.

No hubo grandes diferencias en el RSME mínimo de las cuatro funciones (ESM_2). La función 2 proporcionó el valor de RSME

menos ajustado (72.6). La RSME de la función 3 tendió a acercarse a la RSME de la función 2 cuando el parámetro z se acercó a 0, siendo 78.6 la RSME más baja con un valor z cercano a 0. La bondad de ajuste de la función 4 estaba en algún lugar en el medio de las funciones 2 y 3, y la RSME mínima fue 75.2. La función 4 fue la peor ajustada (90.1).

Además de la baja RSME, la necesidad de un número reducido de parámetros llevó a la selección de la función 2, que sólo necesita un parámetro, frente al resto de funciones, en particular la función 4 que requiere hasta de 3 parámetros.

Los pronósticos del modelo indicaron un aumento en el número de individuos y cobertura de *P. lophantha* después de cada incendio. Fuego tras fuego, *P. lophantha* es capaz de colonizar nuevas áreas siguiendo un modelo de propagación discontinua temporal donde la expansión de la especie está fuertemente ligada a los incendios forestales, como demuestra el modelo. El aumento en el número de individuos también estuvo relacionado con un fuerte aumento de la cobertura, generación tras generación e incendio tras incendio, hasta que no hubo espacio suficiente para más plantas (Figura 16). El mayor aumento en cobertura y número de plantas se encontró entre el primer y el segundo fuego; la cobertura después del incendio de 2013 fue muchas veces mayor que después del incendio de 2005, cuando un pequeño número de plantas invadieron el área por primera vez. Sin embargo, dado que la mayoría de las plantas madre iniciales estaban ubicadas en un borde del área de estudio y parte del área está en contacto con el mar, esto limitó la cobertura post-incendio en incendios posteriores a 2013; la población sólo pudo extenderse en una dirección después de algunos incendios. La cobertura de *P. lophantha* también aumentó después de cada incendio siguiendo una curva sigmoidea. Los aumentos más fuertes en la cobertura se detectaron durante los primeros dos años después de incendio. El aumento de la cobertura después de 2.5 años fue bajo debido a la competencia entre plantas dentro de los rodales y la disminución en el número de plantas a lo largo del tiempo. El aumento de la cobertura

después de 4 años fue particularmente bajo después de los últimos incendios (el tercer y cuarto incendio), cuando la mayoría de las plantas formaban parte de los rodales grandes y densos.

Los niveles iniciales más altos de invasión generalmente ocurren en suelos agrícolas, urbanos e industriales (Chytrý et al., 2009). Las especies exóticas a menudo se introducen por primera vez en áreas urbanas, por lo que a menudo son puntos críticos para las invasiones (McLean et al., 2017) los cuales albergan poblaciones significativas de taxones de plantas que pueden extenderse a áreas naturales circundantes para iniciar invasiones (McLean et al., 2017). Los entornos propensos a la invasión se asociaron a paisajes humanos; abandonados y ambientes perturbados, a menudo asociados con el declive de los ecosistemas nativos. Los ambientes improductivos y ecosistemas naturales inalterados rara vez fueron invadidos por *P. lophantha*. El manejo regular, las medidas de control específicas y la disponibilidad de nuevos ambientes adecuados limitaron la expansión de *P. lophantha* en tierras agrícolas y áreas artificiales.

A pesar de que las semillas de *P. lophantha* carecen de estructuras específicas para la dispersión, se extienden a otras áreas. La barocoria, la dispersión de las semillas por efecto de la gravedad y su propio peso específico fue probablemente el principal tipo de dispersión y la densidad de las semillas pesadas disminuyó rápidamente más allá de los límites del rodal, pero otros tipos de dispersión como la zoocoría o la dispersión de las vainas por el viento no debería ser ignorada. De hecho, la dispersión de semillas por el agua ya se produjo en algunas poblaciones, como Weber (2003) encontró en otras áreas geográficas. La importancia de tales métodos reside en que les permite dispersar las semillas a largas distancias. Estos eventos puntuales, si tienen éxito, desencadenarán nuevos procesos de invasión, amenazando tanto a los ecosistemas naturales, como a los manejados, particularmente bajo incendios recurrentes. Por lo tanto, incluso siendo escasos, tienen consecuencias ecológicas muy graves.

En cualquier caso, la expansión de *P. lophantha* suele estar asociada a la actividad humana por su introducción, dispersión o promoción mediante la creación de condiciones adecuadas para el reclutamiento y la permanencia. Estas condiciones suelen cumplirse en ambientes artificiales y manejados (Chytrý et al., 2009; Davis et al., 2000; Masocha et al., 2011; McLean et al., 2017).

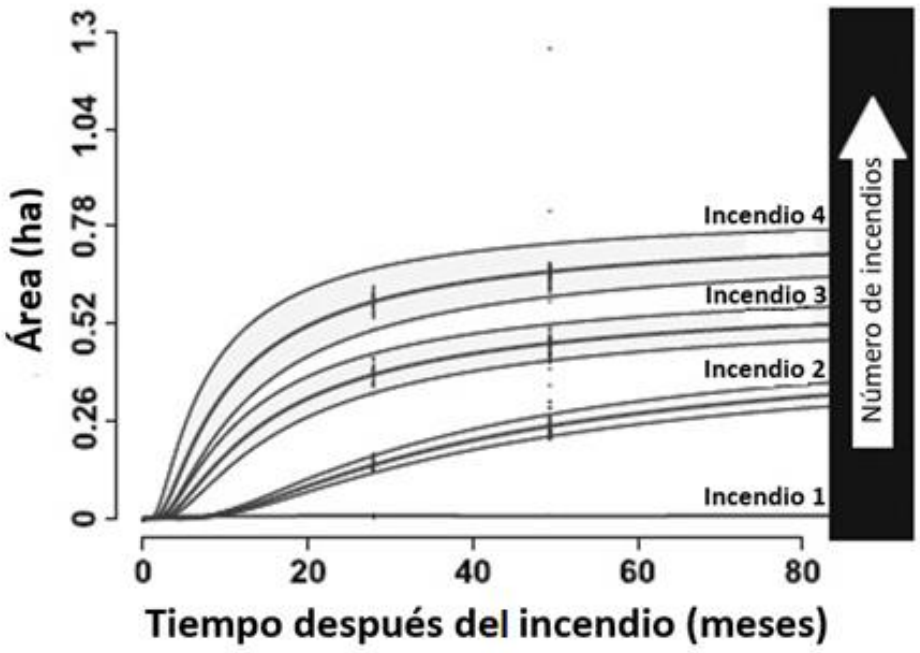


Figura 16. Media e intervalo de confianza del 95% de la cobertura post-incendio de *P. lophantha* según el modelo de expansión de fuego después de 4 incendios forestales en el área propensa a la invasión en el Monte Pindo utilizado para modelar la propagación de *P. lophantha*.

4.3.3. Propuestas de manejo

P. lophantha es una especie germinadora obligada (Bell et al., 1995) que no puede sobrevivir después de tala. Por lo tanto, cortar el rodal antes del tercer año después de la emergencia (aproximadamente 4 años) es un método apropiado para evitar la acumulación de nuevas semillas en el banco de semillas del suelo. La emergencia y el reclutamiento de las plántulas deben controlarse después de los incendios forestales y las quemas controladas cortando o retirando las plantas porque el calor escarifica las semillas y promueve su germinación.

Prevenir el crecimiento y establecimiento temprano de las plántulas es la clave para controlar *P. lophantha*, y la recuperación temprana de la vegetación nativa después de incendio ayudará a prevenir la recolonización de áreas quemadas y la invasión de nuevas especies. La siembra de semillas de especies nativas altamente resilientes, que germinen pronto y recubran bien las áreas quemadas contribuirá a este propósito. En las zonas atlánticas del suroeste de Europa, este papel podrían desempeñarlo *U. europaeus* y *C. scoparius*. Ambas especies germinan temprano e intensamente después del fuego, crecen rápido y forman rodales tan compactos que la luz del sol apenas atraviesa el dosel, lo que impide el desarrollo de plántulas de *P. lophantha*.

4.4. CAPÍTULO 4: NICHO REGENERATIVO DE LAS INVASORAS *ACACIA DEALBATA* LINK, *AILANTHUS ALTISSIMA* (MILL.) SWINGLE Y *ROBINIA PSEUDOACACIA* L. Y POSIBLES ESPECIES NATIVAS BARRERA DE ELLAS EN RELACIÓN CON EL FUEGO.

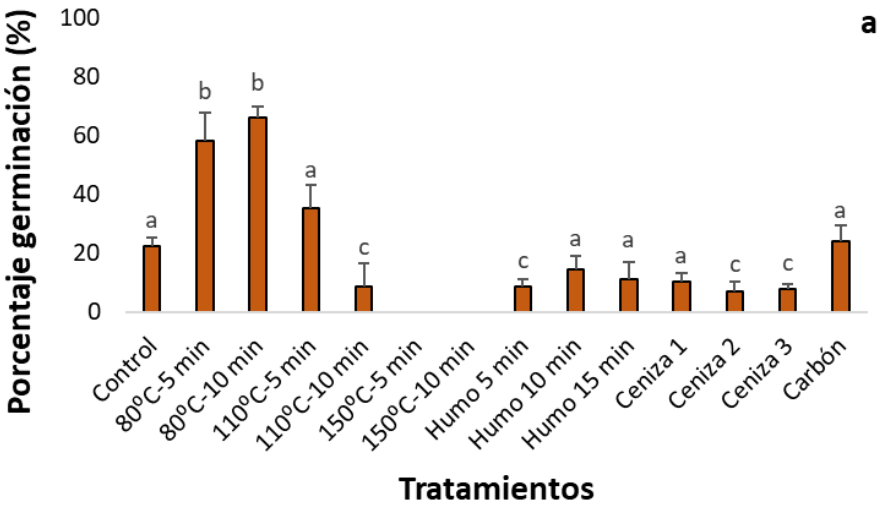
USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

4.4.1. Comportamiento reproductivo de las especies invasoras

4.4.1.1. Porcentaje de germinación

El comportamiento regenerativo de las semillas de las tres especies estudiadas fue diferente y los porcentajes de germinación variaron según la especie y el tratamiento (Figura 17). Los análisis estadísticos detectaron diferencias significativas ($p < 0.001$) entre el tratamiento control y algunos factores de fuego en las tres especies estudiadas. *A. dealbata* alcanzó un valor de germinación de 22.4% en el tratamiento control (Figura 17a), *A. altissima* alcanzó un valor de 24.8% (Figura 17b) y el valor de *R. pseudoacacia* fue de 52% (Figura 17c).



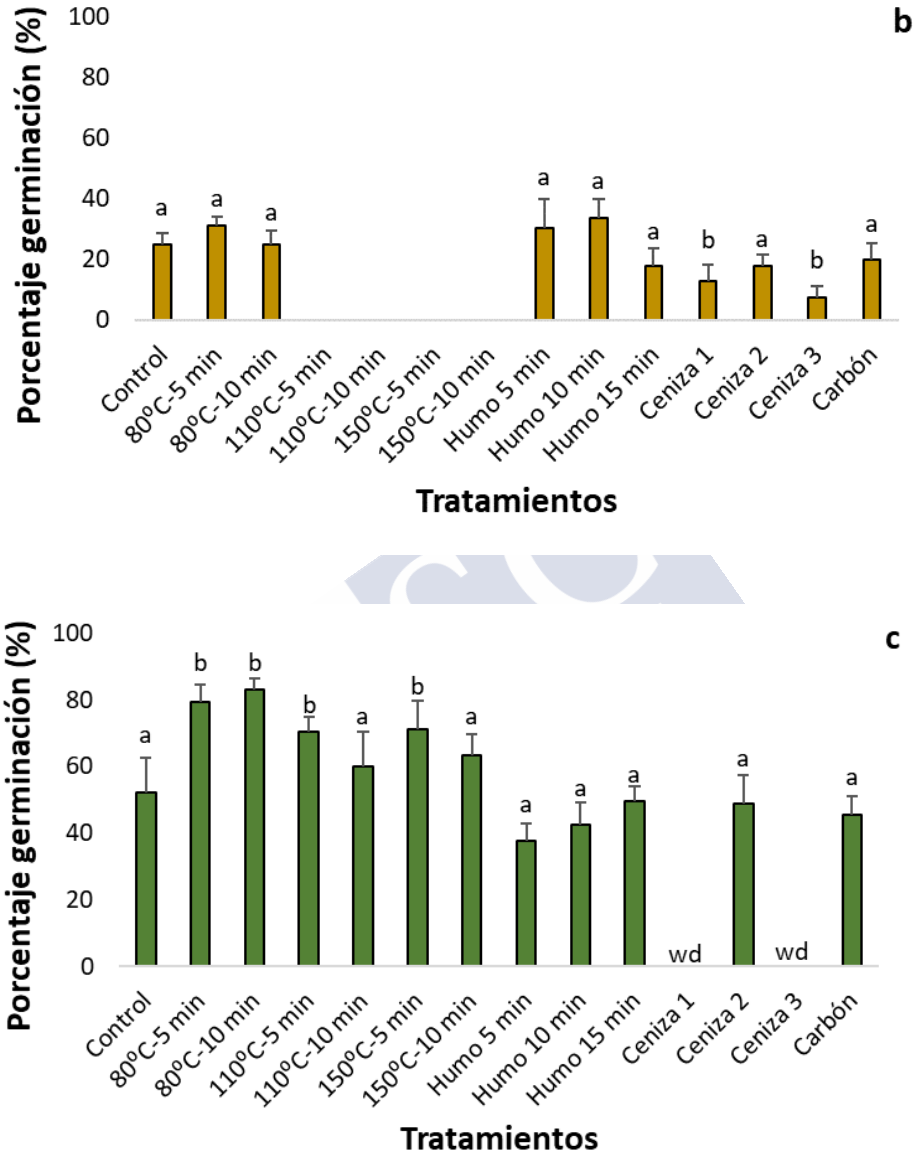


Figura 17. Porcentajes de germinación ($\overline{X}$ ± SE) alcanzados por semillas de *A. dealbata* (a), *A. altissima* (b) y *R. pseudoacacia* (c). Las letras diferentes en las barras indican diferencias significativas entre los tratamientos de fuego y el tratamiento control. wd: sin datos.

Los tratamientos térmicos moderados (80ºC-5 min y 80ºC-10 min) aumentaron significativamente los porcentajes de germinación ($p < 0.001$) alcanzando valores de 59% y 65% en *A. dealbata* y, 79% y 83% en *R. pseudoacacia*, como también ocurre en otras especies de la familia Fabaceae, por ejemplo, en *A. melanoxylon* (Arán et al., 2017; Cruz et al., 2017), en *Acacia longifolia* (Andrews) Willd o *Acacia mearsii* De Wild. (Riveiro et al., 2020). En cambio, en *A. altissima* la germinación no fue modificada por el fuego (la mayoría de los tratamientos mantuvieron la germinación por debajo de 30%). Los tratamientos térmicos 110ºC-5 min y 150ºC-5 min estimularon la germinación de *R. pseudoacacia* ($p < 0.001$) hasta valores cercanos al 70% de germinación y 110ºC-10 min y 150ºC-10 min la mantuvieron en valores similares al control. La germinación de *A. dealbata* no se modificó con 110ºC-5 min, pero se redujo significativamente con 110ºC-10 min y choques térmicos más severos ($p < 0.001$). En *A. altissima*, los tratamientos 110ºC-5 min, 110ºC-10 min, 150ºC-5 min y 150ºC-10 min inhibieron completamente la germinación ($p < 0.001$). En *A. dealbata* los tratamientos más severos (150ºC-5 min y 150ºC-10 min) también anularon completamente la germinación.

Los tratamientos con humo ejercieron efectos diferentes en las 3 especies estudiadas. En *A. dealbata*, el tratamiento humo 5 min llevó la germinación a porcentajes significativamente menores que el tratamiento control ($p < 0.001$), mientras que con humo 10 min y humo 15 min la germinación no se modificó. Los porcentajes de germinación de *A. altissima* y *R. pseudoacacia* no se alteraron con ninguno de los tres tratamientos de humo aplicados a las semillas.

El factor ceniza no produjo estimulación de la germinación en ninguna de las 3 especies estudiadas. En *A. dealbata*, ceniza 1 no modificó la germinación respecto al tratamiento control (10.4%), pero los tratamientos de ceniza 2 y ceniza 3 la redujeron significativamente (7.2% y 8% respectivamente, $p < 0.001$). En contraste, el porcentaje de germinación de *A. altissima* fue modificado por ceniza 1 y ceniza 3, causando disminuciones significativas del porcentaje de germinación ($p < 0.001$). El único tratamiento de ceniza aplicado a *R*

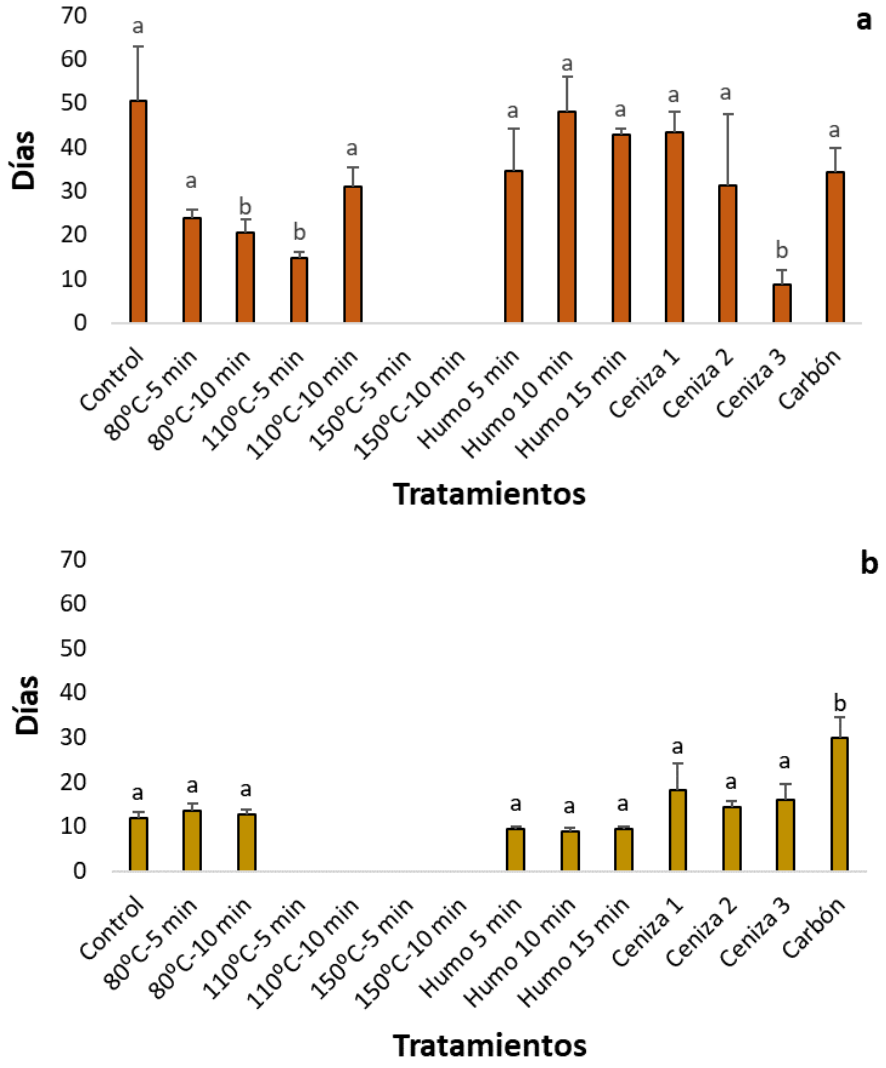
pseudoacacia fue ceniza 2 y no cambió significativamente el porcentaje de germinación control obtenido (48.8%). Con respecto al factor carbón, los porcentajes de germinación de las tres especies fueron similares a los respectivos tratamientos control. En resumen, algunos tratamientos térmicos estimularon la germinación de *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, mientras que los otros factores de fuego no modificaron la germinación control, tal como Arán et al., (2013) encontraron en *A. melanoxylon* y Kulkarni et al., (2007) en *Acacia hebeclada* DC., *A. mearsii* y *Acacia robusta* (A. Gray). Las semillas de estas especies tienen cubiertas duras que evitan la imbibición de semillas y solo un pequeño porcentaje de semillas pueden germinar sin actuación del fuego (Masaka y Yamada, 2009). La dilatación y contracción provocada por los choques térmicos producen fisuras en las cubiertas seminales por las que el agua puede entrar al embrión y, en consecuencia, se produce la estimulación de la germinación (Hunt et al., 1999). En *A. altissima* ningún tratamiento produjo estimulación de la germinación y los tratamientos con temperaturas superiores a 100ºC anularon toda la germinación en esta especie, probablemente debido a la deshidratación de sus semillas. Las semillas de *A. altissima* son muy sensibles a la deshidratación, pueden morir si están en la superficie del suelo (Auld y Denham, 2006; Cheplick y Quinn, 1987) y sobrevivir si se entierran, incluso a tan sólo unos pocos centímetros de profundidad (Guthrie et al., 2016; Tozer y Auld, 2006).

En base a los resultados obtenidos en este estudio, se puede decir que *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* son especies dependientes del fuego y *A. altissima* es una especie sensible al fuego según el modelo funcional regenerativo de Reyes y Casal, (2008). De las tres especies estudiadas, *A. altissima* es la única en la que se puede reducir el porcentaje de germinación mediante quemas controladas ya que los choques térmicos moderados reducen en gran medida su germinación.

4.4.1.2. T_{50}

En las tres especies estudiadas, el tiempo necesario para que la germinación alcance el 50% de su valor final sigue diferentes

patrones. El tiempo de germinación en el tratamiento control de *A. dealbata* fue de 50 días, el de *A. altissima* de 12 días y el de *R. pseudoacacia* de 5 días (Figura 18). Constán, (2012) encontró tiempos de germinación similares en semillas de *A. altissima* de diferentes localidades del este de España cuando se sometieron a diferentes temperaturas de incubación.



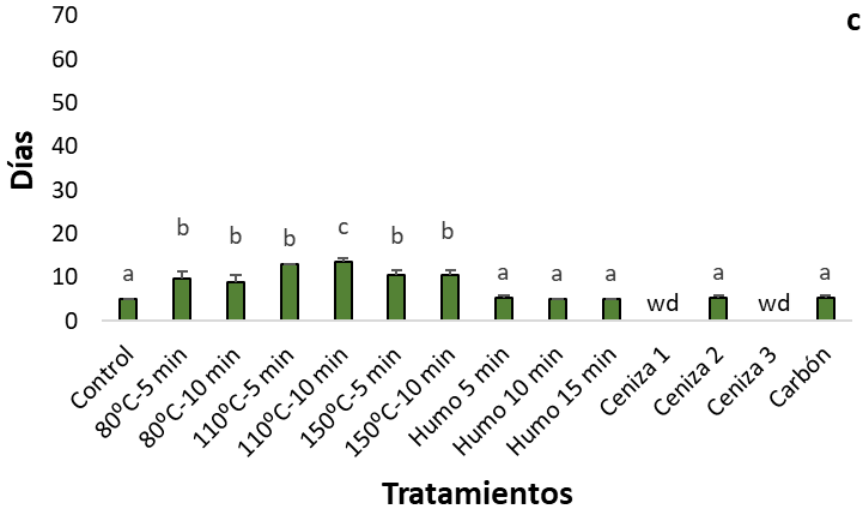


Figura 18. T_{50} ($\bar{X}$ ± SE) alcanzado por semillas de *A. dealbata* (a), *A. altissima* (b) y *R. pseudoacacia* (c). Los tratamientos con porcentaje de germinación cero no tienen valor de T_{50}. Las letras diferentes en las barras indican diferencias significativas entre los tratamientos al fuego y el tratamiento control. wd: sin datos.

El comportamiento de *A. dealbata* con respecto a esta variable fue el más diferente de todos. Casi todos los tratamientos realizados en *A. dealbata* no mostraron diferencias significativas con el tratamiento control (Figura 18a). Solo existen tres tratamientos con T_{50} menor que el tratamiento control, que fueron 80ºC-10 min, 110ºC-5 min y ceniza 3 ($p < 0.001$). Los choques térmicos indicados redujeron el tiempo de germinación a 22 días. Con el tratamiento ceniza 3, el T_{50} se quedó en 9 días, produciéndose diferencias significativas con respecto al tratamiento control ($p < 0.001$). Este resultado debe tomarse con especial cuidado porque las semillas sujetas a ceniza 3 obtuvieron un tiempo de germinación bajo, pero también un bajo porcentaje de semillas germinadas (11 de 125 semillas) y la última germinación ocurrió en el día 95 de incubación. Los tratamientos con humo, ceniza 1, ceniza 2 y carbón alcanzaron valores de T_{50} similares al del tratamiento control (entre 35-45 días). Los choques térmicos y la

escarificación mecánica y química (Ghassali et al., 2012; Pedrol et al., 2018) aceleran enormemente la germinación de *A. dealbata*. Tanto los tratamientos térmicos como la escarificación rompen la cobertura de las semillas, lo que permite la imbibición de las semillas y el inicio del desarrollo del embrión, acelerando así la germinación.

Ailanthus altissima mostró valores de T_{50} similares al tratamiento control con todos los tratamientos de fuego aplicados, obteniendo valores en un rango de 9 a 18 días (Figura 18b). Los choques térmicos dieron como resultado valores de T_{50} de 13 días, los tratamientos con humo produjeron valores aproximadamente de 9 días y los tratamientos con ceniza alrededor de 16 días y no fueron significativamente diferentes del control. Hay que destacar la existencia de diferencias significativas entre el tratamiento de carbón y el tratamiento control ($p < 0.001$), el cual incrementó el T_{50} hasta llegar a 30 días.

El valor control de T_{50} de *R. pseudoacacia* fue muy corto, 5 días. Todos los choques térmicos estudiados produjeron incrementos significativos de T_{50} ($p < 0.001$, Figura 18c). Los choques térmicos de 80ºC y 150ºC retrasaron la germinación y duplicaron el T_{50} a 10 días, aproximadamente. Los choques térmicos de 110ºC retrasaron la germinación y dejaron el T_{50} en más de 13 días. Los tratamientos con humo, ceniza y carbón no modificaron significativamente la tasa de germinación (5 días con todos estos factores de fuego). Masaka y Yamada, (2009) estudiando el efecto de diferentes choques térmicos en semillas enterradas en el suelo y semillas control y Jastrzębowski et al., (2017) estudiando semillas escarificadas artificialmente obtuvieron valores de tiempo de germinación muy similares en individuos y poblaciones de *R. pseudoacacia* en Japón y Polonia, respectivamente. Por tanto, este rasgo parece ser bastante uniforme en semillas de diferentes partes del mundo y no se modifica con el fuego.

4.4.1.3. Distribución temporal de la germinación

La germinación de las tres especies estudiadas se extiende mucho en el tiempo con algunos tratamientos, hasta casi los 110 días en *A. dealbata* y *R. pseudoacacia*, y 66 días en *A. altissima* (Figura 19), por lo que su ventana de germinación les permite beneficiarse de diferentes condiciones ambientales que podrían darse en ese tiempo (Gioria et al., 2018). El tratamiento control de *A. dealbata* se inició el día 13 y se distribuyó durante 106 días. Sin embargo, la mayoría de los choques térmicos adelantaron el inicio de la germinación al día 8 y concentraron su germinación en los primeros 40 días, mientras que con 80ºC-5 min se produjeron germinaciones hasta el día 62 y con 80ºC-10 min hasta el día 84 (Figura 19a). Con los tratamientos de humo y ceniza, no se dio un período de germinación temprana substancial, en cambio, con el tratamiento de carbón se registró una tasa de germinación más alta entre los días 20 y 39 (Figura 19b).

En estas especies que disponen de una gran ventana temporal se pudo haber seleccionado la estrategia de producir plántulas en diferentes momentos, de modo que algunas siempre puedan sobrevivir a condiciones adversas que se dan en momentos puntuales. Esta característica es compartida con otras especies arbóreas leguminosas como *A. melanoxylon* (Arán et al., 2017) o *A. longifolia* y *A. mearnsii* (Riveiro et al., 2020). Por lo general, los tratamientos de fuego no modifican este patrón temporal de la germinación, salvo con choques térmicos de 110ºC y 150ºC, que lo dejan en unos 20 días como máximo. Esta característica aumenta la amenaza de invasión de estas EEI para las especies nativas, ya que en muchos casos estos choques térmicos reducen la tasa de germinación de las especies nativas, pero no acortan su ventana de germinación (Reyes y Casal, 2006; Reyes y Trabaud, 2009; Rivas et al., 2006).

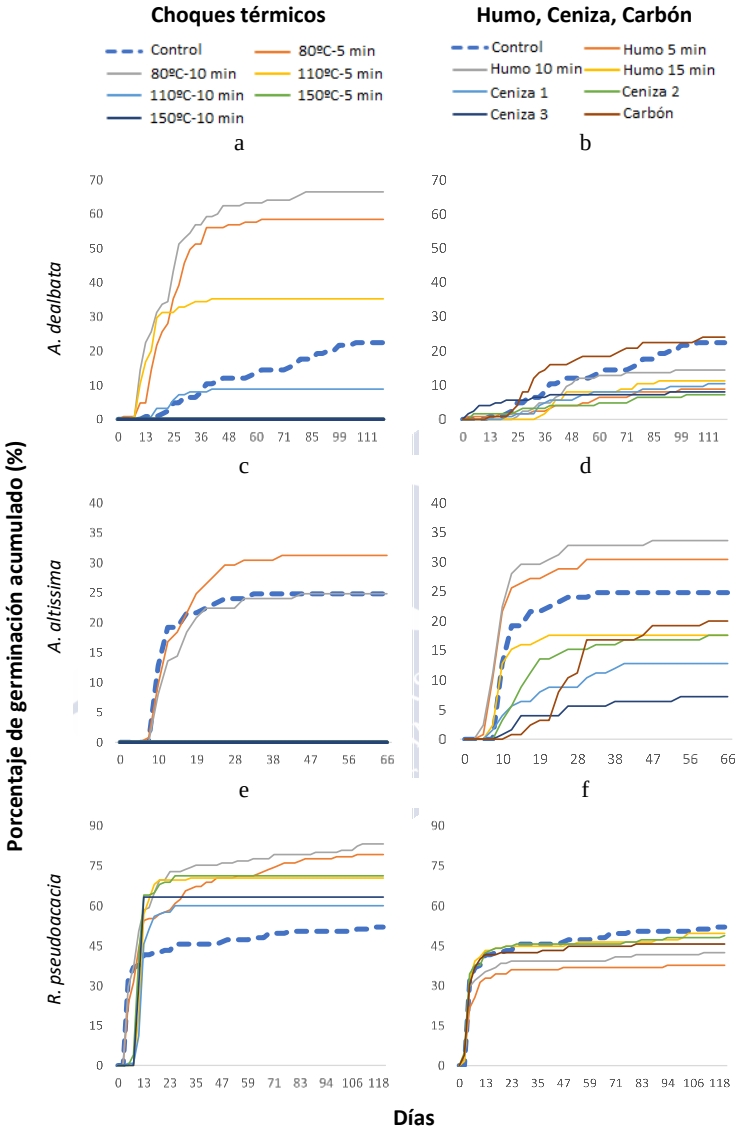


Figura 19. Distribución temporal de la germinación de *A. dealbata*, *A. altissima* y *R. pseudoacacia*. La primera columna muestra los tratamientos térmicos realizados sobre las tres especies: *A. dealbata* (a), *A. altissima* (c) y *R. pseudoacacia* (e) y la segunda columna muestra los tratamientos de humo, ceniza y carbón sobre *A. dealbata* (b), *A. altissima* (d) y *R. pseudoacacia* (f). La línea discontinua representa el tratamiento control en los 6 gráficos.

El tratamiento de germinación control de *A. altissima* comenzó el día 10 y finalizó el día 33. Con 80ºC-5 min, la distribución temporal de la germinación de *A. altissima* siguió un patrón similar al del tratamiento control hasta el día 17 y luego superó ampliamente el porcentaje de germinación diario hasta el día 40, después del cual cesaron las germinaciones (Figura 19c). Con 80ºC-10 min la germinación fue casi siempre un poco menor que la del tratamiento control hasta que se igualaron alrededor del día 45. Los tratamientos humo 5 min y humo 10 min exhibieron un patrón de germinación paralelo al del tratamiento control, pero con mayor germinación diaria (Figura 19d). El tratamiento humo 15 min también siguió un patrón similar, pero con menor germinación diaria que el tratamiento control. Las semillas tratadas con los tratamientos con ceniza comenzaron a germinar entre los días 7 y 10, pero los incrementos diarios fueron menores que con el tratamiento control y completaron la germinación alrededor del día 60. Con el tratamiento con carbón, las semillas comenzaron a germinar el día 12 y experimentaron aumentos considerables entre los días 24 y 31, terminando el día 60.

La distribución temporal de la germinación de las semillas de *R. pseudoacacia* sometidas a choques térmicos siguió una tendencia de germinación temprana y rápida (Figura 19e). Las primeras germinaciones comenzaron entre el día 5 y 9 después de la siembra. El día 13 todos estos tratamientos superaron al tratamiento control en número de germinaciones. El período de mayor aumento de la germinación diaria ocurrió entre los días 5 y 25. Los tratamientos de 80ºC presentaron una germinación prolongada en el tiempo, finalizando a los 105 días. Los tratamientos de 110ºC y 150ºC indujeron un aumento muy rápido de la germinación entre los días 9 y 13, y a partir del día 26 no hubo germinaciones. La germinación comenzó el día 2 con los tratamientos de humo, ceniza y carbón y alcanzó el mayor incremento antes del día 16, después continuó con pequeños incrementos hasta el día 111 (Figura 19f).

Por tanto, el fuego favorece la expansión de *A. dealbata* y *R. pseudoacacia* al estimular la germinación de sus semillas. De las dos

especies, *R. pseudoacacia* exhibió un potencial invasor mayor que *A. dealbata* porque su germinación es estimulada por una gama más amplia de intensidades de fuego. También germina antes, por lo que compite mejor por el establecimiento de sus plántulas a medida que avanza el tiempo. Estas ventajas germinativas pueden explicar la gran expansión de *R. pseudoacacia* en Europa. Además, hemos encontrado que el fuego no favorece la germinación de *A. altissima*, ni al estimular su porcentaje de germinación ni al adelantarlo. Algunos tratamientos de calor y ceniza redujeron la germinación y el carbón la retrasó. Por lo tanto, las quemas controladas podrían usarse para controlar la germinación de *A. altissima*, pero sería necesario investigar cómo actúa el fuego sobre su rebrote.

4.4.2. Nicho regenerativo de posibles especies barrera de plantas exóticas invasoras (PEI)

Para identificar posibles especies barrera de las 3 EEI estudiadas, llevamos a cabo una amplia revisión bibliográfica, enfocada en 47 especies de 11 familias (Tabla 5). Todas ellas son especies autóctonas y abundantes en diferentes regiones de Europa y viven en zonas propensas a incendios forestales. Como primera característica de selección, examinamos arbustos y árboles de gran porte. En segundo, lugar, analizamos su comportamiento germinativo en relación con el fuego y la altura de sus plántulas en los primeros años de vida, así como la altura alcanzada por individuos adultos.

Tabla 5. Porcentaje de germinación, valores de T_{50} y días totales que tardan en germinar (patrón temporal) de especies de arbustos de porte alto y especies arbóreas nativas de Europa. Se indican valores de control y los obtenidos con el tratamiento más estimulante de cada especie, junto con la familia, el país de recolección de semillas y la referencia bibliográfica.

Especies	Familia	% Control	T_{50} Control	Patrón temporal (días)	Tratamiento estimulante	% Tratamiento	T_{50}	Tiempo (días)	País	Referencia
A. lainzii	Fabaceae	5.3	30	150	100ºC-7.5 min	99.3	14	150	España	Boedo, 2002
A. glutinosa	Betulaceae	10 ± 1	-	84	-	-	-	-	Australia	Crosti et al., 2006
A. unedo	Ericaceae	90	18	52	-	-	-	-	Grecia	Bertsouklis y Papafotiou, 2013
B. pendula	Betulaceae	33.5	15	40	-	-	-	-	España	Reyes et al., 1997
C. sativa	Fagaceae	58	53	130	-	-	-	-	Francia	Bacilieri et al., 1993
*C. intermedia***	Fabaceae	21	-	90	80ºC-5 min	88	-	-	España	Buhk y Hensen, 2006
C. siliqua	Fabaceae	78.5	10	60	100ºC-5 min	98.9	-	60	España	Ortiz et al., 1995
C. laurifolius	Cistaceae	68	-	42	-	-	-	42	España	Rosario Nuñez et al., 2003
C. colurna	Betulaceae	36.3	-	30	Pretratamiento	91.3	-	30	Turquía	Arslan, 2020
C. multiflorus	Fabaceae	15 ± 3.8	16	72*	100ºC-7.5 min	67.3 ± 9.8	30*	122*	España	Reyes y Boedo, 2001
*C. reverchonii***	Fabaceae	4.6	24	60	90ºC-10 min	80.3	37.5	60	España	Herranz et al., 1998
C. scoparius	Fabaceae	3.2 ± 3.4 5 ± 1.6	28.3 -	99* 100	80ºC-10 min 110ºC-5 min	27.2 ± 12.8 25 ± 3.9	62.6 -	152* 100	España Reino Unido	Cruz et al., 2020 Hanley, 2009
C. striatus	Fabaceae	11.2 ± 7.2 12	13.4 22	70* 60	110ºC-10 min 120ºC-10 min	57.6 ± 9.2 76	40.6* 36.5	92* 60	España España	Rivas et al., 2006 Herranz et al., 1998
E. australis	Ericaceae	26 ± 3.4	-	76	70ºC-1 hora	59.8 ±4.3	-	76	España	Cruz et al., 2003
F. excelsior	Oleaceae	24.5	-	98	-	-	-	-	Suecia	Tapper, 1992
F. ornus	Oleaceae	20 ± 4.7	-	84	-	-	-	-	Australia	Crosti et al., 2006

Especies	Familia	% Control	T_{50} Control	Patrón temporal (días)	Tratamiento estimulante	% Tratamiento	T_{50}	Tiempo (días)	País	Referencia
*G. florida***	Fabaceae	23	-	42	100ºC-5 min	46	-	42	España	Núñez-Regueira et al., 2003
*G. scorpius***	Fabaceae	28 ± 8.7	22	-	-	-	-	-	España	Reyes y Trabaud, 2009
H. atriplicifolium	Cistaceae	9	-	90	100ºC-30 min	65	-	-	España	Buhk y Hensen, 2006
H. lasianthum	Cistaceae	6.2 ± 1.7	7	-	120ºC-5 min	26 ±10.5	28	-	España	Valbuena et al., 2019
J. oxycedrus	Cupressaceae	14.6 ± 4	-	84	-	-	-	-	Australia	Crosti et al., 2006
O. europaea	Oleaceae	15.8	-	82.6	Escarificación	85.8	-	35	Etiopía	Bezu Bedada et al., 2018
P. latifolia	Oleaceae	91	35	-	-	-	-	-	España	Herranz et al., 2006
P. brutia	Pinaceae	92.5	15.7	85	-	-	-	-	Grecia	Skordilis y Thanos, 1995
P. halepensis	Pinaceae	91.4	17	42	-	-	-	-	España	Núñez y Calvo, 2000
P. nigra	Pinaceae	91 ± 2.6	4	14	-	-	-	-	España	Alvarez et al., 2007
P. pinaster	Pinaceae	97 ± 1.5 67 ± 15	14.4 13	41 -	- -	- -	- -	- -	España España	Alvarez et al., 2007 Valbuena et al., 2019
P. pinea	Pinaceae	25.6 ± 13	16.8	-	Exudado Humus	49.5 ± 20.2	16.1	-	España	Calvo et al., 2013a
P. radiata	Pinaceae	65	17	31	-	-	-	-	España	Reyes y Casal, 2001
P. sylvestris	Pinaceae	92.5	13	42	-	-	-	-	España	Núñez y Calvo, 2000
P. alba	Salicaceae	88	14	-	-	-	-	-	España	González et al., 2010
P. tremula	Salicaceae	98	44	63	-	-	-	-	Finlandia	Latva-Karjanmaa et al., 2003
*P. tridentatum***	Fabaceae	15 ± 6.1 11 ± 5.2	28.2 22	66* -	110ºC-5 min 120ºC-5 min	64.8 ± 12.5 79 ± 16.8	40.6* 44	82* -	España España	Rivas et al., 2006 Valbuena et al., 2019
Q. ilex	Fagaceae	97.3	68	154	-	-	-	-	España	Reyes y Casal, 2006

Especies	Familia	% Control	T_{50} Control	Patrón temporal (días)	Tratamiento estimulante	% Tratamiento	T_{50}	Tiempo (días)	País	Referencia
Q. pubescens	Fagaceae	92	24	130	-	-	-	-	Francia	Bacilieri et al., 1993
Q. pyrenaica	Fagaceae	65.6	55	343	Ceniza	80.2 ± 4.6	44	196	España	Reyes y Casal, 2006
Q. robur	Fagaceae	59.2	77	287	Humo 10 min	77.2 ± 5.9	86	231	España	Reyes y Casal, 2006
S. atrocinerea	Salicaceae	86.4 ± 3	4	8*	-	-	-	-	España	Cruz et al., 2020
*S. junceum***	Fabaceae	49 ± 9.1 40 ± 2.7	32 -	- 100	110ºC-5 min 95ºC-5 min	80 ± 6.7 69 ± 6.2	24 -	- 100	España Reino Unido	Reyes y Trabaud, 2009 Hanley, 2009
S. aria	Rosaceae	38.5	-	170	-	-	-	-	Francia	Devillez et al., 1980
S. aucuparia	Rosaceae	89.5	-	150	-	-	-	-	Reino Unido	Raspé et al., 2000
S. domestica	Rosaceae	76	-	160	-	-	-	-	República Checa	Prknová, 2015
S. torminalis	Rosaceae	42	-	150	-	-	-	-	Irán	Espahbodi et al., 2007
U. glabra	Ulmaceae	91.5	7	14	-	-	-	-	Turquía	Çiçek y Tilki, 2006
U. europaeus	Fabaceae	52 ± 10 50 ± 1.6 64 ± 4.8	17.8 - -	82 100 100	80ºC-10 min 110ºC-5 min 80ºC/95ºC-5 min	96.8 ± 3.3 97 ± 2 90 ± 3.1	16.8 - -	61 100 100	España Francia Reino Unido	Rivas, 2015 Hanley, 2009
*U. minor***	Fabaceae	2.7 ± 1.6	-	100	110ºC-5 min	73.3 ± 2.1	-	100	Reino Unido	Hanley, 2009
*U. parviflorus***	Fabaceae	11	43	100	80ºC-10 min	79.1	31	100	España	Baeza y Roy, 2008

*Datos no publicados previamente. **Especies no incluidas en el texto con el nombre científico: *Calicotome intermedia* C.Presl, *Cytisus reverchonii* (Degen & Hervier), *Genista florida* L., *Genista scorpius* (L.) DC., *Pterospartum tridentatum* (L.) Willk., *Spartium junceum* L., *Ulex minor* Roth, *Ulex parviflorus* Pourr.

Los requisitos para la germinación y los rasgos de las plántulas son los componentes principales del nicho regenerativo y determinan en gran medida el éxito de las especies exóticas en un nuevo entorno (McAlpine y Jesson, 2008). Entre las especies nativas de Europa que viven en ambientes propensos a incendios hay ejemplos de especies que tienen características regenerativas muy útiles para competir eficazmente con las plantas exóticas invasoras estudiadas y podrían ser buenas especies barrera de EEI.

De las 47 especies seleccionadas, 14 especies pertenecen a la familia Fabaceae, 7 especies a Pinaceae, 5 a Fagaceae, 4 a Oleaceae y Rosaceae, 3 especies a Betulaceae, Cistaceae y Salicaceae, 2 a Ericaceae y finalmente 1 especie a las familias Cupresaceae y Ulmaceae.

Estas especies a menudo exhiben diferentes comportamientos frente al fuego dependiendo de la familia a la que pertenecen. La familia Fabaceae presenta una germinación control entre el 5% y el 64% y con tratamientos térmicos puede alcanzar valores cercanos al 98% en muchas de las especies arbustivas recopiladas (Boedo, 2002; Hanley, 2009; Ortiz et al., 1995; Rivas, 2015). La única especie arbórea revisada en la familia Fabaceae es *Ceratonia siliqua* L. con alta germinación control (78.5%) y cercana al 100% con altas temperaturas (Ortiz et al., 1995). En general, la familia Pinaceae alcanza porcentajes de germinación control superiores a 90% y valores bajos de tiempo medio de germinación (15 días) (Alvarez et al., 2007; Núñez y Calvo, 2000; Skordilis y Thanos, 1995). Entre la familia de las Fagaceae, *Q. ilex* y *Quercus pubescens* Willd. presentan una germinación control superior a 90%, y *Q. pyrenaica*, *Quercus robur* L. y *Castanea sativa* Mill. superior a 60% (Bacilieri et al., 1993; Reyes y Casal, 2006). En la familia Oleaceae, *Fraxinus excelsior* L., *Fraxinus ornus* L. y *Olea europaea* L. tienen una germinación control baja (16-25%), pero la germinación de *O. europaea* aumenta aproximadamente al 90% con la escarificación de sus semillas (Bezu Bedada et al., 2018). *Phillyrea latifolia* L. destaca en esta familia por poseer una germinación control superior al 90%. En la familia

Rosaceae, *Sorbus aria* (L.) Crantz y *Sorbus torminalis* (L.) Crantz alcanzan germinaciones control cercanas a 40%, *Sorbus domestica* L. a 76% y *Sorbus aucuparia* L. a 90% (Devillez et al., 1980; Espahbodi et al., 2007; Prknová, 2015; Raspé et al., 2000). La familia Salicaceae, con dos especies del género *Populus* y una de *Salix* presenta una germinación control muy alta, entre 86% y 98% (Cruz et al., 2020; González et al., 2010; Latva-Karjanmaa et al., 2003). En la familia Cistaceae, las dos especies del género *Halimium* tienen muy baja germinación control y aumentan con los choques térmicos, así *Halimium atriplicifolium* (Lam.) Spach alcanza el 65% de germinación con 100ºC-30 min (Buhk y Hensen, 2006). Por otro lado, *Cistus laurifolius* L. presenta un 68% de germinación control y ésta no se modifica con calor (Rosario Nuñez et al., 2003). La familia Betulaceae tiene una baja germinación control, menos del 36%, experimentando gran estimulación con pretratamiento hormonal y con calor en *Corylus colurna* L. (91%) (Arslan, 2020). En la familia Ericaceae coexisten dos comportamientos diferentes. Mientras que *Arbutus unedo* L. muestra una germinación control alta (90%), la de *Erica australis* L. es baja (26%) pero es estimulada por el calor alcanzando el 60% con 70ºC-60 min (Cruz et al., 2003). Finalmente, *Juniperus oxycedrus* L. alcanza baja germinación control (15%) y *Ulmus glabra* Huds. alta (91%) y además germina en poco tiempo (14 días) (Çiçek y Tilki, 2006).

Así, las especies de las familias Fabaceae y Cistaceae poseen semillas duras y forman bancos de semillas en el suelo, persistentes por muchos años, y su germinación es estimulada por el fuego. Otras especies, como *Betula pendula* ROTH y *S. atrocinerea*, no forman bancos persistentes, pero producen una gran cantidad de semillas que pueden germinar rápidamente (Cruz et al., 2020; Reyes et al., 1997). También existen especies como *F. excelsior*, *P. latifolia*, *P. brutia*, *P. halepensis*, *Pinus nigra* J.F.Arnold, *P. pinaster*, *Pinus sylvestris* L., *Q. pubescens* o *U. glabra* que poseen porcentajes de germinación control muy altos (alrededor de 90%). *Populus alba* L. o *Populus tremula* L. combinan las dos características anteriores.

La tasa de germinación determina quien ocupa primero el espacio y atesora los recursos. Dentro de las especies nativas seleccionadas las que germinan más rápidamente son *H. lasianthum*, *P. nigra*, *S. atrocinerea* y *U. glabra*. Sin embargo, *A. altissima* y *R. pseudoacacia* también son muy rápidas en germinación, con respecto a este rasgo, las especies nativas solo podrían competir eficazmente con *A. dealbata*.

Una vez analizada la germinación de estas especies en relación con el fuego, se buscó información sobre la altura de plántulas de 1 o 2 años de vida y la altura de individuos adultos (Tabla 6).

La altura que alcanzan las plántulas en las primeras etapas de la vida es otra característica clave para competir con las plántulas de plantas exóticas invasoras y reducir su crecimiento a través de la competencia por la luz. Las tres EEI estudiadas requieren áreas bien iluminadas para vivir (Aguilera et al., 2015; Kowarik, 1995; Radtke et al., 2013), por lo que la sombra producida por las plántulas de otras especies impedirá su desarrollo. En las 36 especies de las que se encontró información, destaca la abundancia de especies de la familia Fabaceae. Las plántulas de *Adenocarpus lainzii* (Castrov.) Castrov., *C. scoparius* y *C. striatus* crecen rápidamente y alcanzan una altura notable en su primer año, llegando 1 m de altura (Cruz et al., 2020; Cruz et al., datos no publicados; Hanley, 2009; Rivas et al., 2006). Su altura en la edad adulta varía entre 2 y 3 m. Las otras especies de esta familia presentan una altura promedio de 60 cm en plántulas de 1 año y en la edad adulta, solo *C. silicua* alcanza los 10 m de altura (Marques et al., 2001). En general, la familia Pinaceae tiene un crecimiento más lento y la altura de las plántulas de 1 año es baja (menos de 40 cm) (De Las Heras et al., 2002; Thanos y Doussi, 2000; Tran et al., 2016; Zlatanov et al., 2010). Sin embargo, las plántulas de *P. sylvestris* y *P. pinea* alcanzan una altura mayor (153 y 200 cm a los 2 años, respectivamente) (Mutke et al., 2012; Siipilehto, 2006). En estadios adultos, los individuos de *P. sylvestris* y *P. pinea* también alcanzan alturas considerables (30 y 40 m respectivamente) (Castroviejo, 1986-2012). Las plántulas de la familia Fagaceae suelen

ser de baja altura, excepto *Q. ilex* que destaca con una altura de casi 92 cm en su primer año de crecimiento (Giovannini et al., 1992). En estado adulto, *Q. ilex*, *Q. robur* y *C. sativa* son las especies más altas de este grupo con tamaños entre 25 y 30 m (Castroviejo, 1986-2012). Las plántulas de un año de la familia Oleaceae llegan a alturas cercanas a 1 m, por lo que las plántulas de *F. ornus* alcanzan 94 cm, *P. latifolia* 98 cm y las plántulas de 4 años de *O. europaea* 230 cm (Catry et al., 2006). En la etapa adulta, estas tres especies solo alcanzan entre 8 y 10 m, pero *F. excelsior*, con plántulas más bajas, puede medir 40 m de altura en la etapa adulta (Castroviejo, 1986-2012). La familia Rosaceae tiene una altura en su primer año entre 40 y 59 cm (Pyttel et al., 2013; Zywiec y Holeksa, 2012) y entre 15 y 25 m cuando son adultos. Las especies representadas de la familia Betulaceae tienen alturas entre 75 y 108 cm en su primer año y *C. colurna* a los 6 años puede alcanzar 430 cm (Šeho et al., 2019). La altura de los individuos adultos está entre 25 y 30 m. Las especies de la familia Cistaceae poseen alturas muy bajas en su primer año, alcanzando tan sólo 15 cm (Fernández y Vega, 2014; Luis-Calabuig et al., 1996) y cuando son adultos no suelen superar los 2 m de altura. Dentro del grupo de la familia Salicaceae, las plántulas de *S. atrocinerea* miden 62 cm en su primer año y las de *P. tremula* pueden alcanzar 153 cm a los 2 años (de Chantal y Granström, 2007). Los individuos adultos de *S. atrocinerea* no suelen superar 8 m, pero las dos especies de *Populus* pueden alcanzar 25 m de altura (Castroviejo, 1986-2012). Las plántulas de la familia Ericaceae presentan alturas entre 61 y 70 cm en su primer año de vida y cuando son adultas entre 2.5 y 7 m (Cruz et al., 2003; Konstantinidis et al., 2006).

Rodríguez et al., (2017) señaló que los matorrales naturales del suroeste de Europa, dominados por arbustos de Fabaceae y Cistaceae, podrían ser una barrera eficaz para detener la invasión de *A. dealbata*. Sin embargo, los pinares de *P. pinaster*, ecosistemas con mucho más aporte de radiación, no impiden su avance. Las plántulas de *A. dealbata* de 2 años alcanzan entre 40 y 70 cm de altura (Rodríguez et al., 2017), plántulas de *R. pseudoacacia* de 1 año 55 cm (Li et al.,

2008) y plántulas de *A. altissima* de 2 años 172 cm (Pan y Bassuk, 1986). En el estado adulto, *A. dealbata* puede alcanzar 25 m (May y Attiwill, 2003), *R. pseudoacacia* alcanza 25 m (Zhang et al., 2012) y *A. altissima* crece más de 20 m (Kowarik, 1995). Las plántulas de árboles nativos como *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *B. pendula*, *C. colurna*, *F. ornus*, *O. europaea*, *P. latifolia*, *P. pinea*, *P. sylvestris*, *P. tremula* y *Q. ilex* crecen más rápido que las plántulas de los tres EEI y podrían eclipsarlas.

Además, en estado adulto, *A. glutinosa* y *C. colurna* alcanzan 25 m de altura, *Q. ilex* 27 m, *B. pendula* y *P. pinea* 30 m y *P. sylvestris* 40 m. Estas 6 especies de árboles nativos podrían ser buenos competidores de las 3 EEI, tanto en la fase de plántula como en la fase adulta, pero sólo *C. colurna*, *P. sylvestris* y *Q. ilex* germinan abundantemente con o sin tratamiento estimulante. Entre los arbustos nativos que mejor compiten con los 3 EEI se encuentran *A. lainzii*, *Cytisus multiflorus* (L´Hér.) Sweet y *C. striatus*. Además, estos arbustos tienen semillas duras que forman bancos de semillas persistentes y tienen tasas de germinación muy altas después de fuego. Debido a esto, las tres especies forman rodales muy densos y altos durante los primeros años después de incendio (Cruz et al., datos no publicados; Reyes y Boedo, 2001; Rivas et al., 2006). Fill et al., (2017) señalaron que la combinación de técnicas de manejo como el uso integrado del fuego y la resiembra activa de áreas despejadas con arbustos nativos aumentaría sustancialmente la efectividad de la restauración.

Tabla 6. Valores medios de altura de plantas adultas y plántulas de especies nativas europeas en los primeros años tras una perturbación. Se indica la edad a la que se cuantifica la altura de la especie tras la perturbación junto a una referencia bibliográfica. *datos no publicados anteriormente.

Especies	Altura media de plantas adultas (m) según Castroviejo, (1986-2012)	Altura promedio de plántulas o rebrotes después de la perturbación (cm)	Edad	Referencia
A. lainzii	3	95	1 año	Cruz et al. datos no publicado
A. glutinosa	25	72-108	1 año	Sopp y Adorján, 1974
A. unedo	4-7	61	1 año	Konstantinidis et al., 2006
B. pendula	30	80	1 año	Ambroży et al., 2018
C. sativa	25-30	40.2 50	2 años 18 meses	Marcolin et al., 2020 Catry et al., 2006
C. siliqua	10	7.5	8 meses	Marques et al., 2001
C. laurifolius	1-2	20 47	15 meses 46 meses	Luis-Calabuig et al., 1996
C. colurna	25	75-87 430	1 año 6 años	Arslan, 2020 Šeho et al., 2019
C. multiflorus	1.5	76	1 año	Reyes y Boedo, 2001
C. scoparius	1-2	102* 85	1 año 1 año	Cruz et al., 2020 Hanley, 2009
C. striatus	3	92*	1 año	Rivas et al., 2006
E. australis	2.5	60-70	1 año	Cruz et al., 2003
F. excelsior	40	40-50	1 año	Maltoni et al., 2010
F. ornus	8-10	93.9	1 año	Giovannini et al., 1992
G. scorpius	1.5	58	1 año	Gazol et al., 2017
H. lasianthum	1.5-2	15	1 año	Fernández y Vega, 2014
O. europaea	8-10	90 232 40	18 meses 4 años 23 semanas	Catry et al., 2006 Negash y Bornman, 2004
P. latifolia	8	97.7	1 año	Giovannini et al., 1992
P. brutia	20-35	25	3 años	Thanos y Doussi, 2000
P. halepensis	20	15	2 años	De Las Heras et al., 2002
P. nigra	20-45	10-40	1 año	Zlatanov et al., 2010
P. pinaster	20	7.1 50.5	1 año 5 años	Calvo et al., 2013b
P. pinea	30	200	2.5 años	Mutke et al., 2012
P. radiata	30	42.7	1 año	Tran et al., 2016
P. sylvestris	40	143-162	2 años	Siipilehto, 2006
P. tremula	10-25	153 ± 41	2 años	de Chantal y Granström, 2007
P. tridentatum	1	45	1 año	Reyes et al., 2009

Especies	Altura media de plantas adultas (m) según Castroviejo, (1986-2012)	Altura promedio de plántulas o rebrotes después de la perturbación (cm)	Edad	Referencia
Q. ilex	27	91.8	1 año	Giovannini et al., 1992
Q. pubescens	25	20	7 meses	Fotelli et al., 2000
Q. robur	30	85	1 año	Colin Prentice y Helmisaari, 1991
S. atrocinerea	8	62*	1 año	Cruz et al., 2020
S. junceum	3.5	30-35	5 meses	Roșca et al., 2018
S. aucuparia	15	55-62	1 año	Zywiec y Holeksa, 2012
S. torminalis	25	40	1 año	Pyttel et al., 2013
U. europaeus	2.5	75	1 año	Reyes et al., 2009
U. minor	2	69	1 año	Reyes et al., 2009

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

5. CONCLUSIONES

Después de estudiar el comportamiento reproductivo de especies potencialmente productoras de biomasa en relación con incendios forestales, podemos establecer las siguientes conclusiones:

1. En la población de *P. pinaster*, estudiada la serotinidad de los conos fue mayor en los árboles jóvenes que en los árboles viejos y los conos serótinos de las plantas jóvenes abrieron a temperaturas más bajas que los conos serótinos de plantas viejas. Todo esto podría estar relacionado con la historia de fuegos reciente.

2. Los conos serótinos de plantas jóvenes fueron más pequeños y presentaron menos semillas que los conos serótinos de plantas viejas, pero sus semillas fueron más grandes, pudiendo generar plántulas inmediatamente después de incendio con mayor probabilidad de supervivencia individual en áreas de alta frecuencia de incendios. Por otro lado, los pinos en áreas de baja frecuencia de incendios (no serótinos) probablemente producirán conos, con más semillas y más pequeñas, destinadas a germinar en períodos entre incendios.

3. La germinación control fue más alta en las semillas de plantas jóvenes que en las semillas de los conos serótinos de plantas viejas.

4. En las dos clases de edad estudiadas, la severidad de fuego redujo la germinación a medida que aumentó la severidad. Ninguno de los tratamientos de fuego aplicados estimuló la germinación de las semillas de ninguna clase de edad de planta madre o nivel de serotinidad.

5. Los choques térmicos de 110ºC-5 min o más severos inhibieron la germinación de semillas de plantas de cualquier edad.

6. El carbón de *Ulex* y los tratamientos de ceniza más concentrados inhibieron la germinación de las semillas de plantas jóvenes y viejas.
7. Para establecer poblaciones de *P. pinaster* en áreas propensas a incendios forestales, se deben seleccionar semillas de conos serótinos con el objetivo de minimizar el riesgo de inmadurez de las poblaciones, ya que la serotinidad permite el mantenimiento de un gran banco de semillas aéreo que se libera tras el fuego.
8. La comunidad de *C. scoparius* parece estar mejor adaptada al fuego que la comunidad de *S. atrocinerea* puesto que la cobertura horizontal leñosa 4 años después de incendio fue cercana a la cobertura de las parcelas no quemadas.
9. La recuperación de la estructura vertical tras fuego y de la altura media de la vegetación, tanto en la comunidad de *C. scoparius* como de *S. atrocinerea*, fue más rápida en las parcelas de baja severidad de fuego que en las de alta.
10. La capacidad germinativa de las semillas de *C. scoparius* mostró diferencias entre las dos edades estudiadas, siendo las semillas de las plantas viejas las que más germinaron.
11. La germinación control de *C. scoparius*, de ambas clases de edad, fue muy baja y los tratamientos térmicos 80ºC-5 min y 80ºC-10 min estimularon mucho su germinación, y todavía fue mayor la estimulación cuando se combinaron los choques térmicos con el humo.
12. *S. atrocinerea* presentó porcentajes de germinación control muy altos, que se redujeron al aplicar carbón, ceniza, altas temperaturas y humo 15 min. La reducción fue mayor en las semillas de plantas viejas.
13. El T_{50} de *S. atrocinera* fue mucho más corto, una semana o menos, que el de *C. scoparius*, entre 2 y 3 meses.

14. La regeneración después de incendio puede llegar a estar controlada por las interacciones entre la severidad del incendio y las estrategias de regeneración de especies. *C. scoparius* resulta favorecida por los incendios forestales y sus semillas pueden utilizarse con un pretratamiento térmico para sembrar en áreas quemadas en las que se desee alcanzar gran cobertura y biomasa vegetal en poco tiempo. En cambio, las semillas de *S. atrocinerea* deben usarse sin tratamiento e inmediatamente después de la dispersión, puesto que su viabilidad disminuye rápidamente.

15. La germinación de *P. lophantha* fue muy baja con todos los factores aplicados a las semillas, excepto con los choques térmicos moderados, que aumentaron 25 veces su germinación control.

16. El T_{50} de *P. lophantha* fue de dos meses con la mayoría de los factores de fuego aplicados y de 13 días con los tratamientos térmicos moderados.

17. La viabilidad de las semillas control de *P. lophantha* y de las semillas sometidas a 80ºC se mantuvo próxima al 100% y los tratamientos térmicos más severos la redujeron mucho hasta anularla completamente con choques térmicos de 150ºC o superiores.

18. Las proyecciones de la modelización de *P. lophantha* indicaron un aumento en el número de individuos y cobertura después de cada incendio. Fuego tras fuego, *P. lophantha* es capaz de colonizar nuevas áreas siguiendo un modelo de propagación temporal discontinuo con saltos en la propagación ligados a la ocurrencia de incendios forestales.

19. Los entornos propensos a la invasión se asociaron a paisajes humanos; abandonados y ambientes perturbados, a menudo asociados con el declive de los ecosistemas nativos.

20. Para evitar acumulaciones de nuevas semillas en el banco del suelo tras un incendio forestal, un método apropiado es cortar el rodal antes de los 3 años de vida, que es cuando empiezan a producir semillas los nuevos individuos de *P. lophantha*.

21. La germinación control de *A. dealbata* fue baja y la de *R. pseudoacacia* media. En ambas especies los choques térmicos moderados estimularon la germinación.

22. Los factores de fuego no incrementaron la baja germinación control de *A. altissima*, pero sí inhibieron con temperaturas de 110ºC o superiores.

23. *A. dealbata* alcanzó un tiempo medio de germinación largo, de 50 días, que se redujo con los tratamientos que más estimularon la germinación. Los valores de T_{50} de *A. altissima* se aproximaron a 15 días y los de *R. pseudoacacia* a 5 días.

24. De las 47 especies de árboles y arbustos nativos de Europa evaluadas, *A. glutinosa*, *C. colurna*, *Q. ilex*, *B. pendula*, *P. pinea* y *P. sylvestris* podrían ser buenos competidores de las tres EEI, tanto en la fase de plántula como en estado adulto, pero sólo *C. colurna*, *P. sylvestris* y *Q. ilex* germinan abundantemente, con o sin tratamiento estimulante.

25. Entre los arbustos nativos que mejor compiten, con las 3 EEI, en el primer año después de incendio, se encuentran *A. lainzii*, *C. multiflorus* y *C. striatus*, ya que forman rodales muy densos y altos.

26. Una buena combinación de arbustos y árboles nativos que germinen abundantemente tras fuego, crezcan muy rápido en etapa de plántula y alcancen gran altura en edad adulta podría ser una medida ecológica muy efectiva para combatir la invasión de EEI en áreas recién quemados.

6. BIBLIOGRAFÍA

Adair, R.J., 2008. Biological control of Australian native plants, in Australia, with an emphasis on acacias. Muelleria 26, 67-78.

Agee, J.K., Skinner, C.N., 2005. Basic principles of forest fuel reduction treatments, en: Forest Ecology and Management. Elsevier, pp. 83-96. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.01.034

Aguilera, N., Sanhueza, C., Guedes, L.M., Becerra, J., Carrasco, S., Hernández, V., 2015. Does *Acacia dealbata* express shade tolerance in Mediterranean forest ecosystems of South America? Ecol. Evol. 5, 3338-3351. https://doi.org/10.1002/ece3.1606

Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Trans. Automat. Contr. 19, 716-723. https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705

Alfaro-Sánchez, R., López-Serrano, F.R., Rubio, E., Sánchez-Salguero, R., Moya, D., Hernández-Tecles, E., De Las Heras, J., 2015. Response of biomass allocation patterns to thinning in *Pinus halepensis* differs under dry and semiarid Mediterranean climates. Ann. For. Sci. 72, 595-607. https://doi.org/10.1007/s13595-015-0480-y

Alia, R., Moro, J., 1996. Comportamiento de procedencias de *Pinus pinaster* Ait. en el centro de España. For. Syst. 5, 57-75.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. For. Ecol. Manage. 259, 660-684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

Álvarez, R., Muñoz, A., Pesqueira, X.M., García-Duro, J., Reyes, O., Casal, M., 2009. Spatial and temporal patterns in structure and diversity of Mediterranean forest of *Quercus pyrenaica* in relation to fire. For. Ecol. Manage. 257, 1596-1602. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.016

Alvarez, R., Valbuena, L., Calvo, L., 2007. Effect of high temperatures on seed germination and seedling survival in three pine species (*Pinus pinaster*, *P. sylvestris* and *P. nigra*). Int. J. Wildl. Fire 16, 63-70. https://doi.org/10.1071/WF06001

Álvarez, R., Valbuena, L., Calvo, L., 2005. Influence of tree age on seed germination response to environmental factors and inhibitory substances in *Pinus pinaster*. Int. J. Wildl. Fire 14, 277-284. https://doi.org/10.1071/WF04066

Ambroży, S., Zachara, T., Kapsa, M., Chomicz-Zegar, E., Vytseha, R., 2018. Ways to use silver birch *Betula pendula* Roth regeneration in sites considered for stand conversion due to decline of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. in the Silesian Beskid Mountains. For. Res. Pap. 78, 226-237. https://doi.org/10.1515/frp-2017-0025

Ameztegui, A., Gil-Tena, A., Faus, J., Piqué, M., Brotons, L., Camprodon, J., 2018. Bird community response in mountain pine forests of the Pyrenees managed under a shelterwood system. For. Ecol. Manage. 407, 95-105. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.002

Andreae, M.O., Merlet, P., 2001. Emission of trace gases and aerosols from biomass burning. Global Biogeochem. Cycles 15, 955-966. https://doi.org/10.1029/2000GB001382

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. 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. 302, 7-13. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.030

Arán, D., García-Duro, J., Reyes, O., Casal, M., 2012. Reproductive ecology of *Conyza canadensis* (L.) Cronq in relation to fire and Climate change, en: GEIB, G.E.B.I. (Ed.), 7th European Conference on Biological Invasions. Neobiota, Pontevedra (España), pp. 174-177.

Arslan, M., 2020. Effect of pretreatment on germination of pericarp removed seeds of Turkish Filbert (*Corylus colurna* L.).

Auld, T.D., Denham, A.J., 2006. How much seed remains in the soil after a fire? Plant Ecol. 187, 15-24. https://doi.org/10.1007/s11258-006-9129-0

Auld, T.D., O'Connell, M.A., 1991. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. Aust. J. Ecol. 16, 53-70. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01481.x

Axelrod, D.I., 1980. History of the maritime closed-cone pines Alta and Baja California. Geol. Sci. 120, 1-143.

Bacilieri, R., Bouchet, M.A., Bran, D., Grandjanny, M., Maistre, M., Perret, P., Romane, F., 1993. Germination and regeneration mechanisms in Mediterranean degenerate forests. J. Veg. Sci. 4, 241-246. https://doi.org/10.2307/3236110

Baeza, M.J., Roy, J., 2008. Germination of an obligate seeder (*Ulex parviflorus*) and consequences for wildfire management. For. Ecol. Manage. 256, 685-693. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.014

Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Miglioretti, F., Quézel, P., 1987. Impact of forest fires on structure and architecture of mediterranean ecosystems. Ecol. Mediterr. 13, 39-50. https://doi.org/10.3406/ecmed.1987.1187

Barreiro, A., Lombao, A., Martín, A., Cancelo-González, J., Carballas, T., Díaz-Raviña, M., 2020. Soil Heating at High Temperatures and Different Water Content: Effects on the Soil

Microorganisms. Geosciences 10, 355. https://doi.org/10.3390/geosciences10090355

Beckman, N.G., Neuhauser, C., Muller-Landau, H.C., 2012. The interacting effects of clumped seed dispersal and distance- and density-dependent mortality on seedling recruitment patterns. J. Ecol. 100, 862-873. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01978.x

Bell, D.T., Rokich, D.P., McChesney, C.J., Plummer, J.A., 1995. Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. J. Veg. Sci. 6, 797-806. https://doi.org/10.2307/3236393

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of european forests. For. Ecol. Manage. 132, 39-50. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00378-9

Bertsouklis, K.F., Papafotiou, M., 2013. Seed germination of *Arbutus unedo*, *A. andrachne* and their natural hybrid *A. andrachnoides* in relation to temperature and period of storage. HortScience 48, 347-351. https://doi.org/10.21273/hortsci.48.3.347

Bezu Bedada, A., Amsalu, T., Ayele, B., 2018. Effects of different seed treatments, provenance and size on germination and early establishment of *Olea europaea*. African J. Agric. Res. 13, 2163-2172. https://doi.org/10.5897/AJAR2018.13317

Bioenergy Europe [WWW Document], 2021. URL https://bioenergyeurope.org/ (accedido 4.9.21).

Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., 2016. rgdal: bindings for the «geospatial» data abstraction library .

Bivand, R., Lewin-Koh, N., 2016. maptools: tools for reading and handling spatial objects.

Bivand, R., Rundel, C., 2016. rgeos: interface to geometry engine - open source (GEOS).

Bodi, M.B., Cerddà, A., Mataix-Solera, J., Doerr, S.H., 2012. Efectos de los incendios forestales en la vegetación y el suelo en la cuenca mediterránea: Revisión bibliográfica. Bol. la Asoc. Geogr. Esp. 33-56. https://doi.org/10.21138/bage.2058

Boedo, M., 2002. Estudio da utilidade agronómica do lume como controlador da xerminación de *Adenocarpus lainzii*, *Cytisus multiflorus* e *Cytisus striatus*. Escola Politécnica Superior de Lugo. Universidade de Santiago de Compostela.

Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. Science (80-.). 320, 1444-1449. https://doi.org/10.1126/science.1155121

Bond, W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global «herbivore»: The ecology and evolution of flammable ecosystems, en: Trends in Ecology and Evolution. Elsevier Current Trends, pp. 387-394. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025

Bond, W.J., van Wilgen, B.W., 1996. Why and how do ecosystems burn?, en: Fire and Plants. Springer , Dordrecht, Netherlands, pp. 16-33. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1499-5_2

Bond, W.J., Woodward, F.I., Midgley, G.F., 2004. The global distribution of ecosystems in a world without fire. New Phytol. 165, 525-538. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x

Bossard, C.C., 1993. Seed germination in the exotic shrub *Cytisus scoparius* (scotch broom) in California. Madroño 40, 47-61.

Bossard, C.C., Rejmanek, M., 1994. Herbivory, growth, seed production, and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. Biol. Conserv. 67, 193-200. https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90609-2

Bowman, D.M.J.S., Balch, J., Artaxo, P., Bond, W.J., Cochrane, M.A., D'Antonio, C.M., DeFries, R., Johnston, F.H., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., Kull, C.A., Mack, M., Moritz, M.A., Pyne, S., Roos, C.I., Scott, A.C., Sodhi, N.S., Swetnam, T.W., 2011. The human dimension of fire regimes on Earth. J.

Biogeogr. 38, 2223-2236. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x

Bowman, D.M.J.S., Murphy, B.P., Neyland, D.L.J., Williamson, G.J., Prior, L.D., 2014. Abrupt fire regime change may cause landscape-wide loss of mature obligate seeder forests. Glob. Chang. Biol. 20, 1008-1015. https://doi.org/10.1111/gcb.12433

Bradshaw, S.D., Dixon, K.W., Hopper, S.D., Lambers, H., Turner, S.R., 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. Trends Plant Sci. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.007

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. J. Appl. Ecol. 32, 76. https://doi.org/10.2307/2404417

Bradstock, R.A., Boer, M.M., Cary, G.J., Price, O.F., Williams, R.J., Barrett, D., Cook, G., Gill, A.M., Hutley, L.B.W., Keith, H., Maier, S.W., Meyer, M., Roxburgh, S.H., Russell-Smith, J., 2012. Modelling the potential for prescribed burning to mitigate carbon emissions from wildfires in fire-prone forests of Australia. Int. J. Wildl. Fire 21, 629. https://doi.org/10.1071/WF11023

Bradstock, R.A., Tozer, M.G., Keith, D.A., 1997. Effects of high frequency fire on floristic composition and abundance in a fire-prone heathland near Sydney. Aust. J. Bot. 45, 641-655. https://doi.org/10.1071/BT96083

Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers, O.B., Meyer, C.W., 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 102, 15144-15148. https://doi.org/10.1073/pnas.0505734102

Bugmann, H., Bigler, C., 2011. Will the CO_2 fertilization effect in forests be offset by reduced tree longevity? Oecologia 165, 533-544. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1837-4

Buhk, C., Hensen, I., 2006. «Fire seeders» during early post-fire succession and their quantitative importance in south-eastern Spain. J. Arid Environ. 66, 193-209. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.11.007

Buma, B., 2015. Disturbance interactions: Characterization, prediction, and the potential for cascading effects. Ecosphere 6, 1-15. https://doi.org/10.1890/ES15-00058.1

Büntgen, U., Krusic, P.J., Piermattei, A., Coomes, D.A., Esper, J., Myglan, V.S., Kirdyanov, A. V., Camarero, J.J., Crivellaro, A., Körner, C., 2019. Limited capacity of tree growth to mitigate the global greenhouse effect under predicted warming. Nat. Commun. 10, 1-6. https://doi.org/10.1038/s41467-019-10174-4

Burley, J., Evans, J., Youngquist, J., 2004. Encyclopedia of Forest Sciences. Academic Press, London.

Buss, W., Mašek, O., 2014. Mobile organic compounds in biochar - A potential source ofcontamination - Phytotoxic effects on cress seed (Lepidiumsativum) germination. J. Environ. Manage. 137, 111-119. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.01.045

Calvo, L., Al., E., 2018. Climatic conditions and fire regime affect vegetation recovery after large wildfires in *Pinus* forest ecosystems, en: Advances in forest fire research 2018. Imprensa da Universidade de Coimbra, pp. 209-217. https://doi.org/10.14195/978-989-26-16-506_21

Calvo, L., García-Domínguez, C., Naranjo, A., Arévalo, J.R., 2013a. Effects of light/darkness, thermal shocks and inhibitory components on germination of *Pinus canariensis*, *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. Eur. J. For. Res. 132, 909-917. https://doi.org/10.1007/s10342-013-0729-7

Calvo, L., Hernández, V., Valbuena, L., Taboada, A., 2016. Provenance and seed mass determine seed tolerance to high

temperatures associated to forest fires in *Pinus pinaster*. Ann. For. Sci. 73, 381-391. https://doi.org/10.1007/s13595-015-0527-0

Calvo, L., Tárrega, R., de Luis, E., 1999. Post-fire succession in two *Quercus pyrenaica* communities with different disturbance histories. Ann. For. Sci. 56, 441-447. https://doi.org/10.1051/forest:19990508

Calvo, L., Torres, O., Valbuena, L., Luis-Calabuig, E., 2013b. Short Communication. Recruitment and early growth of *Pinus pinaster* seedlings over five years after a wildfire in NW Spain. For. Syst. 22, 582. https://doi.org/10.5424/fs/2013223-04623

Campbell, J.L., Harmon, M.E., Mitchell, S.R., 2012. Can fuel-reduction treatments really increase forest carbon storage in the western US by reducing future fire emissions? Front. Ecol. Environ. 10, 83-90. https://doi.org/10.1890/110057

Canadell, J., Lloret, F., López-Soria, L., 1991. Resprouting vigour of two mediterranean shrub species after experimental fire treatments. Vegetatio 95, 119-126. https://doi.org/10.1007/BF00045210

Canadell, J., Zedler, P.H., 1995. Underground Structures of Woody Plants in Mediterranean Ecosystems of Australia, California, and Chile. Springer, New York, NY, pp. 177-210. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2490-7_8

Candilo, M.D., Ranalli, P., Cesaretti, C., Pasini, P., 2004. Non-food crops: their use to provide energy now a reality. Inf. Agrar. 60, 34-38.

Carballas, T., Martín, A., Díaz-Raviña, M., 2009. Efecto de los incendios forestales sobre los suelos de Galicia, en: Cerdà, A., Mataix-Solera, J. (Eds.), Efectos de los incendios forestales sobre los suelos en España. El estado de la cuestión visto por los científicos españoles. Universitat de Valencia, Valencia (España), pp. 269-301.

Carballeira, A., Reigosa, M.J., 1999. Effects of natural leachates of *Acacia dealbata* link in Galicia (NW Spain). Bot. Bull. Acad. Sin. 40, 87-92.

Carey, E. V., Sala, A., Keane, R., Callaway, R.M., 2001. Are old forests underestimated as global carbon sinks? Glob. Chang. Biol. 7, 339-344. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00418.x

Casal, M., Prado, S., Reyes, O., Rivas, M., 2001. Efecto del fuego sobre la germinación de varias especies leguminosas arbustivas, en: Junta de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente (Ed.), III Congreso Forestal Español. Coria Gráfica, Granada, pp. 475-481.

Castillo, M., Pedernera, P., Peña, E., 2003. Incendios forestales y medio ambiente: una síntesis global. Rev. Ambient. y Desarro. CIPMA XIX, 1-10.

Castro-Morales, L.M., Quintana-Ascencio, P.F., Fauth, J.E., Ponzio, K.J., Hall, D.L., 2014. Environmental Factors Affecting Germination and Seedling Survival of Carolina Willow (*Salix Caroliniana*). Wetlands 34, 469-478. https://doi.org/10.1007/s13157-014-0513-6

Castro, J., 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. New Phytol. 144, 153-161. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00495.x

Castroviejo, S., 1986. Flora Iberica 1-8, 10-15, 17-18, 21, Real Jardí. ed. CSIC, Madrid.

Catry, F.X., Rego, F.C., Bugalho, M.N., Lopes, T., Silva, J.S., Moreira, F., 2006. Effects of fire on tree survival and regeneration in a Mediterranean ecosystem. For. Ecol. Manage. 234, S197. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.316

Cerdá, A., Bodí, M.B., Lasanta, T., Mataix-Solera, J., Doerr, S.H., 2009. Infiltración, estabilidad de agregados y erosión de suelos afectados por incendios forestales. Univ. Val. 355-384.

Certini, G., 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. Concepts, Rev. Synth. 143, 1-10. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8

Ceulemans, R., McDonald, A.J.S., Pereira, J.S., 1996. A comparison among eucalypt, poplar and willow characteristics with particular reference to a coppice, growth-modelling approach. Biomass and Bioenergy 11, 215-231. https://doi.org/10.1016/0961-9534(96)00035-9

Chamagne, J., Tanadini, M., Frank, D., Matula, R., Paine, C.E.T., Philipson, C.D., Svátek, M., Turnbull, L.A., Volařík, D., Hector, A., 2017. Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. J. Appl. Ecol. 54, 71-79. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12783

Cheplick, G.P., Quinn, J.A., 1987. The role of seed depth, litter, and fire in the seedling establishment of amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*). Oecologia 73, 459-464. https://doi.org/10.1007/BF00385265

Chergui, B., Fahd, S., Santos, X., Pausas, J.G., 2018. Socioeconomic Factors Drive Fire-Regime Variability in the Mediterranean Basin. Ecosystems 21, 619-628. https://doi.org/10.1007/s10021-017-0172-6

Chytrý, M., Pyšek, P., Wild, J., Pino, J., Maskell, L.C., Vilà, M., 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

Çiçek, E., Tilki, F., 2006. Effects of temperature, light and storage on seed germination of *Ulmus glabra* Huds. and *U. laevis* Pall. Pakistan J. Biol. Sci. 9, 697-699. https://doi.org/10.3923/pjbs.2006.697.699

Cierjacks, A., Kowarik, I., Joshi, J., Hempel, S., Ristow, M., von der Lippe, M., Weber, E., 2013. Biological Flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia*. J. Ecol. 101, 1623-1640. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12162

Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., Hillerislambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. Ecology 80, 1475-1494. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1475:SDNAFP]2.0.CO;2

Clarke, H., Lucas, C., Smith, P., 2013. Changes in Australian fire weather between 1973 and 2010. Int. J. Climatol. 33, 931-944. https://doi.org/10.1002/joc.3480

Clement, E.J., Foster, M.C., 1994. Alien plants of the British Isles: a provisional catalogue of vascular plants (excluding grasses)., Alien plants of the British Isles: a provisional catalogue of vascular plants (excluding grasses). Botanical Society of the British Isles, Oundle, UK.

CMNUCC, 1992. Convención Marco de la Naciones Unidas sobre el Cambio Climático [WWW Document]. Nac. Unidas. URL http://unfccc.int/resource/docs/convkp/convsp.pdf

Cochrane, M.A., Ryan, K.C., 2009. Fire and fire ecology: Concepts and principles, en: Tropical Fire Ecology. Springer Berlin Heidelberg, pp. 25-62. https://doi.org/10.1007/978-3-540-77381-8_2

Cocks, M.P., Stock, W.D., 1997. Heat stimulated germination in relation to seed characteristics in fynbos legumes of the Western Cape Province, South Africa. South African J. Bot. 63, 129-132. https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30724-9

Colin Prentice, I., Helmisaari, H., 1991. Silvics of north European trees: Compilation, comparisons and implications for forest succession modelling. For. Ecol. Manage. 42, 79-93.

Constán, S., 2012. Ecologia de la especie invasora *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Bases para su control y erradicación en Espacios Naturales Protegidos. Universidad de Alicante.

Cordero Rivera, A., 2017. Large scale eucalypt plantations associated to increased fire risk. PeerJ Prepr. 5. https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.3348v1

Crosti, R., Ladd, P.G., Dixon, K.W., Piotto, B., 2006. Post-fire germination: The effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. For. Ecol. Manage. 221, 306-312. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.005

Cruz, A., Pérez, B., Moreno, J.M., 2003. Plant stored reserves do not drive resprouting of the lignotuberous shrub *Erica australis*. New Phytol. 157, 251-261. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00668.x

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. iForest 12, 491-497. https://doi.org/10.3832/ifor2968-012

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

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. https://doi.org/10.3390/f11020124

Cuco, M.L., 1987. Mecanismes de regeneració, en: Terradas, J. (Ed.), Ecosistemes terrestres. La resposta als incendis i a d'altres pertorbacions. Diputació de Barcelona, Barcelona, pp. 45-62.

Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. 88, 528-534. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x

de Chantal, M., Granström, A., 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. For. Ecol. Manage. 250, 3-8. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.035

de Lange, J.H., Boucher, C., 1990. Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). I. Plant-derived smoke as a

seed germination cue. South African J. Bot. 56, 700-703. https://doi.org/10.1016/s0254-6299(16)31009-2

De Las Heras, J., Martínez-Sánchez, J.J., González-Ochoa, A.I., Ferrandis, P., Herranz, J.M., 2002. Establishment of *Pinus halepensis* Mill. saplings following fire: Effects of competition with shrub species. Acta Oecologica 23, 91-97. https://doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01138-4

De las Heras, Jorge, Moya, D., Vega, J.A., Daskalakou, E., Vallejo, V.R., Grigoriadis, N., Tsitsoni, T., Baeza, J., Valdecantos, A., Fernández, C., Espelta, J., Fernandes, P., 2012. Post-Fire Management of Serotinous Pine Forests, en: Moreira, F.., Arianoutsou, M.., Corona, P.., De las Heras, J. (Eds.), Post-Fire Management and Restoration of Southern European Forests. Springer, Dordrecht, Dordrecht, Netherlands, pp. 121-150. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2208-8_6

DeBano, L.F., Neary, P.F., Folliott, P.F., 1998. Fire´s Effects on Ecosystems, John Wiley. ed. New York.

Delgado, J.A., Serrano, J.M., López, F., Acosta, F.J., 2001. Heat shock, mass-dependent germination, and seed yield as related components of fitness in *Cistus ladanifer*. Environ. Exp. Bot. 46, 11-20. https://doi.org/10.1016/S0098-8472(01)00076-4

Denley, D., Metaxas, A., Fennel, K., 2019. Community composition influences the population growth and ecological impact of invasive species in response to climate change. Oecologia 189, 537-548. https://doi.org/10.1007/s00442-018-04334-4

Devillez, F., Fraipont, J., Tissot, M., 1980. Comportement des embryons isolés de *Sorbus aria* (L.) Crantz, de *S. aucuparia* L. et de *S. torminalis* (L.) Crantz en fonction de leurs positions sur le milieu de culture et des prétraitements appliqués aux graines. Bull. la Cl. des Sci. 66, 162-182. https://doi.org/10.3406/barb.1980.58621

Díaz-Delgado, R., Lloret, F., Pons, X., 2004. Statistical analysis of fire frequency models for Catalonia (NE Spain), 1975 - 1998) based

on fire scar maps from Landsat MSS data. Int. J. Wildl. Fire 13, 89. https://doi.org/10.1071/WF02051

Díaz-Fierros, F., 2018. Incendios forestales. Reflexiones desde Galicia, Hercules. ed. A Coruña.

Díaz-Fierros, F., Benito, E., Vega, J.A., Castelao, A., Soto, B., Pérez, R., Taboada, T., 1990. Solute loss and soil erosion in burnt soils from Galicia (NW Spain), en: Fire and Ecosystem Dynamics. The Hague, pp. 103-116.

Domingues De Almeida, J., Freitas, H., 2006. Exotic naturalized flora of continental Portugal - A reassessment. Bot. Complut. 30, 117-130. https://doi.org/10.5209/BOCM.7115

Dunn, P.H., DeBano, L.F., 1977. Fire's effect on biological and chemical properties of chaparral soils, en: The Proceedings of Symposium on Environmental Conservation: Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems. pp. 75–84.

Dzwonko, Z., Loster, S., Gawroński, S., 2015. Impact of fire severity on soil properties and the development of tree and shrub species in a Scots pine moist forest site in southern Poland. For. Ecol. Manage. 342, 56-63. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.01.013

Early, R., Bradley, B.A., Dukes, J.S., Lawler, J.J., Olden, J.D., Blumenthal, D.M., Gonzalez, P., Grosholz, E.D., Ibañez, I., Miller, L.P., Sorte, C.J.B., Tatem, A.J., 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. Nat. Commun. 7, 16. https://doi.org/10.1038/ncomms12485

EFFIS [WWW Document], 2021. URL https://effis.jrc.ec.europa.eu/ (accedido 4.9.21).

Escudero, A., Barrero, S., Pita, J., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*, *P. sylvestris* var iberica). Ann. des Sci. For. 54, 553-562. https://doi.org/10.1051/forest:19970605

Escudero, A., Sanz, M.V., Pita, J.M., Pérez-García, F., 1999. Probability of germination after heat treatment of native Spanish

pines. Ann. For. Sci. 56, 511-520. https://doi.org/10.1051/forest:19990608

Espahbodi, K., Hosseini, S.M., Mirzaie-Nodoushan, H., Tabari, M., Akbarinia, M., Dehghan-Shooraki, Y., 2007. Tree age effects on seed germination in *Sorbus torminalis*, Gen. Appl. plant physiology.

Espelta, J.M., Arnan, X., Rodrigo, A., 2011. Non-fire induced seed release ina weakly serotinous pine: climatic factors, maintenance costs or both? Oikos 120, 1752-1760. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19570.x

Eurostat [WWW Document], 2021. URL https://ec.europa.eu/eurostat (accedido 4.9.21).

Faraco, A.M., Fernandez, F., Moreno, J.M., 1993. Post-fire vegetation dynamics of pine woodlands and shrublands in the Sierra de Gredos, Spain, en: Trabaud, L., Prodon, R. (Eds.), Fire in Mediterranean Ecosystems. Brussels, Belgium, pp. 101-112.

Fernandes, P.M., Botelho, H.S., Rego, F.C., Loureiro, C., 2009. Empirical modelling of surface fire behaviour in maritime pine stands. Int. J. Wildl. Fire 18, 698. https://doi.org/10.1071/WF08023

Fernandes, P.M., Rigolot, E., 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). For. Ecol. Manage. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.010

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. For. Ecol. Manage. 444, 59-68. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.040

Fernández-García, V., Marcos, E., Fernández-Guisuraga, J.M., Taboada, A., Suárez-Seoane, S., Calvo, L., 2019b. Impact of burn severity on soil properties in a *Pinus pinaster* ecosystem immediately after fire. Int. J. Wildl. Fire 28, 354-364. https://doi.org/10.1071/WF18103

Fernández-García, V., Miesel, J., Baeza, M.J., Marcos, E., Calvo, L., 2019c. Wildfire effects on soil properties in fire-prone pine ecosystems: Indicators of burn severity legacy over the medium term after fire. Appl. Soil Ecol. 135, 147-156. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.002

Fernández-García, V., Quintano, C., Taboada, A., Marcos, E., Calvo, L., Fernández-Manso, A., 2018a. Remote Sensing Applied to the Study of Fire Regime Attributes and Their Influence on Post-Fire Greenness Recovery in Pine Ecosystems. Remote Sens. 10, 733. https://doi.org/10.3390/rs10050733

Fernández-García, V., Santamarta, M., Fernández-Manso, A., Quintano, C., Marcos, E., Calvo, L., 2018b. Burn severity metrics in fire-prone pine ecosystems along a climatic gradient using Landsat imagery. Remote Sens. Environ. 206, 205-217. https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.12.029

Fernández, C., Vega, J.A., 2014. Efficacy of bark strands and straw mulching after wildfire in NW Spain: Effects on erosion control and vegetation recovery. Ecol. Eng. 63, 50-57. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.005

Fernández, C., Vega, J.A., Fonturbel, T., 2013a. Shrub resprouting response after fuel reduction treatments: Comparison of prescribed burning, Clearing and mastication. J. Environ. Manage. 117, 235-241. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.01.004

Fernández, C., Vega, J.A., Fonturbel, T., 2013b. Effects of fuel reduction treatments on a gorse shrubland soil seed bank in the north of Spain: Comparing mastication and prescribed burning. Ecol. Eng. 57, 79-87. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.010

Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T.E., Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E.S., Levy, A.N., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R., White, L.L., 2014. Climate Change 2014:

Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Ipcc 371.

Fill, J.M., Forsyth, G.G., Kritzinger-Klopper, S., Le Maitre, D.C., van Wilgen, B.W., 2017. An assessment of the effectiveness of a long-term ecosystem restoration project in a fynbos shrubland catchment in South Africa. J. Environ. Manage. 185, 1-10. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.10.053

Flannigan, M.D., Amiro, B.D., Logan, K.A., Stocks, B.J., Wotton, B.M., 2006. Forest fires and climate change in the 21ST century. Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang. 11, 847-859. https://doi.org/10.1007/s11027-005-9020-7

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. Wildl. Fire. https://doi.org/10.1071/WF08187

Fontúrbel, M.T., Barreiro, A., Vega, J.A., Martín, A., Jiménez, E., Carballas, T., Fernández, C., Díaz-Raviña, M., 2012. Effects of an experimental fire and post-fire stabilization treatments on soil microbial communities. Geoderma 191, 51-60. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.037

Foster, C.N., Sato, C.F., Lindenmayer, D.B., Barton, P.S., 2016. Integrating theory into disturbance interaction experiments to better inform ecosystem management. Glob. Chang. Biol. 22, 1325-1335. https://doi.org/10.1111/gcb.13155

Fotelli, M.N., Radoglou, K.M., Constantinidou, H.I.A., 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. Tree Physiol. 20, 1065-1075. https://doi.org/10.1093/treephys/20.16.1065

Fox, M., Fox, B., 1987. The role of fire in the scleromorphic forests and shrublands of eastern Australia, en: Trabaud, L. (Ed.), The role of fire in ecological systems. SPB Academic Publishing: The Hague, pp. 23-48.

Francos, M., Pereira, P., Mataix-Solera, J., Arcenegui, V., Alcañiz, M., Úbeda, X., 2018. How clear-cutting affects fire severity and soil properties in a Mediterranean ecosystem. J. Environ. Manage. 206, 625-632. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.11.011

Ganatsas, P., Tsakaldimi, M., Thanos, C., 2008. Seed and cone diversity and seed germination of *Pinus pinea* in Strofylia Site of the Natura 2000 Network. Biodivers. Conserv. 17, 2427-2439. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9390-8

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

Gazol, A., Sangüesa-Barreda, G., Granda, E., Camarero, J.J., 2017. Tracking the impact of drought on functionally different woody plants in a Mediterranean scrubland ecosystem. Plant Ecol. 218, 1009-1020. https://doi.org/10.1007/s11258-017-0749-3

Gelman, A., Su, Y.S., 2016. arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models.

Ghassali, F., Salkini, A.K., Petersen, S.L., Niane, A.A., Louhaichim, M., 2012. Germination dynamics of *Acacia* species under different seed treatments. Range Manag. Agrofor. 33, 37-42.

Gil, L., 1991. Consideraciones historicas sobre *Pinus pinaster* Aiton en el paisaje vegetal de la Peninsula Iberica. Estud. Geogr. 52, 5-21.

Gimeno-García, E., Andreu, V., Rubio, J.L., 2000. Changes in organic matter, nitrogen, phosphorus and cations in soil as a result of fire and water erosion in a Mediterranean landscape. Eur. J. Soil Sci. 51, 201-210. https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2000.00310.x

Gimingham, C.H., 1972. Ecology of heathlands.

Gioria, M., Pyšek, P., Osborne, B.A., 2018. Timing is everything: Does early and late germination favor invasions by herbaceous

alien plants? J. Plant Ecol. 11, 4-16. https://doi.org/10.1093/jpe/rtw105

Giovannini, G., Perulli, D., Piussi, P., Salbitano, F., 1992. Ecology of vegetative regeneration after coppicing in macchia stands in central Italy. Vegetatio 99-100, 331-343. https://doi.org/10.1007/BF00118240

Givnish, T.J., 1981. Serotiny, Geography, and Fire in the Pine Barrens of New Jersey. Evolution (N. Y). 35, 123. https://doi.org/10.2307/2407945

Global Biodiversity Information Facility, 2021. GBIF [WWW Document]. URL https://www.gbif.org/es/ (accedido 4.14.21).

Goel, V.L., Behl, H.M., 2004. Productivity assessment of three leguminous species under high-density plantations on degraded soil sites. Biomass and Bioenergy 27, 403-409. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2004.04.004

González-Andrés, F., 1995. Caracterización y evaluación de leguminosas arbustivas del género *Cytisus* y afines (Genisteae), con potencial interés en sistemas agrosilvopastorales. Universidad Politécnica de Madrid.

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

González, E., Comín, F.A., Muller, E., 2010. Seed dispersal, germination and early seedling establishment of *Populus alba* L. under simulated water table declines in different substrates. Trees - Struct. Funct. 24, 151-163. https://doi.org/10.1007/s00468-009-0388-y

Goubitz, S., Werger, M.J.A., Ne'eman, G., 2002. Germination response to fire-related factors of seeds from non-serotinous and serotinous cones. Plant Ecol. 169, 195-204. https://doi.org/10.1023/A:1026036332277

Grubb, P.J., 1977. Control of Forest Growth and Distribution on Wet Tropical Mountains: with Special Reference to Mineral Nutrition.

Annu. Rev. Ecol. Syst. 8, 83-107. https://doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.000503

Guthrie, S.G., Crandall, R.M., Knight, T.M., 2016. Fire indirectly benefits fitness in two invasive species. Biol. Invasions 18, 1265-1273. https://doi.org/10.1007/s10530-016-1064-y

Habrouk, A., Retana, J., Espelta, J.M., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. Plant Ecol. 145, 91-99. https://doi.org/10.1023/A:1009851614885

Hamburg, S.P., Harris, N., Jaeger, J., Karl, T.R., McFarland, M., Mitchell, J.F.B., Oppenheimer, M., Santer, S., Schneider, S., Trenberth, K.E., Weigley, T.M.L., 1997. Common questions about Climate change, United Nat. ed. World Meteorology Organisation.

Hanley, M.E., 2009. Thermal shock and germination in North-West European Genisteae: implications for heathland management and invasive weed control using fire. Appl. Veg. Sci. 12, 385-390. https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2009.01038.x

Hart, S.J., Henkelman, J., McLoughlin, P.D., Nielsen, S.E., Truchon-Savard, A., Johnstone, J.F., 2019. Examining forest resilience to changing fire frequency in a fire-prone region of boreal forest. Glob. Chang. Biol. 25, 869-884. https://doi.org/10.1111/gcb.14550

He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwilk, D.W., Lamont, B.B., 2012. Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. New Phytol. 194, 751-759. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04079.x

Herguedas, A., Taranco, C., Rodrígez, E., Paniagua, P., 2012. Biomasa, Biocombustibles Y Sostenibilidad, Transbioma.

Hernández-Serrano, A., Verdú, M., González-Martínez, S.C., Pausas, J.G., 2013. Fire structures pine serotiny at different scales. Am. J. Bot. 100, 2349-2356. https://doi.org/10.3732/ajb.1300182

Herranz, J.M., Ferrandis, P., Copete, M.A., Duro, E.M., Zalacaín, A., 2006. Effect of allelopathic compounds produced by *Cistus ladanifer* on germination of 20 Mediterranean taxa. Plant Ecol. 184, 259-272. https://doi.org/10.1007/s11258-005-9071-6

Herranz, J.M., Ferrandis, P., Martínez-Sánchez, J.J., 1998. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. Plant Ecol. 136, 95-103. https://doi.org/10.1023/A:1009702318641

Herrero, C., San Martin, 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

Hijmans, R.J., 2016. raster: geographic data analysis and modeling .

Hinojosa, M.B., Parra, A., Laudicina, V.A., Moreno, J.M., 2016. Post-fire soil functionality and microbial community structure in a Mediterranean shrubland subjected to experimental drought. Sci. Total Environ. 573, 1178-1189. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.117

Hobbs, R.J., Mooney, H.A., 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. Oecologia 70, 508-513. https://doi.org/10.1007/BF00379896

Hoover, C.M., Leak, W.B., Keel, B.G., 2012. Benchmark carbon stocks from old-growth forests in northern New England, USA. For. Ecol. Manage. 266, 108-114. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.010

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. Biometrical J. 50, 346-363. https://doi.org/10.1002/bimj.200810425

Hubau, W., Lewis, S.L., Phillips, O.L., Affum-Baffoe, K., Beeckman, H., Cuní-Sanchez, A., Daniels, A.K., Ewango, C.E.N., Fauset, S., Mukinzi, et al., 2020. Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. Nature 579, 80-87. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2035-0

Hunt, M.A., Unwin, G.L., Beadle, C.L., 1999. Effects of naturally regenerated *Acacia dealbata* on the productivity of a *Eucalyptus nitens* plantation in Tasmania, Australia. For. Ecol. Manage. 117, 75-85. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00467-8

IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Scientific Basis: IPCC fourth assessment report, Working Group I [WWW Document]. URL http://www.ipcc.ch (accedido 4.13.21).

Isebrands, J., Karnosky, D., 2001. Environmental benefits of poplar culture. Poplar Cult. North Am. 207-218.

Itabia, 2002. Forestry and agricultural energy sources, Annual Rep. ed.

Ito, A., 2011. Mega fire emissions in Siberia: Potential supply of bioavailable iron from forests to the ocean. Biogeosciences 8, 1679-1697. https://doi.org/10.5194/bg-8-1679-2011

Jana, B.K., Biswas, S., Majumder, M., Roy, P.K., Mazumdar, A., 2011. Carbon sequestration rate and aboveground biomass carbon potential of three young species in lower Gangetic plain. J. Environ. Sci. Eng. 53, 299-308.

Jastrzębowski, S., Ukalska, J., Kantorowicz, W., Klisz, M., Wojda, T., Sułkowska, M., 2017. Effects of thermal-time artificial scarification on the germination dynamics of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) seeds. Eur. J. For. Res. 136, 471-479. https://doi.org/10.1007/s10342-017-1046-3

Jiang, M., Medlyn, B.E., Drake, J.E., Duursma, R.A., Anderson, I.C., Barton, C.V.M., Boer, M.M., Carrillo, Y., Castañeda-Gómez, L., Collins, L., et al., 2020. The fate of carbon in a mature forest under carbon dioxide enrichment. Nature 580, 227-231. https://doi.org/10.1038/s41586-020-2128-9

Johnstone, J.F., Allen, C.D., Franklin, J.F., Frelich, L.E., Harvey, B.J., Higuera, P.E., Mack, M.C., Meentemeyer, R.K., Metz, M.R., Perry, G.L.W., Schoennagel, T., Turner, M.G., 2016. Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. Front. Ecol. Environ. https://doi.org/10.1002/fee.1311

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. Nat. Commun. 6, 1-11. https://doi.org/10.1038/ncomms8537

Jordano, P., Herrera, C.M., 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. Ecoscience 2, 230-237. https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682288

Kami, C., Lorrain, S., Hornitschek, P., Fankhauser, C., 2010. Light-regulated plant growth and development, en: Current Topics in Developmental Biology. Academic Press Inc., pp. 29-66. https://doi.org/10.1016/S0070-2153(10)91002-8

Karjalainen, T., Pussinen, A., Liski, J., Nabuurs, G.J., Erhard, M., Eggers, T., Sonntag, M., Mohren, G.M.J., 2002. An approach towards an estimate of the impact of forest management and climate change on the European forest sector carbon budget: Germany as a case study. For. Ecol. Manage. 162, 87-103. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00052-X

Karrenberg, S., Suter, M., 2003. Phenotypic trade-offs in the sexual reproduction of Salicaceae from flood plains. Am. J. Bot. 90, 749-754. https://doi.org/10.3732/ajb.90.5.749

Kaul, M., Mohren, G.M.J., Dadhwal, V.K., 2010. Carbon storage and sequestration potential of selected tree species in India. Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang. 15, 489-510. https://doi.org/10.1007/s11027-010-9230-5

Kazanis, D., Arianoutsou, M., 1996. Vegetation composition in a post-fire successional gradient of *Pinus halepensis* forests in Attica, Greece. Int. J. Wildl. Fire 6, 83-91. https://doi.org/10.1071/WF9960083

Keeley, J.E., 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. Int. J. Wildl. Fire 18, 116. https://doi.org/10.1071/WF07049

Keeley, J.E., 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires, en: Dell B., Hopkins A.J.M., Lamont B.B. (Eds.), Resilience in mediterranean-type ecosystems. Tasks for vegetation science. Springer, Dordrecht, pp. 95-112. https://doi.org/10.1007/978-94-009-4822-8_7

Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. Trends Plant Sci. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002

Keeley, J.E., William, J.B., Bradstock, R.A., Pausas, J.G., 2012. Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, Evolution and Management . Cambridge University Press, Cambridge.

Keeley, J.E., Zedler, P.H., 1998. Characterization and Global Distribution of Vernal Pools, en: Witham, C.W., Bauder, E.T., Belk, D., Jr., W.R.F., Ornduff, R. (Eds.), Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems. California Native Plant Society, Sacramento, pp. 1-14.

Keith, H., Vardon, M., Stein, J.A., Lindenmayer, D., 2019. Contribution of native forests to climate change mitigation – A common approach to carbon accounting that aligns results from environmental-economic accounting with rules for emissions reduction. Environ. Sci. Policy 93, 189-199. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.11.001

Ķēniņa, L., Jaunslaviete, I., Liepa, L., Zute, D., Jansons, Ā., 2019. Carbon Pools in Old-Growth Scots Pine Stands in Hemiboreal Latvia. Forests 10, 911. https://doi.org/10.3390/f10100911

Key, C.H., 2006. Ecological and Sampling Constraints on Defining Landscape Fire Severity. Fire Ecol. 2, 34-59. https://doi.org/10.4996/fireecology.0202034

Kolbe, J.J., Glor, R.E., Schettino, L.R., Lara, A.C., Larson, A., Losos, J.B., 2004. Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. Nature 431, 177-181. https://doi.org/10.1038/nature02807

Konstantinidis, P., Tsiourlis, G., Xofis, P., 2006. Effect of fire season, aspect and pre-fire plant size on the growth of *Arbutus unedo* L. (strawberry tree) resprouts. For. Ecol. Manage. 225, 359-367. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.011

Kowarik, I., 1995. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. J. Veg. Sci. 6, 853-856. https://doi.org/10.2307/3236399

Kowarik, I., Säumel, I., 2007. Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 8, 207-237. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.03.002

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. J. Arid Environ. 69, 177-187. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.09.001

Kutiel, P., 1994. Fire and ecosystem heterogeneity: A mediterranean case study. Earth Surf. Process. Landforms 19, 187-194. https://doi.org/10.1002/esp.3290190209

Lambdon, P.W., Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V., Pergl, J., Winter, M., Anastasiu, et al., 2008. Alien flora of Europe: Species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. Preslia 80, 101-149.

Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M., Enright, N.J., 1991. Canopy seed storage in woody plants. Bot. Rev. 57, 277-317. https://doi.org/10.1007/BF02858770

Lanner, R., 1998. Seed dispersal in *Pinus*, en: Richardson, D. (Ed.), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 381-395.

Latva-Karjanmaa, T., Suvanto, L., Leinonen, K., Rita, H., 2003. Emergence and survival of *Populus tremula* seedlings under varying moisture conditions. Can. J. For. Res. 33, 2081-2088. https://doi.org/10.1139/x03-129

Ledin, S., Willebrand, E., 1995. Handbook on how to grow short rotation forests. Department of Short Rotation. Swedish University of Agricultural, Sciences IEA Bioenergy, Uppsala.

Lee, M.A.B., Snyder, K.L., Valentine-Darby, P., Miller, S.J., Ponzio, K.J., 2005. Dormant season prescribed fire as a management tool for the control of *Salix caroliniana* Michx. in a floodplain marsh. Wetl. Ecol. Manag. 13, 479-487. https://doi.org/10.1007/s11273-004-2211-2

Lee, S.W., Lee, M.B., Lee, Y.G., Won, M.S., Kim, J.J., Hong, S. kwon, 2009. Relationship between landscape structure and burn severity at the landscape and class levels in Samchuck, South Korea. For. Ecol. Manage. 258, 1594-1604. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.017

Li, K.R., Wang, H.H., Han, G., Wang, Q.J., Fan, J., 2008. Effects of brassinolide on the survival, growth and drought resistance of Robinia pseudoacacia seedlings under water-stress. New For. 35, 255-266. https://doi.org/10.1007/s11056-007-9075-2

Licht, L.A., Isebrands, J.G., 2005. Linking phytoremediated pollutant removal to biomass economic opportunities. Biomass and Bioenergy 28, 203-218. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2004.08.015

Liu, X., Trogisch, S., He, J.S., Niklaus, P.A., Bruelheide, H., Tang, Z., Erfmeier, A., Scherer-Lorenzen, M., Pietsch, K.A., Yang, B., Kühn, P., Scholten, T., Huang, Y., Wang, C., Staab, M., Leppert, K.N., Wirth, C., Schmid, B., Ma, K., 2018. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 285. https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1240

Liu, Y., Stanturf, J., Goodrick, S., 2010. Trends in global wildfire potential in a changing climate. For. Ecol. Manage. 259, 685-697. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.002

Liu, Z., Yang, J., Chang, Y., Weisberg, P.J., He, H.S., 2012. Spatial patterns and drivers of fire occurrence and its future trend under climate change in a boreal forest of Northeast China. Glob.

Chang. Biol. 18, 2041-2056. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02649.x

Lloyd, M. V., Dixon, K.W., Sivasithamparam, K., 2000. Comparative effects of different smoke treatments on germination of Australian native plants. Austral Ecol. 25, 610-615. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2000.tb00066.x

Lombao, A., Barreiro, A., Fontúrbel, M.T., Martín, A., Carballas, T., Díaz-Raviña, M., 2020. Key factors controlling microbial community responses after a fire: Importance of severity and recurrence. Sci. Total Environ. 741, 140363. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140363

Lorenzo, P., González, L., Reigosa, M.J., 2010. The genus *Acacia* as invader: The characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. Ann. For. Sci. 67, 101-101. https://doi.org/10.1051/forest/2009082

Luis-Calabuig, E., Tarrega, R., Alonso, I., 1996. Seedling Regeneration of two *Cistus* species after experimental disturbances. Methods.

Luyssaert, S., Schulze, E.D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B.E., Ciais, P., Grace, J., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. Nature 455, 213-215. https://doi.org/10.1038/nature07276

Madrigal del Olmo, J., Guijarro Guzmán, M., Martínez, E., Díez, C., Hernando Lara, C., 2005. Regeneración post-incendio de *Pinus pinaster* Ait. en la Sierra de Guadarrama (Sistema Central, España): modelos descriptivos de los factores influyentes en la densidad inicial y la supervivencia. Investig. Agrar. Sist. y Recur. For. 14, 36-51.

Madrigal, J., Souto-García, J., Calama, R., Guijarro, M., Picos, J., Hernando, C., 2019. Resistance of *Pinus pinea* L. bark to fire. Int. J. Wildl. Fire 28, 342. https://doi.org/10.1071/WF18118

Maia, P., Pausas, J.G., Vasques, A., Keizer, J.J., 2012. Fire severity as a key factor in post-fire regeneration of *Pinus pinaster* (Ait.) in

Central Portugal. Ann. For. Sci. 69, 489-498. https://doi.org/10.1007/s13595-012-0203-6

Makeschin, F., 1999. Short rotation forestry in Central and Northern Europe - Introduction and conclusions. For. Ecol. Manage. 121, 1-7. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00563-5

Malanson, G.P., Trabaud, L., 1988. Vigour of Post-Fire Resprouting by *Quercus coccifera* L. J. Ecol. 76, 351. https://doi.org/10.2307/2260598

Mallik, A.U., 1982. Post-fire micro-habitat and plant regeneration in heathland. University of Aberdeen.

Maltoni, A., Mariotti, B., Tani, A., Jacobs, D.F., 2010. Relation of *Fraxinus excelsior* seedling morphology to growth and root proliferation during field establishment. Scand. J. For. Res. 25, 60-67. https://doi.org/10.1080/02827581.2010.485805

Marcolin, E., Manetti, M.C., Pelleri, F., Conedera, M., Pezzatti, G.B., Lingua, E., Pividori, M., 2020. Seed regeneration of sweet chestnut (*Castanea sativa* Miller) under different coppicing approaches. For. Ecol. Manage. 472, 118273. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118273

Marques, P., Ferreira, L., Martins-Lou, M., 2001. Tree shelters influence growth and survival of carob (*Ceratonia siliqua* L.) and cork oak (*Quercus suber* L.) plants on degraded Mediterranean sites.

Marron, N., Epron, D., 2019. Are mixed-tree plantations including a nitrogen-fixing species more productive than monocultures? For. Ecol. Manage. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.052

Martín-Sanz, R.C., Callejas-Díaz, M., Tonnabel, J., Climent, J.M., 2017. Maintenance costs of serotiny in a variably serotinous pine: The role of water supply. PLoS One 12, e0181648. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181648

Martín-Sanz, R.C., Santos-Del-Blanco, L., Notivol, E., Chambel, M.R., San-Martín, R., Climent, J., 2016. Disentangling plasticity

of serotiny, a key adaptive trait in a mediterranean conifer. Am. J. Bot. 103, 1582-1591. https://doi.org/10.3732/ajb.1600199

Masaka, K., Yamada, K., 2009. Variation in germination character of *Robinia pseudoacacia* L. (Leguminosae) seeds at individual tree level. J. For. Res. 14, 167-177. https://doi.org/10.1007/s10310-009-0117-9

Masocha, M., Skidmore, A.K., Poshiwa, X., Prins, H.H.T., 2011. Frequent burning promotes invasions of alien plants into a mesic African savanna. Biol. Invasions 13, 1641-1648. https://doi.org/10.1007/s10530-010-9921-6

Mataix-Solera, J., Cerdà, A., 2009. Incendios forestales en España. Ecosistemas terrestres y suelos. Efectos los Incend. For. sobre los suelos en España. El estado la cuestión visto por los científicos españoles. 27-53.

Mataix-Solera, J., Guerrero, C., 2013. Incendios Forestales, Suelos y Erosión Hídrica. Cuad. Act. 59-67.

May, B.M., Attiwill, P.M., 2003. Nitrogen-fixation by *Acacia dealbata* and changes in soil properties 5 years after mechanical disturbance or slash-burning following timber harvest. For. Ecol. Manage. 181, 339-355. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00006-9

McAlpine, K.G., Jesson, L.K., 2008. Linking seed dispersal, germination and seedling recruitment in the invasive species Berberis darwinii (Darwin's barberry). Plant Ecol. 197, 119-129. https://doi.org/10.1007/s11258-007-9365-y

McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K., Aukema, B.H., Bond-Lamberty, B., Chini, L., Clark, J.S., Dietze, M., Grossiord, C., Hanbury-Brown, A., et al., 2020. Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. Science (80-.). 368. https://doi.org/10.1126/science.aaz9463

McGinley, M.A., Smith, C.C., Elliott, P.F., Higgins, J.J., 1990. Morphological Constraints on Seed Mass in Lodgepole Pine. Funct. Ecol. 4, 192. https://doi.org/10.2307/2389337

McLean, P., Gallien, L., Wilson, J.R.U., Gaertner, M., Richardson, D.M., 2017. Small urban centres as launching sites for plant invasions in natural areas: insights from South Africa. Biol. Invasions 19, 3541-3555. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1600-4

McNeill, J.R., 1992. The mountains of the Mediterranean world: an environmental history. Mt. Mediterr. world an Environ. Hist. 423. https://doi.org/10.2307/3673767

Memmott, J., Fowler, S.V., Syrett, P., Hosking, J.R., 1993. What makes broom a major problem?, en: Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference. British Crop Protection Council, Farnham, UK, pp. 753-758.

Meteogalicia, 2021. Meteogalicia [WWW Document]. URL https://www.meteogalicia.gal/web/inicio.action

Mirck, J., Isebrands, J.G., Verwijst, T., Ledin, S., 2005. Development of short-rotation willow coppice systems for environmental purposes in Sweden. Biomass and Bioenergy 28, 219-228. https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2004.08.012

Moles, A.T., Westoby, M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. Oikos 113, 91-105. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x

Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E., Pausas, J.G., 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. Ann. Bot. 105, 627-635. https://doi.org/10.1093/aob/mcq017

Moreira, F., Viedma, O., Arianoutsou, M., Curt, T., Koutsias, N., Rigolot, E., Barbati, A., Corona, P., Vaz, P., Xanthopoulos, G., Mouillot, F., Bilgili, E., 2011. Landscape - wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. J. Environ. Manage. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2011.06.028

Moreno, J.M., Oechel, W.C., 1994. Fire Intensity as a Determinant Factor of Postfire Plant Recovery in Southern California

Chaparral. Springer, New York, NY, pp. 26-45. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-8395-6_3

Moreno, J.M., Vallejo, R., 1991. Fire impact s on the ecosystem and restoration: summary of the main findings from the Delfi-Fire database, en: Forest Fires: Needs and Innovations. Athens (Greece), pp. 239-261.

Moreno, M.V., Conedera, M., Chuvieco, E., Pezzatti, G.B., 2014. Fire regime changes and major driving forces in Spain from 1968 to 2010. Environ. Sci. Policy 37, 11-22. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2013.08.005

Mouillot, D., Lepretre, A., Andrei-Ruiz, M.C., Mouillot, F., Viale, D., 2000. A stochastic model for the spatial distribution of species based on an aggregation-repulsion rule. Popul. Ecol. 42, 293-303. https://doi.org/10.1007/PL00012007

Moya, D., De Las Heras, J., López-Serrano, F.R., Condes, S., Alberdi, I., 2009. Structural patterns and biodiversity in burned and managed Aleppo pine stands. Plant Ecol. 200, 217-228. https://doi.org/10.1007/s11258-008-9446-6

Moya, D., De Las Heras, J., Salvatore, R., Valero, E., Leone, V., 2013. Fire intensity and serotiny: Response of germination and enzymatic activity in seeds of *Pinus halepensis* Mill. from southern Italy. Ann. For. Sci. 70, 49-59. https://doi.org/10.1007/s13595-012-0236-x

Muir, P.S., Lotan, J.E., 1985. Disturbance History and Serotiny of *Pinus contorta* in Western Montana. Ecology 66, 1658-1668. https://doi.org/10.2307/1938028

Muñoz, A., Alvarez, R., Pesqueira, X., García Duro, J., Reyes, O., Casal, M., 2010. Burning in the management of heathlands of *Erica ciliaris* and *Erica tetralix*: effects on structure and diversity. NACC Nov. acta científica Compostel. Biol. 19, 69-81.

Mutke, S., Calama, R., González-Martínez, S.C., Montero, G., Gordo, F.J., Bono, D., Gil, L., 2012. Mediterranean stone pine: Botany

and horticulture. Hortic. Rev. (Am. Soc. Hortic. Sci). 39, 153-201. https://doi.org/10.1002/9781118100592.ch4

Nannipieri, P., Ascher, J., Ceccherini, M.T., Landi, L., Pietramellara, G., Renella, G., 2003. Microbial diversity and soil functions. Eur. J. Soil Sci. 54, 655-670. https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0556.x

Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends Ecol. Evol. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01874-7

Nathan, R., Ne'eman, G., 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller), en: Plant Ecology. Springer, pp. 123-137. https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029379.32705.0f

Neary, D.G., Klopatek, C.C., DeBano, L.F., Ffolliott, P.F., 1999. Fire effects on belowground sustainability: A review and synthesis, en: Forest Ecology and Management. Elsevier, pp. 51-71. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00032-8

Neéman, G., Meir, I., Neéman, R., 1993. The effect of ash on the germination and early growth of shoots and roots of *Pinus*, *Cistus* and annuals. Seed Sci. Technol. 21, 339-349.

Negash, L., Bornman, C.H., 2004. Stump sprouts as sources of cutting production for the vegetative propagation of the threatened African wildolive (*Olea europaea* subsp. *cuspidata*). South African J. Bot. 70, 24-30. https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30264-7

Neumann, C.R., Hobbs, T.J., Mckenna, D.J., George, B., Huxtable, D., Bennell, M.R., Kemp, O., 2008. Evaluating the performance of low rainfall woody crop species Carbon sequestration View project Evaluating the performance of low rainfall woody crop species.

Noble, I.R., Slatyer, R.O., 1981. Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire, en: Gill,

A.M., Groves, R.H., Noble, I.R. (Eds.), Fire and the Australian biota. Australian Academy of Science, Canberra, Australia, pp. 311-335.

Nord-Larsen, T., Vesterdal, L., Bentsen, N.S., Larsen, J.B., 2019. Ecosystem carbon stocks and their temporal resilience in a semi-natural beech-dominated forest. For. Ecol. Manage. 447, 67-76. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.038

Nunes, L.J.R., Raposo, M.A.M., Meireles, C.I.R., Pinto Gomes, C.J., Almeida Ribeiro, N.M.C., 2020. Control of invasive forest species through the creation of a value chain: *Acacia dealbata* biomass recovery. Environ. - MDPI 7, 39. https://doi.org/10.3390/environments7050039

Núñez-Regueira, L., Rodríguez-Añón, J., Proupín, J., Romero-García, A., 2003. Energy evaluation of forest residues originated from pine in Galicia. Bioresour. Technol. 88, 121-130. https://doi.org/10.1016/S0960-8524(02)00275-4

Núñez, M.R., Calvo, L., 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. For. Ecol. Manage. 131, 183-190. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00211-X

Odion, D.C., Davis, F.W., 2000. Fire, soil heating, and the formation of vegetation patterns in chaparral. Ecol. Monogr. 70, 149-169. https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0149:FSHATF]2.0.CO;2

Odum, W.E., Fisher, J.S., Pickral, J.C., 1979. Factors Controlling the Flux of Particulate Organic Carbon from Estuarine Wetlands, en: Ecological Processes in Coastal and Marine Systems. Springer US, pp. 69-80. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9146-7_5

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

Ojeda, F., 2001. El fuego como factor clave en la evoluión de plantas mediterráneas, en: Zamora, R., Puignaire, F.I. (Eds.), Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. CSIC-AEET, Madrid, pp. 341-349.

Oliver, P.A.T., 2002. Capacidad reproductiva de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* en relación con la edad de la planta madre. Investig. Agrar. Sist. y Recur. For. 11, 357-371.

Ortiz, P.L., Arista, M., Talavera, S., 1995. Germination ecology of *Ceratonia siliqua* L. (Caesalpiniaceae), a Mediterranean tree. Flora 190, 89-95. https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30630-8

Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Kobe, R.K., Ribbens, E., 1996. Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics. Ecol. Monogr. 66, 1-43. https://doi.org/10.2307/2963479

Pan, E., Bassuk, N., 1986. Establishment and Distribution of *Ailanthus altissima* in the Urban Environment. J. Environ. Hortic. 4, 1-4. https://doi.org/10.24266/0738-2898-4.1.1

Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Cet al., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. Science (80 - 105). 333, 988-993. https://doi.org/10.1126/science.1201609

Parsons, W.T., Cuthbertson, E.G., 2001. Noxious Weeds of Australia, 2.ª ed. CSIRO Publishing, Collingwood (Australia).

Pauchard, A., García, R.A., Peña, E., González, C., Cavieres, L.A., Bustamante, R.O., 2008. Positive feedbacks between plant invasions and fire regimes: *Teline monspessulana* (L.) K. Koch (Fabaceae) in central Chile. Biol. Invasions 10, 547-553. https://doi.org/10.1007/s10530-007-9151-8

Pausas, J.G., Keeley, J.E., 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. New Phytol. 204, 55-65. https://doi.org/10.1111/nph.12921

Pausas, J.G., Ribeiro, E., Vallejo, R., 2004. Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the eastern Iberian Peninsula. For. Ecol. Manage. 203, 251-259. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.061

Pedrol, N., Puig, C.G., López-Nogueira, A., Pardo-Muras, M., González, L., Souza-Alonso, P., 2018. Optimal and synchronized germination of *Robinia pseudoacacia, Acacia dealbata* and other woody Fabaceae using a handheld rotary tool: concomitant reduction of physical and physiological seed dormancy. J. For. Res. 29, 283-290. https://doi.org/10.1007/s11676-017-0445-0

Pereira, M.G., Trigo, R.M., Da Camara, C.C., Pereira, J.M.C., Leite, S.M., 2005. Synoptic patterns associated with large summer forest fires in Portugal. Agric. For. Meteorol. 129, 11-25. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2004.12.007

Pereiras, J., Puentes, M.A., Casal, M., 1995. Efecto de las altas temperaturas sobre la germinación de las semillas de tojo (*Ulex europaeus* L.) - Dialnet. Stud. Oecologica V, 125-133.

Pérez-Fernández, M.A., Rodríguez-Echeverría, S., 2003. Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in central-western Spain. J. Chem. Ecol. 29, 237-251. https://doi.org/10.1023/A:1021997118146

Perkins, F., Macintosh, A., 2013. Logging or carbon credits. Comparing the financial returns from forest-based activities in NSW's Southern Forestry Region.

Peterson, D.J., Prasad, R., 1998. The biology of Canadian weeds. 109. *Cytisus scoparius* (L.) Link. Can. J. Plant Sci. 78, 497-504. https://doi.org/10.4141/P97-079

Pingoud, K., Perälä, A.L., Pussinen, A., 2001. Carbon dynamics in wood products. Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang. 6, 91-111. https://doi.org/10.1023/A:1011353806845

Pinheiro, J., Bates, D., BebRoy, S., Sarkar, D., 2018. nlme: linear and nonlinear mixed effects models.

Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. For. Ecol. Manage. 255, 781-786. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.065

Powell, G.W., Bork, E.W., 2004. Above- and below-ground effects from alfalfa and marsh reedgrass on aspen seedlings. For. Ecol. Manage. 199, 411-422. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.055

Prknová, H., 2015. Long-term storage of service tree (*Sorbus domestica* L.) seeds and induction of their germination. J. For. Sci. 61, 417-421. https://doi.org/10.17221/57/2015-JFS

Puentes, A., Pías, B., Basanta, M., 2016. Vertical structure of *Erica umbellata*, a representative species of European Ibero-Atlantic dry heaths. Plant Biosyst. 152, 110-119. https://doi.org/10.1080/11263504.2016.1255270

Pyttel, P., Kunz, J., Bauhus, J., 2013. Growth, regeneration and shade tolerance of the Wild Service Tree (*Sorbus torminalis* (L.) Crantz) in aged oak coppice forests. Trees - Struct. Funct. 27, 1609-1619. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0908-7

Radtke, A., Ambraß, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontana, V., Ammer, C., 2013. Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. For. Ecol. Manage. 291, 308-317. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.022

Ranney, J.W., Wright, L.L., Layton, P.A., 1987. Hard-wood energy crops: the technology of intensive culture. J. For. 85, 17-26.

Raspé, O., Findlay, C., Jacquemart, A.L., 2000. *Sorbus aucuparia* L. J. Ecol. 88, 910-930. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00502.x

Read, T.R., Bellairs, S.M., Mulligan, D.R., Lamb, D., 2000. Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. Austral Ecol. 25, 48-57. https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2000.01031.x

Rejmánek, M., Richardson, D.M., 2013. Trees and shrubs as invasive alien species - 2013 update of the global database. Divers. Distrib. 19, 1093-1094. https://doi.org/10.1111/ddi.12075

Rey, P.J., Alcántara, J.M., 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. J. Ecol. 88, 622-633. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x

Reyes, O., Basanta, M., Casal, M., Díaz-Vizcaíno, E., 2000. Functioning and dynamics of Woody plant ecosystems in Galicia (NW Spain), en: Trabaud, L. (Ed.), Life and environment in the Mediterranean. Southamptom, pp. 1-41.

Reyes, O., Boedo, M., 2001. El fuego como controlador de la germinación de *Cytisus striatus* y de *C. multiflorus* y su aplicación agronómica, en: Montes para la sociedad del nuevo milenio. III Congreso Forestal Español. Mesa VI. Proteccion y restauración del medio natural. Coria Gráfica, Granada, p. 693.

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, 575-583. https://doi.org/10.3170/2008-8-18412

Reyes, O., Casal, M., 2006. Seed germination of *Quercus robur*, *Q. pyrenaica* and *Q. ilex* and the effects of smoke, heat, ash and charcoal. Ann. For. Sci 63, 205-212. https://doi.org/10.1051/forest:2005112

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., Casal, M., 2002. Effect of high temperatures on cone opening and on the release and viability of *Pinus pinaster* and *P. radiata* seeds in NW Spain. Ann. For. Sci. 59, 327-334. https://doi.org/10.1051/forest:2002028

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., 1998. Germination of *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *Eucalyptus globulus* in relation to the amount of ash produced in forest fires. Ann. For. Sci. 55, 837-845. https://doi.org/10.1051/forest:19980707

Reyes, O., Casal, M., 1995. Germination behaviour of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires. Ann. For. Sci. 52, 385-392. https://doi.org/10.1051/forest:19950408

Reyes, O., Casal, M., Rego, F.C., 2009. Resprouting ability of six Atlantic shrub species. Folia Geobot. 44, 19-29. https://doi.org/10.1007/s12224-009-9029-x

Reyes, O., Casal, M., Trabaud, L., 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

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

Reyes, O., Quintero, A., 2001. Influencia Del Fuego Sobre El Banco de Semillas Del Suelo de Leguminosas Arbustivas de Cinco Comunidades Vegetales, en: SECF (Ed.), III Congreso Forestal Español. Montes para la Sociedad del Nuevo Milenio. Graficas Coria, Sevilla (España), pp. 456-462.

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

Rivas, M., 2015. Estrategia germinativa de especies de matorral atlántico en relación con incendios forestales. Facultad de Biología. Universidad de Santiago de Compostela.

Rivas, M., Reyes, O., Casal, M., 2006. Influence of heat and smoke treatments on the germination of six leguminous shrubby species. Int. J. Wildl. Fire 15, 73-80. https://doi.org/10.1071/WF05008

Riveiro, S.F., 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. https://doi.org/10.1007/s13595-020-00965-x

Riveiro, S.F., 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

Rodrigo, A., Retana, J., Picó, F.X., 2004. Direct regeneration in not the only response of mediterranean forests to large fire. Ecology 85, 716-729. https://doi.org/10.1890/02-0492

Rodríguez, J., Lorenzo, P., González, L., 2017. Different growth strategies to invade undisturbed plant communities by *Acacia dealbata* Link. For. Ecol. Manage. 399, 47-53. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.007

Romero, A., 2010. Aprovechamiento De La Biomasa Como Fuente De Energía Alternativa a Los Combustibles Fósiles. Cienc.Exact.Fís.Nat. (Esp) 104, 331-345.

Rosario Nuñez, M., Bravo, F., Calvo, L., 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. Ann. For. Sci 60, 75-81. https://doi.org/10.1051/forest

Roşca, I., Onica, E., Palancean, A., 2018. Characteristics of growth and development of *Spartium junceum* L. in the Republic Moldova, Journal of Botany.

Ruiz, M.A., 2005. El analisis de tetrazolio en el control de calidad de semillas. Caso de estudio: cebadilla chaqueña. EEA INTA Anguil 20.

Rundel, P.W., Arroyo, M.T.K., Cowling, R.M., Keeley, J.E., Lamont, B.B., Pausas, J.G., Vargas, P., 2018. Fire and plant diversification in mediterranean-climate regions. Front. Plant Sci. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00851

San-Miguel-Ayanz, J., Moreno, J.M., 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

Santangelo, E., Scarfone, A., Giudice, A. Del, Acampora, A., Alfano, V., Suardi, A., Pari, L., 2015. Harvesting systems for poplar short rotation coppice. Ind. Crops Prod. 75, 85-92. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.07.013

Santilli, M., Moutinho, P., Schwartzman, S., Nepstad, D., Curran, L., Nobre, C., 2005. Tropical Deforestation and the Kyoto Protocol. Clim. Change 71, 267-276. https://doi.org/10.1007/s10584-005-8074-6

Schaffer, B., Whiley, A.W., Searle, C., Nissen, R.J., 1997. Leaf gas exchange, dry matter partitioning, and mineral element concentrations in mango as influenced by elevated atmospheric carbon dioxide and root restriction. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 122, 849-855. https://doi.org/10.21273/jashs.122.6.849

Schoennagel, T., Turner, M.G., Romme, W.H., 2003. The influece of fire interval and serotiny on postfire lodgepole pine density in Yellowstone National Park. Ecology 84, 2967-2978. https://doi.org/10.1890/02-0277

Scott, S.J., Jones, R.A., Williams, W.A., 1984. Review of Data Analysis Methods for Seed Germination 1 . Crop Sci. 24, 1192-

1199. https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183x002400060043x

Šeho, M., Ayan, S., Huber, G., Kahveci, G., 2019. A review on Turkish hazel (*Corylus colurna* L.): A promising tree species for future assisted migration attempts. South-East Eur. For. 10, 53-63. https://doi.org/10.15177/seefor.19-04

Seiler, W., Crutzen, P.J., 1980. Estimates of gross and net fluxes of carbon between the biosphere and the atmosphere from biomass burning. Clim. Change 2, 207-247. https://doi.org/10.1007/BF00137988

Sheppard, A.W., Shaw, R.H., Sforza, R., 2006. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: A review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. Weed Res. https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00497.x

Siipilehto, J., 2006. Height distributions of scots pine sapling stands affected by retained tree and edge stand competition. Silva Fenn. 40, 473-486. https://doi.org/10.14214/sf.331

Sixto, H., Hernández, M.J., Barrio, M., Carrasco, J., Cañellas, I., 2007. Plantaciones del género *Populus* para la producción de biomasa con fines energéticos: revisión 16, 277-294.

Skordilis, A., Thanos, C.A., 1995. Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *P. halepensis*. Seed Sci. Res. 5, 151-160. https://doi.org/10.1017/S0960258500002774

Skowronski, N.S., Clark, K.L., Gallagher, M., Birdsey, R.A., Hom, J.L., 2014. Airborne laser scanner-assisted estimation of aboveground biomass change in a temperate oak-pine forest. Remote Sens. Environ. 151, 166-174. https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.12.015

Sohngen, B., Mendelsohn, R., Sedjo, R., 1999. Forest Management, Conservation, and Global Timber Markets. Am. J. Agric. Econ. 81, 1-13. https://doi.org/10.2307/1244446

Soloway, A.D., Amiro, B.D., Dunn, A.L., Wofsy, S.C., 2017. Carbon neutral or a sink? Uncertainty caused by gap-filling long-term flux measurements for an old-growth boreal black spruce forest. Agric. For. Meteorol. 233, 110-121. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.11.005

Sopp, L., Adorján, J., 1974. Fatomegszamitasi tablazatok.

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, 271-281. https://doi.org/10.1016/S0048-9697(97)00185-X

Specht, R.L., 1981. Foliage projective cover and standing biomass, en: Gillison, A.N., Anderson, D.J. (Eds.), Vegetation Classification in Australia. Canberra, pp. 10-21.

Stein, S.J., Price, P.W., Abrahamson, W.G., Sacchi, C.F., 1992. The Effect of Fire on Stimulating Willow Regrowth and Subsequent Attack by Grasshoppers and Elk. Oikos 65, 190. https://doi.org/10.2307/3545009

Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L., 2004. Life histories of Mediterranean pines, en: Plant Ecology. Springer, pp. 53-68. https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029383.72609.f0

Tapias, R., Gil, L., Fuentes-Utrilla, P., Pardos, J.A., 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. J. Ecol. 89, 629-638. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00575.x

Tapper, P.-G., 1992. Demography of persistent juveniles in *Fraxinus excelsior*. Ecography (Cop.). 15, 385-392. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1992.tb00048.x

Tárrega, R., Calvo, L., Marcos, E., Taboada, A., 2006. Forest structure and understory diversity in *Quercus pyrenaica* communities with different human uses and disturbances. For. Ecol. Manage. 227, 50-58. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.008

Tessler, N., Wittenberg, L., Provizor, E., Greenbaum, N., 2014. The influence of short-interval recurrent forest fires on the abundance of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) on Mount Carmel, Israel. For. Ecol. Manage. 324, 109-116. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.014

Teste, F.P., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., 2011. Viability of forest floor and canopy seed banks in *Pinus contorta* var. *latifolia* (Pinaceae) forests after a mountain pine beetle outbreak. Am. J. Bot. 98, 630-637. https://doi.org/10.3732/ajb.1000252

Thanos, C.A., Doussi, M. a., 2000. Post-Fire Regeneration of *Pinus brutia* Forests, en: Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. pp. 291-301.

Thanos, C.A., Skordilis, A., 1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination. Seed Sci. Technol I, 174.

Thom, D., Seidl, R., 2016. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 91, 760-781. https://doi.org/10.1111/brv.12193

Thomas, A., Priault, P., Piutti, S., Dallé, E., Marron, N., 2021. Growth dynamics of fast-growing tree species in mixed forestry and agroforestry plantations. For. Ecol. Manage. 480, 118672. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118672

Thomas, P.B., Morris, E.C., Auld, T.D., 2003. Interactive effects of heat shock and smoke on germination of nine species forming soil seed banks within the Sydney region. Austral Ecol. 28, 674-683. https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.1330.doc.x

Thrippleton, T., Bugmann, H., Kramer-Priewasser, K., Snell, R.S., 2016. Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? Ecosystems 19, 1240-1254. https://doi.org/10.1007/s10021-016-9999-5

Torres, O., Calvo, L., Valbuena, L., 2006. Influence of high temperatures on seed germination of a special *Pinus pinaster*

stand adapted to frequent fires. Plant Ecol. 186, 129-136. https://doi.org/10.1007/s11258-006-9117-4

Tozer, M.G., Auld, T.D., 2006. Soil heating and germination: investigations using leaf scorch on graminoids and experimental seed burial. Int. J. Wildl. Fire 15, 509. https://doi.org/10.1071/WF06016

Trabaud, L., 2000. Life and environment in the Mediterranean. WIT Press.

Trabaud, L., 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin. Ecol. Mediterr. 13, 25-37. https://doi.org/10.3406/ecmed.1987.1186

Trabaud, L., 1979. Etude du comportement du feu dans la Garrigue de Chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. Ann. des Sci. For. 36, 13-38. https://doi.org/10.1051/forest/19790102

Trabaud, L., Campant, C., 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du Pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco Après Incendie. Biol. Conserv. 58, 329-343. https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90099-U

Tran, H., Harrington, K.C., Robertson, A.W., Watt, M.S., 2016. Assessment of herbicides for selectively controlling broom (*Cytisus scoparius*) growing with radiata pine (*Pinus radiata*) in New Zealand. New Zeal. J. For. Sci. 46, 1-9. https://doi.org/10.1186/s40490-016-0069-8

Turner, M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. Ecology 91, 2833-2849. https://doi.org/10.1890/10-0097.1

Turner, R., 2016. deldir: delaunay triangulation and Dirichlet (Voronoi) tessellation.

Twedt, D.J., Loesch, C.R., 1999. Forest area and distribution in the Mississippi alluvial valley: implications for breeding bird conservation. J. Biogeogr. 26, 1215-1224. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00348.x

Úbeda, X., Lorca, M., Outeiro, L.R., Bernia, S., Castellnou, M., 2005. Effects of prescribed fire on soil quality in Mediterranean grassland (Prades Mountains, north-east Spain). Int. J. Wildl. Fire 14, 379. https://doi.org/10.1071/WF05040

USDA, 2014. Coffee | USDA Foreign Agricultural Service, Coffee: World Markets and Trade.

Valbuena, L., Taboada, A., Tárrega, R., De la Rosa, A., Calvo, L., 2019. Germination response of woody species to laboratory-simulated fire severity and airborne nitrogen deposition: a post-fire recovery strategy perspective. Plant Ecol. 220, 1057-1069. https://doi.org/10.1007/s11258-019-00974-5

Valbuena, L., Tarrega, R., 1998. The influence of heat and mechanical scarification on the germination capacity of *Quercus pyrenaica* seeds. New For. 16, 177-183. https://doi.org/10.1023/A:1006578802038

Valbuena, L., Trabaud, L., 2001. Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heathland. Plant Ecol. 152, 175-183. https://doi.org/10.1023/A:1011419721307

Valladares, F., Peñuelas, J., de Luis Calabuig, E., 2005. Impactos sobre los ecosistemas terrestres. Eval. Prelim. los impactos en España por Ef. del Cambio Climático 65-112.

Vallejo, V.R., Alloza, J.A., 1998. The restoration of burned lands: the case of Eastern Spain, en: Moreno, J.M. (Ed.), Large Forest Fires. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 91-108.

Van ’t Veld, K., Plantinga, A., 2005. Carbon sequestration or abatement? The effect of rising carbon prices on the optimal portfolio of greenhouse-gas mitigation strategies. J. Environ. Econ. Manage. 50, 59-81.

Van Der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., Collatz, G.J., Mu, M., Kasibhatla, P.S., Morton, D.C., Defries, R.S., Jin, Y., Van Leeuwen, T.T., 2010. Global fire emissions and the contribution of deforestation, savanna, forest, agricultural, and peat fires (1997-

2009). Atmos. Chem. Phys. 10, 11707-11735. https://doi.org/10.5194/acp-10-11707-2010

van Leeuwen, M., Nieuwenhuis, M., 2010. Retrieval of forest structural parameters using LiDAR remote sensing. Eur. J. For. Res. 129, 749-770. https://doi.org/10.1007/s10342-010-0381-4

Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T., 2009. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). For. Ecol. Manage. 256, 1596-1603. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.005

Velázquez-Martí, B., 2018. Aprovechamiento de la biomasa para uso energético. Editorial Universitat Politècnica de València, Valencia.

Vélez-Muñoz, R., 1985. Primeros resultados de los programas de estudios sobre el fuego y de la ordenación del combustible en ecossitemas mediterráneos en Esaña, en: Estudios sobre prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales. pp. 23-25.

Vélez, R., 2000. La defensa contra incendios forestales. Mc Graw Hill, España.

Verdú, M., 2000. Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. J. Veg. Sci. 11, 265-268. https://doi.org/10.2307/3236806

Vesk, P.A., Leishman, M.R., Westoby, M., 2004. Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. J. Appl. Ecol. 41, 22-31. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00857.x

Vesk, P.A., Westoby, M., 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. J. Ecol. 92, 310-320. https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00871.x

Wang, G.G., Kemball, K.J., 2005. Effects of fire severity on early development of understory vegetation. Can. J. For. Res. 35, 254-262. https://doi.org/10.1139/x04-177

Wang, Z., Tian, H., Yang, J., Shi, H., Pan, S., Yao, Y., Banger, K., Yang, Q., 2020. Coupling of Phosphorus Processes With Carbon and Nitrogen Cycles in the Dynamic Land Ecosystem Model: Model Structure, Parameterization, and Evaluation in Tropical Forests. J. Adv. Model. Earth Syst. 12, e2020MS002123. https://doi.org/10.1029/2020MS002123

Watt, M.S., Clinton, P.W., Whitehead, D., Richardson, B., Mason, E.G., Leckie, A.C., 2003. Above-ground biomass accumulation and nitrogen fixation of broom (*Cytisus scoparius* L.) growing with juvenile *Pinus radiata* on a dryland site. For. Ecol. Manage. 184, 93-104. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00151-8

Weber, E., 2003. Invasive plants of the world., CAB Intern. ed. CABI Publishing, Wallingford.

Weih, M., 2004. Intensive short rotation forestry in boreal climates: Present and future perspectives. Can. J. For. Res. 34, 1369-1378. https://doi.org/10.1139/X04-090

Willan, R.L., 1985. A Guide to Forest Seed Handling. Roma.

Williams, J., 2013. Exploring the onset of high-impact mega-fires through a forest land management prism. For. Ecol. Manage. 294, 4-10. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.030

Wilson, N., Bradstock, R., Bedward, M., 2021. Comparing forest carbon stock losses between logging and wildfire in forests with contrasting responses to fire. For. Ecol. Manage. 481, 118701. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118701

Xanthopoulos, G., Caballero, D., Galante, M., Alexandrian, D., Rigolot, E., Marzano, R., 2006. Forest Fuels Management in Europe. Fuels Manag. toMeasure Success Conf. Proceedings.28-30 March 2006; Portland, OR.Proceedings RMRS-P-41. Fort Collins,CO U.S. Dep. Agric. Serv. Rocky Mt. Res. 29-46.

Zas, R., Sampedro, L., 2015. Heritability of seed weight in Maritime pine, a relevant trait in the transmission of environmental maternal effects. Heredity (Edinb). 114, 116-124. https://doi.org/10.1038/hdy.2014.76

Zedler, P., 1995. Fire frequency in southern California shrublands: biological effects and management options, en: Keeley, J., Scott, T. (Eds.), Brushfires in California: ecology and management. International Association of Wildland Fire, Fairfield, WA, USA, pp. 101-112.

Zhang, Y., Zheng, Q., Tyree, M.T., 2012. Factors controlling plasticity of leaf morphology in *Robinia pseudoacacia* L. I: Height-associated variation in leaf structure. Ann. For. Sci. 69, 29-37. https://doi.org/10.1007/s13595-011-0133-8

Zlatanov, T., Velichkov, I., Lexer, M.J., Dubravac, T., 2010. Regeneration dynamics in aging black pine (*Pinus nigra* Arn.) plantations on the south slopes of the Middle Balkan Range in Bulgaria. New For. 40, 289-303. https://doi.org/10.1007/s11056-010-9200-5

Zuloaga-Aguilar, S., Briones, O., Orozco-Segovia, A., 2011. Seed germination of montane forest species in response to ash, smoke and heat shock in Mexico. Acta Oecologica 37, 256-262. https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.02.009

Zywiec, M., Holeksa, J., 2012. Sprouting extends the lifespan of tree species in a seedling bank: 12-year study. For. Ecol. Manage. 284, 205-212. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.007

7. TRABAJOS PUBLICADOS

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

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. Impact factor: 3.087. Q1 (Ecology), Q1 (Ecology, Evolution, Behavior and Systematics) – JCR.

https://link.springer.com/article/10.1007/s10530-018-01910-w

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

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. iForest 12: 491-497. https://doi: 10.3832/ifor2968-012. Impact factor: 1.683. Q2 (Ecology), Q2 (Forestry) – JCR.

https://iforest.sisef.org/abstract/?id=ifor2968-012

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

Cruz, O., García-Duro, J., F. Riveiro, S., 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. Impact factor: 2.221. Q1 (Forestry)-JCR.

https://www.mdpi.com/1999-4907/11/2/124

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

iForest - Biogeosciences and Forestry

License

The Italian Society of SIlviculture and Forest Ecology ("SISEF"), publisher of iForest - Biogeosciences and Forestry, applies the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) license to works published on the SISEF web sites (e.g., http://sisef.org, http://www.sisef.it, etc.). Under this license, SISEF retain ownership of the copyright as for the paper contents, but allows anyone to **download, reuse, reprint, modify, distribute and/or copy** the content as long as the original authors and source are cited.

In any case, the material published on this web site **cannot be used for commercial purposes.**

Appropriate attribution can be provided by **simply citing the original article** (e.g., Henry M, Bombelli A, Trotta C, Alessandrini A, Birigazzi L, Sola G, Vieilledent G, Santenoise P, Longuetaud F, Valentini R, Picard N, Saint-André L (2013). GlobAllomeTree: international platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. iForest 6: 326-330. - doi: 10.3832/ifor0901-006).

If you have a question about the license, please refer to the full license at Creative Commons, available at the following URL:

https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode

or contact the Editorial Board of the Journal at the following address: editorial.board@sisef.org.

All the material included on the iForest web site is distributed under the license Creative Commons Attribution-NonCommercial

Asunto: Re: MDPI Contact Form: Doctoral thesis authorization

Dear Óscar,

Thank you for your email.

No special permission is required to reuse all or part of article published by MDPI, including figures and tables. For articles published under an open access Creative Common CC BY license, any part of the article may be reused without permission provided that the original article is clearly cited. Reuse of an article does not imply endorsement by the authors or MDPI.

Important Note: some articles (especially Reviews) may contain figures, tables or text taken from other publications, for which MDPI does not hold the copyright or the right to re-license the published material. Please note that you should inquire with the original copyright holder (usually the original publisher or authors), whether or not this material can be re-used.

If you have any other questions, feel free to tell me.

Kind regards,

Helena Pei
MDPI Support

USC
UNIVERSIDADE
DE SANTIAGO
DE COMPOSTELA

SPRINGER NATURE LICENSE
TERMS AND CONDITIONS

Apr 30, 2021

This Agreement between Mr. Oscar Cruz ("You") and Springer Nature ("Springer Nature") consists of your license details and the terms and conditions provided by Springer Nature and Copyright Clearance Center.

License Number	5058730566571
License date	Apr 30, 2021
Licensed Content Publisher	Springer Nature
Licensed Content Publication	Biological Invasions
Licensed Content Title	Fire as driver of the expansion of Paraserianthes lophantha (Willd.) I. C. Nielsen in SW Europe
Licensed Content Author	J. García-Duro et al
Licensed Content Date	Jan 8, 2019
Type of Use	Thesis/Dissertation
Requestor type	academic/university or research institute
Format	print
Portion	full article/chapter
Will you be translating?	no
Circulation/distribution	1 - 29

USC UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA

Author of this Springer Nature content	yes
Title	CARACTERIZACIÓN ECOLÓGICA DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE ESPECIES POTENCIALMENTE PRODUCTORAS DE BIOMASA EN RELACIÓN CON INCENDIOS FORESTALES
Institution name	University of Santiago de Compostela
Expected presentation date	May 2021
Requestor Location	Mr. Oscar Cruz Plaza da Mahia, 4, 3ºD Bertamirans, A Coruña 15220 Spain Attn: Mr. Oscar Cruz
Total	0.00 EUR

Terms and Conditions

Springer Nature Customer Service Centre GmbH
Terms and Conditions

This agreement sets out the terms and conditions of the licence (the **Licence**) between you and **Springer Nature Customer Service Centre GmbH** (the **Licensor**). By clicking 'accept' and completing the transaction for the material (**Licensed Material**), you also confirm your acceptance of these terms and conditions.

1. Grant of License

1. 1. The Licensor grants you a personal, non-exclusive, non-transferable, world-wide licence to reproduce the Licensed Material for the purpose specified in your order only. Licences are granted for the specific use requested in the order and for no other use, subject to the conditions below.

1. 2. The Licensor warrants that it has, to the best of its knowledge, the rights to license reuse of the Licensed Material. However, you should ensure that the material you are requesting is original to the Licensor and does not carry the copyright of another entity (as credited in the published version).

1. 3. If the credit line on any part of the material you have requested indicates that it was reprinted or adapted with permission from another source, then you should also seek permission from that source to reuse the material.

2. Scope of Licence

2. 1. You may only use the Licensed Content in the manner and to the extent permitted by these Ts&Cs and any applicable laws.

2. 2. A separate licence may be required for any additional use of the Licensed Material, e.g. where a licence has been purchased for print only use, separate permission must be obtained for electronic re-use. Similarly, a licence is only valid in the language selected and does not apply for editions in other languages unless additional translation rights have been granted separately in the licence. Any content owned by third parties are expressly excluded from the licence.

2. 3. Similarly, rights for additional components such as custom editions and derivatives require additional permission and may be subject to an additional fee. Please apply to Journalpermissions@springernature.com/bookpermissions@springernature.com for these rights.

2. 4. Where permission has been granted **free of charge** for material in print, permission may also be granted for any electronic version of that work, provided that the material is incidental to your work as a whole and that the electronic version is essentially equivalent to, or substitutes for, the print version.

2. 5. An alternative scope of licence may apply to signatories of the STM Permissions Guidelines, as amended from time to time.

3. Duration of Licence

3. 1. A licence for is valid from the date of purchase ('Licence Date') at the end of the relevant period in the below table:

Scope of Licence	Duration of Licence
Post on a website	12 months
Presentations	12 months
Books and journals	Lifetime of the edition in the language purchased

4. Acknowledgement

4. 1. The Licensor's permission must be acknowledged next to the Licenced Material in print. In electronic form, this acknowledgement must be visible at the same time as the figures/tables/illustrations or abstract, and must be hyperlinked to the journal/book's homepage. Our required acknowledgement format is in the Appendix below.

5. Restrictions on use

5. 1. Use of the Licensed Material may be permitted for incidental promotional use and minor editing privileges e.g. minor adaptations of single figures, changes of format, colour and/or style where the adaptation is credited as set out in Appendix 1 below. Any other changes including but not limited to, cropping, adapting, omitting material that affect the meaning, intention or moral rights of the author are strictly prohibited.

5. 2. You must not use any Licensed Material as part of any design or trademark.

5. 3. Licensed Material may be used in Open Access Publications (OAP) before publication by Springer Nature, but any Licensed Material must be removed from OAP sites prior to final publication.

6. Ownership of Rights

6. 1. Licensed Material remains the property of either Licensor or the relevant third party and any rights not explicitly granted herein are expressly reserved.

7. Warranty

IN NO EVENT SHALL LICENSOR BE LIABLE TO YOU OR ANY OTHER PARTY OR ANY OTHER PERSON OR FOR ANY SPECIAL, CONSEQUENTIAL, INCIDENTAL OR INDIRECT DAMAGES, HOWEVER CAUSED, ARISING OUT OF OR IN CONNECTION WITH THE DOWNLOADING, VIEWING OR USE OF THE MATERIALS REGARDLESS OF THE FORM OF ACTION, WHETHER FOR BREACH OF CONTRACT, BREACH OF WARRANTY, TORT, NEGLIGENCE, INFRINGEMENT OR OTHERWISE (INCLUDING, WITHOUT LIMITATION, DAMAGES BASED ON LOSS OF PROFITS, DATA, FILES, USE, BUSINESS OPPORTUNITY OR CLAIMS OF THIRD PARTIES), AND
WHETHER OR NOT THE PARTY HAS BEEN ADVISED OF THE POSSIBILITY OF SUCH DAMAGES. THIS LIMITATION SHALL APPLY NOTWITHSTANDING ANY FAILURE OF ESSENTIAL PURPOSE OF ANY LIMITED REMEDY PROVIDED HEREIN.

8. Limitations

8. 1. ***BOOKS ONLY:*** Where **'reuse in a dissertation/thesis'** has been selected the following terms apply: Print rights of the final author's accepted manuscript (for clarity, NOT the published version) for up to 100 copies, electronic rights for use only on a personal website or institutional repository as defined by the Sherpa guideline (www.sherpa.ac.uk/romeo/).

8. 2. For content reuse requests that qualify for permission under the STM Permissions Guidelines, which may be updated from time to time, the STM Permissions Guidelines supersede the terms and conditions contained in this licence.

9. Termination and Cancellation

9. 1. Licences will expire after the period shown in Clause 3 (above).

9. 2. Licensee reserves the right to terminate the Licence in the event that payment is not received in full or if there has been a breach of this agreement by you.

Appendix 1 — Acknowledgements:

For Journal Content:
Reprinted by permission from [**the Licensor**]: [**Journal Publisher** (e.g. Nature/Springer/Palgrave)] [**JOURNAL NAME**] [**REFERENCE CITATION** (Article name, Author(s) Name), [**COPYRIGHT**] (year of publication)

For **Advance Online Publication papers:**
Reprinted by permission from [**the Licensor**]: [**Journal Publisher** (e.g. Nature/Springer/Palgrave)] [**JOURNAL NAME**] [**REFERENCE CITATION** (Article name, Author(s) Name), [**COPYRIGHT**] (year of publication), advance online publication, day month year (doi: 10.1038/sj.[JOURNAL ACRONYM].)

For Adaptations/Translations:
Adapted/Translated by permission from [**the Licensor**]: [**Journal Publisher** (e.g. Nature/Springer/Palgrave)] [**JOURNAL NAME**] [**REFERENCE CITATION** (Article name, Author(s) Name), [**COPYRIGHT**] (year of publication)

Note: For any republication from the British Journal of Cancer, the following credit line style applies:

Reprinted/adapted/translated by permission from [**the Licensor**]: on behalf of Cancer Research UK: : [**Journal Publisher** (e.g. Nature/Springer/Palgrave)] [**JOURNAL NAME**] [**REFERENCE CITATION** (Article name, Author(s) Name), [**COPYRIGHT]** (year of publication)

For **Advance Online Publication** papers:
Reprinted by permission from The [**the Licensor**]: on behalf of Cancer Research UK: [**Journal Publisher** (e.g. Nature/Springer/Palgrave)] [**JOURNAL NAME**] [**REFERENCE CITATION** (Article name, Author(s) Name), [**COPYRIGHT**] (year of publication), advance online publication, day month year (doi: 10.1038/sj.[JOURNAL ACRONYM])

For Book content:
Reprinted/adapted by permission from [**the Licensor**]: [**Book Publisher** (e.g. Palgrave Macmillan, Springer etc) [**Book Title**] by [**Book author**(s)] [**COPYRIGHT**] (year of publication)

Other Conditions:

Version 1.3

Questions? customercare@copyright.com or +1-855-239-3415 (toll free in the US) or +1-978-646-2777.