

REVISIÓN

Bancos de semillas en el suelo

De Souza Maia, M.; F.C. Maia y M.A. Pérez

RESUMEN

En las comunidades vegetales, el banco de semillas en el suelo (BSS) constituye el potencial regenerativo. La reposición de los individuos a partir del BSS puede tener un efecto marcado en la composición y en los patrones de vegetación de la comunidad. Numerosas investigaciones se han llevado a cabo en bancos de semillas en hábitats agrícolas o en comunidades naturales. Esta revisión tiene como objetivo analizar los conceptos relacionados a BSS, los procesos de formación de éstos, las implicancias agrícolas y cómo esta información puede ser usada para la conservación de los sistemas productivos.

Palabras clave: banco, semillas, suelo, longevidad, persistencia

De Souza Maia, M.; F.C. Maia and M.A. Pérez, 2006. Soil seed banks. Agriscientia XXIII (1): 33-44

SUMMARY

In plant communities, the soil seed bank (SSB) represents their regenerative potential. The replacement of individuals from the seed bank may have profound effects on the composition and patterns of the vegetation within the community. Many investigations about seed banks have been made within agricultural habitats or in natural communities. The attempt of this review about the seed banks in the soil is to analyze the concepts related to SSBs, their formation, the agricultural implications and how this information might be used for the conservation of the productive systems.

Key words: Keys words: bank, seeds, soil, longevity, persistency

M. de Souza Maia, Depto. Fitotecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Caixa Postal 354, 96100-090, Pelotas-RS, Brasil. F.C. Maia, Fundação Estadual de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa da Região Sul, BR 392, km 36, Domingos Petrolini, 96200-970, Rio Grande-RS, Brasil. M.A. Pérez, Facultad de Cien-

Fecha de recepción: 23/03/06; fecha de aceptación: 05/07/06

*cias Agropecuarias, U.N.C., CC. 509, 5000 Córdoba, Argentina.
maiams@ufpel.edu.br*

INTRODUCCIÓN

El banco de semillas en una comunidad vegetal es la reserva de semillas maduras viables, en la planta (banco de semillas aéreo), enterradas en el suelo y las presentes en los residuos vegetales (banco de semillas del suelo), según lo propuesto por Roberts (1981). Particularmente, Henderson *et al.* (1988) se refieren al banco de semillas en el suelo (BSS) como el conjunto de semillas que representan el potencial regenerativo de las comunidades vegetales. Al respecto, Cook (1980) sostiene que la presencia de semillas en cantidad y tipo en un área específica resulta dependiente de la historia de la vegetación de cobertura y de la edad de la flora en el suelo.

En relación a ello, se deduce que el BSS es un componente importante de la dinámica vegetal y una estrategia de sobrevivencia de las especies a lo largo del tiempo. Sucesivas investigaciones han demostrado estrecha relación entre los BSS y la dinámica poblacional de las especies (Milberg, 1992; Boccaneli & Lewis, 1994; Bakker *et al.*, 1997; Bekker *et al.*, 1997; Kalamees & Zobel, 1997; Morgan, 1998; Favreto *et al.*, 2000; Loge, 2001; Maia *et al.*, 2003, 2004). Así el conjunto de semillas sumado a la estructura vegetativa aseguran, en el caso de los sistemas agropastoriles, la perennidad de la mayoría de las especies que constituyen la diversidad florística.

Además de la importancia productiva, el BSS puede cumplir un papel fundamental en la recuperación de áreas que sufrieron drásticos procesos de disturbio, por lo que se hace necesaria la implementación de prácticas de manejo y conservación de los bancos de semillas, para el mantenimiento de la diversidad florística y la sustentabilidad social y ecológica de estos ecosistemas.

La importancia del conocimiento de la ecología de las semillas y de sus reservorios para el estudio de las comunidades, ha sido abordada por numerosos autores (Heydecker, 1973; Harper, 1977; Roberts, 1981; Fenner, 1985, 2000; Leck *et al.*, 1989; Bekker, 1998); así como se registran estudios sobre longevidad de BSS (Bekker, 1998; Vyvey, 1989a,b; Bernhardt & Poschlod, 1993; Milberg, 1990; Thomp-

son *et al.*, 1997). En la actualidad no hay ningún área de la ecología vegetal moderna que no considere el estudio y análisis de los BSS, debido a su vinculación directa en la ecología de recuperación de especies y comunidades (Bakker *et al.*, 1996). Debido a la creciente preocupación ocasionada por la intensa degradación antrópica, creció el interés en estudiar los BSS con el objetivo de desarrollar modelos de predicción de sucesión vegetal más reales (Medeiros, 2000).

El objetivo de esta revisión es brindar una visión integrada de los conocimientos actuales sobre los BSS y sus posibles implicancias en la agricultura.

Formación de los bancos de semillas en el suelo

La formación del BSS se inicia con la dispersión y finaliza con la germinación o muerte de las semillas (Jeffrey, 2005). Su dispersión alrededor de la planta que le dio origen, establece una distribución determinada en la superficie de suelo (Phillips, 1954). Respecto a ello, la agregación de las semillas que caen en un área particular depende de una variedad de factores tales como la altura, la distancia y la distribución de la fuente de semillas, de los agentes de dispersión y la capacidad de dispersión de las semillas (Harper, 1977).

Según Glenn-Lewin *et al.* (1992), el éxito en la dispersión depende de cinco factores estrictamente vinculados a las semillas: cantidad producida, forma de transporte, periodo y distancia de dispersión e índice de semillas dispersas. Al respecto, Mortimer (1974) demostró que la traslación horizontal de las semillas, en algunos casos de hasta 38 cm por día, se debe a la acción de los animales, la lluvia o la forma redondeada de la semilla, que facilita su rodamiento en superficie. Mientras que el movimiento vertical se puede explicar ya que las semillas penetran en el suelo a través de canales o ralladuras de origen biológico, ya sea por la acción animal o en espacios dejados por raíces muertas. Asimismo, semillas pequeñas pueden penetrar en el suelo por acción de las lluvias o alojarse en grietas provocadas por la sequía. En particular, las plantas herbáceas son excepcionales colonizadoras y su gran capaci-

dad de dispersión está asociada a un conjunto de atributos o estrategias biológicas, las que se detallan en la Tabla 1 (Cook, 1980).

Además de las estrategias de dispersión, otro mecanismo que contribuye a la sobrevivencia de las especies y establecimiento de bancos de semillas, es la distribución de la germinación en el tiempo. De esta manera, todas las semillas producidas y dispersadas en un determinado año no necesariamente germinarán al año siguiente. Muchas de esas semillas pueden permanecer en estado de dormición o presentar inhibición de la germinación, después de caer en el suelo (Mayer & Poljakoff-Mayber, 1989). En su conjunto las semillas que caen y permanecen en el suelo, dormidas o no, después de la diseminación constituyen los llamados bancos de semillas.

Tipos de bancos de semillas en el suelo

Diferentes autores proponen clasificar a los BSS teniendo en cuenta características tales como la viabilidad y la longevidad, que hacen a la persistencia de los bancos. Así, Thompson & Grime (1979) clasifican a los BSS de acuerdo a la viabilidad de las semillas en las siguientes categorías:

Tabla 1. Estrategias biológicas de las especies para el logro de su dispersión en el espacio y en el tiempo.

Dispersión en el espacio	Dispersión en el tiempo
Plantas de vida larga	Plantas de vida corta
Población de plantas estable	Población de plantas inestable
Índices de crecimiento relativamente bajos	Índices de crecimiento relativamente altos
Marcada capacidad competitiva	Restringida capacidad competitiva
Defensa contra predadores de las plantas	Defensa contra predadores de las semillas
Semillas y frutos grandes	Semillas pequeñas
Dormición innata, transitoria	Dormición forzada dependiente de la profundidad de entierro
Elevado índice de deterioro de la población de semillas en el suelo	Bajo índice de deterioro de la población de semillas en el suelo
Curva de dispersión achata	Curva de dispersión ascendente

Cook, 1980

BSS transitorio: es aquél en el cual, ninguna de las semillas persiste viable por más de un año.

BSS persistente: es aquél que contiene semillas viables por más de un año.

Los mismos autores, al comparar estudios morfofisiológicos de la germinación de las semillas presentes en los bancos, amplían su clasificación con las siguientes categorías:

BSS tipo I: son bancos transitorios con especies estivales. Incluye este grupo un gran número de gramíneas cuyas semillas se dispersan hacia el final de la primavera y durante el verano, para luego germinar de manera sincronizada en las condiciones frescas y húmedas del otoño. Las especies encontradas en los estudios realizados por Thompson & Grime (1979) fueron: grandes y perennes como *Arrhenatherum eliathus* L., *Bromus erectus* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca rubra* L., *Helictotrichon pratense* L., *Lolium perenne* L.; gramíneas menores como *Briza media* L., *Festuca ovina* L., *Koeleria cristata* Pers.; y especies anuales como *Bromus mollis* L., *B. sterilis* L., *Hordeum murinum* L., *Lolium multiflorum* Lam. y *Vulpia fasciculata* (Forssk.) Samp.

Las especies que forman este tipo de banco no presentan dormición, pero sí elevada capacidad de germinar en una amplia gama de temperaturas, tanto en oscuridad como con luz. Es evidente que con tales características las semillas logran germinar rápidamente luego de su dispersión.

En estos bancos los mecanismos regenerativos aseguran la reposición de plantas durante la estación favorable, afectadas sólo por los niveles de mortalidad previsibles.

Los bancos tipo I responden por sus características, al comportamiento de las pasturas sometidas a disturbios estacionales ocasionados por la sequía o pastoreo.

BSS tipo II: son bancos transitorios con especies de regiones continentales de zonas templadas. En estas áreas geográficas, el crecimiento de las plantas hacia el final del otoño y durante el invierno es restringido por las bajas temperaturas. Las semillas son relativamente grandes (*Heracleum sphondylium* L., *Mercurialis perennis* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *P. saxifraga* L.); germinan en un amplio rango de temperaturas y en ausencia de luz. Este tipo de bancos representa una adaptación específica que retrasa la germinación hasta el inicio de la estación de crecimiento.

BSS tipo III: son bancos persistentes en los cuales muchas de las semillas germinan después de la dispersión, y las que no lo hacen se incorporan al suelo. Este modelo incluye especies pequeñas de

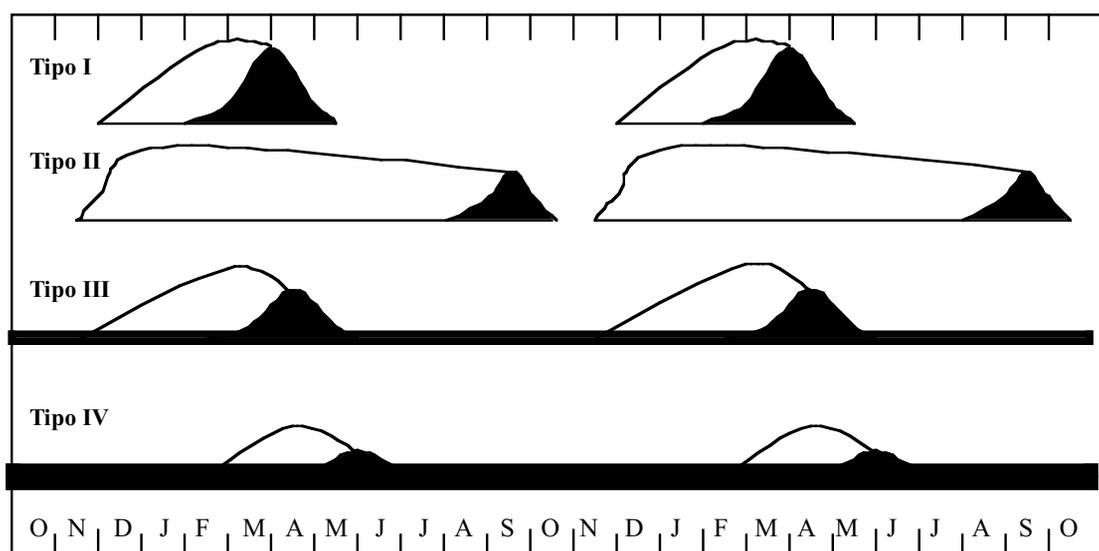


Figura 1. Diagrama representativo de la caracterización de cuatro tipos de bancos de semillas (I, II, III y IV), de acuerdo a su comportamiento estacional. Áreas sombreadas: proporción de semillas capaces de germinar inmediatamente. Áreas blancas: proporción de semillas viables pero que no germinan inmediatamente. (Thompson & Grime, 1979).

herbáceas anuales como *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. y *Arenaria serpyllifolia* L., y gramíneas como *Poa annua* L. y *P. trivialis* L.

BSS tipo IV: son bancos persistentes en los cuales pocas semillas germinan inmediatamente después de la dispersión, y las especies mantienen un BSS cuyo tamaño está estrechamente relacionado con la producción de semillas anuales (*Calluna vulgaris* L., *Juncus effusus* L., *Milium effusum* L., *Organum vulgare* L.).

Entre los bancos tipo III y IV, aun cuando ambos son persistentes, existen diferencias en lo relativo a la fisiología de las semillas que los constituyen. Además, presentan variaciones entre años y localidades que determinan las proporciones de semillas que se incorporan al reservorio. Si bien la mayoría de las semillas son de tamaño pequeño, hay algunas especies con semillas grandes que poseen mecanismos de dormición innata, que aumentan las posibilidades de ser enterradas, como es el caso de *Galium palustre* L., *Galium saxatile* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. y *Trifolium repens* L. Al respecto, la acción de los animales favorece la incorporación de las semillas en el suelo, al acelerar su enterramiento (Mortimer, 1974).

El diagrama de la Figura 1, propuesto por Thompson & Grime (1979), representa de manera clara los cuatro tipos de BSS establecidos por estos autores. El banco tipo I formado por pastos anuales y perennes de hábitats secos o perturbados; el tipo II, representado por hierbas anuales y perennes, que colonizan los espacios vegetativos en la primavera

tempranal; el tipo III, conformado por especies que germinan en el otoño, pero que mantienen un pequeño banco de semillas persistentes y el tipo IV, constituido por hierbas y arbustos anuales y perennes con un gran número de semillas persistentes.

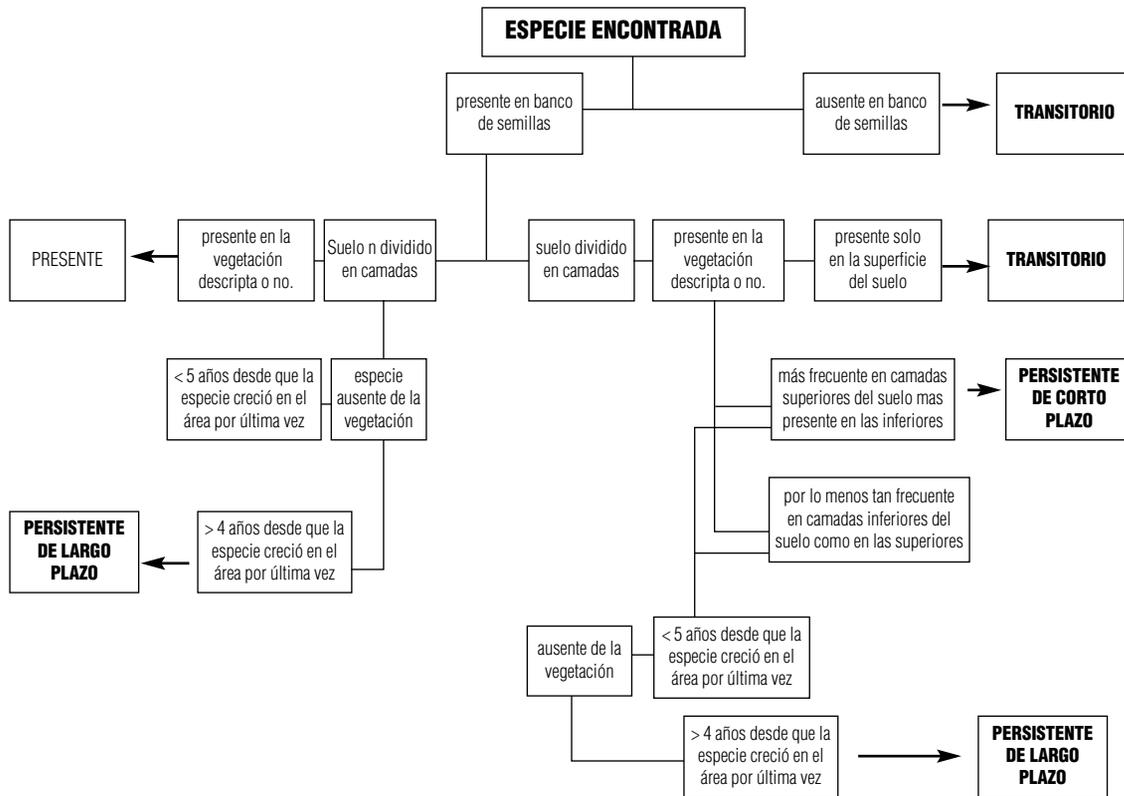
La clasificación desde la perspectiva de Thompson & Grime (1979), presenta la desventaja de no aportar elementos acerca de la longevidad, ni sobre las posibles prácticas que establezcan manejos adecuados para la restauración de los ambientes. Una versión modificada de esta clasificación fue propuesta por Bakker (1989) y Bakker *et al.* (1991), descrita por Thompson (1992) y Jeffrey *et al.* (2005), y divide a los BSS en tres tipos:

Transitorios: bancos cuyas especies persisten en el suelo menos de un año, normalmente pocos meses.

Persistentes de corto plazo: bancos con semillas de especies que persisten en el suelo por lo menos un año y hasta 5 años.

Persistentes de largo plazo: bancos con semillas de especies que persisten en el suelo por lo menos 5 años. Este tipo, originalmente denominado "permanente" por Bakker (1989), es el único que contribuye a la regeneración de comunidades vegetales degradadas o destruidas.

En la Figura 2 se presenta una clave dicotómica que permite identificar estos tres tipos de BSS. Una clasificación posterior (Figura 3) involucra la dinámica del BSS considerando el comportamiento estacional, distribución en profundidad y la lluvia de



Bekker, 1998

Figura 2. Clave dicotómica para identificar los tres tipos de bancos de semillas propuestos: transitorio, persistente de corto plazo persistente de largo plazo.

semillas de las especies establecidas (Poschlod & Jackel, 1993).

Las clasificaciones de los BSS deben ser realizadas en sentido amplio, a fin de ser usadas como herramientas por los investigadores para reconocer las características de los sistemas en estudio, para poder determinar la metodología adecuada e interpretar su dinámica.

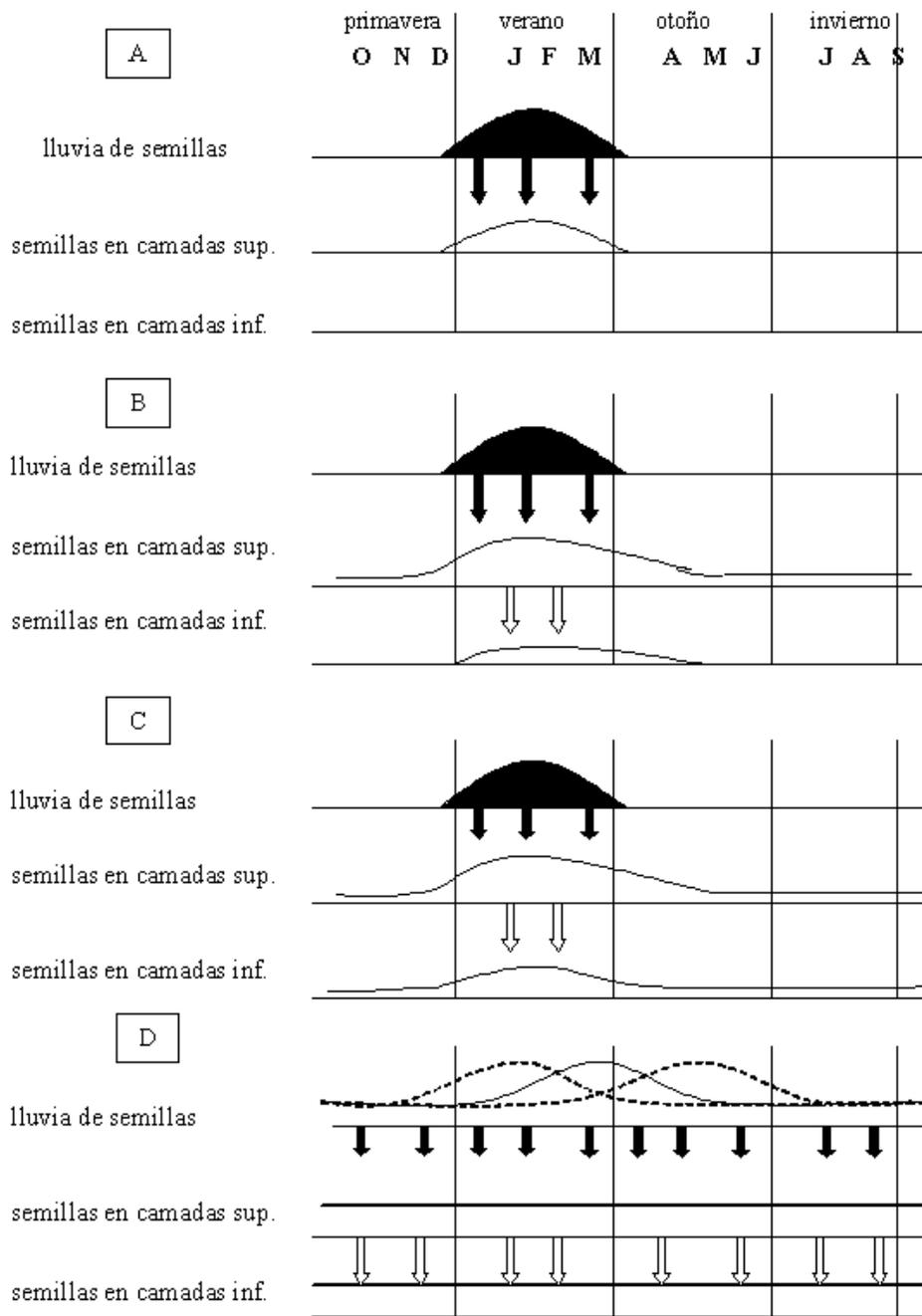
Persistencia y dormancia

La persistencia de las especies en un determinado ambiente está asociada, entre otros factores, a su estrategia de colonización, y consecuentemente, involucra al banco de semillas almacenado en el suelo (Miles, 1978).

Para la mayoría de las especies, el papel de la dormición en la persistencia de las semillas es solamente el de regular la época del año en la cual una

semilla puede responder a los estímulos, desencadenando el proceso de germinación o bien inhibiéndolo después de la dispersión (Fenner & Thompson, 2005). Así, muchas especies persisten en el suelo años o décadas como semillas no dormidas (Thompson, 2000). Cabe destacar que la inhibición de la germinación puede deberse a la ausencia de condiciones ambientales adecuadas, principalmente luz, durante parte del periodo en el cual las semillas no están dormidas, pero no germinan. El único tipo de dormición que puede indudablemente ser responsable de la persistencia de las semillas es la dormición física, debida a la presencia de tegumentos impermeables (Baskin & Baskin, 2001).

El análisis realizado por Thompson *et al.* (2003) establece la relación entre semillas dormidas y su persistencia en el suelo. Dicho análisis demuestra que, aunque las semillas no dormidas manifiesten una leve tendencia a ser menos persistentes, la dor-



Poschlod & Jackel, 1993

Figura 3. Dinámica de bancos de semillas en el suelo de acuerdo al comportamiento estacional, distribución en profundidad y la lluvia de semillas de las especies establecidas.

mición no es condición necesaria ni suficiente para la conformación de un BSS persistente. Así todas las combinaciones de persistencia y dormancia son posibles. Al respecto, Baskin & Baskin (2001) demostraron de manera convincente que las especies con

semillas de gran persistencia pueden pasar por repetidos ciclos estacionales de dormición (e.g. *Lamium purpureum*), estar inicialmente dormidas para luego perder esta condición y así permanecer (e.g. *Rumex crispus*), o bien desde el comienzo no

estar dormidas (e.g. *Digitalis purpurea*). Del mismo modo, semillas que permanecen en el suelo durante un corto periodo pueden estar profundamente dormidas durante la dispersión (e.g. *Heracleum sphondylium*). Por lo expuesto resulta evidente, y de acuerdo a lo propuesto por Thompson (2000), que la persistencia de las semillas en el suelo no es directamente dependiente de su estado de dormición.

Persistencia y longevidad

La composición del banco de semillas depende de la presencia y producción de las especies de la comunidad vegetal anterior y presente (Marone *et al.*, 2000), así como de la longevidad de las semillas en las condiciones locales (López-Mariño *et al.*, 2000). Al respecto, semillas de especies perennes no permanecen viables en el suelo tanto tiempo como las anuales (Roberts, 1970; Pettit & Froend, 2001), que pueden presentar periodos de vida extremadamente largos (Cook, 1980). Así, semillas de la mayoría de las especies de gramíneas pueden germinar inmediatamente después de desprenderse de la planta madre, y pocas exhiben dormición prolongada o retienen la viabilidad en el suelo por largos períodos (Grime *et al.*, 1981; Howe & Chancellor, 1983; Williams, 1984). Solamente pocas especies de gramíneas con semillas pequeñas (e.g. *Agrostis* spp., *Poa annua* L., *Holcus lanatus* L.) forman grandes bancos que se concentran próximos a la superficie del suelo (Douglas, 1965; Howe & Chancellor, 1983).

En todos los casos, la persistencia depende del hecho de evitar la germinación en circunstancias inapropiadas (Thompson, 2000), y existe una marcada variación inter e intraespecífica en un mismo hábitat (Sarukhán, 1974; Thompson *et al.*, 1997).

Según lo propuesto por Alexander & Schrag (2003), la sobrevivencia de las semillas así como el tamaño del BSS, dependen de las condiciones de enterramiento y hábitat, edad de la semilla, densidad y predación, que afectan el flujo de entrada de semillas en el suelo. Se considera que el paso crucial en la formación de un banco persistente es el hecho de enterrar la semilla, ya que si permanece en la superficie probablemente germine o sea objeto de predación. Una vez enterradas, ambas situaciones se vuelven menos probables, dado que la mayoría de las especies germinan en presencia de luz o aparece éste como un requerimiento inducido al estar bajo el suelo (Wesson & Wareing, 1969a, 1969b). Además, la mayoría de los predadores son herbívoros de superficie (Thompson, 1987; Van der Wall, 1994; Price & Joyner, 1997). Cabe destacar que las semillas más pequeñas son enterradas más

fácilmente (Peart, 1984; Thompson *et al.*, 1994), representan un alimento más difícil para los predadores (Hulme, 1998) y requieren mayor estímulo lumínico para poder germinar (Milberg *et al.*, 2000).

Es de conocimiento general que tanto el tamaño de las semillas como la dispersión están negativamente correlacionadas con la persistencia. Según Rees (1993) las semillas persistentes más pequeñas poseen menor probabilidad de ser efectivamente dispersadas. Las características de las semillas persistentes de ser pequeñas y compactas, ofrecen la posibilidad de poder predecir la persistencia a través de simples mediciones del tamaño y forma seminal (Leck, 1989; Tsuyuzaki, 1991; Thompson *et al.*, 1993; Bekker *et al.*, 1998a; Funes *et al.*, 1999; Kyereh *et al.*, 1999; Dalling & Hubbell, 2002; Ceralbini *et al.*, 2003; Peco *et al.*, 2003).

Sin embargo, Leishman & Westoby (1998), en sus estudios realizados en Australia, sostienen que no existe relación entre el tamaño de la semilla y su persistencia. Esto puede ser explicado por la alta frecuencia de aparición de semillas duras (Fenner & Thompson, 2005). Analizando los datos aportados por Leishman & Westoby (1998), se observa que existe una alta frecuencia de aparición de semillas duras; entre ellas, las persistentes son de mayor tamaño expresado en peso (3-30 mg) respecto a las semillas persistentes sin dureza (< 3 mg).

Otra característica a tener en cuenta es que la impermeabilidad de los tegumentos en semillas grandes persistentes, cumple la función de defensa ante predadores (Fenner & Thompson, 2005). Al respecto, Van der Wall (1993, 1995, 1998) ha demostrado que los roedores son capaces de detectar a las semillas por el olfato, pero son incapaces de detectar a las semillas secas enterradas. Además, el consumo selectivo por los animales granívoros repercute en la variación temporal de la presencia de especies preferidas por los mencionados predadores (Henderson *et al.*, 1988).

Respecto al contenido de humedad de semillas enterradas, los estudios realizados por Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia (1990) han demostrado que semillas de cinco especies tropicales pioneras, de alta sobrevivencia en el suelo, permanecieron viables después de siete años de almacenamiento en estado de imbibición, mientras que las semillas secas de las mismas especies murieron después de los tres años. Este comportamiento puede explicarse teniendo en cuenta que, por encima de determinado contenido de humedad, mayor es la longevidad con el aumento de la humedad y la disponibilidad de oxígeno, cuando la germinación y los patógenos son controlados (Thompson, 2005). En

estas condiciones, la semilla presenta el metabolismo alto y se activan más rápidamente los mecanismos de reparación (Villiers & Edgcombe, 1975). En relación a ello, y de acuerdo con lo propuesto por Priestley (1986), en climas húmedos donde las semillas absorben y pierden agua, la persistencia en el suelo depende de los mecanismos de reparación, por lo que las semillas en un banco persistente están aparentemente inactivas, y es un error asumir que están inertes. Sumado a ello, recientes estudios han establecido una intensa síntesis proteica en semillas enterradas (Gonzalez-Zertuche *et al.*, 2001), lo que pone en evidencia una elevada actividad metabólica seminal.

Por otra parte, el contenido de agua en el suelo puede afectar la sobrevivencia de las semillas, modificando la composición y el tamaño de los BSS (Ibrahim & Roberts, 1983; Maia *et al.*, 2004). Existen evidencias de que la sobrevivencia en suelos saturados disminuye drásticamente en especies de plantas de hábitat terrestre (Skoglund & Verwijst, 1989), o bien no disminuye entre especies que crecen en sustratos saturados (Van der Valk & Davis, 1976). Este último comportamiento puede explicarse, si se tienen en cuenta las adaptaciones metabólicas que permiten a las semillas sobrevivir y hasta germinar en condiciones de completa anaerobiosis (Kennedy *et al.*, 1980; Bekker *et al.*, 1998c).

Se ha sugerido también que la composición química de las semillas puede influenciar tanto en la dispersión como en la persistencia (Lokeshia *et al.*, 1992). La acumulación de lípidos parece favorecer la dispersión anemocórica, debido a una reducción gravimétrica y a la mayor disponibilidad de energía por unidad de peso, respecto al aporte de las proteínas y carbohidratos. Lokeshia *et al.* (1992) sugieren además que semillas oleaginosas pueden presentar menor longevidad debido a la susceptibilidad a la peroxidación lipídica en semillas secas. No hay evidencias experimentales de que dicho proceso sea la causa de la disminución de la longevidad en semillas oleaginosas embebidas (Thompson, 2000). Así mismo, la producción de metabolitos secundarios tales como ortho-dihidroxifenol y otros fenoles vegetales incluyendo a los taninos, pueden ejercer un efecto repelente contra predadores y por lo tanto actuar alargando la longevidad (Hendry *et al.*, 1994).

Además de considerar como principales riesgos de las semillas enterradas a los factores bióticos, sería un error ignorar los efectos climáticos sobre la persistencia de las semillas (Funes *et al.*, 2003). En los estudios sobre BSS de acuerdo al gradiente altitudinal realizados por Cavieres & Arroyo (2001), se

establece que existe una interacción muy compleja de los efectos de la genética y del ambiente en la persistencia de las semillas. Un aspecto muy interesante a ser considerado es si la persistencia se trata primeramente de una característica particular de la semilla o de ciertos ambientes. Al respecto, Fenner & Thompson (2005) sugieren que la persistencia de las semillas, si bien es una característica de la especie, puede ser modificado de acuerdo a las condiciones ambientales a las cuales la semilla esta expuesta. Poco se sabe acerca de los efectos potenciales de las alteraciones climáticas en los bancos de semillas. En la intención de correlacionar la persistencia de las semillas con el clima, es casi imposible separar los efectos directos sobre el banco de los efectos indirectos que se ocasionan sobre las plantas adultas (Fenner & Thompson, 2005), por lo que se hace necesario realizar mas estudios en vinculación a este tópico. En particular en áreas desérticas, la distribución altamente heterogénea de semillas en el suelo, está estrechamente vinculada a las características del microhábitat analizado (Marone *et al.*, 2004).

Cabe destacar que la longevidad de las semillas está altamente correlacionada con el índice de extinción de determinadas especies (Stocklin & Fischer, 1999). Así, la longevidad de las semillas es un aspecto muy importante a tener en cuenta para las prácticas de manejo que tengan como objetivo la recuperación de áreas degradadas (Bekker *et al.*, 1998a, 1998b; Bakker & Berendse, 1999). Además, se constituye en un rasgo de vulnerabilidad de la vegetación en extinción, inclusive la de sus BSS, atendiendo a la necesidad de su conservación y la posibilidad de regeneración (Bekker *et al.*, 1998c). La relación entre la composición del BSS y la vegetación es particularmente importante en áreas que sufren diferentes tipos de manejo (López-Mariño, 2000; Shaukat & Siddiqui, 2004).

CONSIDERACIONES FINALES

El BSS debe ser entendido como el conjunto de semillas viables sobre y en el suelo, lo cual implica la existencia actual de unidades reproductivas, así como el potencial regenerativo de una comunidad vegetal.

La formación de un BSS, está determinada por los movimientos horizontal y vertical de las semillas. Si bien éstos están afectados por una serie de factores, la penetración de las semillas en el suelo resulta crucial. De esta manera, el aumento en la probabilidad de enterramiento está ligado al incremento de la persistencia de las semillas. Numerosos

estudios han demostrado la estrecha relación entre el tamaño de las semillas y la factibilidad de penetración en el suelo. Sin embargo, la incorporación mecánica por acción del hombre hace que las semillas se vuelvan persistentes independientemente de su tamaño.

Por otra parte, los estudios de semillas enterradas naturalmente pueden proveer evidencias directas sobre la longevidad de las semillas e inferir con razonable precisión si una especie creció en un área determinada. Además, la distribución vertical de las semillas en el suelo ofrece una evidencia indirecta de la longevidad, ya que se asume que las semillas más viejas son las que se encuentran a mayor profundidad. En este simple análisis se debería tener en cuenta el efecto de los factores bióticos en el movimiento de transporte vertical.

La capacidad de las semillas de poder persistir en el suelo les posibilita germinar, aún cuando no lo hayan podido hacer en una primera instancia. La interpretación de los datos aportados por diferentes investigadores, conduce a conclusiones controvertidas sobre la persistencia de las especies en diferentes hábitats y por ende la identificación de un BSS como transitorio o persistente.

Es evidente el escaso conocimiento acerca de los efectos potenciales de las alteraciones climáticas sobre los BSS, ya que es dificultoso separar los efectos directos sobre el mismo reservorio de aquellos efectos ocasionados sobre las plantas madres que le dieron origen. Así mismo, las relaciones entre persistencia, dispersión, tamaño de las semillas y predación han sido discutidas por los investigadores en términos de combinaciones adaptativas. Sin embargo, no debe descartarse la simple restricción biofísica que determina límites posibles para asegurar la persistencia.

De acuerdo a lo expuesto se concluye que los estudios de los BSS según las variables temporales y espaciales resultan de sumo interés y de vital importancia para comprender la dinámica de las poblaciones y el establecimiento de las plantas. Cabe destacar que los BSS son altamente ventajosos en comunidades vegetales anuales típicamente agrícolas, que deben soportar alteraciones y mayor cantidad de disturbios, y en las cuales la persistencia de las semillas es mayor respecto a especies perennes. El manejo cultural de estas áreas por el hombre debe estar orientado según el conocimiento de la dinámica de los BSS que actúan como reservorios naturales.

BIBLIOGRAFÍA

- Bakker, J.P., 1989. Nature Management by Grazing and Cutting. On the Ecological Significance of Grazing and Cutting Regimes applied to Restore species-rich Grassland Communities in the Netherlands. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 400 pp.
- Bakker, J.P. and F. Berendse, 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heath land communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, N? 2: 63-68.
- Bakker, J.P.; E.S. Bakker; E. Rósen and G.L. Verweij, 1997. The soil seed bank of undisturbed and disturbed dry limestone grassland on Öland (Sweden). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 6: 9-18.
- Bakker, J.P.; A.F. Bos; J. Hoogveld and H.J. Muller, 1991. The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. In: Ravera, O. (ed.). *Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery*. New York: Ellis Horwood Limited. pp. 449-455.
- Bakker, J.P.; P. Poschlod; R.J. Strijkstra; R.M. Bekker and K. Thompson, 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*. 45:461-490.
- Baskin, C.C. and J.M. Baskin, 2001. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. 2 ed. San Diego: Academic Press. 666 pp.
- Bekker, R.M., 1998. The ecology of soil seed banks in grassland ecosystems. Haren, Tese (Doutorado em Ecologia Vegetal) – Universidade de Groningen, Holanda. 192 pp.
- Bekker, R.M.; J.P. Bakker; U. Grandin; R. Kalamees; P. Milberg; P. Poschlod; K. Thompson and J.H. Willems, 1998a. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*. 12, N? 4: 834-842.
- Bekker, R.M., I.C. Knevel; J.B.R. Tallowin; E.M.L. Troost and J.P. Bakker, 1998b. Soil nutrient input effects on seed longevity: a burial experiment with fen-meadow species. *Functional Ecology*. 12, N? 4: 673-682.
- Bekker, R.M.; M.J.M. Oomes and J.P. Bakker, 1998c. The impact of groundwater level on soil seed bank survival. *Seed Science Research* 8, N? 3:399-404.
- Bekker, R.M.; G.L. Verweij; R.E.N. Smith; R. Reine; J.P. Bakker and S. Schneider, 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34:1293-1310.
- Bernhardt, K.G. and P. Poschlod, 1993. Diasporenbanken im Boden als Vegetationsbestandteil. Teil 1: Europa. *Excerpta Botanica Section B*. 29: 241-260.
- Boccanelli, S.I. and J.P. Lewis, 1994. The seed bank of old pampean prairie and its relation with the standing vegetation. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 29: 1833-1840.
- Cavieres, L.A. and M.T.K. Arroyo, 2001. Persistent soil seed banks in *Phacelia secunda* (Hydrophyllaceae): experimental detection of variation along an altitudinal gra-

- dient in the Andes of central Chile (33 degrees S). *Journal of Ecology* 89: 31-39.
- Cerabolini, B.; R.M. Ceriani, M. Caccianiga, R.D. Andreis and B. Raimondi, 2003. Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coasts. *Seed Science Research*, 13: 75-85.
- Cook, R., 1980. The biology of seeds in the soil. In: Solbrig, O.T. (ed.). *Demography and evolution in plant populations*. Botanical Monographs 15:107-129.
- Dalling, J.W. and S.P. Hubbell, 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557-568.
- Douglas, G., 1965. The weed flora of chemically-renewed lowland swards. *Journal of British Grassland Society*. 20: 91-100.
- Favreto, R.; R.B. Medeiros and V.D.D. Pillar, 2000. Composição do banco de sementes do solo de um campo natural sujeitos a intensidades de pastejo e posições de relevo. In: Reunião do grupo técnico regional do cone sul (Zona Campos) em melhoramento e utilização de recursos forrageiros das áreas tropical e subtropical, Guarapuava, Anais. Guarapuava. pp. 233-235.
- Fenner, M., 1985. *Seed Ecology*. Londres. Ed. Chapman and Hall. 230 pp.
- Fenner, M., 2000. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. 2^o ed., Wallingford: CABI. 410 pp.
- Fenner, M. and K. Thompson, 2005. *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, pp 250.
- Funes, G.; S. Basconcelo, S. Díaz and M. Cabido, 1999. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Science Research* 9: 341-345.
- Funes, G.; S. Basconcelo, S. Díaz and M. Cabido, 2003. Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science* 14: 253-258.
- Glenn-Lewin, R.K.; R.K. Peet., T.T. Veblen (eds.), 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Londres: Chapman and Hall. 351 pp.
- Gonzalez-Zertuche, L.; C. Vazquez-Yanes and A. Gamboa, 2001. Natural priming of *Wigandia urens* seeds during burial: effects on germination, growth and protein expression. *Seed Science Research* 11; 27-34.
- Grime, J.P.; G. Mason, A.V. Curtis, J. Rodman, S.R. Band, M.A.G. Mowforth, A.M. Neal and S. Shaw, 1981. A comparative study of germination in a local flora. *Journal of Ecology* 69:1017-1059.
- Harper, J.L., 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press. pp. 33-111.
- Henderson, C.B.; K.E. Petersen and R.A. Redak, 1988. Spatial and temporal in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology* 76:717-728.
- Hendry, G.A.F.; K. Thompson, C.J. Moss, E. Edwards and P.C. Thorpe, 1994. Seed persistence: a correlation between seed longevity in the soil and *ortho*-dihydroxyphenol concentration. *Functional Ecology* 8: 658-664.
- Heydecker, W. (ed.), 1973. *Seed Ecology*. Pennsylvania State University Press, University Park and London. 400 pp.
- Howe, C.D. and R.J. Chancellor, 1983. Factors affecting the viable seed content of soils beneath lowland pastures. *Journal of Applied Ecology* 20: 915-922.
- Hulme, P.E., 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. In: *Symposium of the zoological society of London*, 65, Londres. pp. 269-287.
- Ibrahim, A.E. and E.H. Roberts, 1983. Viability of lettuce seeds. I. Survival in hermitic storage. *Journal of Experimental Botany* 34: 620-630.
- Kalamees, R. and M. Zobel, 1997. The seed bank in an Estonian calcareous grassland: comparison of different successional stages. *Folia Geobotanica* 32, N? 1:1-14.
- Kennedy, R.A.; S.C.H. Barrett, D. Van der zee and M.E. Rumpho, 1980. Germination and seedling growth under anaerobic conditions in *Echinochloa crus-galli* (barnyard grass). *Plant Cell and Environment* 3: 243-248.
- Kyereh, B.; M.D. Swaine and J. Thompson, 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* 87: 772-783.
- Leck, M.A.; V.T. Parker and R.L. Simpson (eds.), 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. San Diego: Academic Press.
- Leishman, M.R. and M. Westoby, 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology* 12: 480-485.
- Lodge, G.M., 2001. Studies of soil seed banks in native and sown pastures in northern New South Wales. *Rangeland Journal* 23, N? 2: 204-223.
- Loksha, R.; S.G. Hedge, R. Uma Shaanker and K.N. Ganeshiah, 1992. Dispersal mode as a selective force in shaping the chemical composition of seeds. *American Naturalist* 140: 520-525.
- López-Mariño, A.; L.E. Calabuig, F. Fillat and F.F. Bermudez, 2000. Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes. *Agriculture Ecosystems and Environment* 78, N? 3: 273-282.
- Maia, F.C.; R.B. Medeiros, V.P. Pillar, T. Focht, D.M.S. Chollet and M.O.M. Olmedo, 2003. Composição, riqueza e padrão de variação do banco de sementes do solo em função da vegetação de um ecossistema de pastagem natural. *Iheringia (Sér. Bot.)* 58, N? 1: 61-80.
- Maia, F.C.; R.B. Medeiros, V.P. Pillar and T. Focht, 2004. Soil seed bank variation patterns according to environmental factors in a natural grassland. *Revista Brasileira de Sementes* 26, N? 2: 126-137.

- Marone, L.; M.E. Horno and R. González del Solar, 2000. Post-dispersal fate of seeds in the Monte desert of Argentina: patterns of germination in successive wet and dry years. *Journal Ecology* 88, 940-949.
- Marone, L.; V.R. Cueto, F.A. Milesi and J. Lopez de Casenave, 2004. Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal Botany* 82, 1809-1816.
- Mayer, A.M. and A. Poljakoff-Mayber, 1989. *The Germination of Seeds*. 4th ed. Londres: Pergamon Press.
- Medeiros, R.B., 1989. Bancos de sementes no solo e dinâmica vegetal. In: reunião do grupo técnico regional do Cone Sul (Zona Campos) em melhoramento e utilização de recursos forrageiros das áreas tropical e subtropical, 18. Guarapuava. 2000. Memórias Guarapuava, UFPR. pp. 61-87.
- Milberg, P., 1990. Hur länge kan ett frö leva? *Svensk Botanisk Tidskrift* 84: 323-352.
- Milberg, P., 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 13, N^o 6: 793-752.
- Milberg, P.; L. Andersson and K. Thompson, 2000. Large-seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10: 99-104.
- Miles, J., 1978. *Vegetation Dynamics*. London: Chapman and Hall. pp. 80.
- Morgan, J.W., 1998. Composition and seasonal flux of the soil seed bank of species-rich *Themeda triandra* grasslands in relation to burning history. *Journal of Vegetation Science* 9, N^o 2: 145-156.
- Mortimer, A.M., 1974. Studies of germination and establishment of selected species with special reference to the fates of seeds. Dissertation. University of Wales, In: Harper, J.L. *Population Biology of Plants*. New York. Academic Press, 1977.
- Peart, M.H., 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *Journal of Ecology* 72: 437-453.
- Peco, B.; J. Traba, C. Levassor, A.M. Sanchez and F.M. Azcarate, 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research*, 13: 87-95.
- Pettit, N.E. and R.H. Froend, 2001. Availability of seed for recruitment of riparian vegetation: a comparison of a tropical and a temperate river ecosystem in Australia. *Australian Journal of Botany* 49, N^o 4: 515-528.
- Phillips, M.E., 1954. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum augustifolium* Roth. II. Competition and dispersion. *Journal of Ecology* 42: 187-210.
- Poschlod, P. and A.K. Jackel, 1993. The dynamics of the generative diaspore bank of calcareous grassland plants. I. Seasonal dynamics of diaspore rain and diaspore bank in two calcareous grassland sites of the Sueden Alb. *Flora* 188: 49-71.
- Price, M.V. and J.W. Joyner, 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78: 764-773.
- Priestley, D.A., 1986. Seed Ageing: implications for seed storage and persistence in the soil. Comstock, Ithaca, USA.
- Rees, M., 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Nature* 366: 150-152.
- Roberts, H.A., 1970. Viable weed seeds in cultivated soils. Report of the National Vegetable Research Station. pp.25-38.
- Roberts, H.A., 1981. Seed banks in soils. In: Coaker, T.H. (ed.). *Advances in Applied Biology* 6: 1-55. London: Academic Press.
- Sarukhán, J., 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., *R. acris* L. 2. Reproductive strategies and seed population dynamics. *Journal of Ecology* 62: 151-177.
- Shaukat, S.S. and I.A. Siddiqui, 2004. Spatial pattern analysis of seeds of an arable soil seed bank and its relationship with above-ground vegetation in an arid region. *Journal of Arid Environments*, 57: 311-327.
- Skoglund, J. and T. Verwijst, 1989. Age structure of woody species populations in relation to seed rain, germination an establishment along the river Dalälven, Sweden. *Vegetation* 82: 25-34.
- Stocklin, J. and M. Fischer, 1999. Plants with longer-lived seeds have lower local extinction rates in grassland remnants 1950-1985. *Oecologia* 120, n^o 4: 539-543.
- Thompson, K., 1987. Seeds and seed banks. *New Phytologist* (Suppl.) 106: 23-34.
- Thompson, K., 1992. The functional ecology of seed banks. In: Fenner, M. (ed.). *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford: CAB International. pp. 231-258.
- Thompson, K., 2000. The functional ecology of seed banks. In: Fenner, M. (org.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2 ed., Wallingford: CABI. pp. 215-235.
- Thompson, K. and J.P. Grime, 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Thompson, K.; S.R. Band and J.G. Hodgson, 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Thompson, K.; A. Green and A.M. Jewels, 1994. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Functional Ecology* 8: 29-35.
- Thompson, K.; J.P. Bakker; J.P. and R.M. Bekker, 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 276.
- Thompson, K.; L.C. Rickard; D.J. Hodkinson and M. Rees, 2002. Seed dispersal – the search for trade-offs. In: Bul-

- lock, J.M.; R.E. Kenward and R.S. Hails. (eds.). Dispersal Ecology. Oxford: Blackwell. pp. 152-172.
- Tsuyuzaki, S., 1991. Survival characteristics of buried seeds 10 years after the eruption of the Usu volcano in northern Japan. *Canadian Journal of Botany*. 69: 2251-2256.
- Van der Valk, A.G. and C.B. Davis, 1976. The seed banks of prairie glacial marshes. *Canadian Journal of Botany* 54: 1832-1838.
- Van der Valk, S.B., 1993. Seed water content and the vulnerability of buried seeds to foraging rodents. *American Midland Naturalist* 129: 272-281.
- Van der Valk, S.B., 1994. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
- Van der Valk, S.B., 1995. Influence of substrate water on the ability of rodents to find buried seeds. *Journal of Mammalogy* 76: 851-856.
- Van der Valk, S.B., 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology* 79: 233-241.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia, 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* 83: 171-175.
- Villiers, T.A., 1974. Seed aging: chromosome stability and extended viability of seeds stored fully imbibed. *Plant Physiology* 53: 875-878.
- Villiers, T.A. and D.J. Edgecumbe, 1975. On the cause of seed deterioration in dry storage. *Seed Science and Technology* 3: 761-774.
- Vyvey, Q., 1989a. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil. *Excerpta Botanica Section 26*: 311-320.
- Vyvey, Q., 1989b. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil. *Excerpt Botanica Section 27*: 1-52.
- Wesson, G. and P.F. Wareing, 1969a. The role of light in the germination of naturally occurring populations of buried weed seeds. *Journal of Experimental Botany* 20: 403-413.
- Wesson, G. and P.F. Wareing, 1969b. The induction of light sensitivity in weed seeds by burial. *Journal of Experimental Botany* 20: 414-425.
- Williams, E.D., 1984. Changes during 3 years in the size and composition of the seed bank beneath a long-term pasture as influenced by defoliation and fertilizer regime. *Journal of Applied Ecology* 21: 603-615.

+