

## ECOLOGÍA DE LOS BANCOS DE SEMILLA EN EL SUELO: UNA REVISIÓN DE ESTUDIOS ESPAÑOLES

TEODORO MARAÑÓN

IRNA. CSIC. Apartado 1052, 41080 Sevilla (España)

E-mail: teodoro@irnase.csic.es

*Nada, pues, de la nada puede hacerse,  
puesto que necesita de semilla  
cualquier cosa para ser criada.*

(Lucrecio, siglo I a.C.)

### RESUMEN

Comprender la ecología de los bancos de semilla en el suelo es crucial para explicar la dinámica de las poblaciones y comunidades del pasto; además puede ser una herramienta útil para su manejo. En este artículo se revisan los estudios españoles que han evaluado la reserva de semillas en el suelo, desde diferentes aproximaciones, con objetivos dispares y utilizando métodos variados. Se termina con una recapitulación de dichos trabajos y algunas sugerencias sobre líneas de investigación para el futuro.

**Palabras clave:** Banco de semilla, germinación, ecología de poblaciones, regeneración.

### INTRODUCCIÓN

Una semilla “nace” en las estructuras reproductivas de la planta madre, desde donde puede ser dispersada por diversos agentes (como el viento o algún ave frugívora) o simplemente caer por gravedad. Una vez en el suelo, la semilla puede “dormir” un período más o menos dilatado hasta que coinciden sus requerimientos internos con unas determinadas condiciones ambientales que desencadenan su germinación; comienza así su vida como plántula que con el tiempo podrá producir una descendencia de nuevas semillas. En un momento y lugar determinado, el número de individuos presentes en el suelo como semilla suele ser mucho mayor que el de plántulas y adultos. A partir de esta reserva, que suele compararse

a las “cuentas corrientes” (reserva transitoria) o a las “cuentas en depósito” (reserva persistente), se regenera la población vegetal (Harper, 1977). En general, se les denomina “banco de semilla”, término que adoptaré en esta revisión, por su general aceptación, a pesar de que induce cierta confusión con la colección de germoplasma o “banco de semilla” (p.ej. en Gómez-Campo, 1979).

La importancia del banco ha sido reconocida desde antiguo por los agricultores, hortelanos y jardineros que han tenido que ingeniar diversos métodos para controlar las “malas hierbas” y su reserva casi inagotable de semillas en el suelo. Se suele citar a Darwin (1968, original de 1859, pág. 398) como el primer “ecólogo” que estimó el banco (contó con asombro 537 plántulas en tres cucharadas de lodo), pero no fue hasta comienzos de este siglo cuando Brenchley (1918, citado en Harper, 1977) realizó los primeros estudios sistemáticos sobre bancos de plantas arvenses en la estación experimental de Rothamsted, en Inglaterra (hubo otros estudios anteriores pero con menor repercusión, ver Roberts, 1981). Años más tarde, Chippindale y Milton (1934) estudiaron por primera vez la ecología del banco en prados ingleses y destacaron la diferencia notable, en composición y abundancia de especies, respecto a la vegetación dominante de gramíneas perennes. En la introducción del trabajo comentaban que la falta de información sobre estas reservas de semilla se debía a las técnicas tan laboriosas para contarlas y al espacio tan extenso que se ocupaba en el invernadero (comentario que sigue siendo actual). Con unos 50 años de retraso, se realizaron las primeras estimaciones españolas de semillas en el suelo, primero en cultivos (Carretero, 1977; Fernández-Quintanilla *et al.*, 1986) y después en pastos (Marañón, 1985; Levasor *et al.*, 1990).

La ecología vegetal española ha tenido tradicionalmente un fuerte sesgo hacia el estudio de la vegetación. Gran parte de los esfuerzos se han dedicado a la descripción, mediante análisis multivariante, de los tipos de vegetación y su relación con los factores ambientales (ecólogos cuantitativos). Mientras, otra parte muy considerable de científicos se han esforzado en nombrar y clasificar hasta la más pequeña mancha del “tapiz vegetal” (fitosociólogos). Los trabajos de John Harper y en especial su obra *Biología de Poblaciones Vegetales* (1977), dieron una perspectiva radicalmente diferente a la ecología vegetal, al estudiar las plantas con el “ojo-de-la-planta”, contar los individuos o sus partes (módulos) y aplicar análisis demográficos, destacando así el enfoque evolutivo y darwinista: “En contraste con los *vegetacionistas* y su preocupación por describir e interpretar la cubierta vegetal, las observaciones ecológicas de Darwin y sus preguntas se basaron en una consideración del individuo y la población, es decir en una preocupa-

ción por los números” (Harper, 1967). Desde la aproximación “harperiana” (Marañón, 1987a), las reservas de semilla en el suelo consituyen una fase crucial en el recambio de las poblaciones y la dinámica de las comunidades vegetales.

“El banco de semilla es una historia sesgada de la vegetación que ha ocupado el área” (Harper, 1977). De forma análoga, en esta revisión no pretendo llevar a cabo una compilación bibliográfica exhaustiva de todos los trabajos españoles sobre ecología del banco, sino mas bien he preferido comentar los trabajos más representativos, agrupándolos por el tipo de comunidad vegetal que estudian, con preferencia (sesgada) por los pastos mediterráneos. Al final, después de una breve recapitulación de dichos trabajos, sugiero algunas líneas de investigación para el futuro.

## PASTOS ANUALES MEDITERRÁNEOS

### Poblaciones y comunidades

Las comunidades del pasto mediterráneo están compuestas en su mayor parte por plantas anuales. Es decir, todos los individuos de la población están en forma de semilla durante un período crítico, el de la sequía estival; después, con la lluvia de otoño unas semillas germinarán, otras permanecerán en estado latente y otras morirán. Para comprender los procesos que originan el patrón de la comunidad observado en primavera, es necesario investigar la dispersión, número y longevidad de las semillas y los requerimientos para su germinación.

Estudí el banco en dos hábitats contrastados (pasto abierto y la sombra de las encinas), en una dehesa de la Sierra Norte de Sevilla (Marañón, 1985). La densidad de semillas en el suelo fue muy elevada, como cabía esperar por la dominancia de poblaciones con ciclo anual y por tanto dependientes de su reproducción por semilla: cerca de 50.000 sem/m<sup>2</sup> en el pasto abierto y un banco menor bajo las encinas, unas 30.000 sem/m<sup>2</sup>. La gramínea anual *Vulpia geniculata* dominaba tanto el banco en el pasto (6.800 sem/m<sup>2</sup>) como bajo el árbol (8.400 sem/m<sup>2</sup>). También fueron abundantes en el pasto *Cerastium glomeratum* (7.800 sem/m<sup>2</sup>), *Molinariella minuta* (6.700 sem/m<sup>2</sup>) y *Juncus bufonius* (4.000 sem/m<sup>2</sup>). En general, encontré una buena correspondencia entre las poblaciones con muchas plantas reproductoras en primavera y su representación en el banco estimado el otoño anterior. Metodológicamente, a este estudio descriptivo se le puede criticar que el

escaso número de muestras (en total, 20 de 25 cm<sup>2</sup>) subestima la posible variabilidad espacial y que, su limitación en el tiempo (un solo punto de muestreo, en octubre) impide conocer los cambios estacionales del banco.

En el mismo hábitat, estudié la regeneración de la gramínea anual *Aegilops neglecta* (Marañón, 1987b). Sus espigas se entierran con facilidad, transportando varias semillas en el interior (sinaptospermia). Estas semillas difieren en tamaño, color y sobre todo germinabilidad: unas germinan con las primeras lluvias de otoño mientras que otras permanecen durmientes durante uno, dos o más años. Estimé el banco de otoño en 1.600 sem/m<sup>2</sup>: de ellas, 1.300 estaban dentro de diásporas del mismo año y 300 en diásporas antiguas. Durante el otoño-invierno germinaron 1.000 semillas, quedando por tanto unas 600 como reserva para el año siguiente. La germinación secuencial de semillas, en una misma diáspora, puede estar seleccionada como un mecanismo de dispersión temporal que reduce la competencia intra-progenie (Ellner y Shmida, 1981) y/o como un seguro para que la población sobreviva años adversos en un clima fluctuante (Venable y Lawlor, 1980).

Catherine Levassor y cols. (1990) evaluaron el banco de semilla en pastos del piedemonte de la Sierra de Guadarrama (Madrid). El muestreo incluía 17 laderas, dos zonas por ladera y cuatro muestras por zona, con un total de 136 muestras, cubriendo una superficie de 5,44 m<sup>2</sup> de suelo. Encontraron que la composición específica del banco era semejante a la del pasto, en la mayoría de las laderas. Las reservas más abundantes correspondían a estadios intermedios de la sucesión post-laboreo y perturbación moderada. Las variaciones en la composición del banco reflejaban los diferentes estados sucesionales y la "intensidad" (recurrencia) de perturbación.

El diseño del muestreo utilizado parece demasiado extensivo; adecuado para estudiar variaciones en la composición de especies, pero no para profundizar en los procesos ligados a la dinámica de poblaciones y comunidades. Las reservas estimadas son pequeñas, comparadas con las de otros pastos mediterráneos: la mayoría de las muestras tenían entre 200-600 sem/m<sup>2</sup>. Estas muestras de suelo, mezclas de cuatro bloques de 300 cm<sup>3</sup>, parecen demasiado grandes y quizás quedaron semillas enterradas sin germinar. No se aportan datos del banco de cada población en los diferentes hábitats (sólo sabemos que las especies más "frecuentes" fueron *Spergularia purpurea* y *Crassula tillaea*), por tanto es difícil compararlo con otros estudios. A título epistemológico, es interesante señalar que no usan el término población en el texto, sino que se refieren a vegetación y especie; tampoco mencionan ningún trabajo de Harper entre sus referencias.

Marta Ortega (1994) amplió el estudio del banco en los pastos de la España central, explorando 20 puntos de muestreo repartidos en cinco altitudes, por dos posiciones de ladera, por dos condiciones de pastoreo; en cada sitio tomó diez muestras de 1 dm<sup>2</sup>, es decir, en total 200 muestras que cubrían una superficie de 2 m<sup>2</sup> de suelo examinado. Además, y ésta es una de sus aportaciones metodológicas importantes, estimó el banco en dos épocas decisivas, otoño y primavera. Sus conclusiones aún permanecen inéditas y prefiero no incluirlas en la presente revisión.

### **Experimentos con los bancos de semilla**

La metodología más utilizada (en los trabajos revisados hasta ahora) consiste en poner las muestras de suelo (con superficie y profundidad conocidas) en unas condiciones favorables de luz, temperatura y humedad, para que germinen la mayoría de las semillas presentes en la muestra, estimando así el banco de semillas germinables (siempre pueden quedar semillas durmientes que no son detectadas por este método indirecto). Estos bancos también pueden ser sometidos a tratamiento experimental, para investigar el efecto de los factores ambientales sobre su puesta en acción. Tíscar Espigares y Begoña Peco (1993) estudiaron el efecto de la temperatura sobre la “expresión” del banco, simulando lluvias de otoño tempranas frente a tardías. Cultivaron la mitad de las muestras de suelo a 20/15° C (tratamiento cálido) y la otra mitad a 10/5° C (tratamiento frío). Examinaron los resultados al nivel de comunidad: “Los bancos de semilla fueron diferentes en laderas con distintas edades sucesionales...” y los relacionaron con estudios previos que habían mostrado una mayor fluctuación inter-anual durante los primeros estadios de la sucesión pos-laboreo. En este artículo se echa en falta una tabla resumen con los resultados a nivel de población; sólo presentan una lista con las especies que mostraron un “porcentaje de germinación significativamente más elevado” en el tratamiento cálido. De hecho, mi interpretación de esos resultados es diferente: la mayoría de las semillas germinan bien con las lluvias de septiembre/octubre, es decir con temperaturas elevadas, pero sufren una “reducción significativa en su germinación” cuando se retrasan las lluvias y bajan las temperaturas. También, destacaría aquellas especies (no mostradas en la lista) que no sufren esa reducción germinativa por el frío (un posible carácter adaptativo) y que por tanto serán favorecidas, indirectamente, con las lluvias tardías, al encontrarse con una competencia menor.

En un experimento posterior, Espigares y Peco (1995) sometieron muestras del banco a un tratamiento de estrés hídrico, para simular los episodios de sequía

otoñal. Cultivaron la mitad de las muestras en condiciones de campo de humedad, mientras que la otra mitad estuvo sin riego durante 18 días. El estrés hídrico provocó un aumento de la mortalidad en plántulas (como era de esperar), pero fue significativo el efecto diferencial entre poblaciones. Encontraron diferencia significativa en la tasa de mortalidad para las 19 especies que denominaron “sensibles-a-la-sequía”, relacionando este resultado experimental con las fluctuaciones interanuales en la composición específica del pasto. También sería clarificadora la perspectiva complementaria del “efecto neutro” en este tratamiento de sequía, es decir, ¿cuáles fueron las poblaciones no afectadas por la sequía, respecto a la supervivencia de sus plántulas?; éstas podrían tener algún mecanismo para resistir el estrés hídrico.

En un tercer experimento, Peco y Espigares (1994) combinaron el tratamiento de temperatura (simulando las lluvias tempranas y tardías) con la remoción de plántulas (para reducir la competencia). La remoción no produjo ningún efecto significativo sobre la germinación de nuevas semillas; por otro lado la mortalidad de las plántulas fue independiente de su densidad para la mayoría de las especies; todo lo cual les llevó a concluir que la competencia parece tener poca importancia durante la fase de germinación y establecimiento de plántulas. Este resultado experimental contradice las observaciones de otros autores (p.ej. Bartolome, 1979) que han destacado la importancia de la competencia entre plántulas para determinar la composición del pasto. Aunque Peco y Espigares (1994) reconocen que las condiciones favorables (sin limitación de agua) y la brevedad (dos meses) de su experimento, pudieron contribuir a que no se manifestara dicha competencia.

Esta serie de interesantes experimentos con bancos de semilla son una herramienta potente para dilucidar el efecto de los factores ambientales (p.ej. temperatura y humedad) sobre la germinación y supervivencia de las plántulas; por tanto complementan y ayudan a interpretar los patrones demográficos documentados en condiciones de campo (p.ej. Marañón y Bartolome, 1989). En esta línea metodológica están los trasplantes recíprocos de bloques de suelo (de 25x25x5cm) “íntactos” entre hábitats contrastados (pasto abierto y sotobosque), con el seguimiento demográfico en las nuevas condiciones ambientales, realizados en pastos mediterráneos de California (Marañón y Bartolome, 1993). En el mismo estudio, otros bloques fueron transportados al invernadero y sometidos a tratamientos de sombra y defoliación. La fuerte reducción de luz bajo las encinas parece limitar, a medio plazo, la colonización de dicho hábitat por las plantas heliófilas del pasto abierto; mientras que la interferencia con las gramíneas dominantes tiende a eliminar del pasto a las plantas menos competitivas (pero tole-

rantes a la sombra) que se refugian en el sotobosque. El experimento con defoliación redujo la dominancia de las gramíneas, como *Avena fatua*, permitiendo así la coexistencia de un mayor número de plantas de otras especies. Los transplantes de porciones de comunidad en el estadio de semilla (posible en los pastos anuales) y el seguimiento posterior de las poblaciones, permiten así investigar los procesos responsables de su estructura y dinámica.

Como anécdota histórica, es curioso recordar que la utilización de bloques de suelo fue ya ensayada hace 20 años (Doncel *et al.* 1978). Pero este método, tan costoso en tiempo y esfuerzo (con extracción, transporte y cultivo de 44 bloques de 25x25x15cm) fue poco aprovechado, limitándonos a describir la composición y frecuencia de las especies. En aquella época, los ecólogos españoles estábamos más interesados en los nuevos métodos cuantitativos para describir la vegetación (p.ej. Marañón *et al.* 1977) que en la investigación de los procesos que regulan las poblaciones y comunidades vegetales. De hecho, en la discusión de los resultados de este experimento con bloques, no mencionamos la importancia ecológica del banco de semilla en el suelo, sino que destacábamos la utilidad del método para muestrear los pastos.

### **Dispersión de las semillas por herbívoros**

Gran parte de las semillas del pasto mediterráneo son dispersadas junto a la planta madre, pasando al banco del suelo (algunas incluso entierran directamente su progenie, como *Trifolium subterraneum*). Sin embargo, otra parte importante son ingeridas (junto con la planta madre) por los herbívoros, transportadas y finalmente expulsadas con los excrementos. Juan Malo y cols. (Malo, 1994; Malo y Suárez, 1994, 1995a, b, c; Malo, Jiménez y Suárez, 1995) han estudiado el papel de las semillas endozoócoras en pastos de la Sierra de Guadarrama (Madrid). Estimaron más de 20 sem/cm<sup>2</sup> de 46 especies en las boñigas primaverales de vaca, lo que supone un banco concentrado de 200.000 sem/m<sup>2</sup>. Comprobaron experimentalmente una inhibición del crecimiento de las plántulas, en gran parte (65%) de estas especies, al parecer causada por los compuestos tóxicos del excremento. En condiciones de campo, observaron que la densidad de plantas y especies era menor sobre las boñigas respecto del pasto adyacente. Para que la dispersión sea efectiva, deben coincidir varias condiciones: que la planta madre sea ingerida por la vaca, que la semilla esté madura y sobreviva en el tracto digestivo; que una vez depositada con el excremento sea capaz de germinar y crecer en ese medio tóxico. La plántula que pasa por esa sucesión de eventos (aparente-

mente poco probables) se encuentra con un espacio relativamente libre de competidores y sobre un suelo fertilizado que propicia el éxito reproductivo. En efecto, las poblaciones de ciertas especies, como *Ranunculus parviflorus*, son favorecidas por este tipo de dispersión y se encuentran asociadas a las boñigas (Malo y Suárez, 1995a).

En un estudio comparativo de las semillas dispersadas en excrementos de varios tipos de herbívoros, encontraron que la composición era semejante y dependía fundamentalmente de la producción de semillas en el pasto, que a su vez presentaba una marcada estacionalidad. Aunque la capacidad dispersora absoluta estaba lógicamente relacionada con el tamaño corporal del animal; estimaron así que una vaca dispersa 300.000 sem/día, un gamo 20.000 y un conejo 500 (Malo y Suárez, 1995b). Estudiaron la dispersión direccional por los conejos y la recuperación del banco en las zonas perturbadas del pasto, "calveros", donde tienden a defecar (Malo, Jiménez y Suárez, 1995). En otro experimento, enriquecieron el banco con excrementos triturados de gamo, observando el establecimiento diferencial de plántulas respecto al control. En particular, la serradilla (*Biserrula pelecinus*), leguminosa anual con llamativas legumbres, parece ser ingerida con preferencia por los gamos y sus semillas son dispersadas con los excrementos; implantándose con éxito en los nuevos hábitats (Malo y Suárez 1994). También es dispersada por las vacas y su germinabilidad aumenta después de pasar por el tracto digestivo (Malo y Suárez, 1995c). Los autores sugieren un mutualismo entre estas plantas con alto valor nutritivo que son consumidas como "frutos" por los herbívoros, mientras que ellas se benefician al poder dispersar sus semillas (ver Janzen, 1984).

El pastoreo con ovejas puede aumentar la densidad de semillas en el suelo, especialmente de leguminosas con semillas pequeñas como *Trifolium tomentosum* y *T. campestre* (Russi *et al.*, 1992). Desde un punto de vista práctico, el pastoreo itinerante de las ovejas es una técnica recomendada para la restauración de pastizales en campos de cultivo abandonados, mediante el transporte de semillas desde zonas de pasto vecinas (Malo, 1994); lo que Montserrat (1975) denomina "transporte de la fertilidad biológica".

## PASTOS SEMIÁRIDOS Y SALINOS

Patricio García-Fayos y cols. (García-Fayos y Recatalá, 1992; García-Fayos *et al.*, 1995) han seguido la dinámica de las semillas (aportes, banco en el suelo,

pérdidas por erosión) en unas laderas erosionadas (*badlands*) de Alicante. En estas laderas casi desnudas, sólo con pocos individuos aislados de *Lygeum spartum* y *Moricandia arvensis*, tomaron 90 muestras (de 24 cm<sup>2</sup> y 6 cm de profundidad), las tamizaron y contaron directamente las semillas. El banco contenía de 260 a 280 sem/m<sup>2</sup> y estaba dominado por *Sedum sediforme*, *Erica multiflora* y *Phagnalon saxatile*. A pesar de que la densidad del banco, comparada con los pastos mediterráneos, parece baja, es suficiente como fuente de semillas para establecer una cobertura vegetal. En este estudio, los autores refutan la hipótesis previa de que dichas laderas erosionadas suelen estar desnudas porque la erosión arrastra totalmente el banco de semillas. Además, en un experimento complementario con lluvia artificial y siembra de semillas teñidas con anilina, sólo detectaron una pérdida del 12,5% de las semillas por erosión.

En las ramblas de Almería, donde el régimen de lluvias es impredecible, Francisco Pugnaire y cols. (Haase, Pugnaire e Incoll, 1995) documentaron una fructificación excepcional del esparto (*Stipa tenacissima*) en 1993; posiblemente como consecuencia de las condiciones climáticas favorables del año anterior y el consiguiente aumento de sus reservas. Este episodio de “vecería”, durante el cual estimaron hasta 1.260 sem/m<sup>2</sup> en el suelo, puede contribuir a saciar la presión de los granívoros (aves y sobre todo hormigas), asegurando la supervivencia de algunas semillas.

En los pastos salinos de las marismas del Guadalquivir (Huelva-Cádiz), la densidad de especies disminuye drásticamente al aumentar la salinidad del suelo (García *et al.*, 1993). En una zona poco inundable (*pacil*), cubierta por anuales, estimé su banco (con 20 muestras de suelo de 50 cm<sup>2</sup> x 4 cm. profundidad) en 49.110 sem/m<sup>2</sup>, siendo *Plantago coronopus* (34%) y *Juncus bufonius* (28%) las más abundantes (Marañón, inédito). En el censo de plantas reproductoras, durante las dos primaveras siguientes, *Plantago* fue también abundante (90 y 46%), en cambio *J. bufonius* fue raro (5 y 0,2%). Bloques de 25x25x8cm fueron transportados al invernadero (siguiendo el método de Marañón y Bartolome, 1993) y la mitad regados con agua salinizada. No observé efecto significativo de la salinidad sobre la emergencia de plántulas el primer año, pero dicho riego abundante favoreció el desarrollo de *Trisetaria panicea* (80% de las plantas adultas) y *Plantago coronopus* (1,7%) que dominaron en todos los bloques, eliminando las demás especies por competencia.

En las zonas más bajas de la marisma, con intensas fluctuaciones entre inundación y desecación, la recuperación de la vegetación acuática depende del banco de semillas. Pablo García Murillo y cols. (Grillas *et al.*, 1993) estimaron di-

cho banco (por conteo directo de las semillas) en 15.000 sem/m<sup>2</sup>, con predominio de *Callitriche truncata* (37%), *Zannichellia obtusifolia* (31%) y *Ruppia drepanensis* (21%). La composición y abundancia de las semillas en el banco era semejante a la de la comunidad de plantas sumergidas. En verano, sobre estos lodos resecos, donde se almacenan las semillas durmientes de las plantas acuáticas, se extiende la gramínea *Aeluropus littoralis*, tolerante a la salinidad (García *et al.*, 1993).

### PRADOS DE MONTAÑA

Ramón Reiné y Cristina Chocarro (1993) estudiaron el banco de los prados de siega pirenaicos (Huesca). Tomaron 146 muestras de 16,6 cm<sup>2</sup> y, por el método de germinación, estimaron una reserva de 4.800 sem/m<sup>2</sup> pertenecientes a 53 especies. Metodológicamente, conviene reseñar que trataron las muestras de suelo con ácido giberélico para estimular la germinación. Las poblaciones más numerosas del banco fueron *Stellaria media* (2.000 sem/m<sup>2</sup>) y *Agrostis capillaris* (400 sem/m<sup>2</sup>), mientras que el prado estaba dominado por las gramíneas perennes *Dactylis glomerata*, *Arrhenaterum elatius* y *Holcus lanatus*, que apenas estaban representadas en el banco. Esta discrepancia entre las poblaciones que dominan la fase de semilla y las de la fase adulta, en una misma comunidad, caracteriza los prados permanentes (Thompson, 1992). En el texto, los autores inducen a cierta confusión semántica, cuando comparan la composición del banco con la “flora real” del prado (las semillas son también reales). Los malherbólogos (p.ej. Izquierdo y Recasens, 1990) suelen utilizar el término “flora potencial” para el conjunto de las especies del banco y “flora real” para las que vegetan “realmente”, interfiriendo con el cultivo. Sin embargo, desde un punto de vista ecológico no parecen términos muy adecuados, ya que, como bien dicen Major y Pyott (1966, pág. 278), “la descripción completa de una comunidad vegetal debe incluir también las semillas viables enterradas en el suelo. Las plantas presentes en esa forma son también parte de la flora..., aunque no sean evidentes de inmediato”. Con el énfasis actual por la evaluación y conservación de la biodiversidad, considerada como un patrimonio de riqueza genética, también se debe tener en cuenta la información genética oculta en el banco.

Se han publicado algunos datos preliminares del banco, en cinco prados con distinto manejo, en los Picos de Europa (Zuazua *et al.*, 1994). Los resultados fueron expresados como número de semillas germinadas en 20 muestras (sin espe-

cificar su dimensión) y no como densidad ( $n^\circ \text{ sem/m}^2$ ), por lo tanto no son comparables con los de otros estudios. Los autores concluyeron que el manejo afectó a la composición y riqueza del banco; pero en sus resultados sólo mostraban cómo el banco de uno de los prados era significativamente mayor; sin interpretar el posible factor del manejo que diferencia ese prado en particular.

## BREZALES, MATORRALES Y BOSQUES

### Regeneración de brezales después de incendio

Fernando Ojeda y cols. (1996) estimaron el banco (por germinación de 20 muestras de  $50 \text{ cm}^2$ ) en un brezal quemado de la Sierra del Niño (Cádiz), resultando  $1.650 \text{ sem/m}^2$  de plantas herbáceas y  $780 \text{ sem/m}^2$  de leñosas; destacaron los brezos *Calluna vulgaris* ( $500 \text{ sem/m}^2$ ) y *Erica scoparia* ( $250 \text{ sem/m}^2$ ). Los censos de plántulas, durante los tres años siguientes, estuvieron dominados por *Calluna* y *Cistus populifolius*, que se comportan como especies “semilleras” (es decir que se regeneran fundamentalmente por semillas); mientras que apenas encontramos plántulas de *Erica scoparia*, a pesar de su abundante banco. Un comportamiento similar, con muchas semillas en el suelo pero escaso establecimiento de plántulas, después de roza e incendio, fue observado para *Erica australis* (Ruiz *et al.*, inédito). Estas dos especies mediterráneas de *Erica* son típicas “rebrotadoras”, con lignotubérculos que rebrotan vigorosamente después de la corta o fuego y de los que dependen para su regeneración (Ojeda *et al.*, 1996). Entre las especies herbáceas que colonizaron el brezal quemado, la gramínea anual *Aira caryophyllea* ( $840 \text{ sem/m}^2$ ) y el junco anual *Juncus sorrentinii* ( $550 \text{ sem/m}^2$ ) destacaron en el banco. Los juncos anuales dominan los bancos en hábitats tan diversos como son los pastos de Sierra Morena (Marañón, 1985), las marismas del Guadalquivir (Marañón, inédito) o los brezales de la Sierra del Niño (Ojeda *et al.*, 1996); además *Juncus bufonius* es una de las especies dominantes en el banco de los prados europeos (ver ejemplos en Roberts, 1981). Estos bancos persistentes tan abundantes, están asociados al síndrome de regeneración que incluye: gran producción de semillas por planta, longevidad dilatada, tamaño pequeño y forma compacta, facilidad para ser enterrada, poca probabilidad de ser consumida y resistencia frente a los patógenos (Thompson *et al.*, 1993).

También en la Sierra de Cádiz, Roger Orellana y Francisco García-Novo (1991) estimaron los bancos de un brezal recién quemado y otro sin quemar. En-

contraron 630 sem/m<sup>2</sup> de plantas leñosas en el brezal control y casi el doble, 1.005 sem/m<sup>2</sup>, en la zona quemada. Es decir, el fuego aumentó el número de semillas germinables en el suelo; especialmente de *Cistus monspeliensis* (germinaron 80 sem/m<sup>2</sup> en las muestras control y 410 sem/m<sup>2</sup>, 5 veces más, en el quemado). Muchas especies de arbustos mediterráneos presentan estimulación de la germinación por fuego (pirofitismo), que resulta del efecto combinado de la temperatura elevada y la estimulación química por las cenizas y el humo (Keeley *et al.*, 1985). En el mismo estudio, la reserva germinable de los brezos (posiblemente *Erica scoparia*) fue poco afectada por el fuego (aumentó de 480 a 515 sem/m<sup>2</sup>). Entre las herbáceas destacó el banco muy abundante de *Juncus bufonius*, que fue ligeramente reducido por el fuego (bajó de 16.015 a 11.860 sem/m<sup>2</sup>), quizás por la mortandad de una parte de sus semillas. En cualquier caso, es difícil precisar el efecto del fuego sobre el banco, porque los autores no presentan la variabilidad entre muestras ni la significación estadística, en la comparación entre brezales quemados y no quemados.

Los brezos *Erica australis* y *Calluna vulgaris* también dominaron los bancos de semilla estudiados por Luz Valbuena y cols. (1995) en brezales de León. Un tratamiento experimental por fuego redujo el banco de 2.640 a 2.070 sem/m<sup>2</sup> (un 22%). En contraste, el fuego no afectó, de forma significativa, al número de semillas totales estimadas en suelos de melojares (*Quercus pyrenaica*) en León (Valbuena y Traubaud, 1995). Aunque, si consideramos las especies por separado, *Erica australis* fue más importante en el banco control (48 sem/m<sup>2</sup>, valor muy bajo comparado con los brezales) que en el quemado (6 sem/m<sup>2</sup>); esta diferencia (no sabemos su significación estadística) se puede deber al efecto del fuego o a la variabilidad entre las zonas estudiadas. Tampoco sabemos (los autores no lo muestran) la importancia de los brezos y otras especies del banco en el sotobosque del melojar.

La existencia de numerosas semillas de brezo en el suelo ha servido para restaurar los brezales en Holanda, que se están convirtiendo en herbazales de graminéas perennes, por efecto de la eutrofización. Mediante la extracción del horizonte superficial (*sod cutting*), se puede regenerar con éxito el brezal de *Calluna*, a partir del banco en profundidad que, además, apenas contiene semillas de graminéas (Diemont, 1990).

### Estadios regenerativos en los arbustos dispersados por aves

Pedro Jordano y Carlos Herrera (1995, Herrera *et al.*, 1994) estudiaron la demografía regenerativa del agracejo (*Phyllirea latifolia*) en la Sierra de Ca-

zorla (Jaén). Eligieron dos poblaciones en hábitats contrastados (bosque y matorral) para documentar diversas fases de la regeneración: la "lluvia" de semillas recogida en 588 trampas; la supervivencia de las semillas adheridas a 98 mallas fijadas al suelo (en total 1.960 semillas); la germinación de 1.370 semillas sembradas en enero y la supervivencia, durante dos años, de 3.303 plántulas marcadas. Encontraron diferencias en la lluvia de semillas, que fue mayor en el bosque (31 sem/m<sup>2</sup>) que en el matorral (18 sem/m<sup>2</sup>); mientras que la predación por roedores fue menor en el bosque (40% frente a 54% en el matorral). No hubo diferencia significativa entre hábitats, en la proporción de semillas germinadas (23-24%), ni en la supervivencia de plántulas (15% en el primer año y 8% en el segundo). Entre 25 y 34% de las semillas enterradas permanecían viables después de dos años. El resultado final del proceso de reclutamiento, medido como la densidad de plántulas establecidas en el segundo año, fue mayor en el bosque (6,3 plánt./m<sup>2</sup>) que en el matorral (1,3 plánt./m<sup>2</sup>), en parte debido a la mayor lluvia de semillas y menor predación. Metodológicamente, aplicaron el análisis de vías (*path analysis*, regresiones parciales) que conectan las diferentes fases de la regeneración, para evaluar las influencias, directa e indirecta, sobre el reclutamiento de plántulas en los dos hábitats. En este proceso de reparto de la descendencia (*shuffling the offspring*), los autores destacan que el patrón de reclutamiento es específico del sitio (existe una "discordancia espacial") y además, que los procesos para cada estadio de reclutamiento son independientes (están "desacoplados"). En cuanto a la ecología del banco de semillas en el suelo, sería interesante conocer su densidad (semillas durmientes más las aportadas por aves, menos las comidas por roedores) y longevidad. En general, las semillas dispersadas por aves suelen germinar en la segunda o tercera primavera; la regeneración de la población depende, mas bien, del "banco de plántulas" (P. Jordano, com. pers.).

### Melojares y pinsapares

La selección natural no ha favorecido la acumulación de un banco persistente de semillas en el suelo para los árboles longevos que dominan el bosque, una comunidad relativamente estable (Thompson, 1992). En general, el suelo forestal no contiene semillas (con más de un año) de árboles ni de las plantas típicas (tolerantes a la sombra) del sotobosque. En el banco de los melojares de León, Valbuena y Trabaud (1995) sólo encontraron algunas semillas de dos fanerofitos, *Salix caprea* (2 sem/m<sup>2</sup>) y *Tamarix gallica* (2 sem/m<sup>2</sup>). Por

otra parte, 36 especies del banco (64%) no fueron registradas en los inventarios del sotobosque y son consideradas como "exógenas". En realidad, son especies características de las fases de perturbación en el mosaico regenerativo del bosque.

Montserrat Arista (Arista *et al.*, 1992; Arista y Talavera, 1996) estudió la biología y demografía del *Abies pinsapo*: las semillas se desprenden de los conos en otoño (octubre-noviembre) y permanecen durmientes durante los meses más fríos, hasta que germinan a finales de febrero; parece que si no germinan entonces, ya no lo harán en años sucesivos. Falta por conocer su densidad en el suelo del pinsapar, su longevidad y los factores que más afectan su pérdida de viabilidad.

## CONSERVACIÓN DE ESPECIES AMENAZADAS

La existencia de un banco persistente de semillas enterradas en el suelo puede permitir la recuperación de especies amenazadas. Un caso extremo está en la única población que se conoce del *Echinopartum algibicum* (especie descrita en 1995), restringida a unos afloramientos de areniscas en el Parque Natural de la Sierra de Grazalema, Cádiz-Málaga (Aparicio y Guisande, 1996). Se han encontrado sólo 92 individuos adultos, en general muy ramoneados por las cabras y vacas, de los que únicamente tres (refugiados en escarpes rocosos), florecieron y fructificaron en los últimos años. Por lo tanto, el futuro de esta población/especie es pesimista, sin su regeneración natural y posiblemente con una tasa de autocruzamiento que conduce al empobrecimiento genético. Estas plantas (como muchas otras leguminosas) deben tener semillas longevas en su banco persistente, que reflejan condiciones anteriores favorables; si entonces existían más plantas reproductoras y una tasa de cruzamiento externo más alta, la lluvia de semillas era más variable genéticamente. Con esta hipótesis de trabajo, Abelardo Aparicio y cols. recogieron 30 bloques de suelo (15x15x15cm), separaron horizontes de 5cm; tamizaron y escrutaron las 90 muestras (unos 100 litros de suelo), encontrando 113 valiosas semillas de *E. algibicum* (es decir, una densidad de 167 sem/m<sup>2</sup>). Estas semillas germinaron bien (76%) pero ninguna plántula sobrevivió más de 12 meses. Para el futuro, pretenden documentar la variabilidad genética de estas semillas enterradas, auténtica "memoria" de la población (Baker, 1989) y obtener individuos reproductores, probando distintos medios de cultivo, para así recuperar la población relictas (A. Aparicio, com. pers.).

## PLANTAS ARVENSES

Los suelos cultivados contienen gran número de semillas, en especial de plantas anuales, que cuando se dan las condiciones favorables (primeras lluvias después del laboreo), germinan y crecen compitiendo con los cultivos, reduciendo la calidad y cantidad de la cosecha. La producción de abundante semilla y su longevidad, formando banco persistente, son características que se han ido seleccionando durante la evolución de las plantas arvenses, en parte involuntariamente por siglos de laboreo (Baker, 1974).

En un trabajo pionero en España sobre banco de semilla, José Luis Carretero (1977, citado en la revisión de Roberts, 1981) señala la conveniencia de conocer con antelación el grado de infestación del suelo por malas hierbas, para poder utilizar como prevención los herbicidas de preemergencia. Estudió 5 parcelas de regadío en Valencia; en cada una recogió 12 muestras de suelo (22,5 cm<sup>2</sup> por 10 cm profundidad) que fueron dispersadas y tamizadas, para separar las semillas, que se identificaron y contaron. Las estimaciones del banco fueron muy variables, desde 1.330 hasta 26.580 sem/m<sup>2</sup> (aunque no presenta la variabilidad entre muestras de cada parcela). La especie más abundante fue, con diferencia, *Portulaca oleracea* (hasta 13.790 sem/m<sup>2</sup>). También muestreó la densidad de plántulas, unos meses después del laboreo; encontró que representaban sólo una pequeña proporción de las semillas viables del banco (2-12%) y que su diversidad era menor (5 especies frente a 12 en el banco).

Actualmente, la preocupación de los agricultores e investigadores se orienta hacia una reducción en el empleo de herbicidas, para abaratar los costes y minimizar la contaminación ambiental. Una solución alternativa es el control de las plantas arvenses por medios mecánicos, basado en el conocimiento de la biología del banco y la fenología de la germinación y establecimiento de plántulas (Forcella *et al.*, 1993). Así, Jordi Recasens y cols. (Recasens y Dessaint, 1993; Vidal y Recasens, 1995) estudiaron la variabilidad espacio-temporal del banco en cultivos de Lérida. Recogieron 100 muestras (16 cm<sup>2</sup> por 30 cm de profundidad) durante tres años consecutivos. La variabilidad interanual osciló entre 25.680 y 15.475 sem/m<sup>2</sup>, que asociaron con la rotación de cultivos y en particular, con el efecto depresor del cultivo de cebada sobre *Euphorbia prostrata* (especie dominante, 42-78% del banco). Los dos horizontes más superficiales (0-10 y 10-20 cm), eran semejantes en contenido de semillas (39 y 37% respectivamente) y composición en especies, posiblemente por el efecto homogeneizador del laboreo. El horizonte más profundo (20-30 cm) contenía menos semillas (24%), aunque al-

gunas especies como *Anagallis arvensis* (55%), *Amaranthus retroflexus* (43%) y *Stellaria media* (36%) se acumulaban a esa profundidad. *Stellaria media* forma bancos numerosos en condiciones muy variadas, como en estos cultivos, en los prados del Pirineo (Reiné y Chocarro, 1993), en sotobosques de encinares de California (Marañón y Bartolome, 1989) y en general, es una de las especies que dominan los bancos en los cultivos en Europa (ver ejemplos en Roberts, 1981). Parece tener un síndrome regenerativo de semilla pequeña, longeva y con resistencia a los patógenos (semejante a los juncos anuales) que origina un banco persistente y numeroso (Thompson *et al.*, 1993).

La variabilidad espacial de la densidad de semillas en el suelo es de tipo agregado (distribución binomial negativa) para la mayoría de las especies arvenses, reflejando su concentración alrededor de la planta madre (Recasens y Dessaint, 1993). Desde un punto de vista metodológico, los autores han mostrado su interés por la optimización del número de muestras de suelo a tomar, en función de la media y varianza en la densidad de semilla y de la precisión deseada (Vidal y Recasens, 1995; Dessaint *et al.*, 1996).

Algunas plantas arvenses, con especial incidencia sobre los cultivos, han merecido estudios monográficos. Un ejemplo notable es el estudio a largo plazo de la dinámica poblacional de avena loca (*Avena sterilis* subsp. *ludoviciana*), en los trigales de Madrid, llevado a cabo por César Fernández-Quintanilla y cols. (Fernández-Quintanilla *et al.*, 1986; González-Andújar y Fernández-Quintanilla, 1991; Sánchez del Arco *et al.*, 1995). Estimaron el banco en  $957-2.862 \text{ sem/m}^2$ , con fuertes oscilaciones entre años; un 31-46% de las semillas emergieron como plántulas (Fernández-Quintanilla *et al.*, 1986). Los principales factores que causaron la mortalidad de las semillas fueron la predación por ratones y hormigas, la germinación en profundidad y la pérdida de viabilidad (duran hasta 27 meses) de las semillas enterradas (Sánchez del Arco *et al.*, 1995). El modelo demográfico de la infestación por avena loca, permite identificar los puntos más vulnerables en el ciclo vital (p. ej. la mortalidad de semillas en el suelo) y predecir los efectos de distintas técnicas de control (González-Andújar y Fernández-Quintanilla, 1991).

Otro ejemplo es el control de *Bromus diandrus* en los cultivos de cebada, por medio de las técnicas de laboreo (Riba y Recasens, 1995). Estimaron un banco inicial de  $300 \text{ sem/m}^2$  (por conteo directo de semillas en 320 muestras de suelo de  $19,6 \text{ cm}^2$ ); el enterramiento de semillas por labor profunda supuso una reducción en la emergencia del 95%. El éxito del control mecánico de esta planta arvense se debe a que no germina en profundidad y que, aparentemente, no forma un ban-

co persistente. Variables como la densidad del banco y la proporción de plántulas que emergen con los distintos tratamientos, son incluidas en los “sistemas expertos bioeconómicos” que permiten asesorar sobre alternativas en el control de las plantas arvenses (Forcella *et al.*, 1993).

## RECAPITULACIÓN Y PERSPECTIVAS

En la historia española de la ecología del banco de semilla, se puede distinguir una fase “pionera”, hasta mediados de los 80. Las plantas arvenses fueron objeto del estudio temprano de evaluación del banco por Carretero (1977) y de los seguimientos demográficos de avena loca por Fernández-Quintanilla *et al.* (1986, con muestreos del banco en 1980-1982). Algo posteriores son los primeros estudios del banco en pastos mediterráneos, por Marañón (1985) y Levassor *et al.* (1990, sus muestreos son de 1983), en los que destacaron su significado en la dinámica de la comunidad vegetal.

En la fecha en que escribo esta revisión, mediados de los 90, estamos en una etapa de clara “expansión”, con varios grupos de investigación que estudian los bancos, desde diversas aproximaciones, con variadas metodologías y objetivos dispares. Como ejemplos de la extraordinaria diversidad de trabajos españoles, relacionados con el banco, publicados recientemente se pueden citar: los experimentos de respuesta germinativa (Espigares y Peco, 1993, 1995); el aporte de semillas al banco mediante la dispersión por herbívoros (Malo y Suárez, 1994, 1995a,b,c, Malo *et al.*, 1995); la relación entre el banco y la vegetación, en prados del Pirineo (Reiné y Chocarro, 1993), en laderas semiáridas de Alicante (García-Fayos *et al.*, 1995) o en la marisma del Guadalquivir (Grillas *et al.*, 1993); la regeneración de brezales (Ojeda *et al.*, 1996) y melojares (Valbuena y Trabaud, 1995) después de incendio; la modelización de los estadios regenerativos en arbustos con frutos carnosos (Jordano y Herrera, 1995) o de la dinámica poblacional de la avena loca en triguales (González-Andújar y Fernández-Quintanilla, 1991); la recuperación de especies *quasi*-extinguidas (Aparicio y Guisande, 1996); o el control sin herbicidas de las malas hierbas (Riba y Recasens, 1995).

Revisar en un mismo artículo esta disparidad de trabajos, cuyo único nexo de unión es que todos “miran” al suelo, buscando (con métodos tediosos) las semillas enterradas, para explicar la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales, ha sido una tarea ardua pero gratificante. Espero que también el lector se beneficie de esta diversidad de aproximaciones y que la “fecundación cruzada” de

estas ideas o “memes” (*sensu* Dawkins, 1986, pág. 285) produzca una nueva “progenie” de estudios con aún mayor variabilidad “memética”.

El análisis de los 42 trabajos españoles revisados, aunque no compongan una lista exhaustiva de todos los publicados, puede resultar ilustrativo sobre la situación actual y las tendencias. Más de la mitad (23) se han publicado (o están en prensa) en los últimos años (con posterioridad a 1993), es decir, estamos en una fase de creciente interés por este tema. Una parte importante (seis, es decir un 14%) han sido publicados en órganos de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos (actas de congresos y revista *Pastos*), que por lo tanto juega un papel importante en su desarrollo y difusión. Es interesante destacar que 23 artículos (un 55%) fueron publicados en revistas internacionales “de impacto” (según el ISI); entre ellas destaca el *Journal of Vegetation Science* (revista de la Asociación Internacional de la Ciencia de la Vegetación), como la preferida (con 5 artículos). Esta preferencia confirma la tradición “vegetacionista” de la ecología española, pero también marca la incorporación de los métodos demográficos (contar semillas y plántulas) al estudio de la comunidad vegetal.

Con vistas al futuro próximo, me atrevo a sugerir una serie de líneas de investigación, algunas poco abordadas en España, que pueden contribuir a conocer mejor la ecología del banco de semilla en el suelo.

1) Los modelos evolutivos interpretan los patrones del banco y las fuerzas selectivas que los determinan (Venable, 1989). Por ejemplo, el modelo clásico de Cohen (1968) predice que una gran variabilidad interanual en la producción de semillas, reduce la germinación y aumenta el número de semillas que se incorporan al banco persistente. Los diferentes modelos del banco pueden ser validados con datos empíricos, que se obtengan para las numerosas (y funcionalmente diversas) especies anuales que coexisten en el pasto mediterráneo.

2) El estudio de la variabilidad genética permite “leer” la memoria almacenada en el banco (Baker, 1989); como se indicó en el caso de la población relicta, enterrada, de *Echinopartum algibicum* (Aparicio y Guisande, 1996). El banco contiene una multitud de genotipos que han sido objeto de presiones selectivas en las diferentes condiciones ambientales del pasado (Templeton y Levin, 1979). Las nuevas técnicas de marcadores moleculares, cada vez más accesibles (además de los métodos tradicionales de isoenzimas y genética cuantitativa), facilitarán estos estudios.

3) La interacción entre las semillas y los microorganismos del suelo está poco estudiada. Para que una semilla persista enterrada largo tiempo debe ser resistente a la multitud de patógenos edáficos, que constituyen una de las causas princi-

pales de mortalidad pre-germinativa (Harper, 1977). Desde un punto de vista práctico, se investiga la aplicación de hongos y bacterias edáficas para la reducción de los bancos persistentes, en el control biológico de plantas arvenses (Kremer, 1993).

4) Para comprender la dinámica del banco debemos conocer mejor el grado de dormición de sus semillas y los factores ambientales que desencadenan la germinación (Baskin y Baskin, 1989; Vleeshouwers *et al.*, 1995). Además de los experimentos en condiciones controladas, a veces poco realistas, son de gran utilidad los experimentos realizados con bloques de suelo (bancos “no perturbados”) en condiciones naturales (Marañón y Bartolome, 1993).

5) La combinación de la ecología experimental y la fisiología de la germinación, junto con el análisis de las restricciones filogenéticas de las características de las semillas, desarrollará una ciencia predictiva de la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Thompson, 1992). En particular, el estudio sistemático de las diferencias regenerativas (Grubb, 1977) permitirá explicar la coexistencia de las numerosas especies anuales, aparentemente con nichos similares, en los pastos mediterráneos de alta diversidad (Marañón, 1991; Marañón y Grubb, 1993).

6) Para la restauración de poblaciones y comunidades vegetales se puede utilizar el banco autóctono (Aparicio y Guisande, 1996), “inocular” con suelo superficial de áreas próximas o “sembrar” mediante un pastoreo itinerante (Malo, 1994). Estas técnicas pueden ser útiles para colonizar escombreras de minas, o restaurar la vegetación autóctona en los cultivos abandonados a causa de la Política Agraria Europea.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Abelardo Aparicio por dejarme revisar su manuscrito inédito; a Jordi Recasens por facilitarme información sobre las investigaciones en malherbología; a Pedro Montserrat y Juan Arroyo por sus comentarios críticos a una versión previa del artículo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APARICIO, A.; GUISANDE, R., 1996. Replenishment of the endangered *Echinospartum albigicum* (Genistaceae, Fabaceae) from the soil seed bank. *Biol. Conserv.* (en prensa).
- ARISTA, M.; TALAVERA, S., 1996. Density effect on the fruit-set, seed crop viability and seedling vigour of *Abies pinsapo*. *Ann. Bot.*, 77, 187-192.

- ARISTA, M.; TALAVERA, S.; HERRERA, J., 1992. Viabilidad y germinación de las semillas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Bot. Malacit.*, 17, 223-228.
- BAKER, H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 1-24.
- BAKER, H.G., 1989. Some aspects of the natural history of seed banks. En: *Ecology of soil seed banks*, 9-21. Ed. M.A. LECK, V.T. PARKER y R.L. SIMPSON. Academic Press, San Diego.
- BARTOLOME, J.W., 1979. Germination and seedling establishment in California annual grassland. *J. Ecol.*, 67, 273-281.
- BASKIN, J.M.; BASKIN, C.C., 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: *Ecology of soil seed banks*, 53-66. Ed. M.A. LECK, V.T. PARKER y R.L. SIMPSON. Academic Press. San Diego.
- CARRETERO, J.L. 1977. Estimación del contenido de semillas de malas hierbas de un suelo agrícola como predicción de su flora adventicia. *Anal. Inst. Bot. Cav.*, 34, 267-278.
- CHIPPINDALE, H.G.; MILTON, W.E.J., 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. *J. Ecol.*, 22, 508-531.
- COHEN, D., 1968. A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *J. Ecol.*, 56, 219-228.
- DARWIN, C., 1968. *El origen de las especies*. Edaf. Madrid.
- DAWKINS, R., 1986. *El gen egoísta*. Salvat. Barcelona.
- DESSAINT, F.; BARRALIS, G.; CAIXINHAS, M.L.; MAYOR, J.-P.; RECASENS, J.; ZANIN, G., 1996. Precision of soil seedbank sampling: how many soil cores? *Weed Res.*, 36, 143-151.
- DIEMONT, W.H., 1990. Seedling emergence after sod cutting in grass heath. *J. Veg. Sci.*, 1, 129-132.
- DONCEL, J.L.; MARAÑÓN, T.; GARCÍA NOVO, F., 1978. *El muestreo de bloques: un nuevo método para el estudio de pastizales*. Diputación de Badajoz.
- ELLNER, S.; SHMIDA, A., 1981. Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants? *Oecologia*, 51, 133-144.
- ESPIGARES, T.; PECO, B., 1993. Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *J. Veg. Sci.*, 4, 189-194.
- ESPIGARES, T.; PECO, B., 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *J. Ecol.*, 83, 135-142.
- FERNÁNDEZ-QUINTANILLA, C.; NAVARRETE, L.; ANDÚJAR, J.L.G.; FERNÁNDEZ, A.; SÁNCHEZ, M.J., 1986. Seedling recruitment and age-specific survivorship and reproduction in populations of *Avena sterilis* L. ssp. *Ludoviciana* (Durieu) Nyman. *J. Appl. Ecol.*, 23, 945-955.
- FORCELLA, F.; ERADAT-OSKOU, K.; WAGNER, S.W., 1993. Application of weed seedbank ecology to low-input crop management. *Ecol. Applic.*, 3, 74-83.
- GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T.; MORENO, A.; CLEMENTE, L., 1993. Above-ground biomass and species richness in a Mediterranean salt marsh. *J. Veg. Sci.*, 4, 417-424.
- GARCÍA-FAYOS, P.; RECATALÁ, T.M., 1992. La reserva de semillas en una cuenca de "badlands" (Petrer, Alicante). *Pirineos*, 140, 29-36.
- GARCÍA-FAYOS, P.; RECATALÁ, T.M.; CERDÁ, A.; CALVO, A., 1995. Seed population dynamics on badland slopes in southeastern Spain. *J. Veg. Sci.*, 6, 691-696.

- GÓMEZ-CAMPO, C., 1979. The role of seed banks in the conservation of Mediterranean flora. *Webbia*, 34, 101-107.
- GONZÁLEZ-ANDÚJAR, J.L.; FERNÁNDEZ-QUINTANILLA, C., 1991. Modelling the population dynamics of *Avena sterilis* under dry-land cereal cropping systems. *J. Appl. Ecol.*, 28, 16-27.
- GRILLAS, P.; GARCÍA-MURILLO, P.; GEERTZ-HANSEN, O.; MARBÁ, N.; MONTES, C.; DUARTE, C.M.; TAN HAM, L.; GROSSMAN, A., 1993. Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia*, 94, 1-6.
- GRUBB, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52, 107-145.
- HAASE, P.; PUGNAIRE, F.I.; INCOLL, L.D., 1995. Seed production and dispersal in the semi-arid tussock grass *Stipa tenacissima* L. during masting. *J. Arid Environ.*, 31, 55-65.
- HARPER, J.L., 1967. A darwinian approach to plant ecology. *J. Ecol.*, 55, 247-270.
- HARPER, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres.
- HERRERA, C.M.; JORDANO, P.; LÓPEZ SORIA, L.; AMAT, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monogr.*, 64, 315-344.
- IZQUIERDO, J.; RECASENS, J., 1990. Relación entre la flora real y la flora potencial en un suelo agrícola. *Reunión de la Sociedad Española de Malherbología*, 263-270.
- JANZEN, D., 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *Am. Nat.*, 123, 338-353.
- JORDANO, P.; HERRERA, C.M., 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, 2, 230-237.
- KEELEY, J.E.; MORTON, B.A.; PEDROSA, A.; TROTTER, P., 1985. Role of allelopathy, heat and charred wood in the germination of chaparral herbs and suffrutescents. *J. Ecol.*, 73, 445-458.
- KREMER, R.J., 1993. Management of weed seed banks with microorganisms. *Ecol. Applic.*, 3, 42-52.
- LEVASSOR, C.; ORTEGA, M.; PECO, B., 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *J. Veg. Sci.*, 1, 339-344.
- MAJOR, J.; PYOTT, W.T., 1966. Buried, viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio*, 13, 253-282.
- MALO, J.E., 1994. Dispersión endozoócora por el ganado ovino en áreas sometidas al abandono de las labores agrícolas tradicionales. *XXXIV Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*, 53-58. Santander.
- MALO, J.E.; JIMÉNEZ, B.; SUÁREZ, F., 1995. Seed bank build-up in small disturbances in a Mediterranean pasture: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography*, 18, 73-82.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1994. Dispersión endozoócora por el gamo (*Dama dama* L.) e introducción de especies con el pastoreo. *Pastos*, 24, 47-56.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995a. Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *J. Veg. Sci.*, 6, 169-174.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995b. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean *dehesa*. *Oecologia*, 104, 246-255.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995c. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Bot. J. Linn. Soc.*, 118, 139-148.

- MARAÑÓN, T., 1985. Reserva de semillas en el suelo de una dehesa en Sierra Morena: relación con la vegetación. *Anal. Edaf. Agrobiol.*, 44, 1805-1816.
- MARAÑÓN, T., 1987a. Una aproximación harperiana a la ecología de los pastos mediterráneos. *XXVII Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*, 443-453. Mahón-Palma.
- MARAÑÓN, T., 1987b. Ecología del polimorfismo somático de semillas y la sinaptospermia en *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. *Anal. Jard. Bot. Madrid*, 44, 97-107.
- MARAÑÓN, T., 1991. Diversidad en comunidades de pasto mediterráneo: modelos y mecanismos de coexistencia. *Ecología*, 5, 149-157.
- MARAÑÓN, T.; BARTOLOME, J.W., 1989. Seed and seedling populations in two contrasted communities: open grassland and oak (*Quercus agrifolia*) understory in California. *Oecol. Plant.*, 10, 147-158.
- MARAÑÓN, T.; BARTOLOME, J.W., 1993. Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland. *Journal of Ecology*, 81, 673-683.
- MARAÑÓN, T.; FIGUEROA, E.; COTA, H.; DONCEL, J.L.; GARCÍA NOVO, F., 1977. Estudio ecológico de los pastizales de dehesa en la provincia de Badajoz. Tipificación preliminar de la vegetación empleando el análisis de correspondencias. *Pastos*, 7 (1), 29-37.
- MARAÑÓN, T.; GRUBB, P.J., 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Funct. Ecol.*, 7, 591-599.
- MONTERRAT, P., 1975. Aspectos funcionales de los sistemas agropecuarios mediterráneos. *Pastos*, 5 (1), 29-34.
- OJEDA, F.; MARAÑÓN, T.; ARROYO, J., 1996. Postfire regeneration of a Mediterranean heathland in southern Spain. *Int. J. Wildl. Fire*, 6, 191-198.
- ORELLANA, R.; GARCÍA-NOVO, F., 1991. Influencia del fuego en la diversidad de la vegetación y los bancos de semillas del suelo. En: *Diversidad biológica*, 227-230. Ed. F.D. PINEDA, M.A. CASADO, J.M. de MIGUEL y J. MONTALVO. Fundación Areces. Madrid.
- ORTEGA, M., 1994. *Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: variabilidad espacio-temporal y respuestas al abandono del pastoreo*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- PECO, B.; ESPIGARES, T., 1994. Floristic fluctuations in annual pastures: the role of competition at the regeneration stage. *J. Veg. Sci.*, 5, 457-462.
- RECASENS, J.; DESSAINT, F., 1993. Distribución en profundidad del banco de semillas de un suelo agrícola. *Congreso de la Sociedad Española de Malherbología*, 125-129. Lugo.
- REINÉ, R.; CHOCARRO, C., 1993. Relación entre el banco de semillas del suelo y la vegetación aérea en una comunidad pratense del Pirineo Central. *Pastos*, 23 (1), 89-100.
- RIBA, F.; RECASENS, J., 1995. Effects of cultivation regime on the size of populations of *Bromus diandrus* Roth growing as a weed in winter cereal. *9<sup>th</sup> European Weed Research Society Symposium*. 619-625. Budapest.
- ROBERTS, H.A., 1981. Seed banks in soils. *Adv. Appl. Biol.*, 6, 1-55.
- RUSSI, L.; COCKS, P.S.; ROBERTS, E.H., 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *J. Appl. Ecol.*, 29, 763-771.
- SÁNCHEZ DEL ARCO, M.J.; TORNER, C.; FERNÁNDEZ-QUINTANILLA, C., 1995. Seed dynamics in populations of *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana*. *Weed Research*, 35, 477-487.
- TEMPLETON, A.R.; LEVIN, D.A., 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *Am. Nat.*, 114, 232-249.

- THOMPSON, K., 1992. The functional ecology of seed banks. En: *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*, 231-258. Ed. M. FENNER. CAB International, Wallingford.
- THOMPSON, K.; BAND, S.R.; HODGSON, J.G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.*, 7, 236-241.
- VALBUENA, L.; TÁRREGA, R.; LUIS-CALABUIG, E., 1995. Prescribed burning effect on the soil seed bank in a heathland ecosystem. *5th European Heathland Workshop*, 57. Santiago.
- VALBUENA, L.; TRABAUD, L., 1995. Comparison between the soil seed banks of a burnt and an unburnt *Quercus pyrenaica* Willd. *Forest. Vegetatio*, 119, 81-90.
- VENABLE, D.L., 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. En: *Ecology of soil seed banks*, 67-87. Ed. M.A. LECK, V.T. PARKER y R.L. SIMPSON. Academic Press, San Diego.
- VENABLE, D.L.; LAWLOR, L., 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia*, 46, 272-282.
- VIDAL, J.I.; RECASENS, J., 1995. Dinámica del banco de semillas de malas hierbas en un suelo agrícola. *Congreso de la Sociedad Española de Malherbología*, 157-161. Huesca.
- VLEESHOUWERS, L.M.; BOUWMEESTER, H.J.; KARSSSEN, C.M., 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *J. Ecol.*, 83, 1031-1037.
- ZUAZUA, T.; ALONSO, I.; GARCÍA, A.; MARIÑO, A.L., 1994. Efecto del manejo tradicional sobre el banco de semillas en pastos. *XXXIV Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*, 59-64. Santander.

## ECOLOGY OF SEED BANKS IN THE SOIL: A REVIEW OF STUDIES IN SPAIN

### SUMMARY

The ecology of soil seed banks plays a crucial role in the dynamics of grassland populations and communities, and may be a useful tool for their management. Studies carried out in Spain, looking at the reservoirs of seed buried in the soil are reviewed. They each have a different approach, pursue diverse objectives and apply various methods. Some concluding remarks and perspectives on future research topics are discussed.

**Key words:** Germination, population ecology, regeneration, seed bank.