

# BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO Y SU PAPEL EN LA RECUPERACIÓN DE LOS BOSQUES TROPICALES\*

*Juan G. Bedoya-Patiño<sup>1</sup>, Jaime V. Estévez-Varón<sup>2</sup> y Gabriel J. Castaño-Villa<sup>3</sup>*

## Resumen

Dada las altas tasas de deforestación de los bosques tropicales y sus efectos sobre la diversidad biológica, entre otros, la recuperación de la cobertura vegetal es una labor que debe afrontarse en el tiempo presente. Por tanto, conocer los factores que determinan el surgimiento en forma natural de la vegetación, permite planear y dirigir mejor los esfuerzos de restauración. En este sentido, estudiar el banco de semillas del suelo brinda información acerca del estado de la sucesión vegetal, de las especies potencialmente capaces de reemplazar a las existentes y del tipo de especies que componen la vegetación presente y circundante, así como su relación con la fauna silvestre. En el presente artículo, se presenta una descripción sobre el significado y la importancia del banco de semillas en el trópico, de sus características, de los factores determinantes para su existencia y de su aporte en la restauración y conservación. También, se enuncian algunos aspectos relacionados con el banco de semillas para investigaciones futuras tales como: fisiología de semillas tropicales y el papel de los animales que actúan como dispersores de semillas.

**Palabras clave:** banco de semillas, bosque tropical, fisiología de semillas, dispersión, conservación.

## SOIL SEEDS BANK AND ITS ROLE IN THE RECOVERY OF TROPICAL FORESTS

### Abstract

Given the high rates of deforestation of tropical forests and their effects on biological diversity among others, the recovery of the vegetable coverage is a task that must be undertaken immediately. Therefore, knowing the factors which determine the natural growth of vegetation allows the planning and better direction of restoration efforts. In this sense, the study of the soil seeds bank provides information about the vegetal succession state, the species potentially capable to substitute the existing ones, and the types of species which compose the present and surrounding vegetation, as well as its relation with the wild fauna. This article presents a description of the meaning and importance of the seeds bank in the tropics, of the determinant factors for its existence, and of its contribution to restoration and conservation. Also, some aspects related to the seeds bank for future research such as tropical seeds physiology and the role of animals which contribute to seed dispersal are stated.

**Key words:** seeds bank, tropical forest, seed physiology, dispersion, conservation.

---

\*FR: 10-X-2010. FA: 18-XI-2010

<sup>1</sup> Ing. Agrónomo, estudiante tercera cohorte Maestría en Biología Vegetal. Convenio U. del Quindío - U. Tecnológica de Pereira - U. de Caldas. [jguillermobedoya@gmail.com](mailto:jguillermobedoya@gmail.com)

<sup>2</sup> Profesor Asistente, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Caldas. [jvestezv@hotmail.com](mailto:jvestezv@hotmail.com)

<sup>3</sup> Profesor Asistente, Departamento de Recursos Naturales y Medio Ambiente, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Caldas. [gabocavil@hotmail.com](mailto:gabocavil@hotmail.com)

## INTRODUCCIÓN

La conversión del bosque tropical en terrenos dedicados a la agricultura y/o ganadería extensiva, ha transformado drásticamente el paisaje en las últimas décadas. Muchas de estas áreas, al ser abandonadas, desarrollan procesos de sucesión vegetal que propician el establecimiento de una nueva comunidad vegetal que, en la mayoría de las ocasiones, es diferente a la que existía con anterioridad a la perturbación. Independiente de la causa que origina la pérdida de la vegetación en los bosques tropicales, el proceso de regeneración natural suele encontrarse con una serie de barreras que alteran su dinámica. La celeridad de dicho proceso, se asocia con factores ecológicos y ambientales como carencia de nutrientes y de micorrizas en el suelo, compactación del suelo, competencia con plantas invasoras (en especial con pastos), presencia de estaciones secas prolongadas, bajos niveles de dispersión y colonización de la vegetación natural, así como una alta tasa de depredación de semillas y plántulas presentes en el suelo (UHL *et al.*, 1988; AIDE & CAVELIER, 1994; HOLL, 1999; CUBIÑA & AIDE, 2001).

Para el restablecimiento de la vegetación se requiere, en primer lugar, de la presencia de semillas o propágulos en el medio. En este sentido, las especies vegetales del bosque tropical exhiben en general uno o más mecanismos para regenerar. Entre ellos están: la dispersión continua o estacional de semillas (**lluvia de semillas**), la acumulación de semillas en el suelo (**banco de semillas**), la acumulación de plántulas (**banco de plántulas**), así como la producción de renuevos, el rebrote de estructuras dañadas y el crecimiento lateral o secundario de los árboles del dosel.

El banco de semillas y la lluvia de semillas, son los procesos ecológicos de mayor relevancia en la reaparición de la vegetación en un terreno determinado. El primero, constituye el mecanismo más importante para la regeneración de la vegetación con especies pioneras, en terrenos donde el uso del suelo no ha sido muy intenso (GARWOOD, 1989; DALLING, 2002; GUARIGUATA & OSTERTAG, 2002; ÁLVAREZ *et al.*, 2005). Sin embargo, en áreas degradadas, la sola presencia del banco de semillas no es suficiente para la recuperación de la vegetación, en especial aquella de hábito arborescente (TEKLE & BEKELE, 2000). La lluvia de semillas, por su parte, es la responsable del establecimiento de las especies pioneras en terrenos con pasturas abandonadas o en aquellos con un uso previo intenso (DALLING, 2002; GUARIGUATA & OSTERTAG, 2002) como el de la agricultura de tipo industrial o de pastoreo intenso.

Otros factores, que intervienen en la consolidación de la vegetación en un sitio, se relacionan con la germinación y posterior reclutamiento de las plántulas que emergen a partir del banco de semillas, procesos considerados críticos en la determinación de la estructura final de la comunidad vegetal (PARKER *et al.*, 1989; CARDONA & VARGAS, 2004).

En el presente artículo, se hace una revisión sobre el significado del banco de semillas del suelo, sus características, los factores intrínsecos y extrínsecos que

permiten su existencia y, finalmente, se discute sobre el papel que cumple en la recuperación y conservación de la vegetación natural.

## ¿QUÉ ES EL BANCO DE SEMILLAS DEL SUELO?

El banco de semillas del suelo, se ha definido como el grupo de semillas viables presentes en y sobre el suelo o asociadas a la hojarasca en un tiempo determinado (SIMPSON *et al.*, 1989; VAN DER VALK, 1992), potencialmente capaces de reemplazar las plantas anuales, las que mueren por causas naturales o no, las susceptibles a muerte por enfermedad, perturbación o consumo de animales incluidos los humanos (BAKER, 1989). Se considera un conjunto dinámico, ya que existe un flujo continuo de aportes y pérdidas de semillas, que le confieren una dimensión espacial (PIUDO & CAVERO, 2005), y tiene la particularidad de producir plántulas de manera continua por varios años, debido a los diferentes periodos de dormancia de las semillas que lo conforman (KHURANA & SINGH, 2001). Esta población de semillas, se encuentra por lo general dominada por las semillas de unas pocas especies de árboles y arbustos pioneros, en espera de las condiciones ambientales propicias para germinar (DALLING, 2002). A diferencia del rebrote, el banco de semillas permite la conservación de la variabilidad genética (BAKER, 1989).

El banco de semillas, presenta una serie de alternativas para permanecer en el tiempo, condición determinada por las estrategias de regeneración que las especies exhiben. En este sentido, los bancos de semillas en el trópico según GARWOOD (1989) pueden ser: **Transitorios**: compuestos por semillas de corta viabilidad y no dormantes. **Persistentes**: los que presentan semillas con dormancia facultativa. **Pseudo-persistentes**: compuestos por semillas no dormantes que se dispersan continuamente durante el año. **Transitorios estacionales**: en esta categoría se incluyen los compuestos por semillas que tienen dormancia estacional. Y los **transitorios retardados**: compuestos por semillas con germinación retardada no asociada con condiciones adversas estacionales. No obstante, las semillas sobre la superficie del suelo no persisten por largos periodos, y su entierro claramente favorece la persistencia (THOMPSON *et al.*, 1993).

El grado y tipo de perturbación del suelo, el patrón de uso de suelo en áreas adyacentes, el estado del desarrollo de la comunidad vegetal, la presencia de agentes dispersores y las estaciones del año, son los principales factores que determinan los atributos del banco de semillas en un terreno en particular (GARWOOD, 1989; DALLING, 2002). Entre los atributos que identifican el banco de semillas, están la densidad (número de semillas por metro cuadrado), la composición (a nivel taxonómico, longevidad, formas de vida) y la riqueza de especies (CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993; DUPUY & CHAZDON, 1998; THOMPSON, 2000).

Los bosques maduros o en estado de sucesión avanzada, tienen bancos de semillas pequeños (en densidad y composición) debido a que las semillas de especies

tolerantes a la sombra (primarias, pioneras tardías) ingresan en una proporción menor y producen un banco de semillas transitorio (GARWOOD, 1989). En tal sentido, los bancos de semillas de los bosques primarios no son herramientas útiles para la conservación de las especies que los componen (CHANDRASHEKARA & RAMAKRISHNAN, 1993). Por su parte, los terrenos con diferentes grados de perturbación pueden presentar bancos de semillas persistentes. ÁLVAREZ *et al.* (2005), encontraron que en fragmentos de bosques de niebla con diferentes grados de perturbación (camino, pastoreo, corte selectivo de árboles), el banco de semillas de los fragmentos con grados de perturbación intermedia y alta, fueron de mayor tamaño y estaban dominados por especies de árboles heliófilos, correspondientes a especies que en general poseen semillas dormantes.

En pasturas delimitadas por bosques, sólo un pequeño grupo de las especies presentes en el bosque alcanzan a llegar al interior de la pastura, y las dispersadas por el viento suelen ser abundantes (AIDE & CAVELIER, 1994; HOLL, 1999). Esto fue lo que encontraron CUBIÑA & AIDE (2001), al estudiar en Puerto Rico una pastura activa rodeada de un bosque secundario, e identificar 35 especies del bosque que fructificaron en un lapso de un año, y de las cuales sólo cinco se detectaron a más de 4 metros del borde del bosque hacia la pastura. Como consecuencia de la baja disponibilidad de semillas en el interior de las pasturas, la recuperación de la vegetación arbórea es lenta y con baja diversidad en los estadios tempranos de la sucesión (AIDE & CAVELIER, 1994; HOLL, 1999; WIJDEVEN & KUZEE, 2000; CUBIÑA & AIDE, 2001).

Con relación a la densidad, el banco de semillas de los bosques secundarios y terrenos agrícolas abandonados posee una mayor densidad, con relación al de un bosque primario. Se ha encontrado que, al comparar las densidades de bancos de semillas mediante un test de U Mann-Whitney ( $p < 0,001$ ), la densidad de semillas de un bosque maduro (rango 25-3350 semillas/m<sup>2</sup>, media 384, N = 41) es significativamente más bajo que en un terreno agrícola recién abandonado (rango 48-18900 semillas/m<sup>2</sup>, media 1650, N = 41) (GARWOOD, 1989). Esto se debe a que los bosques secundarios se caracterizan por poseer un mayor número de especies pioneras, recibir un mayor número de semillas aportadas por las arvenses presentes en los campos abiertos que los suelen rodear y, adicionalmente, por el uso dado a la tierra con anterioridad (QUINTANA-ASCENCIO *et al.*, 1996).

Del mismo modo, el número de especies tiende a ser mayor en los bosques secundarios y terrenos agrícolas abandonados, en comparación con los bosques primarios a nivel de área muestreada (GARWOOD, 1989), debido a las múltiples fuentes de propágulos que generalmente rodean los primeros. No obstante, según el tipo de comunidad vegetal, tanto el número de especies como la densidad de semillas pueden tener un pico en estadios intermedios de la sucesión vegetal, esto fue lo que encontraron QUINTANA-ASCENCIO *et al.* (1996) en el sur de México, al comparar los bancos de semillas de terrenos dedicados a agricultura de "tumba y quema" y de un bosque primario de la región.

Con relación a la composición, según la longevidad de las especies, las semillas de especies primarias están representadas en una proporción muy baja en el suelo de todos los tipos de cobertura vegetal, en especial en los bosques primarios (SAULEI & SWAINE, 1988; QUINTANA-ASCENCIO *et al.*, 1996), y las semillas de especies pioneras y de arvenses están presentes en mayor proporción en dichos bosques. Por su parte, el banco de semillas de los bosques secundarios y áreas cultivadas refleja la vegetación en pie (GARWOOD, 1989). Al avanzar la sucesión vegetal, la similitud entre banco de semillas y vegetación es cada vez menor (THOMPSON, 2000; LUZURIAGA *et al.*, 2005). En bosques montanos en México, sometidos a diferentes grados de perturbación, ÁLVAREZ *et al.* (2005) encontraron que la composición de especies de árboles en el banco de semillas, estaba compuesta por sólo el 60% de las especies de árboles de la vegetación en pie.

A nivel taxonómico, puede presentarse predominancia de algunas familias de especies pioneras en el banco de semillas, en ciertos terrenos con una cobertura vegetal determinada. PÉREZ & SANTIAGO (2001), encontraron que las gramíneas superaron en especies y en número de semillas a las demás familias que componían el banco de semillas en una pradera en Venezuela, seguida del grupo de las leguminosas y de especies de la familia Cyperaceae.

Según la forma de vida, el banco de semillas de un bosque primario tiende a estar dominado por árboles, el de un terreno agrícola abandonado por hierbas, y el de un bosque secundario (entre 30-75 años) tiene más árboles y arbustos que el anterior. En cuatro bosques de baja montaña (entre 1000 y 2000 msnm), WILLIAMS-LINERA (1993) encontró que las hierbas eran la forma de vida predominante en los respectivos bancos de semillas de tres de ellos y en el último, con vegetación en su mayoría tropical, dominaban árboles y arbustos. No obstante, dicha dominancia puede variar en el tiempo, tanto en la forma de vida como en la especie dominante (GARWOOD, 1989). En los bosques que están rodeados de pasturas, su banco de semillas tiende a estar dominado por semillas de pastos (DALLING & DENSLOW, 1998; DUPUY & CHAZDON, 1998).

A escala de unos pocos metros cuadrados, los bancos de semillas son muy heterogéneos no sólo en cuanto a la densidad, sino en la composición de especies (BIGWOOD & INOUE, 1988; DALLING, 2002). La densidad y la diversidad del banco de semillas, también disminuyen de forma notoria en función de la profundidad, aunque en la capa de hojarasca la densidad de semillas es extremadamente variable (GARWOOD, 1989). Sin embargo, estas características varían aún más con los cambios estacionales a una misma profundidad: a nivel de árbol individual puede aumentar hasta diez veces de una estación a otra (DALLING *et al.*, 1998), debido a la germinación, movimientos horizontales por efectos del viento, actividad animal o escorrentía, migración a las capas internas del suelo, muerte de semillas a causa de hongos y por predación como en la granivoría (DALLING *et al.*, 1998; PÉREZ & SANTIAGO, 2001).

En general, las diferencias en el banco de semillas que se presentan en un sitio o entre sitios de un terreno, tienden a estar atribuidas a las diferencias en la textura del suelo, historia en el uso del suelo y cambios temporales en la lluvia de semillas. Particularmente, las diferencias en el interior de un sitio se presentan por la variación entre especies en la lluvia de semillas, las tasas de incorporación y/o la longevidad de las semillas (GARWOOD, 1989).

## FACTORES QUE DETERMINAN LA EXISTENCIA DEL BANCO DE SEMILLAS EN EL SUELO DE LOS BOSQUES TROPICALES

El banco de semillas, es el resultado de un proceso dinámico donde confluyen tanto factores internos de las semillas como externos a ellas. A continuación, se presenta una descripción de cada uno de ellos.

### A. Factores intrínsecos y dispersión de semillas

#### *Fisiología de las semillas*

En general, en los bosques tropicales (húmedos y lluviosos) las semillas pueden presentar una germinación tardía o dormancia, una latencia condicional, una combinación de ambas o no presentar ninguna de ellas (GARWOOD, 1989; DALLING, 2002). La dormancia es un estado de reposo de las semillas, lo cual garantiza que la germinación ocurra principalmente cuando las oportunidades de sobrevivencia de las plántulas sean altas (VAN DER VALK, 1992), usualmente se presenta en todas las especies. La germinación es retardada por causas intrínsecas como: baja capacidad de absorción de agua, inmadurez fisiológica del embrión o la presencia de factores químicos (DALLING, 2002). En las semillas dormantes, la germinación ocurre después de un tiempo y de manera habitual en forma asincrónica (GARWOOD, 1989).

La dormancia se interrumpe cuando las semillas detectan señales externas, como cambios en la intensidad y longitud de onda de la luz, variación en la temperatura y al ataque de microorganismos del suelo (BASKIN & BASKIN, 1989). Estos cambios fisiológicos en la semilla, pueden ocurrir durante la dispersión por el efecto del dispersor, o después de ella por la condiciones micro ambientales del suelo (GARWOOD, 1989). Algunos animales y microorganismos actúan en este sentido, como lo que sucede con las semillas de *Acacia senegal* y *Ceratronia silicua* después de pasar por el tracto digestivo de cabras (KHURANA & SIGH, 2001).

La latencia condicional o dormancia facultativa, por su parte, está relacionada con los cambios ambientales como el tipo de luz y variantes en la temperatura originados por exposición solar o quemas. Este fenómeno, es observado con mayor frecuencia en semillas de especies pioneras y plantas de distribución amplia o cosmopolitas (GARWOOD, 1989; DALLING, 2002). Por su parte, la ausencia de dormancia se encuentra en el 63% de las especies en los bosques lluviosos, y en el 24% de ellas en bosques secos (KHURANA & SINGH, 2001).

La presencia de dormancia o no en las semillas, es uno de los factores que determina su persistencia en el suelo y, por tanto, el tipo de banco que pueda formarse. Las semillas dormantes permanecen viables por más tiempo en el suelo, y como consecuencia son más longevas. No obstante, el contenido de humedad del ambiente modifica tal condición y, en los bosques tropicales, las semillas con mayor longevidad predominan en los bosques secos con relación a los húmedos y, en estos últimos, la germinación ocurre más rápidamente (KHURANA & SINGH, 2001).

### *Tamaño y forma de las semillas*

Las semillas grandes, mayores a 1,0 gramo de masa (HOWE & SMALLWOOD, 1982) son frecuentes en plantas que, en sus primeros estadios (germinación, plántulas y brinzal), requieren sombra para establecerse y se denominan umbrófilas. Estas semillas se caracterizan por tener mayores tejidos de reserva, lo cual les permite tolerar la sombra y los daños físicos. Por su parte, las semillas de tamaño reducido son propias de especies pioneras que se encuentran en claros, zonas de derrumbes y campos agrícolas abandonados. Por su tamaño, pueden ser dispersadas a grandes distancias (generalmente por el viento), y carecen de tejido de reserva que les permita subsistir por mucho tiempo después de su dispersión (DALLING, 2002).

THOMPSON *et al.* (1993), al evaluar el tamaño y la forma de semillas y frutos de hierbas (en su mayoría cosmopolitas) en relación a la persistencia en el suelo, encontraron que las semillas con menos de 3 mg y casi redondas, tienen la tendencia a ser enterradas y, por lo tanto, ser persistentes. No obstante, el tamaño y la forma no parece ser los únicos factores que determinan la persistencia. MOLES *et al.* (2000), encontraron en el banco de semillas de vegetación de tierras bajas en Nueva Zelanda, que el tamaño y la forma de las semillas eran independientes de la persistencia de las semillas en el suelo.

La limitada cantidad de reservas que poseen las semillas pequeñas, las inhibiría de producir una plántula capaz de atravesar una capa de hojarasca muy gruesa (MOLOSKY & AUGSPURGER, 1992), ya que la hojarasca tiene un impacto en el reclutamiento de plántulas (DALLING & HUBBELL, 2002), y el máximo de profundidad para que éste ocurra es directamente proporcional a su masa (VAN DER VALK, 1992). Por lo anterior, poca inherencia podría tener en la regeneración natural en un claro, si previamente estas semillas no son removidas hacia la superficie (DALLING, 2002), como sucede al presentarse derrumbes o por el levantamiento de las raíces de un árbol al caer.

### *Dispersión de semillas*

La dispersión permite el ingreso de frutos y semillas al suelo, y de esta manera enriquece el banco de semillas. Las especies con el tiempo, han efectuado cambios morfológicos y químicos en sus frutos y semillas, para permitir que puedan ser desplazados o transportados por diversos mecanismos, en búsqueda de lugares apropiados para la germinación de semillas y posterior establecimiento de las

plántulas. A una mayor dispersión, mayor posibilidad de contar con diferentes micrositios que puedan reunir condiciones adecuadas para la germinación, y mayor probabilidad de supervivencia de plántulas lejos de los árboles parentales (WENNY, 2000; TANG *et al.*, 2006).

Cuando las semillas de diferentes especies poseen adaptaciones especializadas para ser dispersadas, se reconocen los **síndromes de dispersión**. Entre los más comunes están: anemocoria (dispersión por el viento), hidrocoria (dispersión por el agua), epizocoria (dispersión por contacto con animales), endozocoria (dispersión al ser ingeridas por animales), barocoria (dispersión por gravedad) y autocoria (dispersión por mecanismos propios de la planta como la explosión de frutos). Algunas especies según el hábitat son policorias, es decir, presentan más de un síndrome de dispersión (VAN DER VALK, 1992). La epizocoria y la endozocoria, se conocen conjuntamente como dispersión de tipo zoocoria.

Los síndromes de dispersión, no son exclusivos de una familia taxonómica. Es más frecuente, que esta tendencia sea determinada por la forma de vida de las especies. En los bosques tropicales, más del 50% y frecuentemente el 75% o más de las especies arbóreas, producen frutos carnosos adaptados para el consumo de aves y mamíferos. La dispersión por animales, es común en estos bosques y en particular en los montanos (GENTRY, 1982; HOWE & SMALLWOOD, 1982). En un estudio sobre sucesión en pasturas abandonadas en la Amazonia brasileña, se encontró que cerca del 90% de las especies de árboles presentes en la zona poseen frutos para ser dispersados por animales (UHL *et al.*, 1988). Del mismo modo, WENNY (2000) encontró en bosques montanos de Costa Rica, que los frutos de *Ocotea endresiana* (Lauraceae), un árbol del dosel, son dispersados por 5 especies de aves. Lo anterior, apoya la observación sobre el papel de la zoocoria como método frecuente de dispersión de semillas en el trópico, siendo más común en las especies primarias y de sotobosque.

De otro lado, los árboles emergentes y del dosel superior al igual que las lianas, suelen tener dispersión de tipo anemócora (GENTRY, 1982; HOWE & SMALLWOOD, 1982), como por ejemplo especies arbóreas de los géneros *Jacaranda*, *Albizia*, *Ochroma*, *Cespedezia*, entre otros, en los bosques húmedos colombianos. Por su parte, las hierbas presentan generalmente dispersión de tipo autocoria, en especial las de distribución cosmopolita. ARBELÁEZ & PARRADO-R (2005), al evaluar el tipo de dispersión de la vegetación de mesetas de arenisca en la Amazonia colombiana, encontraron como principal síndrome de dispersión la zoocoria seguida de la autocoria y, esta última, fue la más importante en la vegetación herbácea abierta y en el estrato inferior de la vegetación arbustiva.

Las plantas, tienen diferentes formas de dispersar sus semillas y, de acuerdo a la forma de llegar estas al suelo, tendrán la posibilidad o no de persistir. Los dispersores, alteran el porcentaje o velocidad de germinación de las semillas y este efecto es diferente según sea el dispersor, lo cual sumado a la presencia



de dormancia, establece la potencial persistencia de las semillas en el suelo (GARWOOD, 1989).

De otro lado, la distribución horizontal de las semillas puede no ser homogénea, debido a diversos factores como la presencia de estaciones y el éxito en el mecanismo de dispersión, entre otros. TANG *et al.* (2006) encontraron en un bosque tropical lluvioso, que especies como *Saurauia macrotricha* (Saurauiaceae) presentan una escasa distribución horizontal aún con un alto número de semillas en el suelo. Concluyeron, que algunas especies (como la en mención) pueden presentar poca habilidad para dispersarse, o carecen de un efectivo agente dispersor.

Es frecuente que algunas semillas, después de ser dispersadas y aún viables, sean removidas de su ubicación inicial en dirección tanto horizontal como vertical por acción de vectores como agua, viento y animales, lo cual influye en su distribución espacial. Este fenómeno, se denomina dispersión secundaria (COLE, 2009). Algunos de estos propágulos, pueden ser enterrados hasta una profundidad de 12 cm (DALLING, 2002), con lo cual se reduce o elimina su depredación por invertebrados y facilita el anclaje de las plántulas (THOMPSON, 1987).

La dispersión secundaria realizada por roedores, hormigas y escarabajos coprófagos, es importante para el establecimiento de algunas especies arbóreas en el trópico como por ejemplo las semillas de *Hymenaea courbaril*, las cuales son enterradas por roedores. Este proceso ecológico, se considera un mecanismo importante para el mantenimiento de la diversidad arbórea en los bosques tropicales (ASQUITH, 2002; COLE, 2009). En muchos casos, el movimiento post-dispersión de semillas por parte de animales, corresponde a una relación de mutualismo entre la planta y el animal, aun a costa de la muerte de muchas semillas a cargo del dispersor. A esta conclusión llegaron LEVEY & BYRNE (1993), al evaluar en Costa Rica el efecto post-dispersión de hormigas de la hojarasca sobre semillas de dos especies de *Miconia*, dispersadas inicialmente por aves.

La dispersión secundaria, influye también en la distribución espacial de las semillas. PONCE-SANTIZO *et al.* (2006), al evaluar en un bosque de Guatemala los efectos del tipo de heces y el patrón de defecación de dos especies de monos, así como la remoción de semillas por parte de escarabajos coprófagos, identificaron semillas de *Ficus* sp. *Pouteria campechiana*, *Dendropanax arboreus*, *Phoradendron* sp., *Hamelia patens*, *Desmoncus ferox* y *Guarea excelsa* en las heces, las cuales fueron desplazadas tanto en sentido horizontal como vertical, modificando el patrón espacial generado por cada especie de mono en el momento de la defecación.

De otro lado, el tamaño y la forma de las semillas también influyen en la dispersión secundaria. Las semillas pequeñas o redondas, tienden a ser transportadas más lejos y acumularse en grupos con respecto a las semillas de mayor tamaño y de forma alargada (VAN DER VALK, 1992).

## A. Condiciones ambientales y del entorno

### *Luz*

La luz, estimula la germinación de un gran grupo de semillas del suelo en el bosque e inhibe a unas pocas. Las semillas que requieren de luminosidad para su germinación, son llamadas semillas fotoblásticas positivas. La fotoblasticidad, está dada por la presencia de fitocromos con un diferencial de sensibilidad a la luz roja (R, longitudes de onda 655-665 nm) y roja lejana (RL, longitudes de onda 725-735 nm) (KHURANA & SINGH, 2001; DALLING, 2002). Cuando la relación R/RL es alta, los fitocromos que hasta el momento se encontraban inactivos desde el punto de vista bioquímico, se activan e inducen la germinación (DALLING, 2002).

La inhibición de la germinación bajo del bosque, es un mecanismo usado por especies que persisten en el banco de semillas, como las pioneras y hierbas de amplia distribución (GARWOOD, 1989), en la espera de detectar la formación de un claro (KHURANA & SINGH, 2001), y por tanto no poseen un banco de plántulas en el sotobosque (DALLING & HUBBELL, 2002). En este sentido, DALLING & HUBBELL (2002) encontraron que en claros formados de manera artificial, donde a algunos se les retiró y a otros se les adicionó hojarasca, las semillas de especies pioneras presentes en el banco de semillas germinaron y las plántulas sobrevivieron en mayor proporción en el primer tratamiento (retiro de hojarasca) comparado con el segundo. Lo contrario, sucedió con la semillas de especies umbrófilas.

La ausencia de luz disponible para la germinación de semillas y establecimiento de las plántulas, debe ser un elemento a tener en cuenta en los procesos de restauración ecológica. HONU & DANG (2002), evaluaron el efecto que producía *Chromolaena odorata* Linn. (arbusto pionero exótico) sobre el número, establecimiento y reclutamiento de especies arbóreas nativas a partir del banco de semillas. Ellos, encontraron pocas semillas de árboles nativos en el suelo cuyo dosel estaba conformado principalmente por este arbusto, y que el crecimiento de las plántulas establecidas antes del cierre del dosel, fue inhibido. No obstante, al remover el dosel, las plantas reinician su crecimiento. Concluyeron, que este procedimiento podría incorporarse como practica en un plan de restauración natural.

### *Temperatura*

La temperatura óptima para que ocurra la germinación, varía entre las especies. Muchas especies tropicales, especialmente las pioneras, requieren de la fluctuación de la temperatura durante el día para detener la dormancia, este cambio es evidenciado por las semillas al formarse un claro y presentarse un alta amplitud en temperaturas a nivel del suelo. Un incremento de la temperatura, impulsa la germinación por cambios en la cinética de las enzimas internas y de la bioquímica de las células de las semillas, o por disolución de la capa suberizada en el esclerénquima de la cubierta seminal o por el micrópilo, permitiendo a la semilla

tomar agua. Ciertas semillas, requieren períodos cortos de enfriamiento seguidas de altas temperaturas para acelerar la germinación (KHURANA & SINGH, 2001).

### ***Microrrelieve***

Conjuntamente con la dispersión de semillas, es el microrrelieve o microtopografía uno de los principales factores que explican la heterogeneidad espacial del banco de semillas. El microrrelieve, favorece la distribución espacial tipo agregada y/o irregular que presentan las semillas de la mayoría de las especies (VAN DER VALK, 1992; ENCISO *et al.*, 2000), lo cual es facilitado por la forma de las semillas. MOSCOSO & DIEZ-GÓMEZ (2005), encontraron mayor densidad de semillas en las hondonadas de un bosque dominado por *Quercus humboldtii* Bonpl. que en las zonas no onduladas.

### ***Estación del año***

El efecto de la estación del año sobre el banco de semillas, puede darse por varias vías. HOLL (1999) en Costa Rica, encontró en un bosque húmedo y en una pastura abandonada adyacente, el máximo número de semillas dispersadas por animales en la estación lluviosa, mientras que la mayoría de las dispersadas por el viento se presentó en la estación seca. Del mismo modo, en un bosque lluvioso donde dominan especies de la familia Dipterocarpaceae, sometido a un proceso de “tumba y quema”, el número de semillas y de especies provenientes de muestras de suelo tomadas en la estación lluviosa, fue mayor que de las muestras tomadas en la estación seca (TANG *et al.*, 2006). Sin embargo, al parecer, la producción y liberación de semillas durante las estaciones del año es una estrategia más de adaptación de las especies a su hábitat. PÉREZ & SANTIAGO (2001), encontraron en una pradera de Venezuela, una mayor acumulación de semillas y riqueza de especies al final de la estación lluviosa y durante la estación seca.

### ***Niveles de perturbación del suelo***

Las perturbaciones (naturales o antrópicas), originan cambios en la intensidad lumínica, contenidos de nutrientes y de biomasa que se encuentra sobre el suelo (SCATENA, 2002), por tanto el tipo y grado de perturbación determina la clase de semillas que se pueden encontrar en el suelo según la longevidad y los requerimientos de luz (GARWOOD, 1989). En este sentido, el banco de semillas presente en el suelo de los bosques secundarios cercanos a tierras deforestadas y con un uso intenso (agricultura industrial, pastoreo), está compuesto en su mayoría de especies de tipo herbáceo, arbustos heliófitos y pastos foráneos, las cuáles pueden llegar a inhibir el crecimiento y disminuir la supervivencia de las especies leñosas de la vegetación del lugar (QUINTANA-ASCENCIO *et al.*, 1996; DUPUY & CHAZDON, 1998; GUARIGUATA, 2000).

Las perturbaciones originadas por actividades humanas, afectan de manera más notoria la abundancia (o densidad de semillas) y la composición del banco de

semillas que las perturbaciones generadas por fuerzas naturales (ÁLVAREZ *et al.*, 2005). En el primer caso, la densidad de semillas tiende a ser mayor y la composición corresponde, en su mayoría, a especies de tipo herbáceo de amplia distribución (arvenses).

## IMPORTANCIA DEL BANCO DE SEMILLAS EN EL PROCESO DE RESCUPERACIÓN DE LA VEGETACIÓN NATURAL

La sucesión secundaria, que conduce a la recuperación de la cobertura vegetal en cualquier terreno, depende de una serie de factores bióticos y abióticos y de procesos ecológicos, los cuales se encuentran inmersos en una escala espacial y temporal. Entre los factores bióticos, están la presencia del banco y la lluvia de semillas como los principales dinamizadores naturales de la sucesión, así como de procesos ecológicos tales como: la dispersión de frutos y semillas, y los flujos de agua y luz en el interior de los terrenos deforestados.

El banco de semillas se considera un registro viviente, porque permite conocer el tipo de vegetación que existe o ha existido en un lugar determinado (SAULEI & SWAINE, 1988; DALLING *et al.*, 1998), con el atributo adicional de ser un reservorio de variabilidad genética de las especies que lo componen. El papel del banco de semillas del suelo, es el de facilitar el mantenimiento o la recuperación de la vegetación de una área, principalmente de las especies pioneras (TECKLE & BEKELE, 2000). Las semillas y propágulos almacenados en el suelo, juegan un papel crucial en la colonización de hábitats perturbados, cuando la lluvia de semillas tiene una discreta contribución (LUZURIAGA *et al.*, 2005).

Al constituirse en pocas semanas una cobertura vegetal con especies colonizadoras, las condiciones micro ambientales del lugar cambian y con ello se reactivan funciones importantes del ecosistema como: la regulación de la luminosidad y temperatura, la protección del suelo y el ciclaje de nutrientes, entre otras. Por tal motivo, algunas de estas especies, en particular de hábito arbustivo, se consideran “facilitadores” o “catalizadores” de la sucesión (VIEIRA *et al.*, 1994; HOLL, 2002). Con estas nuevas condiciones, se favorece la aparición y establecimiento de especies arbóreas propias de estadios sucesionales más avanzados (QUINTANA-ASCENCIO *et al.*, 1996; DUPUY & CHAZDON, 1998; MIDDLETON, 2003).

Finalmente, la descripción de las características del banco de semillas (composición, tamaño, permanencia) de un bosque o terreno en particular, permite obtener información sobre el estado de sucesión, el grado de perturbación, los mecanismos de dispersión de semillas y, de manera indirecta, el tipo de fauna asociada, las posibles fuentes de propágulos, entre otros aspectos. Toda esta información, es necesaria para conocer los factores limitantes de la sucesión en cada terreno (HOLL, 1999) y proponer planes de manejo que incluyan el monitoreo del proceso de regeneración del bosque. No obstante, un banco de semillas pequeño y con pocas

especies, es el reflejo de la pérdida de diversidad en un lugar determinado, y la simplificación de las comunidades vegetales futuras que llegaren a establecerse.

Conocer la relación que existe entre el banco de semillas y la vegetación en pie es, en resumen, útil para entender los cambios en la composición de la comunidad (vegetal) con respecto a la perturbación, la sucesión y las acciones de restauración desarrolladas para tal fin (HOPFENSBERGER, 2007).

## NECESIDAD DE INVESTIGACIÓN FUTURAS

Con miras a aprovechar mejor el papel que juega el banco de semillas del suelo, en la restauración y conservación de la diversidad biótica, se requiere profundizar en el conocimiento de la fisiología de semillas tropicales, en especial de las especies consideradas clave en cada uno de los estados de sucesión por los que atraviesa un bosque. De igual manera, y teniendo presente que un alto porcentaje de especies arbóreas del trópico son dispersadas por animales, se debe profundizar acerca de los mecanismos de dispersión asociados a animales, y de qué manera se puede enriquecer el banco de semillas con dichas especies.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a Orlando Vargas Ríos y Jaime Andrés Carranza Q. por sus comentarios y sugerencias, a Fredy Arvey Rivera Páez por el apoyo brindado desde la dirección de investigaciones de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Caldas. Este manuscrito, es un producto del Proyecto número 0373709: "Composición del banco de semillas del suelo y su relación con la vegetación presente en una plantación de aliso (*Alnus acuminata*) y un bosque secundario de la misma edad en Manizales, Colombia", financiado por la Vicerrectoría de Investigaciones y Postgrados de la Universidad de Caldas.

## BIBLIOGRAFÍA

- AIDE, T.M. & CAVELIER, J., 1994.- Barriers to lowland forest tropical restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Rest. Ecol.*, 2: 219-229.
- ÁLVAREZ-AQUINO, C.; WILLIAMS-LINERA, G. & NEWTON, A.C., 2005.- Disturbance effects on the seed bank of Mexican cloud forest fragments. *Biotropica*, 37 (3): 337-342.
- ARBELÁEZ, M.V. & PARRADO-R., A. 2005.- Seed dispersal modes of the sandstone plateau vegetation of the middle Caquetá river region, Colombian Amazonia. *Biotropica*, 37 (1): 64-72.
- ASQUITH, N.M., 2002.- La dinámica del bosque y la diversidad arbórea: 377-406 (en) GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. Ediciones LUR.
- BAKER, H.G., 1989.- Some aspects of the natural history of the seed banks: 9-21 (en) LECK, M.A.; PARKER, V. & SIMPSON R.L. (eds). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press INC., San Diego, California.
- BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 1989.- Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology: 53-66 (en) LECK, M.A., PARKER, V.T. & SIMPSON, R.L. (eds) *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, California.

- BIGWOOD, D.B. & INOUE, D.W., 1988.- Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*, 69: 497-507.
- CARDONA, C.A. & VARGAS, O.R., 2004.- Plántulas procedentes del banco de semillas germinable de un bosque subandino. *Pérez-Arbelaezia*, 15: 113-149.
- COLE, R.J., 2009.- Post-dispersal seed fate of tropical montane trees in an agricultural landscape, southern Costa Rica: 64-99 (en) *Ecological and socioeconomic aspects of restoring forest in a tropical agricultural landscape, southern Costa Rica*. Dissertation submitted in partial satisfaction of the requirements for the degree of DOCTOR OF PHILOSOPHY in ENVIRONMENTAL STUDIES. University of California, Santa Cruz.
- CUBIÑA, A. & AIDE, T.M., 2001.- The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33 (2): 260-267.
- CHANDRASHEKARA, U.M. & RAMAKRISHNAN, P.S., 1993.- Germinable Soil Seed Bank Dynamics During the Gap Phase of a Humid Tropical Forest in the Western Ghats of Kerala, India. *J. Trop. Ecol.*, 9 (4): 455-467.
- DALLING, J.W., 2002.- Ecología de semillas: 345-375 (en) GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. Ediciones LUR.
- DALLING, J.W. & DENSLOW, J.S., 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panama. *J. Veg. Sci.*, 9: 669-678.
- DALLING, J.W. & HUBBELL S.P., 2002.- Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *The J. of Ecol.*, 90 (3): 557-568.
- DALLING, J.W.; SWAINE, M.D. & GARWOOD, N.C., 1998.- Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology*, 79 (2): 564-578.
- DUPUY, J.M. & CHAZDON, R.L., 1998.- Long-term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forests in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 30 (2): 223-237.
- ENCISO, J.; GARCÍA-FAYOS, P. & CERDA, A., 2000.- Distribución del banco de semillas en taludes de carretera: efecto de la orientación y de la topografía. *Orsis*, 15: 103-113.
- GARWOOD, N.C., 1989.- Tropical soil seed banks: a review: 149-209 (en) LEEK, M.A.; PARKER, V.T & SIMPSON, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press INC., San Diego, California.
- GENTRY, A.H., 1982.- Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15: 1-84.
- GLENN-LEWIN, D.C. & VAN DER MAAREL, E., 1992.- Patterns and processes of vegetation dynamics: 13-59 (en) GLENN-LEWIN, D.C.; PEET, R.K. & VEBLEN, T.T. (eds.) *Plant Succession. Theory and prediction*. Champan & Hall, London.
- GUARIGUATA, M.R., 2000.- Seed and seedling ecology of tree species in neotropical secondary forests: Management implications. *Ecol. Appl.*, 10 (1): 145-154.
- GUARIGUATA, M.R. & OSTERTAG, R., 2002.- Sucesión secundaria: 591-623 (en) GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. Ediciones LUR.
- HOLL, K.D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- , 2002.- Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *J. of Ecol.*, 90: 179-187.
- HONU, Y.A.K., & DANG, Q.L., 2002.- Spatial distribution and species composition of tree seeds and seedlings under the canopy of the shrub *Cromolaena odorata* Linn., in Ghana. *For. Ecol. Man.*, 164: 185-196.
- HOPFENSBERGER, K.N., 2007.- A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystems. *Oikos*, 116: 1438-1448.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J., 1982.- Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.*, 13: 201-228.
- KHURANA, E. & SINGH, J.S., 2001.- Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Curr. Scien.*, 80 (6): 748-757.
- LEVEY, D.J. & BYRNE, M.M., 1993.- Complex Ant-Plant Interactions: Rain-Forest Ants as Secondary Dispersers and Post-Dispersal Seed Predators. *Ecology*, 74 (6): 1802-1812.
- LUZURIAGA, A.L.; ESCUDERO, A.; OLANO, J.M. & LOIDI, J., 2005.- Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecol.*, 27: 57-66.
- MIDDLETON, B.A., 2003.- Soil seed banks and the potential restoration of forested wetlands after farming. *J. of Applied Ecol.*, 4: 1025-1034.
- MILLER, P.M., 1999.- Effects of Deforestation on Seed Banks in a Tropical Deciduous Forest of Western Mexico. *J. of Trop. Ecol.*, 15 (2): 179-188.

- MOLES, A.T.; HODSON, D.W. & WEBB, C.J., 2000.- Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos*, 89: 541-545.
- MOLOSFKY, J. & AUGSPURGER, K.C., 1992.- The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecol.*, 73: 68-77.
- MOSCOSO M., L.B. & DIEZ-GÓMEZ, M.C., 2005.- Banco de semillas en un bosque de roble de la Cordillera Central colombiana. *Rev. Fac. Nal. Agr.*, Medellín, 58 (2): 2931-2943.
- MUÑOZ-CASTRO, M.A.; WILLIAMS-LINERA, G. & REY B., J.M., 2006.- Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *J. of Trop. Ecol.*, 22: 431-440.
- PARKER, V.; SIMPSON R. & LECK, M., 1989.- Pattern and process in the dynamics of seed banks: 367-384 (en) LECK, M.A.; PARKER, V. & SIMPSON, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press INC., San Diego, California.
- PÉREZ, E.M. & SANTIAGO, E.T., 2001.- Dinámica Estacional del Banco de Semillas en una Sabana en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Biotropica*, 33 (3): 435-446.
- PIUDO, M.J. & CAVERO, R.Y., 2005.- Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo. *Public. de Biol., Univ. de Navarra*, Serie Botánica, 16: 71-85.
- PONCE-SANTIZO, G.; ANDRESEN, E.; CANO, E. & CUARÓN, A.D., 2006.- Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica*, 38 (3): 390-397.
- QUINTANA-ASCENCIO P.F.; GONZÁLEZ-ESPINOSA M.; RAMÍREZ- MARCIAL N.; DOMÍNGUEZ-VÁZQUEZ G. & MARTINEZ-ICO, M., 1996.- Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Biotropica*, 28 (2): 192-209.
- SAULEI, S.M. & M.D. SWAINE., 1988.- Rain forest seed dynamics during succession at Gogol, Papua New Guinea. *J. Ecol.*, 76: 1133-1152.
- SCATENA, F.N., 2002.- El bosque neotropical desde una perspectiva jerárquica: 23-41 (en) GUARIGUATA, M.R. & KATTAN, G.H. (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. Ediciones LUR.
- SIMPSON, R.L.; LECK, M.A. & PARKER V.T., 1989.- Seed banks: General Concepts and methodological issues: 3-8 (en) LECK, M.A.; PARKER, V. & SIMPSON R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press INC., San Diego, California.
- SINGHAKUMARA, B.M.P.; UDUPORUWA, R.S.J.P. & ASHTON, P.M.S., 2000.- Soil seed banks in relation to light and topographic position of a hill dipterocarp forest in Sri Lanka. *Biotropica*, 32 (1): 190-196.
- TANG, Y.; CAO, M. & FU, X., 2006.- Soil seed bank in a dipterocarp rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *Biotropica*, 38 (3): 328-333.
- TEKLE, K. & BEKELE, T., 2000.- The Role of Soil Seed Banks in the Rehabilitation of Degraded Hillslopes in Southern Wello, Ethiopia. *Biotropica*, 32 (1): 23-32.
- THOMPSON, K., 1987.- Seeds and seed banks. *New Phytol.*, 106 (Suppl.): 23-34.
- , 2000.- The functional ecology of seed banks: 215-235 (en) FENNER M. (ed.) *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition. CAB International, Wallingford, UK.
- THOMPSON, K.; BAND, S.R. & HODGSON, J.G., 1993.- Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Funct. Ecol.*, 7 (2): 236-241.
- UHL, C.; BUSCHBACHER, R. & SERRAO, E.A.S., 1988.- Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *J. Ecol.*, 73: 663-681.
- VAN DER VALK, A.G., 1992.- Establishment, colonization and persistence: 60-102 (en) GLENN-LEWIN, D.C.; PEET R.K. & VEBLEN T.T. (eds.) *Plant Sucesión: Theory and prediction*. Chapman & Hill, London.
- VIEIRA, I.C.G.; UHL, C. & NEPSTAD, D., 1994.- The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a 'succession facilitator' in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Veg.*, 115: 91-99.
- WENNY, D.G., 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Mon.*, 70 (2): 331-351.
- WIJDEVEN, S.M.J. & KUZZEE, M.E., 2000.- Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Rest. Ecol.*, 8 (4): 414-424.
- WILLIAMS-LINERA, G., 1993. Soil seed banks in four lower montane forests of Mexico. *J. Trop. Ecol.*, 9: 321-337.