
Dinámica anual de la lluvia de polen en dos áreas de bosque húmedo tropical (B.C.F.; Fuerte Sherman), Panamá.



Nedy Ramírez L.

**DINÁMICA ANUAL DE LA LLUVIA DE POLEN EN DOS ÁREAS DE
BOSQUE HÚMEDO TROPICAL (BCI, Fuerte Sherman), PANAMÁ**

NEDY RAMÍREZ LIZCANO

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2009**

**DINÁMICA ANUAL DE LA LLUVIA DE POLEN EN DOS ÁREAS DE
BOSQUE HÚMEDO TROPICAL (BCI, Fuerte Sherman), PANAMÁ**

NEDY RAMÍREZ LIZCANO

**Tesis de Grado para optar al título de
Bióloga**

**Director
VLADIMIR TORRES TORRES
Geólogo PhD.
Instituto Colombiano del Petróleo (ICP)**

**Codirector
JORGE ENRIQUE MORENO PATIÑO
Biólogo – Palinólogo
Centro de Paleoecología, Antropología
y Arqueología Tropical (CTPA)
Instituto Smithsonian de Investigaciones tropicales (STRI)**

**Consejero
JOSÉ GREGORIO MORENO PATIÑO
Biólogo M.Sc.
Escuela de Biología
Universidad Industrial de Santander (UIS)**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2009**

Este estudio fue financiado por el Instituto Colombiano del Petróleo (ICP) y el Centro de Paleocología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA) del Instituto Smithsonian de Investigaciones tropicales (STRI).

La primera etapa del trabajo se llevo a cabo en el laboratorio del Centro de Paleocología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA) en Ancón, ciudad de Panamá y se concluyó en las instalaciones del grupo de Bioestratigrafía del Instituto Colombiano del Petróleo.

Las muestras analizadas hacen parte del proyecto de investigación a largo plazo sobre polen aéreo y fueron suministradas por el Biólogo E. Moreno del CTPA.



A Mis Padres Héctor Gabriel y Clotilde
A Marco Aurelio

AGRADECIMIENTOS

A Dios.

Al Instituto Colombiano del Petróleo (ICP) y el Centro de Paleoecología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA) de Smithsonian.

A mis padres Héctor Gabriel y Clotilde por su amor, apoyo y comprensión.

A Marco Aurelio, por su amor incondicional, ese amor que me da fuerzas a cada momento y hace que cada día sea maravilloso.

A mis hermanos Jairo, Carlos y Emilce por su cariño y ejemplo.

A mis queridas nenas Marlin, Meylin, Claudia, Erika, Tatiana y Camila por su paciencia y afecto.

A mi director Vladimir: por su orientación y apoyo, por su amistad y sobre todo por permitirme aprender a su lado.

A mi codirector Jorge Enrique y su familia: para quienes no tengo suficientes palabras de agradecimiento por su amistad, apoyo y paciencia.

Al profesor José Gregorio, por sus orientaciones y aportes que me fueron muy útiles durante mi carrera y en el desarrollo de éste trabajo.

Al Biólogo Raúl Rios, Jefe Estación de Clima, BCI y la Ingeniera MSc. Mirna Samaniego, encargada del Canopy Crane Program, por permitir la instalación de las trampas tanto en la torre de clima de la Isla Barro Colorado como en la grúa en el Área Protegida San Lorenzo, Panamá, respectivamente.

A la Dra. Dolores Piperno, Staff Scientist, National Museum of Natural History (NMNH), Smithsonian Institution, Washington, por facilitar el laboratorio y sus recursos para el procesamiento y análisis de las muestras en Panamá.

Al personal administrativo del Centro de Paleoecología y Arqueología Tropical (CTPA) e Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) por facilitar mi permanencia en la ciudad de Panamá.

A la colonia colombiana de Smithsonian en la sede de Ancón, por hacer de mi estadía en ciudad de Panamá un agradable y enriquecedor momento.

Al grupo de Bioestratigrafía del Instituto Colombiano del Petróleo, a Carolina, Giovanni, Milton, Ángelo, Franci, Jhon, Germán y Olguita por sus sugerencias y apoyo.

A la profesora Tulia Rivera, Yasmín Plata y Edith Angélica por sus orientaciones y aportes.

Al señor Onécimo Caviedes por su apoyo, comprensión y afecto, por escucharme y tener siempre una acertada respuesta.

A Karito, Marce, Motitas, Cristina y Mavy, por su amistad, por esos hermosos e inolvidables momentos, por esos tiempos en Guatiguará y por nuestras interminables charlas.

A Jenny, por escucharme y ayudarme a recuperar las fuerzas cuando todo parece no tener solución.

A los profesores de la Escuela de Biología, por su labor, a Yamile por su paciencia.

A todas aquellas personas que de alguna forma contribuyeron durante mi carrera y el desarrollo de éste trabajo..... Gracias.

CONTENIDO

	Pag.
INTRODUCCIÓN	1
1. GENERALIDADES	3
1.1 Dispersión – depositación polínica en bosques tropicales	3
1.2 Monumento Natural Barro Colorado y Área Protegida San Lorenzo (Panamá): remanente ecológico de bosque húmedo tropical	4
1.3 Planteamiento del problema	6
2. OBJETIVOS	8
2.1 Objetivo general	8
2.2 Objetivos específicos	8
3. ÁREA DE ESTUDIO	9
3.1.1 Isla Barro Colorado	10
3.1.2 Fuerte Sherman	12
3.2 Materiales y métodos	15
3.2.1 Toma de muestras	15
3.2.2 Recolección del material de muestreo	17
3.2.3 Preparación del material palinológico	18
3.3 Análisis palinológico	20
3.4 Análisis de los datos	22
4. RESULTADOS	24
4.1 Riqueza	24
4.2 Concentración e <i>influx</i>	25
4.4 Diversidad	35
4.5 Similitud palinologica	38
5. DISCUSIÓN	40
5.1 Sesgo taxonómico	40

5.2 Diferencias en la representatividad polínica dentro de la estructura vertical del bosque y bajo condiciones de estacionalidad	41
5.3 Comportamiento de la diversidad polínica a diferentes alturas dentro de la estructura vertical del bosque y bajo condiciones de estacionalidad	48
5.4 Influencia de la estacionalidad en la dispersión y deposición polínica.	50
6. CONCLUSIONES	54
7. RECOMENDACIONES	56
BIBLIOGRAFÍA	57
ANEXOS	66

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Número de muestras seleccionadas por periodo en Isla Barro Colorado con su respectiva altura en metros.	18
Tabla 2. Número de muestras seleccionadas por periodo Fuerte Sherman con su respectiva altura en metros.	18
Tabla 3. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) para los dos sitios de muestreo (BCI, Fuerte Sherman) con sus respectivos periodos y estratos en cada sitio (p = nivel de significancia).	35
Tabla 4. Resultados de la comparación de los índices de diversidad mediante el análisis de varianza (ANOVA) para los dos sitios de muestreo (BCI, Fuerte Sherman) y entre los dos sitios (p = nivel de significancia).	37

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura. 1 Localización de las áreas de estudio en la República de Panamá (modificado de Archivos STRI, 2008; mpanama, 2008). 9

Figura. 2 Detalles de la Isla Barro Colorado. A. Vista aérea de la isla en medio del Lago Gatún; B. Instalaciones de hospedaje y laboratorios; C. Flora característica de la Isla; D. Algunas especies representativas de la fauna (fuente archivos STRI). 10

Figura. 3. Detalles del Área Protegida San Lorenzo, Parque Nacional Chagres. A. Vista aérea del área de la antigua base militar Fuerte Sherman que alberga la grúa del programa del dosel de bosque de STRI; B. Vista del Lago Gatún desde parte superior de la grúa; C. Valla informativa acerca del programa del dosel de bosque ubicada en la entrada al área de reserva (fuente archivos STRI). 12

Figura 4. Trampa de polen (Bush, 1992; Colinvaux *et al*, 1999)¹ 15

Figura. 5. Organización de la vegetación en bosques tropicales² y distribución vertical de las trampas (Basset *et al*, 2003). 16

Figura 6. Distribución vertical de las trampas. A. Ubicación de las trampas de polen en la torre climática de la Isla Barro Colorado, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), Panamá. B. Ubicación de las trampas de polen en la grúa para estudios del dosel que mantiene el programa CTFS (*Center for Tropical Forest Science*), Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI)

en el Fuerte Sherman del Área protegida San Lorenzo, Panamá.

16

Figura 7. Conservación y preparación del material palinológico. A. Conservación de filtro y rayón extraídos de la trampa; B. Batería utilizada en los procedimientos físicos y químicos en el lavado de las fibras de rayón; C. Lavado del filtro y las fibras de rayón; D. Precipitados resultantes; E. Preparaciones permanentes; F. Almacenamiento de los preparados permanentes. 19

Figura 8. Micrografía de un preparado permanente 20x (A y B Granos de polen). 21

Figura 9. Número de taxa reportados para BCI y Fuerte Sherman por periodo y estrato. El primer grupo lo conforman los estratos de BCI periodo seco (BSSL, BSST, y BSDO), el segundo grupo los estratos de BCI periodo lluvioso (BLSL, BLST y BLDO), el tercer grupo los estratos de Fuerte Sherman periodo seco (SSSU, SSST y SSDO) y el cuarto grupo los estratos de Fuerte Sherman periodo lluvioso (SLSU, SLST y SLDO). 25

Figura 10. Diagrama de polen del periodo seco de la Isla Barro Colorado. Valores de las columnas expresados en porcentajes. 26

Figura 11. Diagrama de polen del periodo Lluvioso de la Isla Barro Colorado. Valores de las columnas expresados en porcentajes. 29

Figura 12. Diagrama de polen del periodo seco de Fuerte sherman. Valores de las columnas expresados en porcentajes. 30

Figura 13. Diagrama de polen del periodo Lluvioso de Fuerte Sherman. Valores de las columnas expresados en porcentajes. 31

Figura 14. Variación en los valores de concentración polínica (granos/cm²) por periodos para BCI y Fuerte Sherman. Las alturas corresponden a cada uno de los puntos de muestreo dentro de la estructura vertical del bosque. 32

Figura 15. Variación en el *influx* de polen diario (granos/cm²/día) por periodos para BCI y Fuerte Sherman. Las alturas corresponden a cada uno de los puntos de muestreo dentro de la estructura vertical del bosque. 32

Figura 16. Concentración polínica (granos/cm²) de los diez taxa comunes en BCI y Fuerte Sherman por estrato en cada periodo. 33

Figura 17. Índice de diversidad de *Shannon-Wiener* (H') por estrato, periodo y sitio de muestreo⁴. 37

Figura 18. Dendograma de los diferentes estratos de BCI y Fuerte Sherman basado en datos de presencia - ausencia por medio de la distancia de Sorensen. 39

Figura 19. Precipitación semanal de cuatro sitios en Panamá. A partir de datos climáticos de 27 años suministrados por la Comisión del Canal de Panamá. El promedio para cada semana fue calculado del total de datos de 27 años en cinco puntos de muestreo. La línea horizontal indica 23 mm por semana, equivalente a 100 mm por mes. El total del promedio anual para cada sitio también es indicado. (Tomado de Condit, 1998). 52

LISTA DE ANEXOS

A. Anexos de Tablas.

Anexo 1. A. Listado de taxa reportados para BCI y Fuerte Sherman. * = Presencia; SL = suelo; ST = sotobosque; DO = dosel; N.i.= no identificado; N.d. = no determinado; Sc = Seco; LI =lluvioso; B = bimodal o todo el año; SaL =seco a lluvia; LaS = Lluvia a seco; ? = desconocido. B. Totales por hábito, periodo de floración y tipo de polinización para los taxa identificados. in = insectos u otras especies de artrópodos; A = anemófila; M = mamíferos; Au = autopolinización; Av = aves; A/A = Arboles-Arbustos; H/E = Hierbas-Epifitas; L/B = Lianas-Bejucos. 67

Anexo 2. Valores de concentración (granos/cm²) y del influx diario (granos/cm²/día) y anual (granos /cm²/año) de los taxa reconocidos en BCI y Fuerte Sherman y resultados de la comparación de promedios. 72

Anexo 3. Resultados del índice de diversidad de *Shannon-Wiener* (H') a partir de datos de abundancia por estratos, periodos, sitios y en general. 73

B. Anexos de figuras.

Anexo 4. Diagramas de la concentración de polen expresada en granos/cm², de los tipos de hábitos para Isla Barro Colorado A. Periodo seco B. Periodo lluvioso. 75

Anexo 5. Diagramas de la concentración de polen expresada en granos/cm², de los tipos de hábitos para Fuerte Sherman A. Periodo seco B. Periodo lluvioso. 76

Anexo 6. Microfotografías del 50% de los taxa reportados en éste estudio (aumento 100x). 77

RESUMEN

Título: Dinámica anual de la lluvia de polen en dos áreas de bosque húmedo tropical (BCI, Fuerte Sherman), Panamá*.

Autor: Nedy Ramírez Lizcano**

Palabras claves: Lluvia polínica, Isla Barro Colorado, Fuerte Sherman, influx polínico, diversidad, fenología.

Descripción:

A partir del análisis de la lluvia polínica es posible determinar el comportamiento de la dispersión y depositación polínica en diferentes sistemas boscosos (Fine, 1978; Flenley, 1979; Palacios, 1985; Melief, 1985 entre otros). En el presente estudio se evaluó la dinámica de la lluvia de polen en dos áreas de bosque húmedo tropical de la República de Panamá ubicados en el monumento Natural Barro Colorado (Isla Barro Colorado) y el Área Protegida San Lorenzo (Fuerte Sherman) diferenciados por las condiciones geográficas y climáticas del área. Los resultados encontrados demuestran que existe una variación en la concentración e *influx* polínico bajo condiciones de estacionalidad y diferencias altitudinales dentro de la estructura vertical del bosque, además de registrarse una alta diversidad local y regional sin presentar diferencias significativas entre sí, evidenciando un alto grado de equilibrio en la distribución de los taxa reportados. Observándose adicionalmente la similitud del componente polínico asociado claramente con los factores evaluados, aduciendo este comportamiento a las características fenológicas de la flora local y por ende a la depositación local del polen. Dejándose además un manifiesto de necesidad de ampliar los estudios en éstas dos áreas con el fin de complementar los resultados obtenidos y determinar la relación de la lluvia polínica con la flora local.

* Trabajo de Grado

** Facultad de ciencias, Escuela de Biología.

Director: Vladimir Torres Torres, Geólogo PhD. (ECOPETROL - S.A. Instituto Colombiano del Petróleo - ICP)

Codirector: Jorge Enrique Moreno Patiño, Biólogo. (Smithsonian Tropical Research Institute)

Consejero: José Gregorio Moreno Patiño, M.Sc. (Universidad Industrial de Santander)

ABSTRACT

Title: Annual dynamics of the pollen rain in two areas of tropical rainforest (BCI; Sherman Fort), Panamá*

Author: Nedy Ramírez Lizcano**

Word key: Pollen Rain, Barro Colorado Island, Sherman Fort, Diversity, Phenology.

Description:

Pollen rain analysis allows us to determine dispersion and pollen deposit behavior in different forest types. In this study pollen rain dynamics from two areas of the tropical rainforest from the Republic of Panamá were studied. They are located in two different geographic regions with dissimilar climatic behavior. The results obtained from National Monument of Barro Colorado (Barro Colorado Island) and the Protected Area of San Lorenzo (Sherman Fort) show that a variation in pollen concentration and influx exists under seasonal conditions and altitudinal differences within the vertical structure of the forest. Elevated local and regional diversity were not significantly different, evidence of a strong balance in the distribution of reported taxa. Similarity of pollen component clearly associated with evaluated factors is possibly due to phenologic phenomenon of the local flora and deposit of local pollen. A more broad analysis of the relation of pollen rain with the local flora is needed to compliment the results obtained.

* Trabajo de grado

** Facultad de ciencias, Escuela de Biología.

Director: Vladimir Torres Torres, Geólogo PhD. (ECOPETROL - S.A. Instituto Colombiano del Petróleo-ICP)

Codirector: Jorge Enrique Moreno Patiño, Biólogo. (Smithsonian Tropical Research Institute)

Consejero: José Gregorio Moreno Patiño, M.Sc. (Universidad Industrial de Santander)

INTRODUCCIÓN

En el ámbito mundial, existe gran preocupación por conocer no solo los ecosistemas modernos y sus dinámicas sino también, la influencia de los factores ambientales sobre estos, con miras a la predicción de cambios futuros y sus posibles consecuencias. Siendo los bosques húmedos tropicales uno de los principales entes analizados gracias a su alta biodiversidad.

En este campo, la palinología ha hecho su aporte mediante el análisis de las lluvias polínicas que tocan aspectos tales como la producción, dispersión y sedimentación del polen en diferentes sistemas boscosos (Velásquez, 1999); al respecto, Flenley (1979) realizó uno de los primeros análisis de lluvia de polen en el trópico de África, Asia y América del Sur, seguido por los estudios de Burney (1988) en el trópico del viejo mundo al analizar la lluvia de polen de diferentes tipos de vegetación en Madagascar. En el trópico americano Fine (1978) investigó las diferencias en los espectros polínicos modernos de bosques de pino, semidecuidos y deciduos en Sinaloa y Nayarit, México. Otros estudios incluyen lluvias de polen neotropicales, tales como, el de Palacios (1985), quien describió la depositación moderna de polen en un bosque deciduo en Jalisco, México; Grabandt y Nieuwland (1985), y Melief (1985) quienes investigaron la lluvia moderna de polen en los Andes Colombianos; Islebe y Hooghiemstra (1996) quienes estudiaron la lluvia de polen moderna en Guatemala; Bush (1991) quien aporta datos del espectro de polen de sedimentos superficiales de 21 lagos en Panamá, Venezuela y Brasil; Colinvaux *et al*, (1999) quienes aportaron un atlas palinológico de Amazonas en Brasil y muchos otros estudios realizados por Bush y Rivera en diferentes áreas tropicales contribuyendo a la comprensión de la

dinámica de la dispersión polínica, comportamiento reproductivo, diversidad e influencia ambiental en éstos ecosistemas tropicales.

En lo que se refiere al desarrollo del conocimiento palinológico de bosques tropicales, el istmo de Panamá se ha convertido en una de las principales áreas de estudio, gracias a sus condiciones climáticas y edáficas particulares en cada una de sus zonas de vida, así como la ubicación geográfica que le permite compartir especies del centro y sur del continente americano, al hacer parte de la zona de transición de la mesoflora americana. Entre los principales aportes se encuentran el atlas de polen para Isla Barro Colorado realizado por Roubik y Moreno (1991), el estudio de la dispersión polínica en un bosque húmedo tropical de Bush y Rivera (1998), el análisis de la lluvia de polen moderna en Centro América por Bush (2000), el estudio de la ecología reproductiva y la representación polínica entre árboles neotropicales de Bush y Rivera (2001) y análisis palinológicos de diferentes yacimientos en el Gran Coclé, Panamá por Moreno y Murray (2006). A partir del enfoque de los estudios realizados en ésta área y con el propósito de aportar en el tema; éste trabajo presenta un enfoque alternativo para el análisis de la lluvia polínica, teniendo en cuenta la estructura vertical del bosque bajo condiciones de estacionalidad. Como objetivo principal se busca establecer y comparar la variabilidad polínica espacio – temporal en dos áreas de bosque húmedo tropical (Isla Barro Colorado y Fuerte Sherman), para lo cual se determinó la concentración e *influx* de polen en cada uno de los sitios de muestreo y se comparó la diversidad polínica.

GENERALIDADES

1.1 DISPERSIÓN – DEPOSITACIÓN POLÍNICA EN BOSQUES TROPICALES

El conocimiento de los tipos polínicos presentes en el ambiente de una región y de su abundancia se corresponde con una medida de la diversidad y composición no solo de la vegetación local, sino también del aporte de la flora regional (Latorre y Caccavari, 2006).

La dispersión y depositación de polen constituye un indicador del comportamiento de la vegetación que lo produce (D'Antoni y Markgraf, 1977; D'Antoni, 1983, 1990, 1991; Burry, 2002 y Trivi, 2003). Aunque no es un reflejo directo de esta, existen relaciones entre ambos que hacen posible una traducción del primero en términos del segundo, siempre y cuando se tengan en cuenta determinados factores que distorsionan dichas relaciones (Birks y Birks, 1980; Faegri e Iversen, 1989; Moore *et al.*, 1991), tales como la estructura de la comunidad (composición cualitativa, cuantitativa y fisonomía), los atributos de las poblaciones específicas (genéticos, fisiológicos, etc.), las características climáticas (velocidad y dirección del viento, temperaturas máximas y mínimas, humedad y precipitaciones) y ecológicas que controlan la floración y producción polínica (D'Antoni, 1979 citado por Madanes y Millones, 2004), las cuales varían entre las diferentes épocas del año (García, 2006).

El aporte polínico de cada especie vegetal a lo largo del año, va cambiando según la etapa fenológica en que se encuentre, esto determina épocas del año con menor o nulo aporte polínico que depende directamente de la floración de la vegetación emisora, y de su interacción

con el ambiente (Hicks, 1999 y Latorre, 1999 citados por Latorre y Caccavari, 2006).

En bosques tropicales, los insectos son los polinizadores más importantes en todos los niveles del bosque, polinizando a casi el 75 % de las especies, a diferencia de los bosques templados donde la mayor parte de la polinización es anemófila (Bach, 2000 y Díez, 2004), además de esta tendencia la dispersión del polen aéreo en bosques tropicales tiende a ser más baja que en bosques templados debido a las condiciones medioambientales específicas como el día corto, cambios en corrientes de vientos, fotoperiodicidad constante, desarrollo homogéneo de las temperaturas y la falta de estaciones térmicas compensadas por la existencia de estaciones hidrológicas fuertes durante periodos de floración (Andersen, 1970 y Whitmore, 1983, 1990).

1.2 MONUMENTO NATURAL BARRO COLORADO Y ÁREA PROTEGIDA SAN LORENZO (PANAMÁ): REMANENTE ECOLÓGICO DE BOSQUE HÚMEDO TROPICAL

La característica más importante que define a los bosques tropicales lluviosos es su biodiversidad (Brokaw, 1985, Whitmore, 1992 y Martínez-Ramos, 1994 citados por Gódinez y López, 2002) que genera un alto interés investigativo para comprender la naturaleza de las causas que la originan y la mantienen (Leigh, 1999; Hubbell, 2001).

Si bien éste ecosistema solo constituye el 6% de la superficie terrestre, contiene el 50 a 80% de las especies vegetales del mundo. Semejante diversidad se atribuye al dinamismo en respuesta a procesos ambientales de este ecosistema que durante muchos años fue considerado estable y en estado de equilibrio milenario (Hernández, 2004). Pero esta visión fue reemplazada por medio de investigaciones que demostraron que el bosque húmedo tropical es un ecosistema con un alto grado de

interacción ambiental que encierra una gran variedad de microhábitats, morfología, formas de vida, fisiología, maneras de reproducción, especializaciones, modificaciones, polinización y fenología, entre otras (Wright y Van Schaik, 1994).

Estos sistemas son formaciones naturales compuestas de un mosaico de parches de formas y tamaños heterogéneos y en distintas fases de regeneración natural (Gódinez y López, 2002), que se explican según hipótesis resumidas en cuatro categorías basadas en: 1) heterogeneidad ambiental en el espacio y tiempo (Ricklefs, 1977), 2) heterogeneidad ambiental producida por disturbios naturales (Connell, 1978), 3) presión de los consumidores (Connell, 1971; Janzen, 1976) y 4) tasas de formación de especies competitivamente similares (Ricklefs, 1989; Ricklefs y Schluter, 1993). Sin embargo, no existe un consenso claro que explique la elevada diversidad de especies de árboles en ecosistemas tropicales (Leigh, 1999; Hubbell, 2001 y Wright, 2002 citados por Gódinez y López, 2002).

El Monumento Natural Barro Colorado (en adelante referido como BCI por sus siglas en inglés, Barro Colorado Island) y el Área Protegida San Lorenzo (en adelante referido como F. S. (Fuerte Sherman)) hacen parte de esta zona de vida (Holdridge, 1978), que descansa al sur del cinturón de huracanes del Caribe. Presenta un clima húmedo que se caracteriza por una temporada lluviosa de Mayo a Noviembre, gobernada por la posición de la zona de convergencia intertropical, caracterizada por temperaturas uniformes, alta humedad, brisas ligeras y aguaceros fuertes, sólidos y de convección, y una temporada seca de diciembre a abril (Bennett, 1929; Boyer *et al*, 1980).

1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Estudios detallados de la dispersión de pólen aéreo han sido realizados principalmente en sistemas de bosques templados donde la mayoría de las especies arbóreas son polinizadas por el viento, mostrando en términos generales una depositación relativamente local dentro de un rango de 30 a 40m de su fuente de origen (Moreno, 2007 *comunicación personal*).

Para BCI, Roubik y Moreno (1991) compilaron en un atlas todos los tipos de polen de las plantas reportadas en la misma, el cual sirvió como base para la identificación y descripción de la composición florística local derivada de la obtención del pólen acumulado en trampas mantenidas en el suelo (Bush y Rivera, 1998). Sin embargo la investigación no muestra detalladamente los patrones de producción o dispersión del polen con respecto a la estructura vertical comparativa dentro de los bosques (suelo, sotobosque y dosel), y su comportamiento bajo la incidencia de factores ambientales, cuya influencia ha sido evidenciada en estudios de dispersión y depositación de polen actual en otras regiones (Trivi *et al*, 2006; Latorre y Caccavari, 2006).

El análisis de muestras de polen aéreo ubicadas a diferentes alturas se constituye en un acercamiento para el entendimiento del comportamiento de la dispersión y depositación polínica aportada por cada uno de los estratos boscosos en éste tipo de ecosistema. Por lo cual, en este trabajo se busca evaluar la hipótesis nula de invariabilidad en la depositación polínica anual en los diferentes estratos de los bosques analizados y en el aporte temporal cualitativo de los diferentes taxones en el polen total depositado en los dos sub-ambientes estudiados y entre los mismos. Para probar esto se propone: 1) Determinar la concentración de polen en los estratos de suelo, sotobosque y dosel en cada uno de los sub-ambientes

estudiados. 2) Establecer la diversidad polínica espacio - temporal en los diferentes estratos en cada sitio de muestreo 3) Comparar la diversidad polínica espacio - temporal entre los dos sub-ambientes estudiados y analizar si estas diferencias tienen relación directa con condiciones ambientales, dadas las condiciones de estacionalidad de la zona relacionadas con la migración de la Zona de Convergencia Intertropical o si esta proporción polínica varía a lo largo del año en función de la época de floración de los vegetales del entorno (Sáenz y Gutiérrez, 1983).

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Establecer y comparar la variabilidad polínica espacio – temporal en dos áreas de bosque húmedo tropical.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar la concentración de polen en los estratos de dosel, sotobosque y suelo para cada uno de los sitios de muestreo.

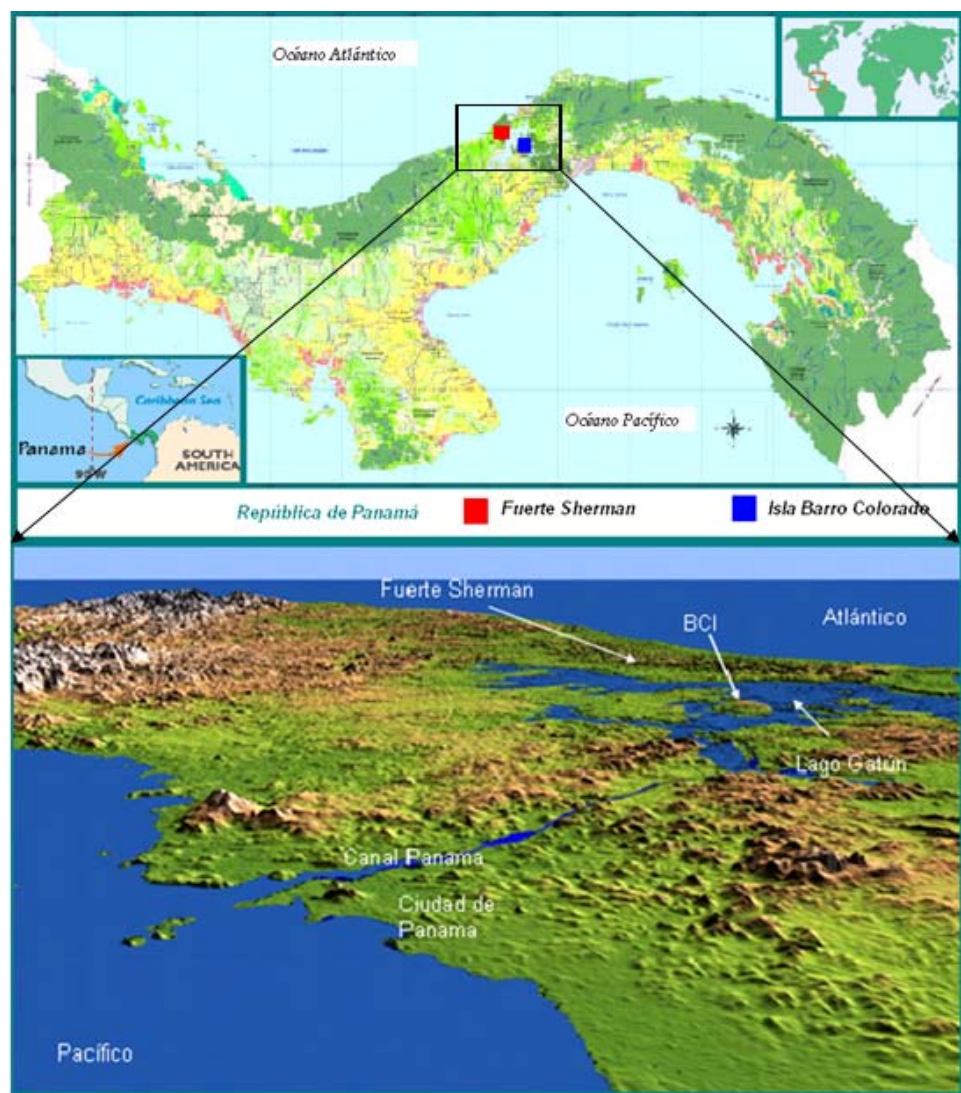
Establecer la diversidad polínica espacio – temporal en cada uno de los sitios de muestreo.

Comparar la diversidad polínica espacio – temporal entre los dos sitios de muestreo.

3. ÁREA DE ESTUDIO

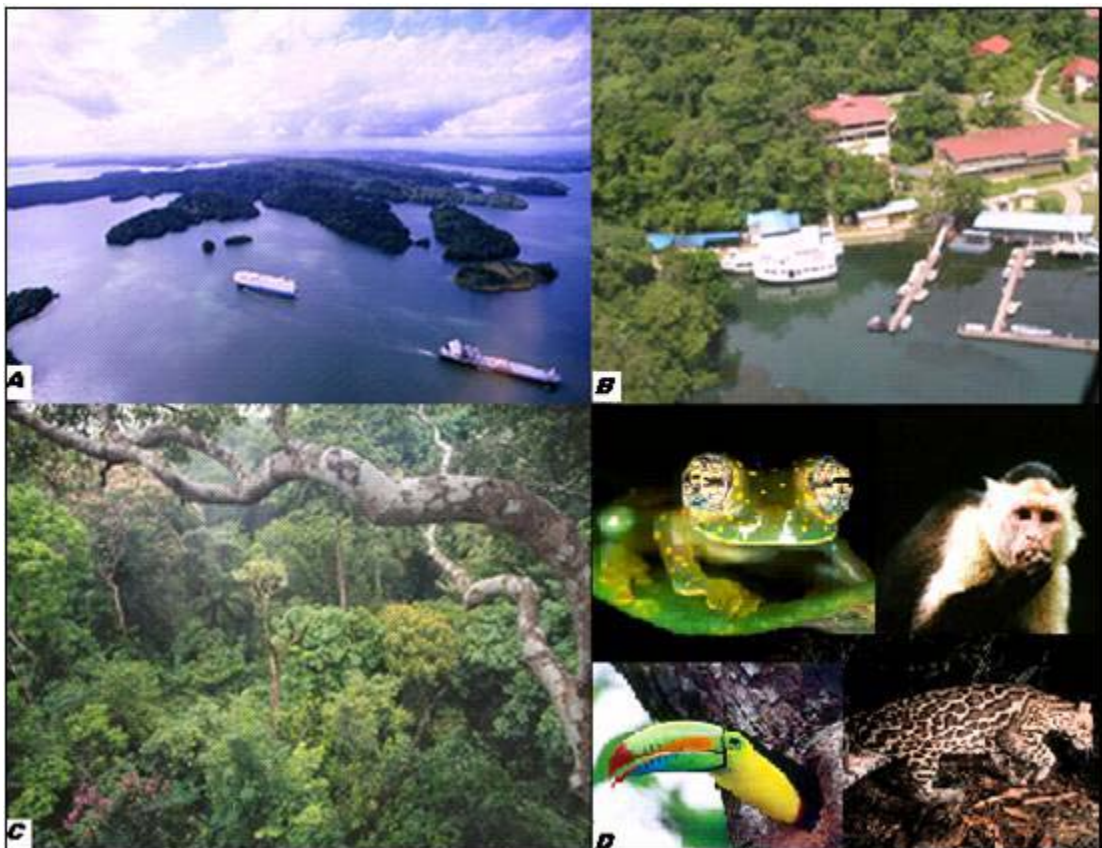
El estudio se desarrollo en dos hábitats de bosque húmedo tropical de la república de Panamá ubicados en el Monumento Natural Barro Colorado o Isla Barro Colorado en el área del Canal de Panamá y el Área Protegida San Lorenzo en el Fuerte Sherman en la entrada noroeste del Canal de Panamá en el Atlántico (Figura 1).

Figura. 1 Localización de las áreas de estudio en la República de Panamá (modificado de Archivos STRI, 2008; mpanama, 2008).



3.1.1 Isla Barro Colorado. Se formó al represar las aguas del río Chagres durante la construcción del Canal de Panamá (Figura 2). Su flora y su fauna han sido objeto de estudio desde que fue declarada Monumento Natural en 1979.

Figura. 2 Detalles de la Isla Barro Colorado. **A.** Vista aérea de la isla en medio del Lago Gatún; **B.** Instalaciones de hospedaje y laboratorios; **C.** Flora característica de la Isla; **D.** Algunas especies representativas de la fauna (fuente archivos STRI).



◇ Ubicación. Pertenece al área del canal de Panamá, en el lago Gatún que comunica el océano Atlántico con el Pacífico, se encuentra a $9^{\circ}08'N$, $79^{\circ}51'O$ y constituye una estación de investigación biológica administrada por el Instituto Smithsonian de investigaciones Tropicales (STRI),

dependencia de la Institución Smithsonianiana con base en Washington (Pérez *et al*, 2003).

◇ Geomorfología. Es una colina de 1.500 hectáreas, que presenta rangos de elevación entre 27 y 160 m.s.n.m. La cima de la isla es amplia y plana, se encuentra sobre una base compacta de basalto, de la cual irradian crestas empinadas y valles tallados en rocas sedimentarias que contienen gran cantidad de restos volcánicos. Los suelos son arcillosos y tienen entre cincuenta centímetros y un metro de profundidad (Pérez *et al*, 2003).

◇ Clima. El clima de la Isla Barro Colorado es típico de muchas tierras bajas tropicales. Presenta un comportamiento marcadamente estacional, con una estación seca desde mediados de diciembre a abril y una estación de lluvia de mayo a diciembre (Windsor, 1990) con una precipitación de 2623 mm por año (Paton, 2000). La temperatura atmosférica varía de 16.5°C a 35.5°C. En áreas abiertas el promedio anual de temperatura es de 27° C, con una variación diurna de 9°C (Croat, 1978).

◇ Vegetación. Su vegetación está formada por bosque semicaducifolio de tierras bajas. La mitad de la isla se encuentra cubierta de bosque joven de 100 o más años de edad, el resto está cubierto de bosque viejo, el cual ha sufrido muy pocas perturbaciones en los últimos 400 años (Pérez *et al*, 2003). Se han registrado más de 1,300 especies de plantas vasculares (Croat, 1978; Roubik y Moreno, 1991), siendo representadas por especies arbóreas deciduas como “cuipo” (*Cavanillesia platanifolia*), “guácimo colorado” (*Luehea seemannii*) y “ceiba” (*Ceiba pentandra*); aunque también hay elementos siempre verdes como “espavé” (*Anacardium excelsum*) y “palma real” (*Scheelea zonensis*) (Foster y Brokaw, 1982)

◇ Fauna. Es el hogar de 122 especies de mamíferos, incluyendo 72 especies de murciélagos, 5 especies de mono. También “ñeques” (*Dasyprocta punctata*), “tapires” (*Tapirus bairdii*), “coatíes” o “gato solos” (*Nasua narica*), y “saínos” (*Tayassu tajacu*).

3.1.2 Fuerte Sherman. La antigua base militar de Fuerte Sherman, ha sido objeto de diversas investigaciones biológicas para determinar la biodiversidad, riqueza, importancia ecológica, usos tradicionales y usos potenciales de las especies vegetales y animales (ANCON-UNIPAN, 2003) (Figura 3). Esta área se caracteriza como una zona transicional del bosque húmedo tropical basal hacia muy húmedo, lo cual la convierte en un relicto dinámico del bosque muy húmedo tropical, siendo fundamental en la continuidad del corredor biológico Mesoamericano (ANAM-ARI-INAC-IPAT, 2005).

Figura. 3. Detalles del Área Protegida San Lorenzo, Parque Nacional Chagres. **A.** Vista aérea del área de la antigua base militar Fuerte Sherman que alberga la grúa del programa del dosel de bosque de STRI; **B.** Vista del lago Gatún desde parte superior de la grúa; **C.** Valla informativa acerca del programa del dosel de bosque ubicada en la entrada al área de reserva (fuente archivos STRI).



◇ Ubicación. Se encuentra a 130 m.s.n.m en el parque nacional Chagres a 9°17'N, 79° 58'W dentro del área protegida San Lorenzo que se extiende por 24 km en su dimensión más larga desde Punta Toro hasta la población de Escobal, y cerca de 11 km en su dimensión más ancha desde la esquina sudeste de la bahía de Limón hasta las playas al noreste de la población de Piña. Limitando al norte con el Mar Caribe y al este con la bahía de Limón, la parte más al norte del canal de Panamá, las esclusas de Gatún, y el lago Gatún (Weaver y Bauer, 2004).

◇ Geomorfología. Fuerte Sherman alberga las tierras altas del Área Protegida San Lorenzo, constituidas como bloques de falla solevantadas y ligeramente inclinadas. El subsuelo está conformado por la formación sedimentaria Chagres originada en el Plioceno Superior constituida por piedra arenisca de grano fino. El suelo de marga de limonita es aluvial y contiene un 50% de limonita, 25% de arcilla y 20% de arena muy fina con otros elementos (Bennett, 1929, citado por Weaver y Bauer, 2004).

◇ Clima. Es considerada una de las zonas más húmedas de Panamá; tiene los índices más altos de humedad de la región interoceánica. Esta humedad explica la impresionante biodiversidad de sus bosques, considerados como los más diversos de la región interoceánica. La precipitación promedio anual es de 3152 mm., siendo octubre y noviembre los meses de mayor precipitación. La temperatura promedio del año es de 25.8°C (Meinzer y Goldstein, 2003); la humedad relativa promedio es de 76.2%. Los vientos son casi continuos, generalmente entre 1 y 6 nudos y provienen del norte, noreste y noroeste en este orden de frecuencia (CCAD-ANAM-CBM-CBMAP, 2003).

◇ Vegetación. En cuanto a la flora se encuentran reportados 809 taxa de plantas, de estas se encuentran identificadas 572 a nivel de especie y determinados 12 tipos distintos de vegetación. Entre las plantas más representativas se destacan el “guayacán” (*Tabebuia chrysantha*),

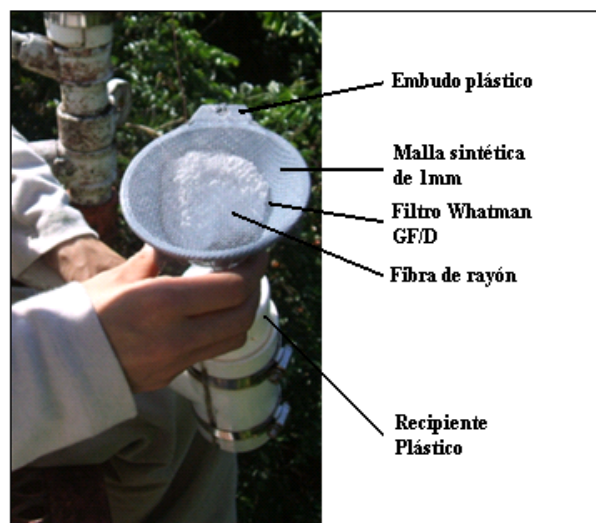
“guarumo” (*Cecropia peltata*), “cedro amargo” (*Cedrela odorata*), “cuipo” (*Cavallinesia platanifolia*), “maría” (*Callophyllum brasiliense*) y el “barrigón” (*Pseudobombax septenatum*). Adicional a la abundancia de árboles, también se caracteriza por la abundancia de bejucos, epífitas, helechos y bromélias (Méndez, 1993).

◇ Fauna. En esta área se alojan 81 especies de mamíferos, Los murciélagos constituyen el grupo más común con 41 especies, seguido de los roedores con 17, y los carnívoros con 9. Las 14 especies restantes incluyen otros 6 grupos importantes. Nueve de las especies están en la lista de amenazadas de la lista roja de la convención sobre comercio internacional de especies en peligro (CITES), y 19 en la lista del país de Panamá. El “*puercoespín de Rothschild*” es el único mamífero con categoría de endémico de Panamá (Emmons 1997; GEA Consultores, S.A. y Louis Berger International, Inc. 1999 citados por Weaver y Bauer, 2004). Cuenta aproximadamente con 57 familias de aves y 36 especies de anfibios.

3.2 Materiales y métodos

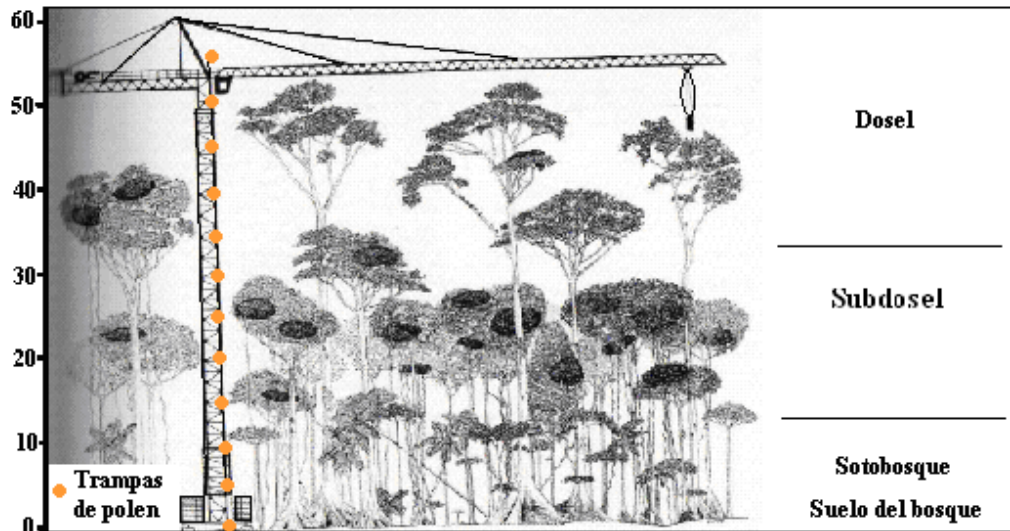
3.2.1 Toma de muestras El muestreo se realizó mediante el uso de trampas de polen según diseño de Bush (1992) (Figura 4). Las trampas se instalaron cada cinco metros (Figura 5) cubriendo el total de la distribución vertical del bosque. Fueron colocadas 11 trampas cada 5 metros a lo largo de la torre de clima de la Isla Barro Colorado cubriendo una altura total de 45 metros (Figura 6a) y 12 trampas en la grúa para estudios del dosel que mantiene el programa CTFS (*Center for Tropical Forest Science*) del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en el Área protegida San Lorenzo, cubriendo una altura de 60 metros (Figura 6b).

Figura 4. Trampa de polen (Bush, 1992; Colinvaux *et al*, 1999)¹



¹ La trampa está compuesta por un embudo plástico de diámetro aproximado de 10 cm, el cual se fija mediante nylon a un recipiente plástico, con algunos agujeros en su parte superior, cuya función es drenar el agua-lluvia que pasa a través del embudo. En el interior del embudo se fija un filtro de fibra de vidrio que retiene partículas hasta de 2.7 μm (Whatman GF/D) y sobre el mismo se coloca aproximadamente 10 gr. de fibra de rayón, la cual actúa como retenedor del polen del ambiente. El embudo es cubierto con malla plástica de 1 mm para evitar tanto la pérdida del rayón como la caída de fragmentos vegetales y perturbación por insectos, aves y cualquier otro tipo de animal del bosque. Se utilizaron tubos de PVC de ½" como extensiones y soporte de la trampa a la base de la torre y grúa.

Figura 5. Organización de la vegetación en bosques tropicales² y distribución vertical de las trampas (Basset *et al*, 2003).



1 No existe un consenso acerca de la estratificación de los individuos en los bosques y mientras algunos autores consideran que no existen evidencias claras para su estratificación, otros encuentran un patrón mas o menos regular (Rudas, 1996). En bosques tropicales se distinguen cinco estratos 1. El estrato del suelo: con una capa más o menos profunda de materia orgánica. 2. El estrato del sotobosque: conformado por arbustos e hierbas. 3. El estrato de los troncos: conformado por los fustes o troncos de los árboles, ampliamente cubiertos de plantas epifitas (bromelias, aráceas, helechos y otras) y lianas de las plantas trepadoras. 4. El dosel de las coronas continuas: está conformado por las coronas de los árboles, entre los 25 y 35 m de alto, donde éstas se entrelazan unas con otras. Este dosel dispone de abundante luz solar y aquí crecen muchas plantas epifitas (bromeliáceas, orquídeas, etc.) entre las ramas, y a él llegan también las ramas y hojas de las plantas trepadoras. 5. El dosel de las coronas emergentes: está conformado por las coronas de los árboles más altos (35 a 45 m) y que sobresalen del dosel continuo de coronas. También tiene numerosas epifitas, muy especializadas y adaptadas a la alta disponibilidad de luz (Ramos *et al*. 2007). Por lo cual para efectos prácticos en éste trabajo se tuvieron en cuenta tres segmentos de la estructura vertical del bosque en la siguiente forma: un segmento inferior de cero a cinco metros que representa al estrato suelo y parte del sotobosque designado como suelo (SL), un segmento intermedio de veinte a veinticinco metros que representa parte del sotobosque y subdosel, designado como sotobosque (ST) y un segmento de cuarenta a cuarenta y cinco metros que representa al dosel (DO).

Figura 6. Distribución vertical de las trampas. **A.** Ubicación de las trampas de polen en la torre climática de la Isla Barro Colorado, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI), Panamá. **B.** Ubicación de las trampas de polen en la grúa para estudios del dosel que mantiene el programa CTFs (*Center for Tropical Forest Science*), Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) en el Fuerte Sherman del Área protegida San Lorenzo, Panamá.



3.2.2 Recolección del material de muestreo. Las trampas (filtro y rayón) fueron mantenidas durante todo el periodo de verano y reemplazadas al final del mismo por nuevas trampas que igualmente se mantuvieron durante todo el periodo de invierno en el año 2000 por el biólogo E. Moreno del centro de Paleoecología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA, de sus siglas en inglés) de STRI, así: BCI periodo seco desde enero 04 hasta mayo 07 (124 días) y periodo lluvioso desde mayo 07 hasta diciembre 20 (226 días). En FUERTE SHERMAN el muestreo en verano abarco desde diciembre 28/99 hasta abril 30/00 (124 días) y el periodo lluvioso desde abril 30 hasta diciembre 22 (236 días). Todas las muestras fueron mantenidas en bolsas plásticas (Whirl-Pak) en refrigeración a 4 °C. Para este estudio se seleccionaron 6 trampas de cada sitio cuya ubicación se indica en las tablas 1 y 2.

Tabla 1. Número de muestras seleccionadas por periodo en Isla Barro Colorado con su respectiva altura en metros.

Periodo	Altura (h en metros)	Estrato representado
Seco	0m	Suelo y Sotobosque (BSSL)
	5m	
	20m	Sotobosque y Subdosel (BSST)
	25m	
	40m	Dosel (BSDO)
Lluvioso	42m	
	0m	Suelo y Sotobosque (BLSL)
	5m	
	20m	Sotobosque y Subdosel (BLST)
	25m	
Lluvioso	40m	Dosel (BLDO)
	42m	

Tabla 2. Número de muestras seleccionadas por periodo Fuerte Sherman con su respectiva altura en metros.

Periodo	Altura (h en metros)	Estrato representado
Seco	0m	Suelo y Sotobosque (SSSL)
	5.24m	
	20.49m	Subdosel (SSSU)
	25.40m	
	40.40m	Dosel (SSDO)
Lluvioso	45.40m	
	0m	Suelo y Sotobosque (SLSL)
	5.24m	
	20.49m	Sotobosque

	25.40m	y Subdosel (SLST)
	40.40m	Dosel
	45.40m	(SLDO)

3.2.3 Preparación del material palinológico. Las muestras colectadas fueron preparadas en el laboratorio del CTPA (STRI) siguiendo el protocolo estándar propuesto por Erdtman (1969), con algunas modificaciones sugeridas por Bush y Rivera (1998) y Colinvaux *et al.* (1999) en la siguiente forma (Figura 7):

a) A cada muestra se le adicionó una tableta conteniendo aproximadamente 10.700 ± 200 esporas del helecho *Lycopodium clavatum* (batch # 938934)³ disuelta en 0.5 ml de ácido clorhídrico (HCl). Estas esporas permiten tener el control del proceso químico y realizar los cálculos de concentración de polen en las muestras (Stabell y Henningsmoen, 1981; Stockmarr, 1971).

Figura 7. Conservación y preparación del material palinológico. A. Conservación de filtro y rayón extraídos de la trampa; B. Batería utilizada en los procedimientos físicos y químicos en el lavado de las fibras de rayón; C. Lavado del filtro y las fibras de rayón; D. Precipitados resultantes; E. Preparaciones permanentes; F. Almacenamiento de los preparados permanentes.



³ Las tabletas, también conocidas como “polen exótico” o “marcadores” son producidas y están registradas por el *Laboratory of Quaternary Biology, Department of Quaternary Geology, Sweden*. Aunque existen otros tipos de marcadores comerciales como *Kochia* sp. (Chenopodiaceae) *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae) y esferas de poliestireno estas últimas no se comercian en tabletas o cantidades calibradas, por lo que hay que realizar la misma manualmente prestándose a errores en su preparación. Además, *Kochia* sp. puede ser confundido con granos similares de otros géneros tropicales de la familia Chenopodiaceae y Amaranthaceae y *Eucalyptus* sp. es un genero común en el trópico, por lo que se optó por el uso de *Lycopodium clavatum*, cuya presencia es menos frecuente en el ambiente).

b) El precipitado resultante de cada una de las muestras nuevamente se sometió a la digestión con KOH al 5% V/V caliente durante 5 minutos a 80°C, para asegurar la destrucción de detritus vegetales gruesos, sustancias húmicas y lignina.

c) Las muestras fueron deshidratadas con ácido acético glacial (CH₃COOH) para permitir la acción del siguiente tratamiento con solución de acetólisis. Esta solución consiste en la mezcla de una parte de ácido

sulfúrico [H₂SO₄] y 9 partes de ácido acético anhídrido (CH₃COOH) y se aplica en caliente por 5 minutos, para eliminar los restos de celulosa, fibras de rayón, así como la limpieza y aclarado del material polínico. Después de retirar la solución y lavar el precipitado, se adicionó ácido fluorhídrico (HF) calentándolo por 20 minutos con el fin de eliminar completamente restos de fibras de vidrio del filtro y silicatos que pudiesen estar presentes.

d) La fracción obtenida se transfirió a un tubo plástico de 5ml y se le adicionó alcohol absoluto para deshidratarla. Una vez retirado el alcohol por centrifugación se adicionaron gotas de glicerina y se dejó por varias horas en el horno a 60C para secar la muestra.

e) Se realizaron preparaciones permanentes de cada muestra usando gelatina glicerinada como medio de montaje y los preparados fueron sellados con parafina y esmalte. Replicas de las preparaciones reposan en el Centro de Paleoecología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA) de STRI y en la colección de referencia del Grupo de Bioestratigrafía del Instituto Colombiano del Petróleo (ICP).

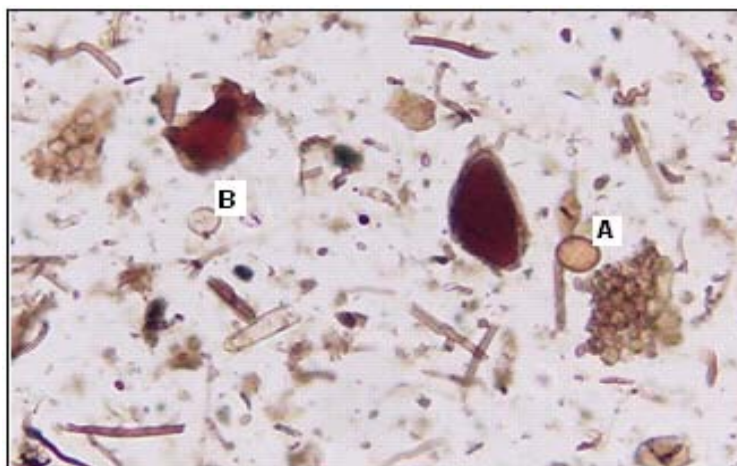
3.3 Análisis palinológico

Los análisis palinológicos se llevaron a cabo en los laboratorios del Centro de Paleoecología, Antropología y Arqueología Tropical (CTPA-STRI) Panamá y del grupo de Bioestratigrafía del Instituto Colombiano del Petróleo (ICP), Piedecuesta, Colombia.

La caracterización de los granos de polen se realizó bajo los parámetros propuestos por Erdtman (1969), Faegri e Iversen (1989), Fonnegra (1989), Traverse (1988), Moore *et al.* (1991) y Punt *et al.* (1994, 2007). El reconocimiento taxonómico hasta nivel de especie, género y/o familia, se

hizo bajo aumento de inmersión (x100) utilizando un microscopio binocular biológico Olympus BH-2, con base principalmente en el catalogo de polen y esporas que existe para la Isla Barro Colorado (Roubik y Moreno, 1991) (Figura 8), así como por comparación directa con las colecciones de referencia de polen tropical existentes en el CTPA-STRI. Todos los tipos de polen reconocidos fueron fotografiados en máximo aumento (x100) utilizando el sistema de cámara digital Pixera acoplada al microscopio. Igualmente se realizaron conteos barriendo en su totalidad cada una de las placas utilizando un objetivo de 40X, hasta lograr un mínimo de 300 granos por muestra, cifra estadísticamente significativa que permite realizar los análisis numéricos correspondientes.

Figura 8. Micrografía de un preparado permanente 20x (A y B Granos de polen).



3.4 Análisis de los datos

Todos los taxa reportados en los dos sitios de muestreo en cada temporada y en cada estrato fueron organizados en un listado.

Los valores de concentración del total de taxa reconocidos expresados en número de granos por superficie de depositación (granos de polen/cm²), se agruparon en una tabla de datos y se realizó una comparación entre los promedios de los periodos en cada sitio aplicando el Estadístico - t

usando el programa Statistica versión 6.0 (StatSoft, 1999). Igualmente se obtuvo el valor del “influx” diario y de este se estimó el “influx” anual (granos de polen/cm²/año) (Hicks y Hyvärinen, 1999) y mediante el programa de computación Tilia y Tilia.Graph (Grimm, 1992) se graficaron los datos estructurales y las categorías taxonómicas determinadas y se generaron los diagramas de polen a partir de sus porcentajes. Adicionalmente, se realizó un análisis de correlación entre las diferentes alturas muestreadas y la concentración de polen con el fin de determinar el comportamiento de la depositación polínica a diferentes alturas.

Con el fin de determinar la variación en la depositación de polen a partir de las concentraciones de polen se realizó una prueba de Análisis de varianza factorial (ANOVA) teniendo en cuenta los tres factores implicados en el estudio: sitio, periodo y estrato utilizando el programa R versión 2.7.2 (Ihaka y Gentleman, 1996).

La diversidad de las comunidades estudiadas se calculó mediante el índice de *Shannon-Wiener* (Guisande *et al.*, 2006) que combina los componentes de variedad (riqueza de especies) y uniformidad (grado de equidad en que los individuos están repartidos en las especies) que corresponde a uno de los índices más utilizados puesto que es independiente al tamaño de la muestra, por lo que requiere menos muestras para obtener un valor más preciso (Odum, 1972 y Peet, 1974 citados por Rudas, 1996). Este índice se calculó para cada uno de los estratos en cada periodo y sitio a partir de los datos de abundancia obtenidos en los conteos con el fin de determinar la equidad o dominancia de los taxa.

Índice de diversidad o equitatividad de Shannon-Wiener

$$H' = \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i \quad (\text{Whittaker, 1975})$$

donde:

H' = Índice de diversidad o equitatividad de Shannon-Wiener

p_i = Proporción de individuos de la especie i

s = número de especies

La diversidad de BCI y Fuerte Sherman fue comparada mediante una prueba de ANOVA de dos vías con el programa R versión 2.7.2 (Ihaka y Gentleman, 1996), adicionalmente, con el propósito de observar gráficamente el agrupamiento jerárquico y aglomerativo de las muestras analizadas, se registró la información obtenida en una matriz de presencia - ausencia conformada por doce muestras y 125 taxa y se generó un dendrograma aplicando la distancia de Sorensen (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974) con el programa PCORD versión 3.17 (McCune y Mefford, 1997).

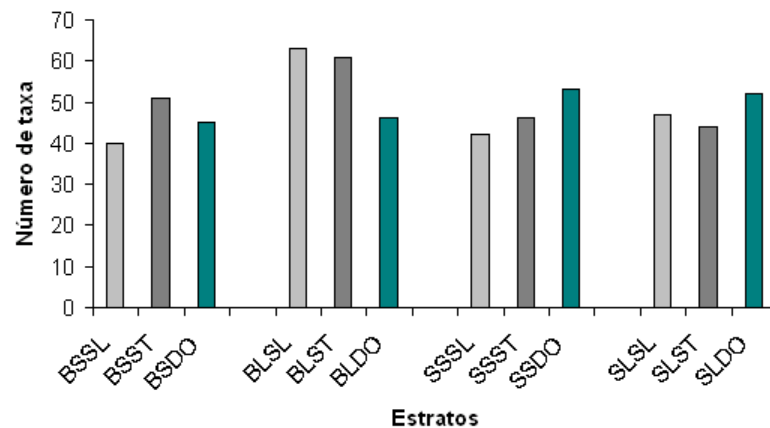
4. RESULTADOS

4.1 Riqueza

Para los dos sitios se registraron 125 taxa, de los cuales 97 fueron reportados para BCI y 93 para Fuerte Sherman, lográndose identificar 54 familias, 89 géneros, 101 especies y 24 morfotipos indeterminados; todos los anteriores se enumeran en la tabla de morfotipos del Anexo 1 junto con los datos de hábito, fenología y tipo de polinización, adicionalmente, se muestran las microfotografías de los taxa presentes en más del 25% de las muestras en el Anexo 6.

- Para BCI en periodo seco se registraron 66 taxa (Figura 9) encontrándose 40 para el estrato suelo (BSSL), 51 para el sotobosque (BSST) y 45 para el dosel (BSDO). En el periodo lluvioso se encontraron 82 taxa distribuidos en 63 para el estrato suelo (BLSL), 61 para el sotobosque (BLST) y 46 para el dosel (BLDO).
- Para Fuerte Sherman se registraron 71 taxa en el periodo seco encontrándose 42 para el estrato suelo (SSSU), 46 para el sotobosque (SSST) y 53 para el dosel (SSDO). En el periodo lluvioso se encontraron 70 taxa distribuidos en 47 para el estrato suelo (SLSU), 44 para el sotobosque (SLST) y 52 para el dosel (SLDO) (Figura 9).

Figura 9. Número de taxa reportados para BCI y Fuerte Sherman (FS) por periodo y estrato. El primer grupo lo conforman los estratos de BCI periodo seco (BSSL, BSST, y BSDO), el segundo grupo los estratos de BCI periodo lluvioso (BLSL, BLST y BLDO), el tercer grupo los estratos de Fuerte Sherman periodo seco (SSSU, SSST y SSDO) y el cuarto grupo los estratos de Fuerte Sherman periodo lluvioso (SLSU, SLST y SLDO).

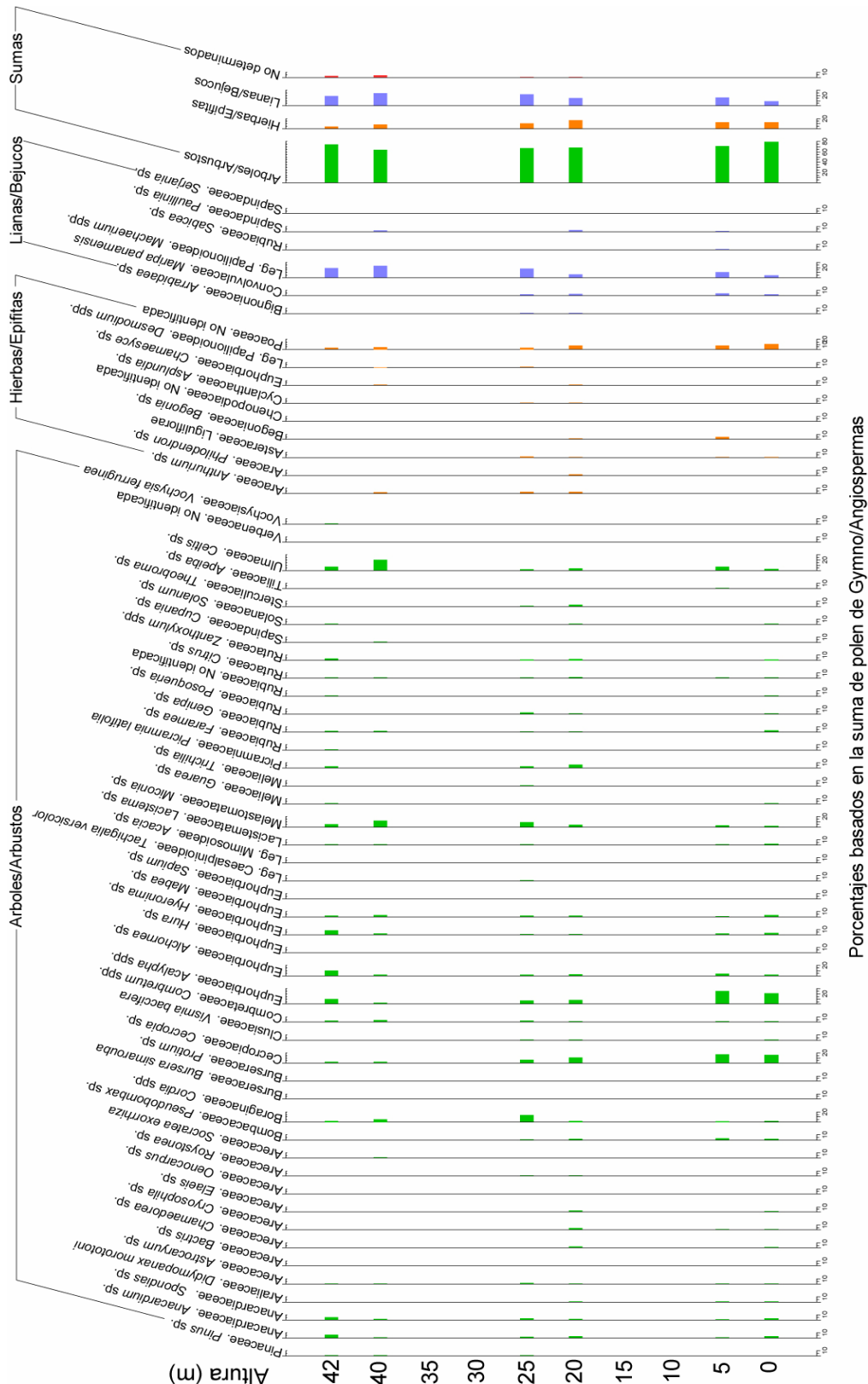


4.2 Concentración e *influx*.

Para BCI los valores de concentración muestran una variación entre 554 a 16895 granos/cm² con un promedio de 6860 granos/cm² en el periodo seco (124 días/año), equivalente a un *influx* diario de 55 granos/cm²/día (Figura 14 y 15; Anexo 2). Presentando los mayores valores de concentración el estrato suelo (BSSL) con el máximo valor de 16895 granos/cm² a cero metros (0m), con predominio en éste estrato de los taxa *Acalypha* sp., *Cecropia* sp., Poaceae y *Machaerium* sp. seguido por el estrato sotobosque (BSST) con un máximo de 5632 granos/cm² a veinticinco metros (25m) con los más altos valores de concentración en los taxa *Machaerium* sp., *Acalypha* sp., *Miconia* sp., *Picramnia latifolia* y Poaceae. quedando el estrato dosel (BSDO) con los menores valores de concentración en el periodo, con un máximo de 1988 granos/cm² a cuarenta metros (40m) y con predominio de los taxa *Machaerium* sp., *Celtis* sp., *Miconia* sp. y Poaceae (Figura 10). El coeficiente de correlación de Pearson ($r_p = -0,942$, $p = 0,004$) para éste periodo evidencia una fuerte

correlación negativa de la concentración con respecto al aumento de altura.

Figura 10. Diagrama de polen del periodo seco de la Isla Barro Colorado. Valores de las columnas expresados en porcentajes.



Porcentajes basados en la suma de polen de Gymno/Angiospermas

En el periodo lluvioso (226 días/año) la concentración varió entre 1292 a 22606 granos/cm² con un promedio de 12128 granos/cm² equivalente a un *influx* diario de 54 granos/cm²/día (Figura 14 y Anexo 2). Los mayores valores de concentración por estrato fueron los presentados por el estrato suelo (BLSL) con un valor máximo de 22606 granos/cm² a cero metros (0m), con el predominio de los taxa *Faramea* sp., *Acalypha* sp., *Cecropia* sp. y *Maripa panamensis*. Seguido por el estrato sotobosque (BLST) con un máximo de 22606 granos/cm² a veinticinco metros (25m), con los más altos valores de concentración en los taxa *Acalypha* sp., *Didymopanax morototoni*, *Cecropia* sp., *Posoqueria* sp., *Zanthoxylum* sp. y *Machaerium* sp. quedando con los menores valores por estrato el dosel (BLDO), con un máximo de 2153 granos/cm² a cuarenta metros (40) con un máximo de 2153 granos/cm² a 40m. y con predominio de los taxa *Cecropia* sp., Poaceae, *Acalypha* sp., y *Celtis* sp (Figura 11). El coeficiente de correlación de Pearson ($r_p = -0,785$, $p = 0,036$) para éste periodo evidencia una fuerte correlación negativa de la concentración con respecto al aumento de altura.

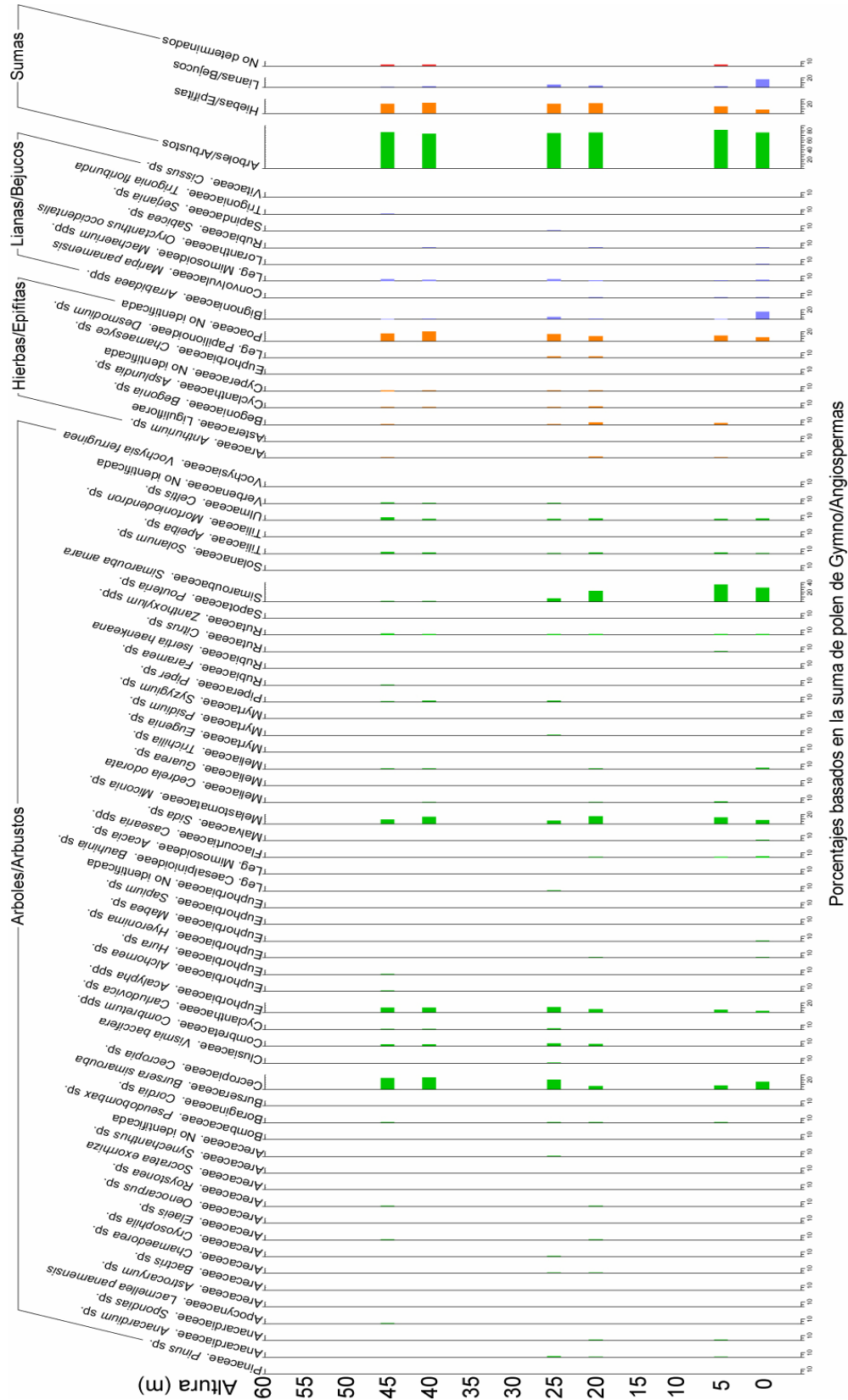
Para Fuerte Sherman los valores de concentración muestran una variación entre 741 a 2380 granos/cm² en el periodo seco (124 días/año), equivalente a un *influx* diario de 11 granos/cm²/día (Figura 14 y 15; Anexo 2). Los mayores valores de concentración por estrato fueron los presentados por el estrato suelo (SSSL) con un valor máximo de 2380 granos/cm² a cero metros (0m). (Anexo 2), con el predominio de los taxa *Simarouba amara*, *Cecropia* sp., *Miconia* sp. y *Arrabidaea* sp., seguido por el estrato sotobosque (SSST) con un máximo de 1055 granos/cm² a veinticinco metros (25m), y con predominio de los taxa *Simarouba amara*, *Cecropia* sp., Poaceae y *Miconia* sp. y el estrato dosel (SSDO) con los menores valores de concentración por estrato con un máximo de 853 granos/cm² a cuarenta y cinco metros (45m) destacándose en éste estrato

los taxa *Cecropia* sp., Poaceae y *Miconia* sp. y *Acalypha* sp. (Figura 12). Al igual que en los periodos de BCI en éste periodo el coeficiente de correlación de Pearson ($r_p = -0,885$, $p= 0,018$) evidencia una significativa correlación negativa de la concentración con respecto al aumento de altura.

En el periodo lluvioso (226 días/año) la concentración varió entre 913 y 5632 granos/cm², cuyo *influx* diario resulto similar al periodo seco en 11 granos/cm²/día. (Figura 14 y 15; Anexo 2). Los mayores valores de concentración por estrato fueron los presentados por el estrato suelo (SLSL) con un máximo de 5632 granos/cm² en las dos alturas cero y cinco metros, con predominio de los taxa *Machaerium* sp., *Cecropia* sp., *Acalypha* sp. y Poaceae. seguido por el estrato dosel (SLDO) a diferencia de los demás periodos donde este estrato mantiene los niveles más bajos de concentración, presentando una máxima concentración de 1778 granos/cm² a cuarenta metros (40m), con predominio de los taxa *Cecropia* sp., *Acalypha* sp., Poaceae y *Machaerium* sp. quedando el estrato sotobosque (SLST) con los menores valores de concentración con un máximo de 939 granos/cm² a veinte metros (20m), destacándose los taxa *Acalypha* sp., *Machaerium* sp., y *Cecropia* sp. (Figura 13). En este periodo el coeficiente de correlación de Pearson ($r_p = -0,702$, $p= 0,782$) evidencia una correlación negativa de la concentración con respecto al aumento de altura.

A nivel local los 350 días de muestreo presentan para BCI una concentración total de 18988 granos/cm² que ponderado a 365 días (1 año) da como resultado un *influx* de 19890 granos/cm²/año o su equivalente diario de 54.5 granos/cm²/día (Anexo 2). A diferencia de Fuerte Sherman que presenta una concentración total de 3937 granos/cm² (360 días) que ponderado a 1 año da como *influx* anual el valor de 3992 granos/cm²/año (Anexo 2).

Figura 12. Diagrama de polen del periodo seco de Fuerte Sherman. Valores de las columnas expresados en porcentajes.



Porcentajes basados en la suma de polen de Gymno/Angiospermas

Figura 13. Diagrama de polen del periodo Lluvioso de Fuerte Sherman. Valores de las columnas expresados en porcentajes.

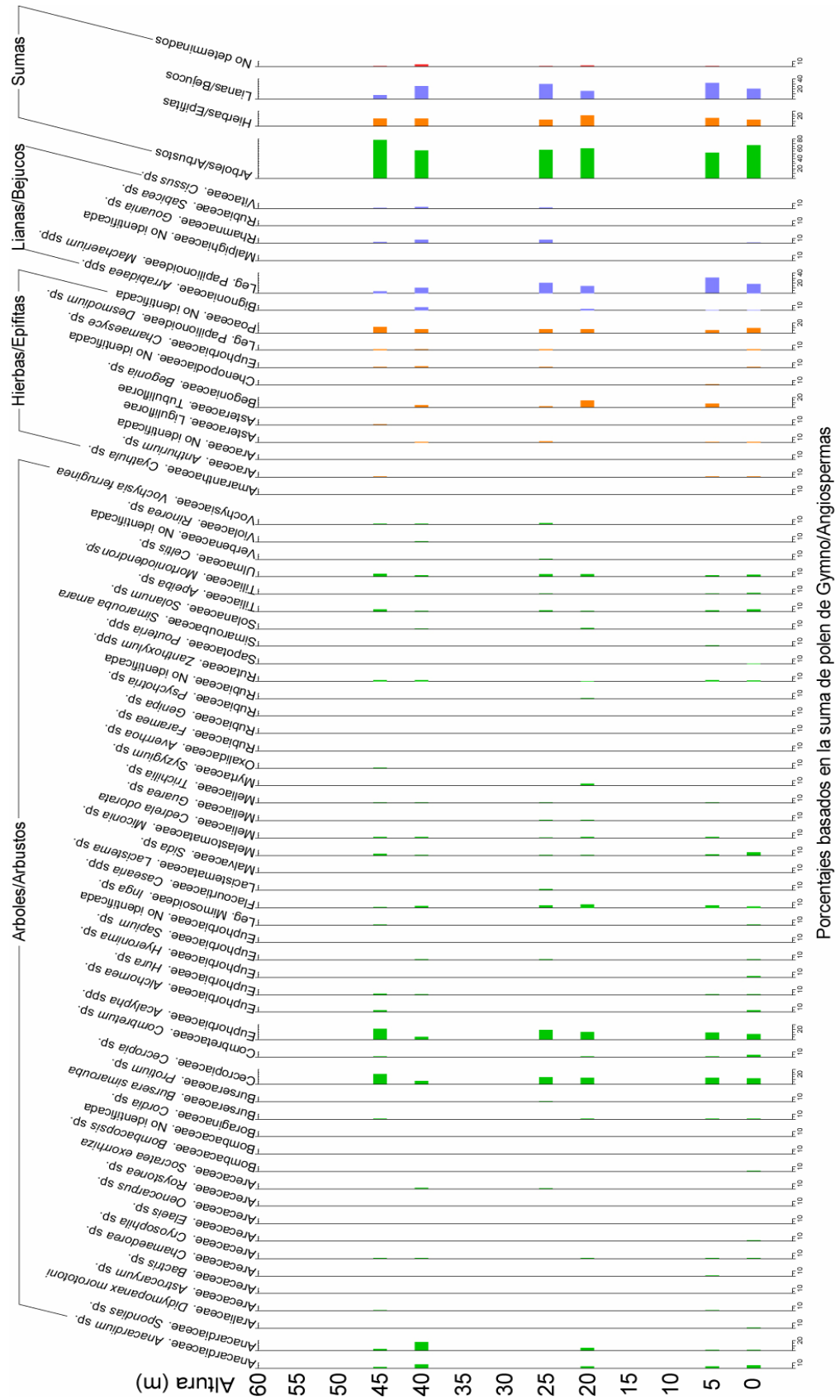


Figura 14. Variación en los valores de concentración polínica (granos/cm²) por periodos para BCI y Fuerte Sherman. Las alturas corresponden a cada uno de los puntos de muestreo dentro de la estructura vertical del bosque.

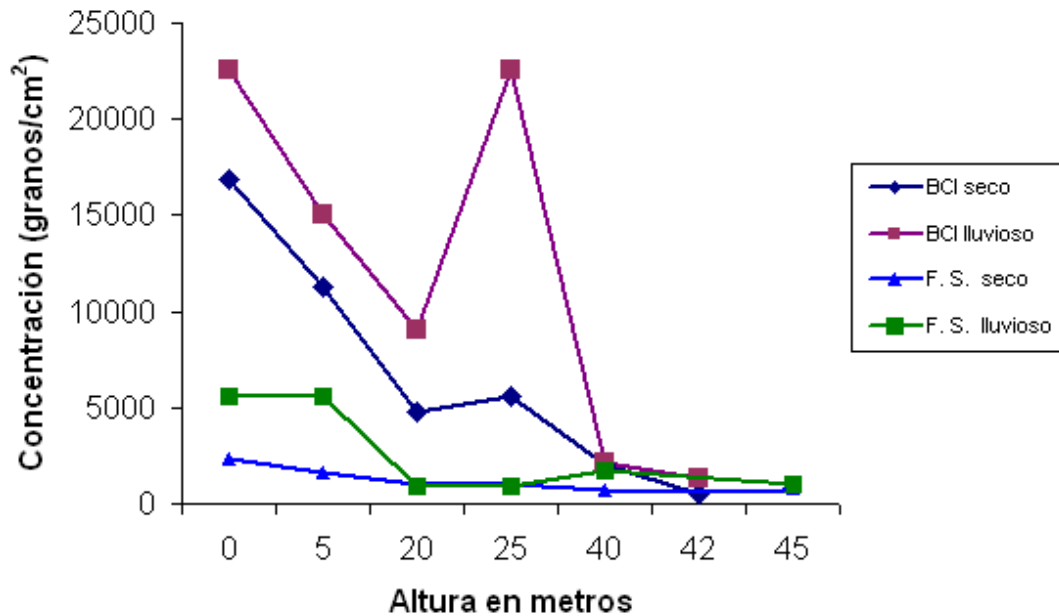
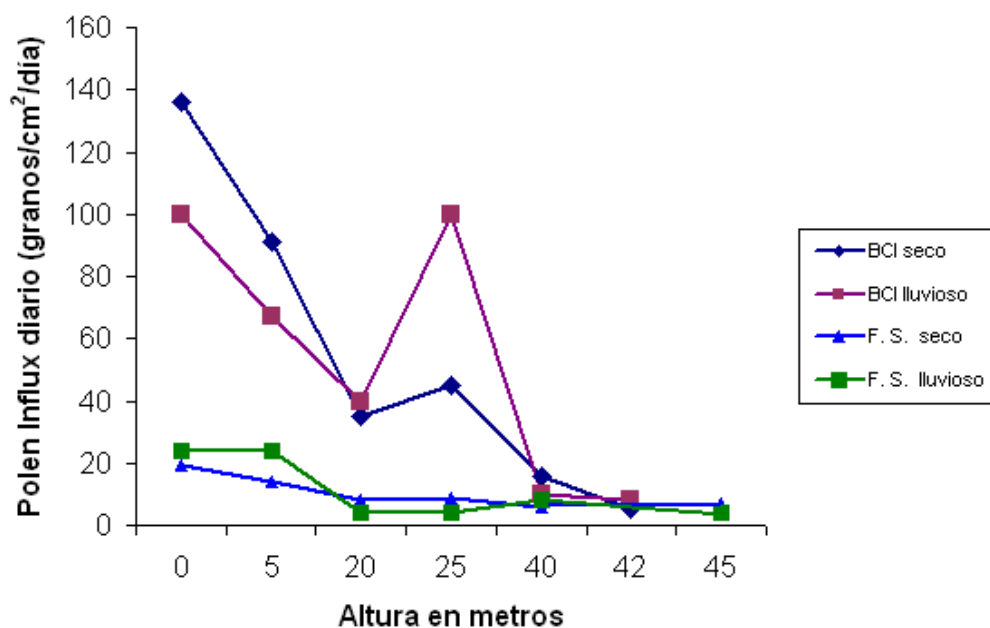


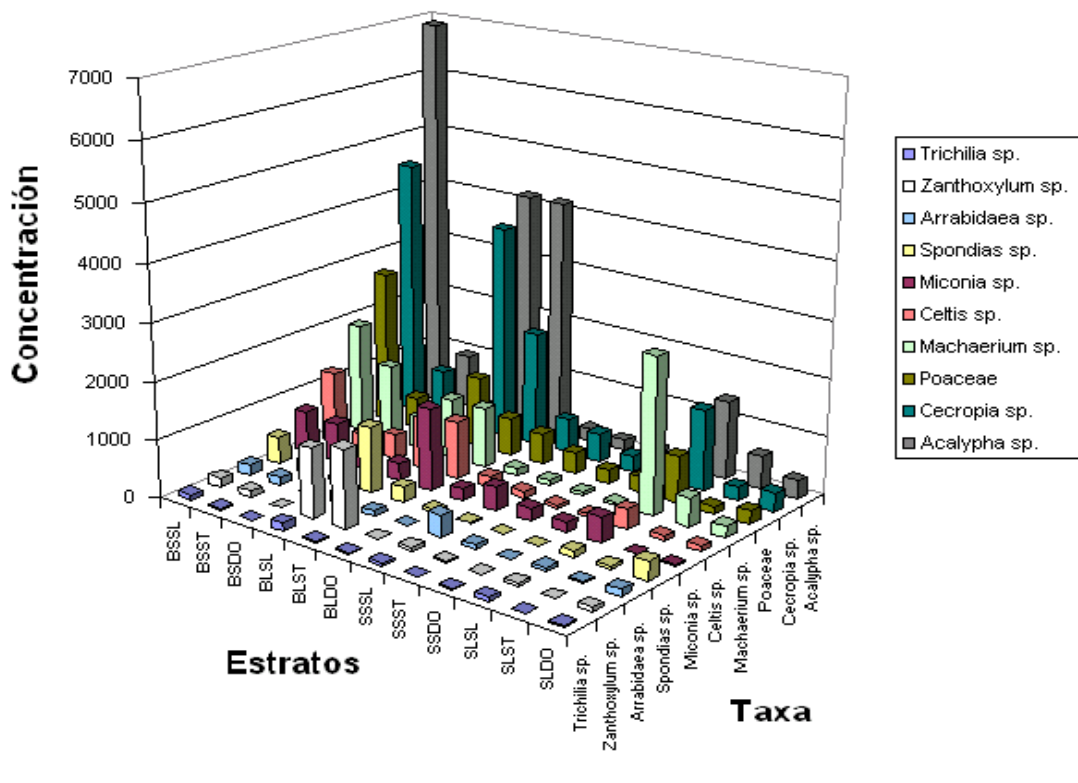
Figura 15. Variación en el *influx* de polen diario (granos/cm²/día) por periodos para BCI y Fuerte Sherman. Las alturas corresponden a cada uno de los puntos de muestreo dentro de la estructura vertical del bosque.



La comparación de promedios de concentración polínica (granos/cm²) demuestra que estos dos bosques difieren significativamente, encontrándose que el promedio de concentración para BCI fue significativamente grande ($t = 3,61$; $p = 0,17$) con relación a Fuerte Sherman ($t = 2,8$; $p = 0,21$) (Anexo 2).

A nivel regional la concentración de granos/cm² para BCI y Fuerte Sherman varía de 554 a 22606 granos/cm², equivalente a una variación de *influx* diario de 5 a 100 granos/cm²/año (Anexo 2). Encontrándose diez taxa en común para los dos sitios, entre los cuales las mayores concentraciones fueron las presentadas por *Acalypha* sp., *Cecropia* sp., *Poaceae*, *Machaerium* sp., *Miconia* sp., *Celtis* sp., *Spondias* sp. y *Zanthoxylum* sp. (Figura 16).

Figura 16. Concentración polínica (granos/cm²) de los diez taxa comunes en BCI y Fuerte Sherman por estrato en cada periodo.



Los valores de concentración por hábito muestran para BCI el dominio de árboles/arbustos (más de 15.000 granos/cm²) para los dos periodos de muestreo, seguido por las hierbas y epífitas, morfotipos indeterminados y lianas y bejucos (ver Anexo 4). El mismo comportamiento, aunque con valores por debajo de 4000 granos/cm², es observado en Fuerte Sherman con un aumento en el dominio en las lianas y bejucos sobre los morfotipos indeterminados en el periodo lluvioso (ver Anexo 5).

4.3 Análisis de varianza

La variación en la depositación polínica dentro de la estratificación vertical del bosque y bajo condiciones de estacionalidad a partir de la concentración, se hizo evidente a nivel local y regional con todos los factores evaluados, siendo afianzado éste resultado por la prueba de análisis de varianza que a un nivel de significancia ($\alpha=0,05$) mostró diferencias significativas en la concentración de polen entre BCI y Fuerte Sherman ($p=0,000$) independientemente de todos los factores influyentes.

A nivel de factores la variación es evidenciada en los periodos ($p=0,002$) y estratos ($p=0,000$) independientemente. Lo cual indica que independientemente de la estacionalidad, los estratos varían en sus concentraciones y lo mismo sucede con la estacionalidad que varía independientemente de las alturas.

La comparación entre los periodos de cada sitio ($p= 0,184$) y entre los estratos de cada periodo ($p= 0,106$) indica que no existen diferencias significativas en la concentración polínica, es decir, el estrato suelo mantiene la misma proporción polínica en todos los casos, al igual que el estrato sotobosque y dosel y el periodo lluvioso mantiene los más altos niveles de concentración en los dos sitios. Caso contrario al de los

estratos por sitio ($p= 0,000$) donde se muestran diferencias significativas en la concentración polínica en todos los estratos (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del análisis de varianza (ANOVA) para los dos sitios de muestreo (BCI, Fuerte Sherman) con sus respectivos periodos y estratos en cada sitio ($p =$ nivel de significancia).

Factor	p
Sitio (BCI; F. S.)	0,000
Periodo (Seco; Lluvioso)	0,002
Estrato (Suelo, Sotobosque y Dosel)	0,000
Sitio * Periodo	0,184
Sitio * Estrato	0,000
Periodo * Estrato	0,106
Sitio*Periodo*Estrato	0,004

4.4 Diversidad

La Figura 17 muestra los valores del índice de diversidad de *Shannon-Wiener* encontrados por sitio, periodo y estrato de muestreo.

- La diversidad por estratos no muestra diferencias significativas (Tabla 5) en BCI, encontrándose para el periodo seco al estrato sotobosque (BSST) como el más diverso con un índice de 4,84, seguido por el estrato suelo (BSSL) con 4,08 y el estrato dosel (BSDO) con 4,05. En el periodo lluvioso el estrato suelo (BLSL) presenta la mayor diversidad con un índice de 4,91 seguido por el estrato sotobosque (BLST) con 4,79 y el estrato dosel (BLDO) con 4,16. Teniéndose en todos los casos más del 70% de proporcionalidad con respecto al máximo de diversidad posible, evidenciando altos niveles de equidad en la distribución de los taxa. (ver Anexo 3 y Figura 17).

- Al igual que BCI, Fuerte Sherman no presenta diferencias significativas en los índices de diversidad por estrato (Tabla 5). La diversidad por estratos para el periodo seco muestra al estrato sotobosque (SSST) como el más diverso con un índice de 4,25, seguido por el estrato dosel (SSDO) con 3,90 y el estrato suelo (SSSL) con 3,64. En el periodo lluvioso el estrato dosel (SLDO) presenta la mayor diversidad con un índice de 4,47 seguido por el estrato suelo (SSSL) con 4,47 y el estrato sotobosque (SLST) con 3,73. Observándose en este caso un grado de dominancia en los estratos SSDO, SSSL y SLST con una proporcionalidad inferior al 70%, y mayor equidad en los demás estratos con más del 73% de proporcionalidad con respecto al máximo de diversidad posible (ver Anexo 3 y Figura 17).

La diversidad por periodos no presenta diferencias significativas entre sí (Tabla 5), muestra sus mayores valores en el periodo lluvioso con un índice de 5,15 en Isla Barro Colorado y 4,28 en Fuerte Sherman, quedando el periodo seco con un índice de 4,46 en BCI y 4,13 en F. Sherman, observándose en todos los casos una proporcionalidad de más del 67% con respecto al máximo de diversidad posible por periodo (ver Anexo 3 y Figura 17), siendo alta en todos los periodos, indicando buenos niveles de equidad en la distribución de los taxa.

La diversidad por sitio muestra a BCI con el mayor índice de diversidad con 5,41 y Fuerte Sherman con el menor (4,69), siendo más equilibrada la distribución de los taxa en BCI que en Fuerte Sherman. La diversidad regional indica un 86% de proporcionalidad en la distribución de los taxa con respecto al máximo de diversidad posible (ver Anexo 3 y Figura 17).

La comparación de la diversidad entre BCI y Fuerte Sherman a un nivel de significancia ($\alpha=0,05$) (Tabla 5), no muestra diferencias significativas

para los sitios ($p=0,078$), periodos ($p=0,336$) y estratos ($p=0,303$), lo que implica que la diversidad en los dos sitios mantiene un patrón similar.

Figura 17. Índice de diversidad de *Shannon-Wiener* (H') por estrato, periodo y sitio de muestreo⁴.

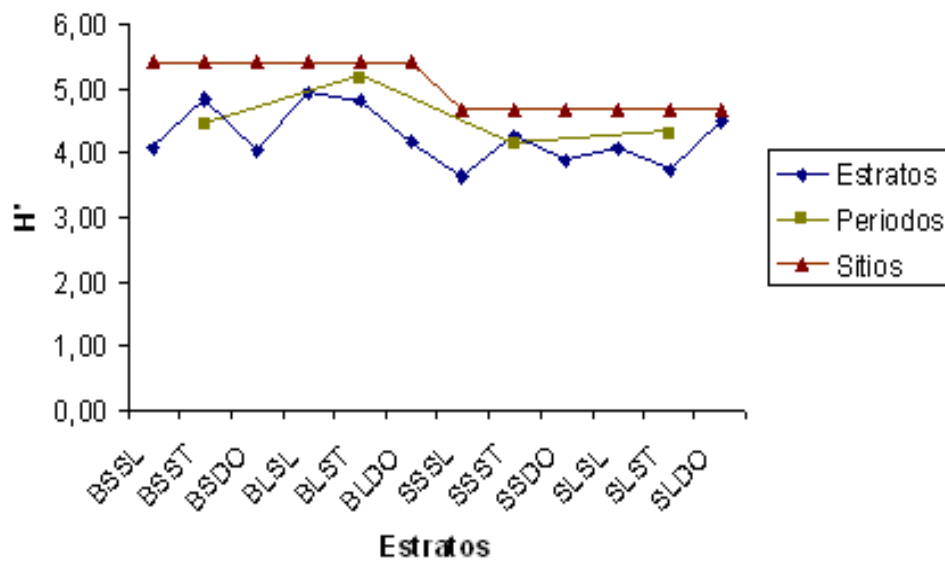


Tabla 4. Resultados de la comparación de los índices de diversidad mediante el análisis de varianza (ANOVA) para los dos sitios de muestreo (BCI, Fuerte Sherman) y entre los dos sitios (p = nivel de significancia).

Factor	p
BCI	
Estrato	0,303
Periodo	0,387
F. SHERMAN	
Estrato	0,681
Periodo	0,768
BCI / FS	
Estrato	0,612
Periodo	0,336
Sitio	0,078

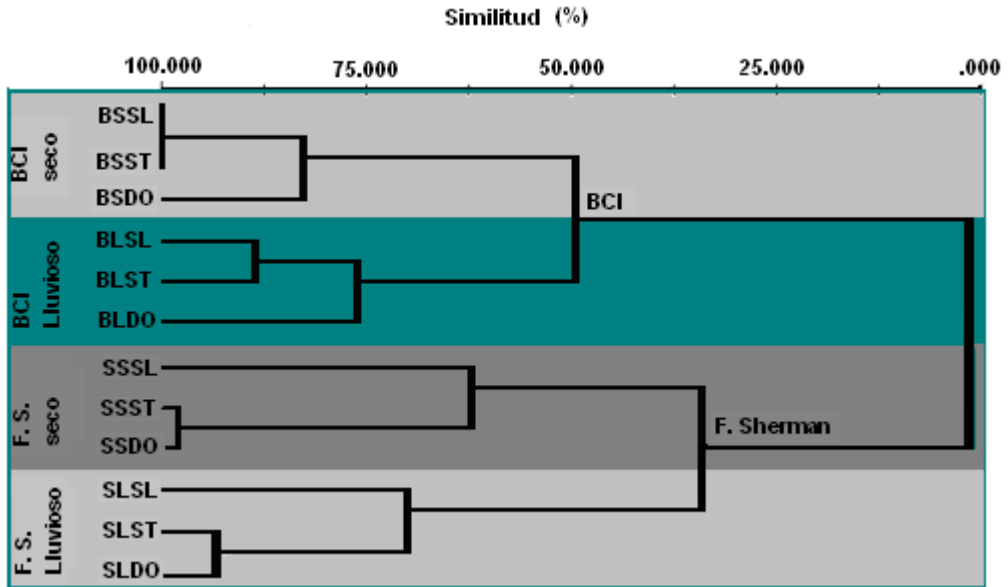
⁴ Para el análisis de diversidad y similitud palinológica se tuvieron en cuenta los datos por estrato en cada periodo y sitio de muestreo.

4.5 Similitud palinológica

Observando los resultados obtenidos en las concentraciones polínicas y el análisis de diversidad, es oportuno ver como se agrupan estas dos localidades y así poder observar si divergen de acuerdo a los factores evaluados. Ante lo cual el análisis de agrupamiento generó un único dendograma, que representa las relaciones de similitud entre las muestras analizadas (Figura 18). Éste se observa integrado por dos grupos: el primero formado por dos subgrupos formados por los periodos seco y lluvioso de BCI a un valor de similitud del 50% compartiendo 15 taxa; el primer subgrupo formado por los estratos ((BSSL, BSST) BSDO)) asociados con un valor de similitud de más del 75% en este nodo compartiendo 27 taxa, el segundo subgrupo, formado por los estratos ((BLSL, BLST) BLDO)) por un valor de similitud del 75% compartiendo 28 taxa.

El segundo grupo lo conforman los dos subgrupos que corresponden a los periodos seco y lluvioso de Fuerte Sherman asociados a más de un 25% compartiendo 17 taxa; el primer subgrupo lo constituyen ((SSST, SSDO) SSSL)) con un valor de similitud de más del 60% con 22 taxa compartidos en éste nodo, el segundo subgrupo conformado por ((SLST, SLDO) SLSL)) asociados por un valor de similitud de más del 70% con 26 taxa compartidos. Los resultados de este agrupamiento evidencian la influencia de la estacionalidad en la depositación polínica que conlleva a una dispersión local del polen reflejada en el patrón de asociación encontrado.

Figura 18. Dendograma de los diferentes estratos de BCI y Fuerte Sherman basado en datos de presencia - ausencia por medio de la distancia de Sorensen.



5. DISCUSIÓN

5.1 Sesgo taxonómico.

Dada la complejidad en el conocimiento de la estructura fina de los morfotipos en los estudios palinológicos se hace difícil llevar todos los morfotipos hasta el mismo nivel taxonómico, lo cual ha sido un problema permanente a través del tiempo en el campo de la palinología (Velásquez *et al*, 1999), recibiendo fuertes críticas en el comportamiento estadístico de las lluvias polínicas locales por esta carencia, aduciendo que puede distorsionar la realidad del comportamiento de las comunidades (Bush *et al*, 2001). Ante lo cual, en los estudios palinológicos se opta por realizar los tratamientos estadísticos a nivel de taxa para evaluar el comportamiento de las comunidades (D'Antoni, 1991; Behling *et al*, 1997; Bush, 1995; Bush y Rivera, 1998 y Bush *et al*, 2001).

En este estudio se da el mismo valor estadístico a todos los morfotipos reportados como taxa, incluyendo dentro de estos, los niveles de familia, género, especie y morfotipos indeterminados, a partir de la identificación por medio de caracteres morfológicos que permiten hallar la mayor afinidad taxonómica en el sentido de Erdtman (1969), Faegri e Iversen (1989), Fonnegra (1989), Traverse (1988), Moore *et al.* (1991) y Punt *et al.* (1994, 2007).

En algunos casos en donde determinar la especificidad del morfotipo es compleja se realizaron agrupaciones como es el caso de los géneros *Acalypha* sp., *Machaerium* sp. *Zanthoxylum* sp y las familias Poaceae, Euphorbiaceae y Arecaceae que difieren en características morfológicas poco disímiles, o el grupo de las compuestas (Asteraceae) que aun

presenta muchas dificultades para llegar a nivel de especie dada su complejidad morfológica. No obstante, a las dificultades en la asignación de un nivel taxonómico, los resultados a nivel taxa reflejan *a priori* la variación en la depositación polínica anual a diferentes alturas dentro de la estructura vertical del bosque bajo condiciones de estacionalidad, como se evidencia en el presente estudio, por lo que se considera que dicho tratamiento taxonómico es válido.

5.2 Diferencias en la representatividad polínica dentro de la estructura vertical del bosque y bajo condiciones de estacionalidad.

La depositación polínica anual de BCI y Fuerte Sherman evidencia marcadas diferencias en todos los factores evaluados partir de la riqueza y concentración polínica detectada. Comportamiento confirmado mediante el análisis de varianza que evidenció diferencias significativas en la concentración polínica en todos los factores, sitio ($p=0,000$), periodo ($p=0,002$) y estrato ($p=0,000$) (Tabla 3), lo cual refuta la hipótesis nula de invariabilidad en la depositación polínica a diferentes alturas y bajo condiciones de estacionalidad, evidenciando un comportamiento heterogéneo a nivel cuantitativo y cualitativo en la depositación polínica dentro de la estructura vertical del bosque, la temporalidad y el contexto regional, y cuyo grado de asociación por similitud demuestra una organización que obedece a la influencia de los factores evaluados.

La variación en la depositación polínica dentro de la estructura vertical del bosque, muestra para BCI en el periodo seco al estrato sotobosque (BSST) como el más rico, seguido por el estrato dosel (BSDO) y el estrato suelo (BSSL). En el periodo lluvioso el estrato suelo (BLSL) contiene la mayor riqueza de taxa seguido por el estrato sotobosque (BLST) y el estrato dosel (BLDO) (Figura 9). En cuanto a la concentración e *influx* polínico el estrato suelo presenta los mayores valores, seguido por el

estrato sotobosque, y el estrato dosel con los valores más bajos en los dos periodos (Anexo 2).

En Fuerte Sherman las diferencias de riqueza por estrato, muestran en el periodo seco al estrato dosel como el más rico (SSDO), seguido por el estrato sotobosque (SSST) y el estrato suelo (SSDO). En el periodo lluvioso sigue siendo el estrato dosel (SLDO) el más rico, seguido por el estrato suelo (SLSL) y el estrato sotobosque (SLST) (Figura 9). En cuanto a la concentración polínica sigue siendo el estrato suelo el de mayor concentración, seguido por el estrato sotobosque y suelo en el periodo seco, con una variación en este orden en el periodo lluvioso, donde el estrato dosel tiene una mayor concentración e *influx* que el estrato sotobosque, pero sigue manteniendo la mayor concentración el estrato suelo (Anexo 2).

Las diferencias de riqueza no permiten determinar un patrón de depositación cuantitativa en los estratos, pudiéndose inferir solamente que la depositación polínica a diferentes alturas tiene un comportamiento heterogéneo, caso contrario manifestado por la concentración e *influx* que muestran al estrato suelo con los mayores valores, seguido por el sotobosque y dosel, mostrando una disminución de la concentración e *influx* en los estratos a medida que aumenta la altura dentro de la estructura vertical del bosque, lo cual se sustenta por la fuerte correlación negativa entre la concentración y la altura para estos dos bosques, además, de los resultados arrojados por el análisis de varianza para los estratos por periodo ($p= 0,106$) (Tabla 3) donde se indica que no existen diferencias significativas en la concentración polínica de cada estrato en los diferentes periodos, es decir en todos los periodos el estrato suelo es el de mayor concentración, seguido por el sotobosque y finalmente el dosel, con la excepción presentada en el periodo lluvioso de Fuerte Sherman mencionada anteriormente.

El patrón observado conlleva a sugerir que la depositación polínica es afectada directamente por el factor intrínseco de la gravedad, además, de la influencia de la precipitación y la pérdida de granos por parte de los agentes dispersores, teniéndose en cuenta que la densidad de área de depositación (follaje) y de agentes dispersores disminuye a medida que aumenta la altura, lo que hace que el estrato suelo sea el más representativo dentro de la estructura vertical del bosque, pudiéndose considerar a éste estrato como un buen indicador de la depositación polínica cuantitativa en un bosque húmedo tropical bajo condiciones de estacionalidad.

La efectividad en la captación polínica a nivel de estratos, es verificada por la presencia de polen foráneo, que es considerado un buen indicador de la eficiencia de las trampas (Behling *et al*, 1997), siendo en este caso el género *Pinus* sp. el indicador, puesto que está presente en varios de los estratos muestreados y en los periodos de BCI y en el periodo seco en Fuerte Sherman, y no se encuentra reportado en la flora de ninguno de los dos sitios (Samaniego *comunicación personal.*, 2008).

En cuanto a los taxa frecuentes y dominantes por estrato en BCI y Fuerte Sherman es notoria la presencia de los taxa *Cecropia* sp., *Acalypha* sp., Poaceae, *Machaerium* sp., *Faramea* sp., *Miconia* sp., *Simarouba amara* y *Arrabidaea* sp. en el estrato suelo, *Machaerium* sp., *Cecropia* sp., *Miconia* sp., *Posoqueria* sp., *Zanthoxylum* sp., y *Acalypha* sp. en el estrato sotobosque y Poaceae, *Machaerium* sp., *Celtis* sp., *Acalypha* sp. y *Cecropia* sp. en el estrato dosel, lo que conlleva a inferir que en los dos bosques de estudio hay predominio de estos taxa en la flora local o mayor producción polínica por parte de estos taxa en el espectro polínico.

En el caso particular de *Cecropia* sp., *Acalypha* sp. y *Celtis* sp. estas frecuencias además podrían obedecer al tipo de polinización anemófila

característica de estos taxa (Bush *et al*, 2001 y Croat, 1978), lo que explicaría su sobre representación en las trampas de polen aéreo; siendo el género *Cecropia* sp., el de mayor frecuencia en los dos sitios. Este género es considerado un “taxa oportunista” con muchas facilidades de colonización, estando presente en un amplio rango en muchos tipos de vegetación en las tierras bajas del neotrópico, siendo característica su sobre representación en las lluvias de polen en bosques tropicales (Colinvaux *et al*, 1999), indicando niveles de perturbancia (Bush, 2000).

La dispersión y depositación polínica de un sitio, está influenciada por factores relacionados con la estructura de la comunidad (composición cualitativa, cuantitativa y fisonomía), atributos de las poblaciones específicas (genéticos, fisiológicos, fenológicos, etc.) y las características climáticas y ecológicas que controlan la floración y producción polínica (D’ Antoni, 1979).

Varios estudios fenológicos realizados en bosques tropicales con marcadas condiciones de estacionalidad (Wright y Van Schaik, 1994; Ochoa y Domínguez, 2000; Morellato *et al.*, 2000; Foster y Brokaw, 1982 y Croat, 1978) indican que el mayor pico de floración coincide con la temporada seca, relacionando esta coincidencia con una fase de mayor irradiación, temperatura y menores niveles de plagas de insectos. Fuerte Sherman es consecuente con éste patrón al encontrarse el mayor número de taxa en el periodo seco, manteniendo altos porcentajes de coincidencia entre los taxa reportados y la fenología de estos, teniéndose un 86,6% de coincidencia entre los taxa reportados y su periodo de floración en el periodo seco y un 87,3% en el periodo lluvioso.

Al contrario de Fuerte Sherman BCI no es consecuente con éste patrón al encontrarse el mayor número de taxa en el periodo lluvioso, pero, con un

93,2% de coincidencia entre el número de taxa presentes y su época de floración en el periodo seco y un 84,1% en el periodo lluvioso.

La concentración polínica por periodo en BCI y Fuerte Sherman, presenta las mayores concentraciones en el periodo lluvioso, patrón afianzado por el análisis de varianza ($p= 0,184$) (Tabla 3), que demuestra que no existen diferencias significativas en la concentración polínica para los periodos por sitio, al mantenerse la misma proporción en los periodos, a diferencia del *influx* polínico que difiere en muy baja proporción entre los periodos de BCI, siendo mayor en el periodo lluvioso, y en Fuerte Sherman es similar en los dos periodos.

El comportamiento de la concentración en la depositación polínica bajo condiciones de temporalidad en estas dos áreas, genera un interrogante acerca de los taxa reportados en los periodos y su coincidencia con el máximo pico de floración. Teóricamente se esperaba encontrar más concentración polínica en el periodo seco que en el periodo lluvioso y se encontró lo contrario. Esta circunstancia sugiere la realización de trabajos posteriores que pretendan explicar este patrón de depositación polínica local teniendo en cuenta un periodo más extenso incluyendo varios años de muestreo, y si es posible tener en cuenta periodos extremos de cambio climático como lo es el caso del Fenómeno del Niño que incide directamente sobre las áreas de muestreo en cuestión (Jenkins, 1998) y así, poder inferir con certeza si este comportamiento es característico en éste tipo de bosques, y si los resultados encontrados para un solo año (este trabajo) pueden aplicarse o extrapolarse en el tiempo.

En el contexto regional las diferencias de riqueza entre BCI y Fuerte Sherman, muestran para BCI un 3,2% más de riqueza con respecto a Fuerte Sherman y los promedios de concentración e *influx* difieren

significativamente, comportamiento que puede estar relacionado con la vegetación de su entorno y distancia entre ellos.

Estudios detallados de la dispersión de polen en sistemas de bosques con características de flora poco diferenciadas indican una relativa dispersión local del polen (Bush y Rivera, 1998). Según Jackson y Wong (1994) entre el 20 y 90% del polen depositado en un punto de muestreo proviene de alrededor de 20 m; a su vez Bradshaw (1981) y Chen (1988) indican que este proviene de alrededor de 30 a 40 m del punto de muestreo.

Para BCI y Fuerte Sherman el 99,3% de los taxa polínicos reportados se encuentran registrados respectivamente en la flora local (Croat, 1978; Weaver y Bauer, 2004 y Samaniego *com. pers.*, 2008), compartiendo solamente diez taxa (*Acalypha* sp., *Cecropia* sp., *Poaceae*, *Machaerium* sp., *Celtis* sp., *Miconia* sp., *Spondias* sp., *Arrabidaea* sp., *Zanthoxylum* sp. y *Trichilia* sp.) (Figura 16); éstos taxa varían en su concentración por periodo y estrato y cuya dominancia es característica en este tipo de bosques, al presentar alta similitud con los taxa reportados por Behling *et al.* (1997), Bush y Rivera (1998), Bush (2000), Bush *et al.* (2001) y Behling y Negrelle (2006), en bosques tropicales de Brasil, Ecuador, Costa Rica y Panamá, donde predominan las familias Anacardiaceae, Arecaceae, Cecropiaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Combretaceae, Rubiaceae, Solanaceae y Ulmaceae.

La riqueza regional fue de 125 taxa para doce trampas. Este resultado difiere de los datos reportados para bosques tropicales con características semejantes de clima y vegetación, usando el mismo tipo de trampa y unidad de medida de concentración e *influx*, por ejemplo: Bush y Rivera (1998) reportaron 118 taxa en 20 trampas en la parcela de estudios del (CTFS) en Isla Barro Colorado, Behling *et al.*, 1997 reportó una riqueza de 126 taxa para 21 trampas en la reserva de Volta Velha, Brasil y Bush *et*

al, (2001) registró una riqueza de 280 taxa para 34 trampas en la reserva de Fauna de Cuyabeno, Ecuador y Manaus, Brasil, siendo proporcionalmente menor la riqueza de estos sitios con relación al total de BCI y Fuerte Sherman.

Esta diferencia en el número de taxa registrados, entre la localidad de estudio y éstos sitios abre el interrogante sobre: ¿Podría esta diferencia estar relacionada con el diseño de muestreo?; dado que en Volta Velha y BCI las trampas estaban fijadas en el suelo y en Cuyabeno y Manaus éstas se encontraban atadas a los troncos de los árboles algunos centímetros por encima del suelo, lo cual sugiere la realización de nuevos estudios para analizar a profundidad las diferencias y efectividad de los dos tipos de muestreo.

La concentración total de granos/cm² para BCI y Fuerte Sherman varía de 554 a 22606 granos/cm², equivalente a una variación de *influx* diario de 5 a 100 granos/cm²/año. Indicando altas concentraciones de polen, que se encuentran dentro del rango de concentraciones reportadas en bosques tropicales, tales como: la Amazonía brasileña donde se reportan entre 7.000 a 30.000 (granos de polen/cm²), los bosques templados del norte de América con 10.000 a 15.000 y un promedio de 22.500 granos de polen/cm² en el trópico centroamericano (Isla Barro Colorado, Panamá) (Bush, 1992; Davis et al, 1992 y Bush y Rivera, 1998, citados por Moreno y Murray, 2006).

La dominancia de árboles/arbustos seguido por hierbas/epífitas, y lianas/bejucos en todos los periodos y estratos de estos dos bosques no difiere del patrón encontrado por Behling *et al*, (1997) con 85% de árboles y arbustos, seguido por hierbas con 5.5% de hierbas y 1% de epífitas en la parcela de estudios del (CTFS) en Isla Barro Colorado en trampas dispuestas a nivel de suelo.

El patrón de dominancia en BCI y Fuerte Sherman demuestra que la lluvia polínica no se corresponde con la estratificación vertical dentro del bosque pudiéndose encontrar morfotipos de cualquier hábito en las diferentes alturas, como lo es el caso de Poaceae en el dosel, y la mayoría de árboles y arbustos en el estrato suelo, lo cual obedece a la influencia del viento que es el principal agente dispersor de granos de polen y esporas y la turbulencia atmosférica ocasionando una mezcla heterogénea de ellos, traduciéndose luego, en la lluvia polínica más o menos uniforme sobre la región (Velásquez *et al*, 1999).

5.3 Comportamiento de la diversidad polínica a diferentes alturas dentro de la estructura vertical del bosque y bajo condiciones de estacionalidad.

El análisis de varianza demostró que la diversidad no presenta diferencias significativas con relación a los factores incidentes en las dos áreas de muestreo (sitio, periodo y estrato) (Tabla 4).

En los estratos y periodos de BCI se presenta una distribución interespecífica con un alto grado de equilibrio, dada la proporcionalidad de más del 74% en todos los índices por estrato. Fuerte Sherman por el contrario manifestó un bajo grado de dominancia en los estratos suelo y dosel del periodo seco y sotobosque del periodo lluvioso con una proporcionalidad menor al 68% con respecto a los demás estratos donde se presenta un índice de proporcionalidad de más del 70% del máximo de diversidad posible con una distribución interespecífica más equilibrada.

Se infiere que la diversidad por estratos tiende a mantener un mayor grado de equilibrio en la distribución específica que de dominancia, por tener una proporcionalidad superior al 60% en todos los estratos.

En los periodos para cada sitio y entre los dos bosques, se presenta el mismo comportamiento con una proporción por periodos que está por encima del 60% respecto al máximo de diversidad, siendo mayor la diversidad en el periodo lluvioso que en el periodo seco, y mayor en los periodos de BCI que en los de Fuerte Sherman. La proporción por sitio fue mayor en BCI que en Fuerte Sherman pero sin diferencias significativas.

El comportamiento de la diversidad regional de BCI y Fuerte Sherman, indica una proporcionalidad del 86% con respecto al máximo de diversidad de los taxa reportados, cuyo alto valor no se diferencia del comportamiento de la diversidad β en bosques tropicales, donde especies de hábitats adyacentes difieren en más del 15% (Pitman *et al*, 1999) gracias a que es el bioma más rico y productivo de la superficie terrestre, cubriendo de ésta únicamente un 6% pero siendo hábitat de más del 50% del total de especies de plantas y animales del planeta pudiéndose encontrar cientos de especies de árboles en pocas hectáreas de selva.

Al tenerse altos valores de diversidad en todos los factores relacionados y no presentar diferencias significativas entre sí, se manifiesta que los niveles de dominancia en estos bosques son bajos y se demuestra la efectividad en el sistema de muestreo empleado al corroborarse los altos niveles de diversidad existentes en los dos bosques, donde ésta es una de las principales características de los bosques tropicales en los cuales ocurre una mayor radiación adaptativa por poseer una heterogeneidad de hábitats disponibles, lo que trae como consecuencia la existencia de una alta diversidad biológica (Price, 1991).

Aunque, la relación entre la lluvia de polen y la vegetación que la produce rara vez es de uno a uno (Faegri e Iversen, 1989), los resultados

obtenidos, hacen de este estudio un buen indicador de la estructura de estas comunidades y ante la falta de estudios similares, el presente sirve como punto de partida para la implementación de estudios más profundos que involucren análisis comparativos de lluvia de polen vs. Vegetación con el propósito de identificar plenamente si los taxa encontrados se correlacionan con la flora local y qué tanto reflejan la composición y la dinámica de la comunidad bajo condiciones de temporalidad y diferencias de altura dentro de la estructura vertical del bosque.

5.4 Influencia de la estacionalidad en la dispersión y depositación polínica.

La disponibilidad de polen en el ambiente de una región se correlaciona directamente con el ciclo reproductivo de las especies presentes en la zona, dado que las características fenológicas de la flora local, condicionan la presencia de los morfotipos polínicos en el ambiente, haciendo que el aporte de cada taxa al espectro polínico vaya cambiando a lo largo del año según la etapa fenológica en que se encuentre (D' Antoni, 1979), determinando épocas con mayor, menor o nulo aporte polínico que depende directamente de la floración de la vegetación emisora, y de su interacción con el ambiente (Hicks, 1999 y Latorre, 1999, citados por Latorre y Caccavari, 2006).

En éste estudio se hace evidente este comportamiento a partir de los altos porcentajes cualitativos de coincidencia entre el periodo fenológico de la flora de cada sitio y los taxa reportados en ese periodo.

La alta influencia de la temporalidad en la dispersión y depositación polínica es soportada por el grado de asociación mostrado a partir de la similaridad (Figura 18) en donde se evidencia la fuerte relación entre los estratos de cada periodo y la divergencia entre los periodos de cada sitio.

Lo anterior ratifica que el polen encontrado obedece a la disponibilidad del mismo en el ambiente de acuerdo a la época reproductiva de los taxa reportados en cada periodo, lo cual demuestra la tendencia de dispersión local del polen evidenciada en estudios en bosques tropicales (Bradshaw, 1981; Chen, 1988; Jackson y Wong, 1994 y Bush y Rivera, 1998) que se manifiesta en el presente estudio a partir de las diferencias encontradas en la riqueza, concentración e *influx* polínico entre BCI y Fuerte Sherman.

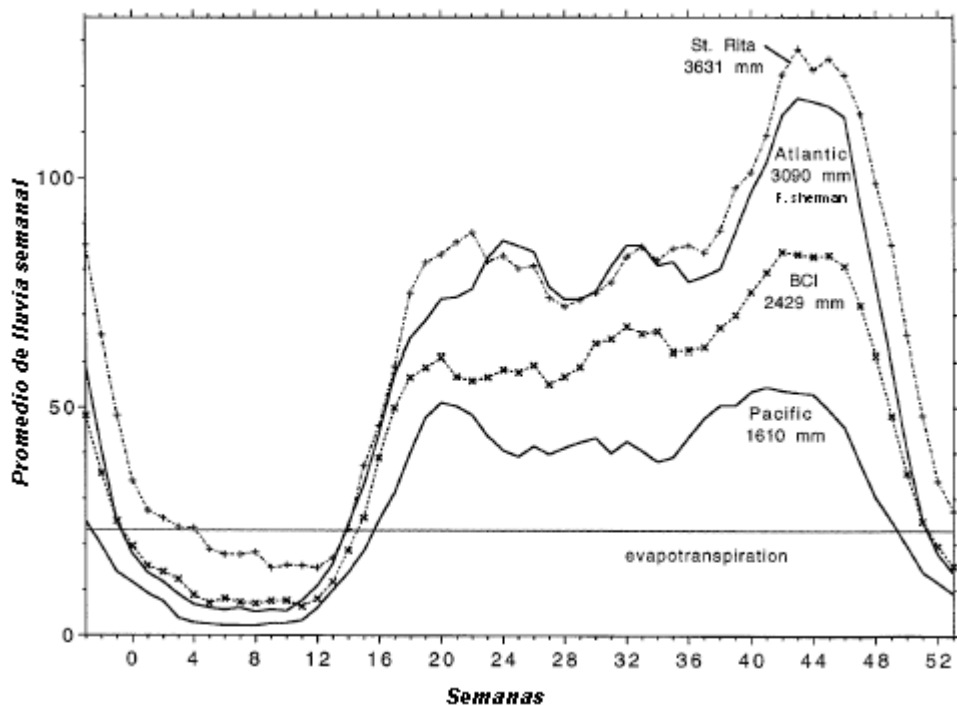
Los resultados de riqueza, concentración e *influx* polínico fueron mayores para BCI que en Fuerte Sherman y pueden estar influenciados por las características climáticas locales, dadas por la posición continental de BCI y costera de Fuerte Sherman en el Atlántico, que ocasionan diferencias en la precipitación (Figura 16) y la dirección de las corrientes de vientos.

En el caso de BCI estas corrientes tienen dirección Norte - Sur en la mayor parte del periodo lluvioso, con una velocidad promedio mensual de los vientos de 6, 56 Km/h durante la estación seca y de 3,12 Km/h en la estación lluviosa (Paton, 2000). Para Fuerte Sherman tienen dirección Norte - Sur predominante la mayor parte del año, la velocidad promedio mensual de los vientos es de 19.2 Km/h y cuya velocidad promedio mensual más alta se encuentra en los meses de diciembre a abril (durante la estación seca) alcanzando hasta 28.0 Km/h, mientras que las más bajas se presentan en los meses de Junio y Julio (estación lluviosa) siendo de 12 Km/h aproximadamente (ANCON, UNIPAN, 2003).

La menor precipitación (Figura 19) y las menores velocidades de los vientos podrían favorecer la depositación polínica en BCI con respecto a Fuerte Sherman, dado que un valor mensual de 100 mm de precipitación prolongado por más de un mes, es suficiente para que la selva manifieste

síntomas de tensión hídrica (Hartshorn, 1992), y en Fuerte Sherman es evidente su mayor precipitación anual.

Figura 19. Precipitación semanal de cuatro sitios en Panamá. A partir de datos climáticos de 27 años suministrados por la Comisión del Canal de Panamá. El promedio para cada semana fue calculado del total de datos de 27 años en cinco puntos de muestreo. La línea horizontal indica 23 mm por semana, equivalente a 100 mm por mes. El total del promedio anual para cada sitio también es indicado. (Tomado de Condit, 1998).



En éste estudio se determinó que el uso de trampas de polen a diferentes alturas dentro de la estratificación vertical del bosque permite captar mayores cantidades de polen a través de éste en relación proporcional con los muestreos realizados a nivel de suelo en otros bosques húmedos tropicales (Behling *et al*, 1997; Bush y Rivera, 1998 y Bush *et al*, (2001), encontrándose al estrato suelo como el mejor indicador de la deposición polínica en términos de concentración e *influx* dentro de todos los puntos de muestreo analizados al obtenerse una fuerte correlación negativa entre

la altura y la concentración polínica, al igual que la disminución del *influx* de polen con el aumento de la altura (Anexo 2).

La lluvia polínica en estos dos bosques presenta variación en la depositación polínica en todos los factores evaluados en este estudio, al presentar diferencias significativas en la abundancia, concentración e *influx* por estrato, periodo y sitio. También fue posible determinar que en estos dos bosques la lluvia polínica es congruente con los niveles de diversidad característicos de estos hábitats, encontrándose altos índices de diversidad y bajos grados de dominancia, siendo constante este patrón en los dos sitios y entre sí, al no presentar diferencias significativas entre sus índices.

La similitud polínica permitió corroborar los planteamientos del comportamiento de la depositación polínica en estos dos bosques, lo cual se adjudica a las características fenológicas de la flora local que está influenciadas directamente por las características ambientales de la zona y que condicionan la presencia de polen en la atmósfera y por ende induce a la depositación local del mismo.

6. CONCLUSIONES

A partir de los análisis aplicados en este estudio es posible concluir que:

- La concentración polínica difiere significativamente en cada uno de los estratos en cada sitio de muestreo, presentando una fuerte correlación inversamente proporcional entre la altura y la concentración polínica.
- El estrato suelo alberga la mayor concentración e *influx* de polen pudiéndose considerar a este estrato como un buen indicador muestral de la lluvia polínica en este tipo de bosques.
- La diversidad polínica espacio – temporal es alta dentro de todos los factores evaluados, evidenciándose una distribución equilibrada de los taxa reportados dentro de este estudio, lo cual es consecuente con las características propias de bosques tropicales.
- El tipo de muestreo empleado permite captar mayores cantidades de polen a través del total del gradiente en relación proporcional con los muestreos realizados a nivel de suelo en otros bosques húmedos tropicales usando el mismo tipo de trampa y unidad de medida.
- La similitud polínica indica un patrón de dispersión local del polen en las dos áreas estudiadas, el cual se relaciona directamente con las características fenológicas de la flora local que es influenciada por las condiciones ambientales de la zona y que condicionan la presencia de polen en la atmósfera y por ende la depositación del mismo.

- La influencia de la estacionalidad en la depositación polínica fue evidenciada a partir del alto grado de asociación entre los estratos de cada periodo y la divergencia entre los periodos de cada sitio, dado que las características ambientales de la zona condicionan la presencia de polen en la atmósfera al influir directamente sobre las fenología de la flora local.

7. RECOMENDACIONES

- Teniendo en cuenta la efectividad del tipo de muestreo realizado se recomienda ampliar el número de muestras tenidas en cuenta para el análisis de la depositación polínica a diferentes alturas dentro de la estructura vertical del bosque con el fin de determinar la variación total en relación a la estructura vertical del bosque.
- Tomando como base la información obtenida a partir del presente estudio, se recomienda hacer estudios complementarios en el área con el propósito de obtener un conocimiento acerca de la dinámica de la dispersión y depositación polínica bajo las condiciones climáticas influyentes en la zona dentro de un periodo de tiempo superior al muestreado en el presente estudio.
- Es fundamental realizar nuevos estudios donde se incluyan datos de la vegetación local, para poder determinar la correspondencia entre el aporte polínico registrado y la flora local para poder confirmar la depositación local de la lluvia polínica y su relación con la fenología.

BIBLIOGRAFÍA

- ANAM – ARI – INAC – IPAT, 2005. Plan de Manejo del APSL. Capítulo 1 Diagnóstico de Profundización.
- ANCON, UNIPAN. 2003. Estudio de Prefactibilidad Ambiental para un Segundo Cruce en el Sector Atlántico. División de Administración Ambiental (ESM). Autoridad del Canal de Panamá.
- Andersen, S.T. 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of north European trees and correlation factors for tree pollen spectra. *Geology Understand*. Vol. 96: 1 - 99.
- Archivos STRI, 2008; Technology for 21st century ecology. ARTS: Automated Radio Telemetry System.
- Bach, E. 2000. Introducción a la Ecología y Dinámica del Bosque Tropical, Curso sobre gestión y conservación de bosques tropicales. Centro tecnológico forestal de Cataluña.
- Basset, Y. Novotny., V. Miller., S.E. & Kitching, R.L. 2003. *Arthropods of Tropical Forest. Spatio - temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Behling, H., Negrelle, R.B. & Colinvaux. P.A. 1997. Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rain forest, Reserva Volta Velha, South Brazil. *Review of Paleobotany and Palynology*, Vol. 97: 287-289.
- Behling, H., & Negrelle R.B. 2006. Vegetation and pollen Rain Relationship from the Tropical Atlantic Rain forest in Southern Brazil. *Brazilian archives of Biology and Technology and International Journal*, Vol. 49, n 4: 631-642.
- Bennett, H.H. 1929. Soil reconnaissance of the Panama Canal Zone and contiguous territory. *Tech. Bull. 94*. Washington, DC: Bureau of Chemistry of Soils; U.S. Government Printing Office: 1-46.
- Birks, H. J. B. & Birks, H. H. 1980. *Quaternary Palaeoecology*. E. Arnold Ltda. London.

- Boyer, J., DuBois, R., & Hartshorn, G. 1980. Panama: perfil ambiental del país. Washington, DC: International Science and Technology Institute, Inc. 162 p.
- Bradshaw, R.H.W. 1981. Modern pollen-representation factors for woods in south-east England. *Journal Ecology*, Vol.69: 45-70.
- Burney, D.A. 1988. Modern pollen spectra from Madagascar. *Palaeogeography Palaeoclimatology. Palaeoecology*, Vol. 66:63-73.
- Burry, L. S. 2002. *Dispersión del Polen Actual en el Sur de Chubut*. Tesis de doctorado, Universidad de La Plata, La Plata. 155 p.
- Bush, M.B. 1991. Modern pollen data from South and Central America: a test of the feasibility of fine-resolution lowland tropical palynology. *Holocene*, Vol.1 (2): 162-167.
- Bush, M.B. 1992. A simple efficient pollen trap for use in vegetation studies. *Journal of Vegetation Science*, Vol.3: 275-276.
- Bush, M.B. 1995. Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *American Naturalist*, Vol.145: 594-609.
- Bush, M.B. 2000. Deriving Response Matrices from Central American Modern Pollen Rain. *Quaternary Research*, Vol. 54: 132-143.
- Bush, M.B., Moreno, E., De Oliveira, P.E., Asanzas, E., & Colinvaux, P.A. 2001. The influence of biogeography and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. *Journal Tropical Ecology*, Vol. 17: 729-743.
- Bush, M.B. & Rivera, R.S. 1998. Pollen dispersal and representation in a neotropical forest. *Global Ecology and Biogeography Letters*, Vol.7: 78-92.
- CCAD, ANAM, CBM, CBMAP. 2003. *El Corredor Biológico Mesoamericano. Caracterización de corredores locales de desarrollo sostenible en el Área Prioritaria de la Región Occidental de Panamá*. Asociación Nacional del Ambiente, Corredor Biológico Mesoamericano.
- Colinvaux, P. De Oliveira, P.E. & Moreno J.E. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Overseas Publishers association.

- Condit, R. 1998. Ecological Implications of Changes in Drought Patterns: Shifts in forest Composition in Panamá. *Climatic Change*, Vol. 39: 413 – 427.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, Wageningen, pp. 298-312.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, Vol. 199. no. 4335:1302 – 1310.
- Croat, T B. 1978. *Flora of Barro Colorado Island*. Palo Alto, CA: Stanford University. Press.
- Chen, Y. 1988. Pollen source and distribution in a forest hollow in Sylvania, Michigan, U.S.A. *Pollen*, Vol. 30: 95 -110.
- D'Antoni, H. L. 1979. Arqueología. El hombre y los ecosistemas del pasado a través de la palinología. Colección Ciencias Instituto Nacional de Antropología e Historia. México. Vol. 72.
- D'Antoni, H. L. 1983. Palinología Estructural. V Simposio de Paleobotánica y Palinología, La Plata. pp. 29.
- D'Antoni H.L. 1990. La importancia del análisis de polen en la reconstrucción del clima y la vegetación del pasado. Monografía de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Buenos Aires, Vol. 5: 106 -113.
- D'Antoni H.L. 1991. Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Bamberger Geographische Schriften*, Vol. 11: 209 - 227.
- D'Antoni, H. L. & Markgraf., V. 1977. Dispersión del polen actual en relación con la vegetación. III Coloquio de Paleobotánica y Palinología, Vol. 86: 53-74.
- Díez M. C. 2004. Sistemas de polinización en bosques tropicales. Notas de clase Ecología Forestal. Departamento de Ciencias Forestales. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of Palynology*. Munksgaard, Copenhagen.
- Faegri, K. & Iversen, J. 1989. *Textbook of pollen analysis*. 4th. ed. Wiley, New York.

- Fine, B.L. 1978. Vegetation and modern pollen spectra in Sinaloa and Nayarit, Mexico. Thesis University Arizona. Tucson, 47 pp.
- Flenley, J.R. 1979. The Equatorial Rain Forest: A Geological History. Butterworths, London, 162 pp.
- Fonnegra, R. 1989. Introducción a la palinología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Biología, Universidad de Antioquia.
- Foster, R.B. & Brokaw, N.V. 1982. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution. Washington, D.C. pp. 67-82.
- García de Albano M.E. 2006. Lluvia polínica en selvas montanas de la provincia de Tucumán, Argentina. Revista Museo Argentino de Historia Natural., n.s. Buenos Aires. Vol. 8(2): 159 -164.
- Godínez, O. & López, L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica, Vol. 73(2): 283-314.
- Grabandt, R.A.J. and Nieuwland. J. 1985. Pollen rain in relation to vegetation in the Colombian Cordillera Oriental. Quaternary Colombian, Vol. 11:1 -110.
- Grimm, E. 1992. Tilia and Tilia-graph: Pollen spreadsheet and graphics programs. Programs and Abstracts, 8th International Palynological Congress, Aix-en-Provence, September 6-12, p.56.
- Guisande, C., Barreiro, A., Maneiro, I., Riveiro, I., Vergara, A.R. & Vaamonde, A. 2006. Tratamiento de datos. Ediciones Díaz de Santos. España.
- Hartshorn, G.S. 1992. Possible effects of global warming on the biological diversity in tropical forests. Global Warming and Biological Diversity. Yale University Press, New Haven. pp.137 – 146.
- Hernández, C. 2004. Dinámica de ecosistemas colombianos, Bosque húmedo tropical de tierras bajas. Instituto Amazónico de Investigaciones. Universidad Nacional de Colombia.

- Hicks, S.A. & Hyvärinen, H. 1999. Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeological implications. *Grana*, Vol. 38: 228-242.
- Holdridge, L. 1978. *Ecología*. Primera edición. Impreso por Instituto Interamericano de Ciencias agrícolas. San José, Costa Rica.
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Jenkis, J. 1998. Principales consecuencias del fenómeno del niño en Panamá. Panamá. 580 p.
- Ihaka, R. & Gentleman, R. 1996. "R: A language for data analysis and graphics," *Journal of Computational and Graphical Statistics*, Vol. 5: 299 -314.
- Islebe, G. A. & Hooghiestra, H. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene*, Vol. 6, n 3: 265 - 271.
- Jackson, S.T. & Wong, A. 1994. Using forest patchiness to determine pollen source areas of closed-canopy assemblages. *Journal Ecology*, Vol. 82: 89-99.
- Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol, 7:347-391
- Latorre, F & Caccavari, M. A. 2006. Depositación polínica anual en el Parque Nacional Pre-Delta, Entre Ríos, Argentina. *Revista Museo Argentino de Historia Natural*. Buenos Aires, Vol. 8(2): 195 - 200.
- Leigh, G.E. 1999. *Tropical forest ecology. A view from Barro Colorado Island*. Oxford University Press, New York.
- Madanes, N., & Millones A. 2004. Estudio del polen aéreo y su relación con la vegetación en un agroecosistema. Buenos Aires. *Darwiniana*, Vol.42: 1-4.
- Mccune, B & Mefford, M.J. 1997. *PCORD for Windows ver. 3.17* MjM software. Oregon.
- Meinzer, F., & Goldstein, G. 2003. *Water movement in tropical trees: physiological integration from leaf to canopy*. Studying Forest Canopies from Above: The international Canopy Crane Network. Smithsonian Tropical Research Institute.

- Melief, A.B.M., 1985. Late Quaternary Paleoecology of the Parque Nacional Natural los Nevados (Cordillera Central), and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia. Thesis University Of Amsterdam, 162 pp.
- Méndez, E. 1993. Los Roedores de Panamá. Impresora Pacífico, S.A. 162 pp.
- Moore P.D., Webb, J.A. & Collinson, M.E. 1991. Pollen Analysis. 2nd. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C., Takahasi, A., Bencke, C.C., Romera E.C. & Zipparro, V.B. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, Vol.32: 811-823
- Moreno., J. E. 2007. Comunicación personal.
- Moreno, E. & Murray, K. 2007. Resultados de los análisis palinológicos de los yacimientos LP-134, NA-20 y PN-106, Gran Coclé, Panamá. *Revista Española de Antropología Americana*. Vol. 37, n 1: 127-148.
- Mpanama, 2008. <http://www.mpanama.com.ar/mapa/panama.htm>
- Mueller - Dombois, D. & Ellemberg, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York, 547pp.
- Ochoa, G.S. & Domínguez V. 2000. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Brenesia*, Vol. 54: 1-24.
- Palacios, Ch.R. 1985. Lluvia de polen moderno en el bosque tropical caducifolio de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco. México. *Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, Vol. 29: 43-55.
- Paton, S. 2000. *Meteorological and Hidrological Summary for Barro Colorado Island*. Smithsonian Tropical Research Institute.
- Pérez, R. Aguilar, S. Condit, R. Foster, R. Hubbell & Lao, S. 2003. Metodología empleada en los censos de la parcela de 50 Ha de la isla Barro Colorado, Panamá. Centro de Ciencias Forestales del Trópico (CTFS). Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI).

- Pitman N.C.A., Terborgh, J. Silman, M. R. & Nuñez, P.V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology*, Vol. 80:2651–2661.
- Price, P. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradients. Wiley, New York. 51-69 pp.
- Punt, W., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 1994. Glossary of pollen and spores terminology. Laboratory of Paleobotany and Palynology, Uthrecht. Contributions Series Vol.1.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S. & A. Le Thomas. 2007. Glossary of pollen and spores terminology. Review of Paleobotany and Palynology. Vol.143: 1-81.
- Ramos., L.J. Murillo., D. & Palacios A. 2007. Diversidad florística de dos zonas de bosque Tropical Húmedo en el municipio del Alto Baudó, Chocó – Colombia. *Acta Biológica Colombiana*. Vol 12: 75 – 90.
- Ricklefs, R.E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity. An hypothesis. *American Naturalist*, Vol. 111: 376-381.
- Ricklefs, R.E. 1989. Speciation and diversity: Integration of local and regional processes. *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 599-622 pp.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D.1993. *Species diversity: Regional and historical influences*. Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press, Chicago, 323 pp.
- Roubik, D.W. & Moreno, J.E. 1991. Pollen and Spores of Barro Colorado Island. Missouri Botanical Garden, Monographs in Systematic Botany.
- Rudas, A. 1996. Estudio florístico y de la vegetación del parque nacional natural Amacayacu, Amazonas – Colombia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología – Instituto de Ciencias Naturales.
- Sáenz, L, C. & Gutiérrez, B. 1983. El contenido polínico de la atmósfera de Madrid. *Anales jardín botánico de Madrid*, Vol. 39(2): 433-466.

- Samaniego, M. 2008. Comunicación personal.
- Stabell, B. & Henningsmoen, K. 1981. Capsules with Lycopodium spores for absolute diatom and pollen analysis. Inst, of Geology, University of Oslo, Blindern, Oslo, Norway.
- StatSoft Inc. 1999. Statistical user guide. Complete Statistical System Statsoft. Oklahoma, USA.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, Vol. 13: 615-621
- Traverse, A. 1988. *Paleopalynology*. Unwin Hyman, Boston.
- Trivi, M. E. 2003. *Paleoecología del Noroeste de la Provincia de Santa Cruz*. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. 149 pp.
- Trivi, M.E. Burry, & D'Antoni, H. 2006. Dispersión - deposition of current pollen in Tierra del Fuego, Argentina, *Revista Mexicana de Biodiversidad* Vol. 77: 89-95.
- Velásquez., C.A. Parra., L.N. Sánchez., D. Rangel., J.O. Ariza C.L. & Jaramillo A. 1999. *Tardiglacial y Holoceno del Norte de la Cordillera Occidental de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Medellín, Colombia.
- Weaver, P. & Bauer, G. 2004. *El Parque Nacional San Lorenzo: Resumen de recursos Naturales y Culturales*. Instituto Internacional de Dasonomía Tropical. San Juan. Puerto Rico.
- Whitmore, T.C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forest. *Forestry Abstracts*, Vol. 44(12):767-779
- Whitmore, T.C. 1990. *An introduction to tropical rain forest*. Clarendon Press, Oxford.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. MacMillan Publ. Co., Inc, New York.
- Windsor, D.M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions Earth Science* Vol. 29:1-145.

- Wright, S.J. & C.P. Van Schaik. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Nature*, Vol. 143: 192 -199.

ANEXOS

A. Anexo de tablas

ANEXO 1. A. Listado de taxa reportados para BCI y FS. * = Presencia; SL = suelo; ST = sotobosque; DO = dosel; N.i.= no identificado; N.d. = no determinado; Sc = Seco; LI =lluvioso; B = bimodal o todo el año; SaL =seco a lluvia; LaS = Lluvia a seco; ? = desconocido. **B.** Totales por hábito, periodo de floración y tipo de polinización para los taxa identificados. in = insectos u otras especies de artrópodos; A = anemófila; M = mamíferos; Au = autopolinización; Av = aves; A/A = Arboles-Arbustos; H/E = Hierbas-Epifitas; L/B = Lianas-Bejucos.

A. Listado de taxa reportados para BCI y Fuerte Sherman																
Lugar	BCI			BCI			F. Sherman			F. Sherman			Hábito	Periodo de Floración	Tipo de Polinización	
Periodo	Seco			Lluvioso			Seco			Lluvioso						
Estrato	SL	ST	DO	SL	ST	DO	SL	ST	DO	SL	ST	DO				
ANGIOSPERMAS - MONOCOTILEDONEAS																
Araceae																
<i>Anthurium sp.</i>		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	H/E	B	in	
<i>Philodendron sp.</i>		*			*	*							H/E	B	in	
N. i.										*			H/E	B	in	
Areceaceae																
<i>Astrocaryum sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*		*	*		*	A/A	LI	A	
<i>Bactris coloniata</i>					*								A/A	B	in	
<i>Bactris sp.</i>		*					*	*		*			A/A	B	in	
<i>Chamaedorea sp.</i>	*	*		*	*		*	*		*			A/A	LaS	in	
<i>Cryosophila sp.</i>	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	B	in	
<i>Elaeis sp.</i>	*	*	*	*	*	*		*	*	*			A/A	B	in	
<i>Oenocarpus sp.</i>		*		*	*		*		*	*			A/A	B	in	
<i>Roystonea sp.</i>	*	*	*	*	*	*		*	*			*	A/A	B	in	
<i>Socratea exorrhiza</i>			*	*		*		*	*		*	*	A/A	B	in	
<i>Synectantus sp.</i>									*				A/A	B	in	
N. i.				*	*			*					A/A	?	?	
Cyclanthaceae																
<i>Asplundia sp.</i>		*			*	*		*	*				H/E	SaL	in	
<i>Carludovica sp.</i>								*	*				A/A	Sc	in	
Cyperaceae																
N.i.					*			*	*				H/E	B	A	
Poaceae																
N.i.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	H/E	B	A	
ANGIOSPERMAS - DICOTILEDONEAS																
Amaranthaceae																
<i>Cyathula sp</i>										*			H/E	?	A, Au	
Anacardiaceae																
<i>Anacardium sp.</i>	*	*	*	*	*		*	*		*	*	*	A/A	SaL	in	
<i>Spondias sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	B	in	
Apocinaceae																
<i>Lacmellea panamensis</i>									*				A/A	SaL	M	

Araliaceae															
<i>Didymopanax morototoni</i>		*	*		*	*	*				*		A/A	LI	in
Asteraceae															
Liguliflorae	*	*			*	*			*	*	*	*	H/E	B	in
Tubuliflorae											*		H/E	B	in
Begoniaceae															
N. i.	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	H/E	B	in
Bignoniaceae															
<i>Arrabidaea sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	L/B	B	in
<i>Clytostoma binatum</i>				*									L/B	B	in
Bombacaceae															
<i>Bombacopsis sp.</i>										*			A/A	LaS	Av,M
<i>Ochroma sp.</i>				*									A/A	LaS	Av,M
<i>Pseudobombax sp.</i>	*	*	*	*	*		*		*				A/A	LaS	Av,M
N. i.										*		*	A/A	?	?
Boraginaceae															
<i>Cordia sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	LaS	in
Burseraceae															
<i>Bursera simarouba</i>	*	*	*	*			*		*	*	*	*	A/A	SaL	in
<i>Protium sp.</i>	*			*	*	*					*	*	A/A	B	in
Cecropiaceae															
<i>Cecropia sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	B	A
Chenopodiaceae															
N.i.			*							*			H/E	?	?
Clusiaceae															
<i>Vismia baccifera</i>	*	*		*				*					A/A	B	Av
Combretaceae															
<i>Combretum sp.</i>	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	A/A	B	Av
Convolvulaceae															
<i>Maripa panamensis</i>	*	*		*	*		*	*					L/B	Sc	in
<i>Operculina sp</i>				*									L/B	Sc	in
Dilleniaceae															
<i>Dolioscarpus sp.</i>				*		*							A/A	B	in
Euphorbiaceae															
<i>Acalypha sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	B	A
<i>Alchornea sp.</i>	*	*	*	*	*				*	*	*	*	A/A	SaL	A
<i>Chamaesyce sp.</i>		*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	H/E	B	in
<i>Croton sp.</i>				*									A/A	B	in
<i>Hura sp.</i>			*	*	*				*	*		*	A/A	SaL	in
<i>Hyeronima sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	A/A	B	in
<i>Mabea sp.</i>	*	*	*	*	*		*						A/A	LaS	in
<i>Sapium sp.</i>		*	*	*		*		*	*	*	*	*	A/A	LaS	in
N. i.									*		*		A/A	?	?
Flacourtiaceae															
<i>Casearia sp.</i>					*	*	*	*		*	*	*	A/A	B	in
Hippocrateaceae															
<i>Hippocratea volubilis</i>				*	*								L/B	B	in
Lacistemataceae															

<i>Lacistema sp.</i>	*	*	*	*									*	*	A/A	SaL	in	
Leguminosae – Caesalpinioideae																		
<i>Bahuinia sp.</i>													*			A/A	B	in
<i>Tachigalia versicolor</i>		*				*	*									A/A	SaL	in
Leguminosae – Mimosoideae																		
<i>Acacia sp.</i>	*							*								A/A	SaL	Av,in
<i>Inga sp.</i>												*		*		A/A	B	M
<i>Machaerium sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	B	in
Leguminosae – Papilionoideae																		
<i>Desmodium sp.</i>		*	*		*	*		*		*	*	*	*	*		H/E	B	in
Loranthaceae																		
<i>Oryctanthus occidentalis</i>								*								L/B	B	in
Malpighiaceae																		
<i>Mascagnia sp.</i>				*	*	*										L/B	SaL	in
N.i.				*								*				L/B	?	in
Malvaceae																		
<i>Sida sp.</i>								*					*			A/A	LI	Au
Melastomataceae																		
<i>Miconia sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	B	in
Meliaceae																		
<i>Cedrela sp.</i>				*		*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	LaS	in
<i>Guarea sp.</i>	*		*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	SaL	in
<i>Trichilia sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	B	in
Myrtaceae.																		
<i>Eugenia sp.</i>				*						*						A/A	LaS	in
<i>Psidium sp.</i>					*		*	*								A/A	B	in
<i>Syzygium sp.</i>								*	*		*	*				A/A	B	in
Oxalidaceae																		
<i>Averrhoa sp.</i>													*			A/A	Sc	in
Phytolaccaceae																		
<i>Microtea sp.</i>					*											H/E	Sc	in
Picramniaceae																		
<i>Picramnia latifolia</i>		*	*													A/A	?	in
Piperaceae																		
<i>Piper sp.</i>								*	*							A/A	B	in
Rhamnaceae																		
<i>Gouania sp.</i>											*	*	*			L/B	LI	?
Rubiaceae																		
<i>Faramea sp.</i>		*	*	*		*				*	*		*			A/A	SaL	Av
<i>Genipa sp.</i>	*	*	*	*	*								*			A/A	B	Av
<i>Isertia haenkeana</i>									*	*						A/A	LI	Av
<i>Posoqueria sp.</i>	*	*		*	*	*										A/A	B	Av
<i>Psychotria sp.</i>											*	*	*			A/A	SaL	Av
<i>Sabicea sp.</i>	*			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		L/B	B	in
N. i.	*		*									*				A/A	?	?
Rutaceae																		
<i>Citrus sp.</i>	*	*	*	*	*		*		*							A/A	LaS	Av,in
<i>Zanthoxylum sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		A/A	B	in

Sapindaceae																
<i>Cupania sp.</i>			*										A/A	B	in	
<i>Paullinia sp.</i>	*	*	*	*	*								L/B	B	in	
<i>Serjania sp.</i>			*	*	*	*			*				L/B	B	in	
Sapotaceae																
<i>Pouteria sp.</i>				*	*	*			*	*	*		*	A/A	LI	in
Simaroubaceae																
<i>Simarouba amara</i>							*	*	*	*	*	*	A/A	SaL	in	
Solanaceae																
<i>Solanum sp.</i>	*	*	*	*	*		*		*		*	*	A/A	B	in	
Sterculiaceae																
<i>Theobroma sp.</i>		*											A/A	B	in	
Tiliaceae																
<i>Apeiba sp.</i>	*			*			*	*	*	*	*	*	A/A	B	in	
<i>Mortoniiodendron sp.</i>							*			*	*		A/A	B	in	
Trigoniaceae																
<i>Trigonia floribunda</i>									*				L/B	LI	in	
Ulmaceae																
<i>Celtis sp.</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	A/A	SaL	in	
Verbenaceae																
N. i.		*						*	*		*		A/A	?	?	
Violaceae																
<i>Rinorea sp</i>												*	A/A	SaL	in	
Vitaceae																
<i>Cissus sp.</i>				*	*	*		*			*	*	L/B	B	in	
Vochysiaceae																
<i>Vochysia ferruginea</i>			*	*	*	*			*		*	*	A/A	B	in	
Gimnospermas																
Pinaceae																
<i>Pinus sp.</i>		*	*			*	*		*				A/A		A	
Indeterminados (I)																
N. d. 1. Periporado			*													
N. d. 2. Tetracolpado		*														
N. d. 3. Tetracolporado		*									*	*				
N. d. 4. Tetrade								*	*	*						
N. d. 5. Tricolpado Tipo 1			*													
N. d. 6. Tricolpado Tipo 2					*											
N. d. 7. Tricolporado Tipo 1		*	*		*											
N. d. 8. Tricolporado Tipo 2			*													
N. d. 9. Tricolporado Tipo 4				*												
N. d. 10. Tricolporado Tipo 5				*												
N. d. 11. Tricolporado Tipo 6				*	*											
N. d. 12. Tricolporado Tipo 7				*	*	*										
N. d. 13. Tricolporado Tipo 8				*	*											
N. d. 14. Tricolporado Tipo 9					*	*										
N. d. 15. Tricolporado Tipo 10					*											

Desconocido (?)	7	7,0
-----------------	---	-----

ANEXO 2. Valores de concentración (granos/cm²) y del influx diario (granos/cm²/día) y anual (granos /cm²/año) de los taxa reconocidos en BCI y FS (Fuerte Sherman) y resultados de la comparación de promedios.

Localidad	Periodo	Altura (m)	Concentración	Promedio	Influx diario	Promedio	Influx anual	
							Local	Regional
BCI	Seco	0	16895	6860	136	55	18988	11463
		5	11263		91			
		20	4827		35			
		25	5632		45			
		40	1988		16			
		42	554		5			
	Lluvioso	0	22606	12128	100	54		
		5	15070		67			
		20	9042		40			
		25	22606		100			
		40	2153		10			
		42	1292		8			
Sherman	Seco	0	2380	1289	19	11	3937	
		5	1675		14			
		20	1028		8			
		25	1055		9			
		40	741		6			
		45	853		7			
	Lluvioso	0	5632	2648	24	11		
		5	5632		24			
		20	939		4			
		25	913		4			
		40	1778		8			
		45	994		4			

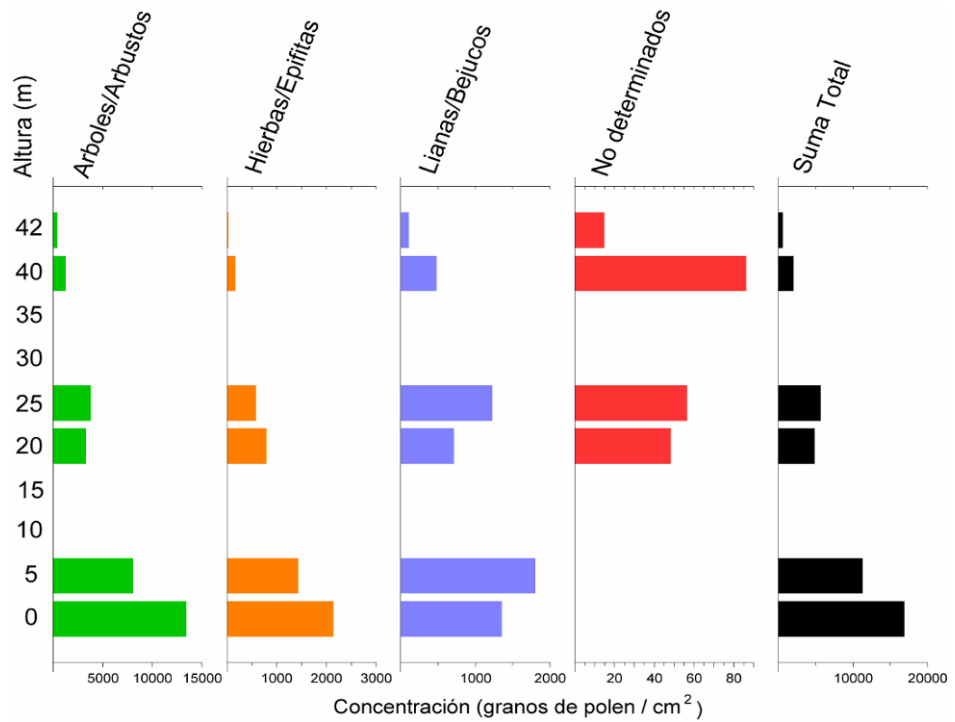
Resultados comparación de promedios			
Lugar	Desviación Estándar	Estadística - t	p
BCI	3719,971	3,610740	0,172002
F. Sherman	961,6652	2,894853	0,211744

ANEXO 3. Resultados del índice de diversidad de *Shannon-Wiener* (H') a partir de datos de abundancia por estratos, periodos, sitios y en general.

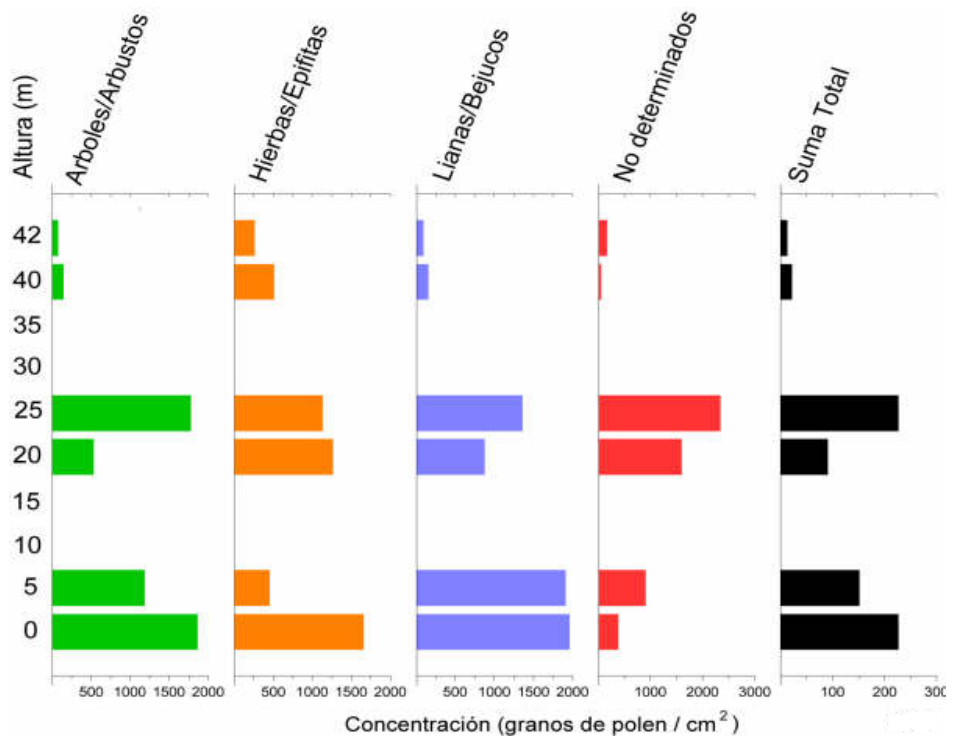
Valores del índice de diversidad a partir de datos de abundancia			
Factor	H'	H'max	E
Diversidad por estratos			
BSSL	4,08	5,32	0,77
BSST	4,84	5,67	0,85
BSDO	4,05	5,49	0,74
BLSL	4,91	6,02	0,82
BLST	4,79	5,93	0,81
BLDO	4,16	5,52	0,75
SSSL	3,64	5,43	0,67
SSST	4,25	5,52	0,77
SSDO	3,9	5,73	0,68
SLSL	4,08	5,55	0,73
SLST	3,73	5,46	0,68
SLDO	4,47	5,7	0,78
Diversidad por Periodos			
BCI seco	4,46	6,04	0,74
BCI lluvioso	5,15	6,36	0,81
F. Sherman seco	4,13	6,15	0,67
F. Sherman lluvioso	4,28	6,13	0,7
Diversidad por sitios			
BCI	5,41	6,39	0,85
F. Sherman	4,69	6,21	0,75
General			
BCI / F. Sherman	5,51	6,41	0,86

B. Anexo de figuras

ANEXO 4. Diagramas de la concentración de polen expresada en granos/cm², de los tipos de hábitos para Isla Barro Colorado **A.** Periodo seco **B.** Periodo lluvioso.

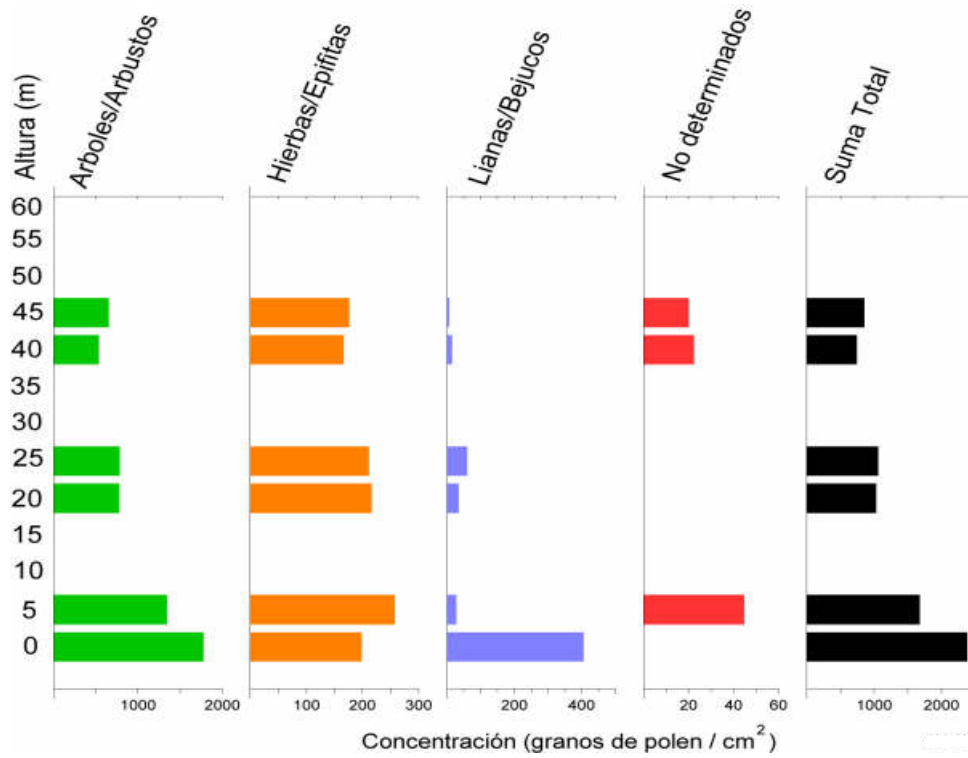


A

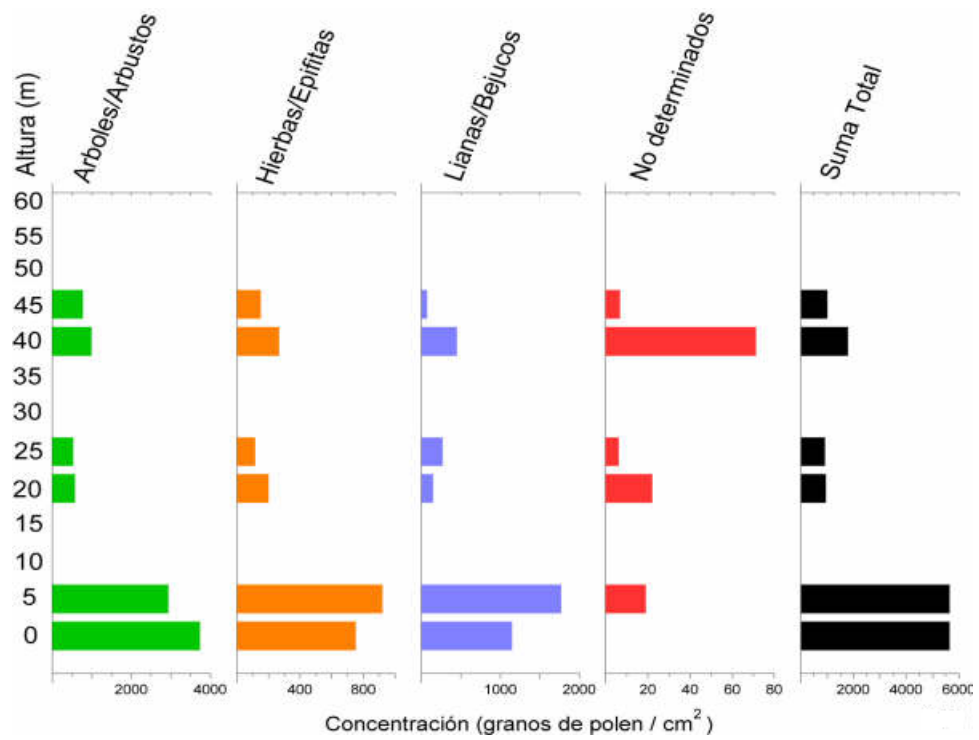


B

ANEXO 5. Diagramas de la concentración de polen expresada en granos/cm², de los tipos de hábitos para Fuerte Sherman **A.** Periodo seco **B.** Periodo lluvioso.

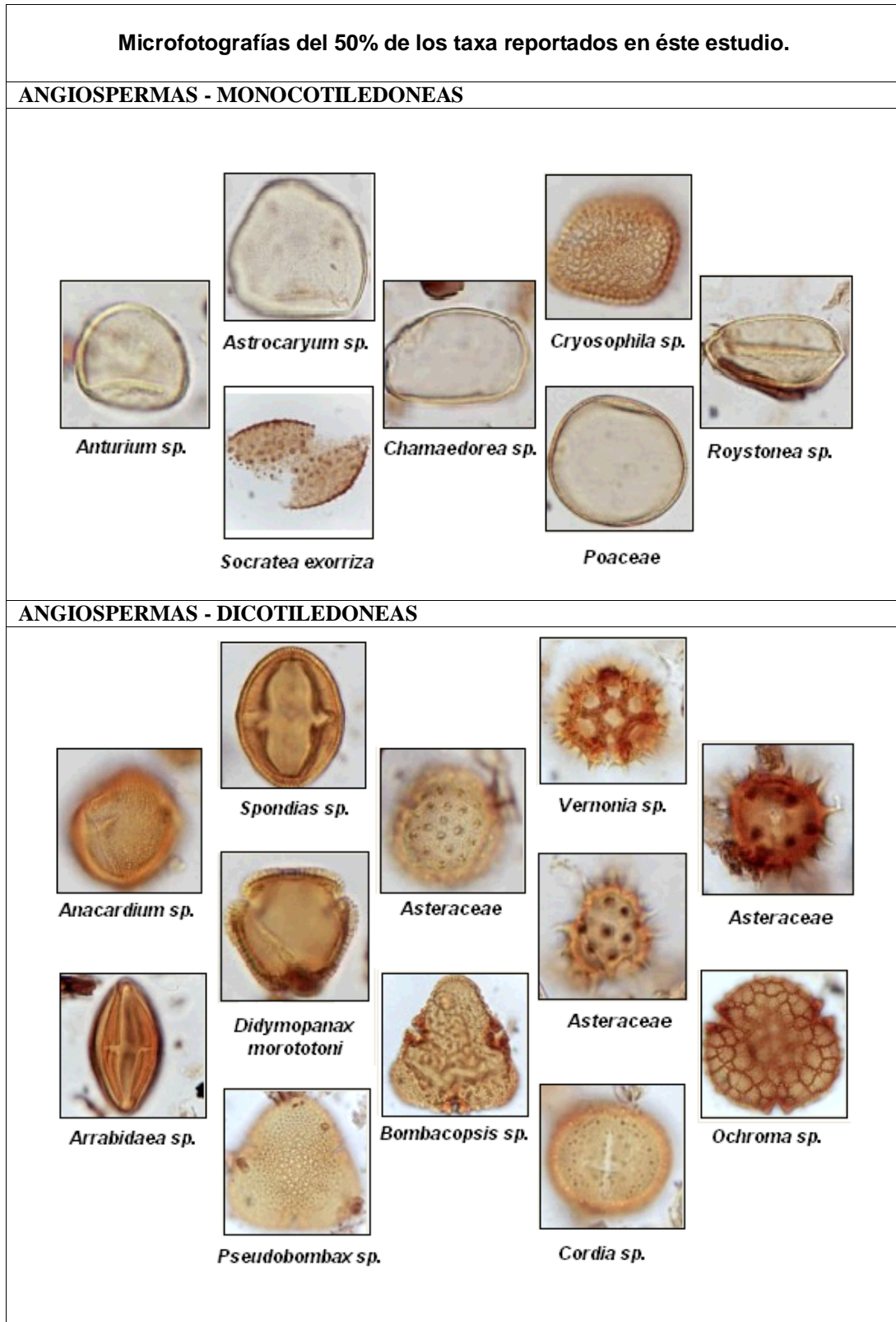


A



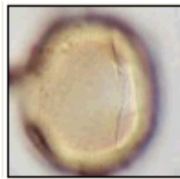
B

ANEXO 6. Microfotografías del 50% de los taxa reportados en éste estudio (aumento 100x).





Inga sp.



Machaerium sp.



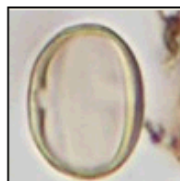
Desmodium sp.



Oryctanthus occidentalis



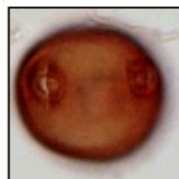
Sida sp.



Miconia sp.



Cedrela sp.



Guarea sp.



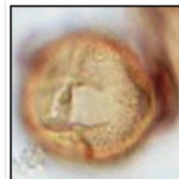
Trichilia sp.



Psidium sp.



Fareaea sp.



Genipa sp.



Posoqueria sp.



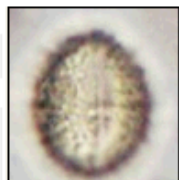
Citrus sp.



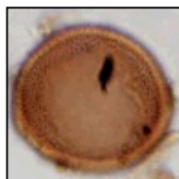
Zanthoxylum sp.



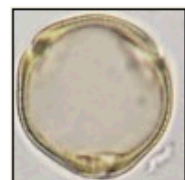
Paullinia sp.



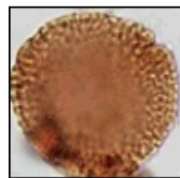
Simarouba amara



Sabicea sp.



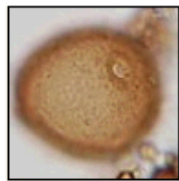
Apeiba sp.



Psychotria sp.



Mortoniodendron sp.



Celtis sp.



Solanum sp.



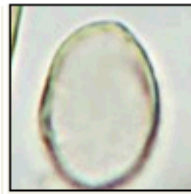
Vochysia ferruginea



Cissus sp.



Bursera simarouba



Cecropia sp.



Combretum sp.



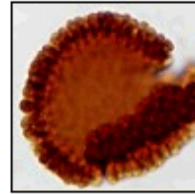
Maripa panamensis



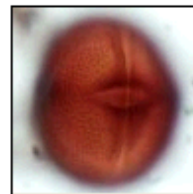
Protium sp.



Vismia baccifera



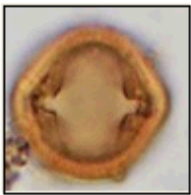
Croton sp.



Hura sp.



Acalypha sp.



Alchornea sp.



Chamaesyce sp.



Euphorbiaceae



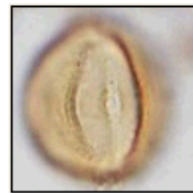
Hyeronima sp.



Mabea sp.



Sapium sp.



Casearia sp.



Hippocratea volubilis



Acacia sp.

GIMNOSPERMAS



Pinus sp.

