



Colombia Forestal

ISSN: 0120-0739

colombiaforestal@udistrital.edu.co

Universidad Distrital Francisco José de  
Caldas  
Colombia

Correa-Gómez, Diego Felipe; Stevenson, Pablo Roberto; Álvarez, Esteban; Aldana, Ana María; Umaña, María; Cano, Ángela; Adarve, Juan; Benítez, Doris; Castaño, Alejandro; Cogollo, Álvaro; Devia, Wilson; Fernández, Fernando; García, Lina María; Melo, Omar; Peñuela, María Cristina; Restrepo, Zorayda; Serna, Marcela; Velásquez, Oswaldo; Velázquez, César; von Hildebrand, Patricio

**PATRONES DE FRECUENCIA Y ABUNDANCIA DE SISTEMAS DE DISPERSIÓN DE  
PLANTAS EN BOSQUES COLOMBIANOS Y SU RELACIÓN CON LAS REGIONES  
GEOGRÁFICAS DEL PAÍS**

Colombia Forestal, vol. 16, núm. 1, enero-junio, 2013, pp. 33-51

Universidad Distrital Francisco José de Caldas  
Bogotá, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=423939619003>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal  
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

# PATRONES DE FRECUENCIA Y ABUNDANCIA DE SISTEMAS DE DISPERSIÓN DE PLANTAS EN BOSQUES COLOMBIANOS Y SU RELACIÓN CON LAS REGIONES GEOGRÁFICAS DEL PAÍS

## Frequency and abundance patterns of plant dispersal systems in Colombian forests and their relationships with the geographic regions of the country

**Palabras clave:** abundancia relativa, anemocoria, endozoocoria, frecuencia relativa, Índice de Valor de Importancia, afinidades florísticas, sinzooocoria.

**Key words:** relative abundance, anemochory, endozoochory, relative frequency, Importance Value Index, floristic affinities, synzoochory.

Diego Felipe Correa-Gómez<sup>1a</sup> / Pablo Roberto Stevenson<sup>1b</sup>  
Esteban Álvarez<sup>2</sup> / Ana María Aldana<sup>1c</sup> / María Umaña<sup>1d</sup>  
Ángela Cano<sup>1e</sup> / Juan Adarve<sup>3a</sup> / Doris Benítez<sup>4a</sup>  
Alejandro Castaño<sup>3b</sup> / Álvaro Cogollo<sup>4b</sup> / Wilson Devia<sup>3c</sup>  
Fernando Fernández<sup>5a</sup> / Lina María García<sup>6</sup> / Omar Melo<sup>5b</sup>  
María Cristina Peñuela<sup>7</sup> / Zorayda Restrepo<sup>8a</sup>  
Marcela Serna<sup>9</sup> / Oswaldo Velásquez<sup>10</sup>  
César Velázquez<sup>8b</sup> / Patricio von Hildebrand<sup>11</sup>

### RESUMEN

El estudio de los sistemas de dispersión de las plantas permite entender la regeneración de los bosques, la dinámica poblacional de las especies vegetales y las relaciones ecológicas que emergen dentro de los ecosistemas. En el presente estudio se analizaron los patrones de sistemas de dispersión de semillas para Colombia, en relación con las regiones geográficas Amazónica, Andina, Caribe, Magdalena Alto, Magdalena Medio, Orinoquía y Pacífica. A partir de la información sobre la identidad y abundancia de plantas encontradas en 101 parcelas de vegetación de 1-ha, se exploraron los cambios en la frecuencia relativa y abundancia relativa de sistemas de dispersión entre las regiones geográficas. Adicionalmente, se determinaron las afinidades florísticas entre las regiones, así como

la representatividad de las familias y géneros por sistema de dispersión. La endozoocoria fue altamente representativa en diferentes niveles taxonómicos (especie, género y familia), y su importancia cambió entre las distintas regiones geográficas. Estos cambios podrían explicarse a partir de diferencias ecológicas entre las regiones.

### ABSTRACT

The study of plant dispersal systems improves our understanding of forest regeneration, the dynamics of plant populations and the ecological relationships that emerge within ecosystems. In this study we analyzed the patterns of seed dispersal systems for Colombia, in relation to the Amazonian, Andean, Caribbean, Upper Magdalena, Middle Magdalena, Orinoco and Pacific geographic regions. Based on

<sup>1</sup> Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología (LEBTYP), Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes. Bogotá, Colombia. *a.* diegofelipecorrea@gmail.com. Autor para correspondencia, *b.* pstevens@uniandes.edu.co, *c.* anaaldana@yahoo.com, *d.* maumana@gmail.com, *e.* angelacano11@gmail.com

<sup>2</sup> Grupo de Investigación en Servicios Ecosistémicos y Cambio Climático SECC, Jardín Botánico de Medellín. Medellín, Colombia. Departamento de Ecología, Universidad Alcalá de Henares, España. esalvarez3000@gmail.com

<sup>3</sup> Instituto para la Investigación y la Preservación del Patrimonio Cultural y Natural del Valle del Cauca. Cauca, Colombia. *a.* adarvejuan@gmail.com, *b.* alecastulua@hotmail.com, *c.* wildevia@gmail.com

<sup>4</sup> Jardín Botánico de Medellín. Medellín, Colombia. *a.* doris.benitez@botanicomedellin.org, *b.* cogolloi@yahoo.com

<sup>5</sup> Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia. *a.* fmendez@ut.edu.co, *b.* omelo@ut.edu.co

<sup>6</sup> School of Environment, Science and Engineering, Southern Cross University. Lismore, Australia. consultoriasforestales@yahoo.es

<sup>7</sup> Universidad Nacional de Colombia, sede Leticia. Leticia, Colombia. ecominino@hotmail.com

<sup>8</sup> Corporación ATP. Medellín, Colombia. *a.* zrestrepo@yahoo.es, *b.* ca\_rua@hotmail.com

<sup>9</sup> Institución Universitaria Tecnológico de Antioquia. Medellín, Colombia. msernag@gmail.com

<sup>10</sup> Universidad Nacional de Colombia, sede de Medellín. Medellín, Colombia. jovelasq@unal.edu.co

<sup>11</sup> Fundación Puerto Rastrojo. Bogotá, Colombia. rastrojop@etb.net.co

information on identity and abundance of plants found in 101 one hectare vegetation plots, we explored the changes in the relative frequency and relative abundance of plant dispersal systems among the geographic regions. Additionally, we explored the floristic affinities between the regions, as well as the representativeness of families and genera per dispersal system. Endozoochory was highly represented at different taxonomic levels (species, genus, family), and its relative importance changed among the different geographic regions. Those changes could be explained by ecological differences between the regions.

## INTRODUCCIÓN

Los sistemas de dispersión de semillas (Ridley, 1930; van der Pijl, 1972) son fundamentales para entender la dinámica de los bosques tropicales, dado que el agente de dispersión modifica las áreas potenciales para el reclutamiento y el establecimiento de las poblaciones vegetales (Nathan & Muller-Landau, 2000) y permite el escape de efectos negativos denso-dependientes cerca de los parentales de la misma especie (Janzen, 1970; Connell 1971; Howe & Smallwood, 1982). En regiones tropicales se ha reportado una alta frecuencia de especies dispersadas por animales, mayor a la encontrada en regiones templadas (Howe & Smallwood, 1982; Gentry, 1983; Jordano, 2000; Moles *et al.*, 2007). Así mismo, se ha encontrado que la frecuencia de especies dispersadas por animales está positivamente correlacionada con la precipitación (Howe & Smallwood, 1982; Gentry, 1983; Willson *et al.*, 1989; Jordano, 2000; Butler *et al.*, 2007; Almeida-Neto *et al.*, 2008) y que los sistemas de dispersión cambian cuando las comunidades y las poblaciones de frugívoros son afectadas por la cacería o por la fragmentación de los bosques (Wright, 2003; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Stevenson & Aldana, 2008; Terborgh *et al.*, 2008).

Adicionalmente, la historia biogeográfica de las regiones podría afectar la ocurrencia de los sistemas de dispersión, como resultado de la evolución de taxones con determinado sistema en áreas particulares. En Colombia, un país megadiverso

(Mittermeier *et al.*, 1997), con una compleja historia biogeográfica (Gentry, 1982) y con formaciones vegetales encontradas en un amplio rango de condiciones ambientales (Hernández & Sánchez, 1992), no existe información sobre los patrones de sistemas de dispersión de plantas en las distintas regiones geográficas del país.

En el presente estudio se analizaron los patrones de sistemas de dispersión de semillas en relación con las regiones Amazónica, Andina, Caribe, Magdalena Alto, Magdalena Medio, Orinoquía y Pacífica, con base en la información extraída a partir de 101 parcelas de vegetación de 1-ha establecidas en Colombia. En particular, buscamos responder las siguientes preguntas: 1) ¿existe una asociación entre los sistemas de dispersión de plantas y las regiones geográficas del país?, 2) ¿existen diferencias en la frecuencia relativa y abundancia relativa de sistemas de dispersión entre regiones geográficas?, 3) ¿qué afinidades existen entre las regiones geográficas, con base en los géneros compartidos por sistema de dispersión?, 4) ¿cuáles son las familias y géneros más representativos por sistema de dispersión para Colombia?

## MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio parte de una base de datos que contiene información sobre identidad y abundancia de plantas con diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 10 cm, en 101 parcelas de vegetación de una hectárea, establecidas en las distintas regiones geográficas Colombia (figura 1) (Stevenson *et al.*, 2004; Vallejo-Joyas *et al.*, 2005; Aldana *et al.*, 2008; Stevenson & Aldana, 2008; Stevenson & Rodríguez, 2008; Cano & Stevenson, 2009; Correa-Gómez & Stevenson, 2010; Stevenson *et al.*, 2012; Umaña *et al.*, 2012). Las parcelas se ubicaron en las regiones Amazónica (N = 33), Andina (N = 28), Caribe (N = 5), Magdalena Alto (N = 4), Magdalena Medio (N = 9), Orinoquía (N = 6) y Pacífica (N = 16), siguiendo como base la clasificación de regiones geográficas propuesta por Hernández (1992) para el país. Asimismo, las parcelas situadas a una altitud mayor o igual a 1000 m se ubicaron en la región Andina.

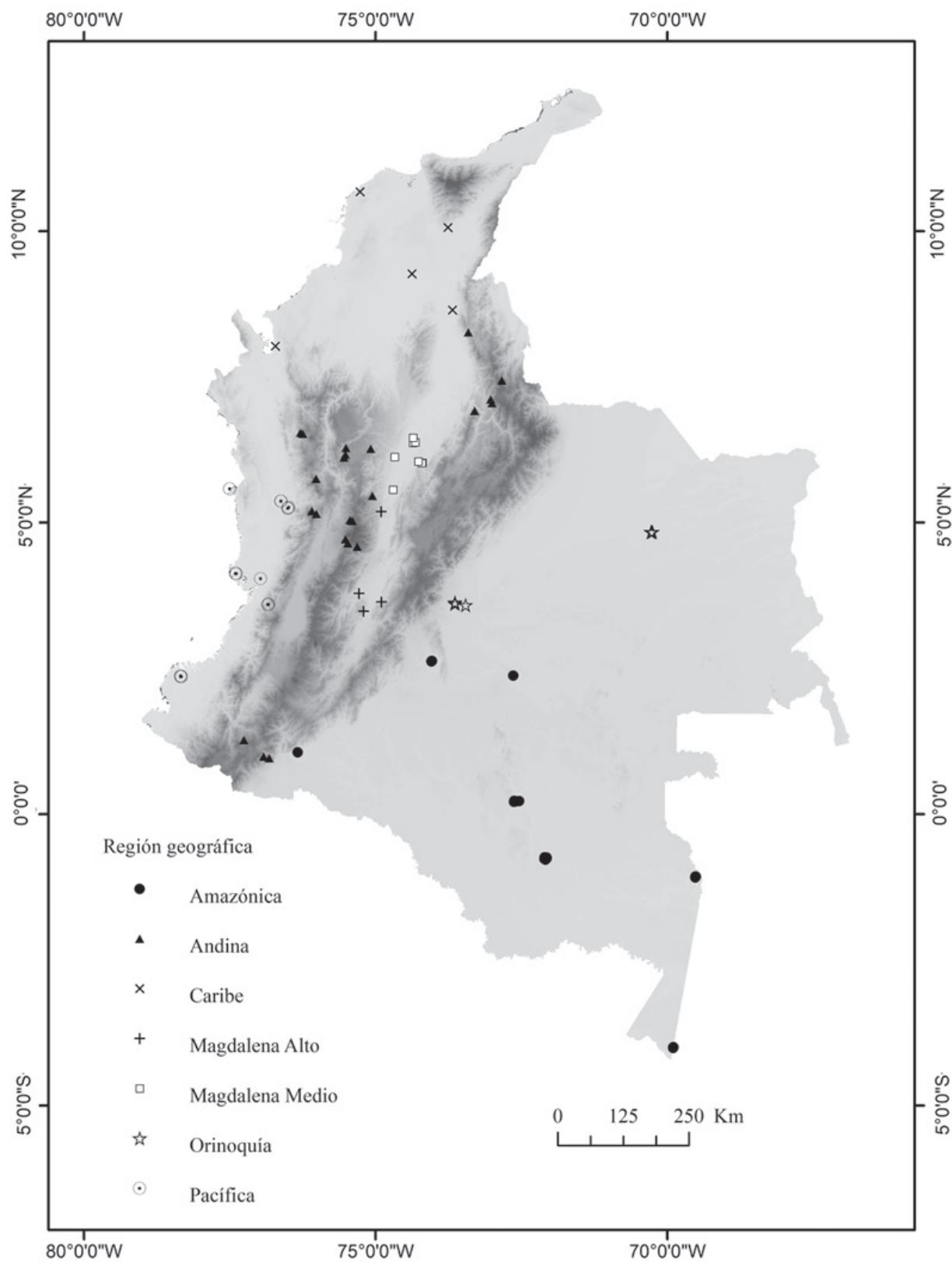


Figura 1. Distribución por región geográfica de 101 parcelas de vegetación de una hectárea, establecidas en Colombia.

Las regiones Amazónica, Andina, Magdalena Alto, Magdalena Medio, Pacífica y Orinoquía se caracterizan por presentar temperaturas medias anuales mayores a 24 °C (Hernández, 1992); entre ellas la región Pacífica es la más lluviosa y la menos estacional, con un rango de precipitación media anual entre 3000 mm y más de 10000 mm (Hilty & Brown, 1986). En las regiones Amazónica, Magdalena Medio y Orinoquía, la precipitación media anual fluctúa entre 1600 mm al norte de la región Orinoquía y 3900 mm en las vecindades de la serranía de la Macarena. Las regiones Caribe y Magdalena Alto presentan los menores valores de precipitación media anual, con menos de 800 mm en la costa norte y menos de 1200 mm al sur del valle del río Magdalena. Por su parte, la región Andina se caracteriza por temperaturas medias anuales de 24 °C a 1000 m de altitud y menores de 6 °C a más de 4000 m de altitud, y precipitaciones que fluctúan entre los 800 mm y los 4000 mm. Las regiones con mayor estacionalidad en precipitación corresponden a la Orinoquía y Caribe, las cuales presentan un régimen de precipitación monomodal (Hilty & Brown, 1986).

A nivel biogeográfico, las regiones de tierras bajas de Colombia presentan diferencias florísticas por elementos derivados posteriormente al levantamiento de la cordillera de los Andes, durante el Plioceno y Pleistoceno, lo cual separó la cuenca del Magdalena de la cuenca amazónica y permitió la diferenciación entre elementos florísticos transinterandinos y cisandinos, respectivamente (Hernández *et al.*, 1992). El levantamiento de los Andes permitió la diversificación de elementos florísticos derivados de tierras bajas, de América del Norte, de América Central y de latitudes meridionales (Young *et al.*, 2002). Adicionalmente, los cambios en condiciones húmedas y secas durante el Plioceno y Pleistoceno habrían conectado corredores húmedos y áridos entre la región Caribe, Magdalena Medio y Magdalena Alto; mientras el litoral Pacífico experimentó condiciones húmedas más estables (Hernández *et al.*, 1992).

A partir de los criterios propuestos por Ridley (1930) y van der Pijl (1972) para clasificación de

sistemas de dispersión, y con base en información morfológica (Herbarios virtuales CHIC, COAH, COL, K, NY), información bibliográfica (van Roosmalen, 1985; Gentry, 1993; Stevenson *et al.*, 2000; Pennington *et al.*, 2004) y experiencia de expertos, se asignó a cada especie un sistema de dispersión: endozoocoria, anemocoria, sinzoocoria, hidrocoria, dehiscencia explosiva, mirmecocoria e inasistida. Para morfotipos determinados a nivel de género y familia se asignó un sistema de dispersión, cuando no se encontró variación en los sistemas a dichos niveles taxonómicos.

En la categoría endozoocoria se incluyeron diásporas con estructuras carnosas que pueden ser ingeridas por frugívoros, así como semillas miméticas y diásporas en que se ha reportado ingestión por parte de vertebrados. La categoría sinzoocoria incluyó frutos carnosos o no carnosos con diámetro de semilla mayor a 2 cm, los cuales no son comúnmente ingeridos por frugívoros, pero pueden ser cargados externamente. La categoría anemocoria incluyó diásporas sin estructuras carnosas con semillas menores a 3 mm de diámetro o con estructuras que permiten la dispersión por viento (*e.g.* alas, kapok, vilanos). La categoría hidrocoria incluyó diásporas no carnosas, sin las características para ser dispersadas por viento y con capacidad para flotar. La categoría dehiscencia explosiva incorporó frutos secos que liberan de manera explosiva las semillas. La categoría mirmecocoria comprendió diásporas con semillas menores a 3 mm de diámetro y cuerpos carnosos asociados. Finalmente, en la categoría inasistida se incluyeron diásporas sin ninguna de las anteriores combinaciones y sin ningún tipo de dispersión reportada.

## **ANÁLISIS DE DATOS**

Los análisis se basaron en los sistemas de dispersión endozoocoria, anemocoria y sinzoocoria, ya que sumaron el 90.9 % del total de las especies y morfotipos y el 92.5 % del total de los individuos. Para determinar si existe una asociación entre los sistemas de dispersión y las regiones geográficas, se realizó un análisis de correspondencias rela-

cionando la frecuencia de sistemas de dispersión (basado en especies y morfotipos) con las regiones geográficas.

Adicionalmente, se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para determinar diferencias significativas entre regiones geográficas utilizando la frecuencia relativa y la abundancia relativa de sistemas de dispersión por parcela, así como la técnica de comparaciones múltiples por pasos en sentido descendente, para la creación de subgrupos homogéneos. Esta técnica es una extensión de los procedimientos *post hoc* desarrollados por Campbell & Skillings (1985). La frecuencia relativa correspondió al número de especies y morfotipos con determinado sistema de dispersión dividido entre el número total de especies y morfotipos por parcela. Asimismo, la abundancia relativa correspondió al número de individuos con determinado sistema de dispersión dividido entre el número total de individuos por parcela. Los anteriores análisis fueron realizados mediante el programa IBM SPSS Statics 20 (IBM Corp., 2011).

Mediante el programa EstimateS 9 (Colwell, 2013) se calculó el estimador Chao-Sørensen por sistema de dispersión, utilizando el número de individuos por género y 200 repeticiones para el método de remuestreo. Este estimador tiene en cuenta la abundancia y es menos sensible al tamaño de la muestra (Chao *et al.*, 2005). Mediante el programa IBM SPSS Statics 20 (IBM Corp., 2011) se realizó un escalamiento multidimensional (MDS, por sus siglas en inglés) por sistema de dispersión, para determinar las afinidades florísticas entre regiones geográficas, con base en el estimador Chao-Sørensen previamente calculado.

Finalmente para determinar cuáles fueron las familias y géneros más representativos en términos de número de individuos y distribución entre regiones geográficas, se calculó un índice de valor de importancia modificado (IVI modificado) del índice tradicionalmente utilizado (Curtis & McIntosh, 1951), teniendo en cuenta la densidad relativa con base en el total de individuos endo-

zoocóricos, anemocóricos y sinzoocóricos, y la frecuencia relativa con base en el total de regiones geográficas. IVI modificado = [(número de individuos por taxón / número total de individuos) x 100] + [(número de regiones geográficas en que aparece determinado taxón / número total de regiones geográficas) x 100], para un valor máximo de 200.

## RESULTADOS

Se asignaron sistemas de dispersión a un total de 2262 especies, así como a 1057 y 153 morfotipos determinados a nivel de género y familia, respectivamente, cuando no se encontró variación en sistemas de dispersión a dichos niveles taxonómicos. En el anexo 1 se muestran los sistemas de dispersión propuestos para los géneros encontrados en las parcelas.

El 71.2 % de las especies y morfotipos, y el 70.2 % del total de individuos se clasificaron dentro del sistema de dispersión endozoocoria. La anemocoria representó al 14.4 % del total de especies y morfotipos, y el 13.5 % del total de individuos. La sinzoocoria representó al 5.3 % del total de especies y morfotipos y el 8.7 % del total de individuos. En el anexo 2 se muestra la frecuencia relativa y abundancia relativa de los sistemas de dispersión por parcela.

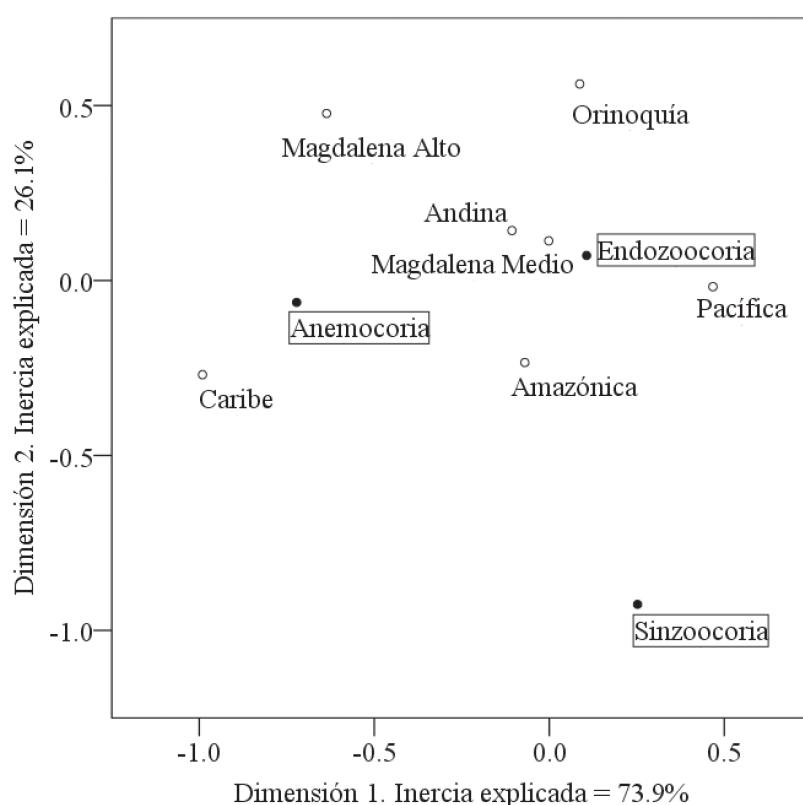
Se encontró una asociación entre el sistema de dispersión y la región geográfica ( $\chi^2=43.2, gl=12, p < 0.001$ ). El gráfico del análisis de correspondencias muestra una asociación entre la frecuencia de endozoocoria y las regiones Amazónica, Andina, Magdalena Medio, Orinoquía y Pacífica; así como entre la frecuencia de anemocoria y las regiones Caribe y Magdalena Alto (figura 2). De manera complementaria, la frecuencia relativa de endozoocoria aumentó desde la región Caribe y Magdalena Alto hasta las regiones Orinoquía y Pacífica (figura 3); la frecuencia relativa de anemocoria aumentó desde la región Pacífica hasta la región Caribe y Magdalena Alto, y la frecuencia relativa de sinzoocoria aumentó desde las regiones

Caribe y Magdalena Alto hasta la región Amazónica. Asimismo, la abundancia relativa mostró resultados similares para la endozoocoria y anemocoria, aunque la región Andina mostró un alto valor para la anemocoria, y en general, los rangos intercuartílicos y valores extremos fueron mayores. Las diferencias entre regiones geográficas fueron significativas para la frecuencia relativa y abundancia relativa de endozoocoria ( $H = 30.3, gl = 6, p < 0.001$ ;  $H = 21.3, gl = 6, p = 0.002$ , respectivamente), frecuencia relativa y abundancia relativa de anemocoria ( $H = 30.0, gl = 6, p < 0.001$ ;  $H = 20.1, gl = 6, p = 0.003$  respectivamente) y frecuencia relativa de sinzoocoria ( $H = 17.1, gl = 6, p = 0.009$ ), aunque no para la abundancia relativa de sinzoocoria ( $H = 10.6, gl = 6, p = 0.102$ ).

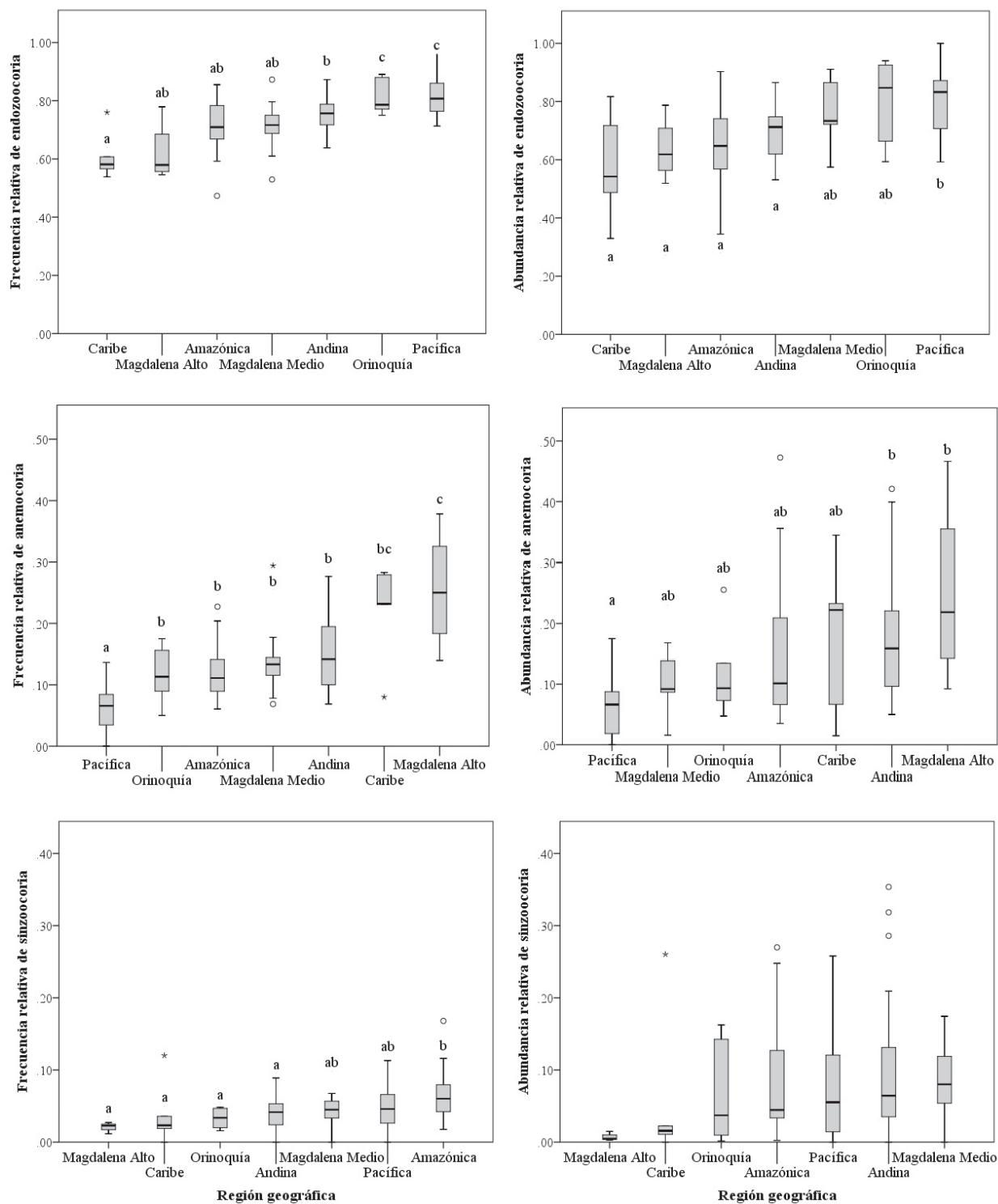
Se encontraron complejas relaciones de afinidad florística entre regiones geográficas (figura 4). Por ejemplo, para la endozoocoria y sinzoocoria las regiones Amazónica, Andina, Caribe y Orinoquía mostraron similitudes entre sí, mientras las regiones

Amazónica, Andina, Caribe y Pacífica mostraron similitudes entre sí para la anemocoria. Por su parte, la región Pacífica mostró similitudes con la región Magdalena Medio para la sinzoocoria. Los valores de stress bruto normalizado fueron bajos, por lo cual las dos primeras dimensiones son adecuadas para mostrar las relaciones entre regiones geográficas (0.010 para la endozoocoria, 0.010 para la anemocoria y 0.016 para la sinzoocoria).

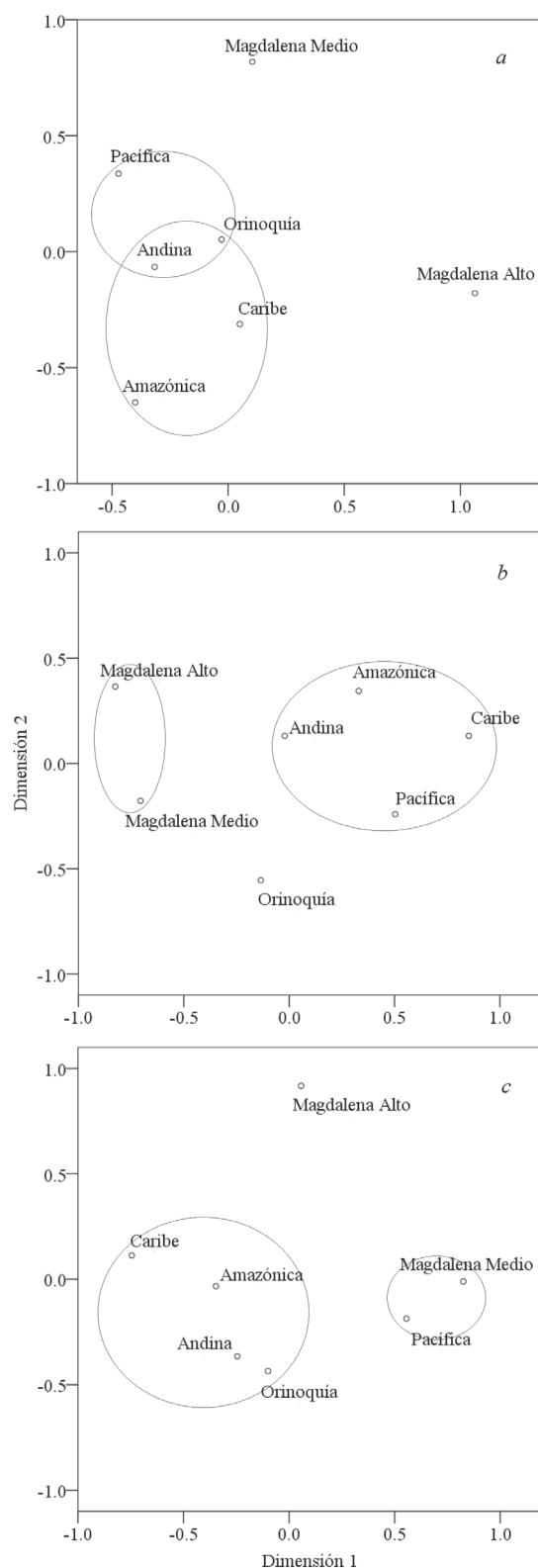
Las familias endozoocóricas mostraron una alta densidad y una amplia distribución entre regiones geográficas, entre ellas Arecaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myristicaceae, Fabaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae y Urticaceae fueron las familias con más alto valor de IVI modificado entre sistemas de dispersión (figura 5). De manera similar, los géneros endozoocóricos mostraron una alta densidad y distribución entre regiones geográficas (figura 6).



**Figura 2.** Análisis de correspondencias entre las regiones geográficas y los sistemas de dispersión para las especies encontradas.



**Figura 3.** Frecuencia relativa y abundancia relativa de endozoocoria, anemocoria y sinizoocoria en relación con la región geográfica. Las letras muestran subgrupos homogéneos como resultado de comparaciones *post hoc* a la prueba de Kruskal-Wallis.



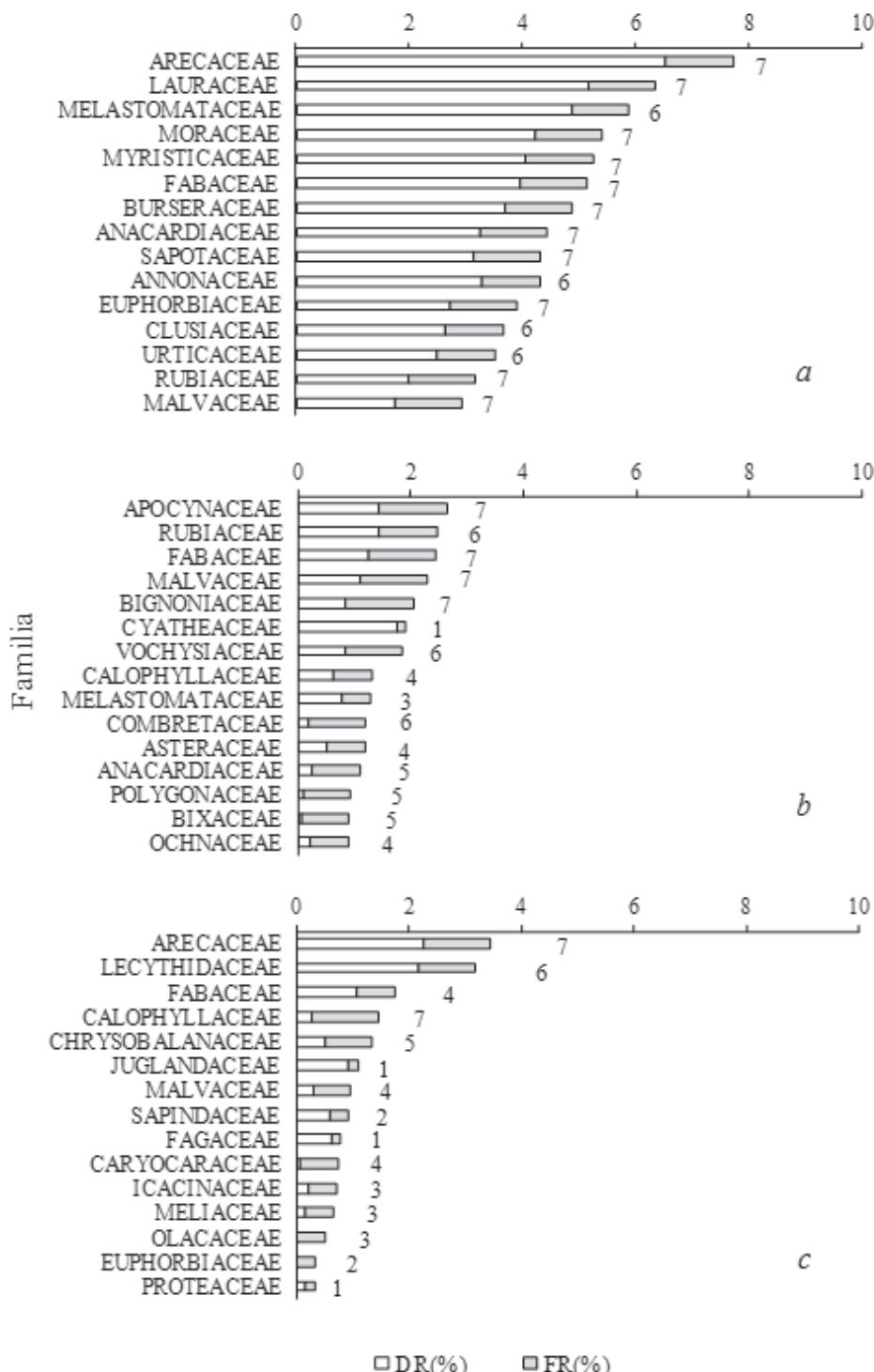
**Figura 4.** Escalamiento multidimensional (MDS) por sistema de dispersión, con base en el estimador Chao-Sørensen utilizando los géneros y sus abundancias; **a.** endozoochoria, **b.** anemocoria, **c.** sinzoochoria.

## DISCUSIÓN

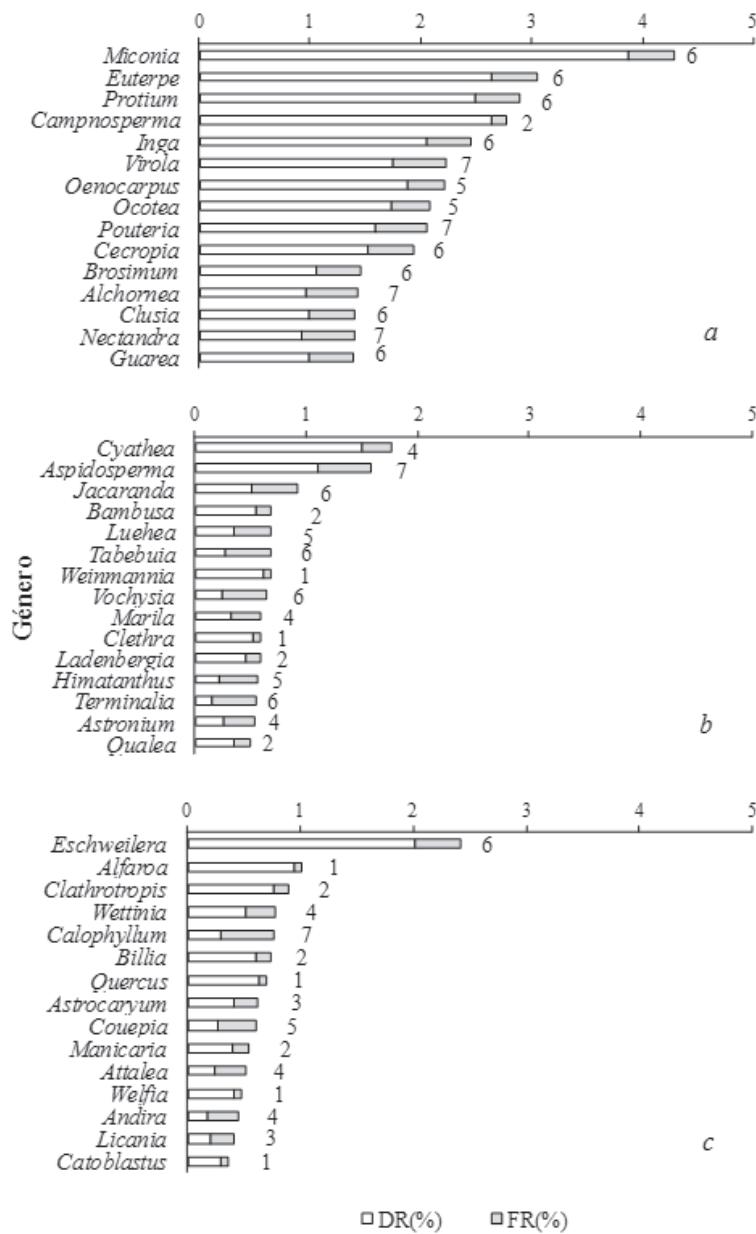
La alta representatividad de la endozoochoria concuerda con estudios realizados sobre distintos ensamblajes de plantas en bosques tropicales (Howe & Smallwood, 1982; Gentry, 1983; Jordano, 2000; Moles *et al.*, 2007). El presente estudio muestra que aun dentro de la región tropical se encuentran diferencias en la representatividad de la endozoochoria y demás sistemas de dispersión en función de las regiones geográficas, las cuales presentan distintas características ecológicas e historias biogeográficas.

La alta representatividad de las especies endozoochoras en las regiones Amazónica, Andina, Magdalena Medio, Orinoquía y Pacífica sugiere que estas regiones comparten características ecológicas que favorecen el establecimiento y persistencia de especies dispersadas por animales. Los altos niveles de precipitación encontrados en estas regiones podrían explicar la alta representatividad de la endozoochoria, tal como se ha encontrado en otros estudios (Howe & Smallwood, 1982; Gentry, 1983; Willson *et al.*, 1989; Jordano, 2000; Butler *et al.*, 2007; Almeida-Neto *et al.*, 2008). Se ha propuesto que la alta densidad del dosel en bosques con alta pluviosidad podría favorecer la persistencia de especies dispersadas por animales, ya que pueden contar con semillas de mayor tamaño (Moles *et al.*, 2007) y, por lo tanto, tener mayores probabilidades para establecerse y persistir en relación con semillas de tamaño pequeño (Westoby *et al.*, 1996; Westoby *et al.*, 2002). Sin embargo, no se descarta la influencia de los frugívoros, que podrían ser más abundantes en bosques con mayores valores de pluviosidad, lo cual favorecería la representatividad de especies e individuos endozoochoros.

La alta representatividad de la anemocoria en las regiones Caribe y Magdalena Alto sugiere que factores ecológicos tales como bajos niveles de precipitación o bajas abundancias de frugívoros podrían disminuir la frecuencia y abundancia de especies dispersadas por animales en estas regiones. Adicionalmente, la marcada estacionalidad en la precipitación de la región



**Figura 5.** Índice de valor de importancia modificado (IVI modificado) para familias que presentan a) endozoocoria, b) anemocoria, c) sinzooocoria. Los números representan el número de regiones geográficas en que se encontró cada familia, para un total de siete regiones. Se muestran las 15 familias con el mayor valor. DR = Densidad relativa, FR = Frecuencia relativa.



**Figura 6.** Índice de valor de importancia modificado (IVI modificado) para géneros a) endozoocóricos, b) anemocóricos, c) sinzooocóricos. Se muestran los 15 géneros con el mayor valor. Los números representan el número de regiones geográficas en que se encontró cada género, para un total de siete regiones. DR = Densidad relativa, FR = Frecuencia relativa.

Caribe podría imponer un límite a la producción de frutos dispersados por frugívoros, como resultado de los altos costos metabólicos involucrados en su construcción (Willson *et al.*, 1989; Tabarelli *et al.*, 2003). La baja representatividad de la sinzooocorria en las regiones Caribe y Magdalena Alto podría estar relacionada con los costos metabólicos para

la construcción de frutos de gran tamaño o con la baja abundancia de dispersores en bosques secos con menor productividad.

En relación con la historia biogeográfica, las afinidades florísticas entre las regiones Amazónica y Orinoquía para la endozoocorria y sinzooocorria,

podrían ser el resultado de la reciente historia que comparten las regiones, al encontrarse en el área cisandina posterior al levantamiento de la cordillera de los Andes (Hernández *et al.*, 1992). De manera similar, las afinidades entre las regiones Magdalena Alto y Magdalena Medio para la anemocoria, Caribe y Pacífica para la anemocoria, y entre las regiones Pacífica y Magdalena Medio para la sinzoocoria, podrían ser el resultado de la historia compartida reciente, al encontrarse en el área transinterandina. En cambio, las afinidades entre las regiones cisandinas y transinterandinas (región Pacífica en relación con la región Orinoquía para la endozoocoria, región Caribe en relación con las regiones Amazónica y Orinoquía para la endozoocoria y sinzoocoria, región Amazónica en relación con las regiones Caribe y Pacífica para la anemocoria) podrían ser el resultado de géneros compartidos anteriormente a la aparición de la cordillera de los Andes. Por su parte, la región Andina muestra afinidades florísticas con las demás regiones, como resultado de la historia común con las tierras bajas neotropicales (Hernández *et al.*, 1992; Young *et al.*, 2002).

Las familias endozoocóricas, que presentaron los mayores valores de densidad relativa y frecuencia relativa (Arecaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myristicaceae, Fabaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae y Urticaceae), coinciden en su mayoría con las familias más representativas en bosques neotropicales (Ter Steege *et al.*, 2000). Es probable que la alta representatividad de estas familias esté relacionada con los procesos de dispersión de semillas mediados por frugívoros. La alta representatividad de géneros endozoocóricos en comparación con los demás sistemas de dispersión también podría estar relacionada con procesos de dispersión mediados por animales. A escalas espaciales y temporales reducidas, varios estudios muestran como la cacería y la fragmentación alteran la composición de las comunidades de frugívoros y sus abundancias, lo que resulta en

una alteración del reclutamiento de especies con distintos sistemas de dispersión y en una alteración de los patrones de diversidad de plantas (Wright, 2003; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Stevenson & Aldana, 2008; Terborgh *et al.*, 2008). Es probable que los frugívoros afecten la composición de las comunidades vegetales a escalas espaciales y temporales mayores.

## CONCLUSIONES

La endozoocoria fue altamente representativa a nivel de especie, género y familia para el país. La historia biogeográfica permite explicar la afinidad florística entre las regiones; sin embargo, las diferencias en sistemas de dispersión podrían explicarse por diferencias ecológicas entre las regiones. En el presente estudio las regiones Amazónica, Andina, Magdalena Medio, Orinoquía y Pacífica presentaron los más altos valores de endozoocoria, mientras las regiones Caribe y Magdalena Alto presentaron los más altos valores de anemocoria y los más bajos de sinzoocoria. Es probable que la menor precipitación de las regiones Caribe y Magdalena Alto, y la alta estacionalidad en la precipitación de la región Caribe influyan negativamente en el reclutamiento y persistencia de especies endozoocóricas y sinzoocóricas. Adicionalmente, la influencia de los frugívoros en la determinación de dichos patrones no se descarta, dado que cambios en su abundancia podrían afectar el reclutamiento y persistencia de especies endozoocóricas y sinzoocóricas.

Para futuros estudios sería de interés profundizar en los mecanismos que determinan los cambios en la representatividad de sistemas de dispersión dentro de los bosques tropicales, en gradientes ambientales y de disturbio antrópico. Asimismo, sería de interés explorar la relación existente entre la representatividad de taxones particulares, y los mecanismos ecológicos que determinan su establecimiento y persistencia en los bosques tropicales.

## AGRADECIMIENTOS

Los integrantes del Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología agradecemos a todas las personas e instituciones que prestaron apoyo logístico y financiero para la toma de datos en campo, incluyendo a Ecopetrol, Colciencias, Banco de la República, Universidad de Los Andes, Primate Conservation Inc., Fundación Margot Marsh, Conservación Internacional, Lincoln Park Zoo. Adicionalmente, agradecemos las contribuciones de dos revisores anónimos.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldana, A.M., Beltrán, M., Torres-Neira, J., & Stevenson, P.R.** (2008). Habitat characterization and population density of brown spider monkeys (*Ateles hybridus*) in Magdalena Valley, Colombia. *Neotropical Primates*, 15(2), 46-50.
- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., & Oliveira-Filho, A.** (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(4), 503-513.
- Butler, D.W., Green, R.J., Lamb, D., McDonald, W.J.F., & Forster, P.I.** (2007). Biogeography of seed-dispersal syndromes, life-forms and seed sizes among woody rain-forest plants in Australia's subtropics. *Journal of Biogeography*, 34(10), 1736-1750.
- Campbell, G., & Skillings, J.H.** (1985). Nonparametric stepwise multiple comparison procedures. *Journal of the American Statistical Association*, 80, 998-1003.
- Cano, A., & Stevenson, P.R.** (2009). Diversidad y composición florística de tres tipos de bosque en la Estación Biológica Caparú, Vaupés. *Colombia Forestal*, 12, 63-80.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., & Shen T.-J.** (2005). A new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8, 149-159.
- Colwell, R.K.** (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, Version 9. User's Guide and application. Recuperado de <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Connell, J.H.** (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En P.J. Den Boer & G.R. Gradwell (eds.). *Dynamics of populations* (pp. 298-312). Wageningen: PUDOC.
- Correa-Gómez, D.F., & Stevenson, P.R.** (2010). Estructura y diversidad de bosques de galería en una sabana estacional de los Llanos Orientales colombianos (Reserva Tomo Grande, Vichada). *Orinoquia*, 14(supl. 1), 31-48.
- Curtis, J.T., & McIntosh, R.P.** (1951). An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32(3), 476-496.
- Gentry, A.H.** (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593.
- Gentry, A.H.** (1983). Dispersal ecology and diversity in Neotropical forest communities. En K. Kubitzki (ed.). *Dispersal and distribution: An international symposium* (pp. 303-314). Hamburg: Paul Parey.
- Gentry, A.H.** (1993). A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest

South America (Colombia, Ecuador, Peru), with supplementary notes on herbaceous taxa. Washington: Conservation International. 895 p.

**Hernández, J.** (1992). Caracterización geográfica de Colombia. En G. Halffter (ed.). La diversidad biológica de Iberoamérica I (pp. 45-53). Xalapa: Acta Zoológica Mexicana.

**Hernández, J., & Sánchez, H.** (1992). Biomas terrestres de Colombia. En G. Halffter (ed.). La diversidad biológica de Iberoamérica I (pp. 153–173). Xalapa: Acta Zoológica Mexicana.

**Hernández, J., Walschburger, T., Ortiz, R., & Hurtado, A.** (1992). Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. En G. Halffter (ed.). La diversidad biológica de Iberoamérica I (pp. 55–103). Xalapa: Acta Zoológica Mexicana.

**Hilty, S.L., & Brown, W.L.** (1986). A guide to the birds of Colombia. Princeton: Princeton University Press. 836 p.

**Howe, H.F., & Smallwood, J.** (1982). Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 201-228.

**IBM Corp.** (2011). IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk: IBM Corp.

**Janzen, D.H.** (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. The American Naturalist, 104, 501-528.

**Jordano, P.** (2000). Fruits and frugivory. En M. Fenner (ed.). Seeds: The ecology of regeneration in plant communities (2<sup>nd</sup> ed.) (pp. 125-165). Wallingford: CABI Publishing.

**Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., & Robles, P.** (1997). Megadiversidad: Los países biológicamente más ricos del Mundo. México: Cemex. 501 p.

**Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., Mayfield, M.M., Pitman, A., Wood, J.T., & Westoby, M.** (2007). Global patterns in seed size. Global Ecology and Biogeography, 16(1), 109-116.

**Nathan, R., & Muller-Landau, H.C.** (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology & Evolution, 15(7), 278-285.

**Nuñez-Iturri, G., Olsson, O., & Howe, H.F.** (2008). Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. Biological Conservation, 141(6), 1536-1546.

**Pennington, T.D., Reynel, C., & Daza, A.** (2004). Illustrated guide to the trees of Peru. Sherborne: DH books. 848 p.

**Ridley, H.N.** (1930). The dispersal of plants throughout the world. Ashford: Reeve. 744 p.

**Stevenson, P.R., & Aldana, A.M.** (2008). Potential effects of Ateline extinction and forest fragmentation on plant diversity and composition in the western Orinoco basin, Colombia. International Journal of Primatology, 29(2), 365-377.

**Stevenson P.R., Quiñones, M.J., & Castellanos, M.C.** (2000). Guía de frutos de los bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia. Bogotá: Asociación para La Defensa de La Macarena – IUCN. 467 p.

- Stevenson, P.R., & Rodríguez, M.E.** (2008). Determinantes de la composición florística y efecto de borde en un fragmento de bosque en el Guaviare, Amazonía colombiana. *Colombia Forestal*, 11, 5-17.
- Stevenson, P.R., Suescún, M., Aldana, A.M., Cano, A., Umaña, M.N., Correa, D., Casas, L.F., & Villanueva, B.** (2012). Diversidad arbórea en bosques de tierras bajas en Colombia: Efectos del ambiente, las perturbaciones y la geografía. *Hipótesis*, 12, 29-35.
- Stevenson, P.R., Suescún, M., & Quiñones, M.J.** (2004). Characterization of forest types at the CIEM, Timigua Park, Colombia. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia*, 14, 1-20.
- Tabarelli, M., Vicente, A., & Barbosa, D.C.A.** (2003). Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 53(2), 197–210.
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N.C.A., Cornejo, F.H., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E.G., & Paine, C.E.T.** (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(6), 1757-1768.
- Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., van Andel, T., Duivenvoorden, J., de Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P., & Mori, S.** (2000). An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology*, 16(6), 801-828.
- Umaña, M.N., Norden, N., Cano, A., & Stevenson, P.R.** (2012). Determinants of plant community assembly in a fine-grained mosaic of landscape units in Central Amazonia: ecological and phylogenetic perspectives. *PLoS ONE*, 7(9), e45199.
- Vallejo-Joya, M.I., Londoño-Vega, A.C., López-Camacho, R., Galeano, G., Álvarez-Dávila, E., & Devia-Álvarez, W.** (2005) Establecimiento de parcelas permanentes en bosques de Colombia. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 310 p.
- Van der Pijl, L.** (1972). Principles of dispersal in higher plants (2<sup>nd</sup> ed.). Nueva York: Springer-Verlag. 162 p.
- Van Roosmalen, M.G.M.** (1985). Fruits of the Guianan Flora. Wageningen: Institute of Systematic Botany, Utrecht University. 483 p.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., & Wright, I.J.** (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Westoby, M., Leishman, M. & Lord, J.** (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, 1309–1318.
- Willson, M.F., Irvine, A.K., & Walsh, N.G.** (1989). Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica*, 21(2), 133-147.
- Wright, S.J.** (2003). The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1), 73-86.
- Young, K.R., Ulloa, C., Lutelyn, J.L., & Knapp, S.** (2002). Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *The Botanical Review*, 68(1), 4-21.

**Anexo 1.** Sistemas de dispersión propuestos (endozoocoria, anemocoria, sinzoocoria) para los géneros encontrados en las 101 parcelas de vegetación del presente estudio. Algunos géneros presentan más de un sistema de dispersión, por contener especies clasificadas en sistemas distintos (e.g. Anemocoria en *Cordia alliodora* y endozoocoria en las demás especies del género *Cordia*)

### Endozoocoria

*Abarema, Abuta, Acanthocereus, Aegiphila, Affonsea, Agonandra, Aiouea, Albizia, Alchornea, Alchorneopsis, Albertia, Allophylus, Amaioua, Ampelocera, Ampelozizyphus, Amphidasya, Amyris, Anacardium, Aniba, Annona, Anomospermum, Anthodiscus, Antrocaryon, Apeiba, Ardisia, Bactris, Banara, Batesia, Batocarpus, Beilschmiedia, Bellucia, Bixa, Blakea, Bocageopsis, Bocconia, Borojoa, Botryarrhena, Brosimum, Buchenavia, Bunchosia, Bursera, Byrsinima, Calycolpus, Calyptranthes, Calyptrogyne, Campnosperma, Campomanesia, Cananga, Capparis, Carica, Caryodaphnopsis, Casearia, Cassia, Cassipourea, Castilla, Cathedra, Cavendishia, Cecropia, Celtis, Ceroxylon, Cestrum, Cheiloclinium, Chelyocarpus, Chomelia, Chondrodendron, Chromolucuma, Chrysochlamys, Chrysophyllum, Cinnamomum, Citharexylum, Citronella, Clarisia, Clavija, Clidemia, Clusia, Coccoloba, Compso-neura, Conceveiba, Connarus, Conostegia, Copaifera, Cordia, Cornus, Cornutia, Couma, Coussapoa, Coussarea, Crateva, Cremastosperma, Crepidospermum, Crescentia, Cupania, Curatella, Cybianthus, Cymbopetalum, Dacryodes, Daphnopsis, Dendrobangia, Dendropanax, Dialium, Dichapetalum, Diclinanona, Dicranostyles, Dilodendron, Diospyros, Discophora, Doliocarpus, Drimys, Drypetes, Duguetia, Dulacia, Dunalia, Duroia, Dussia, Dys-tovomita, Ecclinusa, Elaeoluma, Emmotum, Endlicheria, Enterolobium, Ephedranthus, Erythrina, Erythroxylum, Eugenia, Euplassa, Euterpe, Exarata, Faramea, Ficus, Freziera, Fusaea, Gaiadendron, Garcinia, Gaultheria, Geissanthus, Genipa, Geonoma, Gloeospermum, Glycydendron, Gnetum, Gouphia, Guapira, Guarea, Guatteria, Guazuma, Guettarda, Gustavia, Hampea, Hasseltia, Hebepepalum, Hedyosmum, Heisteria, Helianthostylis, Heliostylis, Henriettea, Henriettella, Hernandia, Herrania, Hesperomeles, Hieronyma, Hippotis, Hirtella, Hortia, Huertea, Huilaea, Humiria, Humiriastrum, Hymenaea, Hyperbaena, Ilex, Inga, Iochroma, Iriartea, Iryanthera, Isertia, Jacaratia, Lacistema, Lacimellea, Lacunaria, Laetia, Leandra, Lecointea, Leonia, Licania, Licaria, Lindackeria, Lissocarpa, Loreya, Lorostemon, Lozanella, Lozania, Lunania, Maclura, Macoubea, Magnolia, Malanea, Malmea, Malpighia, Manilkara, Mappia, Maprounea, Maquira, Marcgravia, Margaritaria, Maripa, Marlirea, Matayba, Matisia, Mauria, Mauritia, Mauritiella, Mayna, Maytenus, Meliosma, Metteniusa, Mezilaurus, Miconia, Micrandra, Micropholis, Minquartia, Morisonia, Moronobea, Mortoniodendron, Morus, Mouriri, Moutabea, Myrcia, Myrcianthes, Myrciaria, Myrica, Myrsine, Naucleopsis, Nealchornea, Nectandra, Neea, Neoptychocarpus, Norantea, Ocotea, Oenocarpus, Ophiocaryon, Oreopanax, Ormosia, Ossaea, Osteophloeum, Otoba, Ouratea, Oxandra, Pagamea, Palicourea, Parahancornia, Parinari, Parkia, Paullinia, Pentagonia, Pera, Perebea, Pereskia, Perrottetia, Persea, Phenakospermum, Phoebe, Phragmotheca, Picramnia, Pinzona, Piper, Pithecellobium, Pleurisanthes, Pleurothyrium, Plinia, Podocarpus, Posoqueria, Poulsenia, Pourouma, Pouteria, Pradosia, Prestoea, Protium, Prunus, Pseudoconnarus, Pseudolmedia, Pseudomalmea, Pseudoxandra, Psidium, Psychotria, Quararibea, Quassia, Quiina, Randia, Raphia, Rauvolfia, Retiniphyllum, Rhamnus, Rhigospira, Rhodostemonodaphne, Rhus, Richeria, Rollinia, Roucheria, Rourea, Ruagea, Rudgea, Ruizodendron, Ruptiliocarpon, Ryania, Sabal, Sabicea, Sacoglottis, Sagotia, Salacia, Sandwithia, Sapum, Sarcaulus, Sarcorhachis, Satyria, Saurauia, Schefflera, Schistostemon, Schlegelia, Schoenobiblus, Sciadodendron, Simaba, Simarouba, Siparuna, Sloanea, Socratea, Solanum, Sorocea, Souroubea, Spondias, Staphylea, Stemmadenia, Stenanona, Stephanopodium, Sterculia, Strychnos, Stryphnodendron, Stylogyne, Styrax, Swartzia, Syagrus, Symphonia, Symplocos, Tabernaemontana, Talisia, Tapirira, Tapura, Ternstroemia, Tetracera, Tetragastris, Tetrastylium, Tetrathylicium, Tetrorchidium, Theobroma, Thibaudia, Tontelea, Topobea, Tournefortia, Touroulia, Tovomita, Trattinnickia, Trema, Trichilia, Trichostigma, Trigynaea, Trophis, Trymatococcus, Unionopsis, Urera, Uribea, Vantanea, Viburnum, Virola, Vismia, Vitex, Vouarana, Xanthosoma, Xylopia, Xylosma, Zanthoxylum, Zuelania.*

### Anemocoria

*Acacia, Adenocalymma, Albizia, Alnus, Alseis, Alsophila, Alzatea, Anemopaegma, Anthodon, Antonia, Apuleia, Aristolochia, Arrabidaea, Aspidosperma, Astronium, Axinaea, Baccharis, Bambusa, Banisteriopsis, Barnadesia, Bejaria, Bombacopsis, Bombax, Bonyunia, Buddleja, Callisthene, Calycophyllum, Campsiandra, Capirona, Caripa, Cariniana, Cavanillesia, Cedrela, Cedrelinga, Ceiba, Centrolobium, Centronia, Cespedesia, Chimarrhis, Chloroleucon, Cinchona, Clethra, Clibadium, Cochlospermum, Combretum, Condaminea, Cordia, Couratari, Cou-tarea, Critoniopsis, Cuatrecasasiadendron, Cuspidaria, Cyathea, Cydista, Cyphostyla, Dalbergia, Derris, Dicksonia, Dicorynia, Dioicodendron, Diplopterys, Diplotropis, Elaeagia, Entada, Erato, Eriotheca, Erisma, Escallonia, Euceraea, Ferdinandusa, Fissicalyx, Forsteronia, Godoya, Gordonia, Gouania, Graffenrieda, Gyrocarpus, Haematoxylum, Heliocarpus, Heteropteris, Himatanthus, Hippocratea, Hiraea, Homalium, Huberodendron, Hydrangea, Hymenolobium, Jacaranda, Joosia, Ladenbergia, Lippia, Lonchocarpus, Luehea, Lueheopsis, Machaerium, Macrocnemum, Malouetia, Marila, Mascagnia, Memora, Meriania, Mikania, Mimoso, Mollia, Monopteryx, Myroxylon, Ochoterenaea, Ochroma, Pachira, Paragonia, Paragynoxys, Peltogyne, Phenax, Phryganocydia, Piptocarpha, Piptocoma, Platycarpum, Platymiscium, Platypodium, Plumeria, Poeppigia, Pollalesta, Prionostemma, Pseudobombax, Pseudopiptadenia, Pterocarpus, Qualea, Remijia, Rhytidanthera, Rondeletia, Roupala, Ruizterania, Ruprechtia, Rustia, Schizolobium, Seguieria, Senna, Sessea, Simira, Sphaeropteris, Sterigmapetalum, Tabebuia, Tachia, Tachigali, Taralea, Tepuianthus, Terminalia, Tessmannianthus, Tetrapteryx, Tibouchina, Trichipteris, Trichomanes, Trichospermum, Triplaris, Vatairea, Verbesina, Vochysia, Warszewiczia, Weinmannia, Wittmackanthus, Xylophragma.*

### Sinzoocoria

*Aldina, Alfaroa, Andira, Aptandra, Astrocaryum, Attalea, Billia, Calatola, Calophyllum, Carapa, Caryocar, Caryodendron, Catoblastus, Catostemma, Clarisia, Clathrotropis, Couepia, Couroupita, Dictyocaryum, Dipteryx, Eschweilera, Grias, Lecythis, Licania, Mangifera, Manicaria, Omphalea, Pachira, Panopsis, Parinari, Poraqueiba, Quercus, Scleronema, Wallacea, Welfia, Wetinia, Zamia.*

**Anexo 2.** Frecuencia relativa (FR) y abundancia relativa (AR) de sistemas de dispersión para 101 parcelas de vegetación de una hectárea establecidas en Colombia. Endozoocoria (Endo), anemocoria (Anemo), sinzoocoria (Sinzo), hidrocoria (Hidro).

Código Parcela	Región	Endo (FR)	Anemo (FR)	Sinzo (FR)	Hidro (FR)	Endo (AR)	Anemo (AR)	Sinzo (AR)	Hidro (AR)
AMagd1	Magdalena Alto	0.55	0.27	0.02	0.00	0.61	0.25	0.00	0.00
AMagd2	Magdalena Alto	0.57	0.38	0.03	0.00	0.52	0.47	0.00	0.00
AMagd3	Magdalena Alto	0.59	0.23	0.02	0.00	0.63	0.09	0.01	0.00
Ama1	Pacífica	0.83	0.03	0.09	0.01	0.67	0.03	0.26	0.00
Ama2	Pacífica	0.71	0.04	0.11	0.03	0.59	0.06	0.24	0.03
Anchi1	Pacífica	0.82	0.14	0.02	0.00	0.74	0.17	0.05	0.00
Anchi2	Pacífica	0.87	0.08	0.03	0.00	0.84	0.11	0.03	0.00
Asta1	Pacífica	0.82	0.03	0.07	0.00	0.82	0.01	0.13	0.00
BSanJ	Pacífica	0.77	0.08	0.06	0.02	0.75	0.07	0.11	0.01
Betul1	Andina	0.76	0.14	0.08	0.00	0.58	0.07	0.35	0.00
Betul2	Andina	0.82	0.10	0.08	0.00	0.63	0.05	0.32	0.00
Cachim	Magdalena Medio	0.69	0.08	0.06	0.02	0.89	0.01	0.05	0.00
CapCo1	Amazónica	0.78	0.06	0.07	0.02	0.70	0.04	0.16	0.02
CapCo2	Amazónica	0.83	0.08	0.04	0.00	0.75	0.08	0.10	0.02

Código Parcela	Región	Endo (FR)	Anemo (FR)	Sinzo (FR)	Hidro (FR)	Endo (AR)	Anemo (AR)	Sinzo (AR)	Hidro (AR)
CapIg1	Amazónica	0.47	0.18	0.12	0.07	0.34	0.25	0.17	0.12
CapIg2	Amazónica	0.60	0.10	0.17	0.04	0.48	0.10	0.25	0.12
CapTe1	Amazónica	0.75	0.11	0.07	0.02	0.76	0.09	0.08	0.02
CapTe2	Amazónica	0.82	0.09	0.07	0.01	0.70	0.06	0.13	0.02
Certe1	Pacífica	0.80	0.07	0.04	0.00	0.84	0.06	0.06	0.00
Certe2	Pacífica	0.78	0.10	0.04	0.00	0.84	0.09	0.04	0.00
Certe3	Pacífica	0.80	0.07	0.05	0.00	0.83	0.10	0.03	0.00
Chiri2	Amazónica	0.63	0.10	0.07	0.05	0.41	0.14	0.04	0.07
Chiri3	Amazónica	0.68	0.08	0.07	0.02	0.50	0.07	0.11	0.01
Chiri4	Amazónica	0.68	0.10	0.08	0.01	0.50	0.07	0.18	0.00
Chiri5	Amazónica	0.69	0.12	0.06	0.01	0.51	0.11	0.20	0.00
Chiri6	Amazónica	0.73	0.15	0.02	0.02	0.73	0.06	0.02	0.11
Cimit	Magdalena Medio	0.71	0.13	0.03	0.03	0.63	0.17	0.06	0.04
Combe	Andina	0.73	0.21	0.01	0.00	0.72	0.22	0.01	0.00
Cuang	Pacífica	0.73	0.09	0.05	0.09	0.90	0.02	0.00	0.06
Cucut	Andina	0.71	0.22	0.01	0.00	0.53	0.42	0.02	0.00
Divis	Andina	0.76	0.17	0.05	0.00	0.74	0.16	0.09	0.00
ElCei	Caribe	0.61	0.23	0.04	0.00	0.54	0.22	0.02	0.00
Faral1	Andina	0.79	0.08	0.08	0.01	0.57	0.06	0.29	0.01
Faral2	Andina	0.81	0.09	0.05	0.01	0.74	0.12	0.06	0.00
Flore	Andina	0.77	0.07	0.04	0.01	0.82	0.05	0.03	0.00
Gonza	Andina	0.73	0.11	0.09	0.00	0.72	0.10	0.16	0.00
Guand	Pacífica	0.89	0.05	0.03	0.00	0.92	0.08	0.00	0.00
Karag1	Andina	0.66	0.25	0.04	0.00	0.70	0.17	0.09	0.00
Karag2	Andina	0.77	0.16	0.04	0.00	0.75	0.08	0.14	0.00
Lindo	Orinoquía	0.89	0.09	0.02	0.00	0.93	0.07	0.00	0.00
Macar1	Amazónica	0.86	0.10	0.02	0.00	0.90	0.04	0.03	0.00
Macar2	Amazónica	0.63	0.20	0.03	0.07	0.60	0.36	0.00	0.03
Macar3	Amazónica	0.81	0.14	0.02	0.01	0.62	0.32	0.02	0.00
Macar4	Amazónica	0.80	0.13	0.04	0.00	0.86	0.06	0.02	0.00
Macar5	Amazónica	0.80	0.11	0.02	0.02	0.89	0.08	0.01	0.01
Macar6	Amazónica	0.79	0.10	0.03	0.02	0.80	0.05	0.02	0.01
Macar7	Amazónica	0.82	0.12	0.03	0.01	0.82	0.12	0.03	0.00
MagMP	Magdalena Medio	0.53	0.29	0.00	0.12	0.91	0.06	0.00	0.02
Maniz	Andina	0.64	0.28	0.02	0.00	0.65	0.22	0.01	0.00
Mariq	Magdalena Alto	0.78	0.14	0.01	0.00	0.79	0.19	0.00	0.00
Momp	Caribe	0.57	0.28	0.02	0.00	0.49	0.23	0.01	0.00
MoViv	Andina	0.75	0.21	0.00	0.00	0.59	0.40	0.00	0.00
MorSu	Andina	0.79	0.15	0.03	0.00	0.62	0.26	0.09	0.00

Código Parcela	Región	Endo (FR)	Anemo (FR)	Sinzo (FR)	Hidro (FR)	Endo (AR)	Anemo (AR)	Sinzo (AR)	Hidro (AR)
Orqui1	Andina	0.76	0.09	0.05	0.01	0.71	0.10	0.16	0.00
Orqui2	Andina	0.81	0.10	0.05	0.00	0.79	0.11	0.08	0.00
Orqui3	Andina	0.77	0.08	0.08	0.00	0.60	0.12	0.21	0.00
Pnare	Magdalena Medio	0.87	0.07	0.02	0.00	0.86	0.09	0.04	0.00
Palma	Andina	0.82	0.11	0.05	0.00	0.78	0.09	0.12	0.00
Pampa	Orinoquía	0.88	0.05	0.02	0.00	0.89	0.08	0.02	0.00
Pelay	Caribe	0.54	0.23	0.00	0.00	0.82	0.07	0.00	0.00
PutumF	Andina	0.78	0.16	0.04	0.00	0.71	0.23	0.05	0.00
PutumM	Andina	0.82	0.12	0.03	0.00	0.77	0.14	0.05	0.00
PutumB	Amazónica	0.78	0.08	0.05	0.01	0.74	0.14	0.04	0.01
Quinc1	Magdalena Medio	0.80	0.12	0.05	0.00	0.75	0.14	0.10	0.00
Quinc2	Magdalena Medio	0.72	0.13	0.07	0.01	0.72	0.09	0.13	0.01
Quinc3	Magdalena Medio	0.75	0.12	0.04	0.01	0.73	0.09	0.12	0.01
Quinc4	Magdalena Medio	0.72	0.18	0.06	0.00	0.72	0.16	0.08	0.00
Rasgo	Andina	0.72	0.13	0.06	0.00	0.62	0.22	0.09	0.00
RiMan	Magdalena Medio	0.61	0.14	0.04	0.00	0.57	0.13	0.17	0.00
RiBla	Andina	0.65	0.24	0.02	0.00	0.63	0.27	0.01	0.00
Sajal1	Pacífica	0.89	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Sajal2	Pacífica	1.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00
Saler1	Pacífica	0.74	0.09	0.07	0.04	0.67	0.08	0.12	0.02
Saler2	Pacífica	0.75	0.06	0.06	0.03	0.65	0.09	0.12	0.02
Salen	Andina	0.74	0.18	0.01	0.00	0.80	0.15	0.01	0.00
SaMar	Caribe	0.58	0.28	0.02	0.00	0.33	0.35	0.02	0.00
SaRaf	Andina	0.87	0.07	0.02	0.01	0.86	0.09	0.04	0.00
SaSeb	Andina	0.73	0.18	0.04	0.00	0.73	0.17	0.04	0.00
SaRos	Orinoquía	0.78	0.16	0.05	0.00	0.94	0.05	0.01	0.00
SanJu	Pacífica	0.85	0.04	0.07	0.00	0.83	0.02	0.12	0.00
Tatam1	Andina	0.71	0.14	0.05	0.00	0.67	0.20	0.04	0.00
Tatam2	Andina	0.70	0.17	0.03	0.00	0.73	0.18	0.06	0.00
ToGra1	Orinoquía	0.75	0.18	0.04	0.00	0.59	0.26	0.14	0.00
ToGra2	Orinoquía	0.77	0.13	0.05	0.00	0.66	0.13	0.16	0.00
ToGra3	Orinoquía	0.79	0.09	0.03	0.00	0.81	0.10	0.06	0.00
Truen	Amazónica	0.74	0.09	0.04	0.00	0.77	0.08	0.04	0.00
Turbo	Caribe	0.76	0.08	0.12	0.00	0.72	0.01	0.26	0.00
Ucuma	Andina	0.66	0.26	0.03	0.00	0.56	0.36	0.04	0.00
MedCa1	Amazónica	0.69	0.13	0.08	0.04	0.70	0.12	0.09	0.02
MedCa2	Amazónica	0.72	0.10	0.10	0.03	0.73	0.10	0.08	0.05
MedCa3	Amazónica	0.68	0.15	0.06	0.05	0.69	0.17	0.04	0.06
MedCa4	Amazónica	0.60	0.19	0.08	0.07	0.63	0.21	0.04	0.10
MedCa5	Amazónica	0.59	0.20	0.06	0.07	0.61	0.24	0.03	0.08
MedCa6	Amazónica	0.63	0.13	0.06	0.10	0.57	0.25	0.03	0.11

Código Parcela	Región	Endo (FR)	Anemo (FR)	Sinzo (FR)	Hidro (FR)	Endo (AR)	Anemo (AR)	Sinzo (AR)	Hidro (AR)
MedCa7	Amazónica	0.67	0.16	0.09	0.05	0.62	0.21	0.08	0.06
MedCa8	Amazónica	0.64	0.23	0.05	0.07	0.60	0.26	0.04	0.05
MedCa9	Amazónica	0.69	0.13	0.11	0.04	0.66	0.14	0.10	0.06
ZafiAl	Amazónica	0.67	0.07	0.09	0.00	0.50	0.04	0.27	0.00
ZafiRe	Amazónica	0.71	0.08	0.08	0.02	0.60	0.09	0.17	0.02
ZafiTf	Amazónica	0.75	0.06	0.07	0.01	0.65	0.06	0.13	0.01
ZafiVa	Amazónica	0.75	0.11	0.05	0.03	0.42	0.47	0.04	0.00