

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

Patterns of frequency and abundance of plant dispersal systems in Colombian forests and its relationship with the geographical regions of the country

Título corto: Patrones de sistemas de dispersión en Colombia

RESUMEN

El estudio de los sistemas de dispersión de las plantas permite entender la regeneración de los bosques, la dinámica poblacional de las plantas y las relaciones ecológicas que emergen dentro de los ecosistemas. En el presente estudio analizamos 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 representatividad cambió entre las distintas regiones geográficas. Estos cambios podrían explicarse a partir de diferencias ecológicas entre las regiones.

Palabras clave: abundancia relativa, anemocoria, endozoocoria, frecuencia relativa, índice de valor de importancia, afinidades florísticas, sinzoocoria.

ABSTRACT

The study of plant dispersal systems allows the 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 information of the identity and abundance of plants found in 101 vegetation plots of 1-ha, we explored the changes in the relative frequency and relative abundance of plant dispersal systems between geographic regions. Additionally, we explored the floristic affinities between regions and the representativeness of families and genera per dispersal system. Endozoochory was highly representative in different taxonomic levels (species, genus, family), and its representativeness changed between the different geographic regions. Those changes could be explained based on ecological differences between regions.

Key words: relative abundance, anemochory, endozoochory, relative frequency, importance value index, floristic affinities, synzoochory.

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 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 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 analizamos los patrones 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: 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 METODOS

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; Umaña *et al.*, 2012; Stevenson *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. Las parcelas situadas a una altitud mayor o igual a 1000 m se ubicaron en la región Andina.

Las regiones Amazónica, Andina, Magdalena Alto, Magdalena Medio, Pacífica y Orinoquía se caracterizan por presentar temperaturas medias anuales mayores a 24°C (Hernández, 1992), siendo la región Pacífica 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 diferenciando 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, siendo más estables las condiciones húmedas en el litoral Pacífico (Hernández *et al.*, 1992).

Siguiendo como base 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 (i.e. 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 incluyó frutos secos con propiedades higroscópicas como principal mecanismo de

liberación de semillas. La categoría mirmecocoria incluyó 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 relacionando 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, utilizando 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. 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 endozoocóricos, anemocóricos y sinzoocóricos; y la frecuencia relativa con base en el total de regiones geográficas.
$$\text{IVI modificado} = [(\text{número de individuos por taxón} / \text{número total de individuos}) \times 100] + [(\text{número de regiones geográficas en que aparece determinado taxón} / \text{número total de regiones geográficas}) \times 100]$$
, 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. 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 encontró un complejo patrón en afinidades florísticas entre regiones geográficas (Figura 4). De manera consistente la región Andina mostró disimilitudes en relación con las demás regiones geográficas. La región Amazónica mostró similitudes con la región Pacífica para la endozoocoria y sinzoocoria. Las regiones Magdalena Alto y Magdalena Medio mostraron similitudes entre sí para la endozoocoria y sinzoocoria. Finalmente, la región Caribe mostró similitudes con la región Orinoquía y Magdalena Medio para la anemocoria, y con las regiones Magdalena Alto y 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 (0.03 para la endozoocoria, 0.08 para la anemocoria y 0.18 para la sinzoocoria).

Las familias endozoocóricas mostraron una alta densidad y una amplia distribución entre regiones geográficas, siendo Arecaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myristicaceae, Fabaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Sapotaceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae y Urticaceae 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).

DISCUSIÓN

La alta representatividad de la endozoocoria 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 endozoocoria y demás sistemas de dispersión en función de las regiones geográficas, las cuales presentan distintas características ecológicas y distintas historias biogeográficas.

La alta representatividad de las especies endozoocóricas 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 endozoocoria, 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 alta representatividad de especies e individuos endozoocóricos.

La alta representatividad de la anemocoria en las regiones Caribe y Magdalena Alto, sugiere que factores ecológicos tales como bajos niveles de precipitación y/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 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 sinzoocoria 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 similitudes entre las regiones Magdalena Alto y Magdalena Medio para la endozoocoria; entre las regiones Magdalena Alto, Magdalena Medio y Caribe para la sinzoocoria; y entre las regiones Caribe y Magdalena medio para la anemocoria; serían el resultado de la reciente historia que comparten las regiones al encontrarse en el área transinterandina posterior al levantamiento de la cordillera de los Andes (Hernández *et al.*, 1992). En cambio las afinidades entre la región Pacífica y Amazónica para la endozoocoria y sinzoocoria; y entre la región Caribe y Orinoquía para la anemocoria; serían el resultado de géneros compartidos antes del levantamiento de la cordillera Andina. La separación florística de la región Andina en relación con las demás regiones geográficas sería el resultado de géneros no compartidos, derivados de tierras bajas o de otras latitudes (Hernández *et al.*, 1992; Young *et al.*, 2002).

Las familias típicamente endozoocóricas en el presente estudio, las cuales presentaron los mayores valores de densidad relativa y frecuencia relativa entre regiones (Arecaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myristicaceae, Fabaceae, Burseraceae, Anacardiaceae, Sapotaceae,

Annonaceae, Euphorbiaceae, Clusiaceae, Urticaceae, Rubiaceae y Malvaceae), 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 podría ser el resultado de su persistencia por procesos de dispersión mediados por animales. A escalas espaciales y temporales reducidas, varios estudios muestran cómo 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. 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. Así mismo, 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 published at:
<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* (2nd 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.
- Núñez-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., 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., Suescún, M., & Quiñones, M.J. (2004). Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia, 14, 1-20.

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., & 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.

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-Joyas 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* (2nd 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., Leishman, M. & Lord, J. (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 351, 1309–1318.

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.

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., Luteyn, J.L., & Knapp, S. (2002). Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *The Botanical Review*, 68(1), 4-21.

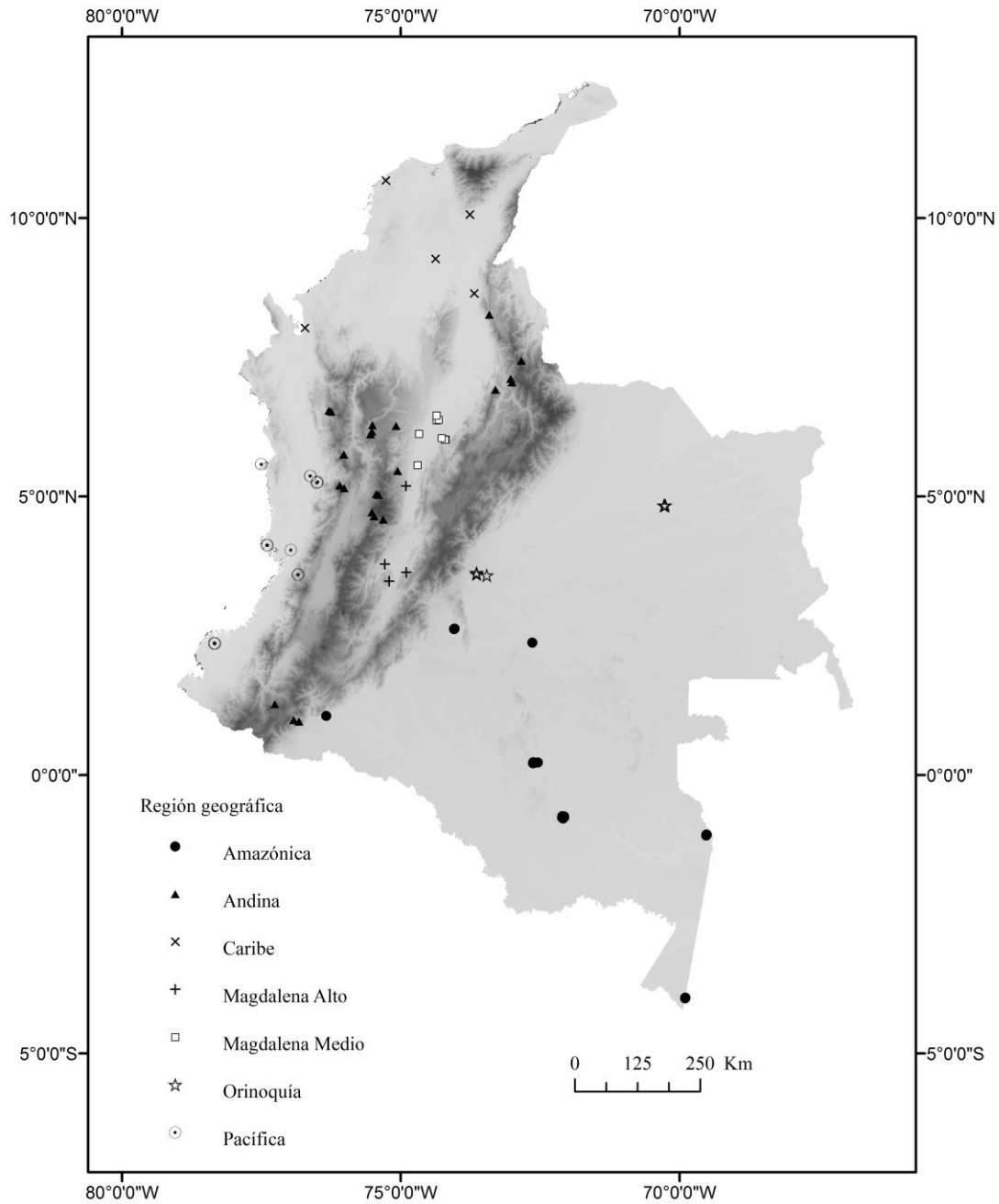


Figura 1. Distribución por región geográfica de 101 parcelas de vegetación de una hectárea, establecidas en Colombia.

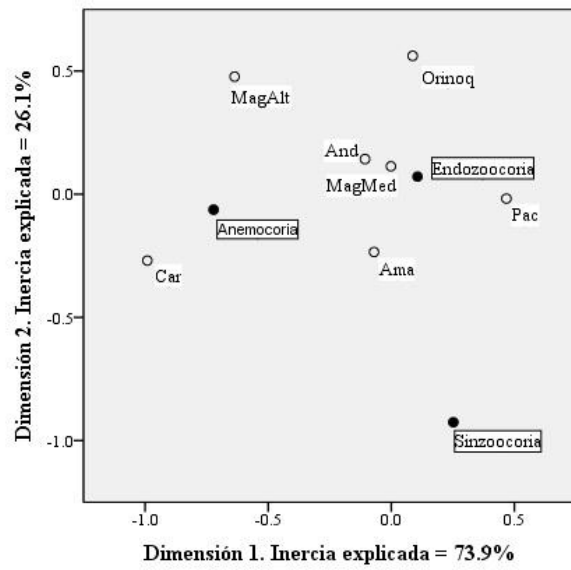


Figura 2. Análisis de correspondencias entre las regiones geográficas y los sistemas de dispersión para las especies encontradas. Región Amazónica (Ama), Andina (And), Caribe (Car), Magdalena Alto (MagAlt), Magdalena Medio (MagMed), Orinoquía (Orinoq) y Pacífica (Pac).

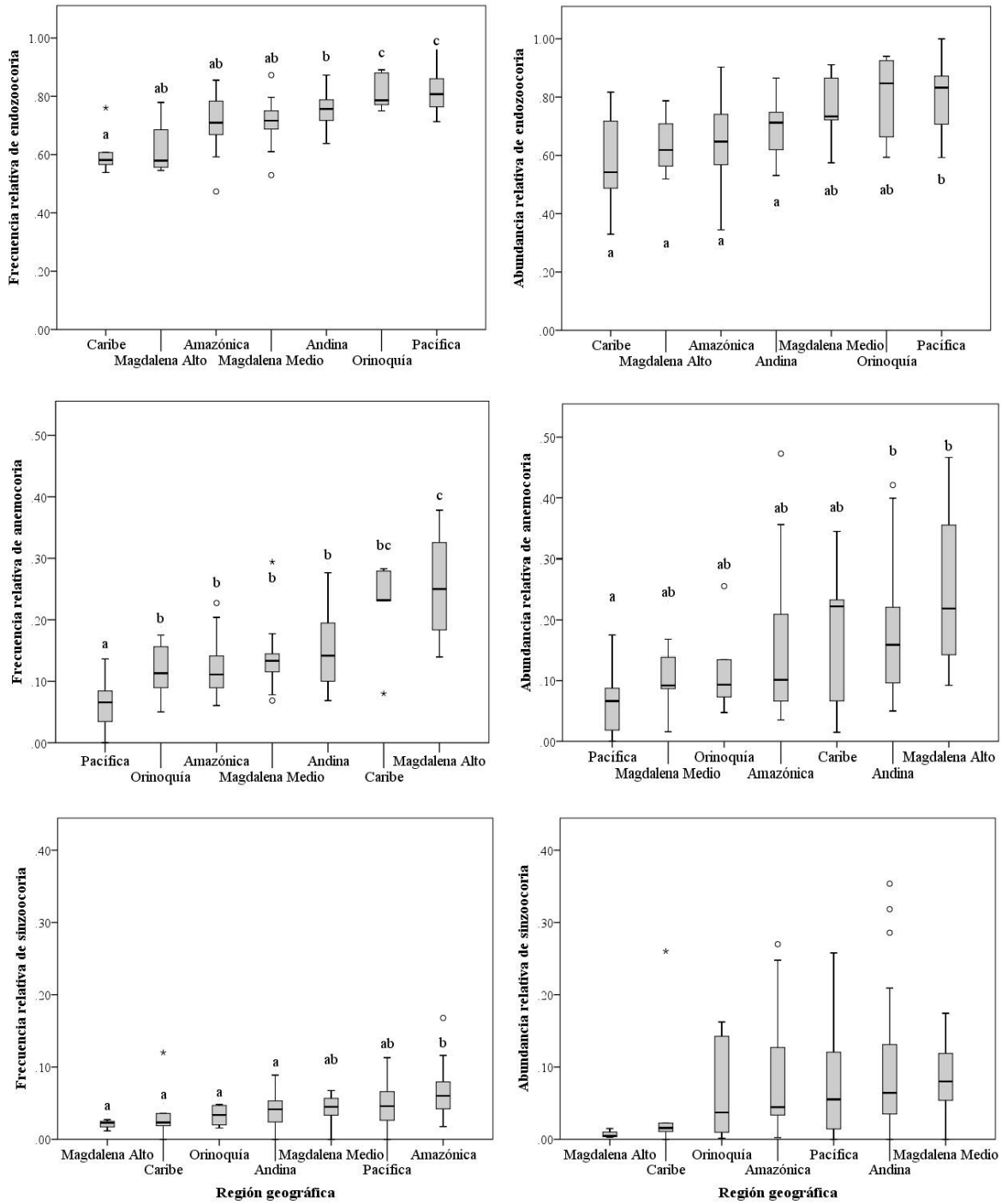


Figura 3. Frecuencia relativa y abundancia relativa de endozooecia, anemocoecia y sinzooecia en relación con la región geográfica. Las letras muestran subgrupos homogéneos como resultado de comparaciones post hoc a la prueba de *Kruskal-Wallis*.

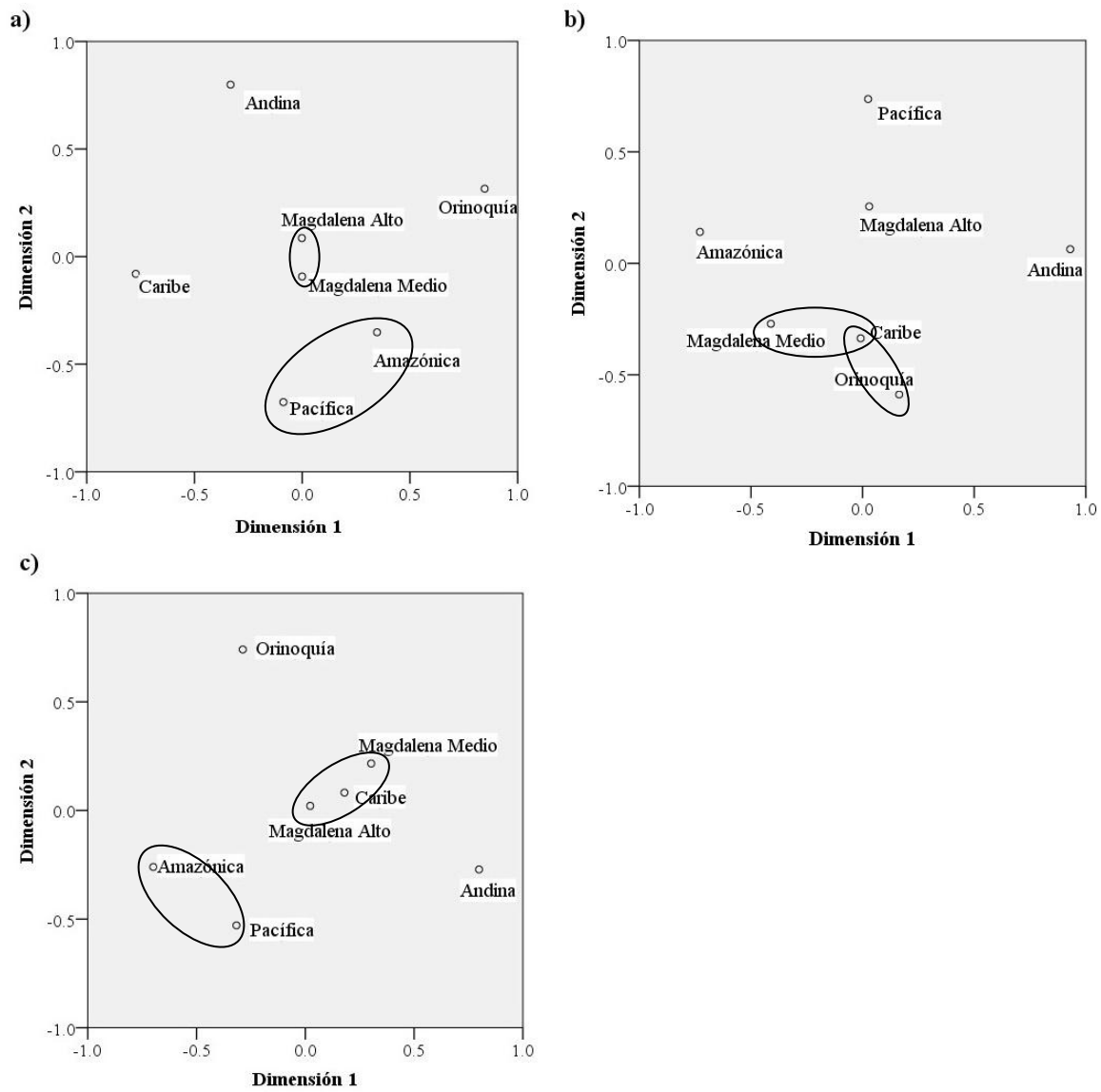


Figura 4. Escalamiento Multidimensional (MDS) por sistema de dispersión, con base en el estimador Chao-Sørensen utilizando los géneros y sus abundancias. a) Endozoocoria, b) Anemocoria, c) Sinzoocoria.

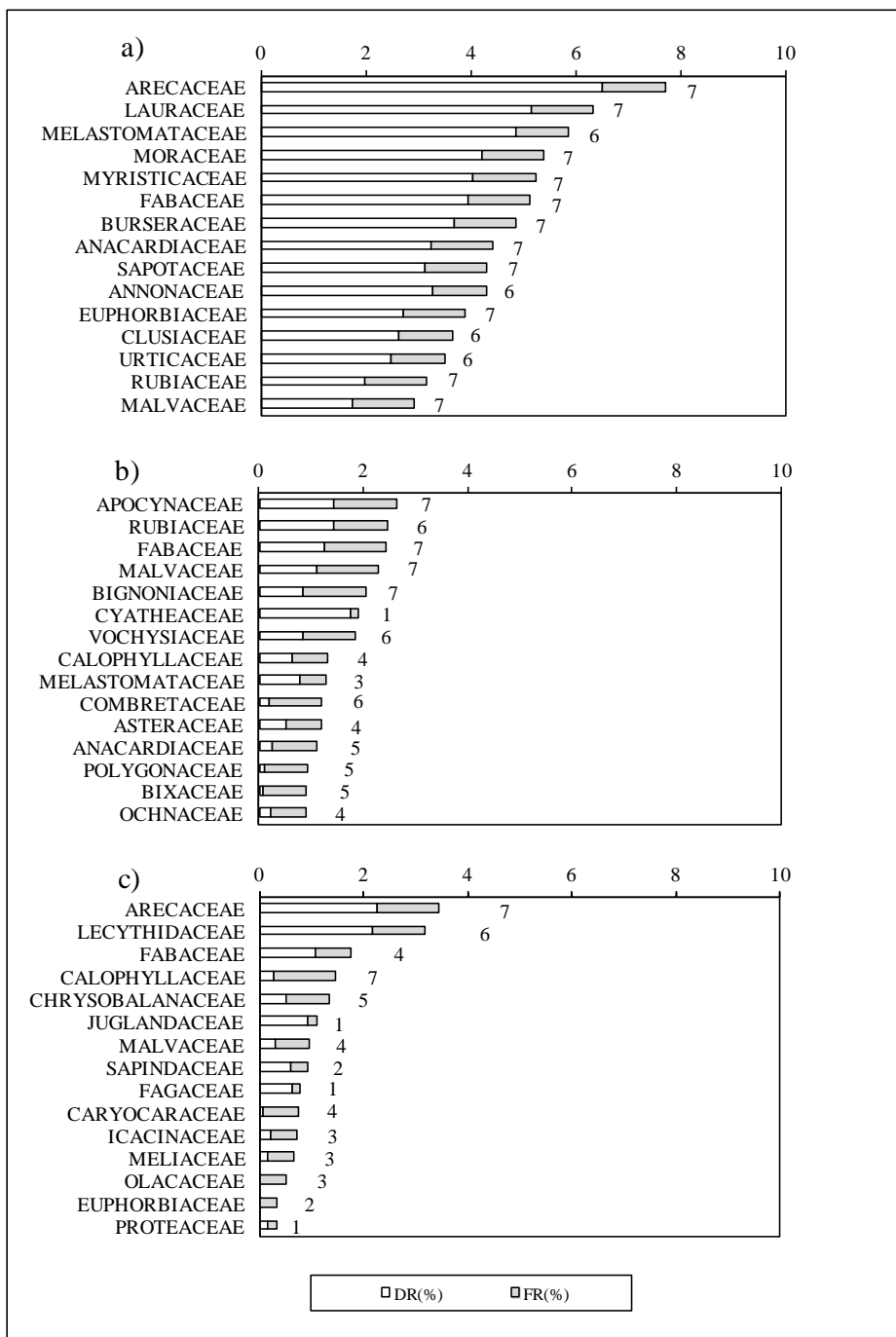


Figura 5. Índice de valor de importancia modificado (IVI modificado) para familias que presentan a) Endozooecoria, b) Anemocoria, c) Sinzooecoria. Los números representan el número de regiones geográficas en que se encontró cada familia, para un total de siete regiones. Se muestran las 15 familias con el mayor valor.

DR = Densidad relativa, FR = Frecuencia relativa.

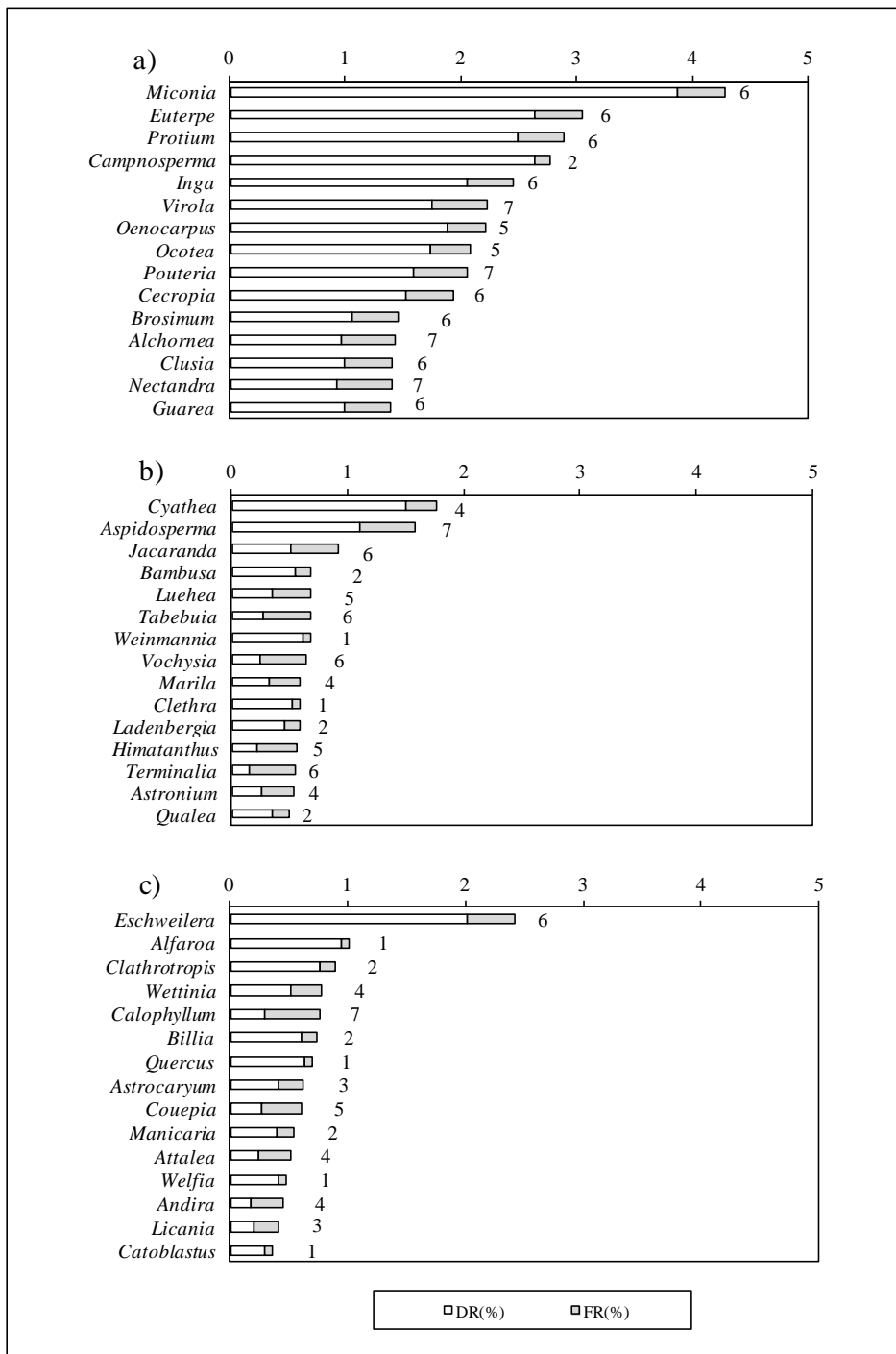


Figura 6. Índice de valor de importancia modificado (IVI modificado) para géneros a) Endozoocóricos, b) Anemocóricos, c) Sinzoocóricos. Se muestran los 15 géneros con el mayor valor. Los números representan el número de regiones geográficas en que se encontró cada género, para un total de siete regiones.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

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, Alibertia, 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, Byrsonima, 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, Compsonera, Conceveiba, Connarus, Conostegia, Copaifera, Cordia, Cornus, Cornutia, Couma, Coussapoa, Coussarea, Crateva, Crematosperma, Crepidospermum, Crescentia, Cupania, Curatella, Cybianthus, Cymbopetalum, Dacryodes, Daphnopsis, Dendrobangia, Dendropanax, Dialium, Dichapetalum, Diclinanona, Dicranostyles, Dilodendron, Diospyros, Discophora, Doliocarpus, Drimys, Drypetes, Dugueta, Dulacia, Dunalia, Duroia, Dussia, Dystovomita, Ecclinusa, Elaeoluma, Emmotum, Endlicheria, Enterolobium, Ephedranthus, Erythrina, Erythroxyllum, Eugenia, Euplassa, Euterpe, Exarata, Faramaea, Ficus, Freziera, Fusaea, Gaiadendron, Garcinia, Gaultheria, Geissanthus, Genipa, Geonoma, Gloeospermum, Glycydendron, Gnetum, Goupia, Guapira, Guarea, Guatteria, Guazuma, Guettarda, Gustavia, Hampea, Hasseltia, Hebepetalum, Hedyosmum, Heisteria, Helianthostylis, Helicostylis, Henriettea, Henriettella, Hernandia, Herrania, Hesperomeles,

Hieronyma, Hippotis, Hirtella, Hortia, Huerteia, Huilaea, Humiria, Humirastrum, Hymenaea, Hyperbaena, Ilex, Inga, Iochroma, Iriarteia, Iryanthera, Isertia, Jacaratia, Lacistema, Lacmellea, 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, Marlierea, Matayba, Matisia, Mauria, Mauritia, Mauritiella, Mayna, Maytenus, Meliosma, Metteniusa, Mezilaurus, Miconia, Micrandra, Micropholis, Minguartia, 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, Pleuranthes, Pleurothyrium, Plinia, Podocarpus, Posoqueria, Poulsonia, Pourouma, Pouteria, Pradosia, Prestoea, Protium, Prunus, Pseudoconnarus, Pseudolmedia, Pseudomalmea, Pseudoxandra, Psidium, Psychotria, Quararibea, Quassia, Quiina, Randia, Raphia, Rauwolfia, Retiniphyllum, Rhamnus, Rhigospira, Rhodostemonodaphne, Rhus, Richeria, Rollinia, Roucheria, Rourea, Ruagea, Rudgea, Ruizodendron, Ruptiliocarpon, Ryania, Sabal, Sabicea, Sacoglottis, Sagotia, Salacia, Sandwithia, Sapium, 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, Tetrastylidium, Tetrathylacium, Tetrochidium, Theobroma, Thibaudia, Tontelea, Topobea, Tournefortia, Touroulia, Tovomita, Trattinnickia, Trema, Trichilia, Trichostigma, Trigynaea, Trophis, Trymatococcus, Unonopsis, Urera, Uribea, Vantanea,

Viburnum, Virola, Vismia, Vitex, Vouarana, Xanthosoma, Xylophia, 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, Caraipa, Cariniana, Cavanillesia, Cedrela, Cedrelinga, Ceiba, Centrolobium, Centronia, Cespedesia, Chimarrhis, Chloroleucon, Cinchona, Clethra, Clibadium, Cochlospermum, Combretum, Condaminea, Cordia, Couratari, Coutarea, Critoniopsis, Cuatrecasasiendron, 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, Mimosa, Mollia, Monopteryx, Myroxylon, Ochoterena, 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, Segueria, Senna, Sessea, Simira, Sphaeropteris, Sterigmapetalum, Tabebuia, Tachia, Tachigali, Taralea, Tepuianthus, Terminalia, Tessmannianthus, Tetrapterys, 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, Wettinia, 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
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
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
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
