



## Efectos de la caza de vertebrados frugívoros sobre la dispersión de semillas en bosques amazónicos de la cuenca del Río Madre de Dios, Perú

### Effects of hunting of frugivorous vertebrates on seed dispersal in Amazonian forests of the Madre de Dios River basin, Peru

Edwin E. Jurado-Rojas <sup>1</sup>; Varun Swamy <sup>2\*</sup>; Juan J. Chillihuani-Coronado <sup>3</sup>

<sup>1</sup> Escuela Profesional de Ingeniería Forestal y Medio Ambiente, Universidad Nacional Amazónica de Madre de Dios, Av. Jorge Chávez 1160. Puerto Maldonado, Madre de Dios, Perú.

<sup>2</sup> San Diego Zoo Wildlife Alliance, Escondido, California, USA.

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias Agrarias, Escuela Profesional de Ingeniería Forestal, Universidad Nacional San Antonio Abad, Jr. Piura 1056, Puerto Maldonado, Perú.

\*Autor de correspondencia: varunswamy@gmail.com

Recibido: 03/04/2022    Aceptado: 20/06/2022    Publicado: 25/07/2022

**Resumen:** Los vertebrados frugívoros en los bosques amazónicos enfrentan fuertes presiones de caza en el presente, y su disminución o desaparición pueden desencadenar grandes cambios dentro del ecosistema. Presentamos los resultados de un estudio de la dispersión de semillas de especies forestales consumidas por frugívoros arbóreos en tres localidades de bosques inundables en la cuenca de Río Madre de Dios (Tambopata Research Center, Estación Biológica Los Amigos y Reserva Amazónica), que representan un gradiente de perturbación y densidad de vertebrados frugívoros. En cada sitio, se seleccionó un área de ~1 hectárea (104m x 104m) en donde se instalaron 196 trampas de semillas, distribuidas uniformemente por una gradilla de 14 columnas y filas. Cada 15 días durante un periodo de 135 meses, se colectó, identificó y registró semillas de las especies forestales con frutos carnosos encontradas en las trampas. Presentamos los datos analizados de 10 especies forestales (7 familias) dispersadas principalmente por primates, aves y/o murciélagos frugívoros. Los resultados muestran que la reducción de densidad de los vertebrados frugívoros grandes afecta la dispersión de semillas de especies forestales que dependen principalmente por estas especies, mientras otras especies forestales que no dependen de dispersores cazados son menos afectadas. Se necesita realizar más estudios a largo plazo que permitan una evaluación más rigurosa de las consecuencias de la desaparición de grandes vertebrados frugívoros arbóreos sobre la ecología de regeneración en los bosques de la región de Madre de Dios.

**Palabras clave:** bosque vacío; defaunación; diversidad de especies forestales; frutos carnosos; Madre de Dios; Tambopata

**Abstract:** Vertebrate frugivores in Amazon forests face strong hunting pressure in the present day, and their reduction or disappearance could trigger major changes within the forest ecosystem. We present the results of a study on the seed dispersal of tree species consumed by arboreal frugivores in three mature floodplain forest sites located in the Madre de Dios River Basin that represent a gradient of disturbance and vertebrate frugivore densities. At each site, a ~1 hectare (104 x 104m) area of primary forest was selected in which 196 seed traps were installed, evenly distributed across 14 rows and columns. Every 15 days over a 135-month period, seeds of forest species with fleshy fruits were collected, identified, and recorded. We present the data analyzed for 10 common tree species (7 families) dispersed mainly by primates, birds, or frugivorous bats. Our results indicate that the reduction of large frugivore density affects the dispersal of tree species that depend primarily on these species, whereas other tree species that do not rely on hunted frugivorous species are unaffected. It is necessary to conduct further long-term studies for a more rigorous evaluation of the consequences of the disappearance of large frugivorous vertebrates on the regeneration ecology of the forests in the Madre de Dios region.

**Keywords:** defaunation; diversity of forest species; empty forest; fleshy fruits; Madre de Dios; Tambopata



## 1. Introducción

Los bosques neotropicales poseen una gran biodiversidad debido a las decenas de millones de años de evolución, influenciados por su pasado geológico, distintos hábitats, cambio climático y desde hace unos milenios efectos de las acciones del ser humano (Antonelli, 2022). Asimismo, el neotrópico posee más especies de plantas, que las regiones de África tropical y el Sudeste Asiático juntas (Raven et al., 2020). En el Perú, cerca del 60% del territorio está constituido por bosques (82 543 385 ha), de las cuales los bosques húmedos amazónicos ocupan el 94,2%, bosques secos 4,7% y bosques andinos 1,1% (MINAN, 2022).

Una de las características fundamentales de los bosques húmedos tropicales es la constante interacción entre plantas y animales, de formas mutualista (frugivoría) y antagonista (herbivoría), que facilitan la coexistencia de alta diversidad de especies de árboles (Connell, 1971; Janzen, 1970). Es así como grandes vertebrados conforman las interacciones mutualistas, favoreciendo a las poblaciones y dinámicas de la comunidad vegetal (Fuzessy et al., 2018). Esta dinámica crea un rol crítico para la dispersión de propágulos en la regeneración de los bosques (Link & Di Fiore, 2006). En este sentido, la mayoría de las plantas leñosas del neotrópico necesitan de los vertebrados para la dispersión de sus semillas (Howe, 2014). Las semillas dispersadas alejadas de los árboles reproductivos experimentan menores índices de mortalidad, ocasionado por depredadores de semillas (Forget, 1993) y/o por patógenos de plántulas (Packer & Clay, 2000).

De los bosques húmedos tropicales presentes en el planeta casi el 90% de las plantas interactúan con algún frugívoro (Howe & Smallwood, 1982; Jordano, 2000; Nunez-Iturri et al., 2008). Estos ecosistemas albergan una gran variedad de frugívoros, del cual los primates representan entre el 25-40% de la biomasa presente en los trópicos del mundo, convirtiendo a este grupo en uno de los principales dispersores de semillas para muchas especies arbóreas (Chapman, 2005; Garber, 1986). Por otro lado, en los bosques neotropicales las especies de primates de cuerpo grande en particular (*Lagothrix*, *Ateles*, *Cebus*, *Sapajus spp.*) y también las especies de aves frugívoras grandes como pavas de monte (*Penelope*, *Aburria*, *Pipile spp.*) y trompeteros (*Psophia spp.*), enfrentan situaciones críticas para su supervivencia. Cerca del 35% de las poblaciones de primates ocupan las categorías de Vulnerable, Amenazado y Críticamente Amenazado (IUCN 2007; 2014). Por lo tanto, la extinción o reducción drástica de las poblaciones de vertebrados dispersores grandes y su rol de la dispersión de semillas podría eventualmente producir cambios en la dinámica de regeneración en los bosques neotropicales (Beck et al., 2013; Brocardo et al., 2013; Kurten, 2013), y los efectos podrían desencadenar cambios al nivel de la comunidad y funcionamiento de estos ecosistemas en el largo plazo (Farwig & Berens, 2012).

El objetivo principal del estudio, es determinar si el cambio en la composición de la comunidad de vertebrados frugívoros influye la eficiencia de dispersión de semillas de especies forestales con frutos carnosos en bosques húmedos tropicales. Probamos las siguientes dos hipótesis relacionadas:

- 1) Para especies de árboles que dependen principalmente de las especies de vertebrados frugívoros grandes para la dispersión de sus semillas, existe una relación positiva entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados frugívoros.
- 2) Para especies de árboles que dependen principalmente de las especies de vertebrados frugívoros medianas o pequeñas para la dispersión de sus semillas, no existe una relación entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados frugívoros grandes.

Para lograr el objetivo y comprobar las hipótesis, monitoreamos y analizamos la dispersión de semillas de especies forestales con frutos carnosos en tres bosques amazónicos de la región de Madre de Dios, Perú, siendo estas; Tambopata Research Center, Estación Biológica Los Amigos y Reserva Amazónica, las tres estaciones con distintas densidades de vertebrados frugívoros grandes debido a la historia de perturbación de la comunidad de fauna en cada sitio.

## 2. Materiales y métodos

### 2.1. Selección y ubicación de los sitios del estudio

Seleccionamos tres sitios de bosque primario en la planicie inundable en la cuenca del Río Madre de Dios en el sureste de Perú que representan niveles *baja*, *media* y *alta* perturbación respectivamente, con respecto a la presión de caza histórica y contemporáneo experimentado por su comunidad de vertebrados frugívoros grandes:

**Sitio con perturbación baja:** Tambopata Research Center (sitio TRC, 433189 N 8549617 E 19L) es un centro de alojamiento ecológico y de investigación ubicado dentro de la Reserva Nacional Tambopata (RNT) con 275

000 ha (> 50 km del asentamiento humano más cercano). El albergue está gestionado por la empresa de ecoturismo Rainforest Expeditions, y la mayoría de la tierra es administrada para la conservación estricta por parte del gobierno peruano. Antes de la creación en 1990 de la zona de reserva Tambopata-Candamo, las actividades de tala de madera y cacería de animales existían en el área adentro de la actual Reserva, pero esta misma área ha sido casi completamente libre de cualquiera perturbación humana después de la designación de la RNT, por más de 30 años. La intensidad de la perturbación humana en la actualidad es mínima y el sitio está protegido de la caza (Rosin & Swamy, 2013).

**Sitio con perturbación media:** La estación biológica Los Amigos (sitio LA, 382455 N 8610230 E 19L) es un centro de investigación de 453 ha adyacentes a las 146,000 ha de la Concesión para la Conservación Río Los Amigos (2 km del asentamiento humano más cercano, Boca Amigos). La estación Los Amigos está compuesto por bosques de tierra firme, bosques de planicie inundable y pantano. Las instalaciones de LA fueron originalmente la sede de una empresa de extracción de oro. Durante el período pico de la actividad minera en los terrenos de LA, desde finales de 1980 a principios de 1990, la presencia de los mineros provocó una caza constante en los alrededores de LA. Aunque el asentamiento minero fue abandonado y posteriormente reutilizado por la designación de la tierra con fines de conservación, la minería artesanal persiste, ubicados en distintos sectores del Río Madre de Dios (Rosin & Swamy, 2013). Sin embargo, el bosque alrededor de la estación accedido por el sistema de senderos a pie ha sido efectivamente libre de la caza y tala de árboles desde el año 2000.

**Sitio con perturbación alta:** Reserva Amazónica (sitio RA, 494225 N 8614360 E 19L), ubicada a 16 km de la ciudad de Puerto Maldonado, es una reserva ecológica privada de ~200 ha, administrado por la ONG Inkaterra Asociación (ITA), respaldado por la empresa peruana de ecoturismo Inkaterra. Desde los años 90, grandes áreas que rodean a RA han sido convertidas para el uso de agricultura, ganadería y expansión urbana, y la reserva ha enfrentado una alta presión de caza por las comunidades alrededor de la reserva (Rosin & Swamy, 2013).

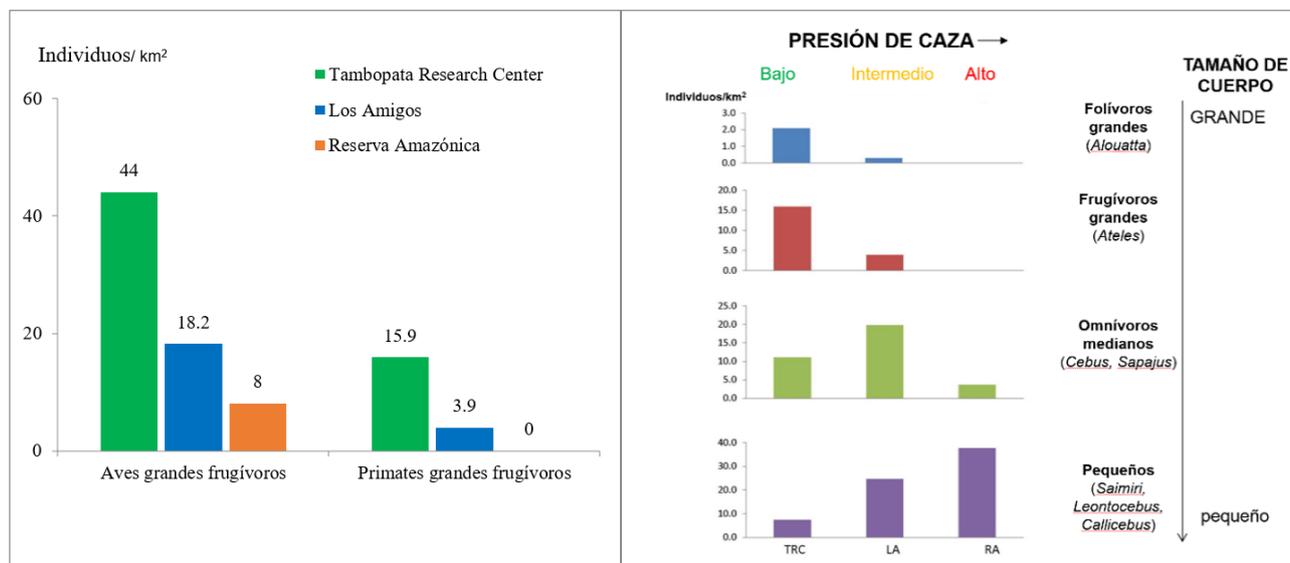


**Figura 1.** Mapa de ubicación de los sitios Tambopata Research Center - TRC (433189 N 8549617 E 19L), Los Amigos - LA (382455 N 8610230 E 19L) y Reserva Amazónica - RA (494225 N 8614360 E 19L) en la cuenca del Río Madre de Dios, Perú, mediante la plataforma Google Earth 2022.

## 2.2. Densidades de vertebrados frugívoros grandes

La selección de los tres sitios descritos arriba para este estudio fue basada en la existencia de datos previos sobre las densidades de vertebrados frugívoros grandes en los tres sitios, por el trabajo de Rosin & Swamy (2013). Sus resultados mostraron una gran reducción en las densidades de dos grupos de frugívoros claves con mayor nivel de perturbación y un incremento significativo en la densidad de primates con cuerpo pequeño con mayor presión de caza, que corresponde con la reducción en la densidad de primates frugívoros grandes

(Figura 2). El sitio TRC tiene una mayor presencia de primates grandes (*Ateles chamek* y *Alouatta seniculus*), seguido por LA y ninguno en RA. Primates medianos fueron más abundantes en el sitio LA (*Sapajus macrocephalus*, *Cebus albifrons* y *Pithecia monachus*). Mientras que en RA se halló una gran abundancia de primates pequeños (*Saimiri boliviensis* y *Leontocebus weddelli*). Un patrón similar ocurre para las aves – TRC tiene la mayor abundancia de aves frugívoros grandes (*Penelope jacquacu*, *Pipile cumanensis*, *Psophia leucoptera*), seguido por LA, y muy baja densidad relativa en RA. Estos datos confirman entonces la designación de los niveles de perturbación (en cuanto a su comunidad de frugívoros vertebrados) atribuidos a los tres sitios elegidos para este estudio.



**Figura 2.** Densidad de dos clases de vertebrados frugívoros grandes (izquierda) y de primates de distintos tamaños de cuerpo (derecha), en los tres sitios del estudio. Fuente: Rosin & Swamy (2013).

### 2.3. Instalación de trampas para colecta de semillas

En cada uno de los tres sitios, se seleccionó un área de ~1 hectárea (104m x 104m) en donde se instalaron 196 trampas de semillas, distribuidas uniformemente por una gradilla de 14 columnas y filas, con 8 m de distancia entre trampas. Las trampas fueron elaboradas con un alambre de 8 mm de espesor y se cubrieron con una malla (95% de densidad), conformando así una estructura a manera de bolsa que permitió capturar semillas y frutos del dosel. Cada trampa mide de 0,7 m x 0,7 m (área de superficie ~0.5m<sup>2</sup>), fue marcada con una etiqueta plástica para su identificación, y suspendido a 1,3 m sobre el piso del bosque con hilo de nylon de 1mm grosor, para evitar que sean dañadas por vertebrados terrestres (Swamy et al., 2011; Swamy et al., 2013).

### 2.4. Monitoreo de las trampas de semillas

Durante un periodo de 135 meses (enero de 2009 hasta marzo de 2020), cada 15 días se colectó, identificó y registró todos los propágulos viables (frutas y semillas intactas sin evidencia física de daño o depredación) de las especies forestales con frutos carnosos encontradas en las trampas. Las frutas y semillas se identificaron a nivel de especie, realizándose un conteo de los propágulos viables halladas en cada trampa por especie. Los propágulos viables se distinguieron en las siguientes categorías: semillas intactas (aquellas sin evidencia de daño, ni restos del fruto y/o pulpa), semillas en heces (envuelta en materia fecal), semillas con pulpa (aquellas con restos o partes del fruto), y frutos maduros (encontrados con pulpa completa). Las primeras dos categorías se consideran provisionalmente como propágulos dispersados, y las dos otras categorías como propágulos no dispersados.

### 2.5. Procesamiento y análisis de datos

La selección final de las especies focales de frutos carnosos para los análisis se basó en dos criterios aplicados a cada uno de los tres sitios: 1) Dentro del área de estudio (~1 ha), existe al menos un individuo forestal que ha fructificado durante el periodo de monitoreo, y 2) Se encontró un total mínimo de 100 propágulos viables durante el periodo de monitoreo. Para cada especie que cumplió con los dos criterios en al menos dos de los tres sitios, refinamos la clasificación y el recuento de propágulos dispersados y no dispersados aplicando un criterio adicional: en trampas que registraron propágulos no dispersados (frutos maduros o semillas con

pulpa) de una especie focal, aun los propágulos aparentemente dispersados (semillas sin pulpa o en heces) de esa especie encontrada en esa trampa se reclasificaron como no dispersados. Eso porque la presencia de frutos maduros en una trampa confirma la ubicación de un árbol reproductivo encima de la trampa, por lo cual una semilla de la misma especie encontrada en esa trampa, aun sin pulpa o envuelto en heces, no se puede considerar realmente dispersada porque sigue debajo del árbol reproductivo. Al final, para cada especie que cumplió con los criterios, llegamos al conteo preciso de propágulos dispersados y no dispersados por sitio, para calcular el porcentaje de propágulos dispersados en cada caso.

### 3. Resultados

Basado en los criterios descritos previamente, seleccionamos 10 especies forestales distribuidas en 7 familias, de las cuales 5 especies estaban presentes en los tres sitios y 5 presentes en dos de los tres sitios (Tabla 1). Todas las especies tienen frutos con una semilla, menos *Turpinia occidentalis* G. Don (Figura 3N, 3O) que contiene entre 1-3 semillas por fruto. Basado en una revisión de la literatura de múltiples estudios previos (Angulo Rubiano, 2011; Foster et al., 1986; Swamy et al., 2011), se clasificó las siguientes especies como dispersados principalmente por frugívoros grandes y que también son sometidos a caza: *T. occidentalis*, *Brosimum alicastrum* Sw, *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr, *Euterpe precatoria* Mart, *Brosimum lactescens* (S.Moore) C.C.Berg, *Clarisia racemosa* Ruiz & Pav y *Tapirira guianensis* Aubl. (Figura 3). Asimismo, las siguientes especies se clasificaron como dispersados principalmente por frugívoros pequeños o medianos que no son sometidos a caza: *Celtis schippii* Standl, por aves pequeñas (Foster et al., 1986), y dos especies dispersadas principalmente por murciélagos grandes del dosel (*Artebius spp.*) – *Dipteryx ferrea* Ducke (Romo et al., 2004) y *Otoba parvifolia* (Markgr.) A.H.Gentry (Swamy et al., 2013).

**Tabla 1.** Lista de especies forestales de frutos carnosos analizadas en este estudio.

Especie	Familia	Sitio (nivel de perturbación)			Dispersador principal
		TRC (baja)	LA (mediana)	RA (alta)	
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Anacardiaceae	x	X	*	VC
<i>Euterpe precatoria</i> Mart	Arecaceae	x	X	x	VC
<i>Celtis schippii</i> Standl	Cannabaceae	x	X	x	VNC
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw	Moraceae	x	X	x	VC
<i>Brosimum lactescens</i> S.Moore	Moraceae	*	X	x	VC
<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav	Moraceae	x	X	*	VC
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr	Moraceae	x	X	x	VC
<i>Dipteryx ferrea</i> Ducke	Fabaceae	x	*	x	VNC
<i>Otoba parvifolia</i> (Markgr.) A.H.Gentry	Myristicaceae	x	X	*	VNC
<i>Turpinia occidentalis</i> G.Don	Staphyleaceae	x	X	x	VC

\*sin registro de semillas en el sitio indicado entre 2009-2020.

x con registro de semillas en el sitio indicado entre 2009-2020.

VC: vertebrados cazados.

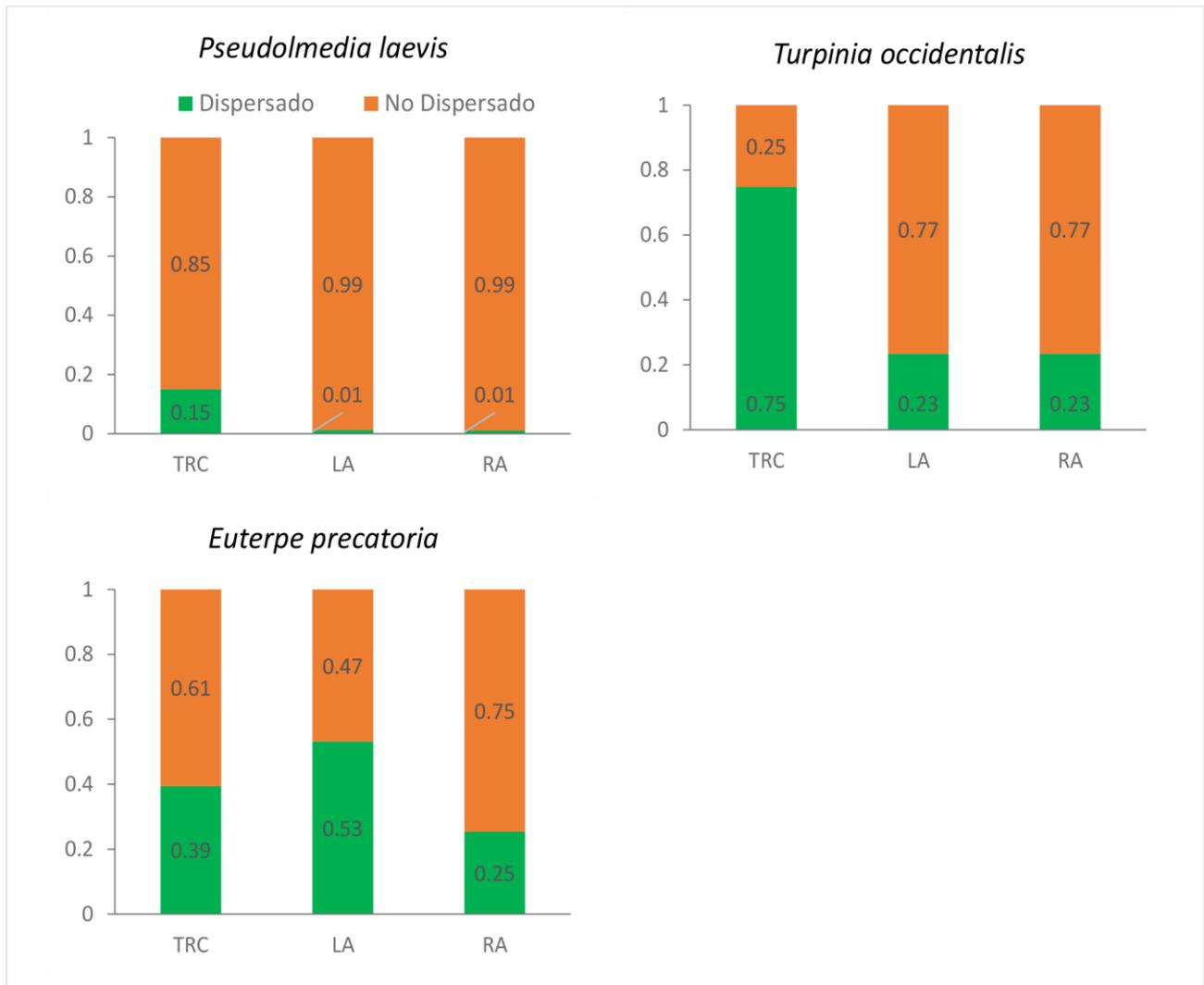
VNC: vertebrados no cazados.



**Figura 3.** Frutas y semillas de las 10 especies forestales. (A y B) *Brosimum alicastrum* Sw; (C) *Brosimum lactescens* S.Moore; (D) *Celtis schippii* Standl; (E) *Clarisia racemosa* Ruiz & Pav; (F) *Dipteryx ferrea* Ducke; (G) *Euterpe precatoria* Mart; (H y I) *Otoba parvifolia* (Markgr.) A.H.Gentry; (J y K) *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr; (L y M) *Tapirira guianensis* Aubl; (N y O) *Turpinia occidentalis* G.Don.

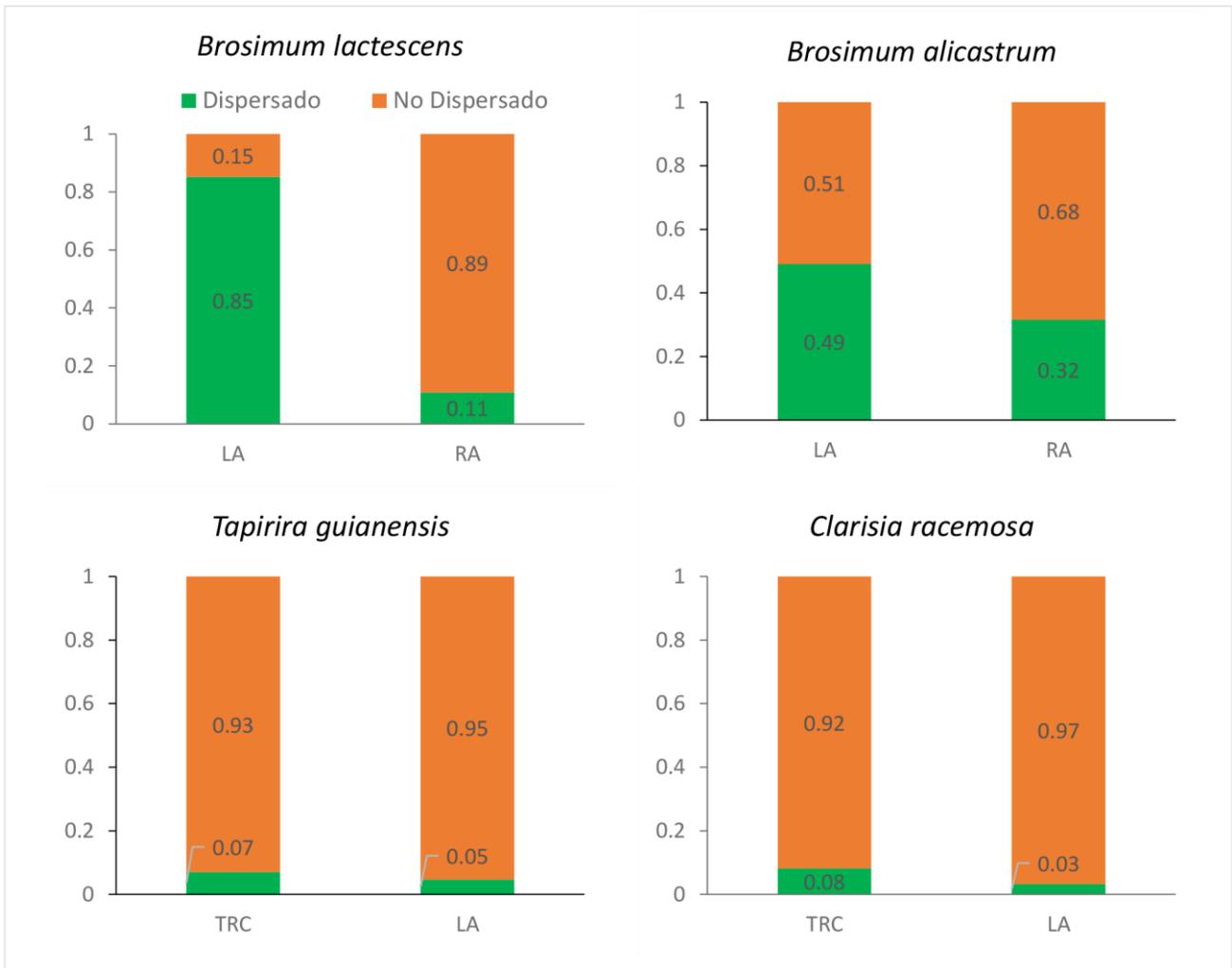
Se encontró tres especies dispersados principalmente por frugívoros grandes en los 3 sitios – *T. occidentalis*, *P. laevis* y *E. precatoria* (Figura 4). Las primeras dos especies mostraron una relación consistentemente positiva entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados frugívoros grandes. En cada caso, el sitio menos perturbado (TRC) tuvo considerablemente mayor porcentaje de propágulos dispersados que los dos otros

sitios (LA y RA). Por otro lado, *E. precatória* (única especie de palmera en este estudio), tiene una mayor tasa de dispersión en LA respecto a TRC. Sin evidencia adicional, solo se podría suponer que algunas especies de primates y aves medianas, los mismos que son relativamente abundantes en LA (Rosin & Swamy, 2013), están desempeñando un rol de reemplazo sobre primates y aves frugívoras de gran tamaño que se consideran como los dispersores principales para esta especie de palmera. Otra explicación potencial es que *E. precatória*, siendo una especie sin ramas y de porte mediano, esta menos dependiente en vertebrados frugívoros grandes que enfocan su frugivoría en árboles grandes de dosel, y recibe más visitas de frugívoros medianos y pequeños en sitios que tienen densidades reducidas en sitios perturbados.



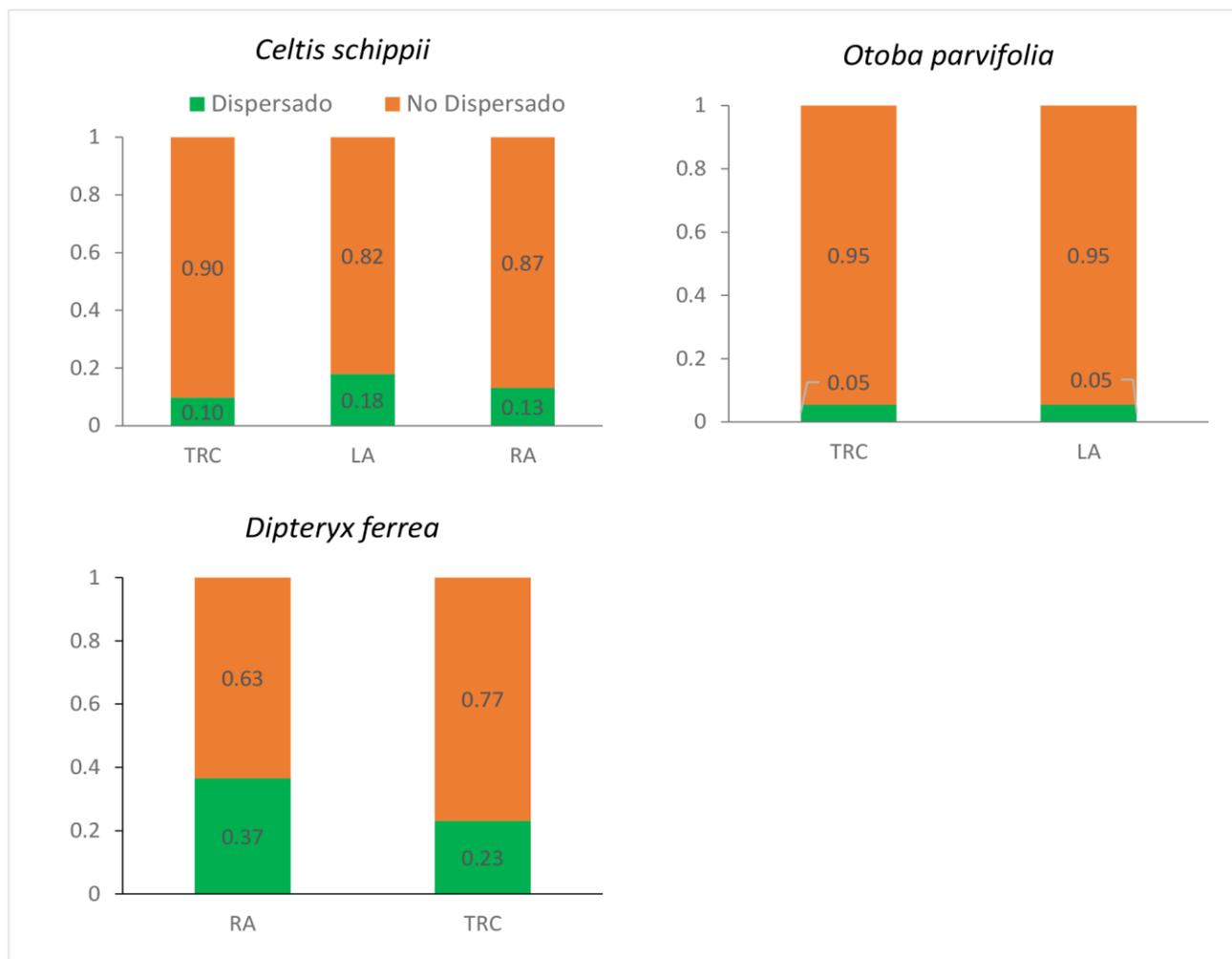
**Figura 4.** Proporción de propágulos dispersados de 3 especies forestales comunes encontradas en los tres sitios.

Se encontró cuatro especies dispersados principalmente por frugívoros grandes en 2 de los 3 sitios – *B. lactescens*, *B. alicastrum*, *T. guianensis* y *C. racemosa* (Figura 5). Las primeras dos especies muestran un porcentaje de semillas dispersadas considerablemente mayor en el sitio con densidad mediana de frugívoros grandes (LA) comparado con el sitio que falta primates grandes y tiene una baja densidad de aves frugívoros grandes (RA). Este resultado indica que las dos especies de género *Brosimum*, siendo árboles de gran porte que ocupan el estrato emergente del dosel sufren una gran reducción en la dispersión de sus semillas en la ausencia de dispersores grandes. Por otro lado, la reducción relativamente modesta en el porcentaje de propágulos dispersados para *T. guianensis* y *C. racemosa* en el sitio LA comparado con TRC, sugiere dos posibilidades: 1) Aun una densidad reducida de primates y aves frugívoros grandes en LA está facilitando niveles de dispersión parecidas al sitio TRC, y/o 2) En el sitio LA, la densidad elevada de dispersores medianos y pequeños esta compensado parcialmente por la reducción de dispersión facilitado por dispersores grandes.



**Figura 5.** Proporción de propágulos dispersados de 4 especies forestales comunes encontradas en dos de los tres sitios.

De las tres especies forestales dispersadas principalmente por frugívoros no cazados, una especie *C. schippi* se encontró en los tres sitios, y dos especies *D. ferrea* y *O. parvifolia* se encontraron en dos sitios (Figura 6). En cada caso, no se mostró una relación positiva o consistente entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados grandes, en cambio se notaba niveles similares de dispersión entre los sitios comparados. Este resultado confirma que las especies forestales que no dependen de los vertebrados grandes para la dispersión de sus semillas no están afectadas por reducción en la densidad de ese grupo de fauna. No sorprende, por ejemplo, que la tasa de dispersión de *O. parvifolia* es prácticamente idéntica entre TRC y LA, siendo que la población de murciélagos frugívoros debería ser similar entre los dos sitios.



**Figura 6.** Proporción de propágulos dispersados de 3 especies forestales comunes dispersadas principalmente por vertebrados no cazados.

#### 4. Discusión

Cuando la comunidad de vertebrados frugívoros está perturbada por la caza, el efecto sobre la dispersión de propágulos varía entre especies, según sus características y el potencial para reemplazar la pérdida de dispersión efectuada por vertebrados grandes, por otras especies de frugívoros medianos y pequeños. Ciertas especies de árboles de gran porte y/o con semillas grandes pueden sufrir mayor reducción de dispersión por la falta de suficiente compensación de dispersores alternativos, mientras que, otras especies de árboles menos grandes y/o semillas más pequeñas pueden mantener tasas similares de dispersión aun en sitios perturbados. En cambio, especies forestales dispersadas principalmente por frugívoros no cazados como los murciélagos y aves pequeñas, aparentemente no son afectadas por una alta perturbación de caza. Asimismo, el nivel de perturbación es un factor clave – una alta perturbación de caza sí afecta la dispersión de semillas para especies forestales que dependen principalmente de frugívoros grandes como primates y aves, tal como ocurre en Reserva Amazónica. Mientras que bosques con baja perturbación aparentemente mantienen mejores procesos de dispersión, demostrado en este estudio por las tasas de dispersión en Tambopata Research Center comparado con los otros sitios. Finalmente, un bosque con perturbación media como Los Amigos tiene mayores tasas de dispersión si comparamos con Reserva Amazónica. Sin embargo, a pesar de que Los Amigos lleva cerca de 20 años bajo protección, su pasado frente a la caza podría aún estar limitando la presencia de dispersores y con ello la dispersión de especies forestales.

Estos resultados no ofrecen evidencia concluyente de cambios de largo plazo en la abundancia y patrones de regeneración de especies o de la composición y estructura de la comunidad de árboles del dosel en los bosques húmedos tropicales. Siendo que la dispersión de semillas represente solamente la primera (aunque crítica) etapa en el largo proceso de regeneración de árboles de dosel, los efectos pueden demorar varias décadas hasta siglos en manifestarse. Sin embargo, los resultados de un estudio anterior (Bagchi et al., 2018) realizado en los mismos tres sitios confirman que las perturbaciones en las primeras etapas de regeneración como la dispersión

de semillas pueden causar cambios de largo plazo en la composición y la estructura espacial de las posteriores etapas de regeneración. Bagchi et al. (2018) mostraron que la reducción en la densidad de vertebrados frugívoros aumentó la agregación espacial de los plántones de las especies arbóreas que dependen de los dispersores cazados, y persistió en cohortes de reclutas más viejos, lo que sugiere que la caza puede iniciar una reorganización espacial a largo plazo de las comunidades de árboles amazónicos. Adicionalmente, varios otros estudios realizados en diferentes regiones de bosques húmedos tropicales en los últimos años ofrecen amplia evidencia de cambios negativos para la comunidad florística como consecuencia de la perturbación de la comunidad de vertebrados dispersores grandes (Poulsen et al., 2013; Terborgh et al., 2008; Wright, 2003; Wright et al., 2007).

## 5. Conclusiones

Los resultados de este estudio comprobaron en gran medida las dos hipótesis postuladas. Encontramos una relación positiva entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados frugívoros para las especies de árboles dispersados principalmente por ese grupo, y notamos reducciones grandes en la eficiencia de dispersión en los sitios con caza. Asimismo, no encontramos una relación entre la tasa de dispersión y la densidad de vertebrados frugívoros grandes para las especies de árboles que dependen principalmente en las especies de vertebrados frugívoros medianas o pequeñas para la dispersión de sus semillas. A pesar de poseer una amplia base de datos por más una década, el alcance de la inferencia de nuestros resultados está algo limitado por el pequeño tamaño de la muestra de 10 especies, en una comunidad de más de 1000 especies de árboles. Sin embargo, consideramos que estas 10 especies relativamente abundantes reflejan el impacto al nivel de comunidad de la perturbación causado por la caza sobre la dispersión de semillas.

Tomados en conjunto, estos resultados confirman que los vertebrados frugívoros grandes, cumplen un papel importante en la ecología de regeneración de varias especies de árboles del dosel que producen frutos carnosos. En el contexto de la conservación de biodiversidad y el manejo sostenible de la riqueza silvestre de la región de Madre de Dios, los resultados de este estudio apoyan los esfuerzos para proteger las poblaciones de vertebrados frugívoros grandes nativos, para mantener la dinámica natural de regeneración ecológica y la estabilidad y perpetuación de los bosques tropicales húmedos con sus altos valores de biodiversidad y servicios ecosistémicos.

## Agradecimientos

Agradecemos a Rainforest Expeditions (Tambopata Research Center), Inkaterra Asociación (Reserva Amazónica) y a la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (Estación Biológica Los Amigos) por su apoyo logístico en facilitar el establecimiento del estudio y la colecta de datos en cada sitio. Se agradece a la Asociación para la Investigación y Desarrollo (AIDER), ejecutor del Contrato de Administración de la Reserva Nacional Tambopata y de Parque Nacional Bahuaja Sonene, por el apoyo en el proceso de la ejecución de investigación y al SERNANP por el otorgamiento del permiso de la investigación y apertura de realizar la investigación al interior de la RNTAMB. Se agradece al Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR), por otorgar los permisos para realizar investigación en los dos sitios (RA y LA) encontradas fuera de las ANPs. Finalmente, agradecemos a numerosos asistentes de campo, principalmente estudiantes de la UNAMAD y de la UNSAAC-Puerto Maldonado, que apoyaron generosamente en la colecta de los datos en los tres sitios por más de una década.

## Financiamiento

Este proyecto fue financiado por las siguientes fuentes: Wildlife Conservation Society (2008-09); Amazon Conservation Association (2008-10); Conservation, Food & Health Foundation (2013-2020).

## Conflicto de intereses

El autor declara no tener conflictos de ninguna índole durante el desarrollo del estudio y su publicación.

## Contribución de autores

Jurado-Rojas, Swamy y Chillihuani-Coronado: conceptualización, metodología, investigación y curación de datos.

Jurado-Rojas, Swamy: análisis formal, escritura (preparación del borrador final) y redacción (revisión y edición).

## Referencias bibliográficas

- Angulo Rubiano, A. A. (2011). *Dispersión de semillas por aves frugívoras : una revisión de estudios de la región neotropical* [Pontificia Universidad Javeriana]. <http://hdl.handle.net/10554/8847>
- Antonelli, A. (2022). The rise and fall of Neotropical biodiversity. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), 8–24. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab061>
- Bagchi, R., Swamy, V., Latorre Farfan, J., Terborgh, J., Vela, C. I. A., Pitman, N. C. A., & Sanchez, W. G. (2018). Defaunation increases the spatial clustering of lowland Western Amazonian tree communities. *Journal of Ecology*, 106(4), 1470–1482. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12929>
- Beck, H., Snodgrass, J. W., & Thebpanya, P. (2013). Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biological Conservation*, 163, 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.012>
- Brocardo, C. R., Zipparro, V. B., de Lima, R. A. F., Guevara, R., & Galetti, M. (2013). No changes in seedling recruitment when terrestrial mammals are excluded in a partially defaunated Atlantic rainforest. *Biological Conservation*, 163, 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.024>
- Chapman, C. A. (2005). Primate seed dispersal: Coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4(3), 74–82. <https://doi.org/10.1002/evan.1360040303>
- Connell, J. H. (1971). *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees* (Dynamics of Populations; pp. 298–312). Boer, P.J.D. and Gradwell, G.R.
- Farwig, N., & Berens, D. G. (2012). Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13(2), 109–115. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.02.006>
- Forget, P.-M. (1993). Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia*, 94(2), 255–261. <https://doi.org/10.1007/BF00341325>
- Foster, R. B., Arce, J. B., & Wachter, T. S. (1986). Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. In *Frugivores and seed dispersal* (pp. 357–370). Springer.
- Fuzessy, L. F., Janson, C., & Silveira, F. A. O. (2018). Effects of seed size and frugivory degree on dispersal by Neotropical frugivores. *Acta Oecologica*, 93, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.10.004>
- Garber, P. A. (1986). The ecology of seed dispersal in two species of callitrichid primates (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*). *American Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350100206>
- Howe, H. F. (2014). Diversity Storage: Implications for tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation*, 2, 349–358. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.004>
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501–528. <https://doi.org/10.1086/282687>
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., pp. 125–165). CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0125>
- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, 163, 22–32. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.025>
- Link, A., & Di Fiore, A. (2006). Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology*, 22(03), 235–246. <https://doi.org/10.1017/S0266467405003081>
- MINAN. (2022). *ABC de los bosques peruanos*. Programa Nacional de Conservación de Bosques Para La Mitigación Del Cambio Climático. <http://www.bosques.gob.pe/peru-pais-de-bosques>

- Nunez-Iturri, G., Olsson, O., & Howe, H. F. (2008). Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. *Biological Conservation*, 141(6), 1536–1546. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.03.020>
- Packer, A., & Clay, K. (2000). Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 404(6775), 278–281. <https://doi.org/10.1038/35005072>
- Poulsen, J. R., Clark, C. J., & Palmer, T. M. (2013). Ecological erosion of an Afrotropical forest and potential consequences for tree recruitment and forest biomass. *Biological Conservation*, 163, 122–130. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.03.021>
- Raven, P. H., Gereau, R. E., Phillipson, P. B., Chatelain, C., Jenkins, C. N., & Ulloa Ulloa, C. (2020). The distribution of biodiversity richness in the tropics. *Science Advances*, 6(37). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abc6228>
- Romo, M., Tuomisto, H., & Loiselle, B. A. (2004). On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain forest tree. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1502-x>
- Rosin, C., & Swamy, V. (2013). Variable Density Responses of Primate Communities to Hunting Pressure in a Western Amazonian River Basin. *Neotropical Primates*, 20(1), 25–31. <https://doi.org/10.1896/044.020.0105>
- Swamy, V., Terborgh, J., Dexter, K. G., Best, B. D., Alvarez, P., & Cornejo, F. (2011). Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 14(2), 195–201. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01571.x>
- Swamy, V., Terborgh, J. W., Alvarez Loayza, P., Cornejo-Valverde, F., Latorre Farfán, J. P., Vela Apaza, C. I., & Chillihuani Coronado, J. J. (2013). El impacto de desfaunación sobre la regeneración del bosque en la cuenca del Río Madre de Dios: resultados preliminares de un estudio de largo plazo. *Reporte Manu 2013: Pasión Por La Investigación En La Amazonía Peruana*, 138–153.
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N. C. A., Valverde, F. H. C., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E. G., & Paine, C. E. T. (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, 89(6), 1757–1768. <https://doi.org/10.1890/07-0479.1>
- Wright, S. J. (2003). The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1–2), 73–86. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00043>
- Wright, S. J., Hernández, A., & Condit, R. (2007). The Bushmeat Harvest Alters Seedling Banks by Favoring Lianas, Large Seeds, and Seeds Dispersed by Bats, Birds, and Wind. *Biotropica*, 39(3), 363–371. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00289.x>