



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Patricia Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

CRISTINA MARTINEZ GARZA | Fecha:2021-11-20 05:28:25 | Firmante

L6kMuQMpsrrqUdLPLdTbswe6sWC0GE8UizMk46ux4WqYScIUtlbAYX7xPMurzE9/IRu78PF0I3+Zc6WHiAAandYvx5YNSsuDOenGsr0jtWW63+LDPplQEozqIWZCFqt4Nr9x+3GmnGM3rgJpXsPXzi1oTKBx0vH1ih5eEwKUNuL5TfmTyXp5VV5xFhdf6t8iuh806zV0j/SCfdYPqRR48ntL6rwrHzYc9TF3khPasiT/EQ2QgR2TdWBSkRgM6ou3vj5ENAEpc9IKxmS7tQ+yw02ARZE87tkv1OuKFnuarR5f32WjO/Gjgs7HgT3RbTtk7kKT8xRd0kRkmYSIFoKQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[dhTsCrAwR](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/mtmGM8Khvihn2NsPJ3kj7yb0R2uGRkOY>



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. NORMAN MERCADO SILVA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

NORMAN MERCADO SILVA | Fecha:2021-11-08 19:19:35 | Firmante

XeRkjU0TPXnQEEadIL3oJnMTEbm9a8brmrzEaAFh/wABccfM72dPBIJSMRoTS6GA6JmjdVxd09WFIT278rdAG9OBqY01NFAJmWWXk9x6V/IS3tMbuaMtFJA6uZTKwnc1Mo04WQDt4bhMGYyiC0OocOq4Rv18XdSUH9FyjlLxJa+6p1ktDGKZgfkvATU8tcS7Z1JwzAlps+VntAUU7111G+NhUroepFOz4dfpzRJkvH99HwvVoeV4sSkMd0I09eKnRc38h/MoAvxXOn/xMZm1nN9JbKLhkWp8jNp6EjZJx2lmoERcj55GjGyzvWB7odCV6gW/rb1nr3RMjPHZ0eldg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[x2uOJh3Pi](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/8veTe2EMY6KweEY129DrAx5gtiFCj06U>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. MARÍA MARCELA OSORIO BERISTAIN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN | Fecha:2021-11-19 09:51:32 | Firmante

C1pwx8vh8IBFmSfVP8PMu9ETeWtHuDIBkrRVAOz+epvxEkZIU2IC5EHqHeCj7M35HMMq2udsyvXY9MOGrf8HnzfXL4jObGmmruUQAAMLEed5xVESDhgLTaiix6ygoJNFyCxOq pemv0NBep0xZttLjsEdVTwflZ4CwRpReUChllwuJ15rTiqkKzAyWKyEQH+CGvt+f1mh+thNKvPEDogacyeS+NtXCP87PmChgULMq2/xvG1FrsSwm08zprZSjhj7CRWHD2NmTK UDW974r7gDc9JRJBVSsRQiak0Osk6kC/yY90UhU9VWqTqVheDoXK92ChQXTfbgjGTAhT9FYkfbvg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[khM3uCU6e](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/SqVTkNaS8ry3sG5Mk9ecBwA1NL9v2Szf>



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. MARINÉS DE LA PEÑA DOMENE



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARINÉS DE LA PEÑA DOMENE | Fecha:2021-11-09 11:10:14 | Firmante

VK3J5aYraOqT2GW8cxXI3+P02sNPipFLC7RB60MnaTG5vcgDr0SiPg7oxC1B++iNiJZH/0rZTKNCTK/X32pyzWaTFofUqCtK9jSXovmz7yWd8K1xc6iilb583pFDGILQumHKCiqb0LsOpy2I3JSR4IT+h2EVqcYsYHm5OUkbuPQV50zmpaPUaA3FAFIXp2BRUNabtBOiDTNkoctp8JE6gikLizP4I4Xco+V//m4v6UUaeXwg8bM35Jld8wrHbxBzD5jQSs8YD1pBX8BptJb31JUs28wro/C864BNMYKweW8tmPzlofAy07fNVnaMmPm4kUSiSpBk73FGtEkbgYHLg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[m4LC9vw3h](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/jrgdsiuDBWFJDQA2FoG559iQqlyz8IEh>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. VINICIO DE JESÚS SOSA FERNÁNDEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

VINICIO SOSA FERNÁNDEZ | Fecha:2021-11-26 13:05:22 | Firmante

RGPHShZKI5icfk5SSL+1LxH/3V83R31mDCGUs0fOvCFA+dPuG+0T6V7H7AA3RXeJEsUsLV9Pss1YtDsTjSSaenob5tFta/wMLGSmooXIYYCbYtRbw2i7MUV6xluuustU3sXfPeev8kwuPYI4JiZ6CGoQ8M98tB3eDUDrIwmi2BZcT3VuCC3O7KBkkeNohPQGUHLDI39b1gDK9bUlzmikusu4q6Y/4z93e17qQzOm0LBMhY9wKO/xoJLb0SNbjeLCIhm1+h7dj4s+PPa/kh1vVqsZKpTNSFccoVoANw3PzPCYe4Xp7SiLQ3ooMq2+GcjoQ/Mo46w20WdPmCLNLICbfg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[yKfr2tmu0](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/oJoUVmLlwFASdANZxmjMVHz9NiopPVNm>



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Patricia Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. PATRICIA VALENTINA CARRASCO CARBALLIDO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

PATRICIA VALENTINA CARRASCO CARBALLIDO | Fecha:2021-11-09 12:44:45 | Firmante

OU9k0VsxwdQxahQgCqBpqD1iz9AmLYYdzpPIV/AyUy0A1tRGyXX+oOVnapNkoYTghEwwAn7iSclotxIrgMQfjpcfSXsDHA4UOFYaUlgBdkqqixYVW9mZsFQYWOj2vCkg1fKYUJ7
LOL5lJz2jOUI/ZPRt6hw4saAznJ5SiaYGRUbr6yhMQzjcRA4qDo4WStayQNI9sfqWXWZ7gUO9G9orLgawQEIE9HXFht4oL34KDtvP/Lqim7dfppSWHSxLdypmcDB/IGYg68Xaak
D/ht5sTgaubXyxJdktOwbqaal82mVWH5LMIqagdWKHpg0s87cCYDpiB49tSSNcJc8HpRXQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



G0VLsRM39

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/SD3QQ3IWxE7xGzICXt7LgBpgkSd2Njf9>



Cuernavaca, Morelos, a 29 de septiembre del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Cristina Martínez Garza (director de tesis, CIByC-UAEM)

Dr. Norman Mercado Silva (CIByC-UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC-UAEM)

Dra. Marinés de la Peña Domene (ITESO)

Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández (INECOL)

Dra. Patricia Valentina Carrasco Carballido (CIByC-UAEM)

Dr. Moisés Méndez Toribio (INECOL)

Tesis: Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en los Tuxtlas, Veracruz, México

Alumno que lo presenta a revisión: EDITH RIVAS ALONSO

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO | Fecha:2021-12-03 19:57:43 | Firmante

07EsQFc492YkSXel68eNm/u2AeG6QAd1I3VQQsDCMJJZJ7igceWGj/UEH6goNvbswQl/mQTWEB6YtZ09XJ65xdNhmWCXVKz3di6FAMDDd4XivCJ2pMt9vLRcyi6EcQbtIhm65xGbjQZBpJ13poeckPdtlF8VKr/x+wIPVpoaDPVJlmZwrKtO+KIZh0pEAKNw/wqwOM9C0Sihd513/7ipSYb89WxZfHdUtWY45NUy2d0/qhjHASQxFC20vufoa6blhE2++91xgueyqtCD3fp7dPrgXCepBKzDwyLrrPKc6MF32CqjVNuj1AGXwZuQF2h8fcTEx58GnRFc0B3Qv4GAA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[W5Ht18Uzy](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/abBDIXhBG0VU45On9ZDoR3J5VbH56LAB>



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

GREMIOS TRÓFICOS DE AVES Y MURCIÉLAGOS EN PARCELAS DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORA EN CIENCIAS NATURALES

PRESENTA:

M. en BIByC EDITH RIVAS ALONSO

ASESORA: DRA. CRISTINA MARTINEZ GARZA

CUERNAVACA, MORELOS

DICIEMBRE 2021

AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de este proyecto contó con financiamiento parcial de las siguientes fuentes: fondos propios de la Dra. Cristina Martínez Garza, Paisajes integrales, Universidad de Toronto, Canadá e Idea Wild. Agradezco a CONACYT por la beca de manutención (# 274565) otorgada del /02/2016 al 31/01/2020.

A la Dra. Cristina Martínez-Garza por su asesoría y apoyo para la realización de este trabajo.

A mis sínodos Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández, Dra. Marcela Osorio Beristaín, Dra. Marinés de la Peña Domene y Dr. Norman Mercado Silva por los comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

A los miembros del comité de revisión de tesis Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández, Dra. Marcela Osorio Beristaín, Dra. Marinés de la Peña Domene, Dr. Norman Mercado Silva, Dra. Valentina Carrasco Carballido y Dr. Moisés Méndez-Toribio por los comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

A los miembros del comité de permanencia y predoctoral, Dra. Lynna Marie Kiere, José Antonio Guerrero Enríquez y Dr. David Valenzuela Galván por los comentarios y sugerencias en estas evaluaciones.

A la M. C. Luz María Ayestarán, Técnico Académico del Departamento de Ecología Evolutiva del CIByC, por la asistencia logística en campo; a la Dra. Rosamond Coates y al personal de la Estación Biológica Los Tuxtlas- UNAM por las facilidades para la realización de este trabajo.

A los alumnos de las materias de Ecología de Poblaciones de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UAEM y a los alumnos de servicio social y estancia que apoyaron en el procesamiento de muestras, así como su asistencia en campo.

Al grupo de trabajo de Ecología de la Restauración de la Dra. Martínez-Garza.

A la Coordinación del Doctorado en Ciencias Biológicas por el apoyo financiero parcial otorgado para la presentación de algunos resultados en el congreso de la Asociación de Biología Tropical y Conservación (ATBC) del 2017.

Al CIByC-UAEM por el apoyo logístico para el desarrollo del proyecto y a sus investigadores por su ayuda.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Quisiera dedicar este proyecto a mi padre Cáandido Rivas Peñaloza y hermano Felipe Rivas Alonso quienes siempre estarán presentes, por su apoyo en este proceso

A mi familia especialmente a Ferdinando y Raquel por acompañarme quienes me han acompañado en todo este proceso académico, por su apoyo y comprensión

A la Dra. Cristina Martínez-Garza quien a lo largo del doctorado me ha apoyado, por trasmitirme su conocimiento y sobre todo por su enorme paciencia.

Al Dr. Vinicio Sosa Fernández por siempre estar al pendiente por aceptarme una segunda ocasión, por su compromiso y asesoría desde el inicio de este proyecto.

A los miembros del jurado Dra. Marcela Osorio Beristáin, Dra. Marinés de la Peña Domene, Dr. Norman Mercado Silva, Dra. Valentina Carrasco Carballido y Dr. Moisés Méndez por sus comentarios que me hicieron crecer espero haber atendido todos sus comentarios.

A Ariled González-Cerezo, por acompañarme en esta experiencia, por su apoyo en cada momento y sobretodo su entusiasmo

Al Sr. Jorge de Laguna Escondida por su enorme ayuda, sin él, gran parte del trabajo en campo no hubiera sido posible.

A Luis Manuel, Gustavo, Mariana, Kenia, Montserrat, Cesar Daniel y los chicos de estancia por su apoyo en campo espero que esas salidas los hicieran querer a estos sitios al igual que a mí.

A la Dra. Rosemond Coates y al personal de la estación biológica Los Tuxtlas, agradecemos todas las facilidades y su enorme apoyo en este proyecto.

A Luis Gerardo Ávila, por el apoyo con el material de campo y sus sugerencias para este proyecto.

A mis profesores del CIByC-UAEM por su aporte en este proyecto.

A mis amigos: Ana Laura, Angélica, Patricia, Areli, Milagros, Abigail, Alondra, Berenice, Danelly, Flavio, María, Sandra, Luz María, Iris, Jaime y Norma por su cariño y por estar conmigo dándome ánimos para concluir este trabajo.

Restauración Ecológica por su apoyo y compañía.

Citar como:

Rivas-Alonso, E. 2021. Gremios tróficos de aves y murciélagos en parcelas de restauración ecológica en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, 143 pp

ÍNDICE	
RESUMEN	14
ABSTRACT	15
CAPITULO I	
CAPITULO I INTRODUCCIÓN GENERAL	16
LITERATURA CITADA	23
CAPITULO II	
CAPÍTULO II LARGE TREES IN RESTORED TROPICAL RAINFOREST	26
CAPITULO III	
CAPÍTULO III EFECTO DEL TRATAMIENTO DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS	54
INTRODUCCIÓN	55
OBJETIVOS	59
OBJETIVO GENERAL	59
OBJETIVOS PARTICULARES	59
HIPÓTESIS	59
METODOS	60
Área de estudio y Diseño experimental	60
Muestreo de murciélagos	62
Análisis estadísticos	64
RESULTADOS	65
Riqueza	66
Abundancia	69
Biomasa	72
Composición	74
DISCUSIÓN	76
Estructura	76
Composición	80
CONCLUSIONES	80
LITERATURA CITADA	82
CAPÍTULO IV	
CAPÍTULO IV EFECTO DEL TRATAMIENTO DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE AVES	92
INTRODUCCIÓN	93
OBJETIVOS	97
OBJETIVO GENERAL	97
OBJETIVOS PARTICULARES	97
HIPÓTESIS	97
METODOS	98
Área de estudio y Diseño experimental	98
Muestreo de aves	100
Análisis estadísticos	103
RESULTADOS	104

ÍNDICE	
Riqueza	104
Abundancia	111
Biomasa	116
DISCUSIÓN	119
CONCLUSIONES	122
LITERATURA CITADA	124
CAPITULO V	
CAPÍTULO V DISCUSIÓN GENERAL	135
LITERATURA CITADA	139
CAPITULO VI	
CAPÍTULO VI CONCLUSIONES GENERALES	141

Índice de Tablas

Tablas	Pág.
Capítulo II	
Table 1S. Tree species planted in 16 30 X 30 m plots in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. In 2006, eight plots were planted with 12 tree species dispersed by wind (Wind-plantings). Eight plots were planted with 12 tree species dispersed by animals; at each planting combination, four early-successional species and eight late-successional species were planted. Twelve seedlings of each species were planted in mixed stands in each plot for a total of 96 seedlings of each species. It is shown the number (and percentage) of trees reaching ≥ 30 cm in DBH after 10 years.	39
Table S2. Family, Successional status (S status), dispersal vector (Disp vector), abundance of planted and naturally recruited trees of 45 tree species ≥ 30 cm DBH in three treatments: plantings of species dispersed by animals (PlanAn), plantings of species dispersed by wind (PlanW) and Natural Succession (NatSuc). The 23 tree species planted are indicated with grey-shaded cells; the number of trees planted is in parenthesis and the number of naturally recruited trees is outside the parentheses. Successional status and dispersal vector are from de la Peña et al. (2014) and references therein, except when indicated.	40
Table S3a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large trees in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.	43
Table S3b. Pairwise contrast comparisons to assess significance differences in composition of large trees among three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and avoiding Type I error.	43
Table S4. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for 45 tropical trees in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at <0.05 . Significant correlations are in bold. Color of cells corresponds to the dispersal vector of species: species dispersed by wind (orange); species dispersed by animals (purple).	44
Table S5a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large early and late-successional trees in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.	46
Table S5b. Pairwise contrast comparisons to assess significance differences in composition of large early and late successional trees in three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.	46
Table S6. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for	47

Tablas	Pág.
45 late and early successional large trees in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at <0.05. Significant correlations are in bold. The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error. Color of cells corresponds to the dispersal vector of species: species dispersed by wind (orange); species dispersed by animals (purple).	
Table S7a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large trees by dispersal vector in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.	49
Table S7b. Pairwise contrast comparisons to assess significance differences in composition of large trees by dispersal vector among three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.	50
Table S8. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for 45 tree species large dispersed by bats, birds, both bats and birds and wind in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at <0.05. Significant correlations are in bold face. The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.	51
Capítulo III	
Tabla 1. Familia, Especies y número de individuos de murciélagos por gremio trófico (Frugívoros, Nectarívoros, Insectívoros y Hematófagos) presentes en tres tratamientos de restauración ecológica (PlaAni=Plantaciones de árboles dispersados por animales, PlaVie= Plantaciones de árboles dispersados por viento y SucNat=Sucesion Natural).	82
Tabla 2. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo de la riqueza de murciélagos. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de libertad residual (gl. Resid), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (p).	67
Tabla. 3. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial negativa de la riqueza de murciélagos.	67
Tabla 4. Resultados del ANOVA del GLM con distribución binomial negativa de la abundancia de murciélagos. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (gl Resid), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (p).	70
Tabla 5. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial negativa de la abundancia de murciélagos en	70

Tablas	Pág.
tres tratamientos: <i>Plantaciones animales</i> (PlanAni), <i>Plantaciones viento</i> (PlaVie) y <i>Sucesión natural</i> (SucNat) por gremio trófico frugívoros y nectarívoros. Los resultados significativos ($P<0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	
Tabla 6. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativo de la abundancia de murciélagos.	71
Tabla 7. Resultados del ANOVA del GLM gaussiano de la biomasa de murciélagos. Los resultados significativos ($P<0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (<i>gl</i>), devianza residual (Dev. Resid), grados de libertad residual (<i>gl. Resid</i>), Devianza (Dev), R^2 y probabilidad (<i>p</i>).	72
Tabla 8. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) de los modelos lineales generalizado (GLM) con distribución gaussiano de la biomasa de murciélagos.	73
Tabla 9. Análisis Multivariado de la Varianza no paramétrico (PERMANOVA) prueba del efecto en tres tratamientos de restauración ecológica en la composición de murciélagos en Los Tuxtlas, Veracruz, México.	74
Capítulo IV	
Tabla 1. Familia, especies y número de individuos de aves por gremio trófico (Omnívoros, Frugívoros, Nectarívoros, Insectívoros y Granívoros) presentes en tres tratamientos de restauración ecológica (PlaAni=Plantaciones de árboles dispersados por animales, PlaVie= Plantaciones de árboles dispersados por viento y SucNat=Sucesión Natural). Las especies con asterisco (*) corresponden a las aves migratorias.	127
Tabla 2. Resultados del ANOVA del GLM de la riqueza de aves. Los resultados significativos ($P<0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (<i>gl</i>), devianza residual (Dev. Resid), grados de libertad residual (<i>gl. Resid</i>), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (<i>p</i>). <i>p</i>	106
Tabla 3. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) de los modelo lineales generalizados (GLM) para la riqueza de aves	106
Tabla 4. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativa de la riqueza de aves por tratamiento: plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento (PlaVie), sucesión natural (SucNat). Los resultados significativos ($P<0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	107
Tabla 5. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativo de para la riqueza de aves por gremio trófico: insectívoros (Ins) frugívoros (Fru), nectarívoros (Nec) y omnívoros (Omn). Los resultados significativos ($P<0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	109

Tablas	Pág.
Tabla 6. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo de la abundancia de aves. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (gl Resid), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (p).	112
Tabla 7. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) del modelo lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativo de la abundancia de aves.	112
Tabla 8. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) para la abundancia de aves por tratamiento plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento (PlaVie), sucesión natural (SucNat). Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	113
Tabla 9. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativo de la abundancia de aves en tres tratamientos: Plantaciones animales (PlanAni), Plantaciones viento (PlaVie) y Sucesión natural (SucNat). Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	114
Tabla 10. Resultados del ANOVA del GLM gaussiano para la biomasa de aves. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (gl. Resid), Devianza (Dev), R^2 y probabilidad (p).	116
Tabla 11. Valores del AIC (Criterio de Información de Akaike) de modelo lineal generalizado (GLM) de distribución gaussiano de la biomasa de aves.	117
Tabla 12. Comparación de medianas de los modelos lineales generalizados (GLM) gaussiano de la biomasa de aves por gremio trófico insectívoros frugívoros nectarívoros y omnívoros (Omn). Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.	117

Índice de Figuras

Figuras	Pág.
Capítulo II	
Figure 1S. Non-Metric Multidimensional Scaling analysis (NMDS) of composition of large trees in 24 plots under three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl, purple), Natural Succession (NatSuc, blue) and Wind Plantings (WPl, orange) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. R ² and stress values from PERMANOVA analysis are shown (Table S3a&b). Ellipses were drawn at the 95% confidence level. Codes of species are in Table S1.	53
Capítulo III	
Figura 1. Ubicación de las parcelas a 9 años de exclusión donde se tiene diferentes hábitats. (A) plantaciones de especies dispersadas por animales, (V) plantaciones de árboles dispersados por viento y (C) Sucesión natural (Elaboró Rivas-Alonso E. 2015, información obtenida de Google Earth Noviembre del 2015, Coordenadas UTM Zona 13, Datum WGS84.	61
Figura 2. Número de especies de árboles > 30 cm de DAP en floración en el eje de la izquierda. El número de especies de árboles > 30 cm de DAP en fructificación a la derecha. En donde RFr; es la riqueza de árboles en fructificación y RFl riqueza de árboles en floración	63
Figura 3. Riqueza de murciélagos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05).	68
Figura 4. Abundancia de murciélagos bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: <i>Plantaciones animales</i> (PlaAni), <i>Plantaciones viento</i> (PlaVie) y <i>Sucesión natural</i> (SucNat). Para dos gremios tróficos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05).	71
Figura 5. Biomasa de murciélagos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas (p<0.05).	73
Figura 6. Análisis de Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS) para discriminar la composición de toda la comunidad de murciélagos (a) frugívoros (b) nectarívoros (c) ensamblaje de murciélagos en 18 parcelas de tres tratamientos de restauración ecológica: Plantaciones de árboles dispersados por animales (AnPl, N = 8, círculos rosas), Plantaciones de árboles dispersados por viento (WPl, N =9, cuadros verdes) y parcelas bajo Sucesión natural (NatSuc, N=8, triángulos morados) en Los Tuxtlas, Veracruz, México. La R ² es del PERMANOVA y los valores de estrés son del NMDS (Tabla 9). Las elipses se dibujaron al 95% de nivel de confianza (Tabla 9).	75

Capítulo IV	
Figura 1. Ubicación de las parcelas a 9 años de exclusión donde se tiene diferentes hábitats. (A) parcelas bajo sucesión manipulada con plantaciones de especies dispersadas por animales, (V) Sucesión manipulada con plantaciones de árboles dispersados por viento y (C) Controles o parcelas sin plantaciones; sucesión natural (Elaboró Rivas-Alonso E. 2015, información obtenida de Google Earth Noviembre del 2015, Coordenadas UTM Zona 13, Datum WG.	99
Figura 2. Número de especies de árboles > 30 cm de DAP en floración en el eje de la izquierda. El número de especies de árboles > 30 cm de DAP en fructificación a la derecha. En donde RFr; es la riqueza de árboles en fructificación y RFl riqueza de árboles en floración.	102
Figura 3. Riqueza de aves por tratamiento; plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), Plantaciones árboles dispersados por viento (PlaVie) y Sucesión Natural (SucNat) La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 4)	108
Figura 4. Riqueza de aves por gremios tróficos insectívoros (Ins), frugívoros (Fru) nectarívoros (Nec), y Omnívoros (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 5).	110
Figura 5. Abundancia de aves por tratamiento; plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), Plantaciones árboles dispersados por viento (PlaVie) y Sucesión Natural (SucNat) La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 8).	113
Figura 6. Abundancia de aves insectívoras (Ins), frugívoras (Fru), nectarívoras (Nec) y Omnívoras (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 9).	115
Figura 7. Biomasa de aves insectívoras (Ins) frugívoras (Fru) y nectarívoras (Nec), y omnívoras (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 12).	118
Figura S1. Riqueza de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: Plantaciones animales (PlaAni), Plantaciones viento (PlaVie) y Sucesión natural (SucNat). Para cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).	131

<p>Figura S2. Abundancia de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: Plantaciones animales (PlaAni), Plantaciones viento (PlaVie) y Sucesión natural (SucNat). Para cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).</p>	132
<p>Figura S3. Biomasa de aves por tratamiento; plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), Plantaciones de árboles dispersados por viento (PlaVie) y Sucesión Natural (SucNat) La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).</p>	133
<p>Figura S4. Biomasa de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: Plantaciones animales (PlaAni), Plantaciones viento (PlaVie) y Sucesión natural (SucNat). Para cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana y los rombos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).</p>	134

RESUMEN

Las actividades ganaderas han eliminado o simplificado el bosque tropical perennifolio en México. La restauración ecológica es una estrategia de conservación para acelerar el proceso de sucesión natural y mantener la biodiversidad en los paisajes agropecuarios permanentes. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la disponibilidad de recursos para aves y murciélagos. Este estudio se realizó en la región de Los Tuxtlas; Veracruz, México. En 24 parcelas de 30 x 30 m se establecieron los siguientes tratamientos de restauración: en ocho parcelas se sembraron especies de árboles dispersados por animales, en otras ocho parcelas se sembraron especies dispersadas por el viento y en las últimas ocho parcelas se permitió la sucesión natural. En estos sitios se evaluó la disponibilidad de alimento para murciélagos y aves a través de los censos e información bibliográfica de los árboles >30cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Estos árboles potencialmente reproductivos se les catalogó como dispersados por viento, aves, murciélagos o ambos (aves y murciélagos). En estos mismos sitios se colocaron redes de niebla en el pasillo central de las parcelas para el muestreo de aves y murciélagos. Las redes de niebla se abrían antes del anochecer para capturar murciélagos y antes del amanecer para capturar aves. Los resultados revelaron que las parcelas con plantaciones de árboles dispersados por animales y viento son importantes en los recursos alimenticios que generan para aves y murciélagos. La abundancia de murciélagos frugívoros es mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales. La riqueza y abundancia de aves fue mayor en la sucesión natural. Todos los tratamientos de restauración ecológica fueron importantes tanto en su aporte en recursos, como para la presencia de aves y murciélagos.

ABSTRACT

Livestock activities have simplified the tropical rain forest in Mexico. Ecological restoration is a conservation strategy to accelerate the process of natural succession and maintain biodiversity in permanent agricultural landscapes. The objective of this work was to evaluate the effect of restoration treatments on the availability of resources for birds and bats. This study was carried out in the Los Tuxtlas region, Veracruz México. In 24 plots of 30 x 30 m the following restoration treatments were established: in eight plots tree species dispersed by animals were planted, in other eight plots species dispersed by the wind were planted, and in the last eight plots natural succession was allowed. In these sites, the availability of resources for phytophagous was evaluated through censuses and bibliographic information of trees > 30cm in diameter at breast height. These potentially reproductive trees are listed as dispersed by wind, birds, bats, or both (birds and bats). At these same sites, mist nets were placed in the central corridor of the plots for the sampling of birds and bats. The mist nets were opened before dark to capture bats and before dawn to capture birds. The results revealed that the plots with tree plantations dispersed by animals or wind provide important food resources for birds and bats. The abundance of fruit bats is greater in tree plantings dispersed by animals. The richness and abundance of birds was greater in the natural succession especially due to insectivorous birds. Restoration treatments were important both for their contribution in resources, as well as for the presence of birds and bats.

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las comunidades ecológicas se definen como la suma de las propiedades de las poblaciones y de sus interacciones (Begon et al. 1987). Estas comunidades pueden sufrir eventos de perturbación que se definen como cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que trastorna la estructura de la comunidad o de una población y cambia los recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico (Pickett y White 1985). La perturbación de las comunidades puede afectar el número de especies y de individuos y su distribución (Fahring 2003). Además, la perturbación también puede afectar los procesos reproductivos, el movimiento de las plantas (*i.e.*, semillas), las interacciones entre depredadores y sus presas o la conducta de forrajeo de los animales (Fahrig 2003). La perturbación afecta la estructura de las comunidades y el comportamiento de las especies.

Después de una perturbación se da el proceso de sucesión natural. Este proceso se define como un recambio de especies a través del tiempo que eventualmente puede llevar a la recuperación de la estructura de la vegetación y de la función del ecosistema (Connell y Slatyer 1977). Durante este proceso, además del recambio de especies, se observa un aumento en las interacciones ecológicas (*i.e.*, mutualismo, depredación) en respuesta a la productividad del sistema y la disponibilidad de recursos durante cada fase de la sucesión (Bhaskar et al. 2014). Durante el proceso de sucesión, las plantas que llegan primero son llamadas sucesionales tempranas o pioneras; estas especies tienen semillas pequeñas que germinan y se establecen en condiciones de luz presentando altas tasas de crecimiento y ciclos de vida cortos (Finegan 1984; Whitmore 1989). Las especies pioneras pueden ser dispersadas por el viento o por los animales (Finegan 1984; Whitmore 1989). Por otra parte, las especies llamadas sucesionales tardías o no-pioneras tienen semillas más grandes, bajas tasas de crecimiento y ciclos de vida largos; estas especies generalmente producen

pocas semillas dispersadas frecuentemente por animales (Finegan 1984; Whitmore 1989). El proceso de sucesión natural es más lento en los sitios más degradados y alejados de remanentes de vegetación original debido a la falta de propágulos (Higg 1997). Para acelerar la sucesión natural se pueden manipular aspectos ecológicos de las comunidades, lo que se conoce como restauración ecológica (Gann et al. 2019). Por otra parte, la ecología de la restauración es la ciencia que apoya la práctica de la restauración ecológica, y de otras formas de reparación ambiental para recuperar los ecosistemas nativos y la integridad de los ecosistemas (Gann et al. 2019). Para recuperar los ecosistemas degradados se puede recurrir a las técnicas de restauración ecológica basadas en el conocimiento del recambio de especies que ocurre durante la sucesión natural.

El bosque tropical perennifolio (sensu Rzedowski 2006) o selva húmeda es considerado uno de los tipos de vegetación más exuberantes y de alta diversidad biológica. Las actividades ganaderas han simplificado el paisaje de la selva húmeda en México (Méndez-Toribio et al. 2018) dando como resultado muchos fragmentos aislados y pocas áreas con bosque continuo (Mendoza et al. 2005). En la actualidad, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México, que representa el límite norte de la selva húmeda en el continente, las actividades antropogénicas han provocado una disminución del área continua de bosque: la superficie original de este ecosistema era del 75% en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). En este bosque, el 20% de la región de Los Tuxtlas se encuentra en fragmentos aislados y el 5% consiste en bosque continuo (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Así, las actividades ganaderas en México han fragmentado los paisajes con selva húmeda dejando fragmentos inmersos en áreas agropecuarias permanentes.

En las selvas húmedas, el principal promotor del recambio de la vegetación durante el proceso de sucesión natural es la disponibilidad de luz (Lohbeck et al. 2014). Estos cambios en la vegetación tienen un impacto en la estructura de las comunidades de animales que dependen de los recursos alimenticios disponibles en los diferentes estados sucesionales, por ejemplo, las comunidades de aves y murciélagos. En parches de bosque tropical perennifolio (BTP) en Chiapas, México se reportó que la riqueza estimada de murciélagos y la abundancia de murciélagos es mayor en los parches de bosques continuos que en los sitios de bosque de cobertura cerrada y parcialmente cerrada (Vleut et al. 2012). Otro estudio en diferentes estados sucesionales en un BTP de Chiapas, México, reveló que la riqueza, diversidad y abundancia de murciélagos fue mayor en los estados sucesionales tardíos que en los estados sucesionales temprano e intermedios (de la Peña-Cuéllar et al. 2012). Por otra parte, la composición y abundancia de aves y murciélagos fueron diferentes entre los estados sucesionales; los estados tardíos de sucesión presentaron las mayores abundancias de aves y murciélagos, así como la presencia de especies únicas (de la Peña-Cuéllar et al. 2012, Vleut et al. 2012, Casas et al. 2016). El cambio en la vegetación durante la sucesión natural impacta en atributos como la abundancia y la riqueza de las comunidades de aves y murciélagos

La respuesta de la fauna a la manipulación de la vegetación en áreas restauradas ha sido poco explorada. Por ejemplo, una revisión de 180 estudios de fauna en áreas bajo restauración ecológica publicados entre 1994 y 2008 reveló que el 68% consisten en monitoreos y que el 11% evalúan los procesos ecológicos relacionados con las interacciones entre plantas y animales (Majer 2009). Este trabajo reportó que los vertebrados e invertebrados fueron el foco principal en el 12.4% de los trabajos revisados y

solo el 3.3% discutió los resultados en el contexto de las interacciones con la fauna (Majer 2009). De éstos, los estudios se centraron en la reintroducción de fauna, sucesión, suelo, herbívora, polinización o dispersión de semillas, en orden decreciente de frecuencia (Majer 2009). En otra revisión bibliográfica con artículos del 2000 al 2010, se reportó que el principal enfoque fue el aumento de la biodiversidad de las áreas restauradas en un 97%. Este estudio encontró que el 64% de los estudios fueron en sistemas terrestres y con plantas el 63%. Con fauna, el grupo taxonómico mejor representado fue el de los artrópodos con un 13%, aves con 6% y otros vertebrados, también 6% (Brudvig 2011). Este estudio mostró que la restauración ecológica en esta década se centró en promover la diversidad de especies, principalmente de plantas, dentro de los parches de restauración y que las interacciones múltiples y el efecto del paisaje han sido poco abordados (Brudvig 2011). Por ejemplo, en términos de interacciones entre plantas y animales, específicamente mutualismos entre plantas y animales, se registró que, en áreas restauradas de selva húmeda en Costa Rica, la abundancia de semillas dispersadas por murciélagos fue similar en sitios con y sin plantaciones de restauración; además, las semillas dispersadas por aves fueron siete veces más abundantes en las plantaciones de árboles nativos (Cole et al. 2010). La restauración ecológica se ha centrado en décadas en atributos referentes a la vegetación, siendo relativamente raro la evaluación de cómo responde la fauna y las interacciones planta-animal a estos cambios.

En la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, en 2006 se estableció un experimento de restauración ecológica a largo plazo. Ahí se establecieron 24 parcelas experimentales bajo tres tratamientos de restauración: ocho parcelas fueron plantadas con 12 especies de árboles dispersados por animales (4 especies pioneras y 8 especies no-

pioneras); otras ocho parcelas fueron plantadas con 12 especies de árboles dispersadas por viento (4 especies pioneras y 8 especies no-pioneras); finalmente, en las ocho parcelas restantes no se plantaron árboles, por lo que se encuentran bajo sucesión natural (Martínez-Garza et al. 2009). En estas parcelas, un monitoreo en los primeros 6 años de la intervención de restauración reveló que la riqueza y abundancia de murciélagos frugívoros fue aumentando con el tiempo (Orozco-Lugo et al. 2011). Asimismo, en estas parcelas, a 7 años de la intervención de restauración se encontró un mayor establecimiento de especies no-pioneras dispersadas por aves en las plantaciones de restauración, mientras que en las parcelas bajo sucesión natural se estableció un mayor número de especies pioneras dispersadas por murciélagos (de la Peña-Domene et al. 2014). Adicionalmente, en los primeros 10 años del experimento se reportó una mayor riqueza y abundancia de aves frugívoras en las plantaciones en comparación con las áreas bajo sucesión natural (Howe 2017). Estos resultados sugieren que las plantaciones de restauración están atrayendo aves y murciélagos desde estados sucesionales tempranos que al visitar estos sitios en busca de alimento y/o refugio, depositan semillas de frutos que consumieron en otros fragmentos de selva. En este contexto, este trabajo evalúa cómo responden los murciélagos y aves a la manipulación de la vegetación en los dos diferentes tratamientos de restauración ecológica establecidos hace más de 10 años. La hipótesis general es que la riqueza, abundancia y biomasa de aves y murciélagos es mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales que en las plantaciones de árboles dispersadas por viento y sucesión natural.

La presente tesis está organizada en cinco capítulos. En el capítulo II se abordan aspectos de la estructura y composición de los árboles adultos plantados o reclutados naturalmente (< 30 cm diámetro a la altura del pecho) en las áreas de restauración con énfasis en su vector de dispersión. La hipótesis de ese capítulo es que la riqueza y

abundancia de especies de plantas sucesionales tardías es mayor en las plantaciones que en la sucesión natural. Mientras que la composición es única en cada tratamiento. En el capítulo III se presenta el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la estructura y composición de la comunidad de murciélagos. La hipótesis de ese capítulo es que las plantaciones de árboles dispersados por animales tienen la mayor riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos; y que el gremio frugívoro será el más rico y abundante sin importar el tratamiento de restauración. En el capítulo IV se presenta el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la estructura y composición de la comunidad de aves. La hipótesis de ese capítulo es que el tratamiento de animales albergará la mayor riqueza, abundancia y biomasa de aves; y que el gremio frugívoro será el más rico y abundante sin importar el tratamiento de restauración. Finalmente, en el capítulo V se presenta la discusión general y en el VI las conclusiones generales de mis resultados para proyectos de restauración ecológica en la selva húmeda.

LITERATURA CITADA

- Arroyo-Rodríguez, V. & Mandujano, S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity & Conservation*, 15, 4159-4179. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-3374-8>.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1987. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*, Barcelona, España, Ediciones Omega, S.A.
- Bhaskar, R., Dawson, T. E. & Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, 28, 1256-1265 <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12257>.
- Brudvig, L. A. 2011. The restoration of biodiversity: where has research been and where does it need to go? *American journal of botany*, 98 3, 549-58
- Casas, G., Darski, B., Ferreira, P. M. A., Kindel, A. & Müller, S. C. 2016. Habitat structure influences the diversity, richness and composition of bird assemblages in successional atlantic rain forests. *Tropical Conservation Science*, 9, 503-524 <https://doi.org/10.1177/194008291600900126>.
- Cole, R. J., Holl, K. D. & Zahawi, R. A. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications*, 20, 1255-1269 <https://doi.org/10.1890/09-0714.1>.
- Connell, J. H. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111, 1119-1144
- de la Peña-Cuéllar, E., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M. & Estrada, A. 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1381-1397 <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0249-7>.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E. & Howe, H. F. 2014. Roles of Birds and Bats in Early Tropical-Forest Restoration. *Plos One*, 9, e104656 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104656>.
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515 <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature*, 312, 109-114 <http://dx.doi.org/10.1038/312109a0>.

- Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., Hallett, J. G., Eisenberg, C., Guariguata, M. R., Liu, J., Hua, F., Echeverría, C., Gonzales, E., Shaw, N., Decler, K. & Dixon, K. W. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27, S1-S46 <https://doi.org/10.1111/rec.13035> }
- Higgs, E. S. 1997. What is good ecological restoration? *Conservation Biology*, 11, 338-348
- Howe, H. F. 2016. Making dispersal syndromes and networks useful in tropical conservation and restoration. *Global Ecology and Conservation*, 6, 152-178 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.03.002>.
- Howe, H. F. 2017. Fruit-eating birds in experimental plantings in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 83-88 <https://doi.org/10.1017/s0266467416000596>.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., van Breugel, M. & Bongers, F. 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 28, 1052-1058 <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12240>.
- Majer, J. D. 2009. Animals in the Restoration Process—Progressing the Trends. *Restoration Ecology*, 17, 315-319 <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00528.x>.
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Pena-Domene, M. & Howe, H. F. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 541-550 <https://doi.org/10.1017/s0266467409990113>.
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Garza, C., Ceccon, E. & Guariguata, M. R. 2018. *La restauración de ecosistemas terrestres en México: situación actual, tendencias, necesidades y oportunidades*, Bogor, Indonesia, CIFOR.
- Mendoza, E., Fay, J. & Dirzo, R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista chilena de historia natural*, 78, 451-467
- Orozco-Lugo, C. L., Valenzuela-Galván, D. & Martínez Garza, C. 2011. ¿Cómo cambia la quiroptero fauna en un experimento de restauración ecológica a largo plazo? In: ECOLOGÍA, S. C. M. D. (ed.) *III Congreso Mexicano de Ecología* Boca del río, Veracruz: Sociedad Científica Mexicana de Ecología.
- Pickett, S. T. A. & White, P. S. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, EE. UU., Academic Press.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*, México, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)

Vleut, I., Levy-Tacher, S. I., Galindo-González, J., de Boer, W. F. & Ramírez-Marcial, N. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy*, 93, 1469-1479
<https://doi.org/10.1644/12-mamm-a-005.1>.

Whitmore, T. C. 1989. Canopy Gaps and the two Major Groups of Forest Trees. *Ecology*, 70, 536-538

CAPÍTULO II

LARGE TREES IN RESTORED TROPICAL RAINFOREST



Large trees in restored tropical rainforest

Edith Rivas-Alonso^a, Cristina Martínez-Garza^{a,*}, Marín de la Peña-Domene^b,
Moisés Méndez-Toribio^c

^a Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Universidad 1001, Colonia Chamilpa, Cuernavaca, Morelos 62209, Mexico

^b Centro Interdisciplinario para la Formación y Vinculación Social, ITESO, Periférico Sur Manuel Gómez Morán # 8585, Tlaquepaque, Jalisco, Mexico

^c Red de Diversidad Biológica del Occidente Mexicano, Instituto de Ecología, A.C.-Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Assisted succession
Frugivory
Restoration plantings
Los Tuxtlas
Natural succession
Unassisted forest regeneration

ABSTRACT

Restoration interventions aim to accelerate forest recovery by skipping the early stages of succession where short-lived early-successional tree species dominate. Large trees (≥ 30 cm of Diameter at Breast Height [DBH]) provide ecosystem functions, such as carbon storage and acting as stepping stones for the movement of animals through the landscape. Here, we evaluated two mixtures of planted and, unplanted areas to figure out which restoration treatment was more successful in skipping the early stages of succession. For this, we measured forest structure of large trees in restoration settings after 10 years in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. In 2006, cattle grazing was excluded from 24 plots (30×30 m). Eight of those plots were planted with 12 wind-dispersed species, eight plots were planted with 12 animal-dispersed species (a total of 2,304 planted trees), and eight plots were left to undergo natural succession without plantings. Planted and naturally recruited trees have been assessed periodically since 2007. A total of 835 planted and naturally recruited trees of 45 species reached large size. Including all trees (planted and recruited), the richness and abundance of late-successional trees was higher in plantings than under natural succession while richness of large recruits of late-successional species was as higher in plantings as in natural succession. Also, including all trees, plantings of animal-dispersed species have higher richness and abundance of trees dispersed by bats and both bats and birds; while species and trees dispersed by birds were present equally at all treatments. Richness and abundance of bat-dispersed recruits were similar in plantings and natural succession while plantings of wind-dispersed species had higher bird-dispersed recruits. Composition heterogeneity, driven by natural recruitment, was largest for early-successional trees in natural succession. After 10 years, the first stages of succession (20–30 years) were skipped in plantings: plantings have higher abundance of large seeded late-successional species. For an overall increase in composition heterogeneity in permanent agricultural landscapes, we suggest establishing areas to undergo natural succession along with plantings that include a higher percentage of late-successional species with large seeds.

1. Introduction

In the “Decade for Ecosystem Restoration” (2021–2030; UN, 2020), the main goal is to reverse current forest loss. In the Neotropics, after tropical man-made pastures are abandoned, succession back to forest may take > 100 years (Saldarriaga et al., 1988; Uhl et al., 1988; Finegan, 1996; Bechara et al., 2016); although trajectories vary widely given random effects (Norden et al., 2015; Estrada-Villegas et al., 2020). Three mechanisms for forest succession have been suggested (Connell and Slatyer, 1977; Chazdon et al., 2007): (i) the *facilitation model* states that

successive waves of colonization of different tree species occur, beginning with early-successionals that modify the environment so late-successionals may establish; (ii) the *tolerance model* state that all colonists arrive early in succession and late-successionals are expected to dominate after the mortality of early-successionals (ca. 20 to 30 years; Finegan 1996) and; (iii) the *inhibition model* state that early-successionals will suppress incoming species, arresting succession (Connell and Slatyer, 1977). Given that seed banks are usually depleted due to agricultural use (Wijdeven and Kuzee, 2000), succession depends exclusively on the arrival of seeds by dispersal events. Early-successionals

* Corresponding author.

E-mail addresses: edith.rivasao@uaem.edu.mx (E. Rivas-Alonso), cristina.martinez@uaem.mx (C. Martínez-Garza), marinespd@iteso.mx (M. de la Peña-Domene), moises.mendez@inecol.mx (M. Méndez-Toribio).

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119563>

Received 14 June 2021; Received in revised form 19 July 2021; Accepted 20 July 2021

Available online 30 July 2021

0378-1127/© 2021 Elsevier B.V. All rights reserved.

have smaller seeds with lower dispersal limitation (failure of seeds to reach a site) than late-successionals (de la Peña-Domene and Martínez-Garza, 2018). Species dispersed by wind may move longer distances in open areas (Nathan, 2006) than those dispersed by animals, that will arrive to open areas if their dispersal agents are attracted (Wunderle, 1997; Laborde et al., 2008). Once seeds arrive and germinate, the conditions under which they must grow are highly adverse, so most species have high establishment limitation (failure of seedlings to survive and grow) in pastures (Nepstad et al., 1996; Hooper et al., 2005; Martínez-Ramos et al., 2016, de la Peña-Domene and Martínez-Garza, 2018). The fastest changes in tree richness and density during succession have been registered in the first 10 years, driven by fast growing early-successionals but recovery of composition may take centuries (Bechara et al., 2016; Rozendaal et al., 2019). For these reasons, human intervention is needed to release or accelerate succession back to forest.

Forest restoration aims to accelerate succession back to forest. This can be achieved by establishing plantings of native species or by favoring natural forest regrowth (Lamb et al., 2005; Gann et al., 2019). Meta-analyses have shown that below-ground biomass (Bonner et al., 2013) or tree height (Crouzeilles et al., 2016) may recover faster under natural forest regrowth, while forest composition (Shoo et al., 2016) or canopy cover (Brancaion et al., 2016) may recover faster using restoration plantings. The effect of planting composition in the resulting forest structure has been less explored (see for example, Guariguata et al., 1995). Tree composition in plantings varies depending on restoration objectives: fast-growing early-successionals are planted to rapidly

recover a canopy and out-compete invasive species (Douterlungne et al., 2013), because they provide benefits for people (Montagnini et al., 1995) or because it is assumed that they are needed for late-successionals to establish (i.e., *facilitation model*). However, plantings of only early-successionals may be a “quick fix” (*sensu* King and Hobbs, 2006), resulting in synchronic early mortality (van Breugel et al., 2006) or in arrested succession (i.e., *inhibition model*). Another strategy to restore biodiversity is to establish a combination of early and late-successional trees (Rodrigues et al., 2009; Ratanapongsai, 2020) that may perform equally well (see Martínez-Garza and Howe, 2003; Osorio-Salomón et al., 2021), supporting the *tolerance model*.

Small trees in restored forest show the potential for future structure; as they get larger, the ecosystem functions and services they provide are also recovered, for example, as carbon sinks (Pan et al., 2011; Sist et al., 2014). Large trees in restored areas also provide microhabitats and refuge for the animals moving through fragmented landscapes (Thompson et al., 2014; Lindenmayer et al., 2017; de Almeida and Viani, 2021). Given that they are more likely to be reproductive (Pennington and Sarukhán, 2005), large trees with fleshy fruits attract frugivores and therefore, under their canopy, a higher seed fall of animal-dispersed seeds and its further recruitment will occur (Howe and Miriti, 2004; Sansevero et al., 2011; Camargo et al., 2020). Therefore, the long-term success of restoration plantings relies on the identity and performance of planted species getting large. At this stage, dispersal vector of large trees will influence animal maintenance in fragmented landscapes and future processes of plant recruitment.



Fig. 1. (a) Fenced restoration plots established in 2006; (b) Natural succession, (c) Plantings of wind-dispersed species and (d) Plantings of animal-dispersed species in 2013 in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Photos by Marín de la Peña-Domene.

In 2006, we established two planting mixtures including four early and eight late-successional species: (1) 12 species dispersed by wind and, (2) 12 species dispersed by animals (Martínez-Garza et al., 2013b); we also established areas without plantings. Here, we evaluate trees that reached large sizes (Diameter at Breast Height [DBH] ≥ 30 cm and up to 97 cm DBH) after a decade, and that were either planted or recruited naturally early in the experiment (Fig. 1a). We aim to elucidate whether planted late-successionals thrive as well as early-successionals, as the *tolerance model* suggest, leading us to expect higher richness and abundance of late-successionals in plantings than in natural succession, when plantings and recruits are included; in this scenario, composition is expected to be unique in each treatment; also, composition heterogeneity would be expected to be higher for early-successionals in unplanted areas given more space for natural recruitment. Alternatively, if only early-successionals thrive, as the *facilitation model* suggests, we expect a converged structure and composition dominated by early-successionals and high composition heterogeneity at all restoration treatments. For recruits, we expect a similar richness and abundance of early-successionals everywhere given their lower dispersal limitation compared to late-successionals; also, higher recruitment is expected in unplanted areas given that there is more space available. Alternatively, harsh environmental conditions in unplanted areas (e.g., higher competition with grasses) may result in lower recruitment compared to plantings. Regarding dispersal vectors, the *tolerance model* predicts that, given thriving plantings, trees dispersed by wind or animals will be dominant where planted. The *facilitation model* predicts dominance of early-successional wind-dispersed species at all treatments due to their lower dispersal limitation (e.g., Nathan, 2006). For recruits, similar richness and abundance of trees with low dispersal limitation in open areas (i.e., wind and bat dispersed species) are expected at all treatments while lower recruitment of bird-dispersed species is likely given the lack of perches. By revealing which restoration treatment increase dominance of large late-successional trees, we can suggest planting compositions that successfully skip early stages of succession to speeds forest recovery the most.

2. Materials and methods

2.1. Study site

This study was conducted in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico, a biosphere reserve ranging in elevation from 200 to 1,700 m above sea level (Dirzo et al., 1997). This volcanic region is characterized by acidic soils (pH 4.9) with a large clay component (48.5% clay), having formed from basaltic and andesitic rock mixed with volcanic ash (see Guevara et al., 2004). The mean annual precipitation from 1997 to 2006 was 4,825 mm per year, considering a rainy season from June to February and a dry season from March to May (González-Soriano et al., 1997). The mean annual temperature in the region is 25.8 °C; in altitudes below 200 m, temperature ranges between 24 °C and 26 °C (Soto and Gama, 1997). The formerly forested land in which our plots were established had been under intensive cattle ranching for 50 years on ground planted with native and exotic grasses (Howe et al., 2010). Conserved tropical rainforest holds 300 native tree species (Ibarra-Manríquez and Sinaca, 1995, 1996a, b) and >150 fruit-eating bird and mammal species, with wide-ranging fruit-eating bats and birds among the most likely dispersal agents of seeds arriving to restoration settings (González-Soriano et al., 1997).

2.2. Experimental design

The study was carried out in active cattle pastures near the village of Adolfo Ruiz Cortines (latitude: 18.595607, longitude: -95.101773). In 2006, we established 24 30 × 30 m plots separated from each other by 35 m in a hillside gradient from 182 to 260 m above sea level (Martínez-Garza et al., 2013a). Plots are 500–1,200 m from the edge of the

conserved rainforest and > 90 m from fragments of secondary forest (Howe et al., 2010). All cattle were excluded from these plots with living fences of *Gliricidia sepium* (Fabaceae) and barbed wire (Howe et al., 2010), but outside of the excluded plots, the pasture remained active for grazing. A 2 m wide corridor in the center of plots was marked to allow netting of birds and bats and 1 m corridor close to the fence to walk; those areas were not planted and were not censused for recruits (Howe et al., 2010). Three treatments were established: plantings of two different mixtures of species and one unplanted treatment. The location of the different treatments among plots was assigned systematically to avoid the aggregation of similar treatments by chance. The planting mixtures consisted of eight plots planted with 12 tree species dispersed by wind (hereafter Wind Plantings) and eight plots planted with 12 tree species dispersed by animals (hereafter Animal Plantings). Each planting mixture included four early- and eight late-successional tree species (Martínez-Garza et al., 2013b). A total of 2,304 seedlings were planted at a spacing distance of 2 × 2 m; seedlings were 4–7-month old (96 seedlings of each species); all seedlings were tagged and censused yearly (Table S1). Within each planting mixture, individuals of all species were planted in mixed stands in a systematic design to maximize the distance among conspecifics and to avoid the aggregation of early-successional trees. Grasses were removed in a radius of 50 cm around the planted trees until they were > 1.5 m in height; no fertilizer or water were added to the planted seedlings (Martínez-Garza et al., 2013a,b). In the eight remaining plots, no trees were planted (hereafter Natural Succession). Within the Animal Plantings, four species are known to be dispersed by bats, four species by birds and four species by both bats and birds (Table S2). For one planted species dispersed by birds, *Guarea grandifolia* DC. (Meliaceae), none of the planted individuals reached the size considered for this study (see below; Table S1). In all plots, we identified, tagged, and measured woody seedlings taller than 10 cm every four months from 12 through 60 months after cattle exclusion and then twice a year for the following years. Initial soil properties at the plots revealed that litter mass was 24.9 ± 3.2 kg ha⁻¹ and, Nitrogen and Phosphorous pools in the litter were 37.3 ± 4.8 g N ha⁻¹ and 18.4 ± 3.5 g P ha⁻¹, respectively. Further, pools of soil nutrients were 18.7 ± 0.7 Mg ha⁻¹ for organic carbon, 1.35 ± 0.03 Mg ha⁻¹ for total N, C:N proportion was 14 ± 0.3 , and 2.87 ± 0.25 kg ha⁻¹ for NH₄³ (Tobón et al., 2011). One year after plot establishment, litter mass increased to 54.4 ± 8.2 kg ha⁻¹; concentration in the litter of N (1.59 ± 0.08 mg g⁻¹), pools of N (86.5 ± 0.07 g ha⁻¹) and P (47.5 ± 9.3 g ha⁻¹) also increased (Tobón et al., 2011). Further, soils 20 cm from planted legume seedlings showed, after one year, a partial recovery of N cycling, measured as a greater accumulation of N in litter, total N concentrations, soil microbial biomass N concentrations and rates of net N transformations (Roa-Fuentes et al., 2015). Initial planting composition, differential recruitment and improved soil fertility resulted in restoration settings with contrasting physiognomy (de la Peña-Domene et al., 2013; Li et al., 2018). By 2013, plots under natural succession did not have a continuous canopy (Fig. 1b); percentage of canopy cover was ca. 20% in natural succession while it was ca. 70% for plantings (Howe and Davlantes, 2017). Plantings of wind-dispersed species had a continuous and homogeneous canopy; in those plantings, 73% of trees were > 3 m in height (Fig. 1c). Plantings of animal-dispersed species had a continuous but heterogeneous canopy where 69% of trees were > 3 m in height (Fig. 1d).

To evaluate structure and composition of the community of large trees for this study, we used a census from 2016 that included all trees that were planted as saplings in 2006 and trees that had recruited naturally since cattle were excluded from the plots. We considered only trees with a DBH ≥ 30 cm, a size at which both early and late-successional trees may be reproductive (Pennington and Sarukhán, 2005; Wright et al., 2005; Howe, 2017). A range from 0 to 79% of the trees planted per species were registered as large ones after a decade (Table S1). Tree richness and abundance was calculated as the total number of species or trees in each plot.

2.3. Statistical analysis

Generalized linear mixed-effects models (GLMM), were used to determine whether treatment, successional status, or dispersal vector (fixed factors) affect richness and number of large trees. The model formula for the fixed factors were established as a factorial design, while a hierarchical error structure was set in the random factor of the model. Successional status or dispersal vector were nested within treatment and this term in turn was nested in each of eight blocks. Treatment has three levels: Animal Planting, Wind Planting and Natural Succession; successional status has two levels: early- and late-successionals and dispersal vector has four levels: wind, bats, birds and both bats and birds. A Poisson type error was used with a log-link function for richness and number of large trees. The minimal adequate model was selected following Crawley (2013) by eliminating those factors contributing a minimum percentage of variation to the model ($P > 0.05$). Differences in richness and abundance among significant levels of GLMMs were assessed through contrast tests (Crawley, 2013). The generalized linear mixed models were fit by maximum likelihood (Laplace approximation), with the 'lme 4' package in R, v 3.3.2 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT). Separated analyzes were ran for all trees (planted and recruited) and for recruited trees only. Means and standard errors of richness and abundance are reported in Results.

To analyze composition of large trees planted and recruited by treatment, we performed non-metric multidimensional scaling analyses (NMDS; Gauch, 1982). The species similarity metric used was Bray-Curtis, and the stress value in the NMDS was used to determine the ordination fitness (McCune et al., 2002). The effect of treatment on the composition of large trees was evaluated for all trees (≥ 30 cm DBH), by successional status and by dispersal vector using Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) with a Bray-Curtis dissimilarity matrix (Anderson, 2001). When treatment was significant, pairwise multiple comparisons were conducted. The impacts on false positive error rates from multiple comparisons were controlled by adjusting p-values based on the Benjamini-Hochberg false discovery rate (FDR) procedure (Benjamini and Hochberg, 1995). In the PERMANOVA, the significance of all tests was assessed from p-values calculated after 9,999 permutations. The significance level considered in all tests applied was < 0.05 . The "adonis" and "metaMDS" functions were implemented for running the PERMANOVA and NMDS analysis, respectively, available in the Vegan library (Oksanen et al., 2018) of R, v 3.3.2 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, AT).

3. Results

In the 24 plots, a total of 835 planted or naturally recruited trees with DBH ≥ 30 cm were recorded with an average of 35 ± 4 trees per plot; these large trees were of 45 species (23 species planted, 22 species recruited) from 22 families (Table S2). Twenty were late-successional and 22 were early-successional species. Of the species recorded, 28 species (12 planted, 16 recruited) were in the Wind Plantings, 23 species (11 planted and 12 recruited) in the Animal Plantings, and 22 species in the Natural Succession plots. Of the trees recorded, 74% were planted (616 trees), 50% in each planting mixture. The highest number of large naturally recruited trees was recorded in the Natural Succession plots (101 trees), followed by Wind Plantings (80 trees), and 38 trees recruited in the Animal Plantings (Table 1). Overall, the bat-and-bird-dispersed tree *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Urticaceae) was the most abundant species with 94 trees, 81% of which had been planted (76 trees; Table S1). The bird-dispersed tree *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae) was the most abundant naturally recruited species, with 54 trees (Table S2). Overall, composition of trees was different among treatments (Fig. S1; Tables S3a&b): Animal Plantings (purple circles) had the lowest composition heterogeneity (size of ellipse in Fig. S1) with eight species dispersed by animals clustered with those plots (Table S4). Twelve species dispersed by wind were associated with Wind Plantings

Table 1

Total number of planted and recruited species and trees by successional status (Succ S) and Dispersal Vector (Dispersal V) registered as large trees (>30 cm DBH) in restoration settings in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico after 10 years.

Dispersal V	Succ S	Planted		Recruited*	
		Species	Trees	Species	Trees
Bats	Late	3	65	0	0
	Early	0	0	1	2
Both	Late	2	17	3	14
	Early	3	155	4	36
Bats and birds	Late	2	56	4	70
	Early	1	17	4	26
Wind	Late	8	158	1	12
	Early	4	148	5	59

* species planted that were also recruited are not considered.

(orange circles) while the highest composition heterogeneity was recorded in Natural Succession plots (blue circles) with zero species clustered with those plots.

3.1. Successional status

Average richness of large trees planted and recruited was higher in Wind Plantings (6.6 ± 0.52 species) compared with Natural Succession (3.1 ± 0.35 species); Animal Plantings had intermediate values (5.0 ± 0.40 species). Richness of large trees differed by treatment ($\chi^2 = 18.0$, $P \leq 0.001$) and there was an interaction between treatment and successional status ($\chi^2 = 18.1$, $P \leq 0.001$). Richness of early-successionals was similar among treatments (Fig. 2a). Richness of late-successionals was higher in Wind (7.3 ± 0.7 species) and Animal Plantings (5.0 ± 0.7 species) compared with Natural Succession (2.0 ± 0.6 species; Fig. 2a). The number of large trees was four times higher in Wind (24.2 ± 2.7 trees) and Animal Plantings (21.8 ± 1.9 trees) than under Natural Succession (6.3 ± 1.2 trees; Fig. 2b). The number of large trees differed among treatments ($\chi^2 = 29.5$, $P \leq 0.001$) and there was an interaction between treatment and successional status ($\chi^2 = 31.8$, $P \leq 0.001$).

Richness of large recruited trees differed by treatment ($\chi^2 = 7.9$, $P \leq 0.02$) and there was an interaction between treatment and successional status ($\chi^2 = 7.6$, $P \leq 0.001$). Richness of early-successional recruits was higher in Natural Succession (3.8 ± 0.5 species) and Wind Plantings (3.0 ± 0.7 species) compared with Animal Plantings (1.8 ± 0.5 species) (Fig. 2c). Richness of late-successional recruits was higher in Natural Succession (2.1 ± 0.4 species) and Wind Plantings (2.0 ± 0.5 species) compared with Animal Plantings (0.9 ± 0.4 species; Fig. 2c). The number of large recruited trees did not differ among treatments ($\chi^2 = 5.7$, $P > 0.05$), successional status ($\chi^2 = 1.1$, $P > 0.7$), and there was not an interaction between treatment and successional status ($\chi^2 = 6.3$, $P > 0.09$; Fig. 2d).

The composition of late- and early-successional trees (Fig. 3) was different among treatments (Tables S5a&b). For late-successional species, Natural Succession (blue circles Fig. 3a) showed the lowest composition heterogeneity; zero species were associated with those plots (Table S6). Eight late-successional species dispersed by wind were associated with Wind Plantings (Table S6). Four late-successional species dispersed by animals were associated with Animal Plantings (purple circles in Fig. 3a; Table S6). For early-successional species, the opposite pattern was observed (Fig. 3b); Natural Succession showed the highest composition heterogeneity with zero species clustered with those plots (Table S6), Animal Plantings showed the smallest composition heterogeneity (Fig. 3b) with four species dispersed by animals associated with those plots (Table S6), and four species dispersed by wind were associated with Wind Plantings (Table S6).

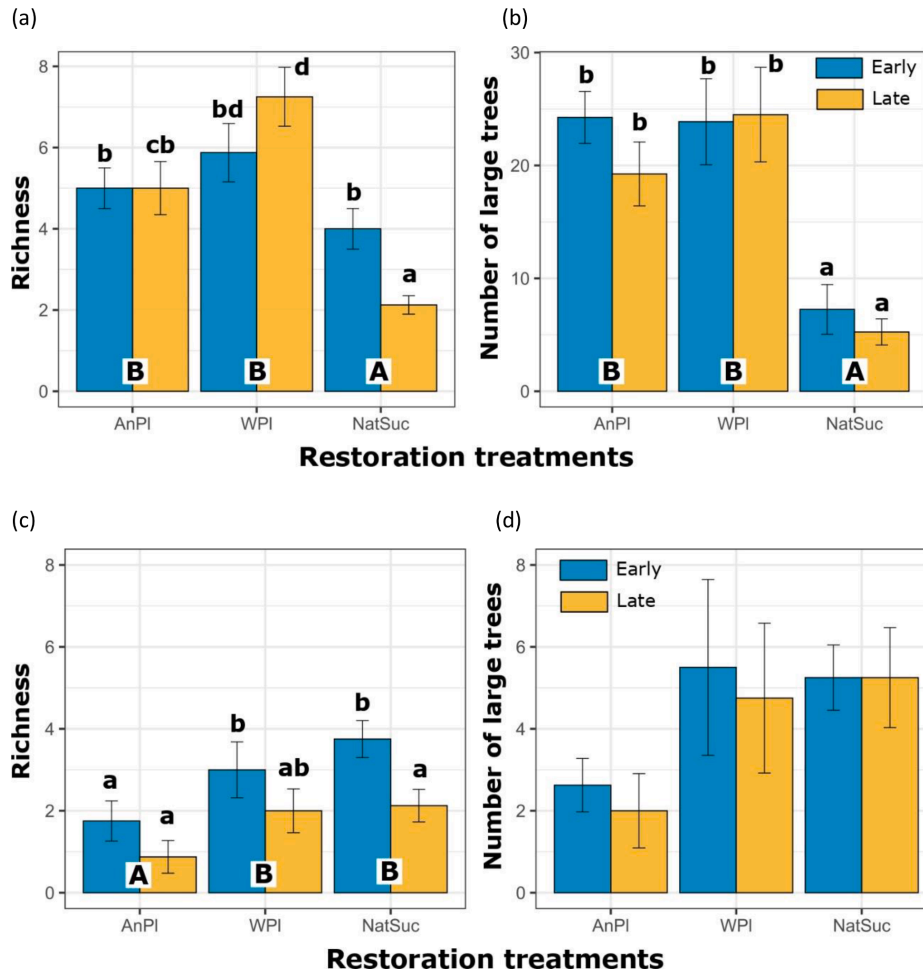


Fig. 2. Mean (\pm standard error) of richness and number of large trees by successional status (early and late-successional species) of planted and recruited trees (a and b) and only recruits (c and d) in three restoration treatments in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico: Animal Plantings (AnPI), Wind Plantings (WPI) and Natural Succession (NatSuc). Different capital letters indicate differences among treatments while lower case letters indicate differences between successional status within treatments, tested with pairwise contrast comparisons ($p < 0.05$).

3.2. Dispersal vector

Richness of large planted and recruited trees differed among treatments ($\chi^2 = 7.8$, $P < 0.001$), by dispersal vector ($\chi^2 = 125.0$, $P < 0.001$) and there was an interaction between treatment and dispersal vector ($\chi^2 = 37.3$, $P < 0.001$). Richness of large recruited trees differed among treatments ($\chi^2 = 9.3$, $P < 0.01$), by dispersal vector ($\chi^2 = 19.7$, $P < 0.02$) and there was an interaction between treatment and dispersal vector ($\chi^2 = 18.7$, $P < 0.002$). The number of large planted and recruited trees differed among treatments ($\chi^2 = 18$, $P < 0.001$), by dispersal vector ($\chi^2 = 152.9$, $P < 0.001$) and there was an interaction between treatment and dispersal vector ($\chi^2 = 36.7$, $P < 0.001$). The number of large recruited trees differed among treatments ($\chi^2 = 8.4$, $P < 0.02$), by dispersal vector

($\chi^2 = 30.4$, $P < 0.0001$) and there was an interaction between treatment and dispersal vector ($\chi^2 = 19.7$, $P < 0.001$).

Bats.- Average richness (2.00 ± 0.32 species) and number (8.00 ± 1.30 trees) of large planted and recruited trees dispersed by bats were higher in Animal Plantings compared with Natural Succession (0.12 ± 0.12 species and 0.13 ± 0.13 trees; Fig. 4); Wind Plantings showed averages of zero for both variables (Fig. 4). Richness and number of large recruits dispersed by bats were similar among treatments (Fig. 5). Composition of large planted and recruited trees dispersed by bats was similar among all treatments (Fig. 6, Tables S7a&b, S8). Two planted species, *Inga sinacae* and *Amphitecna tuxtensis* clustered with the Animal Plantings (Table S8).

Both (Bats and Birds).- Average richness of large planted and

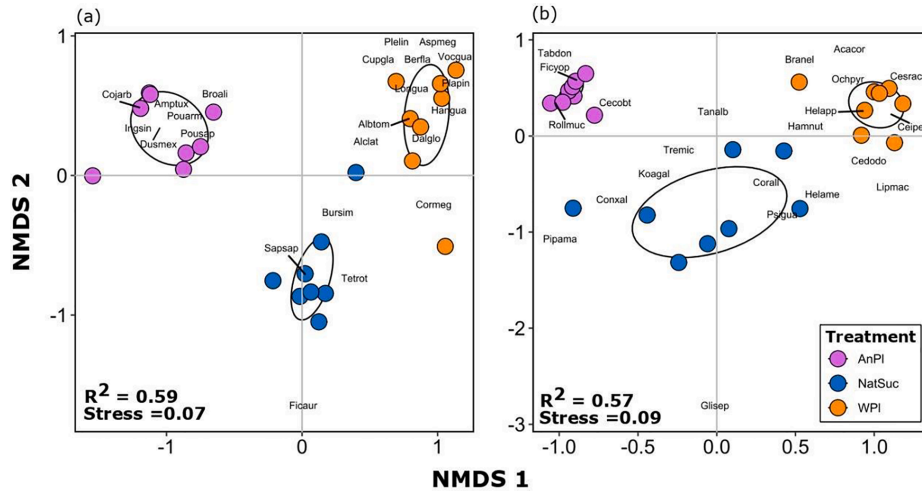


Fig. 3. Non-Metric Multidimensional Scaling analysis (NMDS) to discriminate composition of (a) late- and (b) early-successional large planted and recruited trees in 24 30 X 30 m plots in three restoration treatments in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico: Animal Plantings (AnPI, purple, N = 8 plots), Wind Plantings (WPI, orange, N = 8 plots) and Natural Succession (NatSuc, blue, N = 8 plots). R² from PERMANOVA and stress values from NMDS analysis are shown (Table S5a). Ellipses were drawn at the 95% confidence level (Table S5b). Codes of species are in Table S6.

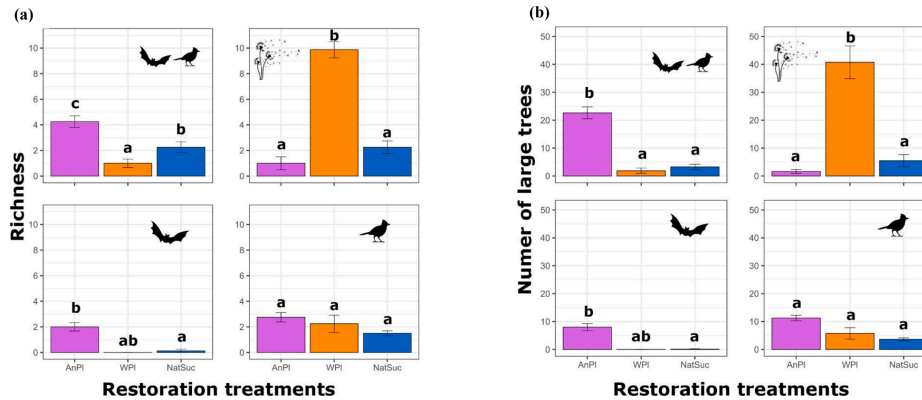


Fig. 4. Mean (±standard error) of (a) Richness and (b) number of large planted and recruited trees by dispersal vector in Animal Plantings (AnPI), Wind Plantings (WPI) and Natural Succession (NatSuc) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Different letters indicate differences among treatments within each dispersal vector tested with pairwise contrast comparisons (Table S9).

recruited trees dispersed by both bats and birds was higher in Animal Plantings (4.25 ± 0.45 species) than under Natural Succession (2.25 ± 0.41 species) and Wind Plantings (1.00 ± 0.33 species; Fig. 4a). Average number of large planted and recruited trees dispersed by both bats and birds was higher in Animal Plantings (22.63 ± 2.13 trees) compared to Natural Succession (3.25 ± 0.96 trees) and Wind Plantings (1.88 ± 0.95 trees), these last two were statistically similar (Fig. 4). Average richness of large recruits dispersed by both bats and birds was higher in Natural Succession (2.25 ± 1.28 species) than in Animal Plantings (0.75 ± 1.39 species), Wind Plantings had intermediate values (1.0 ± 1.06 species; Fig. 5). Average number of large recruits dispersed by both bats and birds was lower in Animal Plantings (1.13 ± 1.64 trees) compared with

Natural Succession (3.25 ± 2.82 trees) and Wind Plantings (1.88 ± 3.0 trees), these last two were statistically similar (Fig. 5). Composition of large planted and recruited trees dispersed by both bats and birds was unique in Animal Plantings while Wind Plantings and Natural succession showed similar composition (Fig. 6, Tables S7a&b). Two planted species, *Ficus yoponensis* and *Poulsenia armata* were associated with Animal Plantings (Table S8).

Birds. Richness and number of large planted and recruited trees dispersed by birds were similar among treatments (Fig. 4). Average richness of large recruits dispersed by birds was higher in Wind Plantings (2.4 ± 0.8 species) than in Animal Plantings (0.9 ± 0.4 species); Natural Succession had intermediate values (1.5 ± 0.2 species; Fig. 5).

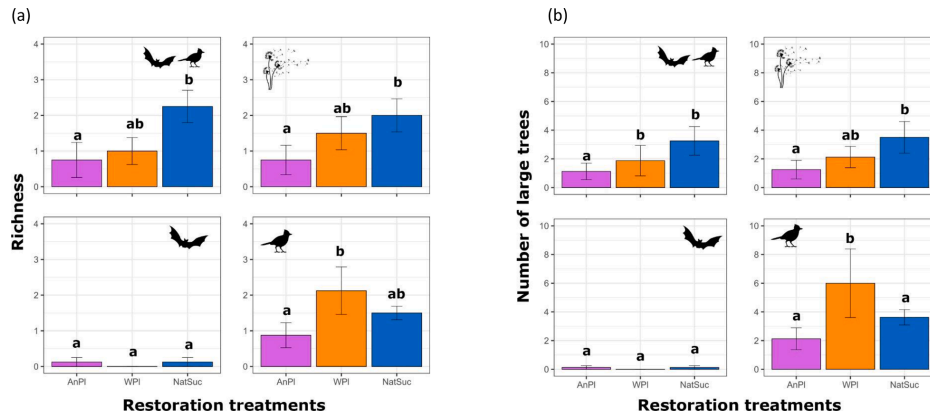


Fig. 5. Mean (\pm standard error) of (a) Richness and (b) number of large recruited trees by dispersal vector in Animal Plantings (AnPI), Wind Plantings (WPI) and Natural Succession (NatSuc) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Different letters indicate differences among treatments within each dispersal vector tested with pairwise contrast comparisons (Table S9).

Average number of large recruits dispersed by birds was higher in Wind Plantings (6.3 ± 2.5 trees) than in Animal Plantings (2.1 ± 0.8) and Natural Succession (3.6 ± 0.5 trees), these last two were statistically similar (Fig. 5). Composition of large planted and recruited trees dispersed by birds was unique in Animal Plantings, while Wind Plantings and Natural Succession showed similar composition (Fig. 6, Tables S7a&b). One planted species, *Cojoba arborea*, was associated with Animal Plantings (Table S8).

Wind. Average richness (9.88 ± 0.64 species) and number (40.75 ± 5.87 trees) of large planted and recruited trees dispersed by wind were higher in Wind Plantings compared with Animal Plantings (1.00 ± 0.50 species, 1.63 ± 0.71 trees) and Natural Succession (2.25 ± 0.49 species, 5.50 ± 2.19 trees; Fig. 4). Average richness of large recruits dispersed by wind was higher in Natural Succession (2.0 ± 0.5 species) than in Animal Plantings (0.8 ± 0.4 species); Wind Plantings had intermediate values (1.4 ± 0.4 species; Fig. 5). Average number of large recruits dispersed by wind was lower in Animal Plantings (1.3 ± 0.6 trees) compared with Natural Succession (3.5 ± 1.1 trees) and Wind Plantings (1.9 ± 0.6 trees), these last two were statistically similar (Fig. 5). Composition of large planted and recruited trees dispersed by wind was unique in Wind Plantings, while Animal Plantings and Natural Succession showed similar composition (Fig. 6, Tables S7a&b). Seven planted and one recruited species dispersed by wind were associated with Wind Plantings (Table S8).

4. Discussion

The forest structure of large trees (≥ 30 cm DBH) in these restoration settings depended on the successional status and dispersal vector of the planted and recruited species. After a decade (1) late-successional species dominate, proving that 20–30 years of succession were skipped in plantings; (2) Bird-dispersed species recruited successfully at young plantings of wind-dispersed species.

In these restoration settings, we planted twice as many late-successionals as early-successionals; late-successionals thrived as well as early-successionals, supporting the *tolerance model* of succession. Regarding recruits only, *tolerance model* was also supported given that a similar number of early- and late- successional trees recruited and reached large size at all treatments. This model suggest that all species arrive at the beginning of succession, but they will dominate at different times, depending on their growth rates and mortality (Connell and

Slatyer, 1977; Chazdon et al., 2007); late-successionals are expected to dominate after early-successionals die off (20 to 30 years; Finegan 1996). In this study, the 15 planted late-successional species recorded as large trees showed lower initial survival and diameter growth rates than early-successionals, as expected (Martínez-Garza et al., 2013b). Legumes were an exception: some planted N_2 -fixing late-successional species (e.g., *Cojoba arborea*, *Inga sinacae*) became large trees, with growth rates as high as those of early-successionals (Martínez-Garza et al., 2016). Further, N_2 -fixing late-successional species *Albizia tomentosa* was planted but also recruited naturally, revealing that seedlings from both origins showed similar growth rates in height (1.59 ± 1.44 and 2.19 ± 2.16 cm/month) and in diameter at the base (0.86 ± 1.60 and 1.19 ± 1.64 mm/month) for the first 5 years, even when transplants showed higher mortality (*transplant shock*; Guzmán-Luna and Martínez-Garza 2016). Connell and Slatyer (1977) stated that to confirm later stages of the *tolerance model*, it was necessary to register that "...invasion and growth to maturity of later species neither requires conditions produced by earlier species nor are inhibited by them", this fact has been verified in the present study. Finally, compared with natural succession, plantings have more late-successional species and trees, corroborating that the early stages of succession have been successfully skipped due to thriving planted trees; also, plantings of animal-dispersed species recruited the lowest number of early-successional species, suggesting that natural succession was at more advanced stage there.

Composition of large trees in the restoration treatments is driven by thriving planted species while composition heterogeneity (i.e., size of the ellipse in Figs. 3 and 5) is driven by successful early recruitment. The differential survival and growth of the planted late-successionals resulted in distinctive compositions in each planting treatment: in plantings of animal-dispersed species, a range from 0 to 56% of the trees planted per species were registered as large ones after a decade while for plantings of wind-dispersed species the range was from 3 to 49%. Lower composition heterogeneity of late-successionals under natural succession revealed similar composition of these species recruiting among those plots. Further, only three late-successional species that recruited naturally and reached large size were recorded under all treatments while another three late-successional species did not recruit under Natural Succession (Table S2). The mechanisms explaining these results are early dispersal limitation and tree demography, predation and competition. Evaluation of seed rain in the restoration setting for the first years, revealed that the composition of late-successional species

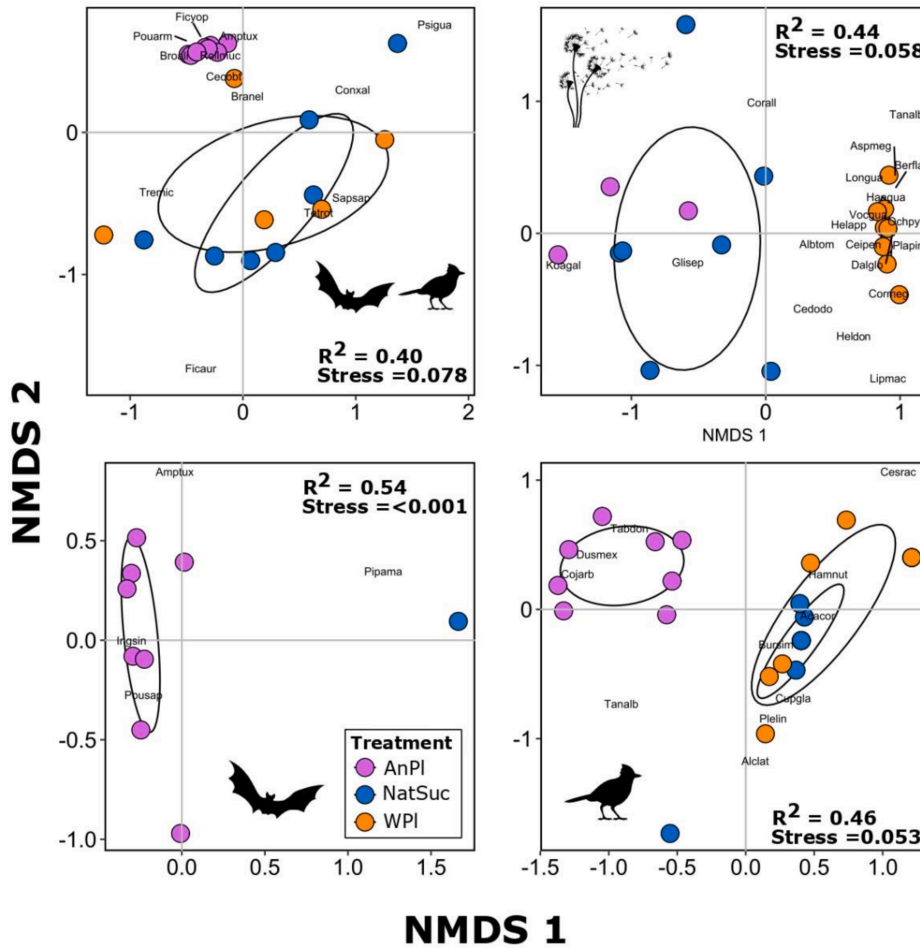


Fig. 6. Non-Metric Multidimensional Scaling analysis (NMDS) to discriminate composition of large planted and recruited trees by dispersal vector in 24 30 X 30 m plots under three restoration treatments: Animal Plantings (AnPI, purple; N = 8 plots), Wind Plantings (WPI, orange; N = 8 plots) and Natural Succession (NatSuc, blue; N = 8 plots) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. R^2 from PERMANOVA and stress values from NMDS analysis are shown (Table S7a). Ellipses were drawn at the 95% confidence level (Table S7b); ellipses could not be drawn for wind-dispersed trees in AnPI and bat-dispersed trees in NatSuc and WPI due to $n < 4$. Codes of species are in Table S8.

arriving at pastures comprised a different group of species compared to those landing in secondary and primary forest (Martínez-Garza et al., 2009). Further, dispersal limitation in the first year was highest for late-successional species dispersed by animals (de la Peña-Domene et al. 2018). Also, in pastures excluded from cattle, herbivores may decimate seeds and seedlings of late-successionals, later, exotic grasses may prevent surviving seedlings from thriving, decreasing rates of natural recruitment (Nepstad et al., 1990; Guzmán et al., 2021). In contrast, composition heterogeneity of early-successionals was highest in natural succession and lowest in plantings of animal-dispersed species revealing that five of the planted early-successional species also recruited in natural succession and eight early-successional species that recruited in natural succession, did not recruit in plantings, increasing the

composition variability among plots under natural succession. On the other hand, all the plantings of species dispersed by animals welcomed few new early-successional species (Table S2). This agrees with results from restoration plantings in Brazil, where plantation favored less natural recruitment than nucleation and plots under natural succession (Bechara et al., 2021). At natural succession, higher rates of change in community attributes may be registered for years to come but also, in some plots dominated by early-successionals, succession might be arrested (i.e., inhibition model), due to a high predation of seeds and seedlings of late-successional species and competition with exotic grasses and ferns (Beltrán et al., 2020).

Part of the long-term success of restoration plantings relies on the influence of large trees in the future recruitment processes given by their

dispersal vector. In general, areas with trees bearing fleshy fruits are expected to speed succession in comparison with trees with dry fruits (Wunderle, 1997; Camargo et al., 2020). The *tolerance model* predicts that planted trees dispersed by wind or animals will be dominant where planted while for recruits, potential mobility of dispersal vectors early in succession was predicted to determine presence of large trees after a decade. Our results, when planted and recruited trees were included, support the *tolerance model* for trees dispersed by bats, both (bats and birds) and by wind while for species dispersed by birds another pattern emerged. When recruits were evaluated separately, potential mobility of dispersal vectors only explained presence of trees dispersed by bats.

When including planted and recruited trees, the richness and density of large trees dispersed by bats and, by both bats and birds were higher in the plantings of animal-dispersed species, as expected. Also, as expected, including only recruits, a similar richness and abundance of trees dispersed by bats were registered at all treatments. Bats defecate during flight, so they are expected to frequently disperse seeds into open areas (Fleming, 1988), like the pastures when plantings were newly established (Fig. 1a). Also, small bats disperse many small seeds of few species (Medellín and Gaona, 1999; Galindo-González et al., 2000; Fleming and Kress, 2011), increasing the probability of their early recruitment (de la Peña-Domene et al., 2014). In this experiment, counts of bats one year after planting over 192 net hours (two 12 m mist nets set in each plot for one night), yielded only three individuals of *Sturnira lilium* (Howe and Martínez-Garza, 2012). *S. lilium* is a small frugivorous bat (17 gr) that is abundant in agricultural landscapes (Estrada and Coates-Estrada, 2002) and is known to disperse early-successional trees and shrubs of the genera *Solanum*, *Piper*, *Cecropia*, and *Ficus* (Marinhofilho, 1991; Gonzalez-Cerezo et al., 2018). In this study, the only recruited species dispersed by bats was the early successional *Piper amalago*. Large trees belonging to these genera dispersed by *S. lilium* were recorded in the restoration plots yet, they could also be dispersed by birds (see Table S2). Even when there is a small amount of overlap in the diet of bats and birds (Fleming, 1988; Gorchoy et al., 1995), the few tree species dispersed by both may reach more habitats than those dispersed by one or the other (Jacomassa and Pizo, 2010). This was supported by our results: the number of recruited species (7) and trees (50) dispersed by both birds and bats was much higher than those dispersed by bats only (1 sp, 2 trees; Table 1 & S2). Further, the richness and number of large recruited trees dispersed by both bats and birds were higher in natural succession than in plantings of animal-dispersed species; more intriguing, richness and number of large trees dispersed by both bats and birds were similar in natural succession and plantings of wind dispersed species despite higher number of seeds of early-successional species falling in plantings of animal dispersed species (132 seeds) than in natural succession (72 seeds) and plantings of wind dispersed species (27 seeds; Martínez-Garza et al., 2009; Urincho-Pantaleon, 2010). These results suggest that plantings composition did have an early effect on establishment of trees; animal plantings seem to offer inferior conditions for recruitment of early-successional tree species.

Of the species likely dispersed by both bats and birds, *Cecropia obtusifolia* (Urticaceae) was the most abundant species in these plots. This species is found in forest fragments embedded in pastures (Guevara et al., 1994; Martínez-Garza and González-Montagut, 1999). *Cecropia* has a tiny seed (0.0007 gr; Ibarra-Manríquez and Oyama, 1992) that is potentially dispersed by 48 animals inhabiting the areas: 33 resident or migratory birds and 13 flying, terrestrial or arboreal mammals (Estrada et al., 1984). Still, four times more *Cecropia* trees were recorded as planted (76 trees) than naturally recruited (18 trees; Table S2); therefore, even the most successful early-successional tree of this landscape may suffer high establishment limitation in pastures.

The richness and number of planted and recruited large trees dispersed by birds converged among treatments, contrary to our predictions. Also, contrary to predictions, the number of recruited species and trees was higher in plantings of wind-dispersed species. In these same experimental plots, recruitment data for the first 6 years showed

20 bird-dispersed tree species establishing (de la Peña-Domene et al., 2014). Of those, the species recorded as reaching large size have small seeds (range 0.003–0.19 g; (Ibarra-Manríquez and Oyama, 1992), suggesting that they were dispersed by small birds. According to this, a study of birds moving in different habitats of an agricultural landscape in Brazil showed that few birds, mostly small ones (<40 gr) that consume small seeds, visit active pastures (DaSilva et al., 1996). This was also observed in the early stages of this study: five bird species were recorded in the plots one year after fencing, although many more were seen flying over the pastures (Howe, 2017). The most abundant bird-dispersed species among recruits was *Bursera simaruba* (Burseraceae); this species is common in this landscape due to its use in living fences (Budowski and Russo, 1993; Howe et al., 2010). *Bursera* was not recorded in the seed rain of the first year (Martínez-Garza et al., 2009) but it was recorded establishing soon after fencing in all restoration treatments, suggesting that seeds that recruited early in the experiment were already present in the seed bank (Howe et al., 2010). Further, higher number of species and trees of large recruited trees dispersed by birds in plantings of wind-dispersed species suggests that the planted species with the highest initial height (Martínez-Garza et al., 2013a), *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae; 40.3 ± 13.6 cm) and *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae; 39.8 ± 19.2) were used as perches by these small birds. Plantings of species dispersed by animals had a unique composition of large trees dispersed by birds given planted species (i.e., *Tabernaemontana donnell-smithii*, *Cajoba arborea* and *Dussia mexicana*) that were not recorded in the other treatments. Planted species have large seeds (ranging from 0.065 to 3.40 gr; Martínez-Garza et al., 2013b) and were never recorded in the early seed rain (Martínez-Garza et al., 2009). Other large seeded species have arrived at the restoration settings but have not yet reached ≥ 30 cm DBH. For example, IUCN listed *Ocotea uxpanapana* (Lauraceae) was recorded in these restoration settings when the recovered canopy favored the movement of larger birds (de la Peña-Domene et al., 2016). Therefore, small birds visited and dispersed small-seeded species to the barren pasture perching in saplings of planted wind-dispersed species, resulting in a higher richness and abundance of bird-dispersed trees at plantings of wind dispersed species. Currently, including planted and recruited trees, they are a similar number of species and trees dispersed by birds which are large and reproductive and will attract and feed birds in all restoration settings, speeding succession.

A higher richness and abundance of large trees dispersed by wind were registered in the plantings of wind-dispersed species, as expected given thriving plantings. For recruits, higher number of wind-dispersed species and trees were registered in natural succession than in planting of species dispersed by animals, contrary to our predictions. This suggests, as show above for other species, stronger establishment limitation in plantings of animal-dispersed species (Wunderle, 1997; Ingle, 2003) despite a general low dispersal limitation of wind-dispersed species in open areas (Nathan, 2006; San-José et al., 2020). From the 18 wind-dispersed species registered as large trees, five early- and one late-successional species recruited naturally (Table 1). Forests dominated by wind-dispersed species were expected to have a lower recruitment of animal-dispersed species and therefore a lower successional speed (Wunderle, 1997); here, unexpected positive effect of taller saplings of wind-dispersed species on recruitment of bird-dispersed species was shown. Further, the plantings of late-successional wind-dispersed species established here may act as local populations, decreasing the probability of extinction of a metapopulation in permanent agricultural landscapes (Vandermeer and Carvajal, 2001), given that their natural recruitment is not expected for a long time, if ever.

5. Implications for management

Small recruits in restoration plots represent the future forest structure in areas under intervention, but for these synthetic fragments to serve as metapopulations, trees must reach reproductive size (see van

Breugel et al., 2013). The structure provided by large trees act as stepping stones for animals that move seeds through permanent agricultural landscapes.

By elucidating which model of succession fit the forest structure in permanent agricultural landscapes, management actions to further accelerate forest recovery can be suggested. Connell and Slatyer (1977) suggested management actions for each model: when the *facilitation model* is identified, early-successionals should be favored; in the *tolerance model*, late-successional should be favored and early-successional deterred (e.g., Swinfield et al., 2016) and when the *inhibition model* is identified, early-successionals should be removed and late-successional should be planted (e.g., Boyes et al., 2011). In this study, the *tolerance model* was identified in mixed plantings of early- and late-successionals. Areas under natural succession harbored more species (22) and individuals (101) of large, naturally recruited trees than plantings due to higher available space, but more than half of the species (16) and trees (59) were early-successionals (Table 1). Initial analysis of demography of recruits showed that their growth rates in areas under natural succession were higher than growth rates of those trees recruiting in plantings given higher light levels; therefore, recruits in natural succession may reach reproductive size earlier (Caughlin et al., 2019). However, it has been shown that after cattle exclusion, rodent populations in pastures grow exponentially in the first few years, when grasses are abundant and tree cover is sparse (Howe and Davlantes, 2017). Rodents may suppress the establishment of late-successional species, especially those with smaller seed size (Guzmán et al., 2021), that are also the ones with the highest probability of arriving to pastures early in succession (Martínez-Garza et al., 2009). Thus, if areas under natural succession recruit mostly early-successional species, a *pioneer desert* may develop (Martínez-Garza and Howe, 2003), and may not favor the establishment of new species for a long time (*inhibition model*; Connell & Slatyer, 1977). This highlights the importance of planting late-successional tree species with inherently low mobility (i.e., large seeded species) to accelerate succession back to forest.

There has been some debate about whether natural succession or plantings accelerate the restoration of biodiversity or ecosystem function (see for example, Meli et al., 2017; Jones et al., 2018). Our results show that both treatments should be used: increasing heterogeneity improves the matrix for the movement of seeds and animals in agricultural landscapes (Vandermeer and Carvajal, 2001) and favor forest landscape restoration (Stanturf et al., 2017); to this end, planting as many species in as many combinations as possible and including protected areas without plantings for natural succession to occur (Chazdon et al., 2020) will increase the number of microhabitats available for frugivorous animals to disperse seeds and for plants to establish (see Abeysinghe and Punchi-Manage, 2020). Planting designs such as nucleation (reviewed in Bechara et al., 2016) should also be incorporated, as this is relevant for the restoration of large areas. Also, planting a mix of early- and late-successional tree species will favor gap dynamics in older areas and thus maintain tree diversity (de Oliveira et al., 2019). Later, cutting some early-successional trees may favor further recruitment and growth of late-successional species (Swinfield et al., 2016). Heterogeneity in restoration settings will allow a differential response of these areas to unpredictable but expected changes in climate conditions (Anderson-Teixeira et al., 2013; Howe and Martínez-Garza, 2014; Uriarte et al., 2016). Ultimately, landscape heterogeneity will trigger more complex interaction networks that will foster recovery of ecosystem functions.

6. Conclusions

Our results showed that after a decade of intervention, early stages of natural succession was skipped in the plantings by 20–30 years. Further, areas under natural succession harbor a higher composition heterogeneity of early-successional species given greater natural recruitment. Establishing plantings with different tree composition including species

with low mobility (i.e., large seeded species), together with areas protected for natural succession to take place, increases overall richness of large trees to favor forest landscape restoration and to maintain diversity of plants and animals in permanent agricultural landscapes.

Authors' contributions

C.M–G, E.R-A and M.DP-D conceived the ideas, designed methodology and collected data. E.R-A and M.M–T analyzed the data. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

We are grateful to Rosamond Coates and Delfino Álvaro Campos Villanueva for institutional support; M. en C. Luz María Ayestarán for expert field assistance and the many students from ecology classes at Facultad de Ciencias Biológicas from the Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) who helped measure plantings and recruits during a decade. We thank Lynna Kiere for expert editing of this manuscript and Marcela Osorio for useful discussions about animal behavior. We also thank the Graduate Program in Biological Sciences of UAEM and the scholarship provided by the National Council of Science and Technology of Mexico (CONACyT) to E.R-A. (# 274565). Financial and logistical support from the University of Illinois, UAEM, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), the National Science Foundation (DEB 0516259) and Idea Wild made the study possible. C. M-G. acknowledges the *Programa de Movilidad Nacional UAEM-UNAM* for a sabbatical stay while writing (2019-2020).

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119563>.

References

- Abeysinghe, W., Punchi-Manage, R., 2020. Beyond neutrality: adding habitat filtering to neutral models. *Ecological Processes* 9, 9.
- Anderson-Teixeira, K.J., Miller, A.D., Mohan, J.E., Hudiburg, T.W., Duval, B.D., DeLucia, E.H., 2013. Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Glob. Change Biol.* 19, 2001–2021.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32–46.
- Bechara, C.F., Trentin, B.E., Lex Engel, V., Estevan, D.A., Ticktin, T., 2021. Performance and cost of applied nucleation versus high-diversity plantations for tropical forest restoration. *For. Ecol. Manage.* 491, 119088.
- Bechara, F.C., Dickens, S.J., Farrer, E.C., Larios, L., Spotswood, E.N., Mariotte, P., Suding, K.N., 2016. Neotropical rainforest restoration: comparing passive, plantation and nucleation approaches. *Biodivers. Conserv.* 25, 2021–2034.
- Beltrán, Luis C., Aguilar-Dorantes, Karla M., Howe, Henry F., 2020. Effects of a recalcitrant understorey fern layer in an enclosed tropical restoration experiment. *Neobiota* 59, 99–118. <https://doi.org/10.3897/neobiota.59.51906>.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *J. Roy. Stat. Soc. Ser. B (Methodol.)* 57, 289–300.
- Bonner, M.T.L., Schmidt, S., Shoo, L.P., 2013. A meta-analytical global comparison of aboveground biomass accumulation between tropical secondary forests and monoculture plantations. *For. Ecol. Manage.* 291, 73–86.
- Boyes, L.J., Gunton, R.M., Griffiths, M.E., Lawes, M.J., 2011. Causes of arrested succession in coastal dune forest. *Plant Ecol.* 212, 21–32.
- Brancaleon, P.H.S., Schweizer, D., Gaudare, U., Manguiera, J.R., Lamonato, F., Farah, F. T., Nave, A.G., Rodrigues, R.R., 2016. Balancing economic costs and ecological outcomes of passive and active restoration in agricultural landscapes: the case of Brazil. *Biotropica* 48, 856–867.
- Budowski, G., Russo, R.O., 1993. Live Fence Posts in Costa Rica. *Journal of Sustainable Agriculture* 3, 65–87.

- Camargo, P.H.S.A., Pizo, M.A., Brancalion, P.H.S., Carlo, T.A., 2020. Fruit traits of pioneer trees structure seed dispersal across distances on tropical deforested landscapes: implications for restoration. *J. Appl. Ecol.* 57.
- Caughlin, T.T., de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., 2019. Demographic costs and benefits of natural regeneration during tropical forest restoration. *Ecol. Lett.* 22, 34–44.
- Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Finegan, B., 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362, 273–289.
- Chazdon, R.L., Lindenmayer, D., Guariguata, M.R., Crouzeilles, R., Rey Benayas, J.M., Lazos Chavero, E., 2020. Fostering natural forest regeneration on former agricultural land through economic and policy interventions. *Environ. Res. Lett.* 15, 043002.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111, 1119–1144.
- Crawley, M.J., 2013. *The R Book*. Wiley, London, U.K.
- Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M.S., Lindenmayer, D.B., Grelle, C.E.V., Benayas, J.M.R., 2016. A global meta-analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nature. Communications* 7.
- DaSilva, J.M.C., Uhl, C., Murray, G., 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conserv. Biol.* 10, 491–503.
- de Almeida, C., Viani, R.A.G., 2021. Non-continuous reproductive phenology of animal-dispersed species in young forest restoration plantings. *Biotropica* 53, 266–275.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Howe, H.F., 2013. Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecol. Appl.* 23, 1124–1134.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., 2018. Integrating Density into Dispersal and Establishment Limitation Equations in Tropical Forests. *Forests* 9, 570.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Ayestarán-Hernández, L.M., Howe, H.F., 2018. Plant Attributes that Drive Dispersal and Establishment Limitation in Tropical Agricultural Landscapes. *Forests* 9, 620.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E., Howe, H.F., 2014. Roles of Birds and Bats in Early Tropical-Forest Restoration. *PLoS ONE* 9, e104656.
- de la Peña-Domene, M., Minor, E.S., Howe, H.F., 2016. Restored connectivity facilitates recruitment by an endemic large-seeded tree in a fragmented tropical landscape. *Ecology* 97, 2511–2517.
- de Oliveira, C.D.C., de Oliveira, I.R.C., Suganuma, M.S., Durigan, G., 2019. Overstory trees in excess: A threat to restoration success in Brazilian Atlantic forest. *Forest Ecology and Management* 449, 117453. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117453.
- Dirzo, R., González-Soriano, E., Vogt, C.R., 1997. La región de Los Tuxtlas: Introducción general. In: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, D.F., México, pp. 3–6.
- Douterlungne, D., Thomas, E., Levy-Tacher, S.L., 2013. Fast-growing pioneer tree stands as a rapid and effective strategy for bracken elimination in the Neotropics. *J. Appl. Ecol.* 50, 1257–1265.
- Estrada-Villegas, S., DeMalach, N., Martínez Ramos, M., Ladwig, L.M., Meiners, S.J., Werden, L.K., Schnitzer, S.A., 2020. Review of the Symposium Determinism and Stochasticity in Ecological Succession in ESA-Louisville, 2019. *The Bulletin of the Ecological Society of America* 101, e01687.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biol. Conserv.* 103, 237–245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., Vazquez-Yanes, C., 1984. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16, 315–318.
- Finegan, B., 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends Ecol. Evol.* 11, 119–124.
- Fleming, T.H., 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. *The University of Chicago Press*, Chicago, IL, U.S.A.
- Fleming, T.H., Kress, J.W., 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37, 521–530.
- Galindo-González, J., Guevara, S., Sosa, V.J., 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conserv. Biol.* 14, 1693–1703.
- Gann, G.D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C.R., Jonson, J., Hallett, J.G., Eisenberg, C., Guariguata, M.R., Liu, J., Hua, F., Echeverría, C., Gonzales, E., Shaw, N., Declerck, K., Dixon, K.W., 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restor. Ecol.* 27, S1–S46.
- Gauch, H.J., 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gonzalez-Cerezo, A.Z., Rivas-Alonso, E., Martínez-Garza, C., 2018. Diet of Two Frugivorous Bats in Restored Patches. In: 48th Annual Symposium of the North American Society for Bat Research North American Society for Bat Research Puerto Vallarta, Mexico, p. 98.
- González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.), 1997. *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, Mexico City.
- Gorchov, D.L., Cornejo, F., Ascorra, C.F., Jaramillo, M., 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74, 235–250.
- Guariguata, M.R., Rheingans, R., Montagnini, F., 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: Implications for forest restoration. *Restor. Ecol.* 3, 252–260.
- Guevara, S., Laborde, J., Sanchez-Ríos, G., 2004. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Guevara, S., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Laborde, J., Castillo, S., 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28, 1–27.
- Guzmán-Luna, A., Martínez-Garza, C., 2016. Performance of 15 tropical tree species recruited or transplanted on restoration settings. *Botanical Sciences* 94, 1–17.
- Guzmán, C.A., Howe, H.F., Wise, D.H., Coates, R.L., Zambrano, J., 2021. Rodent suppression of seedling establishment in tropical pasture. *Oecologia* 195, 813–824.
- Hooper, E., Legendre, P., Condit, R., 2005. Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *J. Appl. Ecol.* 42, 1165–1174.
- Howe, H.F., 2017. Fruit-eating birds in experimental plantings in southern Mexico. *J. Trop. Ecol.* 33, 83–88.
- Howe, H.F., Davlantes, J., 2017. Waxing and Waning of a Cotton Rat (*Sigmodon toltecus*) Monoculture in Early Tropical Restoration. *Tropical Conservation Science* 10.
- Howe, H.F., Martínez-Garza, C., 2014. Restoration as experiment. *Botanical Sciences* 92, 459–468.
- Howe, H.F., Martínez-Garza, C., 2012. *Testing Enrichment Planting in Fragmented Tropical Landscapes*. Unpublished report. University of Illinois at Chicago.
- Howe, H.F., Miriti, M.N., 2004. When Seed Dispersal Matters. *Bioscience* 54, 651–660.
- Howe, H.F., Urincho-Pantaleon, Y., de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., 2010. Early seed fall and seedling emergence: precursors to tropical restoration. *Oecologia* 164, 731–740.
- Ibarra-Manríquez, G., Oyama, K., 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am. J. Bot.* 79, 383–394.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, S., 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Rev. Biol. Trop.* 43, 75–115.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, S., 1996a. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México (Mimosaceae a Verbenaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44, 41–60.
- Ibarra-Manríquez, G., Sinaca, S., 1996b. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México (Violaceae a Zingiberaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44, 427–447.
- Ingle, N.R., 2003. Seed dispersal by wind, birds, and bats between Philippine montane rainforest and successional vegetation. *Oecologia* 134, 251–261.
- Jacomassa, F.A.F., Pizo, M.A., 2010. Birds and bats diverge in the qualitative and quantitative components of seed dispersal of a pioneer tree. *Acta Oecologica* 36, 493–496.
- Jones, H.P., Jones, P.C., Barbier, E.B., Blackburn, R.C., Rey Benayas, J.M., Holl, K.D., McCrackin, M., Meli, P., Montoya, D., Mateos, D.M., 2018. Restoration and repair of Earth's damaged ecosystems. *Proc. R. Soc. B* 285 (1873), 20172577. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2577>.
- King, E.G., Hobbs, R.J., 2006. Identifying Linkages among Conceptual Models of Ecosystem Degradation and Restoration: Towards an Integrative Framework. *Restor. Ecol.* 14, 369–378.
- Laborde, J., Guevara, S., Sanchez-Ríos, G., 2008. Tree and shrub seed dispersal in pastures: The importance of rainforest trees outside forest fragments. *Ecoscience* 15, 6–16.
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A., 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310, 1628–1632.
- Li, L., Cadotte, M.W., Martínez-Garza, C., Peña-Domene, M., Du, G., 2018. Planting accelerates restoration of tropical forest but assembly mechanisms appear insensitive to initial composition. *J. Appl. Ecol.* 55, 986–996.
- Lindenmayer, D.B., Mortelliti, A., Ikin, K., Pierson, J., Crane, M., Michael, D., Okada, S., 2017. The vacant planting: limited influence of habitat restoration on patch colonization patterns by arboreal marsupials in south-eastern Australia. *Anim. Conserv.* 20, 294–304.
- Marinho-filho, J.S., 1991. The coexistence of 2 frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7, 59–67.
- Martínez-Garza, C., Tobón, W., Campo, J., Howe, H.F., 2013a. Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land Degrad. Dev.* 24, 287–295.
- Martínez-Garza, C., Bongers, F., Poorter, L., 2013b. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *For. Ecol. Manage.* 303, 35–45.
- Martínez-Garza, C., Campo, J., Ricker, M., Tobón, W., 2016. Effect of initial soil properties on six-year growth of 15 tree species in tropical restoration plantings. *Ecol. Evol.* 6, 8686–8694.
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Peña-Domene, M., Howe, H.F., 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *J. Trop. Ecol.* 25, 541–550.
- Martínez-Garza, C., González-Montagut, R., 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecol.* 145, 255–265.
- Martínez-Garza, C., Howe, H.F., 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *J. Appl. Ecol.* 40, 423–429.
- Martínez-Ramos, M., Pingarrón, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F., 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48, 745–757.
- McCune, B., Grace, J.B., Urban, D.L., 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software design, Gleneden Beach, OR.
- Medellín, R.A., Gaona, O., 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31, 478–485.
- Meli, P., Holl, K.D., Rey Benayas, J.M., Jones, H.P., Jones, P.C., Montoya, D., Moreno Mateos, D., 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS ONE* 12, e0171368.
- Montagnini, F., González, E., Porras, C., Rheingans, R., 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *Commonwealth Forest Review* 74, 306–314.
- Nathan, R., 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313, 786–788.
- UN., 2020. *Strategy of the United Nations Decade on Ecosystem Restoration*. <https://www.decadeonrestoration.org>.

- Nepstad, D., Uhl, C., Serrao, A.E., 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. In: Anderson, A.B. (Ed.), *Alternatives to deforestation: steps toward sustainable use of the amazon rain forest*. Columbia University Press, New York, pp. 215–229.
- Nepstad, D.C., Uhl, C., Pereira, C.A., daSilva, J.M.C., 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76, 25–39.
- Norden, N., Angarita, H.A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Vandermeer, J., Williamson, G.B., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R.L., 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *PNAS* 112, 8013–8018.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H., 2018. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. In.
- Osorio-Salomón, K., Bonilla-Moheno, M., López-Barrera, F., Martínez-Garza, C., 2021. Accelerating tropical cloud forest recovery: Performance of nine late-successional tree species. *Ecol. Eng.* 166, 106237.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kuappi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333, 988–993.
- Pennington, R.T., Sarukhán, J., 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Fondo de Cultura Económica, Mexico City.
- Ratanapongsai, Y., 2020. Seedling Recruitment of Native Tree Species in Active Restoration Forest. *For. Soc.* 4, 243–255.
- Roa-Fuentes, L.L., Martínez-Garza, C., Etchevers, J., Campo, J., 2015. Recovery of Soil C and N in a Tropical Pasture: Passive and Active Restoration. *Land Degrad. Dev.* 26, 201–210.
- Rodrigues, R.R., Lima, R.A.F., Gandolfi, S., Nave, A.G., 2009. On the restoration of high diversity forests: 30 years of experience in the Brazilian Atlantic Forest. *Biol. Conserv.* 142, 1242–1251.
- Rozendaal, D.M.A., Bongers, F., Aide, T.M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T.V., Brancalion, P.H.S., Cabral, G.A.L., Calvo-Rodríguez, S., Chave, J., César, R.G., Chazdon, R.L., Condit, R., Dalling, J.S., de Almeida-Cortez, J.S., de Jong, B., de Oliveira, A., Denslow, J.S., Dent, D.H., DeWalt, S.J., Dupuy, J.M., Durán, S.M., Dutrieux, L.P., Espírito-Santo, M.M., Fandino, M.C., Fernandes, G.W., Finegan, B., García, H., González, N., Moser, V.G., Hall, J.S., Hernández-Stefanoni, J.L., Hubbell, S., Jakovac, C.C., Hernández, A.J., Junqueira, A.B., Kennard, D., Larpin, D., Letcher, S.G., Licona, J.-C., Lebrija-Trejos, E., Marin-Spiotta, E., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Meave, J.A., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Müller, S.C., Muñoz, R., de Oliveira Neto, S.N., Norden, N., Nunes, Y.R.F., Ochoa-Gaona, S., Ortiz-Malavassi, E., Ostertag, R., Peña-Claros, M., Pérez-García, E.A., Piotta, D., Powers, J.S., Aguilar-Cano, J., Rodríguez-Buritica, S., Rodríguez-Velázquez, J., Romero-Romero, M.A., Ruíz, J., Sánchez-Azofeifa, A., de Almeida, A.S., Silver, W.L., Schwartz, N.B., Thomas, W.W., Toledo, M., Uriarte, M., de Sá Sampaio, E.V., van Breugel, M., van der Wal, H., Martins, S.V., Veloso, M.D.M., Vester, H.F.M., Vicentini, A., Vieira, I.C.G., Villa, P., Williamson, G.B., Zanini, K.J., Zimmerman, J., Poorter, L., 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *eaau3114 Sci. Adv.* 5 (3). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>.
- Saldarriaga, J.G., West, D.C., Sharp, M.L., Uhl, C., 1988. Long-Term Chronosequence of Forest Succession in the Upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *J. Ecol.* 76, 938–958.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., 2020. Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecol. Appl.* 30, e02033.
- Sansevero, J.B.B., Prieto, P.V., de Moraes, L.F.D., Rodrigues, P.J.P., 2011. Natural Regeneration in Plantations of Native Trees in Lowland Brazilian Atlantic Forest: Community Structure, Diversity, and Dispersal Syndromes. *Restor. Ecol.* 19, 379–389.
- Shoo, L.P., Freebody, K., Kanowski, J., Catterall, C.P., 2016. Slow recovery of tropical old-field rainforest regrowth and the value and limitations of active restoration. *Conserv. Biol.* 30, 121–132.
- Sist, P., Mazzei, L., Blanc, L., Rutishauser, E., 2014. Large trees as key elements of carbon storage and dynamics after selective logging in the Eastern Amazon. *For. Ecol. Manage.* 318, 103–109.
- Soto, M., Gama, L., 1997. Climas. In: Gonzalez Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R.C. (Eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, Mexico City, pp. 7–23.
- Stanturf, J., Mansourian, S., Kleine, M. (Eds.), 2017. *Implementing Forest Landscape Restoration, A Practitioner's Guide*. International Union of Forest Research Organizations, Special Programme for Development of Capacities (IUFRO-SPDC) Vienna, Austria.
- Swinfield, T., Afriandi, R., Antoni, F., Harrison, R.D., 2016. Accelerating tropical forest restoration through the selective removal of pioneer species. *For. Ecol. Manage.* 381, 209–216.
- Thompson, I.D., Okabe, K., Parrotta, J.A., Brockerhoff, E., Jactel, H., Forrester, D.I., Taki, H., 2014. Biodiversity and ecosystem services: lessons from nature to improve management of planted forests for REDD-plus. *Biodivers. Conserv.* 23, 2613–2635.
- Tobón, W., Martínez-Garza, C., Campo, J., 2011. Soil responses to restoration of a tropical pasture in Veracruz, south-eastern Mexico. *Journal of Tropical Forest Sciences* 23, 338–344.
- Uhl, C., Buschbacher, R., Serrao, E.A.S., 1988. Abandoned Pastures in Eastern Amazonia. 1. Patterns of Plant Succession. *J. Ecol.* 76, 663–681.
- Uriarte, M., Schwartz, N., Powers, J.S., Marin-Spiotta, E., Liao, W.Y., Werden, L.K., 2016. Impacts of climate variability on tree demography in second growth tropical forests: the importance of regional context for predicting successional trajectories. *Biotropica* 48, 780–797.
- Urincho-Pantaleón, Y., 2010. *Lluvia de Semillas en un paisaje agropecuario en Los Tuxtlas, Veracruz*. Bachelor Thesis. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, México.
- van Breugel, M., Hall, J.S., Craven, D., Bailon, M., Hernández, A., Abbene, M., van Breugel, P., Bawa, K., 2013. Succession of Ephemeral Secondary Forests and Their Limited Role for the Conservation of Floristic Diversity in a Human-Modified Tropical Landscape. *PLoS ONE* 8 (12), e82433. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082433>.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22, 663–674.
- Vandermeer, J., Carvajal, R., 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *Am. Nat.* 158, 211–220.
- Wijedevan, S.M.J., Kuzee, M.E., 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restor. Ecol.* 8, 414–424.
- Wright, S.J., Jaramillo, M.A., Pávan, J., Condit, R., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 2005. Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. *J. Trop. Ecol.* 21, 307–315.
- Wunderle, J.M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *For. Ecol. Manage.* 99, 223–235.

Table 1S. Tree species planted in 16 30 x 30 m plots in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. In 2006, eight plots were planted with 12 tree species dispersed by wind (Wind-plantings). Eight plots were planted with 12 tree species dispersed by animals; at each planting combination, four early-successional species and eight late-successional species were planted. Twelve seedlings of each species were planted in mixed stands in each plot for a total of 96 seedlings of each species. It is shown the number (and percentage) of trees reaching ≥ 30 cm in DBH after 10 years.

Species	Family	# Plant (%)
Animal Plantings		
Early-successional		
<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	Annonaceae	17 (17.7)
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	Apocynaceae	17 (17.7)
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae	76 (79.2)
<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	Moraceae	62 (64.6)
Late successional		
<i>Amphitecna tuxtensis</i> A.H.Gentry	Bignoniaceae	15 (15.6)
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Leguminosae	54 (56.3)
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Leguminosae	2 (2.1)
<i>Inga sinacae</i> M.Sousa & Ibarra-Manriquez	Leguminosae	44 (45.8)
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	1 (1)
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	16 (16.7)
<i>Guarea grandifolia</i> DC.	Meliaceae	0
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore & Stearn	Sapotaceae	6 (6.3)
Wind-Plantings		
Early-successionals		
<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Malvaceae	58 (60.4)
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaerth	Malvaceae	59 (61.5)
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	7 (7.3)
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	24 (25)
Late-successionals		
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg.	Apocynaceae	6 (6.3)
<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O.Grose	Bignoniaceae	12 (13)
<i>Cordia megalantha</i> S.F.Blake	Boraginaceae	3 (3.1)
<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl	Leguminosae	34 (35.4)
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Leguminosae	12 (13)
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	Leguminosae	47 (49)
<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	Malvaceae	10 (10.4)
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	34 (35.4)

Table S2. Family, successional status (S status), dispersal vector (Disp vector), abundance of planted and naturally recruited trees of 45 tree species ≥ 30 cm DBH in three treatments: plantings of species dispersed by animals (PlanAn), plantings of species dispersed by wind (PlanW) and Natural Succession (NatSuc). The 23 tree species planted are indicated with grey-shaded cells; the number of trees planted is in parenthesis and the number of naturally recruited trees is outside the parentheses. Successional status and dispersal vector are from de la Peña et al. (2014) and references therein, except when indicated.

Family	S status	Species ¹	Disp vector	Abundance			
				PlanAn	PlanW	NatSuc	Total
Annonaceae	Early ²	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	Both ³	(17) 0	0	2	19
Apocynaceae	Late	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg.	Wind	0	(6) 0	0	6
Apocynaceae	Early ²	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	Birds	(17) 0	0	0	17
Apocynaceae	Early	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	Birds	3	5	1	9
Bignoniaceae	Late ⁴	<i>Amphitecna tuxtlenensis</i> A.H.Gentry	Bats ⁴	(15) 0	0	0	15
Bignoniaceae	Late ⁴	<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O.Grose	Wind ⁴	0	(12) 0	0	12
Boraginaceae	Early	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Wind	2	6	16	24
Boraginaceae	Late ⁴	<i>Cordia megalantha</i> S.F.Blake	Wind ⁴	0	(3) 0	0	3
Burseraceae	Late	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Birds	12	20	22	54
Cannabaceae	Early	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Both ⁶	4	1	2	7
Compositae	Early	<i>Koanophyllon galeottii</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	Wind	6	0	7	13
Euphorbiaceae	Late	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	Birds	1	10	2	13
Euphorbiaceae	Late	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	Both ⁶	0	1	5	6
Leguminosae	Early	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.	Birds	0	2	0	2
Leguminosae	Late	<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl	Wind	2	(34) 1	8	45
Leguminosae	Late	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Birds	(54) 0	0	0	54
Leguminosae	Late	<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	Wind	0	1	0	1
Leguminosae	Late	<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Birds	(2) 0	0	0	2

Family	S status	Species ¹	Disp vector	Abundance			
				PlanAn	PlanW	NatSuc	Total
Leguminosae	Early	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Walp.	Wind ⁷	0	0	1	1
Leguminosae	Late	<i>Inga sinacae</i> M.Sousa & Ibarra-Manriquez	Bats	(44) 0	0	0	44
Leguminosae	Late	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	Wind	0	(12) 0	0	12
Leguminosae	Late	<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	Wind	0	(47) 0	0	47
Malvaceae	Late	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	Wind	0	(10) 0	0	10
Malvaceae	Early	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaerth	Wind	0	(59) 0	2	61
Malvaceae	Early	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	Birds	1	9	4	14
Malvaceae	Early	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Wind	0	2	1	3
Malvaceae	Early	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Wind	1	(58) 3	6	68
Malvaceae	Early	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Wind	0	(24) 0	0	24
Melastomataceae	Early	<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	Both	3	0	4	7
Meliaceae	Early ⁵	<i>Cedrela odorata</i> L.	Wind	0	(7) 1	3	11
Moraceae	Late	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Both	(1) 0	0	0	1
Moraceae	Late	<i>Ficus aurea</i> Nutt.	Both	0	0	2	2
Moraceae	Early ²	<i>Ficus yoportunensis</i> Desv.	Both	(62) 0	0	0	62
Moraceae	Late	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Both	(16) 0	0	0	16
Myrtaceae	Early	<i>Psidium guajava</i> L.	Both	0	0	1	1
Piperaceae	Early	<i>Piper amalago</i> L.	Bats	1	0	1	2
Salicaceae	Late	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Birds	0	2	0	2
Sapindaceae	Late	<i>Cupania glabra</i> Sw.	Birds	0	1	0	1
Sapindaceae	Late	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Both	1	2	3	6
Sapotaceae	Late	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore & Stearn	Bats	(6) 0	0	0	6
Solanaceae	Early	<i>Brachistum nelsonii</i> (Fernald) D'Arcy, J.L.Gentry & Averett	Both	0	1	0	1
Solanaceae	Early	<i>Cestrum racemosum</i> Ruiz & Pav.	Birds	0	0	1	1

Family	S status	Species ¹	Disp vector	Abundance			
				PlanAn	PlanW	NatSuc	Total
Urticaceae	Early	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Both	(76) 1	10	7	94
Verbenaceae	Early	<i>Lippia macrophylla</i> Cham	Wind ⁸	0	2	0	2
Vochysiaceae	Late	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Wind	0	(34) 0	0	34
			TOTAL	348	386	101	835

1. The Plant List, <http://www.theplantlist.org/>
2. Considered as pioneer given high growth rates in the open (Martínez-Garza, C., Bongers, F. & Poorter, L. [2013] Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, **303**, 35-45) but see Ibarra-Manríquez *et al.* [2001])
3. Lobova, T., Geiselman, C. & Mori, S. (2009) *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics* New York Botanical Garden, New York
4. Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M. & Oyama, K. (2001) Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. *American Journal of Botany*, **88**, 1801-1812
5. Popma, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. & Veneklaas, E. (1988) Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain-forest - a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, **4**, 77-88
6. Galindo-González, J., Guevara, S. & Sosa, V.J. (2000) Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, **14**, 1693-1703
7. Abiotic dispersal by explosion (Simons, A.J. & Dunsdon, A.J. [1992] Evaluation of the potential for genetic improvement of *Gliricidia sepium*. ODA Forestry Research Project R4525, Final Report)
8. Nash, D.L. & Nee, M. (1984) Verbenaceae. *Flora de Veracruz*, **41**, 1

Table S3a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large trees in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.

Source of variation	df	Sums of squares	Mean of squares	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Treatment	2	4.488	2.244	14.911	0.586	0.0001
Residuals	21	3.160	0.150		0.413	
Total	23	7.649			1	

TableS3b. Pairwise contrast comparisons to assess significant differences in composition of large trees among three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and avoiding Type I error.

Pairs	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>P-adjusted</i>
AnPl vs NatSuc	4.114	0.077	0.001	0.0015
AnPl vs WPl	5.439	0.106	0.001	0.0015
NatSuc vs WPl	2.051	0.048	0.025	0.0250

Table S4. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for 45 tropical trees in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at <0.05. Significant correlations are in bold. Color of cells corresponds to the dispersal vector of species: species dispersed by wind (orange); species dispersed by animals (purple).

Species	Code	NMDS-1 corr (P-adj)	Scores	NMDS-2 corr (P-adj)	Scores
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Helapp	0.873 (<0.0001)	0.899	0.410 (0.191)	0.461
<i>Ceiba pentandra</i>	Ceipen	0.799 (<0.0001)	0.942	0.653 (0.006)	0.61
<i>Platymiscium pinnatum</i>	Plapin	0.785 (<0.0001)	0.960	0.701 (0.003)	0.687
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vocgua	0.773 (<0.0001)	0.916	0.709 (0.003)	0.791
<i>Ochroma pyramidale</i>	Ochpyr	0.700 (0.001)	0.845	0.688 (0.003)	0.787
<i>Albizia tomentosa</i>	Albtom	0.648 (0.002)	0.783	0.501 (0.071)	0.317
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Longua	0.592 (0.007)	0.92	0.569 (0.028)	0.801
<i>Cedrela odorata</i>	Cedodo	0.592 (0.007)	0.821	0.158 (0.641)	-0.018
<i>Handroanthus guayacan</i>	Hangua	0.575 (0.009)	0.942	0.458 (0.110)	0.736
<i>Cordia megalantha</i>	Cormeg	0.519 (0.025)	1.094	0.155 (0.641)	0.338
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Aspmeg	0.348 (0.190)	0.802	0.555 (0.031)	0.909
<i>Bernoullia flammea</i>	Berfla	0.418 (0.100)	0.842	0.603 (0.016)	0.863
<i>Hampea nutricia</i>	Hamnut	0.347 (0.190)	0.634	0.102 (0.732)	-0.042
<i>Lippia macrophylla</i>	Lipmac	0.346 (0.190)	1.204	-0.075 (0.778)	0.022
<i>Acacia cornigera</i>	Acacor	0.327 (0.224)	0.861	0.348 (0.274)	0.759
<i>Dalbergia glomerata</i>	Dalglo	0.316 (0.231)	1.089	0.136 (0.643)	0.512
<i>Bursera simaruba</i>	Bursim	0.242 (0.383)	0.201	-0.292 (0.415)	-0.399
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i>	Heldon	0.228 (0.414)	0.620	0.191 (0.618)	-0.018
<i>Cordia alliodora</i>	Corall	0.171 (0.577)	0.331	0.134 (0.643)	-0.496
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Plelin	0.136 (0.642)	0.632	0.346 (0.274)	1.005
<i>Cupania glabra</i>	Cupgla	0.136 (0.642)	0.632	0.346 (0.274)	1.005
<i>Brachistus nelsonii</i>	Branel	0.136 (0.642)	0.632	0.346 (0.274)	1.005
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapsap	0.101 (0.735)	0.168	-0.025 (0.928)	-0.548
<i>Gliricidia sepium</i>	Glisep	0.105 (0.735)	0.467	-0.196 (0.618)	-1.301
<i>Alchornea latifolia</i>	Alclat	0.051 (0.871)	0.481	0.092 (0.734)	0.435
<i>Psidium guajava</i>	Psigua	0.045 (0.873)	0.349	-0.166 (0.637)	-0.976
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Tetrot	0.088 (0.769)	0.108	-0.148 (0.643)	-1.200

Species	Code	NMDS-1	Scores	NMDS-2	Scores
<i>Trema micrantha</i>	Tremic	-0.010 (0.964)	-0.349	-0.254 (0.52)	-0.371
<i>Tabernaemontana alba</i>	Tabalb	-0.017 (0.959)	-0.041	0.361 (0.274)	0.656
<i>Ficus aurea</i>	Ficaur	-0.065 (0.836)	-0.042	-0.305 (0.39)	-1.206
<i>Brosimum alicastrum</i>	Broali	-0.136 (0.642)	-0.827	-0.045 (0.873)	0.073
<i>Piper amalago</i>	Pipama	-0.174 (0.577)	-0.497	-0.196 (0.618)	-0.753
<i>Koanophyllon galeottii</i>	Koagal	-0.252 (0.365)	-0.358	-0.477 (0.092)	-0.813
<i>Cestrum racemosum</i>	Cesrac	0.286 (0.282)	1.07	0.286 (0.415)	0.807
<i>Pouteria sapota</i>	Pousap	-0.302 (0.253)	-1.073	0.192 (0.618)	0.369
<i>Conostegia xalapensis</i>	Conxal	-0.315 (0.231)	-0.467	-0.166 (0.637)	-0.615
<i>Dussia mexicana</i>	Dusmex	-0.348 (0.19)	-1.148	0.131 (0.643)	0.285
<i>Poulsenia armata</i>	Pouarm	-0.499 (0.033)	-1.017	0.14 (0.643)	0.3
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i>	Tabdon	-0.582 (0.009)	-1.123	0.093 (0.734)	0.260
<i>Amphitecna tuxtensis</i>	Amptux	-0.688 (0.001)	-1.106	0.17 (0.637)	0.294
<i>Rollinia mucosa</i>	Rollmuc	-0.731 (<0.0001)	-1.077	-0.011 (0.96)	0.161
<i>Ficus yoponensis</i>	Ficyop	-0.783 (<0.0001)	-1.117	0.17 (0.637)	0.279
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecobt	-0.785 (<0.0001)	-0.84	0.214 (0.618)	0.225
<i>Inga sinacae</i>	Ingsin	-0.802 (<0.0001)	-1.129	0.197 (0.618)	0.303
<i>Cojoba arborea</i>	Cojarb	-0.811 (<0.0001)	-1.146	0.207 (0.618)	0.329

Table S5a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large early and late-successional trees in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.

Source of variation	<i>d.f.</i>	Sums	Mean of squares	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
<i>Early-successional</i>						
Treatment	2	4.4392	2.21959	14.184	0.57462	0.0001
Residuals	21	3.2862	0.15649		0.42538	
Total	23	7.7254			1	
<i>Late-successional</i>						
Treatment	2	4.5586	2.27929	15.548	0.5969	0.0001
Residuals	21	3.0785	0.14659		0.4031	
Total	23	7.637			1	

Table S5b. Pairwise contrast comparisons to assess significance differences in composition of large early and late successional trees in three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the *P*-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.

Source of variation	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>P</i> -adjusted
<i>Early-successional</i>				
AnPl vs NatSuc	9.884	0.414	0.001	0.0015
AnPl vs WPl	45.602	0.765	0.002	0.0020
WPl vs NatSuc	14.735	0.513	0.002	0.0020
<i>Late-successional</i>				
AnPl vs WPl	25.644	0.647	0.001	0.0015
NatSuc vs WPl	9.846	0.413	0.001	0.0015
NatSuc vs AnPl	7.912	0.361	0.001	0.0015

Table S6. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for 45 late and early successional large trees in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at ≤ 0.05 . Significant correlations are in bold. The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error. Color of cells corresponds to the dispersal vector of species: species dispersed by wind (orange); species dispersed by animals (purple).

Species	Code	NMDS-1	Scores	NMDS-2	Scores
		corr (P-adjusted)		Corr (P-adjusted)	
<i>Late-successional</i>					
<i>Platymiscium pinnatum</i>	Plapin	0.808 (<0.001)	0.9949	0.553 (0.005)	0.5746
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vocgua	0.799 (<0.001)	0.9997	0.567 (0.004)	0.7267
<i>Albizia tomentosa</i>	Albtom	0.712 (<0.001)	0.8320	0.528 (0.008)	0.4944
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Longua	0.579 (0.009)	0.9571	0.461 (0.023)	0.6852
<i>Handroanthus guayacan</i>	Hangua	0.578 (0.009)	0.9918	0.341 (0.103)	0.5531
<i>Cordia megalantha</i>	Cormeg	0.482 (0.039)	1.0331	0.009 (0.966)	-0.1463
<i>Bernoullia flammea</i>	Berfla	0.449 (0.058)	0.9289	0.494 (0.014)	0.7718
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Aspmeg	0.434 (0.065)	0.9343	0.570 (0.004)	0.8948
<i>Dalbergia glomerata</i>	Dalglo	0.226 (0.422)	0.9338	0.075 (0.727)	0.3463
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Tetrot	0.221 (0.422)	0.3093	-0.089 (0.681)	-0.799
<i>Bursera simaruba</i>	Bursim	0.215 (0.422)	0.1980	-0.217 (0.308)	-0.3273
<i>Cupania glabra</i>	Cupgla	0.136 (0.607)	0.7391	0.316 (0.132)	0.8783
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Plelin	0.136 (0.607)	0.7391	0.316 (0.132)	0.8783
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapsap	0.042 (0.885)	0.1628	-0.152 (0.477)	-0.620
<i>Alchornea latifolia</i>	Alclat	0.024 (0.912)	0.5364	0.050 (0.818)	0.3082
<i>Ficus aurea</i>	Ficaur	-0.065 (0.834)	-0.0581	-0.414 (0.044)	-1.7130
<i>Brosimum alicastrum</i>	Broali	-0.136 (0.607)	-0.7100	0.136 (0.528)	0.5201
<i>Pouteria sapota</i>	Pousap	-0.302 (0.249)	-0.9463	0.190 (0.373)	0.3160
<i>Dussia mexicana</i>	Dusmex	-0.348 (0.168)	-1.0500	0.152 (0.477)	0.3383
<i>Poulsenia armata</i>	Pouarm	-0.499 (0.033)	-0.932	0.334 (0.11)	0.4921
<i>Amphitecna tuxtensis</i>	Amptux	-0.688 (0.001)	-1.0318	0.374 (0.072)	0.4998
<i>Inga sinacae</i>	Ingsin	-0.802 (<0.001)	-1.0783	0.357 (0.087)	0.4036
<i>Cojoba arborea</i>	Cojarb	-0.811 (<0.001)	-1.1224	0.346 (0.097)	0.4230
<i>Early-successional</i>					
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Helapp	0.876 (<0.001)	0.9841	0.225 (0.596)	0.3873
<i>Ceiba pentandra</i>	Ceipen	0.780 (<0.001)	1.0155	0.348 (0.322)	0.4189
<i>Ochroma pyramidale</i>	Ochpyr	0.636 (0.003)	0.8568	0.341 (0.322)	0.5635
<i>Cedrela odorata</i>	Cedodo	0.608 (0.005)	0.9146	-0.068 (0.869)	-0.5669

Species	Code	NMDS-1	Scores	NMDS-2	Scores
<i>Handroanthus guayacan</i>	Hamnut	0.347 (0.237)	0.639	0.140 (0.683)	-0.0578
<i>Acacia cornigera</i>	Acacor	0.305 (0.295)	0.9136	0.392 (0.322)	0.875
<i>Lippia macrophylla</i>	Lipmac	0.286 (0.321)	1.27	-0.136 (0.683)	-0.7229
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i>	Heldon	0.228 (0.440)	0.6857	-0.009 (0.966)	-0.4553
<i>Cestrum racemosum</i>	Cesrac	0.226 (0.440)	1.104	0.166 (0.646)	0.6499
<i>Cordia alliodora</i>	Corall	0.138 (0.672)	0.4171	0.207 (0.607)	0.1267
<i>Psidium guajava</i>	Psigua	0.105 (0.763)	0.5624	-0.045 (0.905)	0.2042
<i>Brachistus nelsonii</i>	Branel	0.075 (0.841)	0.5225	0.346 (0.322)	1.0681
<i>Tabernaemontana alba</i>	Tabalb	0.012 (0.955)	-0.0159	0.222 (0.596)	0.5573
<i>Gliricidia sepium</i>	Glisep	-0.015 (0.955)	-0.057	-0.316 (0.363)	-2.8744
<i>Trema micrantha</i>	Tremic	-0.027 (0.955)	-0.2819	-0.077 (0.869)	-0.4573
<i>Piper amalago</i>	Pipama	-0.174 (0.571)	-0.897	-0.196 (0.607)	-1.0191
<i>Koanophyllon galeottii</i>	Koagal	-0.221 (0.440)	-0.4262	-0.239 (0.596)	-0.8053
<i>Conostegia xalapensis</i>	Conxal	-0.313 (0.295)	-0.5887	-0.037 (0.905)	-0.3623
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i>	Tabdon	-0.576 (0.009)	-1.0356	0.494 (0.166)	0.7189
<i>Rollinia mucosa</i>	Rollmuc	-0.707 (<0.001)	-0.9705	0.165 (0.646)	0.2407
<i>Ficus yoponensis</i>	Ficyop	-0.766 (<0.001)	-1.0326	0.490 (0.166)	0.6018
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecobt	-0.803 (<0.001)	-0.8095	0.352 (0.322)	0.3656

Table S7a. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) testing the effect of three restoration treatments on composition of large trees according to dispersal vector in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico.

Source of variation	df	Sums of squares	Mean of squares	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
<i>Bats</i>						
Treatment	1	0.78137	0.78137	8.2605	0.5413	0.1105
Residuals	7	0.66214	0.09459		0.4587	
Total	8	1.4435			1	
<i>Birds and bats</i>						
Treatment	2	2.4228	1.21142	5.7148	0.40203	0.0002
Residuals	17	3.6037	0.21198		0.59797	
Total	19	6.0265			1	
<i>Birds</i>						
Treatment	2	2.8377	1.4189	8.4458	0.45787	0.0001
Residuals	20	3.3599	0.168		0.54213	
Total	22	6.1976			1	
<i>Wind</i>						
Treatment	2	2.4737	1.23683	5.9967	0.44431	0.0001
Residuals	15	3.0938	0.20625		0.55569	
Total	17	5.5674			1	

Table S7b. Pairwise contrast comparisons to assess significance differences in composition of large trees according to dispersal vector among three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl), Wind Plantings (WPl) and Natural Succession (NatSuc). The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.

Pairs	<i>F</i>	<i>R</i>²	<i>P</i>	<i>P</i>-adjusted
<i>Bats</i>				
AnPl vs NatSuc	8.260507	0.5412996	0.109	0.109
<i>Birds and bats</i>				
AnPl vs NatSuc	11.8312587	0.47646633	0.001	0.003
AnPl vs WPl	8.0568104	0.42277854	0.002	0.003
NatSuc vs WPl	0.7396826	0.06887379	0.628	0.628
<i>Birds</i>				
AnPl vs NatSuc	15.187169	0.5203372	0.002	0.003
AnPl vs WPl	11.689676	0.4734641	0.001	0.003
NatSuc vs WPl	1.157036	0.0817287	0.337	0.337
<i>Wind</i>				
AnPl vs NatSuc	0.7667615	0.08746235	0.684	0.684
AnPl vs WPl	15.4584014	0.63202828	0.008	0.012
NatSuc vs WPl	7.6972634	0.37189764	0.001	0.003

Table S8. Species codes, Spearman coefficients (corr), corresponding P-values (P-adjusted by false discovery rate [FDR] procedure) and NMDS axis scores for 45 tree species large dispersed by bats, birds, both bats and birds, and wind in three restoration treatments. The significance level considered in all correlations was set at ≤ 0.05 . Significant correlations are in bold face. The adjustment of the P-values was performed following the false discovery rate (FDR) procedure for controlling the expected proportion of falsely rejected hypotheses and to avoid Type I error.

Species	Code	NMDS-1 corr (P-adjusted)	Scores	NMDS-2 corr (P-adjusted)	Scores
<i>Bats</i>					
<i>Pouteria sapota</i>	Pousap	-0.251 (0.635)	-0.288	-0.137 (0.725)	-0.325
<i>Piper amalago</i>	Pipama	0.725 (0.054)	1.269	0.311 (0.555)	0.397
<i>Inga sinacae</i>	Ingsin	-0.751 (0.054)	-0.248	0.743 (0.044)	0.048
<i>Amphitecna tuxtlensis</i>	Amptux	-0.184 (0.635)	-0.191	0.843 (0.017)	0.806
<i>Both Bats and birds</i>					
<i>Sapindus saponaria</i>	Sapsap	0.609 (0.050)	1.048	0.11 (0.733)	-0.367
<i>Psidium guajava</i>	Psigua	0.378 (0.199)	1.891	0.378 (0.217)	0.801
<i>Conostegia xalapensis</i>	Conxal	0.349 (0.214)	1.051	0.327 (0.259)	0.393
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	Tetrot	0.215 (0.470)	0.592	-0.312 (0.260)	-0.625
<i>Brachistus nelsonii</i>	Branel	0.060 (0.803)	-0.034	0.020 (0.934)	0.336
<i>Amphitecna tuxtlensis</i>	Amptux	-0.116 (0.680)	-0.277	0.347 (0.249)	0.69
<i>Ficus aurea</i>	Ficaur	-0.173 (0.549)	-0.441	-0.462 (0.130)	-1.752
<i>Brosimum alicastrum</i>	Broali	-0.298 (0.291)	-0.583	0.099 (0.733)	0.615
<i>Rollinia mucosa</i>	Rollmuc	-0.371 (0.199)	-0.330	0.503 (0.104)	0.467
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Cecobt	-0.409 (0.191)	-0.264	0.554 (0.074)	0.458
<i>Ficus yoponensis</i>	Ficyop	-0.546 (0.050)	-0.389	0.654 (0.023)	0.67
<i>Poulsenia armata</i>	Pouarm	-0.544 (0.050)	-0.516	0.400 (0.208)	0.636
<i>Trema micrantha</i>	Tremic	-0.533 (0.050)	-0.676	-0.267 (0.333)	-0.369
<i>Birds</i>					
<i>Hampea nutricia</i>	Hamnut	0.258 (0.390)	0.530	0.017 (0.940)	0.196
<i>Cestrum racemosum</i>	Cesrac	0.257 (0.390)	0.942	0.322 (0.246)	1.003
<i>Bursera simaruba</i>	Bursim	0.251 (0.390)	0.293	-0.488 (0.100)	-0.195
<i>Acacia cornigera</i>	Acacor	0.140 (0.642)	0.451	-0.140 (0.577)	-0.126
<i>Cupania glabra</i>	Cupgla	-0.032 (0.884)	0.272	-0.290 (0.248)	-0.768
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	Plelin	-0.032 (0.884)	0.272	-0.290 (0.248)	-0.768
<i>Alchornea latifolia</i>	Alclat	-0.198 (0.503)	0.142	-0.642 (0.011)	-1.095
<i>Dussia mexicana</i>	Dusmex	-0.303 (0.390)	-1.024	0.210 (0.412)	0.491
<i>Tabernaemontana alba</i>	Tabalb	-0.341 (0.390)	-0.982	-0.412 (0.113)	-0.808
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i>	Tabdon	-0.520 (0.061)	-0.923	0.442 (0.113)	0.549
<i>Cojoba arborea</i>	Cojarb	-0.826 (<0.001)	-1.157	0.411 (0.113)	0.376
<i>Wind</i>					
<i>Ceiba pentandra</i>	Ceipen	0.821 (<0.001)	0.917	0.212 (0.695)	0.01
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vocgua	0.818 (<0.001)	0.949	0.180 (0.695)	0.174

Species	Code	NMDS-1	Scores	NMDS-2	Scores
<i>Ochroma pyramidale</i>	Ochpyr	0.806 (<0.001)	0.968	0.149 (0.752)	0.177
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Helapp	0.794 (<0.001)	0.789	0.212 (0.695)	0.037
<i>Platymiscium pinnatum</i>	Plapin	0.780 (<0.001)	0.949	0.119 (0.807)	0.017
<i>Handroanthus guayacan</i>	Hangua	0.694 (0.004)	0.970	0.180 (0.695)	0.2
<i>Bernoullia flammea</i>	Berfla	0.618 (0.015)	0.969	0.239 (0.695)	0.348
<i>Albizia tomentosa</i>	Albtom	0.510 (0.064)	0.550	0.197 (0.695)	-0.004
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Longua	0.484 (0.080)	0.950	0.379 (0.695)	0.384
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	Aspmeg	0.462 (0.092)	0.963	0.316 (0.695)	0.443
<i>Cordia megalantha</i>	Cormeg	0.445 (0.101)	0.986	-0.101 (0.821)	-0.38
<i>Lippia macrophylla</i>	Lipmac	0.397 (0.150)	1.086	-0.304 (0.695)	-1.097
<i>Cedrela odorata</i>	Cedodo	0.372 (0.162)	0.425	-0.280 (0.695)	-0.645
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i>	Heldon	0.388 (0.152)	0.594	-0.187 (0.695)	-0.703
<i>Dalbergia glomerata</i>	Dalglo	0.164 (0.577)	0.940	0.070 (0.874)	-0.017
<i>Cordia alliodora</i>	Corall	0.045 (0.860)	-0.104	0.847 (<0.001)	0.916
<i>Gliricidia sepium</i>	Glisep	-0.070 (0.826)	-0.655	-0.023 (0.927)	-0.296
<i>Koanophyllon galeottii</i>	Koagal	-0.830 (<0.001)	-1.503	-0.052 (0.885)	-0.165

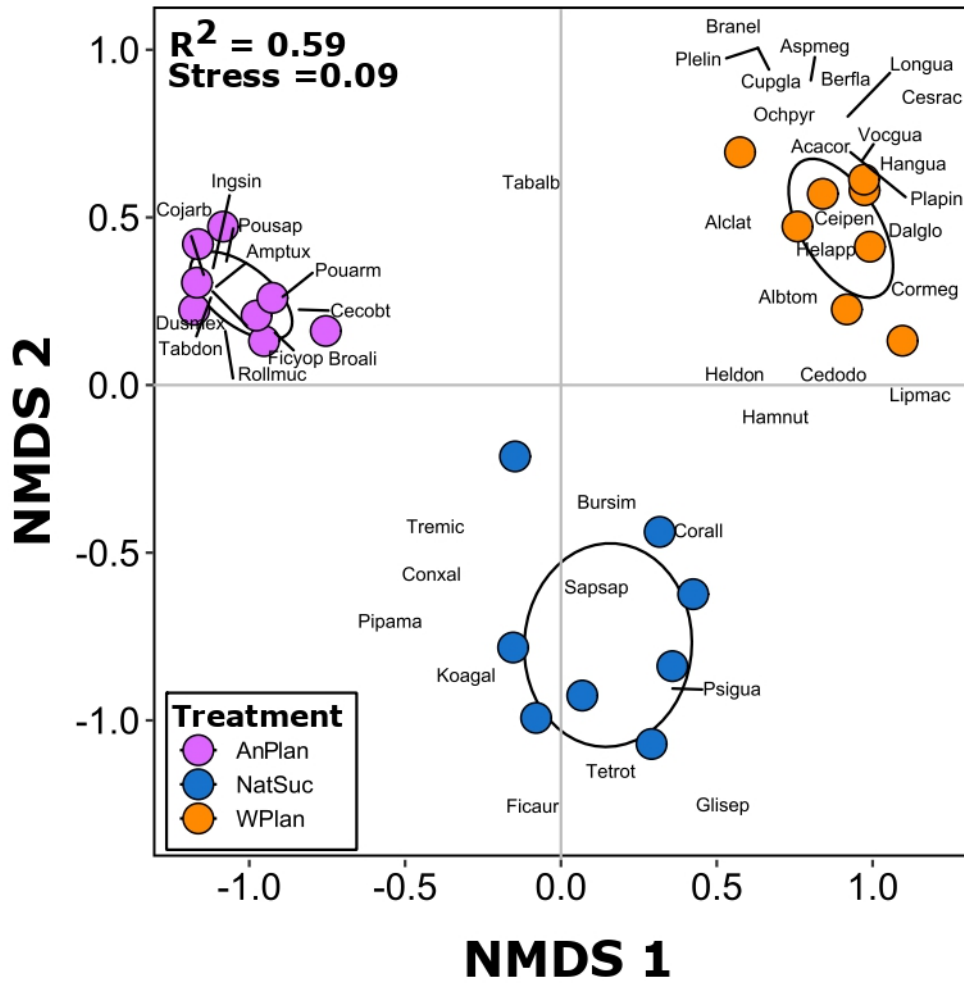


Figure 1S. Non-Metric Multidimensional Scaling analysis (NMDS) of composition of large trees in 24 plots under three restoration treatments: Animal Plantings (AnPl, purple), Natural Succession (NatSuc, blue) and Wind Plantings (WPl, orange) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. R^2 and stress values from PERMANOVA analysis are shown (Table S3a&b). Ellipses were drawn at the 95% confidence level. Codes of species are in Table S

CAPÍTULO III

EFECTO DEL TRATAMIENTO DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN DE MURCIÉLAGOS

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son un grupo taxonómico altamente diverso que explotan diferentes recursos alimenticios en los ecosistemas. El orden de los quirópteros comprende 1,116 especies agrupadas en 18 familias; de estas, al menos 83 géneros y 288 especies habitan los Neotrópicos (Mickleburgh et al. 2002; Lobo et al. 2009). En México se han registrado 137 especies que corresponden al 12.3 % del total de especies de murciélagos del mundo; 13 de estas especies son endémicas (Micklebergh et al. 2002). Dentro del orden de los quirópteros, la familia Phyllostomidae es una de las más importantes con 11 subfamilias, 60 géneros, y más de 200 especies (Altringham 2011). Asimismo, los filostómidos son la familia de murciélagos más diversa en gremios tróficos; el gremio trófico se refiere al grupo de animales que explotan el mismo recurso de forma similar (Root 1967). En esta familia de murciélagos hay nectarívoros (consumidores de néctar), frugívoros (consumidores de frutos), insectívoros (consumidores de insectos) carnívoros (consumidores de carne), hematófagos (consumidores de sangre), fitófagos (consumidores de diferentes partes de las plantas) y omnívoros (consumidores de carne y vegetales) (Carballo-Morales et al. 2021). La gran diversidad de quirópteros y la variedad de recursos que consumen los filostómidos, les permite explotar diferentes recursos en distintos hábitats.

La estructura de la vegetación afecta el aprovechamiento de los recursos por los murciélagos. Las especies de murciélagos con alas cortas y anchas y con señales cortas de alta frecuencia están adaptadas para forrajear en el sotobosque (Thiel et al. 2020). Por otro lado, los murciélagos con alas largas y estrechas están adaptados para forrajear en el dosel (Thiel et al. 2020). Los hábitats conservados proporcionan muchos sitios de percha para los

murciélagos como troncos, hojas, ramas, hueco de árboles, cavernas y grietas de rocas (Altrinhram 2011). Además, la alta movilidad que muestran algunas especies de murciélagos está relacionada, entre otros factores, con la disponibilidad de alimento en el paisaje (Heithaus et al 1975; Morrison 1978). Así, la presencia de ciertas especies de murciélagos y de gremios tróficos pueden ser indicadores de cambios ocurridos en la vegetación (Carballo-Morales et al. 2021). Recientemente, un meta-análisis que incluyó 26 estudios en México, Centro y Sudamérica reveló que los murciélagos frugívoros, nectarívoros y algunas clases de omnívoros (e.g., bajo porcentaje de carne en su dieta) eran tolerantes a la perturbación del hábitat mientras que los demás gremios eran sensibles a la perturbación (Carballo-Morales et al. 2021). Algunos gremios de murciélagos como los frugívoros, nectarívoros y algunas clases de omnívoros, pueden tolerar ciertos niveles de perturbación.

La perturbación del hábitat afecta la variación espacial y temporal de los recursos alimenticios y la disponibilidad de refugio para los murciélagos. Por ejemplo, en bosque lluvioso en la Península de Yucatán México se encontró que la mayor abundancia de murciélagos frugívoros en hábitats fragmentados estuvo asociada a la densidad de *Manilkara zapota* (Montiel et. al. 2006). Un estudio en un agropaisaje en Nicaragua mostró una mayor densidad, abundancia y equitatividad de murciélagos en sitios riparios de cobertura densa, en comparación con pastizales para la alimentación de ganado, donde se encontraron los valores más bajos (Medina et. al. 2007). En parches de BTP en Chiapas, México se reportó que la riqueza estimada de murciélagos y la abundancia de murciélagos omnívoros y carnívoros-insectívoros fue menor en sitios de bosque de cobertura cerrada, parcialmente cerrada en comparación con los parches controles de bosque continuo (Vleut

et al. 2012). Un estudio en diferentes estados sucesionales en un BTP de Chiapas, México, reveló que la riqueza, diversidad y abundancia fue menor en los estados sucesionales temprano e intermedios y los valores altos en los estados sucesionales tardíos (de la Peña-Cuéllar et al. 2012). Este mismo trabajo reveló que los murciélagos frugívoros, insectívoros y carnívoros fueron más abundante en las etapas tardías de sucesión mientras los nectarívoros fueron más abundantes en etapas intermedias (de la Peña-Cuéllar et al. 2012). Estos estudios mostraron que existe una fuerte asociación en la estructura de la vegetación con la riqueza y abundancia de murciélagos.

Para conservar la diversidad de murciélagos filostómidos, se puede mejorar la calidad de la matriz por donde se mueven estos organismos. La restauración ecológica se define como el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (Gann et al. 2019). Para descubrir como iniciar o acelerar los procesos de restauración ecológica mediante la manipulación de aspectos ecológicos de las comunidades, se realizan estudios de ecología de la restauración (Gann et al. 2019). Respecto a la presencia de murciélagos en sitios bajo algún tipo de restauración, en un bosque húmedo de Brasil se encontró que *Carollia perspicillata* y *Artibeus lituratus* visitaron frecuentemente sitios restaurados (Trevelin et al. 2013). También en Costa Rica, se encontró que la riqueza de murciélagos fue similar en núcleos de restauración mientras que la abundancia de murciélagos frugívoros fue mayor en plantaciones que en aquellos que se regeneraron naturalmente (Reid et al. 2015).

En los bosques tropicales lluviosos aproximadamente el 80% de plantas con frutos carnosos son dispersadas por animales (Howe y Smallwood 1982). En la región de los Tuxtlas, en una matriz de bosque tropical lluvioso en el 2006, establecimos parcelas de

restauración experimental con dos combinaciones de especies de árboles, plantaciones de especies dispersadas por animales y plantaciones de especies dispersadas por viento, además de sitios bajo sucesión natural. (Howe y Smallwood 1982). En este proyecto el objetivo principal es a través de las plantaciones de árboles dispersados por animales para la atracción de frugívoros y con ello acelerar la sucesión natural (Martínez-Garza et al. 2009). Ahí, 7 años después de la intervención de restauración se encontró un mayor número de plantas reclutadas (>1.5 m de altura) de especies tempranas dispersadas por murciélagos en los sitios bajo sucesión natural (De la Peña-Domene et al. 2014). Además, la riqueza y abundancia de murciélagos frugívoros aumentó con el tiempo de iniciada la intervención (Orozco-Lugo et al. 2011). Finalmente, 10 años después de la intervención, la riqueza y abundancia de árboles plantados y reclutados de > 30 cm diámetro a la altura del pecho dispersados por murciélagos fue mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales (Rivas-Alonso et al. 2021). En este contexto, este trabajo pretende evaluar el efecto de la intervención de restauración sobre la riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos de distintos gremios tróficos de murciélagos a 15 años después de iniciado el experimento de restauración.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la estructura y composición de murciélagos por gremio trófico.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar el efecto del tratamiento de restauración en la riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos en general.
2. Evaluar el efecto del tratamiento de restauración en la riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos por gremio trófico.
3. Evaluar el efecto del tratamiento de restauración en la composición de murciélagos por gremio trófico.

HIPÓTESIS

1. La riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos será mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales.
2. La riqueza, abundancia y biomasa de frugívoros será mayor que la del resto de los gremios tróficos.
3. La riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos frugívoros es mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales.

4. La composición de murciélagos por gremio trófico difiere por tratamiento de restauración.

METODOS

Área de estudio y Diseño experimental. Este trabajo se está llevo a cabo en la Colonia ganadera Adolfo Ruiz Cortines (latitud: 18.595607, longitud: -95.101773) que se localiza en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En el 2006, en 12 ha de pastizal activo se establecieron 24 parcelas de 30 × 30 m separadas entre sí por 35 m. En estas parcelas se excluyó el ganado mediante una cerca viva de *Gliricidia sepium* con tres líneas de alambre de púas (Martínez-Garza et al. 2009). A las parcelas se les asignaron tres tratamientos: se establecieron ocho parcelas que fueron plantadas con 12 especies de árboles dispersadas por animales (cuatro especies pioneras y ocho no-pioneras; llamadas de ahora en adelante *plantaciones animales*) y otras ocho parcelas fueron plantadas con especies de árboles dispersadas por viento (llamadas de ahora en adelante *plantaciones viento*); en las ocho parcelas restantes, no se plantaron árboles (llamadas de ahora en adelante, *sucesión natural*; Figura 1).



Figura 1. Ubicación de las parcelas a 9 años de exclusión donde se tiene diferentes hábitats. (A) son plantaciones de especies dispersadas por animales, (V) plantaciones de árboles dispersados por viento y (C) Sucesión natural (Elaboró Rivas-Alonso E. 2015, información obtenida de Google Earth Noviembre del 2015, Coordenadas UTM Zona 13, Datum WGS84.

Muestreo de murciélagos: Para determinar los periodos de muestreo de las 45 especies de árboles se obtuvo información bibliográfica de su fenología (floración y fructificación) en listados florísticos y claves taxonómicas (Ibarra-Manríquez 1995, 1996a,b; Pennington y Sarukhán 2005 y la Flora de Veracruz en línea <http://www1.inecol.edu.mx/floraver/inicio.htm>). La mayor riqueza de árboles en floración y fructificación se reporta en el mes de abril (Figura 2). Mientras que la menor riqueza de árboles en floración se presenta en el mes de noviembre y de fructificación en el mes de julio (Figura 2). El promedio de fructificación y floración es de dos meses. La información sobre fenología de las especies de árboles en los tratamientos nos permitió realizar en los meses mayo-junio y agosto-septiembre 2017 y abril, mayo, agosto y septiembre del 2018 los muestreos de murciélagos. En cada parcela se colocaron dos redes de niebla de 12 m en un pasillo central diseñado para los muestreos de fauna. Para registrar las especies de murciélagos, las redes se abrieron antes del anochecer (18:00 h) y permanecieron abiertas durante 5 horas. Para evitar el efecto de borde solo se muestrearon 18 parcelas interiores. En las primeras dos noches se muestrearon nueve parcelas y en la tercera y cuarta noche, las otras nueve parcelas restantes. A cada animal capturado se le tomaron las medidas morfométricas estándares, identificándolo a nivel de especie o género (Reid, 1997; Medellín et al. 2008). Para la delimitación de gremios de aves se utilizó la base de Elthon 1.0 (Wilman et al 2014).

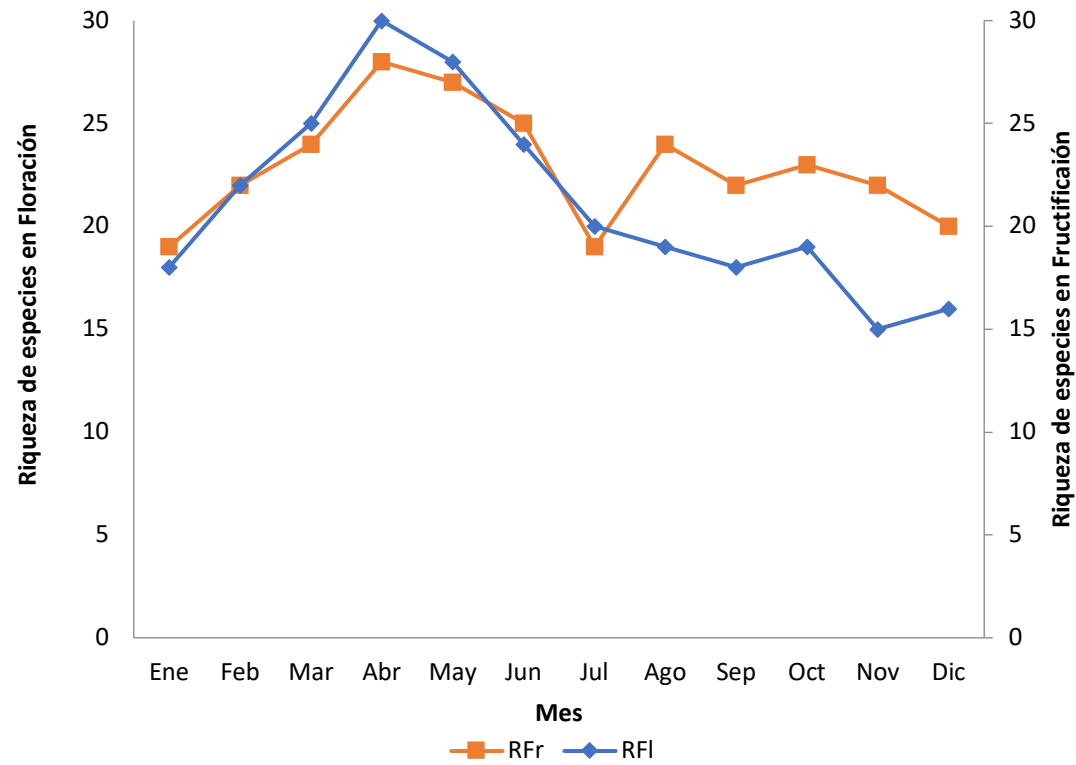


Figura 2. Riqueza de especies de árboles > 30 cm de DAP en floración en el eje de la izquierda (RFI); y riqueza de especies de árboles > 30 cm de DAP en fructificación a la derecha (RFR).

Análisis estadísticos: Para este trabajo los análisis estadísticos incluyeron los gremios frugívoros y nectarívoros, excluyendo a los hematófagos e insectívoros por el bajo número de especies. La estructura de la comunidad de murciélagos se evaluó utilizando las variables riqueza, abundancia y biomasa. La riqueza se midió como el número total de especies de murciélagos por parcela. La abundancia se calculó como el número de individuos por parcela. Para la biomasa se utilizó el promedio de los pesos de los individuos por parcela. La riqueza y abundancia de murciélagos se analizaron mediante Modelos Lineales Generalizados (GLM) definiendo una distribución Binomial negativa con función liga "logit". Para la biomasa se utilizó una distribución gaussiana con función liga identidad. Se ajustaron tres GLM's para riqueza, abundancia y biomasa de murciélagos, respectivamente. Los factores considerados para este análisis fueron: (a) el tratamiento con tres niveles (PlanAni, PlanVie, SucNat); (b) el gremio trófico con dos niveles (nectarívoro y frugívoro); (c) la interacción nivel de intervención y gremio trófico. Cuando el tratamiento fue significativo, se realizaron comparaciones múltiples a posteriori por pares. Los impactos sobre las tasas de error de falsos positivos de múltiples comparaciones se controlaron ajustando los valores de probabilidad (p) basados en el procedimiento de tasa de falsos descubrimientos (FDR) de Benjamini-Hochberg (Benjamini y Hochberg, 1995). Para la simplificación de los modelos se utilizó el criterio de Información de Akaike (AIC). Los análisis se realizaron en lenguaje R, v 3.3.2 (R Foundation for Statistical Computing, Viena, AT). En los resultados se reportan los promedios y el error estándar

Para analizar la composición de murciélagos por tratamiento, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS; Gauch 1982). La distancia de similitud de especies utilizada fue Bray-Curtis, y el valor de estrés en el NMDS se utilizó para determinar la aptitud de ordenación (McCune et al. 2002). El efecto del tratamiento sobre la composición de murciélagos se evaluó para todos los murciélagos, por frugívoros y nectarívoros utilizando Análisis Multivariado de la Varianza no paramétrico (PERMANOVA) con una matriz de disimilitud de Bray-Curtis (Anderson 2001). Cuando el tratamiento fue significativo, se realizaron comparaciones múltiples por pares. Los impactos sobre las tasas de error de falsos positivos de comparaciones múltiples se controlaron ajustando los valores de p basados en el procedimiento de tasa de falsos descubrimientos (FDR) de Benjamini-Hochberg (Benjamini y Hochberg, 1995). En el PERMANOVA, la significancia de todas las pruebas se evaluó a partir de los valores p calculados después de 9999 permutaciones. El nivel de significancia considerado en todas las pruebas aplicadas fue <0.05 . Las funciones "adonis" y "metaMDS" se implementaron para ejecutar el análisis PERMANOVA y NMDS, respectivamente, disponibles en la biblioteca vegana (Oksanen et al. 2018) de R, v 3.3.2 (R Foundation for Statistical Computing, Viena, A). En los resultados se muestran promedios y errores estándar.

RESULTADOS

En seis muestreos de cada parcela a lo largo del año equivalente a un esfuerzo de captura de 21,120 m/hr/red se capturaron 524 murciélagos de 19 especies (Tabla 1 al final del capítulo). Los murciélagos capturados pertenecen a cuatro gremios: frugívoros (14

especies), nectarívoros (3 especies), hematófagos (1 especie) e insectívoros (1 especie). Las *plantaciones animales* fueron las que presentaron el mayor número de capturas de murciélagos (224 murciélagos), seguidas de las *plantaciones viento* (154 murciélagos) y finalmente menos en la *sucesión natural* (147 murciélagos; Tabla 1). La especie más abundante fue el nectarívoro *Glossophaga soricina* (146 capturas), seguido de los frugívoros *Carollia sowelli* (139 capturas) y *Sturnira parvidens* (71 capturas; Tabla 1). Los siguientes análisis se hicieron para los gremios con más especies: frugívoros y nectarívoros.

Riqueza. La riqueza de murciélagos en las *plantaciones animales* fue mayor (3.8 ± 0.6 especies; promedio \pm error estándar), que en la *sucesión natural* (3.6 ± 0.5 especies), y en las *plantaciones viento* (3.1 ± 0.4 especies). Sin embargo, el análisis de devianza del GLM ajustado para la riqueza de murciélagos reveló que no hubo diferencias significativas por efecto del tratamiento de restauración (Tabla 2).

La riqueza de murciélagos frugívoros fue significativamente mayor (4.6 ± 0.4 especies) que la de nectarívoros (2.4 ± 0.2 especies; Figura 3; Tabla 2). La interacción tratamiento: gremio no fue significativa (Tabla 2). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue el del gremio trófico siendo este el mejor modelo (Tabla 3).

Tabla 2. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo de la riqueza de murciélagos. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de libertad residual (gl. Resid), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (p).

Fuente de la variación	gl	Dev. Resid	gl. Resid.	Dev	R^2	Pr(>Chi)
Nulo			35	26.95		
Tratamiento	2	0.85	33	26.10	0.39	0.66
Gremio	1	12.37	32	13.73	0.21	< 0.0001
Tratamiento*Gremio	2	0.41	30	13.31	0.20	0.81
Devianza del modelo			95	53.14	0.80	
Devianza residual			30	13.31	0.20	
Total				66.45		

Tabla 3. Valores del Criterio de Información de Akaike de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial negativa ajustados a la riqueza de murciélagos, como variable respuesta..

Riqueza	AIC
Tratamiento + Gremio + Tratamiento:Gremio	136.41
Tratamiento + Gremio	132.83
Tratamiento	143.2
Gremio	129.67

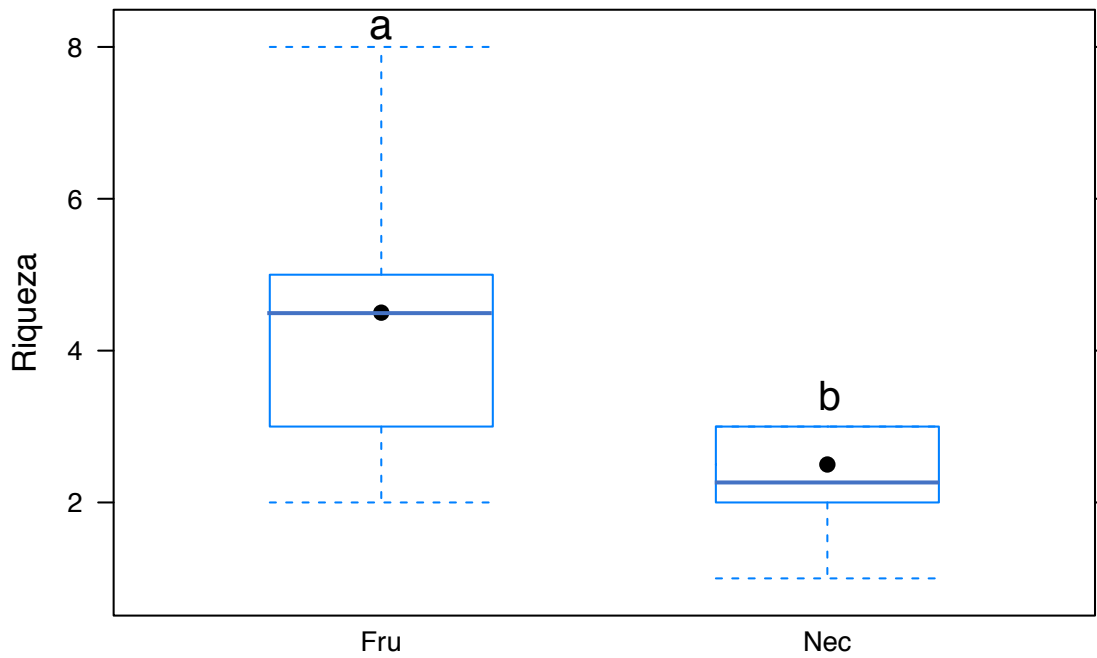


Figura 3. Riqueza de murciélagos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida representa la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Abundancia. La abundancia de murciélagos en las *plantaciones animales* fue mayor (17.3 ± 5.1 murciélagos), que en la *sucesión natural* (10.8 ± 1.3 murciélagos) y en las *plantaciones viento* (11.9 ± 2.2 murciélagos). El GLM de distribución binomial negativo para la abundancia de murciélagos reveló que no hubo diferencias significativas por efecto del tratamiento (Tabla 4). La abundancia de murciélagos frugívoros fue mayor (15.6 ± 3.5 murciélagos) que la de nectarívoros (11 ± 1.5 murciélagos). El GLM reveló que no hubo diferencias significativas por efecto del gremio trófico (Tabla 4). El GLM de la abundancia de murciélagos presentó diferencias significativas en la interacción tratamiento*gremio trófico (Tabla 4). La abundancia de murciélagos frugívoros fue estadísticamente mayor en las *plantaciones animales* que las *plantaciones viento* y en la *sucesión natural* (Figura 4; Tabla 5). La abundancia de murciélagos frugívoros en estos dos últimos tratamientos fue estadísticamente similar (Figura 4; Tabla 5 y). La abundancia de murciélagos nectarívoros fue estadísticamente similar entre tratamientos (Figura 4; Tabla 5 y). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue la interacción del tratamiento: gremio trófico siendo este el mejor modelo (Tabla 6).

Tabla 4. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo para la abundancia de murciélagos. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (*gl*), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (*gl Resid*), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (*p*).

Fuente de la variación	gl	Dev. Resid.	gl.Resid.	Dev	R^2	Pr(>Chi)
Nulo			35	51.34		
Tratamiento	2	4.22	33	47.12	0.28	0.12
Gremio	1	1.79	32	45.33	0.27	0.18
Tratamiento:Gremio	2	8.10	30	37.23	0.22	0.02
Devianza del modelo			95	129.68	0.78	
Devianza residual			30	37.23	0.22	
Total				166.91		

Tabla 5. Comparaciones de medias de la abundancia de murciélagos en tres tratamientos de restauración: *Plantaciones animales* (PlanAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat) y por gremio trófico: frugívoros y nectarívoros, tras ajustarles un GLM. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.

Abundancia de murciélagos					
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P	P-Ajustada
Interacción					
Frugívoros					
PlaAni-PlaVie	-0.93	0.37	-2.50	0.01	0.03
PlaVie-SucNat	0.08	0.38	0.21	0.84	0.84
SucNat-PlaAni	0.85	0.37	2.29	0.02	0.03
Nectarívoros					
PlaAni-PlaVie	0.44	0.321	1.36	0.18	0.53
PlaVie-SucNat	-0.26	0.317	-0.83	0.41	0.60
SucNat-PlaAni	-0.17	0.327	-0.53	0.60	0.60

Tabla. 6. Valores del Criterio de Información de Akaike de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativa ajustados para la abundancia de murciélagos por tratamiento de restauración y por gremio.

Abundancia	AIC
Tratamiento + Gremio + Tratamiento:Gremio	253.8
Tratamiento + Gremio	257.12
Tratamiento	256.52
Gremio	255.46

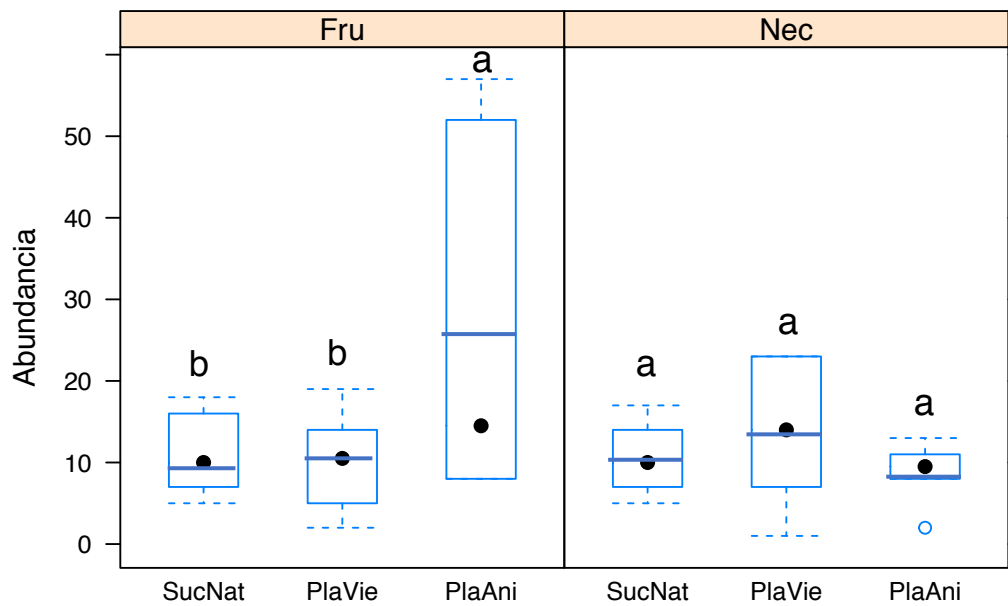


Figura 4. Abundancia de murciélagos bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat). Para dos gremios tróficos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Biomasa. La biomasa de murciélagos en la *sucesión natural* (21.2 ± 2.8 gr) fue mayor que en las *plantaciones animales* (20.8 ± 2.6 gr) y en las *plantaciones viento* (19.3 ± 2.6 gr) pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 7). La biomasa de murciélagos frugívoros fue significativamente mayor (28.4 ± 1.2 g) que la de nectarívoros (12.4 ± 0.6 g;). Figura 5; Tabla 7). La interacción tratamiento: gremio no fue significativa (Tabla 7). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue el que solo tuvo al gremio trófico como variable independiente (Tabla 8).

Tabla. 7. Resultados del ANOVA del GLM gaussiano de la biomasa de murciélagos. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (*gl*), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (*gl. Resid*), Devianza (Dev), R^2 y probabilidad (*p*).

Fuente de la variación	gl	Dev Resid	gl. Resid	Dev	R^2	Pr(>F)
Nulo			35	2860.72		
Tratamiento	2	25.05	33	2835.66	0.63	0.51
Gremio	1	2274.18	32	561.49	0.12	< 0.0001
Tratamiento:Gremio	2	13.69	30	547.80	0.12	0.69
Devianza del modelo			95	3944.95	0.88	
Devianza residual			30	547.80	0.12	
Total				4492.75		

Tabla. 8. Valores del Criterio de Información de Akaike de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución gaussiana, ajustados a la biomasa de murciélagos en función del tratamiento de restauración y el gremio de murciélago.

Biomasa	AIC
Tratamiento + Gremio + Tratamiento:Gremio	214.17
Tratamiento + Gremio	211.06
Tratamiento	267.36
Gremio	208.63

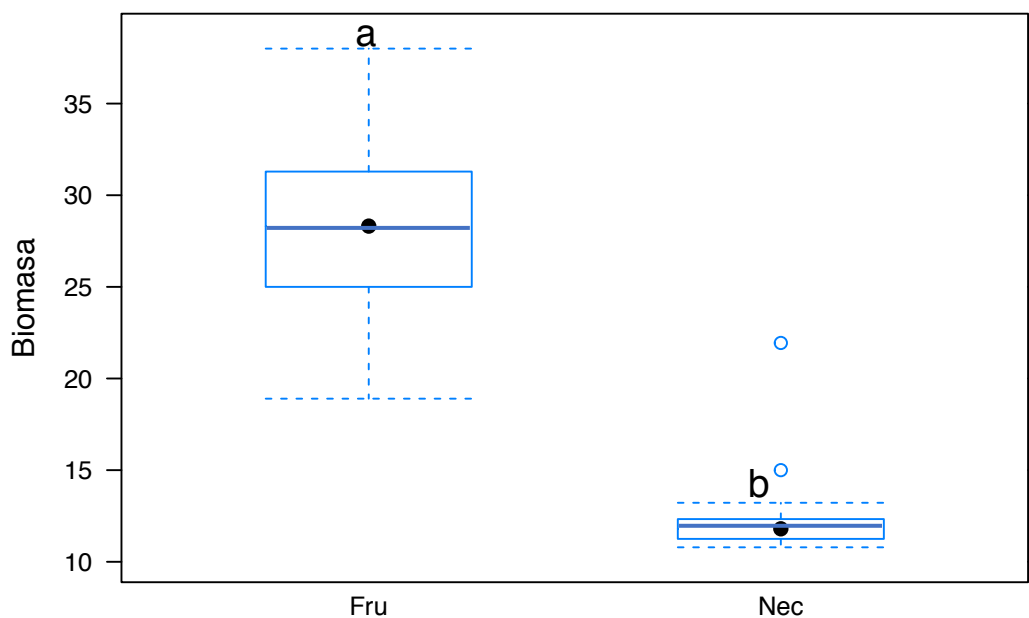


Figura 5. Biomasa de murciélagos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

Composición de especies: El análisis de PERMANOVA reveló que la composición de la comunidad de murciélagos es similar entre los tratamientos de restauración ecológica (Tabla 9 y Figura 4). Asimismo, la composición para los gremios frugívoros y nectarívoros fue similar entre los tratamientos de restauración ecológica (Figura 6; Tabla 9).

Tabla 9. Análisis de Varianza de permutación multivariado (PERMANOVA) que prueba el efecto en tres tratamientos de restauración ecológica en la composición de murciélagos en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

<i>Fuente de la variación</i>	<i>gl</i>	<i>Suma de Cuadrados</i>	<i>Media de Cuadrados</i>	<i>F</i>	<i>R²</i>	<i>P</i>
<i>Comunidad completa</i>						
Tratamiento	2	0.6176	0.3088	1.4046	0.1577	0.0912
Residual	15	3.2978	0.2199		0.8423	
Total	17	3.9154			1	
<i>Gremio Frugívoros</i>						
Tratamiento	2	0.5276	0.2638	1.4747	0.1643	0.1173
Residual	15	2.6830	0.1789		0.8357	
Total	17	3.2106			1.0000	
<i>Gremio Nectarívoros</i>						
Tratamiento	2	0.31848	0.15924	1.227	0.1406	0.288
Residual	15	1.94668	0.12978		0.8594	
Total	17	2.26516			1.0000	

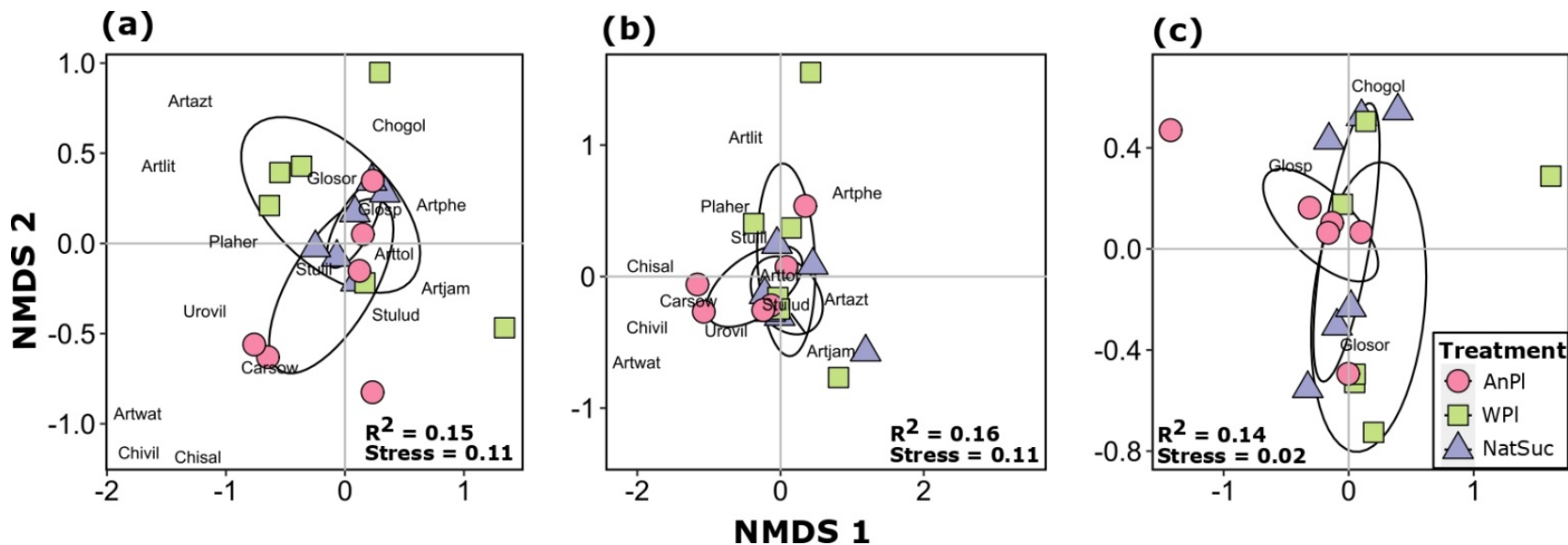


Figura 6. Análisis de Escalamiento Multidimensional No-Métrico (NMDS) para discriminar la composición de toda la comunidad de murciélagos (a) frugívoros (b) nectarívoros (c) ensamblaje de murciélagos en 18 parcelas de tres tratamientos de restauración ecológica: Plantaciones de árboles dispersados por animales (AnPI, N = 8, círculos rosas), Plantaciones de árboles dispersados de viento (WPI, N = 9, cuadros verdes) y parcelas bajo Sucesión natural (NatSuc, N=8, triángulos morados) y en Los Tuxtlas, Veracruz, México. La R^2 es del PERMANOVA y los valores de estrés son del NMDS (Tabla 9). Las elipses se dibujaron al 95% de nivel de confianza (Tabla 9).

DISCUSIÓN

Este estudio evaluó el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la estructura de la comunidad y en la composición de murciélagos. Contrario a lo esperado, la riqueza, abundancia, biomasa y composición de murciélagos fue similar en todos los tratamientos de restauración ecológica. Sin embargo, tal como se esperaba, la riqueza y biomasa de murciélagos frugívoros fue mayor que la de los nectarívoros. También, de acuerdo con lo esperado, la abundancia de murciélagos frugívoros fue mayor en las plantaciones de especies dispersadas por animales.

Estructura

Contrario a lo que se esperaba, la riqueza, abundancia y biomasa fueron similares en todos los tratamientos de restauración. Aquí argumentamos que la estratificación de la vegetación en las parcelas pudo haber generado este resultado ya que es clave en la presencia de murciélagos: una revisión bibliográfica de la estratificación vertical de los frugívoros para los bosques tropicales de 15 artículos entre 1969 y 2018 sobre murciélagos, reveló que para el dosel, se ha registrado una alta riqueza y diversidad de murciélagos mientras que para el sotobosque se ha reportado una mayor abundancia de murciélagos (Thiel et al. 2021).

Además, algunos estudios han mostrado diferencias en la estructura de la comunidad de murciélagos cuando se comparan hábitats contrastantes: por ejemplo, un estudio en un agropaisaje en Nicaragua en sitios riparios con una mayor estratificación y con cobertura densa mostró una mayor densidad, abundancia y equitatividad de murciélagos en comparación con los pastizales (Medina et. al. 2007). También, en parches de bosque

húmedo en Chiapas, México, se reportó que la riqueza y diversidad de murciélagos fue menor en bosques secundarios con poca selva conservada alrededor (< 35 %), y en bosques secundarios rodeados de selva conservada (> 85%) en comparación con la selva conservada mientras que la abundancia fue similar en estos hábitats (Vleut et al. 2012), en concordancia con nuestros resultados. Otro estudio en el bosque húmedo de Chiapas, México, reveló que la riqueza, diversidad y abundancia de murciélagos fue menor en los estados sucesionales tempranos (2 a 8 años de abandono) e intermedios (de 10 a 20 años de abandono) que en los estados sucesionales tardíos (de la Peña-Cuéllar et al. 2012). Nuestros resultados indican que tanto las plantaciones como los sitios bajo sucesión natural que tienen 15 años de sucesión, podrían tener una estratificación similar de la vegetación que es percibida por los murciélagos como sitios sucesionales intermedios.

La riqueza y biomasa de murciélagos frugívoros fue mayor que la del resto de los gremios tróficos, de acuerdo con la hipótesis planteada. En las selvas húmedas, más del 80% de las plantas tienen frutos para ser consumidos por animales frugívoros, como los murciélagos (Howe y Smallwood 1982). Por otra parte, el mayor número de especies de murciélagos capturados fueron de la familia Phyllostomidae, que ha sido reportada como tolerante al disturbio (Carballo-Morales et al. 2021). Además, en la familia Phyllostomidae, el 48% de las especies son principalmente frugívoras, las nectarívoras están en segundo lugar con el 24% de las especies (Altringham 2011). En este estudio, de las 19 especies detectadas, la mayoría fueron frugívoras (74%) y el 16% fueron nectarívoras. El bajo porcentaje de especies nectarívoras se explica por su asociación al bosque tropical seco (Arita y Santos del Prado 1999; Santos y Arita 2002). Los murciélagos insectívoros pertenecen a la familia Moormopidae; la baja riqueza y abundancia de insectívoros en

nuestro estudio probablemente de deba al tipo de muestreo que se utilizó: para los insectívoros existen tres áreas de alimentación, que son hábitats abiertos, de borde y hábitats cerrados (Denzinger y Schnitzler 2013). El uso de redes de niebla limita la presencia de murciélagos insectívoros de espacios abiertos, así, en este estudio, solo capturamos murciélagos insectívoros de espacios cerrados (Denzinger y Schnitzler 2013). Este fue el caso de *Pteronotus parnelli* que forrajea por insectos en espacios cerrados (Denzinger y Schnitzler 2013). Nuestros resultados revelaron que *P. parnelli* fue más abundante en los sitios bajo sucesión natural que en las plantaciones, es decir que tuvo una preferencia por los sitios bajo sucesión natural (Rivas-Alonso et al. 2021). En cuanto a las especies hematófagas, en México existen tres especies: *Diphylla ecaudata*, *Diaemus youngi* y *Desmodus rotundus*; las tres especies se distribuyen en el área de estudio de este trabajo (Medellín et al. 2008). En nuestro estudio capturamos a la especie *Desmodus rotundus*. Esta es una especie común en sitios con ganado (Lanzagorta-Valencia et al. 2020), que corresponde a la matriz de vegetación donde se encuentra las parcelas de estudio. En conclusión, la alta abundancia de las especies frugívoras y su alta tolerancia a la perturbación del hábitat explica su dominancia en los hábitats evaluados en comparación con las nectarívoras mientras que el método de muestreo no permitió la evaluación de la preferencia de las especies insectívoras por las modalidades de restauración investigadas.

En las plantaciones de árboles dispersados por animales hubo una mayor abundancia de murciélagos que en las plantaciones de árboles dispersados por viento y en sucesión natural, como se esperaba. En las plantaciones se registró una mayor riqueza y abundancia de árboles potencialmente maduros (< 30 cm de DAP) de especies que son dispersadas por murciélagos que en las parcelas bajo sucesión natural (Rivas-Alonso et al.

2021). Por otra parte, la gran abundancia de frugívoros en las plantaciones de árboles dispersados por animales se debe a la presencia de *Carollia sowelli*. La dieta de *Carollia* está dominada por el árbol pionero de crecimiento rápido, *Cecropia obtusifolia* (Urticaceae) (González-Cerezo 2018). *Cecropia obtusifolia* fue el árbol más abundante en las plantaciones de árboles dispersados por animales (Rivas-Alonso et al. 2021). Nuestros resultados son similares a lo reportado en Costa Rica, donde se encontró una mayor abundancia de murciélagos frugívoros en plantaciones de restauración que en sitios bajo sucesión natural (Reid et al. 2015). También, en un bosque fragmentado lluvioso en la Península de Yucatán México se encontró que la mayor abundancia de murciélagos frugívoros en hábitats fragmentados estuvo asociada a la densidad del árbol con frutos carnosos, *Manilkara zapota* (Sapotaceae; Montiel et. al. 2006). Además, en un estudio en un bosque húmedo en Paraguay se encontró que el cambio en la presencia de murciélagos frugívoros estuvo asociados a los picos de fructificación de las especies que ellos consumen (Stevens y Amarilla-Stevens 2012). También, en la rde los Tuxtlas, México, se reportó que los árboles aislados con frutos carnosos pueden atraer a una gran cantidad de murciélagos dentro la matriz de pastizal (Galindo-González et al. 2000; de la Peña-Cuellar 2012). Adicionalmente, en la selva húmeda de Chiapas se encontró que los murciélagos frugívoros fueron más abundantes en los estados tempranos e intermedios de sucesión que los tardíos (de la Peña-Cuellar 2012). Otro estudio en corredores riparios modificados por actividades agropecuarias reveló que la abundancia de murciélagos frugívoros fue similar en todos los gradientes sucesionales (de la Peña-Cuellar et al. 2014). A pesar de que los murciélagos frugívoros parecen ser bastante tolerantes a los cambios en la vegetación, su presencia parece estar asociada a la disponibilidad de las plantas que consumen; las especies pioneras de rápido crecimiento, pueden estar presentes en todos los estados sucesionales.

Composición específica

Contrario a nuestra hipótesis la composición de especies de murciélagos por tratamiento fue similar. También, la composición de murciélagos frugívoros y nectarívoros fue similar en todos los tratamientos de restauración, contrario a lo esperado. Un estudio de la vegetación en estas parcelas reveló que la composición de los árboles potencialmente reproductivos dispersados por murciélagos fue similar en todos los tratamientos de restauración (Rivas-Alonso et al. 2021). Por lo que, si bien hay una mayor riqueza de árboles dispersados por murciélagos, la identidad y el recambio de especies de árboles entre tratamientos es similar, teniendo los murciélagos recursos similares en todos los tratamientos. Como ya se discutió antes, en el caso de insectívoros el método de muestreo determinó la baja presencia de este gremio. Al parecer, las diferencias de estructura de la vegetación en las parcelas no fueron percibidas por los murciélagos, por lo que las especies frugívoras y nectarívoras visitaron los tres tratamientos de manera similar.

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo muestran cómo responde la quiropterofauna a los tratamientos de restauración ecológica.

1. Después de una década de restauración ecológica, nuestros resultados sugieren que los murciélagos en general pueden moverse entre todos los tratamientos de restauración. Esto podría deberse a que los murciélagos perciben como similares todos los tratamientos.
2. El gremio mejor representado fueron los frugívoros y nectarívoros debido a su alta diversidad y su tolerancia a la perturbación.

3. La mayor abundancia de murciélagos frugívoros puede explicarse por una mayor presencia de árboles consumidos por murciélagos en las parcelas de árboles dispersados por animales. La abundancia de murciélagos frugívoros es aproximadamente el doble en las plantaciones de animales que en la sucesión natural.

LITERATURA CITADA

- Altringham, J., D. (2011). *Bats from Evolution to Conservation*. Oxford university press. Oxford
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46 doi:10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.
- Arita, H. T. & Santos-del-Prado, K. 1999. Conservation Biology of Nectar-Feeding Bats in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 80, 31-41 10.2307/1383205.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57, 289-300 <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.
- Brudvig, L. A. 2011. The restoration of biodiversity: where has research been and where does it need to go? *American Journal of Botany*, 98 3, 549-58
- Carballo-Morales, J. D., Saldaña-Vázquez, R. A. & Villalobos, F. 2021. Trophic guild and forest type explain phyllostomid bat abundance variation from human habitat disturbance. *Global Ecology and Conservation*, 25, e01425 <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01425>.
- Casas, G., Darski, B., Ferreira, P. M. A., Kindel, A. & Müller, S. C. 2016. Habitat Structure Influences the Diversity, Richness and Composition of Bird Assemblages in Successional Atlantic Rain Forests. *Tropical Conservation Science*, 9, 503-524 10.1177/194008291600900126.
- Cole, R. J., Holl, K. D. & Zahawi, R. A. 2010. Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications*, 20, 1255-1269 10.1890/09-0714.1.
- de la Peña-Cuéllar, E., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M. & Estrada, A. 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1381-1397 10.1007/s10531-012-0249-7.
- de la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E. & Howe, H. F. 2014. Roles of Birds and Bats in Early Tropical-Forest Restoration. *Plos One*, 9, e104656 10.1371/journal.pone.0104656.
- Denzinger, A. & Schnitzler, H.-U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4 10.3389/fphys.2013.00164.

- Galindo-González, J., Guevara, S. & Sosa, V. J. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1693-1703
- Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., Hallett, J. G., Eisenberg, C., Guariguata, M. R., Liu, J., Hua, F., Echeverría, C., Gonzales, E., Shaw, N., Decler, K. & Dixon, K. W. 2019. International principles and standards for the practice of ecological restoration. Second edition. *Restoration Ecology*, 27, S1-S46 10.1111/rec.13035.
- Gauch, H. J. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*, Cambridge., Cambridge University Press.
- Gonzalez-Cerezo, A. Z., Rivas-Alonso, E. & Martínez-Garza, C. Diet of Two Frugivorous Bats in Restored Patches. 48th Annual Symposium of the North American Society for Bat Research 2018 Puerto Vallarta, Mexico. North American Society for Bat Research 98.
- Heithaus, E. R., Fleming, T. H. & Opler, P. A. 1975. Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecology*, 56, 841-854 10.2307/1936295.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201-228
- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 43, 75-115
- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1996a. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44, 41-60
- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1996b. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Violaceae a Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44, 427-447
- Lanzagorta-Valencia, K., Fernández-Méndez, J. I., Medellín, R., Rodas-Martínez, A. & Ávila-Flores, R. 2020. Características del paisaje y de manejo ganadero asociadas a la incidencia de ataques al ganado bovino por *Desmodus rotundus*. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 7, 1-10
- Lobova, T., Geiselman, C. & Mori, S. 2009. *Seed Dispersal by Bats in the Neotropics* New York, New York Botanical Garden.
- Majer, J. D. 2009. Animals in the Restoration Process—Progressing the Trends. *Restoration Ecology*, 17, 315-319 10.1111/j.1526-100X.2009.00528.x.

- Martinez-Garza, C., Flores-Palacios, A., De La Pena-Domene, M. & Howe, H. F. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 541-550 10.1017/s0266467409990113.
- McCune, B., Grace, J. B. & Urban, D. L. 2002. *Analysis of ecological communities*, Gleneden Beach, OR, MjM software design.
- Medellín, R. A., Arita, H. & Sánchez, O. H. 2008. *Identificación de los Murciélagos de México. Clave de campo*, México D.F. , Institución de Ecología, UNAM.
- Medina, A., Harvey, C. A., Merlo, D. S., Vílchez, S. & Hernández, B. 2007. Bat Diversity and Movement in an Agricultural Landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica*, 39, 120-128 <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00240.x>.
- Mickleburgh, S. P., Hutson, A. M. & Racey, P. A. 2002. A review of the global conservation status of bats. *Oryx*, 36, 18-34 10.1017/S0030605302000054.
- Montiel, S., Estrada, A. & León, P. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 267-276 10.1017/S026646740500307X.
- Morrison, D. W. 1978. Influence of Habitat on the Foraging Distances of the Fruit Bat, *Artibeus jamaicensis*. *Journal of Mammalogy*, 59, 622-624 10.2307/1380242.
- Orozco-Lugo, C. L., Valenzuela-Galván, D. & Martínez Garza, C. 2011. ¿Cómo cambia la quiropterofauna en un experimento de restauración ecológica a largo plazo? In: ECOLOGÍA, S. C. M. D. (ed.) *III Congreso Mexicano de Ecología* Boca del río, Veracruz: Sociedad Científica Mexicana de Ecología.
- Pennington, R. T. & Sarukhán, J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, Mexico City, Fondo de Cultura Económica.
- Reid, F. A. 1997. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*, New York, Oxford University Press.
- Reid, J. L., Holl, K. D. & Zahawi, R. A. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications*, 25, 1072-1082 10.1890/14-1399.1.
- Rivas-Alonso, E., Martínez-Garza, C., de la Peña-Domene, M. & Méndez-Toribio, M. 2021. Large trees in restored tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 498, 119563 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119563>.
- Root, R. B. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317-350 10.2307/1942327.

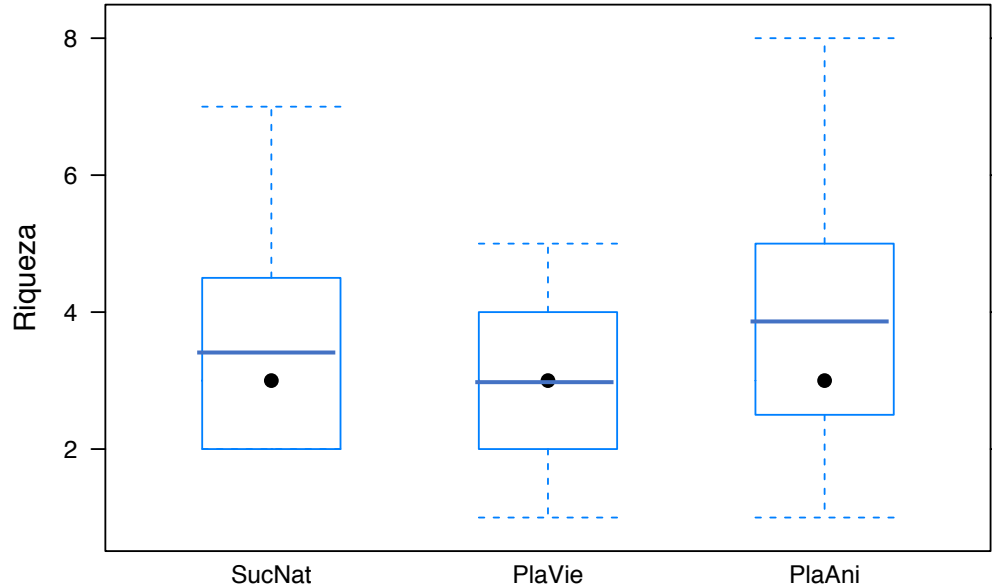
- Santos, M. G. & Arita, H. 2002. Priority areas for the conservation of New-World nectar-feeding bats. In: FLEMING, T. H. & VALIENTE-BANUET, A. (eds.) *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualisms*. Arizona: University of Arizona Press.
- Stevens, R. D. & Amarilla-Stevens, H. N. 2012. Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21, 267-279
10.1007/s10531-011-0182-1.
- Thiel, S., Tschapka, M., Heymann, E. W. & Heer, K. 2021. Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews*, 96, 454-469 <https://doi.org/10.1111/brv.12664>.
- Trevelin, L. C., Silveira, M., Port-Carvalho, M., Homem, D. H. & Cruz-Neto, A. P. 2013. Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic forest fragment in Brazil. *Forest Ecology and Management*, 291, 136-143
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.013>.
- Vleut, I., Levy-Tacher, S. I., Galindo-González, J., de Boer, W. F. & Ramírez-Marcial, N. 2012. Tropical rain-forest matrix quality affects bat assemblage structure in secondary forest patches. *Journal of Mammalogy*, 93, 1469-1479 10.1644/12-mamm-a-005.1.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M. & Jetz, W. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95, 2027-2027 <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>.

Tabla 1. Familia, Especies y número de individuos de murciélagos por gremio trófico (Frugívoros, Nectarívoros, Insectívoros y Hematófagos) presentes en tres tratamientos de restauración ecológica (PlaAni=Platanciones de árboles dispersados por animales, PlaVie= Plantaciones de árboles dispersados por viento y SucNat=Sucesion Natural).

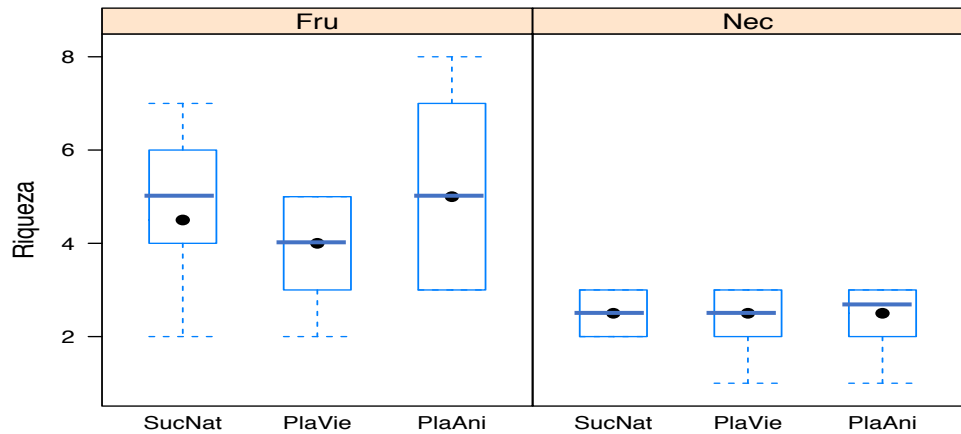
Familia	Especie	Gremio	Abundancia			
			PlaAni	PlaVie	SucNat	Total
Mormoopidae	<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	Insectívoro	3	4	9	16
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	Frugívoro	4	6	5	15
Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	Frugívoro	0	1	0	1
Phyllostomidae	<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solari and Hoffmann, 2002	Frugívoro	96	15	28	139
Phyllostomidae	<i>Chiroderma salvini</i> Dobson, 1878	Frugívoro	2	0	0	2
Phyllostomidae	<i>Chiroderma villosum</i> Peters, 1860	Frugívoro	2	0	0	2
Phyllostomidae	<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903)	Nectarívoro	4	13	7	24
Phyllostomidae	<i>Dermanura azteca</i> (K. Andersen, 1906)	Frugívoro	0	1	0	1
Phyllostomidae	<i>Desmanura phaeotis</i> , Miller, 1902	Frugívoro	2	0	2	4
Phyllostomidae	<i>Dermanura tolteca</i> Saussure, 1860	Frugívoro	3	0	4	7
Phyllostomidae	<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)	Frugívoro	1	0	0	1
Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i> (E. Geoffroy, 1810)	Hematófago	13	7	10	30
Phyllostomidae	<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	Nectarívoro	39	63	44	146
Phyllostomidae	<i>Glossophaga sp</i>	Nectarívoro	10	6	12	28
Phyllostomidae	<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	Frugívoro	6	3	1	10

Familia	Especie	Gremio	Abundancia			Total
			PlaAni	PlaVie	SucNat	
Phyllostomidae	<i>Sturnira parvidens</i> Goldman, 1917	Frugívoro	26	28	17	71
Phyllostomidae	<i>Sturnira hondurensis</i> Goodwin, 1940	Frugívoro	9	6	5	20
Phyllostomidae	<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	Frugívoro	3	1	1	5
Phyllostomidae	<i>Vampyroides caraccioli</i> (Thomas, 1889)	Frugívoro	0	0	2	2
Total			223	154	147	524

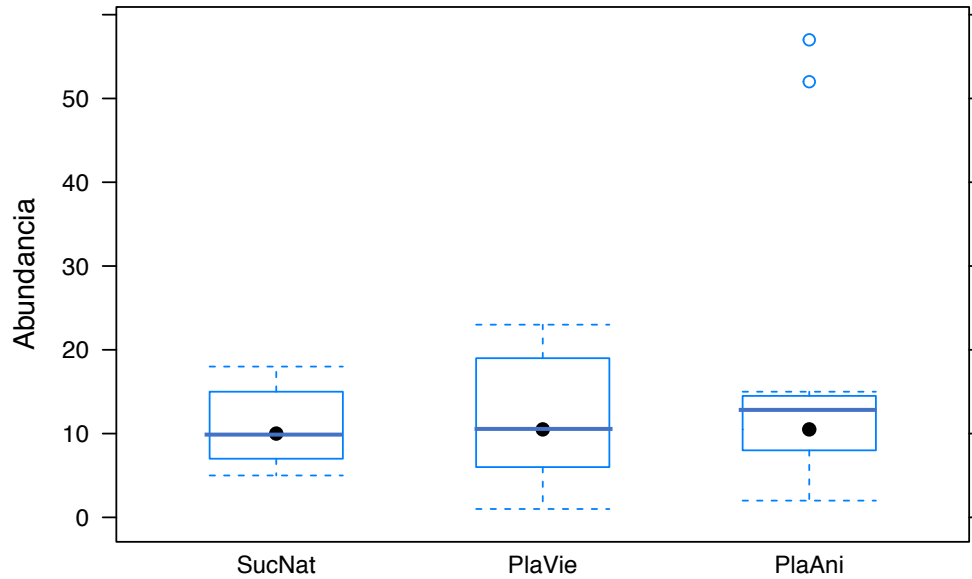
Figuras
Suplementarias
Capítulo III



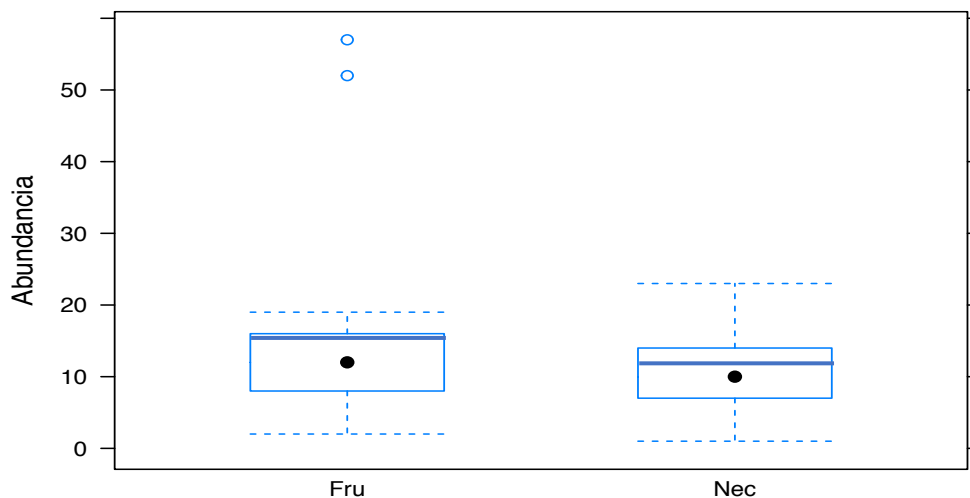
S1. Riqueza por tratamiento de restauración; plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento y bajo sucesión natural (PlaVie). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$)



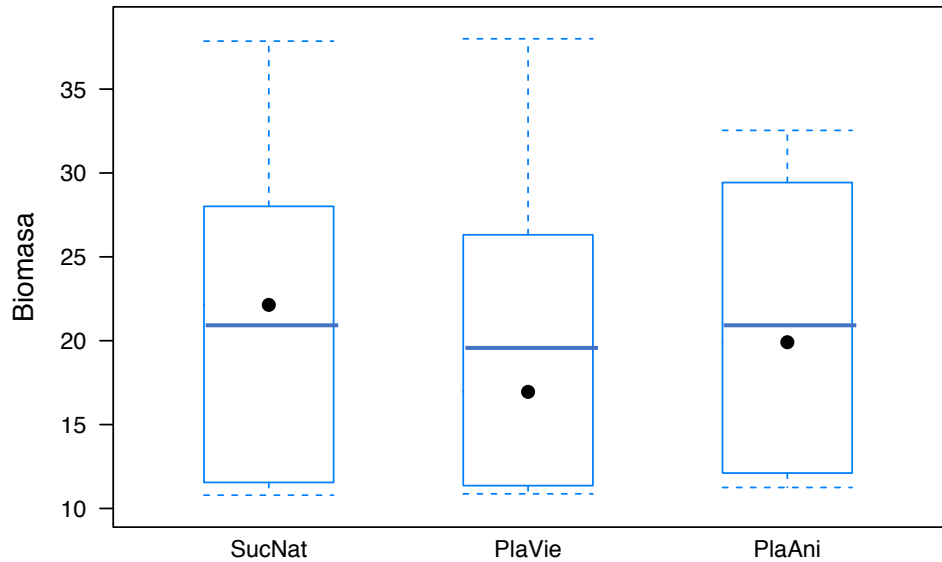
S2. Riqueza de murciélagos bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat) para dos gremios tróficos: frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$)



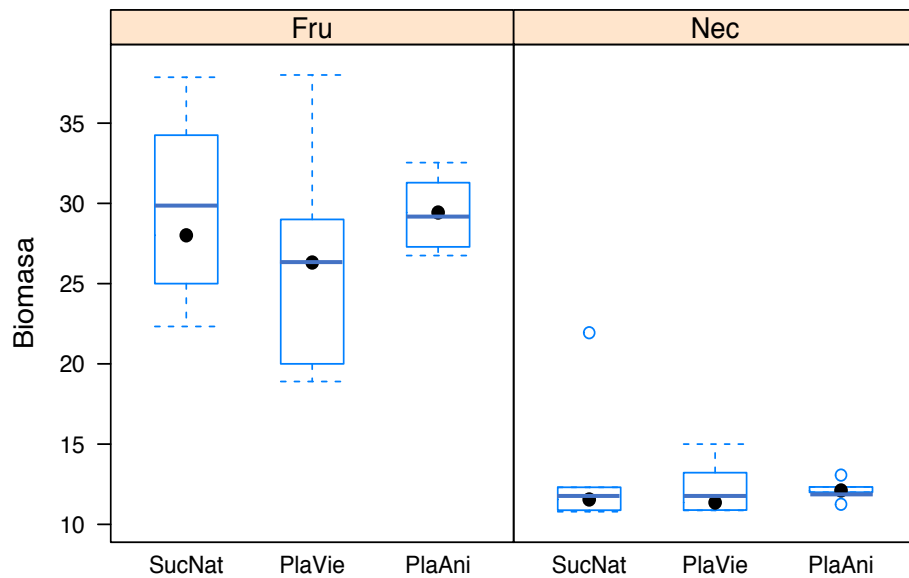
S3. Abundancia por tratamiento de restauración: plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento y bajo sucesión natural (PlaVie). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$)



S4. Abundancia de murciélagos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).



S5. Biomasa por tratamiento de restauración; plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento y bajo sucesión natural (PlaVie). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$)



S6. Biomasa de murciélagos bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat). Para dos gremios tróficos frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

CAPÍTULO IV

EFECTO DEL TRATAMIENTO DE RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE AVES DEL SOTOBOSQUE

INTRODUCCION

Las aves son un grupo taxonómico diverso con gran variedad de gremios tróficos. En el mundo hay aproximadamente 9271 especies en 29 órdenes y alrededor de 23% de ellas se encuentran amenazadas (Llorente-Bousquets et. al 2008). En México se han registrado alrededor de 1096 especies de las cuales, cerca de 100 (10%) son endémicas (Llorente-Bousquets et. al 2008). Las aves pueden clasificarse en al menos en seis gremios tróficos (Thiel et al. 2021). El gremio trófico se refiere a un grupo de animales que explotan el mismo recurso de forma similar (Root 1967). Los gremios tróficos involucran el tipo de hábitat, el tipo de forrajeo y la dieta de los animales (Denzinger y Schnitzler 2013). Los gremios tróficos más reconocidos para las aves son: los carnívoros (consumidores de carne), insectívoros (consumidores de insectos), nectarívoros (consumidores de néctar), frugívoros (consumidores de frutos), granívoros (consumidores de semillas) y omnívoros (consumidores de carne y vegetales) (Navarro y Benítez 1998; Thiel et al. 2021).

Aproximadamente un 90 % de las especies de aves son insectívoras obligadas o consumen insectos como parte de su dieta (Morse 1971). Las aves insectívoras tienen diferentes estrategias para encontrar su alimento; por ejemplo, algunas perforan los troncos (i.e., carpinteros), otras buscan los insectos en grietas (i.e., trepatroncos), en hojas y ramas (i.e, víreo), o en la hojarasca (i.e., gorriones); también están las que atrapan a sus presas al vuelo (i.e., golondrinas) (Navarro y Benítez 1998; Powell et al. 2015). El gremio de aves frugívoras también es diverso; la frugivoría en las aves va a depender de la disponibilidad de alimento pues se sabe que existen pocas aves que coman exclusivamente frutos mientras que la mayoría de especies frugívoras complementan su dieta con insectos (Navarro y Benítez 1998). Las aves frugívoras separan las semillas grandes de la pulpa de la fruta en la

molleja y después regurgitan las semillas; cuando las aves consumen frutos con semillas pequeñas, estas pasan por todo el tracto digestivo de las aves y después son excretadas (Stiles y White 1986). Por otra parte, las aves nectarívoras dependen de los periodos de floración, por lo que estas aves también completan su dieta con insectos (Navarro y Benítez 1998). , Los colibríes, aves nectarívoras, poseen un pico largo y su lengua es extensible, lo que les permite coleccionar el néctar de las flores (Navarro y Benítez 1995). ; La presencia de las aves frugívoras y nectarívoras en un sitio depende en gran medida de la fenología de las plantas de las que se alimentan.

La presencia de los distintos gremios tróficos en un sitio está asociada a la estructura de la vegetación. Una revisión bibliográfica sobre la estratificación vertical de vertebrados frugívoros hasta el 2020 reveló 15 artículos relacionados con aves; en esta revisión se concluyó que existe una diferencia en la riqueza, abundancia, diversidad y gremios tróficos de las aves por estratos de la vegetación (Thiel et al. 2021). Las aves que se alimentan del dosel son principalmente especies grandes mientras que las aves pequeñas se alimentan en el sotobosque (Thiel et al. 2021). Por ejemplo, los colibríes, que son aves pequeñas forrajean principalmente en el sotobosque (Feinsinger y Colwell 2015). Las aves frugívoras, por ejemplo, los tucanes (Familia Ramphastidae), forrajean principalmente en el dosel (Thiel et al. 2021), aunque hay registros que indican que estas aves pueden bajar al sotobosque a depredar huevos (Cove 2017) o insectos en ciertas condiciones ambientales (Davilantes y Howe 2018). Las aves insectívoras que forrajean principalmente en el sotobosque son muy vulnerables a la fragmentación y a otras formas de degradación forestal (Powell et al. 2015). En el bosque húmedo de Barro Colorado, Panamá, la riqueza y abundancia de aves residentes y migratorias fue mayor en los bosques secundarios que en los primarios (Mayhew et al. 2019). Para los bosques húmedos se ha documentado que las

aves frugívoras tienen una mayor limitación a moverse en áreas sin vegetación por lo que las semillas que usualmente dispersan tendrían las mismas limitaciones (Medellín y Gaona 1999; Galindo-González et al. 2000). Por otra parte, algunas aves insectívoras se ven más atraídas a la vegetación de estados sucesionales tempranos o áreas abiertas (Pineda-Diez et al. 2012). Esta atracción está asociada a la abundante presencia de insectos herbívoros en los estadios tempranos de la sucesión (Williams-Guillén et al. 2008). Los sitios sucesionales tardíos tienen más estratos por lo que podrían hospedar más gremios de aves mientras que los sitios sucesionales tempranos y las áreas abiertas tendrán principalmente aves insectívoras en mayor abundancia.

La restauración ecológica es una estrategia de conservación. La ecología de la restauración se define como la ciencia que apoya la práctica de la restauración ecológica, y de otras formas de reparación ambiental para recuperar los ecosistemas nativos y la integridad de los ecosistemas (Gann et al. 2019). En una revisión bibliográfica sobre monitoreo de fauna en proyectos de restauración ecológica que incluyó 1314 artículos del 2000 al 2010, se reportó que solo 6% de los trabajos con vertebrados incluyeron el monitoreo de aves (Brudving 2011). Por ejemplo, en una selva húmeda en Costa Rica se registró que las semillas dispersadas por aves fueron siete veces más abundantes en plantaciones de restauración en comparación con sitios bajo sucesión natural (Cole et al. 2010). Ahí también se reportó que la abundancia de aves frugívoras, nectarívoras y la riqueza de insectívoras migratorias fue mayor en las plantaciones de restauración en comparación con los sitios bajo sucesión natural (Reid et al. 2014). La intervención de restauración, al acelerar la estructura de la vegetación favorece la llegada de aves de diferentes gremios tróficos.

En la región de los Tuxtlas, México en el 2006 se establecieron 24 parcelas experimentales con tres tratamientos de restauración: ocho parcelas fueron plantadas con 12 especies de árboles dispersadas por animales, otras ocho parcelas fueron plantadas con especies de árboles dispersadas por viento y en las ocho parcelas restantes no se plantaron árboles, por lo que se encuentran bajo sucesión natural. Durante los primeros 10 años del experimento, se reportó en estas parcelas una mayor riqueza y abundancia de aves frugívoras en las plantaciones en comparación con los sitios bajo sucesión natural (Howe 2017). También, la evaluación del reclutamiento del 2011 al 2014 reveló que el árbol sucesional tardío *Ocotea uxpanapana* (Lauraceae) dispersado por aves grandes, se reclutó principalmente en las plantaciones (de la Peña-Domene et al., 2016). Adicionalmente, se encontró que la abundancia de árboles > 30 cm de diámetro a la altura del pecho (i.e., potencialmente reproductivos), que fueron dispersados por aves y se establecieron al principio del experimento fue mayor en las plantaciones de especies dispersadas por viento que en las plantaciones de especies dispersadas por animales y en las de sucesión natural (Rivas-Alonso et al. 2021); así, las plantaciones de especies dispersadas por viento podrían ofrecer más alimento a las aves frugívoras que el resto de los tratamientos. En este contexto, este trabajo pretende evaluar el efecto de la intervención de restauración sobre la riqueza, abundancia y biomasa de aves de distintos gremios tróficos después de 10 años de la intervención de restauración.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el efecto del tratamiento de restauración ecológica en la estructura de la comunidad de aves de diferentes gremios tróficos.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar el efecto del tratamiento de restauración en la riqueza, abundancia y biomasa de aves.
2. Evaluar la riqueza, abundancia y biomasa de aves por gremio trófico, independientemente del tratamiento de restauración.
3. Evaluar el efecto del tratamiento de restauración en la riqueza, abundancia y biomasa de aves por gremio trófico.

HIPÓTESIS

1. La riqueza, abundancia y biomasa de aves será mayor en las plantaciones de árboles dispersados por animales.
2. La riqueza, abundancia y biomasa de aves insectívoras será mayor que las del resto de los gremios.
3. La riqueza, abundancia y biomasa de aves depende del gremio: las frugívoras estarán mejor representadas en las plantaciones de árboles dispersados por viento mientras que las insectívoras estarán en todos los tratamientos.

METODOS

Área de estudio y Diseño experimental. Este trabajo se está llevando a cabo en la Colonia ganadera Adolfo Ruiz Cortines (latitud: 18.595607, longitud: -95.101773) que se localiza en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En el 2006, en 12 ha de pastizal activo se establecieron 24 parcelas de 30 × 30 m separadas entre sí por 35 m. En estas parcelas se excluyó el ganado mediante una cerca viva de *Gliricidia sepium* con tres líneas de alambre de púas (Martínez-Garza et al., 2009). A las parcelas se les asignaron tres tratamientos: se establecieron ocho parcelas que fueron plantadas con 12 especies de árboles dispersadas por animales (cuatro especies pioneras y ocho no-pioneras, estas parcelas serán llamadas de ahora en adelante *plantaciones animales*). En otras ocho parcelas fueron plantadas doce especies de árboles dispersados por viento (llamadas de ahora en adelante *plantaciones viento*); en las ocho parcelas restantes no se plantaron árboles (llamadas de ahora en adelante, *sucesión natural*; Figura 1).

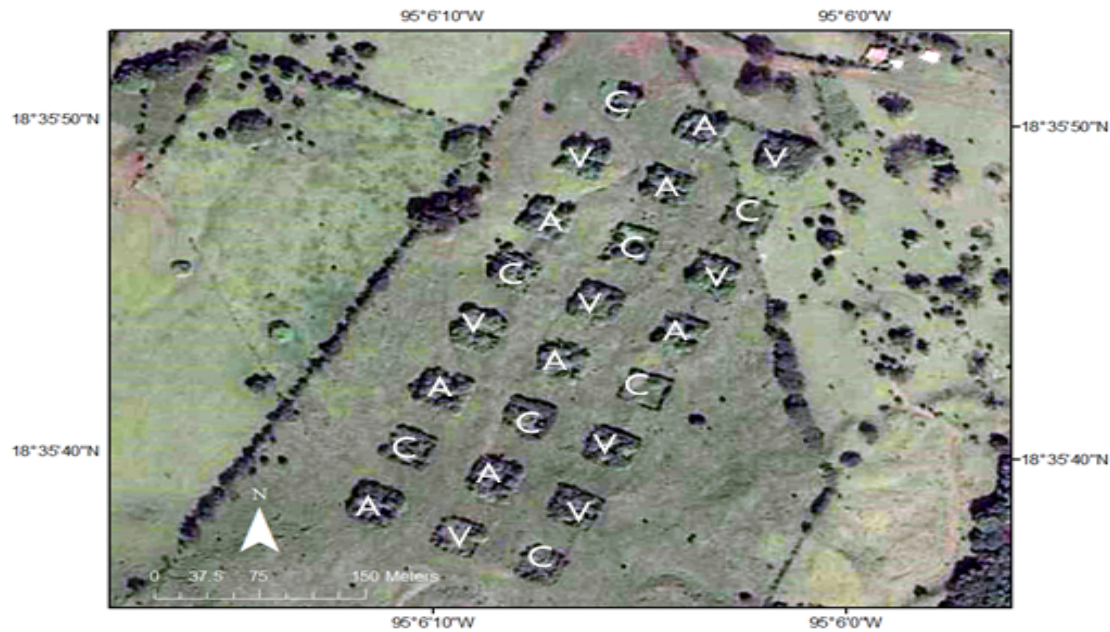


Figura 1. Ubicación de las parcelas de restauración :(A) plantaciones de árboles dispersadas por animales, (V) plantaciones de árboles dispersados por viento y (C) parcelas bajo sucesión natural (Elaboró Rivas-Alonso E. 2015, información obtenida de Google Earth Noviembre del 2015, Coordenadas UTM Zona 13, Datum WG).

Muestreo de aves: Para determinar los periodos de muestreo para aves frugívoras y nectarívoras, que son las que más dependen de recursos estacionales, se obtuvo información bibliográfica de la fenología (floración y fructificación) de las 45 especies de árboles registrados en las parcelas de restauración; la información se obtuvo de listados florísticos y claves taxonómicas (Ibarra-Manríquez 1995, 1996a, 1996b; Pennington y Sarukhán 2005, Cornejo et al. 2015 y la Flora de Veracruz en línea <http://www1.inecol.edu.mx/floraver/inicio.htm>). La mayor riqueza de árboles en floración y fructificación se detectó para el mes de abril (Figura 2). La menor riqueza de árboles en floración se detectó en el mes de noviembre y de fructificación en el mes de julio. En esta revisión se encontró que el promedio del número de meses que los árboles que se encuentran en las parcelas experimentales están en fructificación o floración es de dos meses; con esta información se decidió hacer los censos de aves en los meses de mayo-junio y agosto-septiembre del 2017 y abril, mayo, agosto y septiembre del 2018.

En cada parcela se establecieron dos redes de niebla de 12 m colocándolas en un pasillo central diseñado para los muestreos de fauna. Para registrar las especies de aves, las redes se abrieron antes del amanecer (05:00 h) y permanecieron abiertas durante 5 horas. Este tipo de muestreo captura principalmente aves que habitan en el sotobosque. El muestreo se realizó en las 18 parcelas centrales para evitar el efecto de borde. En los primeros dos días se muestrearon nueve parcelas y en el tercer y cuarto día, las nueve parcelas restantes.. A cada ave capturada se le tomaron las medidas morfométricas estándares y se identificaron a nivel de especie o género. Para la delimitación de gremios

de aves se utilizó la base de Elton 1.0 (Wilman et al. 2014) y para determinar el estatus migratorio de las aves se consultó la página <https://www.iucnredlist.org>.

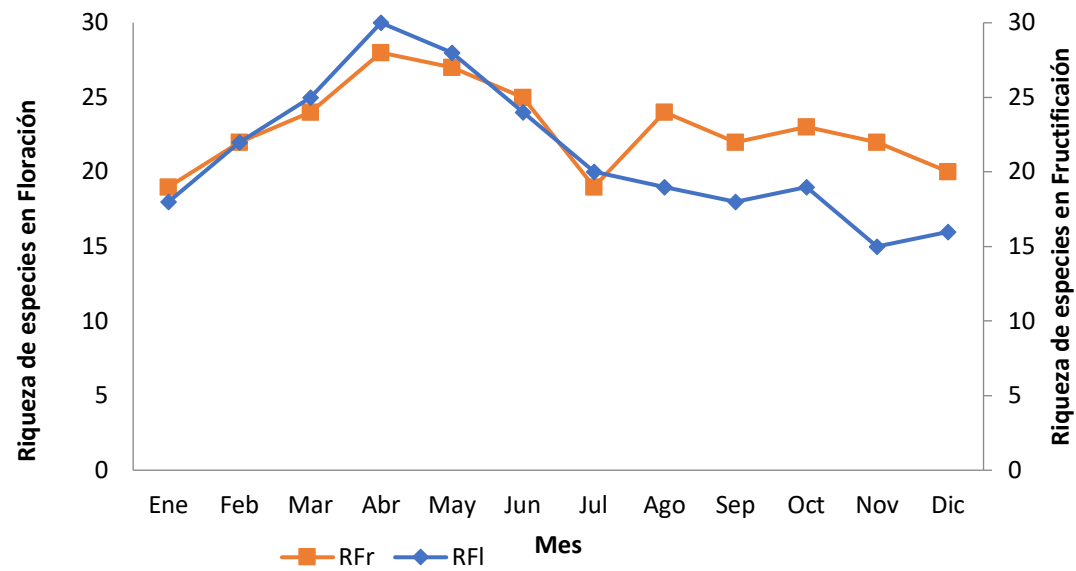


Figura 2. RLa riqueza de especies de árboles > 30 cm de DAP en floración (RFI) en el eje de la izquierda; y la riqueza de especies de árboles > 30 cm de DAP en fructificación a la derecha (RFr) en 24 parcelas de restauración en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Análisis estadísticos: Los análisis estadísticos incluyeron los gremios insectívoros, frugívoros, nectarívoros y omnívoros excluyendo a los granívoros por el bajo número de especies. La estructura de la comunidad se evaluó utilizando las variables de riqueza, abundancia y biomasa de las aves. La riqueza se midió como el número total de especies de aves por parcela. La abundancia se calculó como el número de individuos por parcela. Para la biomasa se utilizó el promedio de los pesos de los individuos por parcela. Para evaluar las diferencias en la riqueza y abundancia de aves entre tratamientos de restauración y entre gremios se ajustaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con distribución Binomial negativa y función liga logit. Para investigar las diferencias en biomasa se utilizó una distribución gaussiana con función liga identidad. Se realizaron tres GLM's para riqueza, abundancia y biomasa de las aves. Los factores considerados para este análisis fueron: (a) el tratamiento de restauración con tres niveles (Plantaciones Animales, Plantaciones Viento, Sucesión Natural); (b) el gremio trófico con cuatro niveles (insectívoros, nectarívoro, omnívoros y frugívoros); (c) la interacción entre tratamiento de restauración y gremio trófico. Cuando el tratamiento fue significativo, se realizaron comparaciones múltiples por pares. Los impactos sobre las tasas de error de falsos positivos de las comparaciones múltiples se controlaron ajustando los valores p basados en el procedimiento de tasa de falsos descubrimientos (FDR) de Benjamini-Hochberg (1995). Para la simplificación de los modelos se utilizó el criterio de AIC (Akaike's). Los análisis se realizaron en lenguaje R, v 3.3.2 (R Foundation for Statistical Computing, Viena, AT). En los resultados se reportan los promedios más el error estándar.

RESULTADOS

En seis muestreos de cada parcela a lo largo del año equivalentes a un esfuerzo de captura de 20,352 m/hr/red se capturaron 179 aves de 49 especies, de las cuales 18 especies fueron reconocidas como migratorias (Tabla 1). El mayor número de especies fueron insectívoras (32 especies); en segundo y tercer lugar las nectarívoras y omnívoras con 6 especies cada gremio; en tercer lugar, las frugívoras (3 especies) y en último lugar las granívoras (2 especies; Tabla 1). Las parcelas bajo sucesión natural fueron las que presentaron el mayor número de capturas de aves (85 aves), seguidas de las *plantaciones animales* (49 aves) y finalmente las *plantaciones viento* (45 aves; Tabla 1). La especie más abundante fue el ave insectívora *Vireo huttoni* (Vireonidae; 50 capturas), seguido del ave frugívora *Cyanocompsa parellina* (Cardinalidae; 14 capturas) y el ave omnívora (aunque principalmente insectívora) *Icteria virens* (*Icteria virens*; 12 capturas; Tabla 1 al final del capítulo).

Riqueza. En promedio, la riqueza de aves en las parcelas bajo *sucesión natural* fue mayor (1.96 ± 0.5 especies; promedio \pm error estándar), que en las *plantaciones animales* (0.92 ± 0.2 especies), mientras que en las *plantaciones viento* registramos valores intermedios (1.42 ± 0.4 especies). El análisis estadístico reveló que hubo diferencias significativas en la riqueza de aves entre parcelas bajo *sucesión natural* y *plantaciones animales* (Figura 3; Tabla 2).

La riqueza de aves insectívoras fue significativamente mayor (4.00 ± 0.5 especies) que la de omnívoros (0.61 ± 0.1 especies), frugívoros (0.56 ± 0.2 especies) y nectarívoros (0.56 ± 0.2 especies; Figura 4; Tabla 5). La interacción tratamiento:gremio no fue

significativa (Figura S1, Tabla 3). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue el modelo aditivo siendo este el mejor modelo (Tabla 3).

Tabla 2. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo para la riqueza de aves. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (gl), devianza residual (Dev. Resid), grados de libertad residuales (gl. Resid), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (p).

Fuente de la variación	gl	Dev. Resid	gl. Resid.	Dev	R^2	Pr(>Chi)
Nulo			71	166.03		
Tratamiento	2	9.27	69	156.76	0.55	0.01
Gremio	3	91.51	66	65.25	0.23	< 0.0001
Devianza del modelo			135	222.01	0.77	
Devianza residual			66	65.25	0.22	
Total				287.26		

Tabla 3. Valores del Criterio de Información de Akaike de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial negativa ajustados para investigar el efecto en la riqueza de aves.

Riqueza	AIC
Tratamiento + Gremio + Tratamiento:Gremio	198.66
Tratamiento + Gremio	188.51
Tratamiento	241.19
Gremio	193.67

Tabla 4. Comparación de medias de riqueza de aves de los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial negativa de la riqueza de aves afectada por tratamiento plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), plantaciones de árboles dispersados por viento (PlaVie), sucesión natural (SucNat). Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P -Ajustada.

Riqueza de aves				
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P
PlaAni-PlaVie	0.46	0.40	1.10	0.27
PlaVie-SucNat	0.32	0.27	0.89	0.38
SucNat-PlaAni	-0.76	0.39	-1.97	0.05

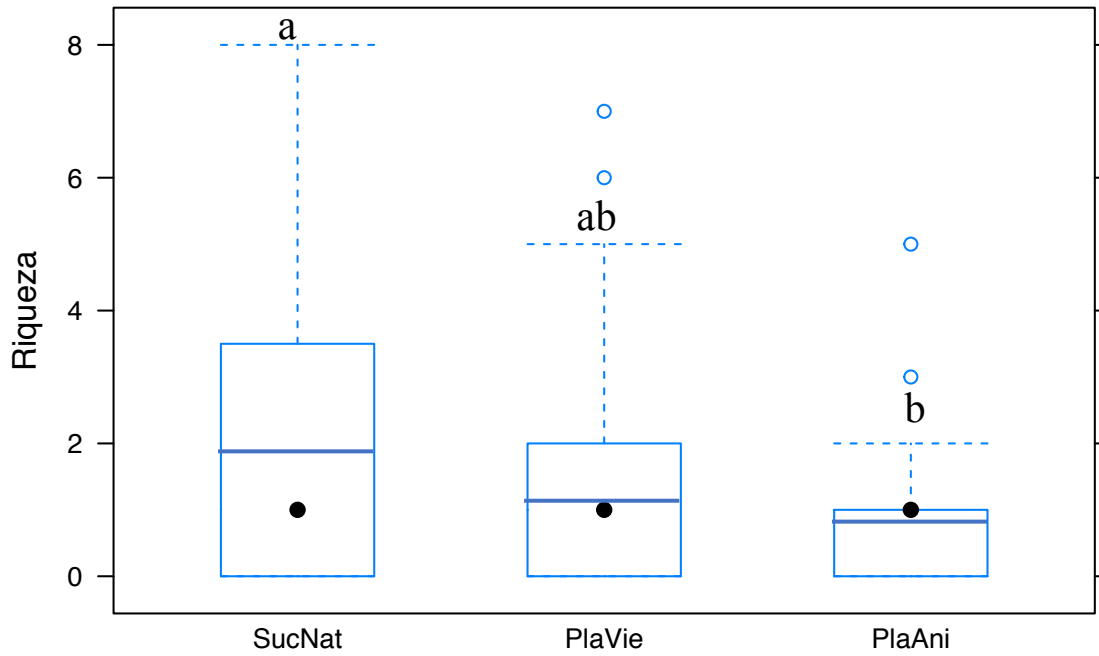


Figura 3. Análisis de la distribución de la riqueza de aves por tratamiento; *plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión Natural* (SucNat). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$; Tabla 4).

Tabla 5. Comparación de medias de la riqueza de aves por gremio trófico: insectívoros (Ins) frugívoros (Fru), nectarívoros (Nec) y omnívoros (Omn), según el modelo lineal generalizado ajustado. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.

Riqueza de aves					
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P	P-Ajustada
Gremio					
Fru-Nec	7.20E-16	0.45	0.00	1.0	1.0
Nec-Ins	1.97	3.42	5.71	7.94E-09	2.16E-08
Ins-Fru	-1.97	0.34	-5.71	7.94E-09	2.16E-08
Omn-Fru	0.10	0.44	0.22	0.83	0.996
Omn-Nec	-0.10	0.44	-0.22	0.83	0.996
Omn-Ins	1.88	0.33	5.72	1.08E-08	2.16E-08

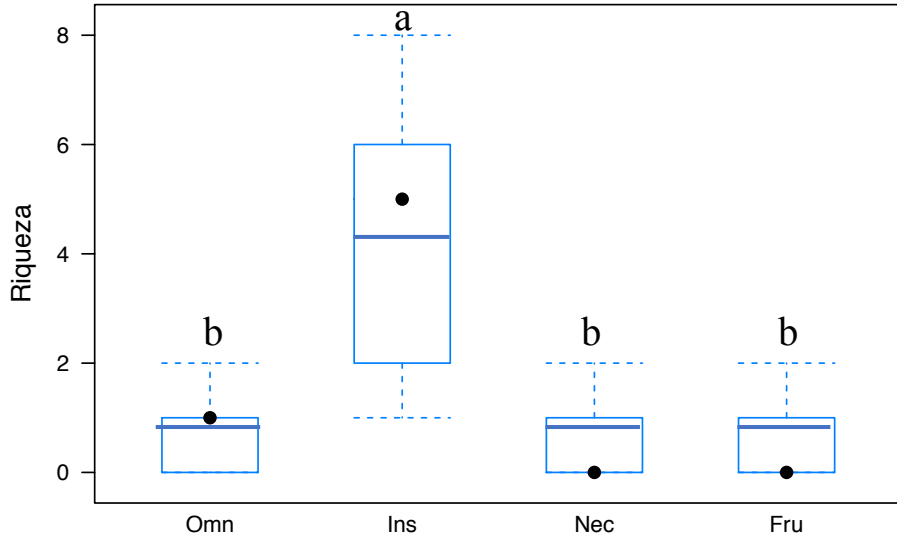


Figura 4. Análisis de la distribución de la riqueza de aves por gremios tróficos: insectívoros (Ins), frugívoros (Fru) nectarívoros (Nec), y Omnívoros (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$; Tabla 5).

Abundancia. La abundancia media de aves en las parcelas *bajo sucesión natural* fue significativamente mayor (3.8 ± 1.1 aves), que en las *plantaciones animales* (1.6 ± 0.5 aves; Figura 5; Tabla 6)), mientras que en las *plantaciones viento* se presentaron valores intermedios (1.8 ± 0.5 aves que no son estadísticamente diferentes de los otros dos tratamientos .

La abundancia media de aves insectívoras fue significativamente mayor (7 ± 0.5 especies) que la de omnívoros (1 ± 0.3 especies), frugívoros (1 ± 0.4 especies) y nectarívoros (1 ± 0.3 especies; Figura 6; Tabla 6). La interacción tratamiento:gremio no fue significativa (Figura S2, Tabla 6). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue el modelo aditivo siendo este el mejor modelo (Tabla 7).

Tabla 6. Resultados del ANOVA del GLM Binomial negativo para investigar el efecto de tratamientos de restauración y gremios de aves en la abundancia de aves. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (*gl*), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residual (*gl Resid*), Devianza (Dev), Pseudo R^2 y probabilidad (P).

Fuente de la variación	gl	Dev. Resid.	gl.Resid.	Dev	R ²	P (>Chi)
Nulo			71	171.40		
Tratamiento	2	14.94	69	156.45	0.5	0.0006
Gremio	3	74.73	66	81.72	0.3	<< 0.00014.14E- 16
Devianza del modelo			135	238.17	0.7	
Devianza residual			66	81.72	0.3	
Total				319.89		

Tabla 7. Valores de criterio de AIC (Akaike's) del modelo lineales generalizados (GLM) de distribución binomial negativo para la abundancia de aves.

Abundancia	AIC
Tratamiento*Gremio	260.83
Tratamiento+Gremio	254.59
Tratamiento	289.98
Gremio	257.93

Tabla 8. Comparación de medias de la abundancia de aves por tratamiento: *plantaciones animales* (PlaAni), *plantaciones viento* (PlaVie) y *sucesión natural* (SucNat) según el modelo lineal generalizado ajustado. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.

Abundancia de aves				
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P
Tratamiento				
PlaAni-PlaVie	0.10	0.45	0.22	0.82
PlaVie-SucNat	0.78	0.43	1.82	0.07
SucNat-PlaAni	-0.08	0.43	-2.04	0.04

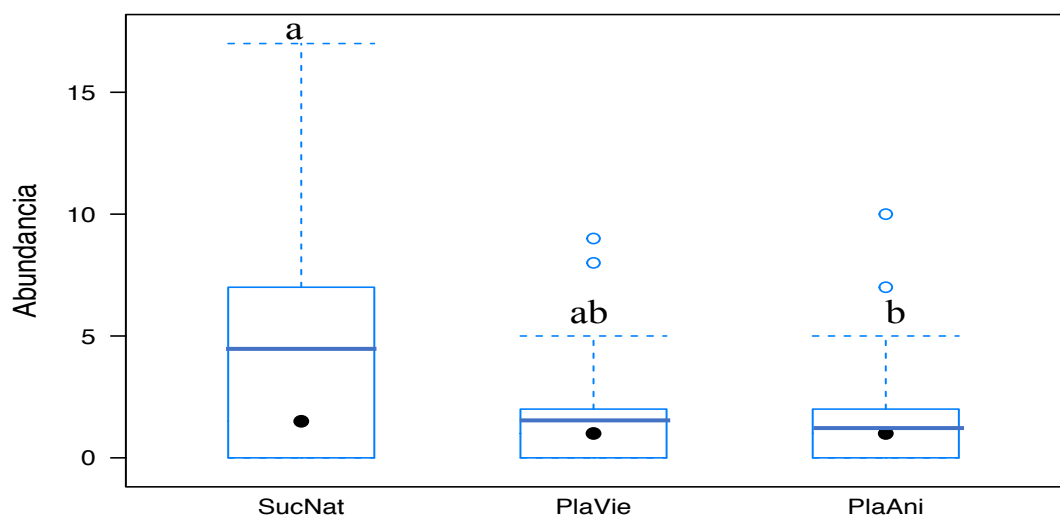


Figura 5. Análisis de la distribución de la abundancia de aves por tratamiento de restauración: *plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión Natural* (SucNat). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$; Tabla 8).

Tabla 9. Comparación de medias de la abundancia de aves en tres tratamientos:

Plantaciones animales (PlanAni), Plantaciones viento (PlaVie) y Sucesión natural (SucNat), según el modelo lineal generalizado ajustado. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.

Abundancia de aves					
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P	P-Ajustada
Gremio					
Fru-Nec	-0.33	0.45	-0.73	0.47	0.564
Nec-Ins	2.25	0.39	5.72	1.05E-08	6.30E-08
Ins-Fru	-1.92	0.36	-5.27	1.34E-07	2.68E-07
Omn-Fru	-5.95E-16	4.25E-01	0	1	1
Omn-Nec	-0.33	0.45	-0.73	0.47	0.564
Omn-Ins	1.92	0.36	5.27	1.34E-07	2.68E-07

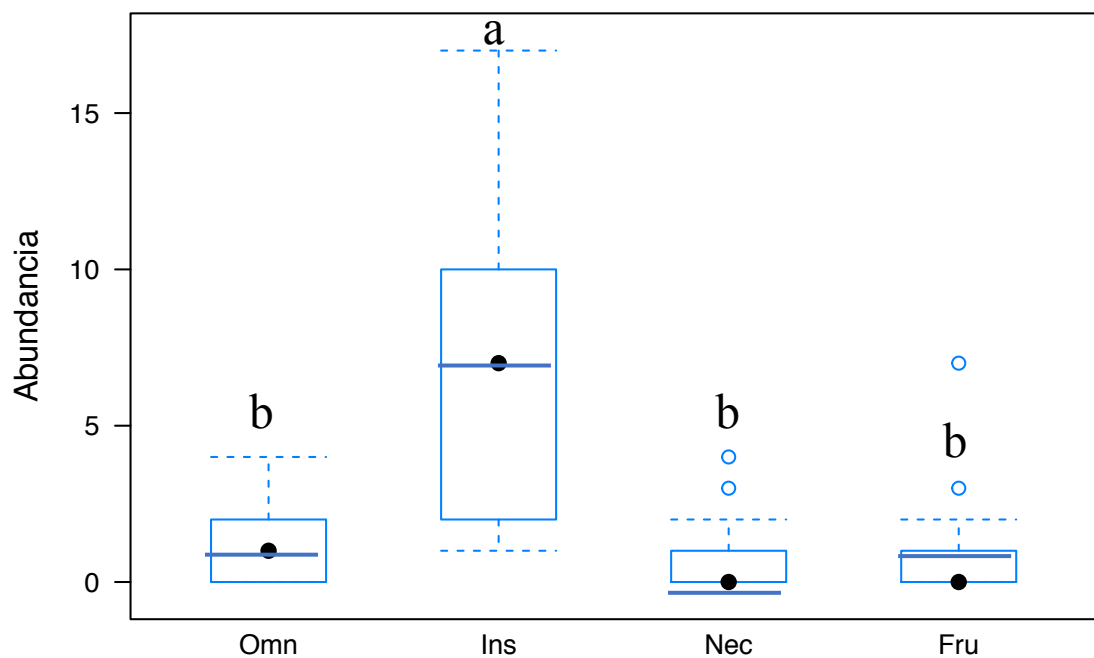


Figura 6. Análisis de la distribución de la abundancia de aves insectívoras (Ins), frugívoras (Fru), nectarívoras (Nec) y Omnívoraos (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$; Tabla 9).

Biomasa. La biomasa de aves en la *sucesión natural* (17 ± 5 gr) fue mayor que en las *plantaciones animales* (10 ± 3 gr) y en las *plantaciones viento* (13 ± 4 gr) pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativa (Figura S3, Tabla 10).

La biomasa de las aves omnívoras (25 ± 8 g), insectívoras (17 ± 1 g) y frugívoras (7 ± 2 g) fue mayor que la de nectarívoros (3 ± 1 g). El GLM reveló que hubo diferencias significativas por efecto del gremio trófico (Figura 7, Tabla 10). La interacción tratamiento:gremio no fue significativa (Figura S4, Tabla 10). El modelo que presentó el valor más bajo de AIC fue el del gremio trófico siendo este el mejor modelo (Tabla 11).

Tabla 10. Resultados del ANOVA del GLM gaussiano que relaciona la biomasa de aves con tratamientos de restauración y gremios alimenticios de aves. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se incluye fuente de variación, grados de libertad (*gl*), devianza residual (Dev. Resid), grados de la libertad residuales (gl. Resid), Devianza (Dev), R^2 y probabilidad (*p*).

Fuente de la variación	gl	Dev Resid	gl. Resid	Dev	R^2	$P(>F)$
Nulo			71	26000		
Tratamiento	2	657.7	69	25342	0.31	0.342
Gremio	3	5577.5	66	19765	0.24	0.001
Tratamiento:Gremio	6	1721.7	60	18043	0.22	0.464
Devianza del modelo			195	63150	0.78	
Devianza residual			60	18043	0.22	
Total				81193		

Tabla 11. Valores del Criterio de Información de Akaike de los modelos lineales generalizados (GLM) de distribución gaussiano de la Biomasa ajustados para ...etc..

Biomasa	AIC
Tratamiento*Gremio	628.04
Tratamiento+Gremio	622.61
Tratamiento	634.5
Gremio	620.96

Tabla 12. Comparación de medianas de la biomasa de aves por gremio trófico insectívoros (Ins), frugívoros (Fru), nectarívoros (Nec) y omnívoros (Omn), según el GLM gaussiano ajustado. Los resultados significativos ($P < 0.05$) se muestran en negritas. Se presentan los valores del estimador, error estándar del estimador, valor de Z y probabilidad de Z y la P-Ajustada.

Biomasa de aves					
Tratamiento	Estimador	SE	Valor Z	P	P-Ajustada
Gremio					
Fru-Nec	-4.04	5.78	-0.70	0.49	0.49
Nec-Ins	14.48	5.78	2.51	0.01	0.02
Ins-Fru	-10.44	5.78	-1.81	0.08	0.12
Omn-Fru	-18.39	5.78	-3.18	0.0022	0.006
Omn-Nec	-0.33	5.78	-3.88	0.0002	0.001
Omn-Ins	-7.94	5.78	-1.38	0.1736	0.21

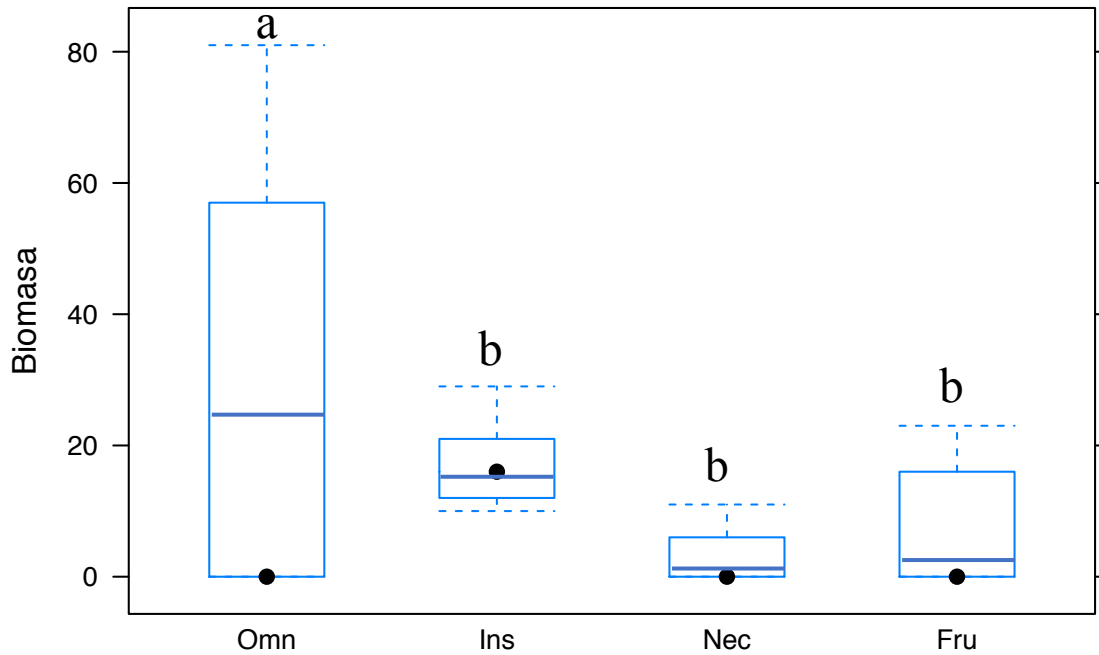


Figura 7. Biomasa de aves insectívoras (Ins) frugívoras (Fru) y nectarívoras (Nec), y omnívoras (Omn). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, y el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$; Tabla 12).

Discusión

Este estudio evaluó el efecto de diferentes tratamientos de restauración ecológica de una selva, sobre pastizales abandonados, en la estructura de la comunidad de aves que colonizan dichos tratamientos. Contrario a lo esperado, la riqueza y abundancia de aves fue mayor en la sucesión natural, mientras que la biomasa de aves fue similar tanto en plantaciones como en sucesión natural. La riqueza y abundancia de aves insectívoras fue mayor que la del resto de los gremios, de acuerdo con la hipótesis. La mayor biomasa de aves correspondió a las omnívoras, lo que contradice la hipótesis propuesta. Por último, la riqueza, abundancia y biomasa de aves fue similar en plantaciones y sucesión natural, sin importar el gremio trófico, contrario a lo esperado.

En el bosque húmedo de la región de los Tuxtlas, México se reportó una mayor riqueza de aves en los fragmentos continuos de vegetación que en los pastizales (Estrada et al., 1997). También, en sitios de selva mediana en Veracruz, México, se reportó una mayor riqueza y abundancia de aves en la selva en regeneración (Bojorges-Baños y López-Mata 2005). Además, en el bosque húmedo de Barro Colorado, Panamá, la mayor riqueza y abundancia de aves se registró en el bosque secundario en comparación con el primario (Mayhew, et al. 2019). Estos trabajos realizados en la selva húmeda muestran que las aves, sin separarlas por gremio, tienen una preferencia por los hábitats en regeneración.

De acuerdo con nuestra hipótesis, la riqueza y abundancia de aves insectívoras fue mayor que la de los demás grupos. Aunque, la mayor biomasa registrada fue de aves omnívoras, contrario a nuestra hipótesis. Las aves insectívoras representan aproximadamente el 90% de las aves de todo el mundo (Morse 1971). Además, debido al

tipo de muestreo utilizado es posible que haya una sobrerrepresentación de aves insectívoras: el uso de redes de niebla permite capturar principalmente aves de sotobosque que son en su mayoría insectívoras (Morse 1971, Pearman 2002). Las redes de niebla, usualmente no atrapan a los frugívoros del dosel, ni a las aves rapaces ni a otras aves grandes (Pearman 2002). Las aves insectívoras poseen diferentes estrategias para encontrar su alimento permitiendo recolectarlo en prácticamente cualquier lugar del sotobosque (Navarro y Benítez 1998). Las adaptaciones que poseen las aves insectívoras para explotar los recursos del sotobosque, las hacen relevantes en la regulación de las poblaciones de insectos (Mäntylä et al. 2011, Mass et al. 2013). Una revisión bibliográfica hasta el 2010, incluyendo 44 artículos mostró que al excluir a las aves de un sitio, las plantas tuvieron un mayor daño foliar que resultó en una mayor mortalidad de las plantas; este resultado fue similar en todos los ecosistemas que incluyó este estudio (Mäntylä et al. 2011). Finalmente, en un agrosistema en Indonesia se encontró que al excluir la presencia de aves se incrementó la presencia de escarabajos, larvas de mariposas y arañas (Mass et al. 2013). Por otra parte, la presencia de las aves frugívoras y nectarívoras en la selva conservada dependen en gran medida de la fenología de las plantas (Navarro y Benítez 1998). Aunque, en sitios menos conservados, se han detectado comportamientos irregulares de especies antes consideradas frugívoros obligados: por ejemplo, en las parcelas evaluadas en este estudio, se reportó la presencia de *Ramphastos sulfuratus* forrajeando a nivel del suelo probablemente (Davlantes y Howe 2018). También, en la selva húmeda de Costa Rica se reportó a *Ramphastos sulfuratus* consumiendo huevos de aves anidando en el suelo (Cove 2017). La presencia de *Ramphastos sulfuratus* en el suelo del bosque se ha asociado a la escasez de recursos frutales y la poca presencia de depredadores debido a la perturbación y fragmentación de los hábitats (Davlantes y Howe 2018; Cove 2017). Finalmente, las aves

omnívoras, que pueden forrajear en varios estratos del dosel, son más grandes (Pearman 2002). Las aves insectívoras son muy abundantes en todos los ecosistemas, lo que las hace importantes en la regulación de las poblaciones de insectos; además, su gran diversidad y su preferencia por el sotobosque hace más fácil su captura con la técnica de muestreo utilizada.

Contrario a nuestra hipótesis, la riqueza, abundancia y biomasa de aves frugívoras fue similar en todos los tratamientos. En estos sitios se reportó que la riqueza y abundancia de los árboles potencialmente reproductivos dispersados por aves plantadas y reclutadas fue similar entre tratamientos (Rivas-Alonso et al. 2021), así que probablemente todos los tratamientos estaban ofreciendo una cantidad similar de alimento para las aves que se alimentan de frutos carnosos. En nuestro experimento previamente se reportó un incremento en la riqueza y abundancia de aves frugívoras en las plantaciones de animales durante los primeros 10 años, mientras que las aves de los otros gremios (insectívoras, nectarívoras), no aumentaron con el tiempo de intervención (Howe 2017). Las especies que se reportaron en ese estudio, que fue observacional, fueron aves grandes > 40 g (Howe 2017), lo que reduce la probabilidad de que sean las mismas especies que se capturasen en las redes de niebla de este estudio. En sitios bajo restauración en un bosque de montaña en Costa Rica, se encontró una mayor abundancia de aves frugívoras en plantaciones de restauración de 10 años; el muestreo utilizado fue de observación de puntos fijos dentro de un transecto para observación (Reid et al. 2014), por lo que probablemente también se registraron aves más grandes que las observadas en este estudio. También, en un bosque seco en Chiapas, México, se reportó que las aves insectívoras y frugívoras eran más diversas y abundantes en los bosques secundarios (Pineda-Diez de Bonilla et al. 2012). En un bosque húmedo en el Amazonas se reportó que las aves insectívoras recolectoras de

hormigas se capturaron con mayor frecuencia en los sitios con un menor porcentaje de cobertura vegetal; en contraste, las aves insectívoras que forrajean en arbustos y las aves omnívoras del subdosel se capturaron con mayor frecuencia en sitios con mayor cobertura vegetal (Pearman 2002). En un bosque seco en Jalisco, México, un estudio reveló que la riqueza y diversidad de lepidópteros fue similar en los estados tardíos y tempranos de la sucesión natural (Boege et al, 2019). En un bosque seco Bosque Morelos, México se reportó que, en sitios perturbados, dos especies de árboles pioneros experimentaron un mayor daño por herbívoros, asociado a una mayor abundancia de lepidópteros que en plantaciones de restauración (Juan-Baeza et al. 2015). En este sentido, parece que la sucesión natural proporciona una mayor abundancia de recursos para las aves insectívoras y de ahí que presenten una mayor abundancia en todos los tratamientos de restauración evaluados.

CONCLUSIONES

El sotobosque a los diferentes tratamientos de restauración ecológica

1. Este estudio mostró que las aves en general tienen una preferencia por los sitios bajo sucesión natural, lo cual es similar a otros estudios donde reportan este mismo patrón.
2. La mayor riqueza y abundancia de aves insectívoras estuvo explicado por el tipo de muestreo en este caso el uso de redes de niebla. Estas permitieron colectar un gran número de especies insectívoras que tienen una gran variedad de estrategias de búsqueda de recursos en el sotobosque.

3. Después de una década de restauración ecológica nuestros resultados sugieren que los sitios bajo sucesión natural son importantes para las aves insectívoras del sotobosque. Los sitios bajo sucesión natural probablemente tienen una mayor disponibilidad de insectos que el resto de los tratamientos.
4. Este trabajo contribuye de manera importante a, y complementa, lo ya reportado en un trabajo anterior. Los resultados se mejoran al usar diferentes técnicas de muestreo lo que lleva a aumentar los registros en las áreas de restauración.
5. Cada tratamiento de restauración, incluso los sitios bajo sucesión natural con exclusión de ganado, tienen gran relevancia para las aves insectívoras, así como para las especies migratorias, las cuales no se habían reportado para los sitios de restauración ecológica de la zona.

LITERATURA CITADA

- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 57, 289-300 <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.
- Boege, K., Villa-Galaviz, E., López-Carretero, A., Pérez-Ishiwara, R., Zaldivar-Riverón, A., Ibarra, A. & del-Val, E. 2019. Temporal variation in the influence of forest succession on caterpillar communities: A long-term study in a tropical dry forest *Biotropica*, 51, 529-537 <https://doi.org/10.1111/btp.12666>.
- Bojorges-Baños, J. C. & López-Mata, L. 2005. Riqueza y diversidad de especies de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21, 01-20
- Cove, M. V., Fernandez, C. M., Alvarez, M. D. V., Bird, S., Jones, D. W. & Fagan, M. E. 2017. Toucans descend to the forest floor to consume the eggs of ground-nesting birds. *Food Webs*, 10, 2-4
- Davlanges, J. & Howe, H. F. 2018. Keel-billed Toucans (*Ramphastos sulfuratus*) on the ground in a tropical forest restoration experiment. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130, 770-773, 4
- de la Peña-Domene, M., Minor, E. S. & Howe, H. F. 2016. Restored connectivity facilitates recruitment by an endemic large-seeded tree in a fragmented tropical landscape. *Ecology*, 97, 2511-2517 <https://doi.org/10.1002/ecy.1459>.
- Denzinger, A. & Schnitzler, H.-U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4 <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. & Meritt, D. A. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 6, 19-43 <https://doi.org/10.1023/a:1018328930981>.
- Feinsinger, P. & Colwell, R. K. 2015. Community Organization Among Neotropical Nectar-Feeding Birds. *American Zoologist*, 18, 779-795 <https://doi.org/10.1093/icb/18.4.779>.
- Galindo-González, J., Guevara, S. & Sosa, V. J. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1693-1703
- Howe, H. F. 2017. Fruit-eating birds in experimental plantings in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 83-88 <https://doi.org/10.1017/s0266467416000596>.

- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 43, 75-115
- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1996a. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44, 41-60
- Ibarra-Manriquez, G. & Sinaca, S. 1996b. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México (Violaceae a Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical*, 44, 427-447
- Juan-Baeza, I., Martínez-Garza, C. & del-Val, E. 2015. Recovering More than Tree Cover: Herbivores and Herbivory in a Restored Tropical Dry Forest. *Plos One*, 10, e0128583 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128583>.
- Llorente-Bousquets, J. & Ocegueda, S. 2008. Estado del conocimiento de la biota, Vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. *Capital Natural de México*. México: CONABIO.
- Mäntylä, E., Klemola, T. & Laaksonen, T. 2011. Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia*, 165, 143-151 <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1774-2>.
- Martínez-Garza, C., Flores-Palacios, A., de la Peña-Domene, M. & Howe, H. F. 2009. Seed rain in a tropical agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 541-550 <https://doi.org/10.1017/s0266467409990113>.
- Maas, B., Clough, Y. & Tschardt, T. 2013. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology Letters*, 16, 1480-1487 <https://doi.org/10.1111/ele.12194>.
- Mayhew, R. J., Tobias, J. A., Bunnefeld, L. & Dent, D. H. 2019. Connectivity with primary forest determines the value of secondary tropical forests for bird conservation. *Biotropica*, 51, 219-233 <https://doi.org/10.1111/btp.12629>.
- Medellin, R. A. & Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31, 478-485
- Morse, D. H. 1971. The Insectivorous Bird as an Adaptive Strategy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 177-200 <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.001141>.
- Navarro, A. & Benítez, H. 1998. *El Dominio del Aire*, México, Fondo de Cultura Económica.

- Pearman, P. B. 2002. The Scale of Community Structure: Habitat Variation and Avian Guilds in Tropical Forest Understory. *Ecological Monographs*, 72, 19-39 <https://doi.org/10.2307/3100083>.
- Pennington, R. T. & Sarukhán, J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*, Mexico City, Fondo de Cultura Económica.
- Pineda-Diez de Bonilla, E., León-Cortés, J. L. & Rangel-Salazar, J. L. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 369-376 <https://doi.org/10.1017/S026646741200034X>.
- Powell, L. L., Cordeiro, N. J. & Stratford, J. A. 2015. Ecology and conservation of avian insectivores of the rainforest understory: A pantropical perspective. *Biological Conservation*, 188, 1-10 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.03.025>.
- Reid, J. L., Mendenhall, C. D., Abel Rosales, J., Zahawi, R. A. & Holl, K. D. 2014. Landscape Context Mediates Avian Habitat Choice in Tropical Forest Restoration. *Plos One*, 9 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090573>.
- Rivas-Alonso, E., Martínez-Garza, C., de la Peña-Domene, M. & Méndez-Toribio, M. 2021. Large trees in restored tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 498, 119563 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119563>.
- Root, R. B. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37, 317-350 <https://doi.org/10.2307/1942327>.
- Stiles, E. W. & White, D. W. 1986. Seed deposition patterns: Influence of season, nutrients, and vegetation structure. In: ESTRADA, A. & FLEMING, T. H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. Netherland: Dr. Junk Publishers.
- Thiel, S., Tschapka, M., Heymann, E. W. & Heer, K. 2021. Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews*, 96, 454-469 <https://doi.org/10.1111/brv.12664>.
- Williams-Guillén, K., Perfecto, I. & Vandermeer, J. 2008. Bats Limit Insects in a Neotropical Agroforestry System. *Science*, 320, 70-70 <https://doi.org/10.1126/science.1152944>.
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M. M. & Jetz, W. 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology*, 95, 2027-2027 <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>.

Tabla 1. Familia, Especies y número de individuos de aves por gremio trófico presentes en tres tratamientos de restauración ecológica (PlaAni=Plantaciones de árboles dispersados por animales, PlaVie= Plantaciones de árboles dispersados por viento y SucNat=Sucesion Natural). Las especies con asterisco (*) son migratorias.

Familia	Especie	Gremio trófico	Abundancia			Total
			PlanAni	PlanVie	SucNat	
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus albicollis</i> (Gmelin, 1789)	Insectívoro	0	1	1	2
Cardinalidae	<i>Cyanocompsa parellina</i> (Bonaparte, 1850)	Frugívoro	10	2	2	14
Cardinalidae	<i>Passerina ciris</i> (Linnaeus, 1758)	Granívoro	0	1	0	1
Cardinalidae	<i>Passerina cyanea</i> (Linnaeus, 1766)*	Granívoros	1	0	3	4
Cardinalidae	<i>Piranga olivacea</i> (J. F. Gmelin, 1789)	Insectívoros	0	1	0	1
Corvidae	<i>Psilorhinus morio</i> (Wagler, 1829)	Omnívoros	0	2	1	3
Fringillidae	<i>Euphonia hirundinacea</i> Bonaparte, 1838	Frugívoros	1	0	3	4
Fringillidae	<i>Euphonia affinis</i> (Lesson, 1842)	Frugívoros	0	1	0	1
Furnariidae	<i>Automolus ochrolaemus</i> (Tschudi, 1844)	Insectívoros	0	0	1	1
Furnariidae	<i>Lepidocolaptes souleyetii</i> (Des Murs, 1849)	Insectívoros	0	0	2	2
Mimidae	<i>Dumetella carolinensis</i> (Linnaeus, 1766)*	Insectívoros	1	2	3	6
Parulidae	<i>Basileuterus rufifrons</i> (Swainson, 1838)	Insectívoros	1	2	6	9
Parulidae	<i>Cardellina canadensis</i> (Linnaeus, 1766)*	Insectívoros	0	0	1	1
Parulidae	<i>Cardellina pusilla</i> (A. Wilson, 1811)*	Insectívoros	1	0	0	1
Parulidae	<i>Geothlypis nelsoni</i> Richmond, 1900	Insectívoros	1	1	1	3
Parulidae	<i>Geothlypis tolmiei</i> (J. K. Townsend, 1839) *	Insectívoros	0	1	0	1
Parulidae	<i>Icteria virens</i> (Linnaeus, 1758)*	Insectívoros	3	2	7	12
Parulidae	<i>Leiothlypis celata</i> (Say, 1822)	Insectívoros	1	0	0	1
Parulidae	<i>Leiothlypis peregrina</i> (A. Wilson, 1811)*	Insectívoros	0	0	1	1
Parulidae	<i>Mniotilta varia</i> (Linnaeus, 1766)*	Insectívoros	1	1	0	2

Familia	Especie	Gremio trófico	Abundancia			Total
			PlanAni	PlanVie	SucNat	
Parulidae	<i>Parkesia motacilla</i> (Vieillot, 1809)*	Insectívoros	1	0	0	1
Parulidae	<i>Parkesia noveboracensis</i> (J. F. Gmelin, 1789)*	Insectívoros	1	0	3	4
Parulidae	<i>Setophaga graciae</i> (S. F. Baird, 1865)	Insectívoros	0	1	0	1
Parulidae	<i>Setophaga pensylvanica</i> (Linnaeus, 1766)*	Insectívoros	0	0	1	1
Parulidae	<i>Setophaga petechia</i> (Linnaeus, 1766)*	Insectívoros	1	2	2	5
Parulidae	<i>Setophaga ruticilla</i> (Linnaeus, 1758)*	Insectívoros	0	2	0	2
Picidae	<i>Dryocopus lineatus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnívoros	1	0	0	1
Picidae	<i>Melanerpes aurifrons</i> (Wagler, 1829)	Omnívoros	0	2	3	5
Thraupidae	<i>Eucometis penicillata</i> (von Spix, 1825)	Insectívoros	1	0	0	1
Thraupidae	<i>Thraupis episcopus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnívoros	4	0	2	6
Trochilidae	<i>Abeillia abeillei</i> (Lesson & Delattre, 1839)	Nectarívoro	1	0	0	1
Trochilidae	<i>Amazilia violiceps</i> (Gould, 1859)	Nectarívoro	0	1	0	1
Trochilidae	<i>Archilochus alexandri</i> (Bourcier & Mulsant, 1846)*	Nectarívoro	1	2	0	3
Trochilidae	<i>Campylopterus curvipennis</i> (Deppe, 1830)	Nectarívoro	1	0	0	1
Trochilidae	<i>Campylopterus hemileucurus</i> (Deppe, 1830)	Nectarívoro	1	2	3	6
Trochilidae	<i>Cyanthus latirostris</i> Swainson, 1827	Nectarívoro	0	1	0	1
Troglodytidae	<i>Pheugopedius maculipectus</i> (Lafresnaye, 1845)	Insectívoros	0	1	0	1
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i> Vieillot, 1809	Insectívoros	1	0	0	1
Turdidae	<i>Catharus ustulatus</i> (Nuttall, 1840)	Insectívoros	0	0	1	1
Turdidae	<i>Hylocichla mustelina</i> (Gmelin, 1789)*	Insectívoros	0	2	1	3
Tyrannidae	<i>Myiarchus crinitus</i> (Linnaeus, 1758)*	Insectívoros	0	0	1	1
Tyrannidae	<i>Myiopagis viridicata</i> (Vieillot, 1817)	Insectívoros	0	0	1	1

Familia	Especie	Gremio trófico	Abundancia			Total
			PlanAni	PlanVie	SucNat	
Tyrannidae	<i>Myiodynastes maculatus</i> (Statius Muller, 1776)	Omnívoros	1	0	0	1
Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus, 1766)	Omnívoros	0	2	0	2
Tyrannidae	<i>Tyrannus couchii</i> S. F. Baird, 1858	Insectívoros	0	0	1	1
Tyrannidae	<i>Tyrannus vociferans</i> Swainson, 1826	Insectívoros	0	1	0	1
Vireonidae	<i>Vireo flavifrons</i> Vieillot, 1808*	Insectívoros	0	4	1	5
Vireonidae	<i>Vireo griseus</i> (Boddaert, 1783)*	Insectívoros	0	0	1	1
Vireonidae	<i>Vireo huttoni</i> Cassin, 1851	Insectívoros	13	5	32	50
		Total	49	45	85	179

Figuras Suplementarias

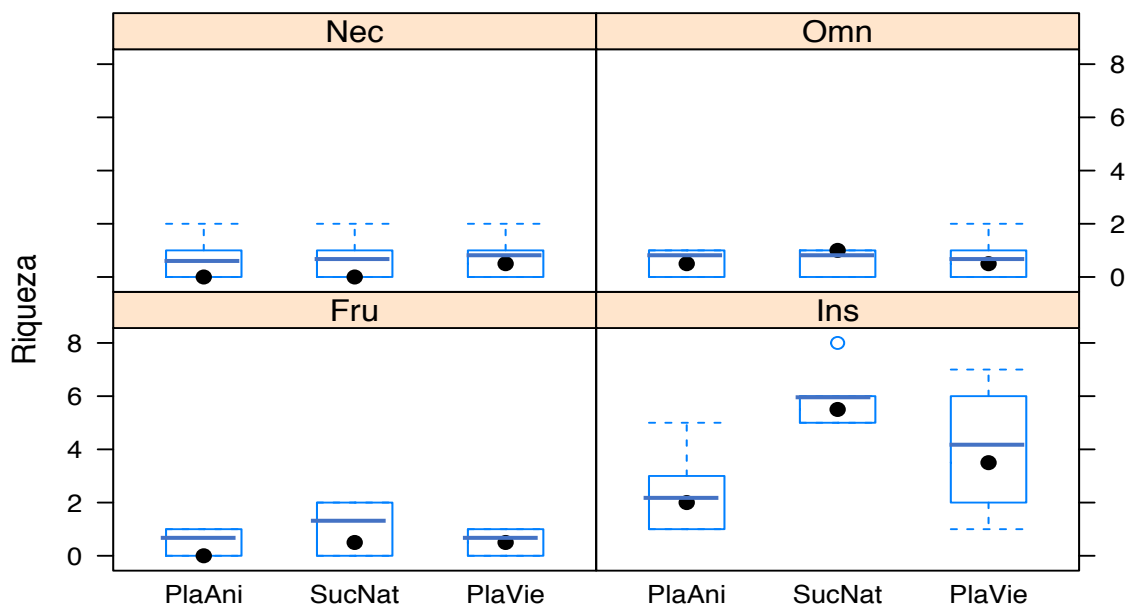


Figura S1. Análisis de la distribución de la riqueza de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat). Para cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

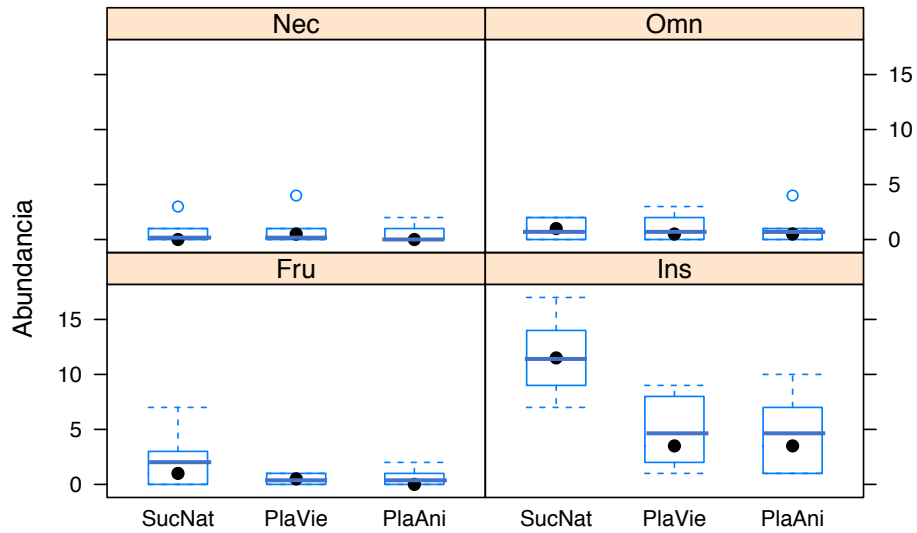


Figura S2. Análisis de la distribución de la abundancia de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat); y para cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

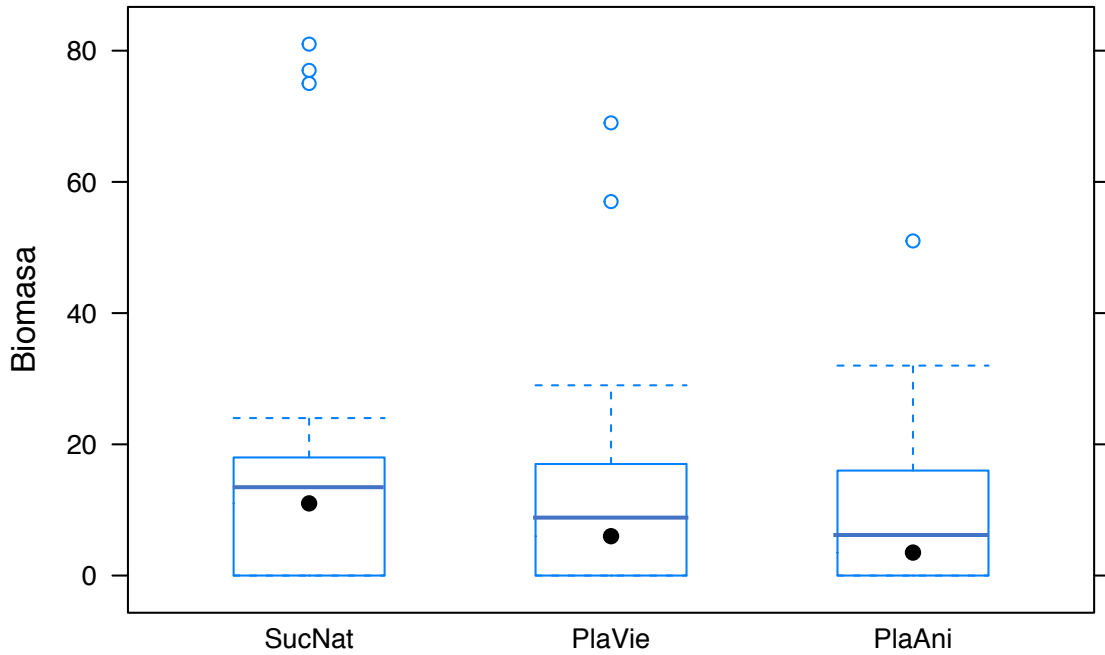


Figura S3. Análisis de la distribución de la biomasa de aves por tratamiento de restauración: plantaciones de árboles dispersados por animales (PlaAni), Plantaciones árboles dispersados por viento (PlaVie) y Sucesión Natural (SucNat). La caja representa el rango intercuartilico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea solida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

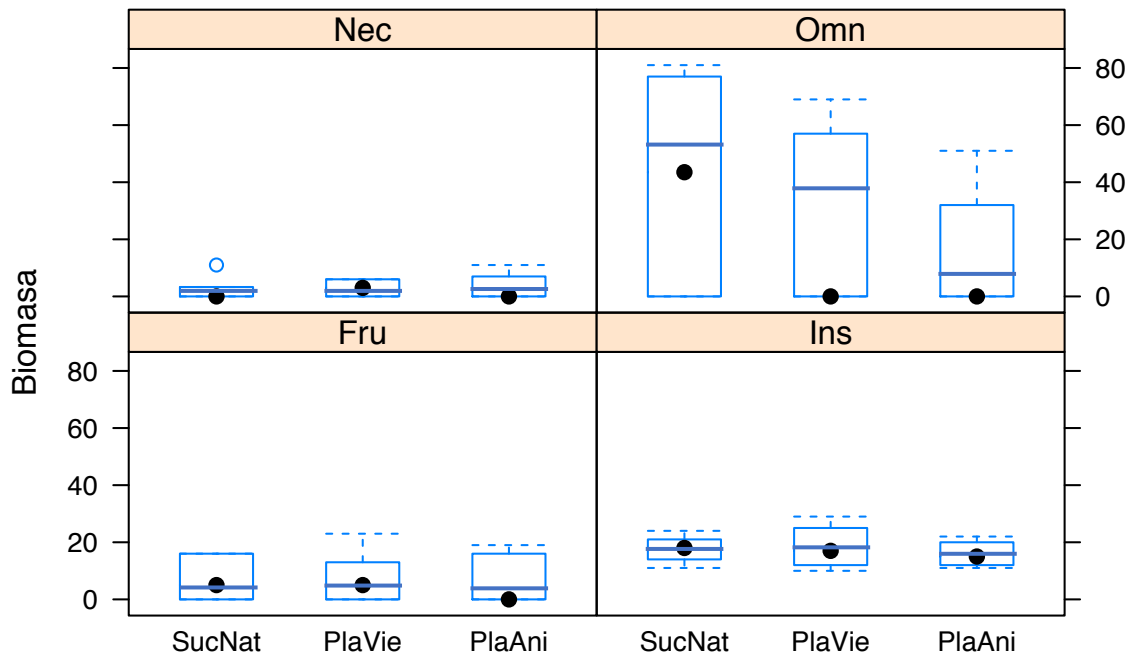


Figura S4. Análisis de la distribución de la biomasa de aves bajo tres niveles de tratamientos de restauración ecológica: *Plantaciones animales* (PlaAni), *Plantaciones viento* (PlaVie) y *Sucesión natural* (SucNat); y cuatro gremios tróficos, insectívoros (Ins), omnívoros (Omn), frugívoros (Fru) y nectarívoros (Nec). La caja representa el rango intercuartílico, la línea punteada el primer y tercer cuartil, el punto negro es la mediana, la línea sólida es la media y los círculos los valores extremos. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

CAPÍTULO V

Discusión General

Las plantaciones representan la intervención de restauración máxima, mientras que excluir la perturbación para favorecer la sucesión natural, es la intervención mínima de restauración (Ceccon y Martínez-Garza 2016). A medida que los árboles plantados o reclutados en las áreas restauradas crecen, las funciones del ecosistema, como la provisión de hábitat para los animales (alimento y refugio), también pueden recuperarse (Thompson et al. 2014).

Este estudio buscó poner a prueba la hipótesis general de que las plantaciones de árboles dispersados por animales proveen refugio y más alimento que las plantaciones de árboles dispersados por viento y que los sitios bajo sucesión natural, por lo que se esperaba una mayor riqueza y abundancia de aves y murciélagos en las plantaciones animales. Contrario a lo que esperábamos, la riqueza y abundancia de aves frugívoras fue similar en todos los tratamientos. A pesar de que hay una mayor abundancia de árboles potencialmente reproductivos reclutados que son dispersados por aves frugívoras en las plantaciones de árboles dispersados por viento (Rivas-Alonso et al. 2021), nuestros resultados no reflejan que las aves estén visitando más frecuentemente esas parcelas. En otros sitios bajo restauración en Costa Rica en un bosque de montaña se encontró una mayor abundancia de aves frugívoras en plantaciones de restauración de 10 años, mediante puntos de observación (Reid et al. 2014). En nuestro experimento previamente se reportó un incremento en la riqueza y abundancia de aves frugívoras en las plantaciones de animales en los primeros 10 años, mientras que las aves insectívoras y nectarívoras no aumentaron con la edad de la intervención (Howe 2017). Las especies que se han reportado por métodos observacionales fueron aves grandes, de > 40 g, lo que reduce la probabilidad de que sean capturas en las redes de niebla (Howe 2017). En el presente estudio registramos una mayor riqueza y abundancia de aves en los hábitats de sucesión natural, especialmente

insectívoras del sotobosque. En la selva húmeda se mostro que las aves tienen preferencia por hábitats en regeneración (Mayhew et al., 2019). Así, el método de muestreo es un sesgo para la detección de aves frugívoras ya que tanto Reid et al. (2014) como Howe (2017) utilizaron puntos de observación que favorecen el registro de aves más grandes que forrajean en el dosel.

De acuerdo con nuestra hipótesis hubo un mayor número de murciélagos frugívoros en las plantaciones de animales. Estos resultados se relacionan con una mayor riqueza y abundancia de árboles potencialmente maduros dispersados por murciélagos, en las plantaciones de árboles dispersados por animales (Rivas-Alonso et al. 2021). Por otra parte, la composición de estos árboles fue similar en todos los niveles de intervención (Rivas-Alonso et al. 2021). Por lo que, si bien hay una mayor riqueza de árboles dispersados por murciélagos, la identidad y el recambio entre tratamientos es similar; esto pudo influir en una riqueza similar de murciélagos frugívoros en todos los tratamientos. Un estudio en los bosques del atlántico en Paraguay reveló un cambio en la presencia de murciélagos frugívoros asociados a los picos de fructificación de las especies consumidas (Stevens y Amarilla-Stevens 2012). En la Región de los Tuxtlas, México se reportó que los árboles aislados con frutos carnosos pueden atraer a una gran cantidad de murciélagos dentro una matriz de pastizal (Galindo-González et al. 2000; de la Peña-Cuellar, 2012). En un BTP de Chiapas se encontró que los murciélagos frugívoros fueron más abundantes en los estados tempranos e intermedios de sucesión que los tardíos. También, en corredores riparios modificados por actividades agropecuarias, la abundancia de murciélagos frugívoros fue similar en todos los gradientes sucesionales (de la Peña-Cuellar et al. 2015). A pesar de que los murciélagos frugívoros parecen ser bastante tolerantes a los cambios a la vegetación, su

presencia parece estar asociada a la disponibilidad de recursos, lo que concuerda con los resultados de este estudio.

De acuerdo con nuestra hipótesis, en la sucesión natural se registró una mayor abundancia de aves insectívoras. Nuestros resultados a 12 años difieren con lo encontrado durante los primeros 10 años en estos tratamientos, donde la riqueza y abundancia de especies insectívoras y frugívoras no aumentó con el tiempo de intervención (Howe 2017). Probablemente un mayor número de aves insectívoras en la sucesión natural este asociado a una mayor abundancia de insectos herbívoros; las aves insectívoras son más abundantes donde hay más insectos y controlan las poblaciones de herbívoros (Karp y Daily 2014, Mäntylä et al. 2011, Hemprich-Bennett et al. 2020). En este sentido, la sucesión natural proporciona una mayor abundancia de recursos para las aves insectívoras y de ahí que presenten una mayor abundancia. La riqueza y abundancia de murciélagos insectívoros no varió entre tratamientos, lo que contradice la hipótesis planteada. Los murciélagos insectívoros tienen una dieta diversa que incluye lepidópteros, coleópteros, ortópteros y dípteros (Denzinger y Schnitzler 2013). Muchas de las especies de murciélagos insectívoros están asociadas a sitios sucesionales tardíos, como lo reportaron para una selva húmeda Borneo (Hemprich-Bennett et al. 2020). En este estudio se capturó solo una especie de murciélago insectívoro (*Pteronotus parnelli*) que al ser un forrajeador de espacios cerrados, permitió ser capturado en las redes de niebla (Denzinger y Schnitzler 2013).

Contrario a nuestra hipótesis, la riqueza de aves y murciélagos nectarívoros no cambió entre tratamientos. En otros sitios bajo restauración en Costa Rica, se reportó una mayor abundancia de aves nectarívoras en plantaciones de restauración (Reid et al 2014). Las especies de aves nectarívoras que se registraron en el presente trabajo fueron colibríes que son forrajeadores de arbustos por lo que estos pueden estar en todos los tratamientos.

Asimismo, las especies de murciélagos nectarívoros que registramos en este trabajo son tolerantes a la perturbación y pueden estar presentes en todos tratamientos.

LITERATURA CITADA

- Ceccon, E. y Martínez-Garza, C. 2016. La complejidad de la restauración en México. En: Ceccon, E. & Martínez-Garza, C. (eds.) 2016. *Experiencias mexicanas en la restauración de ecosistemas*, Cuernavaca: CONABIO/UNAM/UAEM.
- de la Peña-Cuéllar, E., Benítez-Malvido, J., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M. & Estrada, A. 2015. Structure and diversity of phyllostomid bat assemblages on riparian corridors in a human-dominated tropical landscape. *Ecology and Evolution*, 5, 903-913 <https://doi.org/10.1002/ece3.1375>.
- de la Peña-Cuéllar, E., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L. D., Martínez-Ramos, M. & Estrada, A. 2012. Phyllostomid bat assemblages in different successional stages of tropical rain forest in Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 21, 1381-1397 <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0249-7>.
- Denzinger, A. & Schnitzler, H.-U. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4 <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>.
- Galindo-González, J., Guevara, S. & Sosa, V. J. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1693-1703
- Hemprich-Bennett, D. R., Kemp, V. A., Blackman, J., Struebig, M. J., Lewis, O. T., Rossiter, S. J. & Clare, E. L. 2021. Altered structure of bat-prey interaction networks in logged tropical forests revealed by metabarcoding. *Molecular Ecology*, Early View <https://doi.org/10.1111/mec.16153>.
- Howe, H. F. 2017. Fruit-eating birds in experimental plantings in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 33, 83-88 <https://doi.org/10.1017/s0266467416000596>.
- Karp, D. S. & Daily, G. C. 2014. Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations. *Ecology*, 95, 1065-1074 <https://doi.org/10.1890/13-1012.1>.
- Mäntylä, E., Klemola, T. & Laaksonen, T. 2011. Birds help plants: a meta-analysis of top-down trophic cascades caused by avian predators. *Oecologia*, 165, 143-151 <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1774-2>.
- Mayhew, R. J., Tobias, J. A., Bunnefeld, L. & Dent, D. H. 2019. Connectivity with primary forest determines the value of secondary tropical forests for bird conservation. *Biotropica*, 51, 219-233 <https://doi.org/10.1111/btp.12629>.

- Reid, J. L., Mendenhall, C. D., Abel Rosales, J., Zahawi, R. A. & Holl, K. D. 2014. Landscape Context Mediates Avian Habitat Choice in Tropical Forest Restoration. *Plos One*, 9 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090573>.
- Rivas-Alonso, E., Martínez-Garza, C., de la Peña-Domene, M. & Méndez-Toribio, M. 2021. Large trees in restored tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 498, 119563 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119563>.
- Stevens, R. D. & Amarilla-Stevens, H. N. 2012. Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21, 267-279 <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0182-1>.
- Thompson, I. D., Okabe, K., Parrotta, J. A., Brockerhoff, E., Jactel, H., Forrester, D. I. & Taki, H. 2014. Biodiversity and ecosystem services: lessons from nature to improve management of planted forests for REDD-plus. *Biodiversity and Conservation*, 23, 2613-2635 <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0736-0>.

CAPÍTULO VI

Conclusiones generales

1. En cuanto a la disponibilidad de alimento, en las plantaciones de árboles dispersados por animales hay una mayor riqueza y abundancia de árboles potencialmente dispersados por murciélagos o dispersados por ambos (murciélagos y aves). Asimismo, encontramos que hay una mayor abundancia de árboles potencialmente dispersados por aves en las plantaciones de viento.

2. La riqueza y abundancia de murciélagos fue similar en todos los tratamientos de restauración ecológica. La abundancia de murciélagos frugívoros fue mayor en las plantaciones de arboles dispersados por animales.

3.- La riqueza y abundancia de aves fue mayor, casi el doble que en los otros tramientos, en la sucesión natural. Las aves insectívoras fueron las mejor representadas en todos los tratamientos de restauración

Las parcelas con plantaciones de árboles dispersados por animales y viento generan recursos importantes para aves y murciélagos. Las plantaciones de árboles dispersados por animales fueron muy frecuentadas por los murciélagos frugívoros. Sin estas plantaciones, la abundancia de murciélagos frugívoros sería mucho menor. Los sitios bajo sucesión natural fueron muy relevantes para las aves, sobre todo las insectívoras.

