

Programa de Doctorado:

“Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas” (D330)

**Restauración de la biodiversidad y los servicios de los
ecosistemas ribereños y otros humedales.
Meta-análisis global y evaluación de especies útiles en el trópico
húmedo mexicano**

Memoria presentada para optar al grado de Doctora
por la Universidad de Alcalá

Paula Meli

Directores:

Dr. José María Rey Benayas

Dr. Miguel Martínez Ramos

Alcalá de Henares, Febrero de 2014.

Dr. José María Rey Benayas, Profesor Catedrático de la Universidad de Alcalá,

Hace constar:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado **“Restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños y otros humedales. Meta-análisis global y evaluación de especies útiles en el trópico húmedo mexicano”**, ha sido realizado bajo su dirección por **Paula Meli** dentro del Programa de Doctorado en “Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas” (D330), en el Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá de Henares, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral.

Alcalá de Henares, a 22 de enero de 2014.

Dr. José María Rey Benayas
DIRECTOR DE LA TESIS



Dr. Miguel Martínez Ramos, Investigador Titular “C” del Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) de la Universidad Nacional Autónoma de México,

Hace constar:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado “**Restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños y otros humedales. Meta-análisis global y evaluación de especies útiles en el trópico húmedo mexicano**”, ha sido realizado bajo su dirección por Paula Meli dentro del Programa de Doctorado en “Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas” (D330), en el Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá de Henares, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral.

Morelia, Michoacán, a 20 de enero de 2014.

Dr. Miguel Martínez Ramos
CODIRECTOR DE LA TESIS

Gonzalo Pérez Suárez, Profesor Titular y Director del Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá,

Hace constar:

Que el trabajo descrito en la presente memoria, titulado “**Restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños y otros humedales. Meta-análisis global y evaluación de especies útiles en el trópico húmedo mexicano**”, ha sido realizado por Paula Meli dentro del Programa de Doctorado en “Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas” (D330), en el Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá de Henares, y reúne todos los requisitos necesarios para su aprobación como Tesis Doctoral, por acuerdo de la Comisión Permanente celebrado el día 28 de enero del 2014.

Alcalá de Henares, a 28 de enero del 2014.

Dr. Gonzalo Pérez Suárez
DIRECTOR DEL DEPARTAMENTO

Esta Tesis está dedicada a dos mujeres que han marcado el rumbo de mi vida con su amor, su perseverancia, su coherencia y su compromiso. Gracias a ambas por enseñarme a vivir en plenitud.

*A mi hermana **Silvia**, con todo mi amor y admiración.*

*A **Julia**, con la emoción y el orgullo que me hace sentir ser parte de tu vida.*

Al mismo tiempo, esta Tesis está dedicada a **México**, el país que me cuidó y quiso durante doce años. México lindo y querido: amo tus selvas, ríos y montañas; amo tu gente, tus comidas picosas, tus bulliciosas fiestas y tus tristezas de tequila, mezcal y pulque; tu cultura ancestral, tus colores brillantes y la manera en que cambias de piel como serpiente emplumada.

*Como la luna que alumbra
yo suelo andar.
Con mi cajita chayera,
para cantar.*

*Soy amiga de los vientos,
yo suelo andar.
Que me dan consentimiento
para cantar.*

*Las flores de los montes
yo suelo andar.
Son mis amiguitas
para cantar.*

*Cada una con su gracia,
yo suelo andar.
Pero todas son bonitas
para cantar.*

*Ay!, Luna consejera,
yo suelo andar.
Gracias por escucharnos
para cantar.*

*Que todas las mujeres,
yo suelo andar.
Seguiremos tu camino
para cantar.*

S. Meli (2013)

Esta Tesis Doctoral se realizó en el Programa de “Doctorado en Ecología, Conservación y Restauración de Ecosistemas” (D330), coordinado por el Departamento de Ciencias de la Vida de la Universidad de Alcalá, y al que también contribuyen las universidades Complutense, Politécnica y Rey Juan Carlos de la Comunidad de Madrid.

Las investigaciones que la conducen se enmarcaron en los proyectos *“Restauración ambiental en la región de Marqués de Comillas, para favorecer la conservación de la selva y aumentar la conectividad del paisaje”*, financiado por PEMEX y la Alianza Fundación Carlos Slim – World Wildlife Found a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C., el proyecto CGL2010-18312 (Ministerio Español de Ciencia y Educación), y el proyecto S2009AMB-1783 REMEDINAL-2 (Gobierno de Madrid) a JMRB. Este doctorando ha recibido financiación del proyecto *“Ecological restoration of riparian vegetation in the Lacandona rainforest, Mexico: Importance of environmental filters and functional traits for revegetation success”* concedido por The Rufford Small Grants Foundation. La Red ProAgua-CYTED y la Red VESPLAN-CYTED brindaron apoyo para la difusión de los contenidos generados por esta Tesis en un libro y dos congresos científicos.

Agradecimientos

Agradecimientos

Esta Tesis no sólo representa cuatro años de trabajo en la selva de Marqués de Comillas, sino doce años de vida en México, el país que me acogió con amor, respeto y sabiduría ancestral. Por esta razón, tiene para mí un valor personal muy grande.

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. José María Rey Benayas por compartir conmigo el entusiasmo por este trabajo y por su compromiso para ayudarme a cumplir mis objetivos, pero especialmente por la confianza que tuvo en mí desde el inicio de este proyecto, por motivar siempre mi desarrollo profesional y por brindar su conocimiento y su apoyo de manera generosa. ¡Muchas gracias!

Agradezco al Dr. Miguel Martínez Ramos por el tiempo compartido en Morelia, su disposición a ayudarme a resolver mis problemas académicos, y su apoyo profesional y personal. Gracias también por su confianza y su ejemplo como científico.

Agradezco también a todos los investigadores que formaron parte del tribunal de mi Tesis: Diego García de Jalón, Pedro Villar, Berta Martín, David Moreno, Arturo Elosegí, Jorge Castro y Jordi Cortina. Gracias por brindar su tiempo y dedicación para enriquecer mi trabajo y ayudarme a aclarar por dónde seguir caminando después de todo este trabajo.

Gracias, muy especiales, a Julia Carabias, por quererme como me quiere, por ser siempre sincera, transparente y noble. Gracias por ser guía, colega, y amiga. Sin tu motivación este proyecto jamás hubiera existido, y jamás me hubiera enamorado como lo hice de la selva Lacandona. Has marcado de manera implacable e irreversible mi camino en la vida, haciéndolo más sabio.

También de manera muy especial doy las gracias a Javier de la Maza, por darme la oportunidad de desarrollar esta tesis en uno de los lugares más hermosos del mundo, por confiar en mí como profesional y como persona, y por estar presente cuando lo necesité.

A Carlos Ramírez, por brindarme toda su sabiduría sobre la vida, por ser un amigo y colega, y por los viajes que compartimos a la selva. También a Gilberto Hernández, por su compañerismo y generosidad.

A Renata, Rocío y Carlos, por su apoyo invaluable en el campo y en la toma de datos, por su compañía en el terrible calor de los potreros de Marqués de Comillas.

A **todos** mis compañeros de **Natura**: Carlos R, Violeta, Mastre, Roberto, Fiorella, Elisa, Alicia, Lucía, Valeria, Renata, Rocío, Vianey, Marylú, Lupita, Rosaura, Elsa, Mariana, Sara, Juanjo, Diego, Jesús, Rodrigo, Nuria, Agni, Damián, Poc, Francisco, Gildardo y los dos Santiago. Gracias a todos y cada uno de ellos, por hacerme sentir parte de un gran proyecto, por valorar mi trabajo y por estar siempre dispuestos a trabajar en conjunto por un México mejor. Gracias por el cariño y el espíritu de equipo. En especial agradezco a Vianey y Marylú por el apoyo logístico y moral que siempre me han brindado.

Agradezco a **todo** el equipo de la **Estación Chajul** y allegados chajuleros. Sin ellos este proyecto no hubiera sido posible: Doña Francisca, Edaly, Dalia, Irene, Arminda, Flori, Alonso y Víctor, Enrique, Mario, Gilberto, Salvador, Noé, Carlos Méndez, Chon, Chankín, Manuel, David, Agustín, Edy, Chayo, Carlos Mendoza, Rafa, Santa, Marcelina y Carolina. Espero no olvidar a nadie. A todos los llevo en mi corazón, hoy y siempre. También a los ejidatarios de Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Galacia que confiaron en mi experiencia como ecóloga: Ricardo, Teódulo, Olívar, Abel, Heriberto, Laureano, Rubén, Ramiro, Francisco, Gabino. A toda la familia Méndez-Herrera (la amplia, incluyendo a todos los “Méndez”), que siempre me hizo sentir parte del ejido. Gracias a los ejidatarios que aún conservan el amor por la selva.

Al futuro Dr. Juan Manuel Núñez, con quien compartí varias salidas de campo y nos mojamos infinidad de veces aforando arroyos. Gracias por enriquecer mi trabajo y ser un colega ejemplar. Serás un gran investigador. Gracias también a su familia: Gabi y Diego, por la paciencia en los viajes madrugadores al Centro Geo. ¡Espero logremos publicar nuestros corredores!

A Xóchitl Ramírez y Rafael Obregón, por hacerme parte de su equipo personal y profesional, por compartir nuestro compromiso en el trabajo de todos los días por y para la selva.

A la Dra. Patricia Balvanera por sus importantes aportes al segundo capítulo de esta tesis, y por dejarme trabajar en el Ciego como si fuera su alumna.

Al Dr. Pedro Laterra y al Dr. James Bullock, quienes invirtieron de manera desinteresada su tiempo personal para revisar y comentar esta Tesis. Al Dr. Pedro Villar y a la Dra. Karen Holl, quienes revisaron y enriquecieron de manera notable el Capítulo 5. También a Jaime y Asier, quienes me dieron sus valiosos comentarios

para mejorar mi escritura a veces muy “latina”; a Jaime especialmente con su ayuda en el análisis de datos del Capítulo 5. Gracias a Joaquín C, por la alegría de todos los días ☺, también a los estudiantes del Edificio de Ciencias de Alcalá (ecólogos, físicos y otros), que me acogieron en sus almuerzos, discusiones científicas, paseos y fiestas; gracias por recibirme con si hubiera formado parte del grupo desde hace tiempo.

Un “gracias” grande a Ana Guerrero, por su paciencia para que yo lograra dar cada uno de los pasos que me llevaría a alcanzar la meta.

A mi prima Teresa y a toda la familia Arancibia. Gracias por la Noche Vieja y la Navidad, por la compañía y el cariño que me brindaron durante mi etapa en España en el 2013-2014.

A Víctor y Abel por el apoyo logístico en mi primer viaje a España en el 2009.

Por último, de manera muy especial quiero agradecer el apoyo afectivo y fundamental de algunas personas:

A mi familia de origen, por el amor y el apoyo de siempre. A Silvia, por ser el cielo que enmarca pero no limita mi mundo; gracias por hacerme brillar. A mi mamá, Teresa, por ser un ejemplo de mujer y de espíritu libre; por el amor incondicional. A mi papá Blas y a mi hermana Clara. A Flor Azul, por ser mi motivación para ser mejor persona. También a Nico y a Pedro, porque también son parte de esta familia.

A Luis, por su inesperada y reconfortante presencia durante los últimos meses en México. Gracias por tu fortaleza y por pintar de colores mi vida cuando todo se volvió gris. Acompañaste el inicio y el final de un tiempo.

A Mariano, por enseñarme que un castillo se puede construir de muchas maneras; por darme mil motivos. Gracias por la transparencia de tu cariño, por tenerte confianza ;) y por ser parte de mi vida.

A Octavio, gracias por los años en los que compartimos nuestro amor por el amor, por la naturaleza y por la ciencia. A Bertha, por darme la hermosa oportunidad de ser mamá adoptiva.

A Analía y Buti, por ser la red que me salva en cada una de mis caídas libres.

Finalmente, a mis familias adoptivas en México y Argentina. A todos los **mexicanos** (y los no tan mexicanos) que me brindaron su afecto y me apoyaron en

mi vida personal y profesional. No puedo dejar de nombrar a Bráulio y Eva, Karla y Miguel, María Clara y Rafa, Valentinas grande y chiquita -toda la familia Carrasco-Carballido, Lucero - Lalo - Emiliano - Maqui, Deyanira - Carlos - Lupe - Gabriel - Lalito - Javier (y todos los Clériga-Morales y allegados), Fernando, Alejandra - Romeo - Renata, Eli y el Tuinky, Mario - Sandra - Emilio - Valeria, Bernardo. Hay muchas otras personas que no caben aquí y que llevo en mi corazón. A todos los **argentinos** que me tuvieron paciencia, que me enviaron su amor y apoyo desde el sur, y me ayudaron a encontrar el camino de regreso.

Doce años, un proyecto, dos países, una selva, mucha gente, un modo de vida.

Agradezco ser parte de este mundo.

Paula, la Semishita.

ÍNDICE

Resumen	3
Abstract	7
Capítulo 1. <i>Introducción general.</i>	
Características generales de los ecosistemas ribereños	13
Biodiversidad	14
Funciones ecológicas y servicios ecosistémicos	16
Perturbaciones, degradación y destrucción	21
Restauración ecológica	24
Información analizada en la tesis doctoral	27
Objetivos e hipótesis	30
Literatura citada	32
Capítulo 2. <i>Restoration enhances wetland biodiversity and ecosystem service supply, but results are context-dependent: a meta-analysis.</i>	
Resumen	39
Abstract	41
Introduction	42
Methods	44
Results	48
Discussion	52
Conclusions	57
Literature cited	58
Supporting information	60
Capítulo 3. <i>Combining ecological, social, and technical criteria to select species for forest restoration.</i>	
Resumen	81
Abstract	83
Introduction	83
Methods	85
Results	89
Discussion	91
Conclusions	98
Literature cited	98
Supplementary material	100
Capítulo 4. <i>Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico.</i>	
Resumen	119
Abstract	121

Introduction	121
Methods	122
Results	123
Discussion	123
Implication for practice	124
Literature cited	126
Capítulo 5. <i>Grass clearing but not soil tilling enhances establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures.</i>	
Resumen	129
Abstract	131
Introduction	132
Methods	133
Results	138
Discussion	143
Literature cited	147
Supplementary material	150
Capítulo 6. <i>Restauración de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos ribereños: estatus actual, aspectos críticos y recomendaciones para paisajes tropicales.</i>	
Resumen	155
Estatus actual de los ecosistemas ribereños y su potencial restauración	156
Aspectos críticos a considerar para la restauración de los ecosistemas ribereños	
Selección de especies	158
Aspectos estratégicos: restauración pasiva y restauración activa	160
Aspectos de manejo a escala local	161
Aspectos a escala regional	163
Aspectos legales	166
Aspectos socio – económicos	171
Reflexiones finales	172
Recomendaciones	174
Perspectivas a futuro	175
Literatura citada	176
Capítulo 7. <i>Conclusiones.</i>	183
Apéndice. <i>Currículum vitae.</i>	189

Resumen

Abstract

Resumen

Los ecosistemas ribereños albergan una importante biodiversidad y sus funciones ecológicas repercuten en la provisión de servicios ecosistémicos de gran importancia para la sociedad, como son el control de inundaciones y la depuración del agua. Las perturbaciones de origen antrópico frecuentemente exceden la resiliencia natural de estos ecosistemas y, en consecuencia, desencadenan procesos de degradación y pérdida de biodiversidad y servicios que requieren acciones de restauración.

En el trópico húmedo de México los bosques ribereños son deforestados para el establecimiento de actividades ganaderas o agrícolas, dependiendo de su ubicación y el tipo de suelo. Esto tiene efectos negativos sobre los ecosistemas acuáticos asociados y la conectividad de los ecosistemas naturales en el paisaje. En esta región se encuentra la Selva Lacandona (Chiapas), uno de los remanentes de selva más importantes del país y de América septentrional debido a su alta biodiversidad y tamaño (unas 600.000 hectáreas). La Lacandona ocupaba originalmente 1,8 millones de hectáreas, pero en las últimas tres décadas su superficie se ha reducido a la tercera parte. Debido a esta deforestación, en México se decretaron siete áreas naturales protegidas en la región. La Reserva de la Biosfera Montes Azules, con 331.200 hectáreas, es la de mayor superficie y valor ecológico. Esta Reserva colinda con el municipio Marqués de Comillas, cuya selva -incluidos los bosques ribereños- ha sido particularmente deforestada en la última década. La restauración de estos bosques resulta clave para la recuperación local de los arroyos y la conectividad del paisaje, entre otros previsible beneficios.

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo general evaluar los efectos de la restauración ecológica en la provisión de biodiversidad y servicios de ecosistemas ribereños y de otros humedales a escala global, así como la selección de especies y la evaluación de los factores limitantes para su uso en la revegetación de ecosistemas ribereños tropicales degradados.

En primer lugar, en el Capítulo 2, evaluamos los cambios en la biodiversidad y servicios ecosistémicos producidos por la restauración ecológica de ecosistemas ribereños y otros humedales mediante un meta-análisis de 70 estudios que abarcan distintas áreas del globo. Comparamos una selección de variables indicadoras del éxito de la restauración en humedales restaurados respecto a los degradados y los naturales. Para medir la magnitud del efecto utilizamos la razón de respuesta (*response ratio*) en un modelo categórico de

efectos aleatorios. La biodiversidad mostró una excelente recuperación en la mayoría de los estudios, aunque la magnitud de la recuperación dependió del tipo de organismo evaluado. Los humedales restaurados suministraron, en promedio, un 36% más de servicios de provisión, regulación y soporte que los humedales degradados y una cantidad de servicios culturales y de provisión similares a los de los humedales naturales. Sin embargo, los niveles de suministro de servicios de soporte y regulación fueron, respectivamente, 16% y 22% menores que en los humedales naturales. La recuperación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos estuvieron correlacionadas positivamente, lo que indica un resultado de doble ganancia de la restauración. La magnitud de esta recuperación dependió del agente principal de degradación, las acciones de restauración implementadas, el diseño experimental y el tipo de ecosistema. Estos resultados resaltan la importancia de una evaluación integral y multi-factorial para determinar el estado ecológico de los humedales degradados, restaurados y naturales, así como para evaluar la eficacia de la restauración ecológica. La investigación futura debería identificar acciones específicas para la restauración de distintos tipos de humedales.

En segundo lugar, en el Capítulo 3, desarrollamos un protocolo de selección de especies leñosas nativas útiles para la restauración activa de ecosistemas ribereños, utilizando un "Índice de Selección de Especies" (ISS) que integra cinco criterios independientes relacionados con información ecológica, social y técnica de las mismas. Este índice estuvo dirigido a especies que son (1) importantes en el ecosistema de referencia, (2) poco propensas a establecerse por regeneración natural después de una perturbación, (3) no específicas de un hábitat particular, (4) socialmente aceptadas y (5) cuya propagación requiere plazos de tiempo y una inversión económica razonables. El ISS puede variar entre 0 y 50, y los valores más altos significan un mayor potencial para fines de restauración. El alto número de especies leñosas registradas en el ecosistema de referencia sugiere que el grupo de especies de uso potencial para la restauración ecológica es grande. De un total de 97 especies registradas en el ecosistema de referencia, identificamos 30 especies arbóreas que en conjunto representaron más del 60% del Índice de Valor de Importancia Total. El ISS promedio fue de 28.3 ± 1.0 , lo que sugiere que las especies con valores altos no son frecuentes. Se consideró necesaria la reintroducción por medio de restauración activa de 20 especies. Las especies que se establecen mediante regeneración natural tuvieron un menor valor social entre los agricultores locales. Casi la mitad de las especies mostró limitaciones técnicas para su propagación. Este ISS es útil para la selección de especies durante las

etapas iniciales de proyectos de restauración de selvas y otros ecosistemas boscosos que albergan una gran biodiversidad, y es adecuado para varios actores interesados en la restauración.

En tercer lugar, en el Capítulo 4, identificamos especies leñosas nativas de bosques ribereños que pueden ser restauradas de forma pasiva de aquellas que deben ser restauradas de forma activa, mediante siembra directa o trasplante. Para ello cuantificamos la dominancia de las especies arbóreas (estimada a partir del Índice de Valor de Importancia, IVI) y utilizamos correlaciones entre la abundancia y el tamaño para seleccionar las especies adecuadas para la restauración pasiva o activa. Censamos la vegetación ribereña con transectos de 50 × 10 metros en seis ecosistemas ribereños bien conservados (referencia) y cinco perturbados. Seleccionamos las especies que representaron más del 50% del total del IVI de la comunidad en ambos tipos de ecosistemas (referencia y perturbado). Utilizamos la correlación no paramétrica de Spearman (r_s) entre la abundancia y las clases diamétricas de las plantas. Encontramos que la restauración pasiva podría ser suficiente para el establecimiento de ocho especies. Otras ocho especies deberían ser trasplantadas (restauración activa). Cinco especies se regeneraron bien en uno de los dos tipos de ecosistema, lo que sugiere que ambas estrategias de restauración podrían ser utilizadas dependiendo del grado de degradación. Por último, determinamos que dos especies no fueron adecuadas para la restauración (basándonos en los criterios previamente descritos), por lo que no fueron seleccionadas durante esta etapa inicial de nuestro proyecto de restauración.

En cuarto lugar, en el Capítulo 5, evaluamos de manera experimental la supervivencia y el crecimiento durante dos años de siete especies arbóreas nativas trasplantadas a diez pastizales ribereños tropicales, en los que se aplicaron tratamientos de remoción de pastos y roturación del suelo. Asimismo, analizamos los efectos de la variación de la distancia vertical al nivel del agua, y los cambios en el microclima y la biomasa de la vegetación remanente después de la introducción de las plántulas. En general, la tasa de supervivencia de plántulas introducidas resultó baja ($19 \pm 3\%$) y varió entre el 3% (*Brosimum alicastrum*, una Moraceae tardía en la sucesión) y el 38% (*Pachira aquatica*, una Bombacaceae temprana). La remoción de los pastos, pero no la roturación aumentaron la supervivencia de algunas especies. La supervivencia se correlacionó negativamente con la distancia vertical al nivel del agua, destacando la importancia de la breve pero severa temporada seca que ocurre en la región de estudio, la cual puede reducir la supervivencia en >60%. Los eventos de inundaciones también produjeron una alta

mortalidad de las plántulas (e. g. 80% después del primer año). La remoción de pastos aumentó del crecimiento de algunas especies, lo que sugiere liberación competitiva. La roturación, en cambio, no tuvo efectos consistentes, sino que parece contrarrestar los efectos de la remoción. Aunque la supervivencia de las plántulas resultó relativamente baja, la presencia de árboles pre-existentes más la de los plántulas introducidas determinó la atenuación de las condiciones microclimáticas después de dos años, hacia mejores condiciones para el establecimiento de nuevas especies de árboles mediante regeneración natural. Concluimos que, en general, tanto la remoción del pastos mejora el establecimiento de plántulas de ciertas especies, es necesario evaluar el uso de otras técnicas para evitar el desecamiento del suelo y el arranque de las plantas durante las inundaciones. Para lograr una revegetación exitosa, la rentabilidad económica de la implementación del conjunto de estas técnicas también debería ser evaluada.

Finalmente, en el Capítulo 6, desarrollamos una propuesta metodológica preliminar para implementar acciones de restauración a escala municipal partiendo de un enfoque de manejo de cuencas, considerando que la restauración de los ecosistemas ribereños puede aumentar la conectividad del paisaje. Para desarrollar la propuesta se utilizaron sistemas de información geográfica. También estimamos los costes económicos de restaurar riberas en Marqués de Comillas y analizamos los aspectos legales que deberían considerarse para implementar y promover acciones de conservación y restauración de riberas en México.

La reintroducción de árboles nativos es una de las técnicas más utilizadas en la restauración de ecosistemas ribereños, pero recomendamos que sea combinada con otras técnicas (tales como la siembra directa, la preparación del terreno, restauración pasiva y el uso de acolchados). El mayor desafío no está relacionado con los aspectos ecológicos y prácticos de la restauración, sino con la identificación de estrategias que permitan reducir los costes económicos, planear acciones a escala del paisaje o de cuenca y afrontar las cuestiones socio-políticas que limitan la restauración. Estos esfuerzos de restauración no serán exitosos si no son acompañados por un marco legal eficaz y eficiente. La incorporación de los ecosistemas ribereños como un componente específico del paisaje en programas de gestión del territorio en las políticas públicas es crucial para su conservación, manejo y restauración.

Palabras clave: bosque ribereño tropical; corredores riparios; funciones ecosistémicas; Lacandona; marco legal; Marqués de Comillas; México; percepciones sociales; recuperación, reintroducción de plantas.

Abstract

Riparian ecosystems harbor high biodiversity levels and their ecological functions stand for key ecosystem services to societies, such as flood control and water purification. Anthropogenic disturbances frequently exceed the natural resilience of these ecosystems, leading to degradation processes that claim for restoration actions.

In the humid tropics of Mexico, riparian forests are deforested for the establishment of livestock or agricultural activities, depending on their location and soil type. This has negative effects on the associated aquatic ecosystems and also on landscape connectivity. In this region, Lacandona rainforest (Chiapas State) is one of the most important remnant forest patches in the country and in North America due to its large extent (600,000 hectares) and biodiversity. Lacandona originally occupied 1.8 million hectares, but its area has been reduced to less than one third in the last three decades. Given this deforestation, seven protected natural areas were decreed in Mexico. The Montes Azules Biosphere Reserve, with 331,200 hectares, is the largest area and holds the highest ecological significance. This Reserve adjoins the Marqués de Comillas municipality, which has been intensively deforested -including the riparian forests- in the last decade. The restoration of riparian forests is a key issue for the recovery of local streams and landscape connectivity.

The main goal of this Doctoral Thesis is to evaluate the effects of ecological restoration on the provision of biodiversity and ecosystem services of riparian ecosystem and other wetlands at the global scale and to identify native tree species and some environmental filters that may limit the active restoration of the degraded tropical riparian forests.

First, in Chapter 2, we meta-analyzed 70 ecological restoration studies from around the world to determine their effectiveness and factors affecting it. We compared selected ecosystem performance variables between degraded and restored wetlands and between restored and natural wetlands using response ratios and random-effects categorical modeling. Biodiversity showed excellent recovery in most studies, though the precise recovery depended strongly on the type of organisms involved. Restored wetlands showed, on average, 36% higher levels of provisioning, regulating and supporting ecosystem services than did degraded wetlands. In fact, wetlands showed levels of provisioning and cultural services similar to those of natural wetlands; however, their levels of supporting

and regulating services were, respectively, 16% and 22% lower than in natural wetlands. Biodiversity and ecosystem services recovery positively correlated, indicating a win-win restoration outcome for ecosystem and society alike. The extent to which restoration increased biodiversity and ecosystem services above their values in degraded wetlands depended primarily on the main agent of degradation, restoration actions, experimental design, and ecosystem type. In contrast, residual differences in biodiversity and ecosystem services between restored and natural wetlands depended primarily on the specific restoration actions used. These results highlight the importance of comprehensive, multi-factorial assessment to determine the ecological status of degraded, restored and natural wetlands and thereby evaluate the effectiveness of ecological restorations. Future research on wetland restoration should also seek to identify which restoration actions work best for specific habitats.

Secondly, in Chapter 3, we proposed a species selection framework through a “species selection index” (SSI) using five independent criteria related to ecological, social and technical information. SSI targeted species that (1) are important in the reference forest, (2) are less likely to establish following disturbance, (3) are not specific to a particular habitat, (4) are socially accepted, and (5) their propagation requires a reasonable time and financial investment. SSI may range between 0 and 50, with higher values meaning higher potential for restoration purposes. The high number of tree species found in the reference ecosystem suggests that the species pool for ecological restoration is large. Out of a local pool of 97 species, we identified 30 target tree species that together represented >60% of total Importance Value Index in the reference riparian forests. SSI averaged 28.3 ± 1.0 over the studied species, suggesting that species with high values are not frequent. For twenty species reintroduction by means of active forest restoration was deemed necessary. Species that established through natural regeneration, following secondary regrowth, had lower social value among local farmers. Nearly half of the identified species showed technical constraints for easy propagation and seeding. The proposed procedure is useful for selecting species to initiate forest restoration projects and of other woody ecosystems that harbor high biodiversity, and is suitable for several stakeholders interested in restoration.

Third, in Chapter 4, we distinguished species that can be passively restored by natural regeneration from those requiring active restoration. We quantified tree species dominance (measured by an Importance Value Index, IVI)

and used abundance-size correlations to select those species suitable for passive and/or active restoration. We sampled riparian vegetation in a 50m × 10m transect in each of six reference and five disturbed riparian ecosystems. Those species representing more than 50% of total IVI in each ecosystem were selected and Spearman rank correlation between abundance and diameter classes was calculated. For eight species it was determined that passive restoration could be sufficient for their establishment. Another eight species should be introduced (active restoration). Five species regenerated well in only one ecosystem type, suggesting that both restoration strategies could be used depending on the degradation degree. Finally, two species were determined as not suitable for restoration (based on the above selection criteria) and were not selected during this initial stage of our restoration project.

Fourth, in Chapter 5, we investigate whether soil compaction and grass competition limit the establishment of tree species in riparian abandoned pastures to assess vegetation restoration projects. We run a two-year experiment to assess the effects of grass clearing and soil tilling on the performance of seven native tree species planted into pastures resulting from the conversion of tropical riparian forest in Mexico. We also analyzed the effects of seasonal variation of vertical distance to water level, which is related to both drought and flooding events, and changes in microclimate, vegetation biomass and tree dbh after planting. Overall, seedling survival was low ($19\pm 3\%$), ranging between 3% (*Brosimum alicastrum*, Moraceae) and 38% (*Pachira aquatica*, Bombacaceae). Clearing but not tilling enhanced seedling survival. Survival was negatively correlated to vertical distance to water level, highlighting the importance of the short but severe dry season occurring in the study region, which may reduce survival by >60%. Flooding events also produced high seedling mortality (e.g. 80% after the first two events). Clearing significantly increased seedling growth of some species, suggesting competition release. Tilling did not have any consistent effect on growth, but it counteracted the positive effects of clearing. Although survival of planted trees was relatively low, both pre-existing and planted trees ameliorated microclimate to produce better conditions for establishment of new trees following natural regeneration. We conclude that, overall, clearing enhanced seedling establishment in an abandoned tropical pasture, but other revegetation treatments intended to reduce soil drying and rooting out by flooding during the first year should be used. Their cost-benefits should be also evaluated to achieve successful riparian forest revegetation.

Finally, in Chapter 6, we developed a methodological proposal to implement restoration actions at the municipality level, since restoration of riparian ecosystems can increase landscape connectivity, using a geographic information system. We estimate the economic costs of restoring riparian forest in Marqués de Comillas, and also analyzed the legal aspects that should be considered to implement and promote restoration actions in Mexico.

The reintroduction of native trees is one of most frequently techniques used for the restoration of riparian ecosystems, but it must be combined with other ones such as direct seeding, site preparation, passive restoration, and mulching. The major challenge is not demonstrating the ecological and practical benefits of restoration, but identifying the correct strategies to reduce economic costs, plan actions at the landscape scale, and address the socio-political issues that limit restoration. These restoration efforts will not be successful if they are not accompanied by an effective and efficient legal framework. The incorporation of riparian ecosystems as a specific component of the landscape in land management programs and public policies is crucial for their conservation, management and restoration.

Key words: ecosystem functions; legal framework; Lacandona; Marqués de Comillas; Mexico; plant reintroduction; recovery; riparian corridors, social perceptions; tropical riparian forest.

Capítulo 1

Introducción general

Este capítulo reproduce en parte el texto del siguiente artículo:

Meli, P., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., Ruiz, L., Martínez Ramos, M., 2013. Restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En: P. Laterra, A. Lara y R. Manson (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe*, Red ProAgua - CYTED, Valdivia, pp. 39 -58.

Introducción general

El presente capítulo revisa las principales características de los ecosistemas ribereños, incluyendo su biodiversidad, funciones y servicios ecosistémicos (SE), así como las causas de su degradación o destrucción. Estas características son la base para su conservación y restauración. Se hace énfasis en las comunidades vegetales de los ecosistemas ribereños de tipo boscoso, como son las riberas de ríos y arroyos de las selvas de los trópicos.

Características generales de los ecosistemas ribereños

Los ecosistemas ribereños constituyen una interfase entre ecosistemas terrestres y acuáticos (ecotono) y son el hábitat de una comunidad vegetal y animal particular, lo que los constituye como ecosistemas de características únicas (NRC 2002). En general, se caracterizan por: (1) la presencia de gradientes de saturación de agua debido a su variación en la topografía, materiales geológicos e hidrodinámica; (2) el desarrollo de procesos biofísicos dirigidos por la saturación de agua; (3) la retroalimentación entre ambientes superficiales y subterráneos que controlan los flujos de energía y materia; y (4) la existencia de comunidades bióticas estructuradas u organizadas en tiempo y espacio a lo largo de gradientes longitudinales, laterales y verticales (Gregory *et al.* 1991; NRC 2002; Naiman *et al.* 2005).

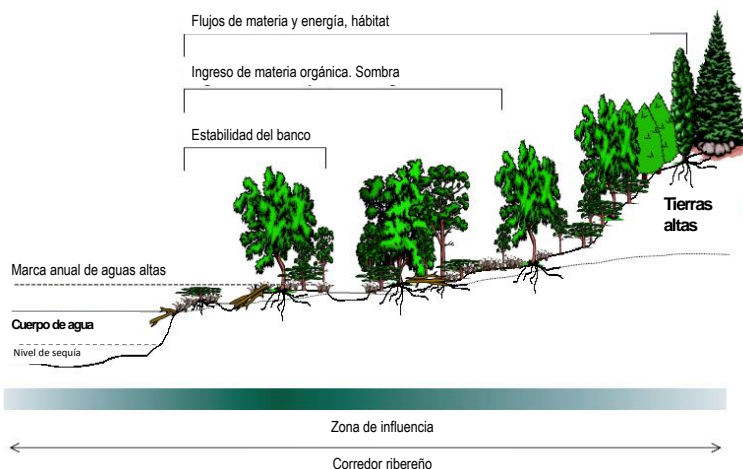


Fig. 1.1. Esquema tipo de un ecosistema ribereño. Se observa las zonas de influencia relativas al ecosistema acuático (cuerpo de agua) y a las tierras altas. La intensidad de la influencia ribereña se indica con un gradiente de color. Tomado de NRC (2002).

Con frecuencia presentan una llanura de inundación físicamente compleja, con largos periodos de inundación, migración lateral de sedimentos y nutrientes, y una comunidad vegetal diversa (**Fig. 1.1**). Incluyen la vegetación fuera de esta zona de inundación que, aunque no está directamente asociada a las condiciones hidrológicas del sistema, contribuye con materia orgánica al cuerpo de agua o a la llanura e influye en el régimen físico, determinando lo que se conoce como “sombra” (Naiman & Décamps 1997). Por lo general, es difícil delinear la extensión espacial de la zona ribereña y el límite con el ecosistema terrestre porque su heterogeneidad física es expresada en una variedad de historias de vida de las plantas, típicamente freatofitas, y de comunidades vecinas, al igual que sus estrategias regenerativas y patrones de sucesión (Naiman *et al.* 2005; Naiman & Décamps 1997).

La dinámica de inundaciones es un proceso clave en el ecosistema ribereño ya que distribuye el agua y determina los flujos de materia y energía (NRC 2002). Existen tres procesos y sus interacciones que determinan los patrones de desarrollo y estructura de las comunidades vegetales de las riberas: (1) la respuesta a las perturbaciones, (2) la dinámica del suelo y (3) las características biológicas a lo largo de la sucesión.

Aunque son muy dinámicos debido a la variaciones en la disponibilidad de agua y humedad, y las perturbaciones naturales constituyen un componente importante para el mantenimiento de su funcionamiento, las alteraciones de origen antrópico suelen exceder su capacidad de resiliencia (Naiman *et al.* 2005). Estas alteraciones causan su deterioro y degradación y, en algunos casos, su destrucción o pérdida directa (Richardson *et al.* 2007).

Biodiversidad

Los ecosistemas ribereños sostienen una alta diversidad de especies de plantas y animales, entre otros organismos, así como numerosos procesos biológicos (Naiman & Décamps 1997; NRC 2002, Naiman *et al.* 2005). Tal diversidad es mucho mayor que la que cabría esperar considerando la superficie que estos ecosistemas ocupan en una cuenca (Gregory *et al.* 1991; Naiman *et al.* 1993; Sabo *et al.* 2005). La distribución y estructura de las comunidades ribereñas reflejan la heterogeneidad espacial y temporal, resultado de la interacción entre la hidrología, litología, topografía, clima, perturbaciones naturales y la historia de vida de los organismos (Gregory *et al.* 1991; Naiman *et al.* 2005).

En particular, la riqueza de plantas vasculares varía considerablemente en el tiempo y en el espacio a lo largo de los márgenes de los ríos y arroyos (zonación longitudinal). Ello es debido a que estos sistemas se han adaptado a distintos regímenes de disturbio hidrológico (es decir, frecuencia, magnitud y duración de caudales extremos) y a los correspondientes regímenes de movimiento de nutrientes (p. ej. la frecuencia y la magnitud del transporte y del tamaño de partículas), que resultan de diferentes combinaciones de elevación, procesos geomorfológicos y variedad de sustratos físicos (Rot *et al.* 2000, Catterall *et al.* 2001). Muchos de estos factores covarían en el espacio a lo largo del río, y su influencia se refleja en la distribución de especies, determinando también una importante diversidad a escala del paisaje y regional (Malanson 1993; Naiman *et al.* 1993) a medida que el río atraviesa el mosaico de diferentes hábitats. Estos últimos cambian como respuesta a los flujos variables de agua y también por las respuestas bióticas a las variaciones topográficas y del clima (Naiman *et al.* 2005).

Esta variación no es únicamente longitudinal sino también transversal o lateral, ya que las plantas vasculares se distribuyen según sus formas de vida desde el cauce hacia tierra firme dependiendo de los diferentes procesos hidrogeomorfológicos (Hupp & Osterkamp 1996; Gregory *et al.* 1991; Rot *et al.* 2000). Cerca del cauce crecen aquellas especies adaptadas a ambientes con pocos nutrientes y luz elevada, mientras que a elevaciones más altas, y a medida que el suelo se aleja del cauce, existen especies de ciclo de vida más largo, frecuentemente arbustivas y tolerantes a la sombra y a las inundaciones (Naiman *et al.* 2005). Esta condición ha promovido la existencia de numerosas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas que les permiten crecer en ambientes con altos contenidos de energía y condiciones de inundación variables (Naiman & Décamps 1997). Algunas adaptaciones específicas les permiten crecer en sitios con altas cantidades de detritos, suelos minerales o suelos saturados y existen semillas y fragmentos de plantas que sobreviven al enterramiento. Otras están diseñadas para soportar inundaciones, deposición de sedimentos, abrasión física y pérdida de ramas (Naiman *et al.* 2005), como por ejemplo la presencia de raíces aéreas.

La biodiversidad de los ecosistemas ribereños está mejor documentada, en general, para las plantas vasculares. Las comunidades vegetales de los sistemas ribereños incrementan la diversidad de flora y fauna de los ecosistemas donde se ubican, debido a que (1) influyen en la biota que habita dentro del agua (Naiman *et al.* 1993; Naiman *et al.* 1997), (2) proveen hábitat para especies ribereñas obligadas o de hábitats inundables (Naiman *et al.* 2005), (3) pueden constituir

corredores para la dispersión (Gardali *et al.* 2006) o bien (4) constituir un refugio seguro en casos de cambios ambientales como sequías prolongadas. Además, la diversidad animal en las zonas ribereñas excede la diversidad vegetal, especialmente la de los invertebrados (Naiman *et al.* 2005). Se ha observado que cerca del 70% de los vertebrados tienen contacto con este ecosistema y lo utilizan en algún momento de sus ciclos de vida (Naiman *et al.* 1993; Sabo *et al.* 2005).

Funciones ecológicas y servicios ecosistémicos

Son varias las funciones o procesos que ocurren dentro de un ecosistema ribereño. Los principales procesos fluviales que influyen sobre la vegetación ribereña incluyen la fuerza de la corriente, los cambios morfológicos del cauce (Opperman & Merenlender 2004) y la deposición de sedimentos (Richards 2004). Al mismo tiempo, la vegetación ribereña, al controlar la deposición y la erosión de sedimentos es clave en las funciones geomorfológicas y ecológicas que ocurren en los cuerpos de agua (Corenblit *et al.* 2009). Es también el principal factor que controla las relaciones entre este último y la llanura de inundación, así como entre el corredor ribereño y la zona alta (**Fig. 1.1**) (Tabacchi *et al.* 1998). Las comunidades vegetales influyen en las propiedades de los ecosistemas ribereños (Tabacchi *et al.* 2000) y, por ende, soportan numerosas funciones, incluyendo la estabilización de los márgenes del río, la deposición de sedimentos y la provisión de hojarasca y madera de gran tamaño hacia los cuerpos de agua. Estas funciones ejercen una influencia substancial en la complejidad del canal y las características del hábitat para la fauna íctica. Además, retienen y reciclan nutrientes, modifican las condiciones micro-climáticas (Gregory *et al.* 1991) y sostienen una amplia red trófica que es la base para la subsistencia de un diverso ensamblaje de peces y fauna terrestre (NRC 2002). Estas funciones ecológicas tienen efectos tanto dentro como fuera del sitio donde ocurren, y algunas pueden ser expresadas como SE (NRC 2002; Naiman *et al.* 2005). De manera general, las funciones que brindan los ecosistemas ribereños pueden agruparse en tres categorías principales (NRC 2002): (1) hidrología y dinámica de los sedimentos, (2) biogeoquímica y ciclo de nutrientes y (3) provisión de hábitat y mantenimiento de cadenas tróficas (**Tabla 1.1**).

Tabla 1.1. Ejemplos de funciones ecológicas de los ecosistemas ribereños, sus posibles indicadores y principales servicios ecosistémicos asociados. Los servicios se clasifican según los cuatro grandes grupos del MEA (2005). CB: ciclos biogeoquímicos; IB: interacciones bióticas; HT: interacciones bióticas; HT: provisión de hábitat terrestre; Ha: provisión de hábitat acuático; PA: provisión de agua; RC: regulación del clima; DH: dinámica hidrológica; CA: calidad del agua; RSplnv: regulación de poblaciones de especies invasoras; REE: regulación de los impactos de eventos extremos; EFS: prevención de la erosión y mantenimiento de la fertilidad del suelo; A/MPv: alimento y materias primas de origen vegetal; A/MPa: alimento y materias primas de origen animal; Cult: cultural; Rec: recreativo. Fuente: Meli et al. (2013a).

Ejemplos de funciones ecológicas (NRC 2002)	Indicadores de la función	Efectos de la función	Servicios ecosistémicos														
			Soporte				Regulación							Provisión		Cultural	
			CB	IB	HT	Ha	PA	RC	DH	CA	RSplnv	REE	EFS	A/MPv	A/MPa	Cult	Rec
<i>Dinámica hidrológica y de sedimentos</i>																	
Almacenaje de agua en el corto término	La planicie de inundación se conecta al canal principal del río o arroyo	Atenuación de picos de flujo hidrico aguas abajo															
Acumulación y transporte de sedimentos	Secuencias rápidas - remansos y otras características presentes	Contribución a la geomorfología fluvial	X							X							
Mantenimiento del nivel alto del agua	Presencia de especies vegetales tolerantes a la inundación o intolerantes a la sequía	Mantenimiento de la estructura de la vegetación			X												
<i>Ciclos biogeoquímicos y de nutrientes</i>																	
Ciclo y retención de compuestos químicos	Indicadores de naturaleza química y biológica de un ecosistema sano	Contribución a la interceptación de la escorrentía con nutrientes y elementos tóxicos															
Descomposición de hojarasca y detritos	Tasas de descomposición	Contribución a los procesos biogeoquímicos y las interacciones bióticas	X		X								X				
Secuestro de carbono en el suelo	Suelos ricos en carbono / materia orgánica	Contribución a la retención de nutrientes y al secuestro de CO ₂ de la atmósfera	X												X		

Tabla 1.1. Cont.

		Servicios ecosistémicos														
		Regulación								Soporte			Provisión		Cultural	
		CB	IB	Hf	Ha	PA	RC	DH	CA	RSPInv	REE	EFS	A / MP _v	A / MP _a	Cult	Rec
Ejemplos de funciones ecológicas (NRC 2002)	Indicadores de la función	Efectos de la función														
	<i>Ciclos biogeoquímicos y de nutrientes</i>															
Producción de carbono orgánico	Comunidad biótica equilibrada		X										X			
Contribución a la biodiversidad	Alta riqueza de especies de plantas y animales		X	X	X											
	<i>Mantenimiento del hábitat y cadenas tróficas</i>															
Mantenimiento de la vegetación ribereña	Presencia de un dosel arbóreo		X	X	X		X				X	X	X			
Soporte de poblaciones de vertebrados terrestres	Especies apropiadas tienen acceso a la zona ribereña														X	X
Soporte de poblaciones de vertebrados acuáticos	Migración y mantenimiento de las poblaciones de peces	X												X		X

Las funciones relacionadas con la dinámica hidrológica incluyen el almacenamiento de agua superficial y sedimentos, lo cual favorece la atenuación de los picos de flujo y el desarrollo de la geomorfología fluvial y ribereña (Francis 2006). Esto regula la dinámica hidrológica y reduce los posibles daños por inundaciones, y por lo tanto también controla la erosión de la ribera favoreciendo el desarrollo del suelo y los ciclos biogeoquímicos. Al mismo tiempo, el mantenimiento de la dinámica hidrológica permite el desarrollo de una comunidad vegetal estructurada y diversa, por lo que provee un hábitat adecuado para la comunidad de animales terrestres.

De manera similar, los ecosistemas ribereños son componentes fundamentales de los ciclos biogeoquímicos, ya que al ser ambientes muy ricos en biomasa de raíces y materia orgánica, presentan una alta diversidad microbiana, la cual soporta una variedad de procesos biológicos que pueden transformar los elementos químicos del suelo (NRC 2002). Por ejemplo, las zonas ribereñas son conocidas por su capacidad de interceptar y retener el exceso de partículas y nutrientes disueltos en el agua (Naiman & Décamps 1997). Esta capacidad se relaciona con la disminución de la velocidad de la escorrentía, la cual reduce la erosión hídrica, facilita la remoción de nutrientes y sedimentos suspendidos y, a veces, de compuestos tóxicos y pesticidas.

Los nutrientes y sedimentos pueden ser transferidos aguas abajo a los sistemas estuarinos, ser devueltos a la atmósfera (Naiman *et al.* 2005), o participar en distintas transformaciones químicas o interacciones biológicas. Así, de manera indirecta, regulan la calidad del agua y finalmente su provisión para el consumo humano. Al mismo tiempo, la presencia de una comunidad vegetal desarrollada favorece el secuestro de carbono que contribuye a la regulación del clima, la provisión de reservorios de biodiversidad y al soporte de cadenas tróficas terrestres y acuáticas, que finalmente redundan en interacciones bióticas y a veces en la provisión de alimento o materias primas de origen animal. Entre los ciclos biogeoquímicos, la producción y la descomposición de hojarasca en los ecosistemas ribereños tiene efectos directos en la retención y el ciclo de nutrientes, así como en los ensamblajes de fauna bentónica (Wallace *et al.* 1999). Además, la hojarasca, la materia orgánica y muchos artrópodos terrestres son consumidos por los invertebrados acuáticos (Sanpera-Calbet *et al.* 2009) y los peces (Nakamo & Murakami 2001), favoreciendo también las cadenas tróficas y las interacciones bióticas.

Las funciones directamente relacionadas con el hábitat y el mantenimiento de las cadenas tróficas son la base de la provisión de alimento y materias primas para los humanos. Al mismo tiempo, el mantenimiento de una vegetación ribereña desarrollada modifica las condiciones microclimáticas, tales como la temperatura, el ambiente lumínico, la humedad y el viento (Chen *et al.* 1999; Meleason & Quinn 2004), las cuales influyen en procesos ecológicos como el crecimiento de las plantas, la respiración del suelo, el ciclo de nutrientes y la selección de hábitat por parte de la fauna. La vegetación ribereña también contribuye a regular el microclima del ecosistema acuático (Meehan 1991; Maridet *et al.* 1998; Opperman & Merenlender 2004) mediante la modificación de la cantidad y calidad de radiación solar que llega al cuerpo de agua, influyendo en la productividad primaria de las plantas acuáticas y en la actividad de los distintos organismos (Naiman *et al.* 2005).

Por otra parte, la vegetación ribereña constituye un corredor para la dispersión y el movimiento de la fauna silvestre (Malanson 1993, Gardali *et al.* 2006), y puede actuar como conductor, filtro o barrera en el flujo de información de los organismos. Así, la vegetación puede “absorber” los sonidos, dificultar la visión y controlar el movimiento direccional de compuestos químicos (Naiman *et al.* 2005). Estas funciones afectan no solamente a la provisión de hábitat terrestre y acuático, sino también a las interacciones bióticas. La vegetación de las riberas también suele tener un importante valor cultural, proporcionando sitios para el asentamiento humano cerca de los puertos, proximidad a las fuentes de agua y oportunidades para la recreación basada en el uso del agua, además de su inherente valor estético (Malanson 1993; NRC 2002).

Todos estos SE dependen de manera directa del mantenimiento de las funciones ecológicas de estos ecosistemas. Sin embargo, como se explicó anteriormente, muchas veces resulta difícil definir el límite con el ecosistema terrestre debido a su heterogeneidad intrínseca (Naiman & Décamps 1997). Por esta razón, la delimitación de franjas ribereñas de un ancho mínimo ha sido un tema de importante discusión en las estrategias de conservación o restauración de las riberas. Se ha sugerido que una franja mínima de 30 metros de ancho en la mayoría de los casos podría sostener estas funciones, aunque debería ser aún mayor en el caso de pendientes pronunciadas (Wenger 1999). Esta franja debería extenderse a lo largo de cauces permanentes y temporales.

Por otro lado, excepto por la provisión y soporte de biodiversidad, algunos de los SE que proporcionan los ecosistemas ribereños pueden ser satisfechos por

la tecnología, como son los casos de los reservorios de agua para mitigar inundaciones y las plantas de tratamiento de aguas residuales. Sin embargo, estas substituciones están dirigidas a una única función en vez de a las múltiples funciones que las riberas pueden desarrollar simultáneamente con ningún o poco costo para la sociedad (NRC 2002). Por esta razón, es prioritaria y resulta redituable la conservación de los ecosistemas naturales y su restauración en caso de degradación, en lugar de aplicar estrategias tecnológicas de mitigación y substitución.

Perturbaciones, degradación y destrucción

Los ecosistemas ribereños son inherentemente resilientes a las perturbaciones (Richardson *et al.* 2007). Existen dos tipos principales de perturbaciones: las ocasionadas por procesos y fenómenos naturales y las que suceden como consecuencia a las acciones del humano (antrópicas). Las perturbaciones naturales, en general, afectan de forma negativa y de manera temporal sus funciones ecológicas pero resultan beneficiosos en el largo plazo, mientras que las antrópicas las debilitan al impedir su recuperación natural (Naiman *et al.* 2005). Otra diferencia principal entre estos dos tipos de perturbaciones es la magnitud de sus impactos. Aún cuando los fenómenos naturales pueden tener implicaciones ecológicas importantes, las consecuencias de las actividades humanas generalmente son más drásticas, amplias e irreversibles. Las perturbaciones antrópicas que afectan a estos ecosistemas pueden agruparse en cuatro principales tipos (Naiman *et al.* 2005): afectación de la dinámica hidrológica de la cuenca, contaminación, cambio de uso del suelo y cambio climático (**Tabla 1.2**). Cada uno de estos tipos tiene tanto efectos comunes como específicos en el ecosistema ribereño y se describen a continuación.

La perturbación antrópica más importante es la alteración del régimen hidrológico de la cuenca, debido a que amenaza la sustentabilidad ecológica de la llanura de inundación (Naiman *et al.* 2002; Nilsson & Svedmark 2002).

La canalización, el drenado y la construcción de diques o presas alteran los patrones de inundación y aíslan la zona ribereña del río, afectando el transporte de sedimentos (Richardson *et al.* 2007), reduciendo los flujos laterales de agua y materiales. Un canal de río que se desconecta de su área ribereña pierde la capacidad de almacenar agua y sedimentos y, por lo tanto, pierde la mayor parte de sus funciones ecológicas, afectando también las oportunidades estéticas,

recreativas y otras características con valor humano (NRC 2002). A largo plazo esto detiene la formación de nuevos hábitats y la modificación de los procesos sucesionales, un proceso conocido como “aterramiento” (Naiman *et al.* 2005).

Tabla 1.2. Principales perturbaciones de origen antrópico, clasificados según Naiman *et al.* 2005, de los ecosistemas ribereños y algunas de sus consecuencias. Fuente: Meli *et al.* (2013a).

Factor ambiental	Principales efectos
Dinámica hidrológica	
Régimen de flujos	Alteración de la composición de especies y del proceso sucesional.
Presas y embalses	Alteración de la dinámica hidrológica (lótico a léntico); inundación aguas arriba de la presa; alteración de los flujos de nutrientes, sedimentos y temperatura aguas abajo.
Diques	Aislamiento del río y de la llanura de inundación y, en consecuencia, reducción de la conectividad hidrológica lateral y vertical; limitación de la migración del canal; alteración de la trayectoria sucesional de la comunidad de la ribera.
Canalización y drenajes	Disminución del nivel de la napa freática; desecación causando aterramiento y cambios en la composición de especies; posible disminución de la biodiversidad.
Retracción	Disminución del nivel de la napa freática; alteración de los regímenes de flujo; disminución de la recarga aluvial de acuíferos; simplificación del sistema.
Contaminación	
Nutrientes	Incremento en la productividad; cambios en la composición de especies (hacia más tolerantes); cambios en los procesos redox por la elevada carga orgánica.
Materiales tóxicos y lluvia ácida	Disminución de la productividad y de la biodiversidad; simplificación del sistema; cambios en la comunidad de especies (hacia más tolerantes).
Clima	
Precipitación	Modificación completa del régimen de flujos, los intercambios de agua superficial-subsuperficial y la morfología y la estabilidad del cauce.
Temperatura	Cambios en los patrones espaciales y la fenología de las especies de la ribera.
Uso del suelo	
Pérdida o transformación de la cobertura vegetal	Modificación del albedo y de la regulación del microclima; disminución de sombra causando altos niveles de radiación solar. Aumento de las tasas de erosión del suelo y pérdida de fertilidad; mayor aporte de sedimentos, nutrientes, pesticidas y contaminantes difusos a los cuerpos de agua que resultan en una menor calidad del agua. Altas concentraciones de materia orgánica, pérdida de detritos de zonas ribereñas, aporte excesivo de hojarasca; altos aportes de carbón orgánico disuelto y otros elementos (nitrógeno y fósforo) que pueden llevar a la eutrofización de los cauces. Menor efecto de amortiguamiento y regulación de la temperatura. Reducción o desaparición del hábitat natural, pérdida de biodiversidad y establecimiento de especies exóticas.
Especies invasoras	Introgresión e hibridización, incremento de la competencia por el espacio y los recursos; reducción de la biodiversidad.
Manejo de los recursos naturales	Frecuentemente altera las trayectorias sucesionales y la composición de especies de la comunidad ribereña.

La contaminación, por su parte, se puede deber a un exceso de nutrientes (típicamente provenientes de fertilizantes agrícolas) o a compuestos tóxicos, tanto de fuentes puntuales como difusas (es decir, aguas negras o procedentes de actividades industriales). Dependiendo del tipo de contaminante y de su régimen

(concentración, frecuencia de ingreso, etc.) se altera el ensamblaje de las comunidades, la productividad primaria y las condiciones físicas y químicas del suelo. Si los contaminantes alcanzan el curso de agua, afectan su calidad y eventualmente también la calidad de las aguas abajo.

El cambio de uso del suelo determina la pérdida de hábitat natural y de biodiversidad, así como la modificación de la composición específica de las comunidades, lo que favorece la invasión de especies exóticas (Richardson *et al.* 2007). Al disminuir la productividad primaria, y consecuentemente la cantidad de hojarasca que ingresa al ecosistema acuático, ocurren cambios significativos en la abundancia y biomasa de los insectos acuáticos, lo cual afecta directamente a las redes tróficas (Naiman *et al.* 2005). Otro importante efecto es la alteración de los patrones de temperatura (Meleason & Quinn 2004), un factor crítico que regula los procesos biológicos, ya que la vegetación influye en la temperatura del agua del arroyo o río. Finalmente, si las actividades humanas afectan a la vegetación ribereña, modifican de forma relevante las cantidades y la relación entre los nutrientes del suelo, del agua y de la atmósfera (Melillo *et al.* 2003), así como la deposición de sedimentos y la eutrofización (Patten 1998), alternado la capacidad de transportar, retener y procesar contaminantes y elementos tóxicos (Sweeney *et al.* 2004). En los trópicos, por ejemplo, la tala incrementa dramáticamente el aporte de sedimentos a los cuerpos de agua; empero, una vez que la cubierta vegetal se restablece y forma acahuals o bosques secundarios jóvenes, las tasas de erosión por lo general se revierten a las condiciones originales en pocos años, normalmente no más de veinte (Douglas *et al.* 1993). Podemos concluir que las alteraciones del ecosistema ribereño tienen efectos ecológicos que pueden extenderse a toda la cuenca del río (Tabacchi *et al.* 1998) e implican la pérdida de los SE que estos ecosistemas proveen (Sweeney *et al.* 2004).

Por último, el clima actúa a escala local y regional mediante la afectación de los regímenes de precipitación y de temperatura, y es la perturbación más difícil de monitorear. Puede tener impacto en los procesos hidrológicos a escala de la cuenca, influyendo en la cantidad y en la circulación de la escorrentía, y en consecuencia en la frecuencia y magnitud de las inundaciones, en los regímenes de aguas subterráneas y en los suelos. Estos cambios hidrológicos, a su vez, influyen en el régimen de transporte de sedimentos (Steiger & Gurnell 2003). Además, debido a que los requisitos para la germinación y el crecimiento de las diferentes especies son muy sensibles al microclima y al régimen hidrológico, las variaciones en el clima pueden afectar profundamente la composición de la comunidad vegetal.

Restauración ecológica

Aunque los ecosistemas ribereños no siempre presentan una inundación periódica (Malanson 1993) en general podemos considerarlos como humedales (*sensu* Ramsar 2006) La restauración de los ecosistemas ribereños y de otros tipos de humedales es un tema de gran relevancia y su representación en la literatura científica ha aumentado considerablemente a lo largo de los años desde la década de los 90s (**Fig. 1.2**).

Este aumento de investigación es consistente con las políticas públicas nacionales e internacionales y, en particular, con los objetivos del Plan Estratégico del Convenio de la Diversidad Biológica para el año 2020, que persigue la restauración de al menos el 15% de los ecosistemas degradado del planeta (CBD 2012).

Sin embargo, no siempre estas acciones se concentran en la recuperación de SE. Recientemente un estudio global ha mostrado que los humedales degradados después de la restauración ecológica recuperan la mayor parte de su biodiversidad pero no de sus SE.

Aunque los procesos hidrológicos se recuperan inmediatamente, la estructura biológica y los procesos biogeoquímicos se mantienen por debajo de lo observado en humedales naturales (77 y 74% respectivamente), aún 100 años después de la restauración (Moreno-Mateos *et al.* 2012). Así, los distintos tipos de humedales podrían responder diferencialmente a la restauración dependiendo de la tasa a la cual el proceso que subyace en el servicio prestado se recupera, pero también por las diferencias en las condiciones biofísicas que los dominan. Sin embargo, se observa cierta variación relacionada con su ecología y dinámica. Por ejemplo, los humedales con mayor intercambio hidrológico se recuperan más rápidamente que los que no reciben un flujo externo de agua (por ejemplo,

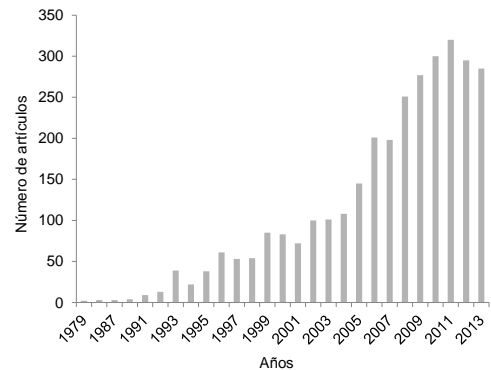


Fig. 1.2. Número de artículos publicados en revistas científicas sobre restauración de humedales a lo largo del tiempo que responden a la siguiente combinación de palabras clave: "ecosystem AND services". Fuente: ISI Web of Knowledge; acceso el 26 de noviembre de 2013.

recuperación en humedales ribereños y estuarinos pero no en los lacustres; Moreno-Mateos *et al.* 2012). Los resultados específicos obtenidos en los distintos ecosistemas podrían deberse también al tiempo que transcurre desde la implementación de la restauración, nivel de degradación inicial y factores que operan en ellos. Esta variación enfatiza la necesidad de acciones de restauración orientadas a la especificidad de cada tipo de humedal.

La degradación de los ecosistemas naturales afecta a su estructura y funcionamiento y, al mismo tiempo, implica una pérdida de su biodiversidad y de los SE que proveen. Debido a esta situación se ha planteado la necesidad de implementar acciones de restauración, enfocadas no solamente a recuperar la estructura y la composición de especies, sino también sus funciones y, en definitiva, su biodiversidad y provisión de SE (Rey-Benayas *et al.* 2009).

En el contexto de la restauración ecológica, cualquier mejora o recuperación de los componentes o el funcionamiento de un ecosistema debería redundar en la recuperación de los SE que dicho ecosistema provee. La recuperación de la vegetación ribereña es un factor fundamental para el restablecimiento de los servicios de estos ecosistemas.

El restablecimiento de la vegetación o “revegetación” (por su término *revegetation* en inglés) es una herramienta muy extendida en la restauración ecológica, pero en muchos ecosistemas, como en el caso de los bosques tropicales húmedos, la gran diversidad regional de especies hace que sea difícil identificar efectivamente las especies clave para ser utilizadas en un proyecto de restauración. Por lo tanto, se necesita un enfoque sistemático o protocolo para detectar y seleccionar la más amplia gama posible de especies nativas para su potencial inclusión en los proyectos de restauración (Knowles & Parrotta 1995). Esta selección a veces requiere el seguimiento de cientos de especies durante varios años (Knowles & Parrotta 1995; Blakesley *et al.* 2002a, 2002b; Elliott *et al.* 2003). Sin embargo, los proyectos de restauración por lo general requieren resultados a corto plazo y tienen recursos económicos limitados. Por lo tanto, la generación de una lista de especies clave para la revegetación (Brudvig & Mabry 2008) debe dirigir el primer paso en los esfuerzos de restauración.

En las acciones de revegetación, distinguir las especies que se pueden restaurar pasivamente por medio de la sucesión secundaria o regeneración natural de aquellas que requieren restauración activa o introducción no es una decisión trivial. En muchos casos los ecosistemas tropicales húmedos pueden recuperarse

con poca o ninguna intervención humana cuando el suelo no ha sido severamente degradado (González-Espinosa *et al.* 2007). En estos casos, "el cese de las actividades que están causando la degradación o la prevención de la recuperación" (restauración pasiva, Kauffman *et al.* 1997) es suficiente para impulsar la recuperación del ecosistema, y puede ser considerado como el primer paso en la restauración ecológica (Rey-Benayas *et al.* 2008). Sin embargo, si bien la restauración pasiva a veces puede ser suficiente para algunas especies, otras necesitan restauración activa. Distinguir las especies que se pueden restaurar pasivamente de las que requieran restauración activa puede reducir considerablemente el costo y el esfuerzo de un proyecto de restauración (Meli *et al.* 2013b).

Aunque las especies seleccionadas para la restauración sean las adecuadas, varios factores pueden limitar el restablecimiento de la vegetación en las riberas. En los ecosistemas tropicales húmedos son factores críticos la ausencia de dispersión de semillas (Widjeven & Buzee 2000, Zimmerman *et al.* 2000) y su depredación (García-Orth & Martínez-Ramos 2008), la herbivoría y la competencia con los pastos (Midoko-Iponga *et al.* 2005, Parsons *et al.* 2007). La introducción deliberada de árboles podría mitigar estas limitaciones de la regeneración natural. Además, estas plantas pueden tener un efecto facilitador sobre el establecimiento de otras especies al mejorar las condiciones microambientales (Meli & Dirzo 2013) y edáficas (Rhoades *et al.* 1998), así como al reducir la cobertura de los pastos (Zimmerman *et al.* 2000), sobre todo si están compuestos por especies exóticas persistentes como *Cynodon* sp., *Echinochloa* sp. y *Brachiaria* sp., entre otras. El establecimiento exitoso y el crecimiento de estos árboles trasplantados permitirán el desarrollo de una comunidad vegetal más estructurada y diversa, al mismo tiempo que aumentará la biomasa vegetal (productividad primaria, fijación de carbono). Esto favorecerá la modificación del microclima (menor amplitud térmica e insolación, mayor humedad relativa) para el establecimiento de nuevas especies (Meli & Dirzo 2013). Al mismo tiempo, la presencia de estos árboles será atractiva para la fauna silvestre, como las aves (Gardali *et al.* 2006) y pequeños mamíferos. Además, es de esperar una recuperación de la condición del suelo y de las funciones relacionadas con los ciclos biogeoquímicos tales como la producción y la descomposición de la hojarasca.

La restauración ecológica de los ecosistemas ribereños puede enfocarse en la dinámica hidrológica, pero también en la recuperación de la estructura del cauce o de la comunidad vegetal, así como de algunos procesos funcionales como la

filtración y la difusión de contaminantes y sedimentos (Naiman *et al.* 2005). Para ello, es necesaria la investigación y sistematización de experiencias, cuyo enfoque principal sea la recuperación de los SE que aportan los sistemas ribereños.

Información analizada en esta Tesis doctoral

Para realizar esta Tesis doctoral se ha trabajado con dos tipos de datos: (1) una base de datos global extraída de la literatura científica y (2) datos de campo de un estudio de caso, el sistema ripario del municipio Marqués de Comillas, localizado en el Estado de Chiapas (México), que se describe brevemente en la siguiente sección.

La **base de datos global** se describe con detalle en el **capítulo 2**. No obstante, se adelanta aquí que incluye información de ocho tipos de ecosistemas que representan humedales palustres, lacustres y estuarinos muestreados en 62 sitios del mundo. Entre estos ecosistemas, los ríos y arroyos son los mejor representados y, en conjunto, constituyen el 30% de los trabajos de restauración incluidos en la base de datos, mientras que los menos representados son los deltas y las praderas inundables (**Fig. 1.3**).

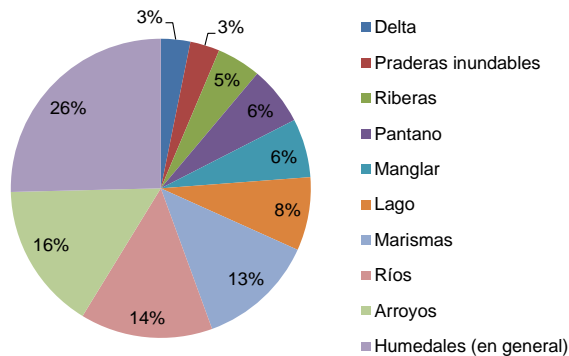


Fig. 1.3. Proporción de los distintos tipos de ecosistemas utilizados en el meta-análisis global del capítulo 2.

Esta base de datos se analizó mediante un meta-análisis que contrastó los efectos de la restauración ecológica en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en humedales degradados, restaurados y naturales (**Fig. 1.4**).



Fig. 1.4. Ejemplo de un humedal estuarino (manglar) degradado (a), uno restaurado (b) y uno en condiciones naturales (c). El capítulo 2 compara la provisión de biodiversidad y de servicios ecosistémicos en humedales restaurados respecto a los degradados y en humedales restaurados respecto a los de referencia.

Como se indicó, los datos de campo analizados corresponden al **sistema ripario del municipio Marqués de Comillas**, localizado en el estado de Chiapas, México (**Fig. 1.5**), y son analizados en los **capítulos 3 a 5**.

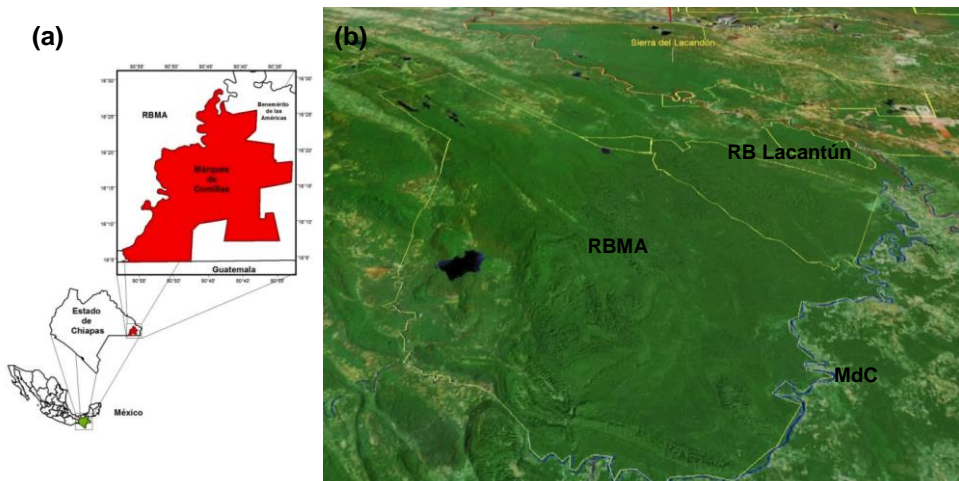


Fig. 1.5. (a) Ubicación geográfica del municipio Marqués de Comillas, Chiapas, México. (b) Imagen satelital (año 2009) que muestra la ubicación y diferencia de cobertura arbórea en las Reservas de la Biosfera Montes Azules y Lacantún, y en Marqués de Comillas.

Marqués de Comillas (16°54'N, 92°05'W) limita al norte y al este con el municipio Benemérito de las Américas, al sur con Guatemala y al oeste y suroeste con la Reserva de la Biosfera Montes Azules, cuyo límite es el río Lacantún. Tiene una extensión de 92.946 hectáreas y cuenta con 9.856 habitantes distribuidos en 27 comunidades, con una densidad de 12 habitantes por km² (INEGI 2010). La temperatura media anual de 25°C. La precipitación media anual es de unos 3.000 mm, que se concentra entre los meses de junio y septiembre, con mínimos en

marzo y abril. Debido a diferencias en el tipo de suelo, la topografía y la compleja red de escorrentía superficial (Siebe *et al.* 1995), en el área existen diversos tipos de vegetación característicos de los ecosistemas tropicales, aunque predominan las selvas altas y medianas perennifolias (Dirzo 1991).

Estas selvas (**Fig. 1.6**) son de una alta importancia biológica y ecológica ya que buena parte son inundables, característica que no existe en otra parte del país. Además, son el hábitat de especies que no se encuentran en otras selvas de México, como el armadillo centroamericano (*Cabassous centralis*), el águila monera (*Morphnus guianensis*) y varias mariposas como *Agrias aedon rodriguezii*, *A. amydon lacandonia*, *Bolboneura sylphis lacandonia* y *Pherrhybris pamelajulensis*, entre otras especies (Carabias *et al.* 2011).



Fig. 1.6. (a) Vista panorámica del río Lacantún y la selva alta perennifolia. (b) Arroyo con vegetación prístina en la Reserva de la Biosfera Montes Azules.

En Marqués de Comillas las propiedades son mayoritariamente ejidos, es decir, núcleos agrarios con un manejo comunitario de la tierra. Los primeros ejidos se establecieron en este municipio a principios de la década de los 70s, siguiendo una lógica de colonización del trópico húmedo y de la frontera sur del país promovida por el Gobierno (González-Ponciano 1996).

Esta colonización estableció asentamientos humanos de manera espontánea y desordenada (De Vos 2002) y desencadenó un proceso de deforestación y fragmentación de los ecosistemas (De Jong *et al.* 2000) que produjo el paisaje fragmentado actual, consistente en una matriz agropecuaria donde aún existen importantes remanentes de selva (Mendoza & Dirzo 1999). La

deforestación en Marqués de Comillas también afecta a la vegetación ribereña, lo que determina alteraciones importantes de este tipo de hábitat (**Fig. 1.7**) (Ramírez Martínez 2010).

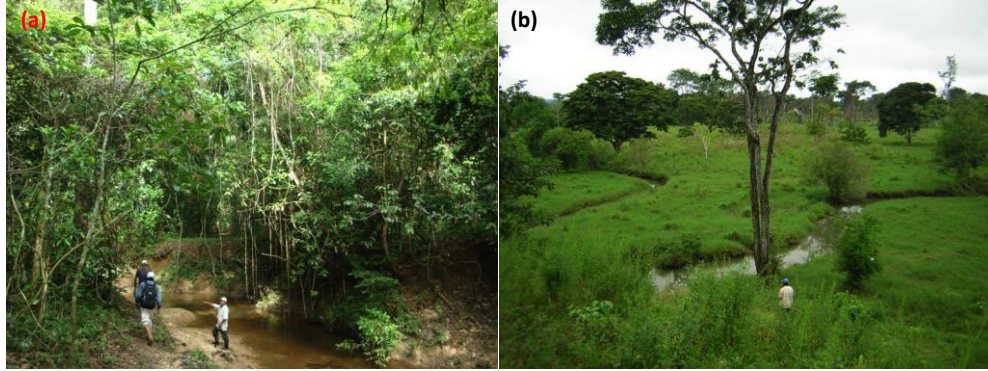


Fig. 1.7. Arroyo con vegetación ribereña típica conservada (a) y arroyo deforestado (b) en Marqués de Comillas.

Objetivos e hipótesis

La presente tesis doctoral tiene como objetivo general evaluar los efectos de la restauración ecológica en la provisión de biodiversidad y servicios de ecosistemas ribereños y de otros humedales a escala global y, por otro lado, identificar especies arbóreas nativas y factores ambientales limitantes que pueden ser relevantes en la restauración activa de ecosistemas ribereños tropicales degradados.

Los objetivos particulares son los siguientes:

1. Evaluar los cambios en la biodiversidad y en el aporte de servicios ecosistémicos producidos por la restauración ecológica de ecosistemas ribereños y otros humedales del mundo. Nuestra hipótesis de partida plantea que la restauración de humedales degradados aumenta la biodiversidad y el aporte de servicios ecosistémicos, pero no necesariamente hasta el nivel encontrado en humedales naturales (Rey-Benayas *et al.* 2009, Moreno-Mateos *et al.* 2012).
2. Proponer un protocolo de selección de especies leñosas nativas útiles para la restauración activa de ecosistemas ribereños que combine criterios ecológicos, sociales y técnicos.

3. Identificar especies leñosas nativas de bosques riparios tropicales que pueden ser restauradas de forma pasiva, es decir, a través de su regeneración natural, y aquellas que deben ser restauradas de forma activa, es decir, a través de la siembra directa de semillas o trasplante de plantas.
4. Evaluar experimentalmente la importancia de factores abióticos y bióticos que podrían limitar el desempeño (supervivencia y crecimiento) de diferentes especies leñosas nativas trasplantadas y por ende la restauración de ecosistemas ribereños tropicales degradados. Partimos de la hipótesis de que la descompactación del suelo y la eliminación de la vegetación herbácea, pre-existente en el ecosistema degradado, aumentará la supervivencia y el crecimiento de las plantas trasplantadas (Román Dañobeytia *et al.* 2007; Meli & Dirzo 2013).

Esta Memoria de Tesis Doctoral comprende siete capítulos (**Tabla 1.4**). El presente **capítulo 1** es una introducción general que, en su mayor parte, reproduce un trabajo de revisión y síntesis de Meli *et al.* (2013a) publicado como un capítulo de libro.

Tabla 1.4. Resumen de los capítulos de los que consta la presente memoria de Tesis Doctoral y las publicaciones en forma de artículos científicos a los que ha dado lugar cada capítulo presentado.

Capítulo	Comunidad de estudio	Método	Análisis principales	Publicación
Capítulo 1. Introducción general.	No aplica.	Revisión cualitativa	No aplica	Meli <i>et al.</i> (2013a). En: Lara, A. <i>et al.</i> (eds.), <i>Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe</i> , Red ProAgua-CYTED, Valdivia, pp. 39 - 58.
Capítulo 2. La restauración aumenta la biodiversidad y los servicios de humedales pero los resultados dependen del contexto: Un meta-análisis	Humedales palustres, lacustres estuarinos y ribereños (escala global)	Meta-análisis	Modelo categórico de efectos aleatorios	Meli <i>et al.</i> (2014a). <i>Plos One</i> , en revisión.

Tabla 1.4. Cont.

Capítulo	Comunidad de estudio	Método	Análisis principales	Publicación
Capítulo 3. Combinando criterios ecológicos, sociales y técnicos en la selección de especies para la restauración de bosques tropicales.	Comunidad arbórea de los bosques ribereños en Marqués de Comillas (escala local)	Muestreos de vegetación en campo Talleres participativos. Propagación de especies en vivero.	Índice de Valor de Importancia. Correlación de Spearman. Métodos básicos de normalización de datos.	Meli <i>et al.</i> (2014b). <i>Applied Vegetation Science</i> , doi/10.1111/avsc.12096/abstract.
Capítulo 4. Selección de especies para la restauración pasiva y activa en el Sur de México	Comunidad arbórea de los bosques ribereños en Marqués de Comillas (escala local)	Muestreos de vegetación en campo	Índice de Valor de Importancia. Correlación de Spearman	Meli <i>et al.</i> (2013b). <i>Restoration Ecology</i> 21:163-165.
Capítulo 5. La remoción de pastos, pero no el roturado del suelo, aumentan el establecimiento de plántulas de especies arbóreas en pastizales tropicales ribereños.	Riberas degradadas de Marqués de Comillas (escala local).	Experimento de revegetación con especies arbóreas nativas	Modelos generalizados. Modelo logístico binomial	Meli <i>et al.</i> in prep.
Capítulo 6. Restauración de la biodiversidad y servicios ecosistémicos ribereños: estatus actual, aspectos críticos y recomendaciones para paisajes tropicales (Discusión general).				
Capítulo 7. Conclusiones.				

Los **capítulos 2 a 5** reproducen íntegramente el contenido de artículos científicos publicados o en revisión en diferentes revistas internacionales. Como estos artículos se presentan en inglés, en cada capítulo-artículo se ha añadido un resumen en español. Finalmente, se incluye una discusión general (**capítulo 6**) y las conclusiones más relevantes de los resultados de esta investigación (**capítulo 7**).

Literatura citada

- Boyd, J., Banzhaf, S., 2007. What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics* 63:616-626.
- Carabias, J., de la Maza, J., Landa, R., Meli, P., Mohar, A., Ramírez, C., Rodríguez, Y., Rojas, S., 2011. Usumacinta. Bases para una política de sustentabilidad ambiental. IMTA - Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C., México DF.
- Catterall, C.P., Piper, S.D., Bunn, S.E., Arthur, J.M., 2001. Flora and fauna assemblages vary with local topography in a subtropical eucalypt forest. *Austral Ecology* 26:56-69.
- Convenio sobre la diversidad biológica (CDB), 2012. Conferencia de las partes en el convenio sobre la diversidad biológica, Undécima reunión Hyderabad, India. Disponible en

- www.cbd.int/doc/decisions/cop-11/cop-11-dec-03-es.pdf.
- CCAD, 2002. El Corredor Biológico Mesoamericano. Una plataforma para el desarrollo sostenible regional. Comisión Centroamericana de Medioambiente y Desarrollo, Serie Técnica 01.
- Chazdon, R., Careaga, S., Webb, C., Vargas, O., 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73:331-347.
- Chen, J.Q., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brososfske, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, B.J., 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49:288-297.
- Corenblit, D., Steiger, J., Gurnell, A.M., Tabacchi, E., Roques, L., 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Process & Landforms* 34:1790-1810.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- De Jong, B.H.J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M., 2000. Carbon flux and patterns of land- use/ land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29:504-511.
- de Vos, J., 2002. *Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1950 - 2000*, Fondo de Cultura Económica, México.
- Dirzo, R., 1991. La vegetación, exuberancia milenaria. En: *Lacandonia, el último refugio*, Agrupación Sierra Madre-UNAM, México DF, México, pp. 52-74.
- Douglas, I., Greer, T., Bidin, K., Spilsbury, M., 1993. Impacts of rainforest logging on river systems and communities in Malaysia and Kalimantan. *Global Ecology and Biogeography Letters* 3:245-252.
- Fisher B., R.K. Turner, P. Morling. 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68:643- 653.
- Francis, R., 2006. Allogenic and autogenic influences upon riparian vegetation dynamics. *Area* 38:453-464.
- García-Orth, X., Martínez Ramos, M., 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16:435-443.
- Gardali, T., Holmes, A.L., Small, S.L., Nur, N., Geupel, G.R., Golet, G.H., 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forests on the Sacramento River, California, U.S.A. *Restoration Ecology* 14:391-403.
- González Ponciano, J., 1996. Marqués de Comillas: cultura y sociedad en la selva fronteriza México-Guatemala. En: Viqueira JP y Ruz MH (coord.), *Chiapas los rumbos de otra historia*. UNAM-CIESAS, México, pp. 425-444.
- Gregory, S., Swanson, V.F.J., McKee, W.A., Cummings, K.W., 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *Bioscience* 41:540-551.
- Hupp, C.R., Osterkamp, W.R., 1996. Riparian vegetation and fluvial geomorphic processes. *Geomorphology* 14:277-295.
- Ibarra Manríquez, G., Martínez Ramos, M., Oyama, K., 2001. Seedling functional types in a lowland rainforest in Mexico. *American Journal of Botany* 88:1801-1812.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática), 2010. XIII Censo General de Población y Vivienda 2010, México.
- INE, 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules México. México. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación, Instituto Nacional de Ecología.
- Landers, D.H., 1997. Riparian restoration: current status and the reach to the future. *Restoration Ecology* 5:113-121.
- Malanson, G.P., 1993. *Riparian landscapes*. Cambridge Studies in Ecology Series. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maridet, L., Wasson, J.G., Philippe, M., Andros, C., Naiman, R.J., 1998. Riparian and morphological controls in structuring the macroinvertebrate stream community. *Archiv für Hydrobiologie* 144:61-85.
- Meehan, W.R., 1991. Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. *American Fisheries Society* 19:1-15.
- Meleason, M.A., Quinn, J.M., 2004. Influence of riparian buffer width on air temperature at Whangapoua Forest, Coromandel

- Peninsula, New Zealand. *Forest Ecology and Management* 191:365–371.
- Meli P., Carrasco Carballido, V., 2008. Environmental restoration in a tropical rainforest in Mexico. *Ecological Restoration* 26:294-295.
- Meli P., Dirzo, R., 2013. Effects of grasses on sapling establishment and the role of transplanted saplings on the light environment of pastures: implications for tropical forest restoration. *Applied Vegetation Science* 16:296-304.
- Meli, P., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., Ruiz, L., Martínez Ramos, M., 2013a. Restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En: A. Lara, P. Laterra, R. Manson, G. Barrantes (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe*, Red ProAgua-CYTED, Valdivia, pp. 39-58.
- Meli, P., Martínez Ramos, M., Rey Benayas, J.M., 2013b. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. *Restoration Ecology* 21:163-165.
- Meli, P., Rey Benayas, J.M., Balvanera, P., Martínez-Ramos, M., 2014a. Ecological restoration of wetlands enhances biodiversity and ecosystem services. *Plos One* en revision.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M., Rey-Benayas, J.M., Carabias, J., 2014b. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science*, doi/10.1111/avsc.12096/abstract.
- Melillo J.M., C.B. Field, B. Moldan. 2003. *Interactions of the major biogeochemical cycles*. SCOPE 61. Island Press, Washington DC.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity & Conservation* 8:1621-1641.
- Midoko-Iponga, D., Krug, C.B., Milton, S.J., 2005. Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: Implications for restoration of Renosterveld shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16:685-692.
- Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A., Yockteng, R., 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biology* 10. doi: 10.1371/journal.pbio.1001247
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, R.G., Fonseca, G.A.B., Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Naiman, R.J., Décamps, H., 1990. The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. *Man and the Biosphere Series*. Unesco. Paris.
- Naiman, R.J., Décamps. H., 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:621–658.
- Naiman, R.J., Décamps, H., Pollock, M., 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* 3:209-212.
- Naiman, R.J., Décamps, H., McClain, M.E., 2005. *Riparia. Ecology, conservation, and management of streamside communities*. Elsevier Academic Press, London.
- Nakano, S., Murakami, M., 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:166–170.
- Nilsson, C., Svedmark, M., 2002. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes: riparian plant communities. *Environmental Management* 30:468–480.
- NRC, 2002. *Riparian areas: functions and strategies for management*. Washington D.C., National Academy Press. Committee on Riparian Zone Functioning and Strategies for Management, Water Science and Technology Board, National Research Council. Disponible en: <http://www.nap.edu/catalog/10327.html>
- Opperman, J.J., Merenlender, A.M., 2004. The effectiveness of riparian restoration for improving instream fish habitat in four hardwood-dominated California streams. *North American Journal of Fisheries Management* 24:822 - 834.
- Parsons, M.H., Lamont, B.B., Koch, J.M., Dods, K., 2007. Disentangling competition, herbivory, and seasonal effects on young plants in newly restored communities. *Restoration Ecology* 15:250-262.
- Patten, D.T., 1998. Riparian ecosystems of semi-arid North America: diversity and human impacts. *Wetlands* 18:498–512.
- Pennington, T., Sarukhán, J., 2005. *Árboles tropicales de México: Manual para la identificación de las principales especies*. UNAM - Fondo de Cultura Económica, México DF.
- Quintana-Ascencio, P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G., Martínez-Ico, M., 1996. Soil seed bank and regeneration of tropical

- rain forest milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28:192-209.
- Ramírez-Martínez, C., 2010. Efectos de la desaparición de la selva sobre ambientes acuáticos. En: Chediack S. (comp.), *Monitoreo de biodiversidad y recursos naturales ¿para qué?*, Serie Diálogos/Número 3, Colección Corredor Biológico Mesoamericano, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF.
- Ramsar, 2006. The Ramsar Convention Manual: a guide to the convention on wetlands (Ramsar, Iran, 1971), 4th ed. Gland, Switzerland. Ramsar Convention Secretariat.
- Rapport, D.J., Whitford, W.G., 1999. How ecosystems respond to stress. *BioScience* 49:193-203.
- Rhoades C.C., G.E. Eckert, D.C. Coleman. 1998. Effect of pasture trees on soil nitrogen and organic matter: implications for tropical montane forest restoration. *Restoration Ecology* 6:262-270.
- Richards, K., 2004. *Rivers: form and process in alluvial channels*. University Press, Cambridge.
- Richardson, D.M., Holmes, P.M., Esler, K.J., Galatowitsch, S.M., Stromberg, J.C., Kirkman, S.P., Pysek, P., Hobbs, R.J., 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13:126-139.
- Román Dañobeytia, F.J., Levy Tacher, S., Perales Rivera, H., Ramírez Marcial, N., Douterlounge, D., López Mendoza, S., 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6:1-8.
- Rot, B.W., Naiman, R.J., Bilby, R.E., 2000. Stream channel configuration, landform, and riparian forest structure in the Cascade Mountains, Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:699-707.
- Ruiz, L., 2011. Herramientas legales para la conservación y restauración de la vegetación ribereña: un estudio de caso en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sabo, J.L., Sponseller, R., Dixon, M. Gade, K., Harms, T., Heffernan, J., Jani, A., Katz, G. Soykan, C., Watts, J., Welter, J., 2005. Riparian zones increase regional species diversity by harboring different, not more species. *Ecology* 86:56-62.
- Sanpera-Calbet, I., Lecerf, A., Chauvet, E., 2009. Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders. *Freshwater Biology* 54:1671-1682.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholts, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, J., 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest al Chajul, Chiapas. Southeast Mexico. En: Proceeding of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3rd Conference on Forest Soils, ISSS-AISS-IBG (D.Simmorangkir, de.) pp 40-58. Mulawarman University Press, Samarinda.
- Steiger, J., Gurnell A.M., 2003. Spatial hydrogeomorphological influences on sediment and nutrient deposition in riparian zones: observations from the Garonne River, France. *Geomorphology* 49:1-23.
- Sweeney, B.W., Bott, T.L., Jackson, J.K., Kaplan, L.A., Newbold, J.D., Standley, L.J., Hession, W.C., Horwitz, R.J., Wolman, M.G., 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101:14132-14137.
- Tabacchi, E., Correll, D.L., Hauer, R., Pinay, G., Planty-Tabacchi, A.M., Wissmar, R.C., 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology* 40:497-516.
- Tabacchi, E., Lambs, L., Guilloy, H., Planty-Tabacchi, A.M., Muller, E., Décamps, H., 2000. Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. *Hydrological Processes* 14:2959-2976.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L., Webster, J.R., 1999. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs* 69:409-442.
- Wenger, S., 1999. A review of the scientific literature on riparian buffer width, extent and vegetation. Office of Public Service & Outreach Institute of Ecology, University of Georgia, Athens, Georgia.
- Wijdeven, S.M.J., Kuzee, M.E., 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8:414-424.
- Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Aide, M.A., 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.

Capítulo 2

Restoration enhances wetland biodiversity
and ecosystem service supply, but results are
context-dependent:
A meta – analysis

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente artículo:

Meli, P., Rey Benayas, J.M., Balvanera, P., Martínez Ramos, M., 2014. Restoration enhances wetland biodiversity and ecosystem service supply, but results are context-dependent: A meta - analysis. *Plos One* en revisión.

La restauración aumenta la biodiversidad y el suministro de servicios ecosistémicos de los humedales, pero los resultados dependen del contexto: un meta - análisis

Resumen

Los humedales son ecosistemas valiosos, porque albergan una gran biodiversidad y proporcionan servicios ecosistémicos fundamentales para la sociedad. Cuando estos ecosistemas sufren algún proceso de degradación, a menudo se implementan acciones de restauración ecológica, para recuperar su biodiversidad y servicios ecosistémicos. Aunque estas acciones de restauración son frecuentes, la evaluación sistemática de su eficacia basada en la evidencia científica es insuficiente. En este trabajo realizamos un meta-análisis de 70 estudios de humedales de todo el mundo con el objetivo de determinar la eficacia de la restauración ecológica y los factores que la afectan. Comparamos una selección de variables indicadoras del éxito de la restauración en humedales degradados respecto a los restaurados y en humedales restaurados respecto a los naturales. Para medir la magnitud del efecto utilizamos la razón de respuesta (*response ratio*) en un modelo categórico de efectos aleatorios. Evaluamos cómo los factores de contexto tales como el tipo de ecosistema, el agente principal de degradación, la acción de restauración, el tipo de diseño experimental y, la edad de la restauración, afectaron la recuperación de la biodiversidad y los servicios. La biodiversidad mostró una excelente recuperación en la mayoría de los estudios, aunque la magnitud de la recuperación dependió del tipo de organismo evaluado. Los humedales restaurados suministraron, en promedio, un 36% más de servicios de provisión, regulación y soporte que los humedales degradados. De hecho, los humedales restaurados mostraron servicios culturales y de provisión similares a los de los humedales naturales. Sin embargo, los niveles de suministro de servicios de soporte y regulación fueron, respectivamente, 16 y 22% menores que en los humedales naturales. La recuperación de la biodiversidad y de los servicios estuvieron correlacionadas positivamente, lo que indica un resultado de doble ganancia de la restauración. La medida en que la biodiversidad y los servicios se recuperaron en los humedales degradados dependió del agente principal de degradación, las acciones de restauración implementadas, el diseño experimental y el tipo de ecosistema. Por el contrario, las diferencias en la recuperación de la biodiversidad y los servicios entre humedales restaurados y humedales naturales dependieron de las acciones de restauración implementadas. Estos resultados

resaltan la importancia de una evaluación integral y multi-factorial para determinar el estado ecológico de los humedales degradados, restaurados y naturales, y así evaluar la eficacia de la restauración ecológica. La investigación futura sobre la restauración de humedales debería buscar la identificación de acciones de específicas para distintos tipos de hábitats.

Palabras clave: degradación; ecosistema de referencia; provisión; recuperación; regulación; soporte.

Restoration enhances wetland biodiversity and ecosystem service supply, but results are context-dependent: A meta-analysis

Abstract

Wetlands are valuable ecosystems because they harbor a huge biodiversity and provide key services to societies. When natural or human factors degrade wetlands, ecological restoration is often carried out to recover biodiversity and ecosystem services (ES). Although such restorations are routinely performed, we lack systematic, evidence-based assessments of their effectiveness on the recovery of biodiversity and ES. Here we performed a meta-analysis of 70 experimental studies in order to assess the effectiveness of ecological restoration and identify what factors affect it. We compared selected ecosystem performance variables between degraded and restored wetlands and between restored and natural wetlands using response ratios and random-effects categorical modeling. We assessed how context factors such as ecosystem type, main agent of degradation, restoration action, experimental design, and restoration age influenced post-restoration biodiversity and ES. Biodiversity showed excellent recovery, though the precise recovery depended strongly on the type of organisms involved. Restored wetlands showed 36% higher levels of provisioning, regulating and supporting ES than did degraded wetlands. In fact, wetlands showed levels of provisioning and cultural ES similar to those of natural wetlands; however, their levels of supporting and regulating ES were, respectively, 16% and 22% lower than in natural wetlands. Recovery of biodiversity and of ES were positively correlated, indicating a win-win restoration outcome. The extent to which restoration increased biodiversity and ES in degraded wetlands depended primarily on the main agent of degradation, restoration actions, experimental design, and ecosystem type. In contrast, the choice of specific restoration actions alone explained most differences between restored and natural wetlands. These results highlight the importance of comprehensive, multi-factorial assessment to determine the ecological status of degraded, restored and natural wetlands and thereby evaluate the effectiveness of ecological restorations. Future research on wetland restoration should also seek to identify which restoration actions work best for specific habitats.

Key words: degradation; provisioning; recovery; reference ecosystem; regulating; supporting.

Introduction

Wetlands harbor significant biodiversity (Ramsar 2006) and supply crucial ecosystem services (ES) (de Groot 1992; Costanza et al. 1997), which are defined as the benefits that people obtain from ecosystems (MEA 2005). ES provided by wetlands include regulating water purification, protecting the ecosystem from soil erosion and effects of flooding, and nursing the early growth of many species essential to oceanic fisheries (**Table 2.1**).

Table 2.1. Principal ecosystem services (ES) supplied by wetlands. ¹MEA (2005).

ES type ¹	Individual ES	Description
Supporting	Biogeochemical cycling	Maintenance of natural exchange or flux of material and energy between living and nonliving components of biosphere, thereby supporting climatic and biological dynamics.
	Biotic interactions	Pollination of wild species or crops; seed dispersal; preservation and maintenance of trophic chains.
	Habitat (terrestrial)	Habitat for resident and transient terrestrial populations (refugia / nursery).
	Habitat (aquatic)	Habitat for resident and transient aquatic populations (refugia / nursery).
Provisioning	Plant food / raw material	The proportion of gross primary production that can be extracted as food or raw materials.
	Animal food / raw material	The proportion of secondary production that can be extracted as food or raw materials.
	Water supply	Filtering, retention and storage of fresh water for human use (domestic, industrial, agriculture).
Regulating	Climate regulation	Regulation of the chemical composition of the atmosphere, global temperature, and other biologically mediated climatic processes at global and regional levels.
	Hydrological dynamics	Regulation of natural hydrological flows, role of land cover in regulating runoff and river discharge, and infiltration; groundwater recharge.
	Water quality	Retention and removal or breakdown of xenic nutrients and compounds; water purification.
	Regulation of extreme events	Capacity and integrity of ecosystem response to environmental fluctuation such as floods or storms, or to other extreme events.
	Regulation of soil fertility and erosion	Soil maintenance and formation, for both natural ecosystems and crops; sediment retention and prevention of erosion; shoreline stabilization; accumulation of organic matter.
	Regulation of invasive species, pests, and diseases	Regulation of invasive species populations; trophic-dynamic regulations of pest populations.
Cultural	Cultural	Contribution by ecosystems to experiences that benefit human population directly or indirectly.
	Recreation	Provision of opportunities for recreational activities.

Although wetlands occupy less than 9% of the Earth's terrestrial surface, they contribute up to 40% of global annual renewable ES (Zedler & Kercher 2005). Despite their importance to human societies, wetlands are rapidly being degraded and destroyed (Zedler & Kercher 2005), threatening the ecosystem and biodiversity on which wetland ES depend.

To compensate for their extensive degradation, wetland restoration has become common practice around the world. Several studies have reported that restoration can recover much of the biodiversity and ES lost due to degradation (Zedler 2000). On the other hand, studies have called into question the effectiveness of wetland restoration, suggesting that its positive impacts depend strongly on factors such as ecosystem type and restoration actions (Zedler & Kercher 2005). For example, some authors have suggested that current wetland restoration methods are too slow and incomplete to allow recovery of biological structure and biogeochemical function (Moreno-Mateos et al. 2012). Therefore the effectiveness of wetland restoration remains controversial, and this is in part because different studies have applied different standards to evaluate outcomes (Zedler 2000). At the same time, most studies evaluating wetland restoration, including a recent meta-analysis (Moreno-Mateos et al. 2012), have not directly assessed ES recovery or how well restoration methods work for diverse types of organisms.

Recovering biodiversity and recovering ES can be regarded as distinct goals of wetland restoration, with a given restoration focusing on one or the other. However, assessing both types of recovery simultaneously is important for several reasons. Biodiversity and ES of restored ecosystems often do not reach pre-degradation levels or the levels of similar natural ecosystems, and recovery of biodiversity may correlate with recovery of ES (Dodds et al 2008; Rey-Benayas et al. 2009). Indeed, recovery of biodiversity may be a prerequisite for recovery of ES (Moreno-Mateos et al. 2012); for instance, increasing biodiversity enhances key ES such as primary productivity (Cardinale et al. 2011) and soil erosion control (Balvanera et al. 2006). Thus, comparable recovery of biodiversity and ES may indicate a win-win outcome for ecosystem and society alike. Additionally, assessments of wetland restoration should consider the context in which the restoration occurs, since restoration effectiveness may strongly depend on the type of ecosystem being restored, its pre-restoration condition, and the factors responsible for its degradation. By analyzing wetland restoration simultaneously in terms of biodiversity and ES, we can identify factors that affect the recovery of

either or both, allowing us to develop recommendations for researchers and practitioners.

To develop an evidence-based approach for planning and assessing wetland restoration, we conducted a meta-analysis of the peer-reviewed literature to address the following four questions: (1) how much biodiversity and (2) how much of ES levels can be recovered through wetland restoration, (3) whether biodiversity and ES recovery correlate, and (4) whether the effectiveness of biodiversity and ES recovery depends on context, including ecosystem type, cause of degradation, restoration action, experimental design, and restoration age. In examining what the literature says on these questions, we hope to inform and improve efforts to restore the biodiversity and ES of degraded wetlands.

Methods

Literature search

We systematically searched the research literature to identify quantitative studies of the effects of ecological restoration on biodiversity and ES of non-marine aquatic and semi-aquatic degraded wetlands. We searched the ISI Web of Knowledge database (www.isiwebofknowledge.com), as it provides access to peer-reviewed studies. We searched studies published between 1970 and 2010 using the following string of search terms: (riparian OR river* OR lake OR mangroves OR marsh OR stream OR wetland) AND (restor* OR re-creat* OR rehabilitat* OR forest* OR reforest* OR afforest* OR plant* OR recover*) AND ((ecosystem OR environment) AND (service OR function*)). Preliminary search results were filtered to include only the following ISI-defined subject areas: “agriculture”, “biodiversity and conservation”, “environmental sciences and ecology”, “fisheries”, “forestry”, “marine and freshwater biology”, “plant sciences”, “water resources”, and “zoology”. This resulted in a list of 1,931 references.

For inclusion in our meta-analysis, studies had to focus on at least one estuarine, lacustrine, palustrine, or riverine wetland, as defined by (Ramsar 2006), as well as report the following information:

- 1) Quantitative assessment of passive restoration (i.e. natural regeneration) or active restoration in terms of variables related to biodiversity and/or to the supply of one or more wetland ES (**Table 2.1**) consistent with the

framework of the Millennium Ecosystem Assessment (MEA 2005), according to which biodiversity underpins all ES;

- 2) Comparison of restored wetland with either degraded or natural wetland;
- 3) Sample size of the reported data and at least a variance estimate of such data.

A total of 70 studies (**Supporting information S1**) satisfied these criteria and were included in our meta-analysis. The number of observations included in each analysis is shown in the corresponding figures.

Database building and effect size estimation

We constructed a computer database in which rows were observations and columns were properties of those observations (**Supporting information S2; Table S1**). For each study we extracted data on the variables used to measure the impacts of restoration (response variables). Separate databases were built for biodiversity and ES response variables. Whether we used one or the other database, or some combination of columns from both of them, depended on the specific question being addressed. Each measurement of restoration impact was recorded as a separate row in the database, even when the measurements came from the same study. Measurements were also recorded separately when the original study assumed spatially independent conditions within the same study site (e.g. measurements made near the shore vs. made on the open water of the same wetland).

We extracted data on type of wetland and ecosystem, the principal causes of degradation, specific restoration action(s) implemented, experimental design used to assess restoration outcomes, and the time elapsed since completion of the last restoration action (restoration age). All variables except restoration age were nominal and assigned to categories specifically created for our analyses (**Supporting information S3**).

Since our meta-analysis included studies differing considerably in response variables and experimental designs, we assessed the effects of restoration on biodiversity and ES relative to a control using response ratios (RRs) as the effect size metric. As an indicator of the outcome of restoration, we calculated RRs of the restored wetlands relative to reference natural wetlands [$\ln(\text{Rest}/\text{Ref})$] and to degraded wetlands [$\ln(\text{Rest}/\text{Deg})$] for each measure of the

biodiversity and ES extracted from the studies. Most response variables were expected to correlate positively with biodiversity or a particular ES; for example, greater biomass was predicted to mean a higher level of supporting or provisioning ES. However, some response variables were predicted to correlate negatively with biodiversity or ES; for example, a greater concentration of a water or soil contaminant or a greater abundance of non-native species were predicted to reduce, respectively, provisioning ES and biodiversity. In these cases we inverted the sign of the RR (**Supporting information S2**).

We performed separate analyses to compare restored and degraded wetlands and to compare restored and natural wetlands (Rey-Benayas et al. 2009) (**Supporting information S3**). RR calculations and statistical analyses were performed using MetaWin v2.1 (Rosemberg et al. 2000).

Biodiversity recovery

All possible measures of biodiversity for which the included studies reported data were used to calculate RRs; these measures included (a) species, gender, taxon or family richness; and (b) indices of species abundance, diversity, similarity, and composition. Using biodiversity measures calculated for different taxonomic levels or by different formulas enabled us to screen for differences in responses to restoration at different levels of ecological complexity (Rey Benayas et al. 2009; Vilà et al. 2011). Each extracted datum was assigned to a single organism type. Data were analyzed using categorical, random-effects models because the data were most likely to satisfy the assumptions of these models (Rosemberg et al. 2000); the categories in the model were organism types.

To evaluate possible pseudo-replication effects, we calculated the mean RR for each of the three largest categories: macroinvertebrates, aquatic invertebrates, and vascular plants, using only one randomly selected effect size from each study. These mean RRs were similar to the means obtained when all effect sizes from each study were included, and the bias-corrected 95% bootstrap confidence interval of the reduced dataset overlapped with that of the entire dataset (**Table S2**). Therefore we retained all the data in our meta-analysis, similar to Rey Benayas *et al.* (2009) and Vilà *et al.* (2011).

ES recovery

Response variables were related to a wide variety of ES, so multiple RR-ES combinations were included as separate rows in the database (**Table S1**). The parallel assessment of these multiple associations allowed us to capture the simultaneous supply of several ES (de Bello et al. 2010; Keeler et al. 2012). To avoid counting the same data more than once in a meta-analysis, we performed a separate meta-analysis for each ES using a random-effects model. We considered this approach suitable because we wanted to evaluate each ES separately, rather than the heterogeneity among different ES.

Correlation between biodiversity and ES recovery

We assessed the correlation between biodiversity recovery and ES recovery using the Spearman rank coefficient to quantify the correlation between the corresponding RRs. We used only RRs from studies that evaluated both biodiversity and ES, and we treated each of these studies as an independent sample. When the same study reported multiple measures of biodiversity or ES, the related RRs were averaged to generate an overall RR for biodiversity and an overall RR for ES for each study, thereby minimizing the risk of pseudo-replication. This approach led us to combine the four major ES types in order to ensure adequate sample size (Rey Benayas et al. 2009).

Context dependence of biodiversity and ES recovery

We used linear mixed-effects models to evaluate whether the effects of restoration on biodiversity and ES varied with context. Context was parameterized using four nominal fixed factors (ecosystem type, main cause of degradation, restoration action, and experimental design) and the continuous fixed factor of restoration age, defined as the decimal logarithm of the number of months between completion of the last restoration action and evaluation. We added a fifth nominal fixed factor with two levels (biodiversity or ES) because we used RRs for both biodiversity and ES recovery in the analysis. Study site was the random-effect factor and RR was the dependent variable.

We also built a second model in which we reduced the degrees of freedom by including only factor categories containing at least 30 observations. Since this reduced the average sample size in each category, we discarded this model in favor of the first. Finally, we applied a backward elimination procedure in which non-

significant terms ($p < 0.05$) were removed in order of decreasing p value. The selected final model contained main effects but no interactions. All model building and refinement was carried out using Data Desk v6 (KCS 2011).

Results

The 70 studies analyzed here were distributed across 62 locations in 14 countries (**Supporting information S4**). Riverine wetlands were the best-represented ecosystem type (38% of studies), followed by lacustrine wetlands (27%), and finally estuarine (18%) and palustrine wetlands (17%). Nearly all studies (68) were field-based comparisons, including three passive restoration studies (4%). The remaining two studies (3%) involved one field and one greenhouse experiment.

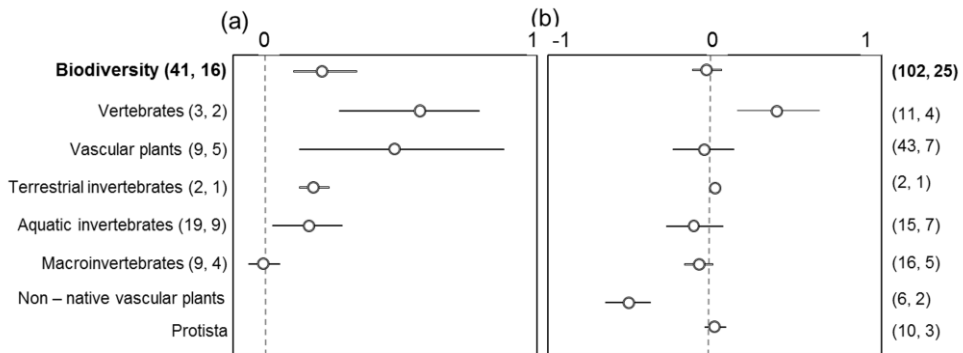


Fig. 2.1. Mean effect size (response ratio) of ecological restoration on overall biodiversity and biodiversity of specific types of organisms in restored wetlands with respect to (a) degraded wetlands or (b) natural wetlands. Numbers in parentheses indicate the sample size (number of comparisons) followed by the numbers of studies. Bars extending from the means indicate bias-corrected 95% bootstrap confidence intervals. A mean effect size is significantly different from zero if the 95% confidence interval does not overlap with it. In comparison (a), no data were available on non-native vascular plants and protists. In comparison (b), the confidence interval for terrestrial invertebrates is not visible because it is smaller than the mean marker.

Biodiversity recovery

Restoring degraded wetlands enhanced biodiversity by 19% (**Fig. 2.1a**); and biodiversity in restored wetlands did not significantly differ from that in natural wetlands (**Fig. 2.1b**). Restoration significantly enhanced the diversity of vertebrates (+53%), vascular plants (+45%), and terrestrial (+17%) and aquatic (+15%) invertebrates, but it had no significant effect on macroinvertebrate

diversity. Restored and natural wetlands showed similar diversity of vascular plants, aquatic invertebrates, macroinvertebrates and protists. In contrast, these two types of wetlands differed significantly in the diversity of non-native vascular plants, which was 44% lower in restored wetlands, and in vertebrate diversity, which was 37% higher in restored wetlands.

ES recovery

Overall ES supply was 43% higher in restored wetlands than in degraded ones (**Fig. 2.2a**), but 13% lower than in natural wetlands (**Fig 2.2b**). Compared to degraded wetlands, restored wetlands showed much greater supply of provisioning ES (+80%), regulating ES (+47%) and supporting ES (+40%), while the two types of wetlands showed similar supply of cultural ES. Compared to natural wetlands, restored wetlands showed similar supply of provisioning and cultural ES, but lower supply of regulating (-22%) and supporting ES (-16%).

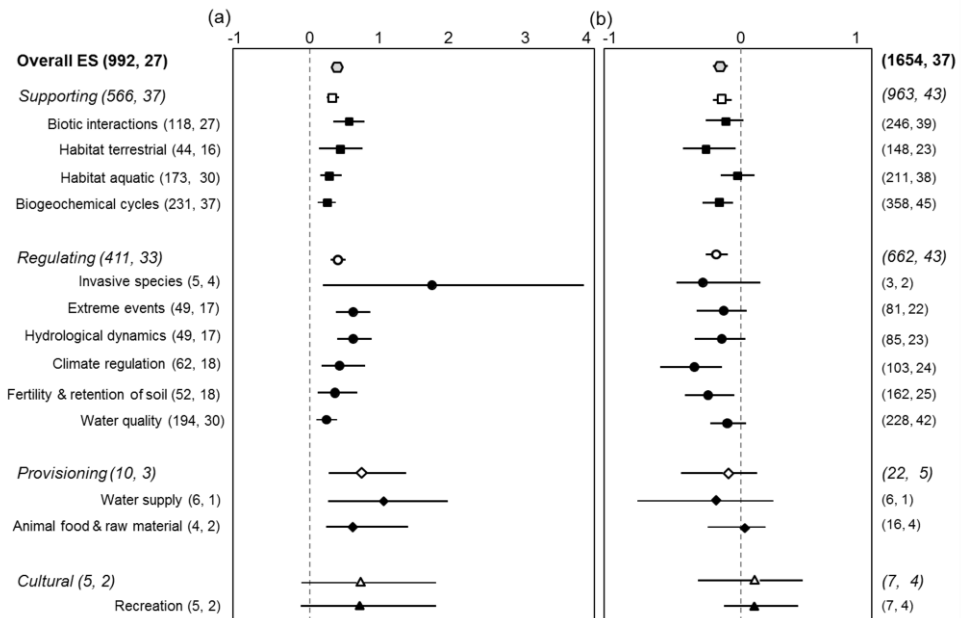


Fig. 2.2. Mean effect size (response ratio) of ecological restoration on four major ES types defined by the MEA (2005) and on 13 individual ES (see details in **Table 1**) in restored wetlands with respect to (a) degraded wetlands or (b) natural wetlands. Bars extending from the means indicate bias-corrected 95% bootstrap confidence intervals. A mean effect size is significantly different from zero if the 95% confidence interval does not overlap with it. Numbers in parentheses indicate the sample size (number of comparisons) followed by the numbers of studies.

Restoration increased most individual ES that we examined, although not to the same extent (**Fig. 2.2a**). Restoration increased the supply of supporting services, with increases ranging from 32% for biogeochemical cycling to 61% for biotic interactions. Increases in the supply of regulating services ranged from 31% for water quality to 176% for invasive species control. Restoration also increased both provisioning services examined in our meta-analysis: water supply (+108%) and the supply of food or raw materials of animal origin (+65%). For most individual ES that we examined, restored and natural wetlands tended to supply similar amounts (**Fig. 2.2b**). Exceptions, in decreasing order of difference between the two wetland types, were climate regulation, the supply of which was -30% lower in restored wetlands; provision of terrestrial habitat, -22%; regulation of fertility and soil erosion, -21%; and biogeochemical cycles, -14%.

Correlation between biodiversity and ES recovery

Biodiversity and ES response ratios positively correlated in comparisons of restored and degraded wetlands (**Fig. 2.3a**) and in comparisons of restored and natural wetlands (**Fig. 2.3b**).

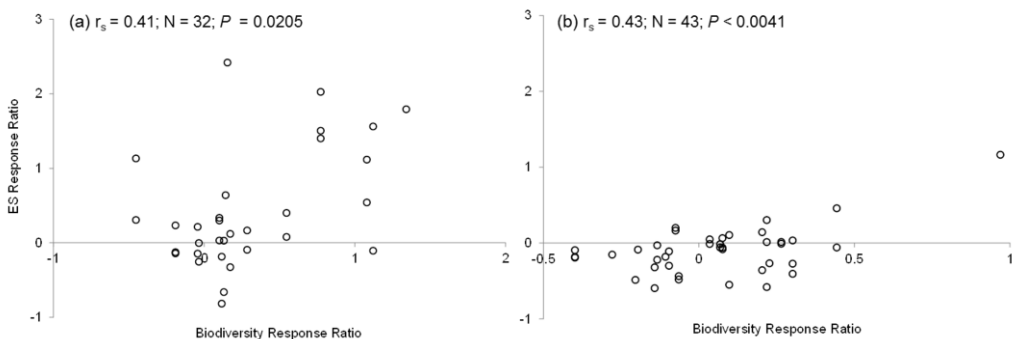


Fig. 2.3. Spearman rank correlations between biodiversity and ES supply in restored wetlands with respect to (a) degraded wetlands or (b) natural wetlands.

Context dependence of biodiversity and ES recovery: restored vs. degraded wetlands

Comparison of restored and degraded wetlands showed that restoration effects depended on the following factors, listed in order of decreasing importance: main cause of degradation, restoration action, experimental design, and ecosystem type (**Table 2.2**). In contrast, restoration age did not significantly affect restoration

outcomes. These results were the same for the two outcomes of biodiversity recovery and ES recovery.

Table 2.2. Results of mixed linear models assessing the influence of ecological context factors on the effects of restoration on biodiversity and ecosystem services of wetlands.

	<i>Restored vs. Degraded</i>			<i>Restored vs. Natural</i>		
	F	P	Explained variance (%)	F	P	Explained variance (%)
ResAct	5.32 _{9,300}	<0.0001	11.7	2.35 _{9,506}	0.0133	3.8
DegFac	6.03 _{4,300}	0.0001	5.9			
EcoType	2.82 _{8,300}	0.0051	5.5			
ExpDes	5.24 _{2,300}	0.006	2.6			
B / ES				3.93 _{3,506}	0.0038	2.8

Abbreviations: B / ES, ratio of biodiversity to ecosystem services; DegFac, degrading factor; EcoType, ecosystem type; ExpDes, experimental design; ResAct: restoration action.

Context variables explained relatively little variance (25.7%) in biodiversity and ES recovery. Nevertheless, the improvement in biodiversity and ES due to restoration varied substantially for different wetland types: salt marshes (+104%), freshwater marshes (+73%), rivers (+100%), lakes (+45%), mangroves (+33%), and streams (+9%; **Fig. S1**).

Restoration significantly ameliorated all causes of degradation that we examined, except for the presence of invasive species (**Fig. S2**). Seven of the 10 restoration actions reported by the included studies showed significant effects on biodiversity and ES supply (**Fig. S3**), with habitat creation leading to the greatest benefit (+119%), followed by soil amendment and revegetation (+91%), and passive restoration in third place (+57%). Of all restoration actions examined, exotic species removal was associated with the lowest effect size, which did not achieve statistical significance. Restoration showed significant positive effects on biodiversity and ES recovery for the three types of experimental designs in the included studies: paired experiments (+61%), before-after experiments (+33%) and control-impact experiments (+22%; **Fig. S4**).

Context dependence of biodiversity and ES recovery: restored vs. natural wetlands

Comparison of restored and natural wetlands showed that restoration significantly improved recovery of biodiversity and ES supply (**Table 2.2**),

although as before, the final model explained only a fraction of the variance (15.2%). All restoration actions led to full recovery of biodiversity and ES supply except for soil amendment and revegetation, which led to -124% lower levels of biodiversity and ES supply than in natural wetlands; passive restoration, which led to -31% lower levels; manipulation of structural heterogeneity, -15%; and hydrological dynamics, -21% (**Fig. S3**).

Discussion

Biodiversity recovery

Our global meta-analysis, including 70 studies conducted in 14 countries, shows that wetland restoration increased biodiversity in degraded wetlands, consistent with another global meta-analysis of different ecosystem types (Rey Benayas et al. 2009). In fact, restoration increased the biodiversity of native organisms to levels similar to those in natural wetlands. To be sure, restoration did not improve biodiversity of all organisms uniformly. Restoration increased vertebrate diversity to levels above those in natural wetlands, though this result may only be transient, since vertebrate richness can vary substantially over time (Lekve et al. 2002). Conversely, restoration led to levels of biodiversity of non-native vascular plants lower than levels in natural wetlands. Both of these outcomes may reflect the large, persistent effects of exotic plants on the habitat structure, biodiversity and functioning of wetlands [5]. In addition, wetlands dominated by exotic, invasive plants tend to support fewer native animal species and more invasive animals (Zedler & Kercher 2005).

Greater diversity by itself is insufficient to ensure high ecosystem functioning (Callaway 2005). Potentially even more important are the identities and relative proportions of species involved in the restoration process, as well as their ecological and functional properties. Unfortunately, most studies in our meta-analysis reported aggregate measures of richness or diversity but not community composition (**Supporting information S1**). Indeed a previous meta-analysis of how restoration affects major groups of organisms was restricted to calculating aggregate results for three general categories of vertebrates, macroinvertebrates, and plants (Moreno-Mateos et al. 2012). Higher taxonomic and functional resolution is needed to explore the potentially quite different effects of restoration on organisms that can differ even within a class like vertebrates. Therefore,

restoration studies dealing with species composition, community structure and functional ecology are urgently needed.

ES recovery

Our meta-analysis showed that restoration enhanced ES supply in degraded wetlands. The results also showed that it is more difficult to recover ES supply than to recover biodiversity; an alternative or complementary interpretation is that full recovery of ES supply takes longer than full recovery of biodiversity. Either interpretation is consistent with the meta-analysis by Rey Benayas *et al.* (2009), but inconsistent with the analysis of North American wetlands by Dodds *et al.* (2008).

Restoration did not enhance ES uniformly across all individual ES examined. We observed that restored wetlands provided, on average, 36% higher levels of provisioning, regulating and supporting ES than did degraded wetlands, but similar levels of cultural services. To be sure, we did not expect uniform recovery of all individual ES, given the heterogeneity of ES and wetland types included in the meta-analysis; wetlands types are known to differ in ecological dynamics, recovery rates and extents of recovery (Moreno-Mateos *et al.* 2012).

Our finding that restoration increased supply of provisioning services more than the supply of other ES may reflect the fact that, among the included studies, the desired outcomes when restoring provisioning services (e.g. abundance of target species) were generally better defined and more homogeneous than were objectives for regulating, supporting, and cultural services. Effect sizes for these last three services showed wide confidence intervals in our study, suggesting higher intra-class heterogeneity than effect sizes for provisioning services (Rosemberg *et al.* 2000). Small sample size may explain our finding that restoration did not significantly affect cultural services. Compared to natural wetlands, restored wetlands showed similar supply of provisioning and cultural services but lower supply of regulating services (mainly climate regulation, soil fertility and erosion) and supporting services (mainly biogeochemical cycles and provision of terrestrial habitat). The lower levels of climate and soil regulation, biological structure and biogeochemical cycles may reflect the intrinsically slow recovery rates reported for these surrogate variables (Moreno-Mateos *et al.* 2012). In contrast, faster recovery rates have been reported

for the water regulation variables in our study, such as hydrological dynamics and water quality, and these latter variables indeed showed full recovery.

Analysis of the ES database, which included abundance data on both non-native plant and animal species, showed that restoration increased regulation of non-native species by reducing their abundance. This result is different than our finding that restoration increased the diversity of such species, though it should be noted that the biodiversity database contained data on non-native plants but not non-native animals. The abundance of non-native species may decrease rapidly during the restoration process because these species are directly eradicated. However, a reduction in abundance, which reduces the supply of ES, does not necessarily indicate a decrease in species diversity, such as when a habitat contains several rare species in low abundance. Thus, assessment of restoration should take into account both abundance and diversity indicators.

Correlation of biodiversity and ES recovery

The relationship between biodiversity and ES supply remains poorly understood (de Groot et al. 2010), yet it is crucial to work out because it has significant implications not only for restoration science but also for wider society, economics, and policy (Naidoo et al. 2008; Reyers et al. 2012). Our results showed that changes in biodiversity positively correlated with changes in ES supply in a variety of wetlands, ecosystem types and scales, which supports a functional role for biodiversity in the supply of ES (Rey Benayas et al. 2009; Moreno-Mateos et al. 2012). This positive relationship is good news for restoration efforts, as it demonstrates the possibility of win-win scenarios for restoring biodiversity and ES. However, such win-win gains have not always proven feasible in practice, especially in restoration projects involving geographically dispersed areas (Reyers et al. 2012). Future research should explore how to optimize the synergy between biodiversity and ES supply in the design of management and conservation programs involving restoration.

The relationship between biodiversity and ES is also important because it has consequences beyond ecosystem restoration. For example, increasing plant diversity has been shown to enhance the provision of goods from plants and the regulation of erosion, invasive species and pathogens (Quijas et al. 2012); thus, recovering plant diversity may contribute to the recovery of ES beyond the immediate effects of restoration activities. Future research is needed to

disentangle direct and indirect effects of restoration on biodiversity and ES, as well as clarify how the two types of effects interact.

Context dependence

Our meta-analysis identified several context factors that significantly affected biodiversity and ES recovery in restored wetlands, including ecosystem type, main cause of degradation, restoration action taken, and experimental design used to assess the restoration. This highlights the need to take context into account when evaluating the effects of wetland restoration. Particularly, examining interaction effects may generate useful insights, but the risk of multiple interactions, including two or even three factors, is too high for the relatively low statistical power of our model.

Our results also showed that biodiversity and ES recovery did not depend on restoration age. Nevertheless, they may depend on how long the restoration process took, on how many times a restoration action was repeated and on the conditions of the degraded wetland prior to restoration. Unfortunately most of the studies included in our meta-analysis did not report such data. The type and duration of interventions required in restoration depend heavily on the type and extent of ecosystem damage (Hobbs & Cramer 2008). Future research should examine these context factors in greater detail.

Our finding that restoration effects depended on ecosystem type is consistent with an earlier meta-analysis showing that wetlands with more hydrologic flow exchange recovered faster than those that did not receive external water flow (Moreno-Mateos et al. 2012). We obtained different results showing that outcomes of restoration were unrelated to flow exchange, e.g. biodiversity and ES in rivers and streams were enhanced in very different amounts. Despite these differences, the available evidence strongly indicates that the effectiveness of restoration is habitat-specific, arguing for the need for more research into how to tailor restoration projects to particular environments and how to assess their outcomes accordingly (Zedler 2000).

Our meta-analysis showed that only restoration action determined how close the biodiversity and ES supply of restored wetlands approached those of natural wetlands. This finding implies that unless the correct restoration action is chosen from the beginning, which is often impossible, the restored wetland may

not come as close as possible to natural conditions. Applying a combination of restoration actions may therefore improve the likelihood of success.

Taken together, the results of our mixed models suggest that comparisons of degraded, restored, and reference conditions should be carried out to guide and evaluate restoration based on multiple indicators of both biodiversity and ES. These indicators should be consistent with the specific restoration goals (Hobbs 2003), which can vary greatly depending on the context and project (Choi 2004). Our models further suggest that restoration programs should involve multiple actions to improve the likelihood of success.

Implications for wetland restoration

Comparing degraded, restored and reference conditions to guide restoration may not be feasible in many cases because the irreversibility of much of man-made ecosystem damage makes it difficult to simulate the pre-degradation condition accurately (Choi 2004), and because movement of restored wetlands away from reference conditions makes it difficult to project desired outcomes (Moreno-Mateos et al. 2012), but it should be advisable. This highlights the need for designing restoration programs with multiple, alternative goals in mind (Choi 2004; Hobbs et al. 2009). These goals should take into account the social context and human values associated with decisions about wetland management and restoration. The concept of ES can be a robust guide for wetland restoration decision-making because it identifies and quantifies valuable goods and describes the processes and components that provide essential services (Windhager et al. 2010). Since several ES are difficult to measure directly, surrogate measures of ecosystem function can be used instead (Palmer & Filoso 2009).

Accurately assessing the impact of restoration on biodiversity and ES supply requires identifying the particular ecosystem attributes in need of restoration. To capture potential differences in the restoration of individual ES, we linked the response variables to ES based on specific measures routinely included in ecological studies (Díaz et al. 2007). In addition, we evaluated the effects of response variables on multiple ES, since the variables may have indirect or unclear links to several ES that significantly affect restoration outcomes. For instance, although all plant species capture carbon, thereby increasing the supply of one ES, non-native species may have detrimental effects on other ES such as biotic interactions. A single restoration action may simultaneously affect various ES or

act synergistically as a 'cascade' across trophic levels (de Bello et al. 2010). A restoration action may enhance the supply of one ES while precluding the supply of another (Ehrenfeld 2000), or it may generate a disservice, such as the release of greenhouse gases. Therefore, analyses of restoration data should assess both the direction and magnitude of associations between response variables and individual ES (de Bello et al. 2010). Taking into account the multiple ES associated with a restoration action facilitates the identification of tradeoffs or compromises when planning wetland restoration in which the overriding goal is optimizing multiple ES (Windhager et al. 2010).

Cost plays an important role in restoration planning because it may limit the desired outcomes (Aronson et al. 2010; de Groot et al 2013). Surprisingly, the studies included in our meta-analysis did not address the issue of restoration costs. Costs are an important factor not only during restoration but also after: monitoring of wetlands following their restoration, mitigation or creation is often too brief because it is expensive to evaluate all the ecosystem functions involved.

These elements define a complex scenario for decision makers. Key to guiding decisions will be a systematic account of the relationships between wetland restoration variables and the supply of individual ES, for which the evidence base needs to be expanded. Indeed the low positive correlation between the recovery of biodiversity and ES suggests that reliable modeling of restoration outcomes will require incorporating multiple indicators that capture biodiversity, ES supply, and ecosystem processes. Such indicators should also include performance indicators that describe how much of available ES can be exploited (de Groot et al. 2010), since biodiversity-related ES, for example, vary over time and space and are species-dependent. This poses a challenge for model-building, since simple models for simultaneously maximizing biodiversity and ES are unrealistic or ambitious (Findlay et al. 2002), such that the two variables are not necessarily maximized in the same wetland (Zedler 2000). The model that we have developed here may provide a basis for future studies that optimize biodiversity and ES supply for specific habitats and contexts.

Conclusions

Our meta-analysis strongly supports the idea that ecological restoration increases both biodiversity and ES supply in degraded wetlands, thereby benefiting the human communities that interact with and depend on them. The

detailed effects of restoration depend heavily on context factors, emphasizing the need for habitat-specific planning and assessment of restorations (Zedler 2000). Questions posed years ago remain largely unanswered today, such as "To what extent and over what time scale can ES be restored? (Daily 1997) and "To what extent can mankind substitute for ES?" (Costanza 2000). While restoration ecology is not obliged to answer these questions, exploring them may help improve the flows of ES and improve human well-being. Addressing these questions will require deepening our understanding of the links between restoration actions and changes in biophysical and ecological processes that generate ES (Palmer & Filoso 2009). While such research should inform and improve growing efforts to restore and mitigate loss of wetland area and loss of wetland ecosystem functions [35], they should not take importance away from efforts to conserve natural wetlands and avoid environmental degradation in the first place (Dodds et al. 2008; Rey Benayas et al. 2009).

Acknowledgments

We thank all authors who provided their original data to develop this work. R. Aguilar and N. Mariano provided suggestions to improve the analyses. S. Quijas provided helped to improve the figures of this ms. We are indebted to A. Chapin Rodríguez, who greatly improved the presentation of a previous version of this manuscript.

Literature cited

- Ramsar (2006). The Ramsar Convention Manual: a guide to the convention on wetlands (Ramsar, Iran, 1971), 4th ed. Gland: Ramsar Convention Secretariat. 114 p.
- de Groot RS (1992). Functions of nature: evaluation of nature in environmental planning, management and decision making. Groningen: Wolters-Noordhoff. 315 p.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton R, van den Belt M (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nat* 387: 253–260.
- Millenium Ecosystem Assesment (MA) (2005). Ecosystems and human well-being: a framework for assessment. Wetlands and water. Washington, DC: World Resources Institute. 68 p.
- Zedler JB, Kercher S (2005). Wetland resources: status, trends, ecosystem services, and restorability. *Ann Rev Environ Res* 30: 39–74.
- Zedler JB (2000). Progress in wetland restoration ecology. *Trends Ecol Evol* 10: 402–407.
- Moreno-Mateos D, Power ME, Comin FA, Yockteng R (2012) Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biol* 10(1):e1001247. doi:10.1371/journal.pbio.1001247.
- Dodds WK, Wilson KC, Rehmeier RL, Knight GL, Wiggam S, Falke JA, Dalgleish HJ, Bertrand KN (2008). Comparing

- ecosystem goods and services provided by restored and native lands. *BioSci* 58: 837-845.
- Rey Benayas JM, Newton AC, Diaz A, Bullock JM (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Sci* 325: 1121-1124.
- Cardinale BJ, Matulich KL, Hooper DU, Byrnes JE, Duffy E, Gamfeldt L, Balvanera P, O'Connor MI, Gonzalez A (2011). The functional role of producer diversity in ecosystems. *Am J Bot* 98: 572-592.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, Jing-Shen H, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmidt B (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol Lett* 9: 1146-1156.
- Rosenberg MS, Adams DC, Gurevitch J (2000). *Metawin: statistical software for meta-analysis*. Sunderland: Sinauer Associates. 120 p.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Vojtěch J, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14: 702-708.
- de Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, Martins da Silva P, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biod & Cons* 19: 2873-2893.
- Keeler BL, Polasky S, Brauman KA, Johnson KA, Finlay JC, O'Neill A, Kovacs K, Dalzell B (2012). Linking water quality and well-being for improved assessment and valuation of ecosystem services. *Proc Nat Acad Sci* 109: 18619-18624.
- KCS 2011. *Data Desk v6.1*. Kovach Computing Services, Wales: Anglesey.
- Lekve K, Boulinier T, Stenseth NChr, Gjøsaeter J, Fromentin JM, Hines JE, Nichols JD (2002). Spatio-temporal dynamics of species richness in coastal fish communities. *Proc Roy Soc* 269: 1781-1789.
- Callaway JC (2005). The challenge of restoring functioning salt marsh ecosystems. *J Coast Research* 40: 24-36.
- de Groot RS, Alkemade R, Braat L, Hein L, Willemsen L (2010). Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecol Compl* 7: 260-272.
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JBC, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR, Sala E, Selkoe KA, Stachowicz JJ, Watson R (2006). Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Sci* 314: 787-790.
- Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, Lehner B, Malcom TR, Ricketts TH (2008). Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc Nat Acad Sci* 105: 9495-9500.
- Reyers B, Polasky S, Tallis H, Mooney HA, Larigauderie A (2012). Finding common ground for biodiversity and ecosystem services. *BioSci* 62: 503-507.
- Quijas S, Jackson LE, Maass M, Schmid B, Raffaelli D, Balvanera P (2012). Plant diversity and generation of ecosystem services at the landscape scale: expert knowledge assessment. *J Appl Ecol* 49: 929-940.
- Hobbs RJ, Cramer VA (2008). Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change. *Ann Rev Environ Res* 33: 39-61.
- Hobbs RJ (2003). Ecological management and restoration: assessment, setting goals and measuring success. *Ecol Manage & Res* 4: S2-S3.
- Palmer MA, Bernhardt ES, Allan JD, Lake PS, Alexander G, Brooks S, Carr J, Clayton S, Dahm CN, Follstad Shah J, Galat DL, Loss SG, Goodwin P, Hart DD, Hassett B, Jenkinson R, Kondolf GM, Lave R, Meyer JL, O'donnell TK, Pagano L, Sudduth E (2005). Standards for ecologically successful river restoration. *J App Ecol* 42: 208-217.
- Choi YD. (2004). Theories for ecological restoration in changing environment: toward "futuristic" restoration. *Ecol Research* 19: 75-81.
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA (2009). Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol Evol* 24: 599-605.
- Windhager S, Steiner F, Simmons MT, Heymann D (2010). Toward ecosystem services as a basis for design. *Lands J* 29: 2-10.
- Palmer M, Filoso S (2009). Restoration of ecosystem services for environmental markets. *Sci* 325: 575-576.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson M (2007). Incorporating

- plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Nat Acad Sci USA* 104: 20684-20689.
- Ehrenfeld JG (2000). Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Res Ecol* 8: 2-9.
- Aronson J, Blignaut JN, Milton SJ, Le Maitre D, Esler KJ, Limouzin A, Fontaine C, De Wit MP, Mugido W, Prinsloo P, Van Der Elst L, Lederer N (2010). Are socioeconomic benefits of restoration adequately quantified? A meta-analysis of recent papers (2000–2008) in *Restoration Ecology* and 12 other scientific journals. *Res Ecol* 18: 143–154.
- de Groot RS, Blignaut J, Van der Ploeg S, Aronson J, Elmqvist T, Farley J (2013). Benefits of investing in ecosystem restoration. *Cons Biol* doi: 10.1111/cobi.12158.
- Findlay SEG, Kiviat E, Nieder WC, Blair EA (2002). Functional assessment of a reference wetland set as a tool for science, management and restoration. *Aq Sci* 64: 107–117.
- Daily GC (1997). *Nature's services. Societal dependence on natural ecosystems*. Washington, DC: Island Press. 396 p.
- Costanza R (2000). Social goals and the valuation of ecosystem services. *Ecosys* 3: 4-10.

Supporting information

Supporting information S1 Studies used in the meta-analysis.

Supporting information S2 Additional information on database building.

Supporting information S3 Methodological details of the meta-analysis.

Supporting information S4 Overview of studies included in the meta-analysis.

Table S1 Linked databases used in the meta-analysis of biodiversity and ES (XLS, not included).

Table S2 Comparison of biodiversity meta-analyses using a reduced or complete database.

Figure S1 Restoration effects by ecosystem type.

Figure S2 Restoration effects by main degrading factor.

Figure S3 Restoration effects by restoration action.

Figure S4 Restoration effects by experimental design.

Figure S5 PRISMA 2009 Flow Diagram. (not included).

APPENDIX S1. List of studies included in the meta-analysis. The studies are numbered according to their R ID (see **Appendix S2**).

1. Katz, G.L., Stromberg, J.C. & Denslow, M.W. (2009). Streamside herbaceous vegetation response to hydrologic restoration on the San Pedro River, Arizona. *Ecohydrol*, 2, 213-225.
2. Kovalenko, K., Dibble, E.D. & Fugi, R. (2009). Fish feeding in changing habitats: effects of invasive macrophyte control and habitat complex. *Ecol. of Freshwater Fisheries*, 18, 305-313.
3. Sutton-Grier, A.E., Ho, M. & Richardson, C.J. (2009). Organic amendments improve soil conditions and denitrification in a restored riparian wetland. *Wetlands*, 29, 343-352.
4. Zacheis, A. & Doran, K. (2009). Resistance and resilience of floating mat fens in interior Alaska following airboat disturbance. *Wetlands*, 29, 236-247.

5. Aldridge, K.T., Brookes, J.D. & Ganf, G.G. (2009). Rehabilitation of Stream Ecosystem Functions through the Reintroduction of Coarse Particulate Organic Matter. *Rest. Ecol.*, 17, 1, 97-106.
6. Entekin, S.A., Tank, J.L., Rossi-Marshall, E.J., Hoellein, T.J. & Lamberti, G.A. (2008). Responses in organic matter accumulation and processing to an experimental wood addition in three headwater streams. *Freshwater Biol.*, 53, 1642-1657.
7. Hoeltje, S.M. & Cole, C.A. (2009). Comparison of function of created wetlands of two age classes in central Pennsylvania. *Environm. Manage.*, 43, 597-608.
8. Sheley, R.L., Laufenberg, S.M., Jacobs, J.S. & Borkowski, J. (2007). Restoring species richness and diversity in a Russian Knapweed (*Acroptilon repens*) infested riparian plant community using herbicides. *Weed Science*, 55, 331-318.
9. Walton, M.E., Le Vay, L., Lebata, J.H., Binas, J. & Primavera, J.H. (2007). Assessment of the effectiveness of mangrove rehabilitation using exploited and non-exploited indicator species. *Biol. Con.*, 138, 180-188.
10. Meyer, C.K., Baer, S.G. & Whiles, M.R. (2008). Ecosystem recovery across a chronosequence of restored wetlands in the Platte River Valley. *Ecosys.*, 11, 193-208.
11. Li, X., Liqun, Z. & Zhang, Z. (2006). Soil bioengineering and the ecological restoration of riverbanks at the Airport Town, Shanghai, China. *Ecol. Eng.*, 26, 304-314.
12. Jian, J. G. & Shen, Y. F. (2007). Studies on the restoration succession of PFU microbial communities in a pilot-scale mesocosm. *Chemosphere*, 68, 637-646.
13. Lester, R.E., Wright, W. & Jones-Lennon, M. (2007). Does adding wood to agricultural streams enhance biodiversity? An experimental approach. *Marine and Freshwater Research*, 58, 687-698.
14. Xu, H., Ye, M., Song, Y. & Chen, Y. (2007). The natural vegetation responses to the groundwater change resulting from water conveyances to the lower Tarim River. *Environmental Monitoring Assessment*, 131, 37-48.
15. Ballantine, K. & Schneider, R. (2009). Fifty-five years of soil development in restored freshwater depressional wetlands. *Ecol. Appl.*, 19, 1467-1480.

16. Crawford E.R., Day, F.P. & Atkinson, R.B. (2007). Influence of environment and substrate quality on root decomposition in naturally regenerating and restored Atlantic White Cedar wetlands. *Wetlands*, 27, 1.
17. Ström, L., Lamppa, A. & Christensen, T.R. (2007). Greenhouse gas emission from a constructed wetland in southern Sweden. *Wetlands Ecol. and Manage.*, 15, 43-50.
18. Spieles, D.J., Coneybeer, M. & Horn, J. (2006). Community structure and quality after 10 years in two central Ohio mitigation bank wetlands. *Environ. Manage.*, 38, 837-852.
19. Smith, J.M., Castro, H. & Ogram, A. (2007). Structure and function of methanogenes along a short-term restoration chronosequence in the Florida Everglades. *Applied and Environ. Microbiol.*, 73, 4135-4141.
20. Mckie, B.G., Petrin, Z. & Malmqvist, B. (2006). Mitigation or disturbance? Effects of liming on macroinvertebrate assemblage structure and leaf litter decomposition in the humic streams of northern Sweden. *J. of Appl. Ecol.*, 43, 780-791.
21. Pegg, M.A., Irons, K.S., O'Hara, T.M. & McClelland, M.A. (2006). Initial response of a floodplain lake fish community to water-level stabilization. *Ecol. of Freshwater Fish*, 15, 40-47.
22. Lovelock, C.E., Feller, I.C., Ellis, J., Schwartz, A.M., Hancock, N., Nichols, P. & Sorrell, B. (2007). Mangrove growth in New Zealand estuaries; the role of nutrient enrichment at sites with contrasting rates of sedimentation. *Oecol*, 153, 633-641.
23. Jackson, R.D., Allen-Díaz, B., Oates, L.G. & Tate, K.W. (2006). Spring-water nitrate increased with removal of livestock grazing in a California oak savanna. *Ecosys.*, 9, 254-267.
24. Diemont, S.A.W. (2006). Mosquito larvae density and pollutant removal in tropical wetland treatment systems in Honduras. *Environ. Intern*, 32, 332-341.
25. Casper, A.F., Thorp, J.H., Davies, S.P. & Courtemanch, D.L. (2006). Ecological responses of zoobenthos to dam removal on the Kennebec River, Maine, USA. *Large Rivers*, 16, 541-555.
26. Bosire, J.O., Dahdouh-Guebas, F., Wartel, J.G., Kazungu, J. & Koedam, N. (2006). Success rates of recruited tree species and their contribution to the

structural development of reforested mangrove stands. *Mar. Ecol. Progr. Series*, 325, 85-91.

27. Borders, B.D., Pushnik, J.C. & Wood, D.M. (2006). Comparison of leaf litter decomposition rates in restored and mature riparian forest on the Sacramento River. *Res. Ecol.*, 14, 308-315.

28. Kinzie III, R.A., Chong, C., Devrell, J., Lindstrom, D. & Wolff R. (2006). Effects of water removal on a Hawaiian stream ecosystem. *Pacific Sci.*, 60, 1, 01/47.

29. Lepori, F., Palm, D. & Malmqvist, B. (2005a). Effects of stream restoration on ecosystem functioning: detritus retention and decomposition. *J. of Appl. Ecol.*, 42, 228-238.

30. Greenfield, B.K., Siemering, G.S., Andrews, J.C., Rajan, M., Andrews Jr, S.P. & Spencer D.F. (2007). Mechanical shredding of water hyacinth (*Eichornia crassipes*): Effects on water quality in the Sacramento - San Joaquin River Delta, California. *Estuaries and Coasts*, 30, 627-640.

31. Greathouse, E.A., March, J.G. & Pringle, C.M. (2005). Recovery of a tropical stream after a harvest-related chlorine poisoning event. *Freshwat. Biol.*, 50, 603-615.

32. Hein, T., Baranyi, C., Reckendorfer, W. & Schiemer, F. (2004). The impact of surface water exchange on the nutrient and particle dynamics in side-arms along the River Danube. *Austria Sci. of the Tot. Environ.*, 328, 207-218.

33. Mayer, P.M., Megard, R.O. & Galatowitsch, S.M. (2004). Plankton respiration and biomass as functional indicators of recovery in restored wetlands. *Ecol. Indic.*, 4, 245-253.

34. Parkyn, S.M., Davies-Colley, R.J., Halliday, N.J., Costley, K.J. & Croker, G.F. (2003). Planted riparian buffer zones in New Zealand: do they live up to expectations?. *Res. Ecol.*, 11, 436-447.

35. Mayer, P.M. & Galatowitsch, S.M. (1999). Diatom communities as ecological indicators of recovery in restored prairie wetlands. *Wetlands*, 19, 765-774.

36. Lepori, F., Palm, D. & Malmqvist, B. (2005b). Does restoration of structural heterogeneity in streams enhance fish and macroinvertebrates diversity? *Ecol. Appl.*, 15, 2060-2071.

37. Brooks, S.S., Palmer, M.A., Cardinale, B.J., Swan, C.M. & Ribblett, S. (2002). Assessing stream ecosystem rehabilitation: Limitations of community structure data. *Res. Ecol.*, 10, 156-168.
38. Bosire, J.O., Dahdouh-Guebas, F., Kairo, J.G., Cannicci, S. & Koedam, N. (2004). Spatial variations in macrobenthic fauna recolonisation in a tropical mangrove bay. *Biod. & Cons.*, 13, 1059-1074.
39. Andersen, D.C. & Nelson, S.M. (1999). Rodent use of anthropogenic and natural desert riparian habitat, lower Colorado River, Arizona. *Regul. Rivers: Research & Manage.*, 15, 377-393.
40. Craft, C., Reader, J., Sacco, J.N. & Broome, S.W. (1999). Twenty-five of ecosystem development of constructed *Spartina alterniflora* (Loisel) marshes. *Ecol. Appl.*, 9, 1405-1419.
41. McKenna, J.E. (2003). Community metabolism during early development of a restored wetland. *Wetlands*, 23, 35-50.
42. Matthews, J.W., Spyreas, G. & Endress, A.G. (2009). Trajectories of vegetation-based indicators used to assess wetland restoration progress. *Ecol. Appl.*, 19, 2093-2107.
43. La Peyre, M.K., Gossman, B. & Nyman, J.A. (2007). Assessing functional equivalency of nekton habitat in enhanced habitats: comparison of terraced and unterraced marsh ponds. *Estuar. & Coasts*, 30, 526-536.
44. Phillips, I.D., Vinebrook, R.D. & Turner, M.A. (2009). Experimental reintroduction of the crayfish species *Orconectes virilis* into formerly acidified Lake 302S (Experimental Lakes Area, Canada). *Can. J. of Fish. & Aq. Sci.*, 66, 1892-1902.
45. Entrekin, S.A., Tank, J.L., Rossi-Marshall, E.J., Hoellein, T.J. & Lamberti, G.A. (2009). Response of secondary production by macroinvertebrates to large wood addition in three Michigan streams. *Freshwat. Biol.*, 54, 1741-1758.
46. Guo, Q., Feng, Q. & Li, J. (2009). Environmental changes after ecological water conveyance in the lower reaches of Heihe River, northwest China. *Environ. Geol.*, 58, 1387-1396.
47. Cronin, G., Lewis Jr., W.M. & Schiehsler, M.A. (2006). Influence of freshwater on the littoral ecosystem structure and function of a young Colorado reservoir. *Aq. Bot.*, 85, 37-43.

48. Roman, C.T., Raposa, K.B., Adamowicz, S.C., James-Pirri, M.J. & Catena, J.G. (2002). Quantifying vegetation and nekton response to tidal restoration of a New England salt marsh. *Res. Ecol.*, 10, 450-460.
49. Petranka, J.W., Murray, S.S. & Kennedy, C.A. (2003a). Responses of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: Perturbations confound post-restoration assessment. *Wetlands*, 23, 278-290.
50. Petranka, J.W., Kennedy, C.A. & Murray, S.S. (2003b). Responses of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: A long-term analysis of community dynamics. *Wetlands*, 23, 1030-1042.
51. Levin, L.A. & Talley, T.S. (2002). Natural and manipulated sources of heterogeneity controlling early faunal development of a salt marsh. *Ecol. Appl.*, 12, 1785-1802:
52. La Peyre, M.K., Gossman, B. & Piazza, B.P. (2009). Short- and Long-term response of deteriorating brackish marshes and open-water ponds to sediment enhancement by thin-layer dredge disposal. *Estuar. & Coasts*, 32, 390-402.
53. Hogan, D.M., Jordan, T.E. & Walbridge, M.R. (2004). Phosphorus retention and soil organic carbon in restored and natural freshwater wetlands . *Wetlands*, 24, 573-585.
54. Harig, A.L. & Brain, M.B. (1998). Defining and restoring biological integrity in wilderness lakes. *Ecol. Appl.*, 81, 71-87.
55. Gratton, C. & Denno, R.F. (2005). Restoration of arthropod assemblages in a *Spartina* salt marsh following removal of the invasive plant *Phragmites australis*. *Res. Ecol.*, 13, 358-372.
56. Graham, S.A., Craft, C.B., McCormick, P.V. & Aldous, A. (2005). Forms and accumulation of soil P in natural and recently restored peatlands-upper Klamath Lake, Oregon, USA. *Wetlands*, 25, 594-606.
57. Fennessy, M.S., Rokosch, A. & Mack, J.J. (2008). Patterns of plant decomposition and nutrient cycling in natural created wetlands. *Wetlands*, 28, 300-310.
58. Buchsbaum, R.N., Catena, J., Hutchins, E. & James-Pirri, M.J. (2006). Changes in salt marsh vegetation, *Phragmites australis*, and nekton response to increased tidal flushing in a New England salt marsh. *Wetlands*, 26, 544-557.

59. Edwards, K.R. & Kaili M. (2005). Aboveground and belowground productivity of *Spartina alterniflora* (Smooth cordgrass) in natural and created Louisiana salt marsh. *Estuaries*, 28, 252-265.
60. Ellis, L.M., Molles Jr., M.C. & Crawford, C.S. (1999). Influence of experimental flooding on litter dynamics in a Rio Grande riparian forest, New Mexico. *Res. Ecol.*, 7, 193-204.
61. Craf, C., Magonin, P., Broome, S., Stevenson, J., Freese, R., Cornell, J., Zheing, L. & Sacco, J. (2003). The pace of ecosystem development of constructed *Spartina alterniflora* marshes. *Ecol. Appl.*, 13, 1417-1432.
62. Callaway, J.C., Sullivan, G., Zedler, J.B. (2003). Species-rich plantations increase biomass and nitrogen accumulation in a wetland restoration experiment. *Ecol. Appl.*, 13, 1626-1639.
63. Meuleman, A.F.M., Beekman, J.Ph. & Verhoeven, J.T.A (2002). Nutrient retention and nutrient-use efficiency in *Phragmites australis* stands after wastewater application. *Wetlands*, 22, 712-721.
64. Meyer, C.M. & Whiles, M.R. (2008). Macroinvertebrate communities in restored and natural Platte River slough wetlands. *J. of the North Am. Benthol. Soc.*, 27, 626-639.
65. Middleton, B., Devlin, D., Proffitt, E., McKee, K. & Foster Cretini, K. (2008). Characteristics of mangrove swamps managed for mosquito control in eastern Florida, USA. *Marine Ecol. Progr. Series*, 371, 117-129.
66. Meyer, C.M., Whiles, M.R. & Baer, S.G. (2010). Plant community recovery following restoration in temporally variable riparian wetlands. *Res. Ecol.*, 18, 52-64.
67. Hill, M.T. & Platts, W.S. 1998). *Ecosystem Restoration: A case study in the Owens River George, California*. *Fish. Hab.*, 23, 18-27.
68. Mayence, C.E., Marshall, D.J. & Godfree, R.C. (2010). Hydrologic and mechanical control for an invasive wetland plant, *Juncus ingens*, and implications for rehabilitating and managing Murray River floodplain wetlands, Australia. *Wetl. Ecol. & Manage.*, 18, 717-730.
69. Carreira, J.A., Viñebla, B., García-Ruiz, R., Ochoa, V. & Hinojosa, M.B. (2008). Recovery of biochemical functionality in polluted flood-plain soils: The role of

microhabitat differentiation through revegetation and rehabilitation of the river dynamics. *Soil Biol. & Biochem.*, 40, 2088-2097.

70. Wong, S.W., Barry, M. J. Aldous, A.R., Rudd, N.T., Hendrixson, B. & Doehring, C.M. (2011). Nutrient release from a recently flooded delta wetland: Comparison of field measurements to laboratory results. *Wetlands*.

APPENDIX S2. Additional information on database building.

Column headings and descriptions

D ID: Unique number assigned to each observation or measurement in each study.

R ID: Unique number assigned to each study.

L ID: Unique number (preceded by "L") referring to the location for a single-site study or to each location within a multi-site study.

ExpDes: Type of experimental design (see "Database criteria" below).

EcoType: Type of ecosystem. Possible values: delta, lake, mangrove, freshwater marsh, salt marsh, riparian ecosystem, river, stream, wet meadow, or wetland. An ecosystem was defined as "wetland" by default if the study did not specify another type.

WetlType: Type of wetland, as defined by Ramsar (2006): riverine, palustrine, lacustrine, estuarine.

CauDeg: Causes of degradation in the study site (see "Database criteria").

ResAct: Specific restoration action applied. Passive restoration or elimination of the cause of degradation was included as a possible value.

RA Group: Overall category of restoration actions (10 categories total; see next "Database criteria").

AgeRes: Time interval between the completion of the last restoration action and measurement of restoration effects (see "Database criteria").

VarMeas: Description of the response variable measured.

Biod: Biodiversity.

PF/RM: Plant food / Raw material.

AF/RM: Animal food / Raw material.

WS: Water supply.

CR: Climate regulation.

HD: Hydrological dynamics.

WQ: Water quality.

REE: Regulation of extreme events.

RSFE: Regulation of soil fertility and erosion.

RInvSp: Regulation of invasive species, pests and diseases.

BI: Biotic interactions.

BC: Biogeochemical cycles.

Ht: Habitat (terrestrial).

Ha: Habitat (aquatic).

Rec: Recreational service.

Comparison: Type of comparison. Possible values: restored vs. degraded wetlands, restored vs. natural wetlands.

UnitsMeas: Measurement units.

N (avg): mean sample size of the different conditions (restored, degraded, and natural).

RR: response ratio calculated as the ln ratio of each measure of biodiversity or ecosystem service supply in restored wetlands relative to either degraded wetlands [$\ln(\text{Rest}/\text{Deg})$] or natural wetlands [$\ln(\text{Rest}/\text{Nat})$]. See also the main text and **Appendix S4**.

Var (RR): variance in the response ratios calculated in MetaWin (see "Database criteria").

N/A: Information not available (i.e. missing data, see "Database criteria").

NA: Not applicable (see "Database criteria").

Database criteria

Each publication (**R ID**) was assigned a unique code derived from author names and publication year, as well as the letters “a” or “b” if necessary. These codes allow identification of the relevant publication in the Literature Cited section below. Since all publications reported data for more than one response variable, we included another column with the identifier **D ID** in order to identify each measurement within a study individually.

Location site (**L ID**) refers to the location or environmental conditions of a particular study.

Experimental design (**ExpDes**) was classified for each study using the following scheme:

1. BA: “before-after” design. In this design, different conditions corresponded to different samplings of the same wetland. This design included a “within-wetland” control. BA studies in our meta-analysis reported only comparisons of restored vs. degraded wetlands.
2. CI: “control-impact” design. Several wetlands in different states (restored, degraded, or natural) were compared. This design featured no “within-wetland” control. CI studies in our meta-analysis reported both a restored vs. degraded comparison and a restored vs. natural comparison.
3. PA: “paired” design. Different conditions were represented by paired-plots within the same wetland. This design was similar to the CI type except that the paired plots served as a “within-wetland” control. PA studies in our meta-analysis reported both types of comparisons.

We classified the studies into 10 widely recognized ecosystem types (**EcoType**): delta, lake, mangrove, marsh (freshwater or salt), riparian, river, stream, wet meadow, and wetland. The “wetland” category was assigned to any study that did not explicitly indicate the aquatic ecosystem type. Wetland types (**WetType**) were defined based on Ramsar (2006). Human-made wetlands were not classified separately from naturally occurring wetlands.

We assigned the causes of degradation (**CauDeg**) operating in each wetland according to six categories (Brinson & Malvárez 2002): (a) geomorphic / hydrologic (water diversions and dams, disconnection of floodplains from flood

flows, filling, and draining, water extractions); (b) nutrients / contaminants (eutrophication, loading with toxic materials, acidification); (c) invasion of exotic species (flora and fauna), (d) climate change (global warming, increased storm intensity and frequency), (e) land cover change (logging, deforestation, land conversion for agriculture or urban ecosystems), and (f) human use. The category "human use" was assigned when human activity in an ecosystem was reported or could be inferred, or when the reported causes of degradation were associated with human presence in the wetland.

We also extracted data on the specific restoration action applied in the wetland (**ResAct**). In an effort to capture the enormous diversity of these actions, we grouped them into 10 categories (**RA Group**): (a) active revegetation (i.e. introduction of plants), (b) enhancement of in-wetland heterogeneity (i.e. any activity affecting heterogeneity of the aquatic ecosystem, such as the addition of large wood, manipulation or addition of particle size), (c) enhancement of structural heterogeneity (i.e. land contouring, terracing, meandering), (d) removal of exotic species (which turned out to be non-native vascular plants in all studies of our meta-analysis), (e) habitat creation (in our case, wetland creation, which sometimes included revegetation), (f) passive restoration (i.e. removal of degradation factors), (g) restoration of hydrological dynamics (e.g. watering, plugging drainages, and impounding water, together with revegetation in some cases), (h) restoration of water quality (i.e. water replacement, liming, nutrient or litter addition), (i) soil amendments and revegetation, and (j) wildlife management (i. e. reintroduction of native fauna and/or elimination of exotic fauna).

Restoration effects may depend on the time over which restoration actions are implemented, as well as on how many times the actions are implemented. We could not extract such data, however, because most studies implemented one-off restoration actions. Instead we collected data on the interval between when the most recent restoration action was completed and when response variables were measured (**AgeRes**). This is the only variable in our database with numerical values. Although extracted data were originally expressed in years (**Table S1**), we subsequently transformed them to \ln [months] in order to include them in the linear mixed model (see main text). We did not predefine categories for the min, max, or range for this variable because it depended on the time frame of the studies.

Categories for the variables **EcoType**, **WetlType**, **RA Group**, and **AgeRes** were defined *a posteriori* according to the information extracted from the included studies. Only the classification of **CauDeg** data was defined *a priori*.

The 70 publications included in our meta-analysis reported 406 response variables (**VarMeas**). When the same study reported multiple measurements collected over time, we collected only the latest measurements in order to avoid artifacts due to transient dynamics.

We built separate databases for meta-analyses of biodiversity and ES. In the biodiversity database, response variables (**VarMeas**) included: species, family and generic richness; diversity; evenness, including appropriate indices; and community composition, e.g. similarity indices. In studies that measured biomass, density and abundance of organisms, we defined biodiversity exclusively as changes in community structure. In both the biodiversity and ES databases, we grouped the broad diversity of taxonomic groups into the following categories: vascular plants, protista, aquatic invertebrates, macroinvertebrates, terrestrial invertebrates, nekton, amphibians, fishes, mammals. Since some studies did not clearly distinguish fish and macroinvertebrates, we were forced to aggregate them into the general category of nekton. We categorized native and exotic vascular plants separately whenever possible.

In the ES database, response variables **VarMeas** were categorized into 15 ES of wetlands (see Table 2.1 in the main text) (Costanza *et al.* 1997; de Groot *et al.* 2002; MEA 2005; Ramsar 2010): plant food / raw material (PF/RM); animal food / raw material (AF/RM); water supply (WS); climate regulation (CR); hydrological dynamic (HD); water quality (WQ); regulation of extreme events (REE); regulation of soil fertility and erosion (RSFE); regulation of invasive species, pests and diseases (RInvSp); biogeochemical cycling (BC); biotic interactions (BI); provision of terrestrial habitat (Ht); provision of aquatic habitat (Ha); cultural services (Cult); and recreational services (Rec). Studies reported data on stocks, flows and rates of service production. Each ES was represented by a set of binary variables such that the relationship of each measurement to each ES was clear (see main text and **Table S1**). The database contained 2,792 entries from 70 studies, reflecting the fact that many studies reported data for more than one response variable, and each combination of response variable and ES was recorded in a separate row.

These 15 ES were classified into the four major ES categories (**ES Type**) proposed by the Millennium Ecosystem Assessment (MEA 2005): supporting,

regulating, provisioning, and cultural (Rey Benayas *et al.* 2009; Schmidt *et al.* 2009). Supporting services are necessary for the production of other ecosystem services. They include soil formation, photosynthesis, primary production, nutrient cycling and water cycling. Regulating services are the benefits obtained from the regulation of ecosystem processes, including air and water quality maintenance, climate regulation, erosion control, regulation of human diseases, biological control, pollination, and storm protection. Provisioning services are the products used by people that are obtained from ecosystems, including plant and animal food, fiber, fuel, genetic resources, biochemicals, natural medicines, and pharmaceuticals, decorative resources, and fresh water. Cultural services relate to human values and behavior, as well as to human institutions and patterns of social, economic, religious, and political organization.

We calculated effect sizes in terms of response ratios (RRs), which by definition are positive if the restoration increases response variables. While increases in most response variables indicate improvement, increases in others indicate degradation; for example, increases in the concentration of a contaminant in water or soil or in the abundance of non-native species imply reductions in ES provisioning. In these cases, negative RR indicates improvement in the response variable. To facilitate interpretation of RRs, we inverted the signs of negative RRs such that all improvement values would be positive. In Table S1, positive and negative signs indicate whether the response variable (**VarMeas**) is directly or inversely related, respectively, to biodiversity or ES.

Data on response variables were extracted from the text, figures and tables of the included studies. If data reporting was incomplete, we contacted the corresponding authors in an effort to obtain missing results. Data which we could not obtain from the studies or authors are marked as **N/A** (not available). The abbreviation **NA** (not applicable) identifies variables not applicable to the study in question.

For consistency, one of us (PM) extracted data, and two others (JMRB and PB) checked it. All authors jointly determined the classification and arithmetic sign of ES and biodiversity response variables.

References

- Brinson, M.M., Malvárez, A.I., 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29:115-133.

- Costanza, R.R., d'Arge, R., de Groot, R.S., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- de Groot, R.S., Wilson, M.A., Boumans, R.M.J., 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41:393-408.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005 *Ecosystems and Human Well-Being. Synthesis*, Island Press, Washington DC, 68 p.
- Ramsar, 2006. *The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Iran, 1971)*, 4th ed., Ramsar Convention Secretariat, Gland, 114 p.
- Ramsar, 2010. *Wetland Ecosystems Services*. Available: http://www.ramsar.org/cda/en/ramsa_r-pubs-info-ecosystem-services/main/ramсар/1-30-103%5E24258_4000_0 Accessed 20 January of 2013.
- Rey Benayas, J.M., Newton, A.C., Díaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121-1124.
- Schmid, B., Pfisterer, A.B., Balvanera, P., 2009. Effects of biodiversity on ecosystem, community, and population variables reported 1974–2004. *Ecology* 90:853.

APPENDIX S3. Methodological details of meta-analysis.

We used the response ratio (RR) as the effect size metric (Gurevitch & Hedges 2001), which is one of the metrics most commonly used in ecology meta-analyses (Lajeunesse & Forbes 2003; Rey-Benayas *et al.* 2009). The RR was calculated for each biodiversity and ES measure as the natural logarithm-transformed ratio of the experimental value in the restored wetland to the corresponding control value in the degraded wetland [$\ln(\text{Rest}/\text{Deg})$] or natural wetland [$\ln(\text{Rest}/\text{Nat})$]. Such an RR relating an experimental measurement to the corresponding control measurement is often used to assess experimental effects (Hedges *et al.* 1999). Our meta-analysis was weighted, meaning that variance and sample size were taken into account when calculating effect sizes (Gurevitch & Hedges 2001). We computed RR as X_r/X_d , where X_r is the mean value in the restored wetland and X_d the mean value in the control group (degraded or natural wetland). We defined Var_r and N_r as the variance and sample size (number of replicates) of the restored condition, and Var_d and N_d as the corresponding variables in the control conditions. Statistical analyses of RRs were carried out after transforming them by the natural logarithm [$\text{RR} = \ln(X_r/X_d)$]. This transformation linearizes the variable, such that deviations in the numerator are treated the same as deviations in the denominator. As a result, measurements of the variable typically show a normal distribution, making the natural log-transformed RR suitable for a wide range of parametric statistical tests (Hedges *et al.* 1999). To compute global effect size, defined as mean RR+SD for each organism or ES type, Metawin requires a single value for sample size. Since N_r and N_d were

different in several studies, we averaged them together in a single variable $N(\text{avg})$ (**Appendix S2**). In weighted meta-analysis, the variance of the global effect size has two components: one due to sampling variation within each study and another due to variation between studies (Hedges et al. 1999). Metawin takes both components into account when computing global effect size variance, defined as $\text{Var}[\text{RR}]$ in the database (**Appendix S2**). To assess the statistical significance of differences in RR effect sizes among groups or the significance of deviations of effect sizes from zero, we used the conservative test of the bias-corrected 95% bootstrapping confidence intervals (CI) based on 999 permutations (Adams *et al.* 1997; Rosenberg *et al.* 2000). This approach is similar to that used in previous meta-analyses (see Hillebrand *et al.* 2007; Mooney *et al.* 2010).

The accuracy of a meta-analysis can depend on the number of studies included and on the significance of the results in those studies. Rosenthal (1979) defined the fail-safe number as the number of studies that would have to be added to a meta-analysis in order to change at least some results from significant to non-significant. He proposed that a meta-analysis can be considered reliable if the fail-safe number is larger than $5N + 10$, where N is the number of studies in the dataset. In our meta-analysis, the fail-safe number for restored vs. degraded wetlands was 21,417, larger than $5N + 10 = 1,510$. The fail-safe number for restored vs. natural wetlands was 3,905, again larger than $5N + 10 = 2,540$. Therefore we believe that the results of our meta-analysis are reliable (Rosenberg 2005).

To assess the risk of publication bias towards positive results and larger sample sizes in our included studies, we generated funnel plots, which indicated that such bias was unlikely to affect the results of the comparisons between restored and degraded wetlands (**Fig. S3.1a**) or between restored and natural wetlands (**Fig. S3.1b**). We also plotted standardized effect sizes against the normal quantiles (Wang & Bushman 1998) to assess how well the effect sizes fit a normal distribution. Slight deviation from a normal distribution was observed (**Fig. S3.2**).

Since we expected the comparisons between restored vs. degraded conditions and between restored vs. natural conditions to be intrinsically different, we analyzed them separately. Since this difference may be due at least in part to differences in experimental designs, we assessed whether experimental design (ExpDes) interacted with “comparison type” (Comp) using ANOVA.

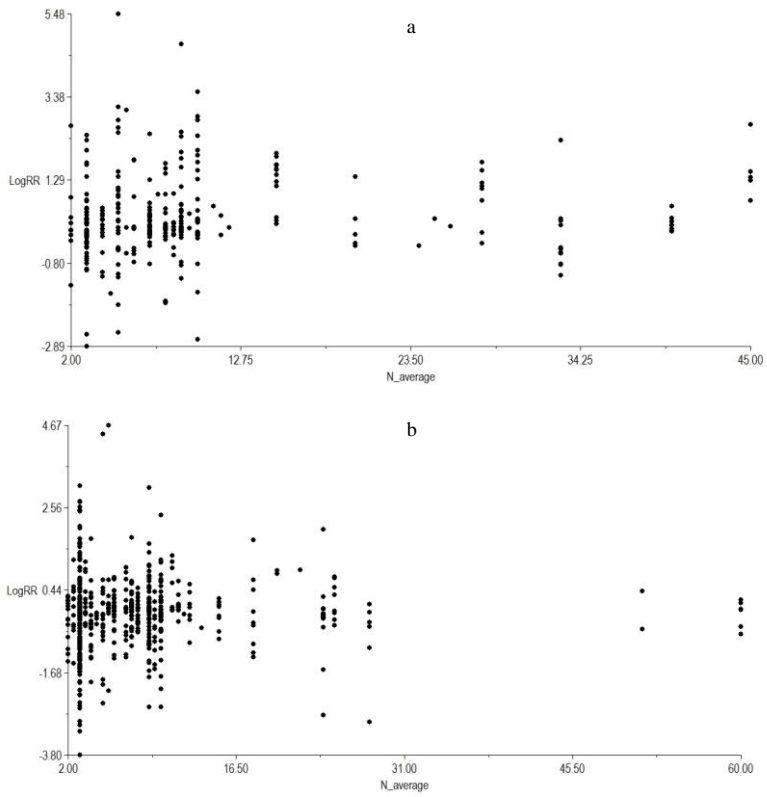


Fig. S3.1. Funnel plot of effect sizes [$\ln(RR)$] of raw data against averaged sample size in comparisons of (a) restored vs. degraded wetlands and (b) restored vs. natural wetlands.

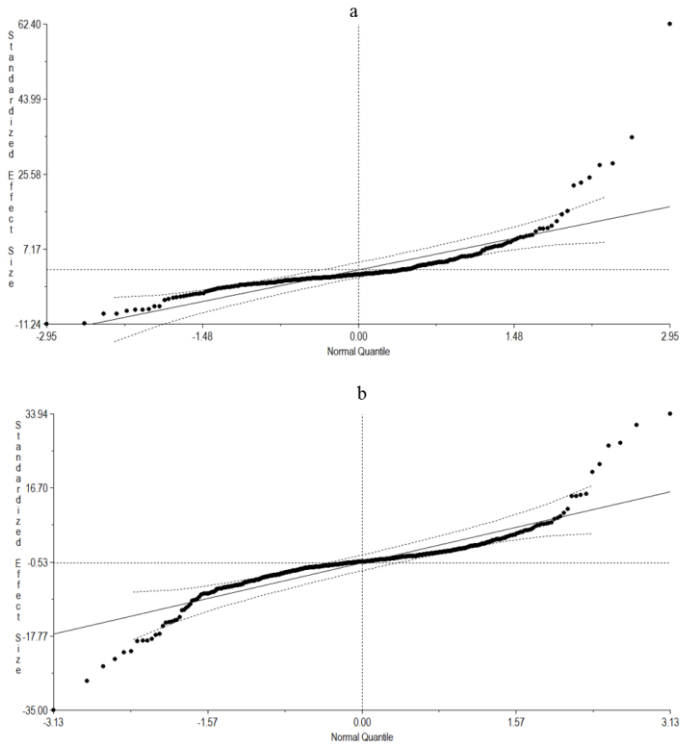


Fig. S3.2. Normal quantile plot (RR) of raw data versus sample size for comparisons of (a) restored vs. degraded wetlands and (b) restored vs. natural wetlands.

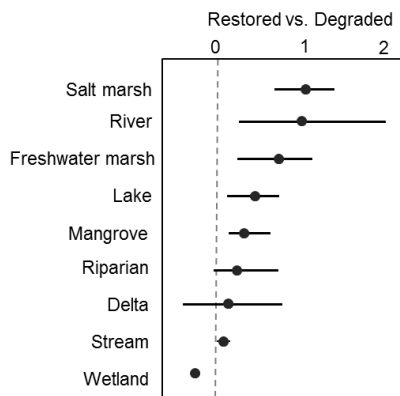


Fig. S1. ES supply after restoration relative to supply after degradation in several ecosystem types.

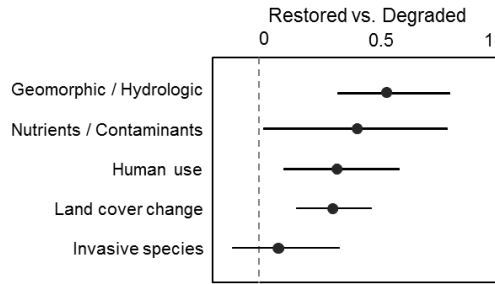


Fig. S2. Level of causes of degradation in restored wetlands relative to their level in degraded wetlands.

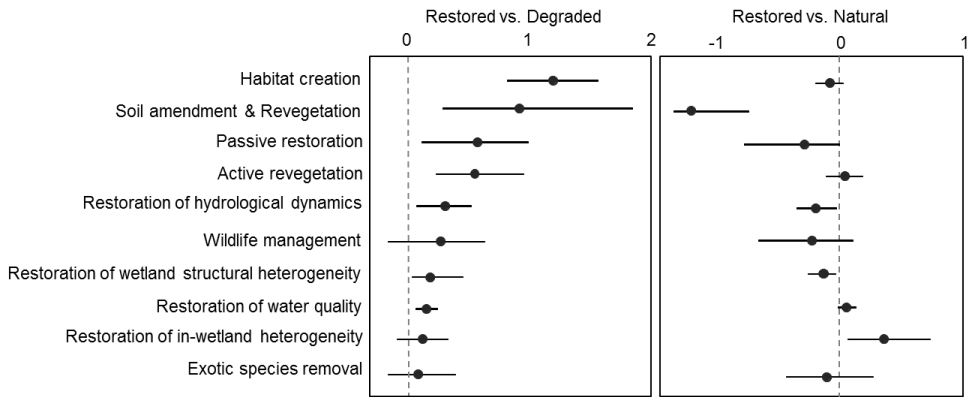


Fig. S3. Levels of biodiversity and ES indicators in restored wetlands relative to their levels in degraded wetlands (left panel) or natural wetlands (right panel).

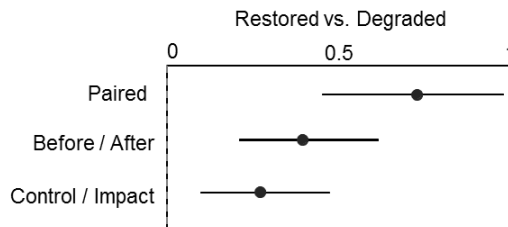


Fig. S4. Levels of biodiversity and ES indicators in restored wetlands relative to their levels in degraded wetlands based on different experimental designs. See main text for descriptions of the designs.

Table S2 Sample sizes (N), effect sizes (RR) and bias-corrected 95% bootstrapping confidence intervals (Bias CI) of RRs calculated for three types of organism (namely macroinvertebrates, aquatic invertebrates, and vascular plants) when taking into account all effect sizes (whole dataset) or only one effect size per study (reduced dataset).

Dataset	<i>Restored vs. Degraded Wetlands</i>			<i>Restored vs. Natural Wetlands</i>		
	N	RR	Bias CI	N	RR	Bias CI
<u>Biodiversity</u>						
Vascular Plants						
Reduced	5	0.6102	0.2136 to 0.9161	10	0.1627	-0.0203 to 0.4210
Whole	9	0.4382	0.1279 to 0.8615	43	-0.025	-0.1895 to 0.1477
Macroinvertebrates						
Reduced	4	-0.0121	-0.1251 to 0.1159	5	-0.1143	-0.1820 to -0.0190
Whole	9	-0.0029	-0.0526 to 0.0507	16	-0.0497	-0.1250 to 0.0302
Aquatic invertebrates						
Reduced	8	0.2233	-0.1306 to 0.8531	7	-0.057	-0.3637 to 0.2544
Whole	19	0.2173	0.0202 to 0.3851	15	-0.0815	-0.2301 to 0.0880

Capítulo 3

Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente artículo:

Meli P., Martínez Ramos, M., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science* doi/10.1111/avsc.12096/abstract.

Combinando criterios ecológicos, sociales y técnicos en la selección de especies para la restauración de bosques

Resumen

Pregunta: ¿Cómo evaluar e integrar criterios ecológicos, sociales y técnicos relevantes para seleccionar las especies que deben introducirse en proyectos de restauración de ecosistemas muy diversos, como son los bosques tropicales ribereños?

Ubicación: Bosque ribereño, municipio de Marqués de Comillas, sureste de México (lat 16 ° 54'N, 92 ° 05'O largo).

Métodos: Proponemos un "Índice de Selección de Especies" (ISS) utilizando cinco criterios independientes relacionados con información ecológica, social y técnica de las mismas. El ISS está dirigido a especies que (1) son importantes en el ecosistema de referencia, (2) son menos propensas a establecerse de manera natural después de una perturbación, (3) no son específicas de un hábitat particular, (4) son socialmente aceptadas y, (5) su propagación requiere plazos de tiempo y una inversión económica razonables. El ISS puede variar entre 0 y 50, y los valores más altos significan un mayor potencial para fines de restauración.

Resultados: De un total de 97 especies registradas, identificamos 30 especies arbóreas que en conjunto representaron >60% del índice de valor importancia total en el ecosistema de referencia. El ISS promedio fue de 28.3 ± 1.0 , lo que sugiere que las especies con valores altos no son frecuentes. Se consideró necesaria la reintroducción por medio de restauración activa para veinte especies. Las especies que se establecen mediante la regeneración natural tuvieron un menor valor social entre los agricultores locales. Casi la mitad de las especies identificadas mostró limitaciones técnicas para su propagación.

Conclusiones: El ISS propuesto es útil para la selección de especies durante las etapas iniciales de proyectos de restauración de bosques y de otros ecosistemas boscosos que albergan una gran biodiversidad, y es adecuado para varios actores interesados en la restauración.

Palabras clave: bosque ribereño tropical; indicadores; México; propagación; regeneración natural; revegetación; valor social.

Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration

Abstract

Question: How to evaluate and integrate relevant ecological, social and technical criteria to select species to be introduced in restoration projects of highly diverse ecosystems such as tropical riparian forests?

Location: Riparian forest, Marqués de Comillas municipality, southeastern Mexico (lat 16°54'N, long 92°05'W).

Methods: We proposed a “Species Selection Index” (SSI) using five independent criteria related to ecological, social and technical information. SSI targeted species that (1) are important in the reference forest, (2) are less likely to establish following disturbance, (3) are not specific to a particular habitat, (4) are socially accepted, and (5) their propagation requires a reasonable time and financial investment. SSI may range between 0 and 50, with higher values meaning higher potential for restoration purposes.

Results: Out of a local pool of 97 species, we identified 30 target tree species that together represented >60% of total Importance Value Index in the reference riparian forests. SSI averaged 28.3 ± 1.0 over the studied species, suggesting that species with high values are not frequent. For twenty species reintroduction by means of active forest restoration was deemed necessary. Species that established through natural regeneration, following secondary regrowth, had lower social value among local farmers. Nearly half of the identified species showed technical constraints for easy propagation and seeding.

Conclusions: The proposed procedure is useful for selecting species to initiate forest restoration projects and of other woody ecosystems that harbor high biodiversity, and is suitable for several stakeholders interested in restoration.

Key words: indicators; Mexico; natural regeneration; propagation; revegetation; social value; tropical riparian forest.

Nomenclature: Martínez, E., Ramos, C.H., Chiang, F. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-177.

Introduction

The re-establishment of native plant species is a widespread tool in ecological restoration, but in many ecosystems such as forests in the humid tropics, the large regional species pool makes it difficult to effectively identify target species for restoration projects. Thus, a systematic approach is desirable to screen the widest possible range of native taxa for possible inclusion in restoration programs (Knowles & Parrotta 1995). Species selection requires extensive background studies, and sometimes monitoring of hundreds of species through several years (Knowles & Parrotta 1995; Blakesley *et al.* 2002a, 2002b; Elliott *et al.* 2003). However, restoration projects usually require short-term results with limited economic resources. Therefore, once the main objectives of restoration efforts based on a census of all stakeholders have been defined, the generation of a list of target species for revegetation (Brudvig & Mabry 2008) should be accomplished.

There is a wide variety of criteria to select target species for forest restoration. They depend on the ecosystem to be restored and the particular needs of each project. For example, in Australia and Thailand, the “Framework Species Method” (FSM) selected species with ecological properties such as (i) high survival and growth rates in degraded sites, (ii) dense crowns that shade out herbaceous weeds, (iii) provision of resources that attract seed-dispersal vertebrates at early restoration age, and (iv) germination traits enabling easy propagation in nurseries (Blakesley *et al.* 2002a, 2002b; Elliott *et al.* 2003). In India (Sharma & Sunderraj 2005) and Brazil (dos Santos *et al.* 2008), species were selected based on their natural regeneration capacity. However, besides ecological criteria, other criteria related to social acceptance and technical feasibility for propagation are required to optimize identification of suitable native species for restoration.

We distinguished tree species that were passively restored by natural regeneration from those requiring active restoration in a previous study based on ecological criteria, namely dominance and regeneration potential (Meli *et al.* 2013a). However, given that biodiversity conservation and ecological restoration must embody societal values to improve their success (Garibaldi & Turner 2004), it is critical to recognize and take into account the cultural perceptions and acceptance of the species used in restoration projects. Successful restoration actions need the participation of local stakeholders, and the potential of species to be used in such actions should be evaluated not only on the basis of their ecological traits but also on criteria that consider both social benefits and technical limitations such as germination and propagation requirements under nursery

conditions. In this study, we propose a procedure to select target species for forest restoration projects, which is illustrated by a case study related to restoration of Neotropical riparian forest. This work does not constitute a framework for implementing restoration activities (SER 2004). Rather, it pursues (1) the identification of the species pool at a reference ecosystem, (2) the selection of species from this pool based on ecological, social and technical criteria that are considered relevant for restoration, and (3) the integration of such criteria into a single and operational Species Selection Index. It aims to link the ecology and management of degraded forests and to be suitable for implementation by various stakeholders in forest restoration efforts. We also discuss the potential implementation of the proposed procedure in other ecosystem types and in scenarios with uneven information availability related to social values and technical requirements. We finally bring out some suggestions that could be addressed by future studies of species selection for restoration of tropical riparian forests and other species-rich ecosystem types.

Methods

Study site

We conducted this study at the Marqués de Comillas municipality (16°54'N, 92°05'W), Selva Lacandona region, southeastern Mexico. Its climate is typically hot (25°C annual mean), with a mean annual precipitation of ca. 3,000 mm and a short dry season (<100 mm month⁻¹) between January and April. Due to its diversity of soil types, heterogeneous topography (Siebe *et al.* 1995) and complex fluvial network, several tropical ecosystems are present in this municipality but rainforest is the dominant one. Although the Maya and other human groups inhabited and abandoned this municipality more than 500 years ago, human colonization restarted in the early 1970s, when governmental programs encouraged immigration and this settlement has been portrayed as spontaneous and unorganized (De Vos 2002). Former old-growth forest has been extensively converted to agricultural fields. Deforestation also includes riparian vegetation, which impacts both terrestrial and aquatic ecosystems. Marqués de Comillas adjoins Montes Azules Biosphere Reserve across the Lacantún River, and shows a complex net of permanent and temporal streams. Therefore, the conservation of remnant old-growth forest in the region has been recognized of high priority, both in Mexico and Guatemala (Mendoza & Dirzo 1999).

Procedure and criteria

To obtain a list of target species for the revegetation of riparian degraded zones, we considered five criteria that are based in ecological, social and technical information (**Table 3.1**).

1. Natural species dominance (D). This criterion evaluates dominance of individual species in the reference forest, which in our case was represented by six sites with pristine old-growth riparian forest. Sites were identified through prospective routes along streamsides. We estimated relative density, relative frequency and relative basal area of all woody species with dbh \geq 0.5 cm along a 50 x 10 m transect parallel to the stream in each site. Basal area was estimated using the diameter at breast height (dbh) and the formula $\pi*(dbh*0.5)^2$ assuming a circular shape of the stem cross plane.

Table 3.1. Species selection criteria included in the proposed procedure.

Criteria	Indicator	Information type
Natural dominance (D)	Importance Value Index (IVI _i).	Ecological
Natural regeneration potential (NRP)	Spearman rank correlation of abundance across size classes (r_s).	Ecological
Habitat breadth (H)	Occurrence at five geomorphological units.	Ecological
Social value (SV)	Natural abundance in riparian systems and local use according to social perception.	Social
Technical constraints (Tc)	Ease of propagation (seeds collection + germination + introduction alternatives).	Technical

For each transect and species, we calculated an Importance Value Index as the sum of relative density, relative frequency, and relative basal area of a species divided by three (IVI_i; Curtis & McIntosh 1951).The measured IVI_i was used as an indicator of D and adopted values between 0 and 100.

2. Natural regeneration potential (NRP). This criterion evaluates the potential of the species to re-establish after disturbance and was first elaborated by Meli *et al.* (2013a). To quantify NRP we used five sites representing the typical secondary riparian forest. This secondary forest grew on sites formerly covered with old-growth forest similar to the studied reference forest that was totally deforested and abandoned later. Age of the secondary forest sites varied between 3 and 10 years. In equal transects (50 x 10 m each) as in reference forest sites, we obtained for every species their abundance (N_i, number of stems of species i per transect) in each of ten dbh classes (range: 0.5 to >50cm, class intervals: 5-cm). For

each transect and species, we calculated the correlation (Spearman rank correlation, r_s) between abundance [$\log(N_i + 1)$] and the mid-point of the dbh classes (hereafter called abundance-size correlation). A high NRP is represented by a diminishing number of individuals as diameter sizes increase; this change will result in a significant negative correlation and therefore an acceptable potential for passive establishment of the species (Meli *et al.* 2013b). A null or a positive correlation for a particular species indicates that it does not establish naturally (i.e., lack of regeneration) and, therefore, it needs to be actively restored or reintroduced. We focused on the last kind of species considering that in our study site the establishment of some species could be impeded or slowed down by physical, chemical or biological barriers (Holl 2007). The NRP is a continuous variable that varied between -1 and 1.

3. Habitat breadth (H). This criterion is a surrogate of the ability of the species to develop in habitats of different geomorphology, which differ in soil and topographical properties. We assumed that species found in more habitats have higher ability to establish after disturbances. Selecting those species with higher habitat breadth implies selecting generalist species, which may be detrimental for riparian-specialist species. However, we envisage the selection of generalist species as an initial restoration step that will lead to the rapid establishment of an initial canopy, thus creating the environmental conditions for the re-establishment of specialist species in a later step. This criterion selects widespread, but not necessarily abundant species. We used data from 14 permanent 20 x 250 m plots that were previously established within five geomorphological units that differed in soil and topography in pristine rainforest: floodplain, karst, alluvial, savanna, and low-hill rainforest (Siebe *et al.* 1995). We then counted the units where each species occurred. As H is an ordinal criterion, it ranged between 0 and 5.

4. Social value (SV). This criterion identifies locally salient species that shape the perceptions of local people with respect to (i) the natural abundance of the species in the riparian forest (in a rank of 0 to 5), and (ii) the local values of species for provision of food, materials, medicine, and/or cultural practices (Garibaldi & Tucker 2004). These two components of the SV in our study are comparable because the number of different use types never exceeded four (see below). The information related to these two aspects was confirmed from participatory interviews with farmers in four local communities. In groups of four or five persons each, they shared photos of the 30 species with highest IVI_i at reference forest sites (**Appendix S1**). Farmers were also consulted about other

suitable species for riparian restoration that were not included in the previous list. The SV was calculated as the rank of abundance plus the number of local use types; as SV was an ordinal variable, it took on values >0 .

5. Technical constraints (Tc). We collected seeds in the field, and germinated and propagated them in a nursery, for all available species of those selected 30 species with highest IVI_i at reference forest sites, and then scored these species. This criterion identifies cost-effective techniques for successful species propagation. We used our own data in an adapted scoring system from Knowles and Parrotta (1995) that included three aspects with three categories each: (i) ease of seed collection (combining seed size and dispersal syndrome: large and zoochorous, small and zoochorous, and small and anemochorous/hydrochorous; note that seed availability is included in this component of Tc); (ii) seed germination treatment requirements (none, mechanical and chemical treatment); and (iii) alternatives for introduction in field (direct seeding, wildlings/stumps, seedlings produced in nurseries; **Appendix S2**). The categories received numerical values (1 to 3) with higher values for the easiest/lowest cost option and lower values for the most difficult/expensive options. These three values were added; as Tc was an ordinal variable, it ranged between 3 and 9. For all abbreviations used see **Appendix S3**.

Assembling the index

Considering that some criteria were continuous and other were ordinal, and that they varied at different scales, to make them comparable we calculated the Z score for each criterion by obtaining the difference between a datum value and the mean of the variable and dividing this difference by the standard deviation. Finally, we divided these individual Z scores into ten classes from <-2 and >2 , with 0.5 class intervals. We assigned a value of 0 to the lowest class and 10 to the highest class. We considered all criteria equivalent and calculated SSI using the following formula: $SSI = D + NRP + H + SV + Tc$. This SSI is an ordinal variable that ranges between 0 and 50.

To explore possible relationships among the five criteria we performed non-parametric correlations (Spearman r_s) across the normalized data (Z scores) of all criteria.

Results

Criteria values

A total of 97 species were found in the reference forests, of which *Ficus* sp. had the maximum IVI_i (11%) and only ten species had an $IVI_i > 2\%$ (**Table S1**). We found 92 species in the disturbed forests, of which *Dialium guianense* had the maximum IVI_i (5%) and only fourteen species had an $IVI_i > 2\%$ (**Table S2**). The first fifteen species accumulated 50% of total IVI in the reference sites (**Fig. 3.1a**) and 48% in the disturbed sites (**Fig. 3.1b**).

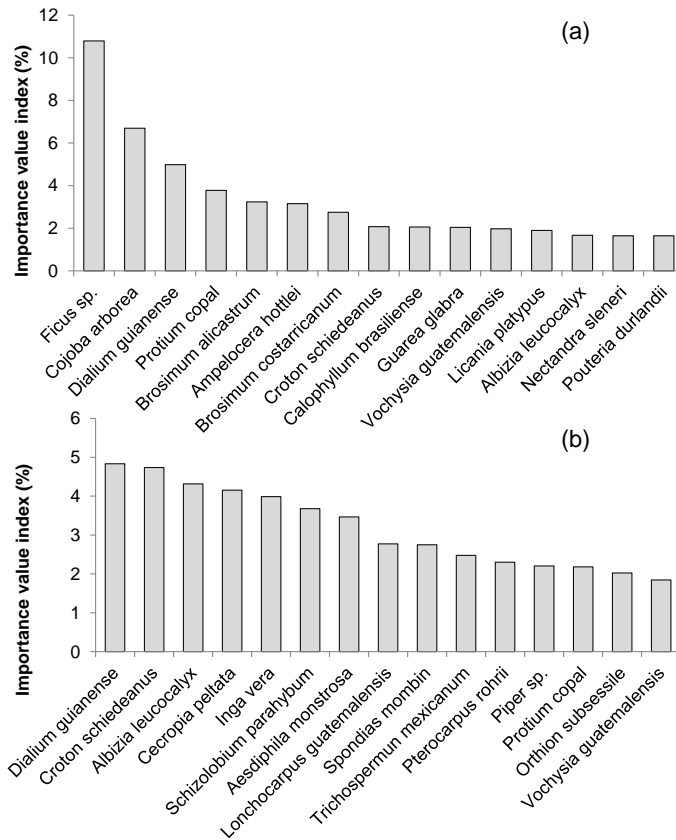


Fig. 3.1. Importance value index (IVI) of species accounting for >60% of total IVI in the six riparian reference forests (a) and in the five disturbed or secondary growth riparian forests (b).

We restricted all our analysis to those 30 species that showed the highest IVI_i in the reference sites which together covered > 60% of the total community IVI . More than half of the species occurred in three or four geomorphological units (54%), whereas nine species occurred in one or two (30%) and only three species

(*Brosimum alicastrum*, *D. guianense*, *Protium copal*) occurred in all geomorphological units (10%; **Fig. 3.2**, **Table S3**).

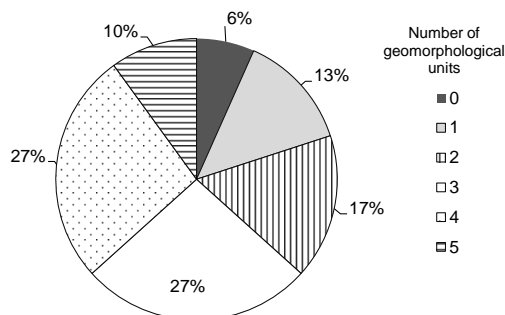


Fig. 3.2. Proportion of species out of the 30 studied native tree species occurring in different numbers of geomorphological units found in Marqués de Comillas.

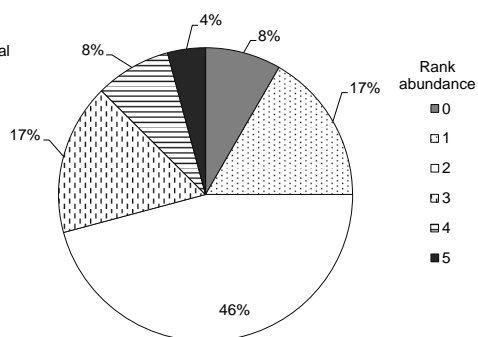


Fig. 3.3. Proportion of species out of the 30 studied native tree species occurring at six rank abundance categories according to local people perceptions found in Marqués de Comillas. See main text for details on rank abundance calculation.

Two sampled species (6%) were totally absent in the five geomorphological units (*Miconia glaberrima* and *Nectandra sleneri*).

Farmers recognized most of the species (80%; **Appendix S1**). Ten species (33%) were recognized in all cases, while seven species (23%) were mostly unknown. In general, farmers notably distinguished Lacantún river valley and stream banks (our reference ecosystem) as environments with different hydrologic dynamics, soil types, and species composition. According to their perception, only *Inga vera*, *D. guianense* and *Albizia leucocalyx* (4% of the species) were abundant at riparian ecosystems (**Fig. 3.3**). Most species (70%) were considered of low to medium abundance and only two species (*Blepharidium mexicanum*, *Eugenia mexicana*) were considered absent. There was no agreement about the abundance of five species (8%), namely *E. nigrata*, *J. dolichaula*, *Licannia platypus*, *M. glaberrima*, and *N. reticulata*. The relative species abundance denoted by farmers was not correlated ($r_s = -0.0414$, $p = 0.8475$) with the species abundance registered in the reference site surveys (**Appendix S1**).

Most species (41%) were used only for timber (i.e. fuel wood, fence posts, handles, boards and shelves), and five species (17%) had two use types besides timber (i.e. medicine and fodder). Only *B. alicastrum* had four use types: timber,

food, medicine and fodder. Eleven species (38%) were reported as not used by local people.

Species producing seeds that were considered easy to collect represented 40% of the 30 species. Fifty three percent of the species were deemed easy to propagate with no pre-sowing treatment or only a simple mechanical scarification required (**Appendix S2**). However, we did not have suitable information about the appropriate introduction method for 33% of the species. Finally, 43% of the species attained a Tc value > 5, which could be a limitation when attempting to reintroduce native vegetation on disturbed sites.

Selection index and species selected

We calculated the SSI for the list of the 30 target woody species to restore disturbed riparian zones (**Table 3.2**). SSI was normally distributed with a mean (\pm SE) of 28.3 ± 1.0 , and ranged between 18 and 43. Less than half of the species (43%) scored an SSI higher than the mean. The species with the lowest SSI values were those with null SV (i.e. not used or accepted by the local farmers). We found a significant negative correlation only between the natural regeneration potential (NRP) and the social value (SV; $r_s = -0.7036$; $p = 0.0008$), suggesting that those species that naturally established following secondary regrowth have lower social value among local farmers than those species that need being actively restored.

Discussion

Criteria for species selection

Natural dominance was the first criterion that we used for species selection. We targeted selection of woody species to initiate forest restoration projects.

Although tropical riparian ecosystems contain other than woody species, these species can facilitate the establishment of other plants (Parrotta *et al.* 1997) when their architecture (e.g. leaf and canopy area) buffer harsh abiotic conditions (Meli & Dirzo 2013); by attracting seed dispersers when having fresh fruits (Slocum 2001); and by outcompeting (typically) shade intolerant grasses through reduction of their cover (Zimmerman *et al.* 2000).

Table 3.2. Species Selection Index values (SSI) for 30 woody species targeted for revegetation of riparian forest in Marqués de Comillas. The SSI integrates standardized values (categories of Z values, see text for details) of Natural dominance (D), Natural regeneration Potential (NRP), Habitat breadth (H), Social value (SV), and Technical constraints (Tc). (*) Species absent in disturbed forest and therefore considered to need active reintroduction (high NRP values).

Species	D	NRP	H	SV	Tc	SSI
<i>Dialium guianense</i>	8	10	9	9	7	43
<i>Brosimum alicastrum</i>	6	6	9	9	8	38
<i>Brosimum costarricanum</i>	6	10	7	6	8	37
<i>Ficus sp.</i>	10	9	2	8	7	36
<i>Cojoba arborea</i>	10	6	4	5	7	32
<i>Vochysia guatemalensis</i>	5	7	7	8	5	32
<i>Trophis racemosa</i>	4	10	6	6	6	32
<i>Albizia leucocalyx</i>	5	8	3	8	7	31
<i>Ampelocera hottlei</i>	6	3	7	6	9	31
<i>Calophyllum brasiliense</i>	5	6	7	6	7	31
<i>Licania platypus</i>	5	10	6	6	4	31
<i>Posoqueria latifolia</i>	5	10	6	5	5	31
<i>Guarea glabra</i>	5	3	7	6	8	29
<i>Protium copal</i>	7	3	9	6	3	28
<i>Castilla elastica</i>	5	3	6	6	7	27
<i>Hirtella americana</i>	4	4	7	5	7	27
<i>Pouteria durlandii</i>	5	5	7	6	4	27
<i>Swartzia simplex</i>	5	10	3	5	4	27
<i>Blepharidium mexicanum</i>	4	5	6	4	7	26
<i>Inga vera</i>	4	5	3	9	5	26
<i>Eugenia nigrita</i>	4	10	7	.	5	26
<i>Quararibea yunckerii</i>	4	10	3	6	3	26
<i>Nectandra reticulata</i>	5	10	6	.	4	25
<i>Miconia argentea</i>	4	5	4	6	5	24
<i>Jacaratia dolichaula</i>	4	10	6	.	4	24
<i>Croton schiedeanus</i>	5	2	6	5	5	23
<i>Eugenia mexicana</i>	5	6	4	.	5	20
<i>Licaria capitata</i>	4	10	4	.	2	20
<i>Nectandra sanguinea</i>	5	10	1	.	4	20
<i>Miconia glaberrima</i>	4	10	1	.	3	18

They also provide organic matter to the riparian soil and promote shore stabilization in the medium-term through their dense roots (Meli *et al.* 2013b). All these characteristics may be also considered as species selection criteria in forest restoration projects, but their inclusion will depend mainly on the ecological condition of the degraded ecosystem, and should be complemented with other criteria, as we showed in this work.

Once the restoration project has been established, it is necessary to consider a wider range of species to fill under-represented niches with other life-forms (e.g. herbs, palms, and ferns) and with rare, endangered, endemic and/or

riparian-specialist species and thus to improve the structure and function of the riparian forest (Meli *et al.* 2013a) and promote higher diversity and functional redundancy (Brudvig & Mabry 2008). This will ensure the effectiveness of critical ecological processes that sustain ecosystems (SER 2004).

We used natural regeneration potential as the second criterion. The predictive potential of the abundance-size correlations for selecting target species from disturbed sites could be limited by the small sample size, and hence decrease as their age increases and its species composition starts to resemble that of the reference sites (Meli *et al.* 2013a). However, the typically low species abundance in highly diverse humid tropics makes it difficult to perform accurate correlations without higher statistical power.

Assessing some preferred ecological characteristics of target species is a different way to estimate the potential of establishment. For example, longevity, resistance to herbivores or physical damage, and tolerance to flooding in the case of riparian systems, could also be important features for assessing the potential of establishment. These features focus on the species responses to particular abiotic or biotic factors. Some of these ecological features are indirectly included in our habitat breadth score, since generalist species may have life-history and functional attributes to cope with biotic and abiotic environmental filters better than specialist species do (Young *et al.* 2005).

Young fallows such as those we surveyed to estimate the Natural Regeneration Potential are not always present in areas where restoration is being planned, but they are good sites to identify potential species for passive restoration purposes at the first stages of restoration efforts (Meli *et al.* 2013a). In subsequent stages of the restoration project, other sites such as older regeneration patches and other ecological species characteristics could be used.

Our target species list is useful to restore typical disturbed riparian forests in the studied region, including those human-disturbed sites that were abandoned recently (with minimal natural regeneration) or long ago (with substantial natural regeneration). Unlike Brudvig and Mabry (2008), we did not consider the species of the regional pool that were already established at the disturbed sites because they may not be the most suitable species in social or economic terms when degradation is not very severe, as it was the case in our study. The ability of such species to establish naturally in degraded areas is high, and therefore it may be more appropriate to use these species for restoration of severely degraded lands,

such as mined sites (Sharma & Sunderraj 2005; Parrotta & Knowles 2001) or sites highly susceptible to erosion on steep slopes (dos Santos *et al.* 2008). Seed size and dispersal mechanism syndromes have also been used to understand which species might require active re-establishment and which might passively recolonize degraded sites (Pausas & Lavorel 2003). For example, regenerating species in disturbed sites are frequently those with small seeds, which are widely dispersed (Chazdon *et al.* 2007). We believe that regeneration indices (cf. dos Santos *et al.* 2008) are more accurate indicators of these two types of species. Although not all second-growth forests have recolonized degraded sites, and some species may be adapted to several forms of degradation (e.g. degraded soils, fires, and weed infestation), the regeneration potential is a good indicator of the potential use of the species for restoration purposes.

Habitat breadth was the third criterion. We found that half of the species were present in at least three geomorphological units, suggesting that these species could establish in the riparian forest as in other ecosystem types. Few species showed high habitat breadth for a particular unit, and only *A. leucocalyx* was present in the floodplain and should be re-established in riparian restoration sites in our case study. The occurrence of species at particular habitats is implicitly related to their recruitment niche and should be strongly linked to ecological restoration projects. Many species can persist as adults in a far broader niche than that into which they can successfully recruit (Young *et al.* 2005) because habitat associations of adults do not necessarily emerge at early life stages (Comita *et al.* 2007). Restoration activities may broaden the dispersal or recruitment niche through translocation of propagules and assisted establishment, and create non-regenerating populations by planting saplings where adults can develop but seeds fail to germinate or seedlings have limitations to establish themselves (Young *et al.* 2005).

Social value was the fourth criterion and a salient contribution of our proposed procedure for restoration. Our selected species were socially accepted or, at least, meant some appraisal or utility for local people, mostly for timber. However, selecting only socially valuable species may put in risk their establishment in the harsh conditions of a degraded site. Non-pioneer species are a typical case of this situation, but in the humid tropics they show high plasticity in their growth rates and often establish successfully when they are directly transplanted to open sites, even when these sites have not been previously colonized by pioneer species (Martínez-Garza *et al.* 2005). Monitoring field

performance of these socially valuable species will be crucial in restoration projects.

Although it is not the case in our study, the number of use types could be much larger than abundance classes, making these two components not comparable. In such cases, averaging the normalized score in a single SV could be a way to obtain a single SV value. Another option could be using rank abundance and use types as separated values.

Interestingly, the species abundance denoted by local farmers (social information) was not correlated with the actual species abundance registered in the reference sites (ecological information; **Appendix S1**). At the same time, we found that those species that are naturally established following secondary regrowth had the lower social value among local people. This is an unusual outcome, considering that in other tropical regions the young, second-growth forests have high utilitarian as well as conservation value and will likely become important sources of timber and non-timber forest products (Chazdon & Coe 1999; Gavin 2009; Vøek 2004). This emphasizes the needs of further research on flora uses among local people, both in pristine and secondary riparian forest. The fact that people did not recognize the species by their abundance or ecological dominance does not mean that they do not actually use these species. Other criteria such as utility should be analyzed to evaluate the accuracy of our correlation to reflect real local uses in the region.

Local knowledge collected by interviews is important and useful to make local people pro-active participants at all stages of restoration practice (Blakesley *et al.* 2002b). Snapshot questionnaires may not reveal the species preferences of the local communities, but we believe they do reflect the farmer's perception as we infer from other previous participatory interviews that were conducted since our conservation project started several years ago.

Supply of ecosystem services (i.e. supporting, regulating, provisioning and cultural services) is directly related to human well-being (MEA 2005). Any woody species can supply more than one supporting and regulating service (e.g. habitat provision, carbon fixation, soil retention and many others). Thereby, the differences among these species are mostly related to their supply of provisioning or cultural services, and thus the use of species by local people could be a surrogate of such services.

Technical constraints for propagation and introduction of target species were the fifth criterion. This criterion considers ease of seed collection, germination and alternatives for introduction. Seed availability is indirectly included when valuing the ease to collect seeds of different sizes from fruits showing a variable dehiscence. However, species phenology and dioecism (seeds produced only by female trees) also affect seed availability, especially of mast-fruited species. Further research about these characteristics of the 30 selected species would provide important information to estimate and value the entire spectrum of efforts to obtain enough seeds and will be considered as surrogate variables to score technical constraints in our riparian restoration project in the future.

While local people may be interested in propagating native species for their reintroduction in many restoration projects, this propagation may be time-consuming and expensive. Consequently, it is important to select species that are easily propagated since local communities cannot implement techniques that are costly or hazardous (e.g. use of acids for seed scarification). Research is needed to better understand the technical constraints to propagate and reintroduce native species, including species identification and studies of fruiting phenology, seed germination and nursery practice (Knowles & Parrotta 1995). Revegetation projects should emphasize the importance of this information. Lack of information underestimates the rating of some species but also guides future research on species propagation for restoration purposes. This highlights the “adaptability” of our procedure. Species could be selected on the basis of one or two criteria and, at the same time, they could generate useful information about the other criteria.

Seeds from species classified as difficult to propagate should not be collected in the first stages of the restoration project, as it would be more efficient and less costly to locate and transplant saplings from the forest (Knowles & Parrotta 1995). However, the conservation status of some target species may restrict this technique, because a threatened or endangered species may not bear additional reduction in its population through harvesting (Garibaldi & Tucker 2004). Also, reintroduction may be a successful strategy for overcoming dispersal limitations but may not reflect adult establishment (Turnbull *et al.* 2000); thus, the performance of transplanted species in the field should be included in our Tc index in future stages of the restoration project (Knowles & Parrotta 1995; Elliot *et al.* 2003).

Species Selection Index

The criteria used to constitute the SSI appear to be independent and complementary, as we found hardly any significant correlation among them. Thus, ideally they should be used simultaneously or at least in groups of two or three. We considered all five criteria to be equivalent when assembling the SSI. However, as we discussed above, when species establishment faces hard ecological limitations, ecological criteria could be more important than the technical or social ones (Sharma & Sunderraj 2005; dos Santos *et al.* 2008). Technical criteria could be considered most important when there are monetary or time constraints, whereas social criteria are essential and should be the prioritized when there is no consensus among ecological and social interests. Thus, priority ranking of species in Table 2 could be re-ordered following these criteria (e.g. ecological priority, social priority, and technical feasibility priority) in different restoration scenarios. The SSI average was near the median value, suggesting that species with high SSI were not frequent. At the same time, some species showed very low SSI due to lack of information, which highlights the dependence of the SSI on information availability.

The proposed procedure is useful to minimize costs and maximize efficiency in selecting species for forest restoration so that it can be attractive to different stakeholders. It can be applied as well to the screening and selection of woody species from a wide spectrum of other tropical and temperate regions. It is useful where trees are dominant, but its use would be limited in grasslands or other ecosystem types where species regeneration is difficult to estimate (Meli *et al.* 2013a). Further research is needed to select appropriate species to suit the specific ecological requirements in other ecosystem types.

Finally, the most appropriate methodology to select target species for restoration will strongly depend on the main objectives of any particular project. Other criteria could be considered in the selection of target species in other case studies, including adaptive capacity to different soils (Sharma & Sunderraj 2005), other social values (cf. Moreno-Cassasola & Paradowska 2009), or attributes such as dispersal syndromes (Sansevero *et al.* 2009). Technical constraints may be the most useful criterion in practical terms because these can increase the costs (time, labor, materials needed) of the restoration projects, but social criteria should be included in all restoration efforts (Garibaldi & Turner 2005).

Conclusions

We proposed a procedure to target species for forest restoration projects that leans on five criteria related to ecological, social and technical information. A major strength of this procedure is that the five criteria are independent and can be used separately in projects with different goals. Importantly, social information based on local perception is usually neglected in restoration projects. The high number of woody species found in the reference sites indicates that the regional species pool for riparian restoration is wide. To facilitate practical restoration, we identified a preliminary list of tree species that are most suitable for their reintroduction into degraded riparian zones in our study region and similar ecological and social settings (Brudvig & Mabry 2008).

A list of target species must be identified and used for the initial stages of restoration of ecosystems dominated by trees. However, the species selection criteria will depend on the main goals of the restoration project and on information availability. In human-dominated ecosystems or agricultural landscapes, prioritizing social and technical criteria to select species for restoration is crucial for restoration sustainability. Our procedure could be adapted to different social and ecological conditions and be enriched as new information is generated.

Acknowledgements

We thank C. Méndez and G. Jamangapé their field assistance. We are very grateful to M. González and J.A. Parrotta for comments on an early draft of this paper. R. Chazdon and an anonymous reviewer greatly improved the content and presentation of a previous version of this manuscript. A Rufford Small Grant for Nature Conservation was provided to P.M. (40.11.09). Pemex and the WWF-FCS Alliance supported Natura. JMRB thanks projects CGL2010-18312 (Spanish Ministry of Science and Education) and S2009AMB-1783 REMEDINAL-2 (Madrid Government).

Literature cited

- Blakesley, D., Elliott, S., Kuarak, C., Navakitbumrung, P., Zangkum, C. Anusarnsunthorn, V., 2002a. Propagating framework tree species to restore seasonal dry tropical forest: implications of seasonal seed dispersal and dormancy. *Forest Ecology and Management* 164:31-38.

- Blakesley, D., Hardwick, K., Elliott, S., 2002b. Research needs for restoring tropical forests in Southeast Asia for wildlife conservation: framework species selection and seed propagation. *New Forest* 24:165-174.
- Brudvig, L.A., Mabry, C.M., 2008. Trait-based filtering of the regional species pool to guide understory plant reintroductions in Midwestern Oak Savannas, U.S.A. *Restoration Ecology* 16:290-304.
- Chazdon, R.L., Coe, F.G., 1999. Ethnobotany of woody species in second-growth, old growth, and selectively logged forests of Northeastern Costa Rica. *Conservation Biology* 13:1312-1322.
- 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* 362: 273-289
- Comita, L.S., Condit, R., Hubbell, S.P., 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology* 95: 482-492.
- Curtis, J.T., McIntosh, R.P., 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32:476-496.
- De Vos, J., 2002. Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1950 - 2000. Fondo de Cultura Económica, México.
- dos Santos, R., Citadini-Zanette, V., Leal-Filho, S., Hennies, W.T., 2008. Spontaneous vegetation on overburden piles in the coal basin of Santa Catarina, Brazil. *Restoration Ecology* 16:444-452.
- Elliott, S., Navakitbumrungra, P., Kuaraka, C., Zangkuma, S., Anusarnsunthorna, V., Blakesley, D., 2003. Selecting framework tree species for restoring seasonally dry tropical forests in northern Thailand based on field performance. *Forest Ecology and Management* 184:177-181.
- Garibaldi, A., Turner, N., 2004. Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. *Ecology and Society* 9:1 [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss3/art1>
- Gavin, M.C., 2009. Conservation implications of rainforest use patterns: mature forests provide more resources but secondary forests supply more medicine. *Journal of Applied Ecology* 46:1275-1282.
- Holl, K.D., 2007. Old field vegetation succession in the neotropics, Pp. 93-188 in Cramer, V., Hobbs, R. (eds.), *Old fields. Dynamics and restoration of abandoned farmland*. Island Press, Washington D.C.
- Knowles, O.H., Parrotta, J.A., 1995. Amazonian forest restoration: an innovative system for native species selection based on phonological data and field performance. *Commonwealth Forestry Review* 74:230-243.
- Martínez-Garza, C., Peña, V., Ricker, M., Campos, A., Howe, H.F., 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217:365-379.
- Meli, P., Dirzo, R., 2013. Effects of grasses on sapling establishment and the role of transplanted saplings on the light environment of pastures: implications for tropical forest restoration. *Applied Vegetation Science* 16:296-304.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M., Rey-Benayas, J.M., 2013a. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. *Restoration Ecology* 21:163-165.
- Meli, P., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., Ruiz, L., Martínez Ramos, M., 2013b. Restauración de los servicios ecosistémicos ribereños. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. Pp. 39-58 in Lara, A., Laterra, P., Manson, R. & Barrantes, G. (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos en América Latina y el Caribe*. Red ProAgua - CYTED, Valdivia, Chile.
- Mendoza, E., Dirzo, R., 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Millennium Ecosystem Assessment (MA), 2005. *Ecosystems and human well-being: a framework for assessment*. Wetlands and water. World Resources Institute, Washington D.C., USA.
- Moreno-Cassasola, P., Pardowska, K., 2009. Useful plants of tropical dry forest on the coastal dunes of the center of Veracruz State. *Madera y Bosques* 15:21-44.
- Parrotta, J.A., Turnbull, J.W., Jones, N., 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:1-17.
- Parrotta, J.A., Knowles, O.H., 2001. Restoring tropical forests on bauxite mined lands: lessons from the Brazilian Amazon. *Ecological Engineering* 17:219-239.
- Pausas, J.G., Lavorel, S., 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 14:409-416.

- Sansevero, J.B.B., Prieto, P.V., Duarte de Moraes, L.F., Pena-Rodrigues, P.J.F., 2009. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes. *Restoration Ecology* 19:379-389.
- Sharma, D., Sunderraj, S.F.W., 2005. Species selection for improving disturbed habitats in Western India. *Current Science* 88:462-467.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico. Pp. 40-58 in Simmorangkir, D. (ed.), *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils*. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (SER), 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Slocum, M., 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture? *Ecology* 82:2547-2559.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J., Rees, M., 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88:225-238.
- Vøek, R.A., 2004. Disturbance pharmacopoeias: medicine and myth from the humid tropics. *Annals of the Association of American Geographers* 94:868-888.
- Young, T.P., Petersen, D.A., Clary, J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.
- Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Aide, M.A., 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8:350-360.

Supplementary material

Appendix S1. Participatory interviews with local communities and social value data.

Appendix S2. Technical constraints methods and data.

Appendix S3. List of abbreviations.

Table S1. Species list in the reference sites.

Table S2. Species list in the disturbed sites.

Table S3. Data on important index, natural regeneration potential, and habitat breadth.

APPENDIX S1. Participatory interviews with farmers in four local communities for the selection of woody species to restore riparian ecosystems in Marqués de Comillas municipality, Chiapas, Mexico.

Participatory interviews were conducted in four communities: Loma Bonita, Trece de Septiembre, Boca de Chajul, and Playón de la Gloria. The main goals of these interviews were to gather local farmer's perceptions about suitable woody species for riparian restoration and their major use as food, materials, medicine, and/or cultural practices (Garibaldi & Tucker 2004).

Meetings were organized in advance. During the development of the usual meetings that we held in the four communities, local people were invited to the participatory workshops. Overall, the four workshops involved 42 interviewed, mostly farmers between 30 and 60 years old.

We used the list of the 30 species that were previously selected from the vegetation surveys in pristine riparian areas (RE, reference ecosystem) and secondary riparian vegetation areas (DE, disturbed ecosystems) (see main text). We used photographs of each species, which included the general aspect of the adult tree together with details of its leaves, flowers, and fruits (Fig. S1.1).

Farmers shared these photographs in groups conformed by four or five persons each (Fig. S1.2). Questions about the species included: common name, natural abundance in riparian ecosystem, propagation type, growth preferences, and main local uses.

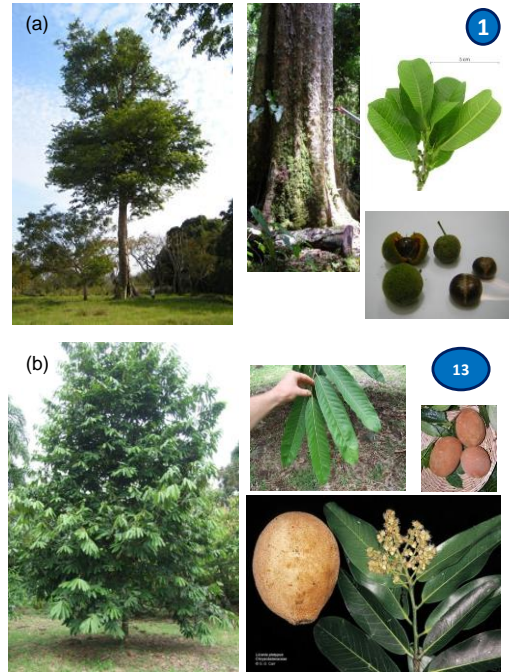


Fig. S1.1. Examples of photographs used in the participatory workshops with local farmers from the Marqués de Comillas municipality. (a) *Brosimum alicastrum*, (b) *Licania platypus*.



Fig. S1.2. Working with local people in the Loma Bonita (a) and in the Trece de Septiembre (b) communities at the Marqués de Comillas municipality.

The specific questions were the following:

1. Which name do you give to this plant?

2. How frequently do you find this plant in the riparian forest? Please rank it from 0 to 5.
3. How could we growth this plant? Grows naturally / Seed / Stake / Wildling / Other
4. What kind of environment the plant prefers? Sun / Shade / Both / Unknown
5. Do you or other people in the community use this species? If so, please list the uses.

Farmers were also consulted about other suitable species for riparian restoration that were not previously included in the 30 species list.

Mostly species were recognized by local communities (ca. ≈80%) (**Table S1.1**), but they received several common names among the communities. It is important to note that the four communities were founded by people from different States of the country (Guerrero, Michoacán, Chiapas, and the D.F.) and also from Guatemala (De Vos 2002). Ten species (33%) were recognized in almost all cases, while other seven species (23%) were practically unknown.

Farmers tended to recognize those species with at least some local uses. The most frequent uses were timber and wood. They also markedly distinguished the Lacantún river valley and stream banks as distinctive environments with different hydrologic dynamics, soil types, and species composition. Farmers denoted that some dominant species in the river valley are not necessarily dominant in the stream banks.

According to farmer's perceptions only *A. leucocalyx*, *I. vera* and *D. guianense* were abundant on riparian systems, *B. mexicanum* and *E. mexicana* were considered absent, and the rest of the species were considered of low to medium abundance. Farmers denoted that three species (10%, *G. glabra*, *B. mexicanum*, *C. elastica*) "grew naturally", i.e. they established naturally in degraded sites and don't need to be actively restored. Among the rest of the species, fourteen were feasible to propagate by seed, one by stake and six have an unknown propagation type. Only *A. leucocalyx* and *M. argentea* (6% of the total number of species) were consistently recognized as growing in sunny environments. Ten species (30%) preferred shade environments and eight species (26%) could grow in both types of environments. There was inconsistency or absence of information about the type of environment that the rest of the species (30%) preferred.

Table S11.1. Summary information on the 30 species that were evaluated by local farmers in participatory interviews. (.) Indicates absence of information. Inconsistency means that people gave disparate information. See main text for details on calculation of Z-score and SV.

Species	Common name	Recogni- tion (%)	Propagation type	Growth preferences	Local uses	Rank abun- dance	No. Uses	Total	Z score	SV
<i>Albizia leucocalyx</i>	Guacibán	100	Seed	Sun	Boards	4	1	5	1.277	8
<i>Ampelocera hotteii</i>	Lulú	10	Seed	Shade	Timber, wood	2	1	3	0.227	6
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Popistle	75	Regenerates naturally	Both	Fence post	0	1	1	-0.822	4
<i>Brosimum alicastrum</i>	Ramón	75	Seed	Shade	Timber, food, medicine, fodder	2	4	6	1.801	9
<i>Brosimum costarricense</i>	Ramón	50	Seed	Shade	Timber	2	1	3	0.227	6
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Barí	75	Seed	Both, prefers sun	Timber, wood, fodder	1	2	3	0.227	6
<i>Castilla elastica</i>	Hule	50	Regenerates naturally	Both, prefers shade	None	3	0	3	0.227	6
<i>Cojoba arborea</i>	Frijolillo	75	Seed	Inconsistency	Wood	1	1	2	-0.297	5
<i>Croton schiedeanus</i>	.	12	Unknown	Unknown	None	2	0	2	-0.297	5
<i>Dialium guianense</i>	Guapaque	75	Seed	Shade	Timber, food	4	2	6	1.801	9
<i>Eugenia mexicana</i>	Guayabillo, Chit	5	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Eugenia nigrita</i>	.	0	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Ficus sp</i>	Amate	100	Seed, stake	Both	Bait, medicinal, fodder	3	2	5	1.277	8
<i>Guarea glabra</i>	Cedrillo	37	Regenerates naturally	Shade	Timber, wood	2	1	3	0.227	6
<i>Hirtella americana</i>	.	35	Unknown	Shade	None	2	0	2	-0.297	5
<i>Inga vera</i>	Guatope, Carniquil	100	Seed	Both	Wood	5	1	6	1.801	9
<i>Jacaratia dolichaula</i>	.	0	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Licania platypus</i>	Sunsapote	100	Seed	Both	Shells, wood	2	1	3	0.227	6
<i>Licaria capitata</i>	.	0	0	.	.

Table S1.1. Cont.

Species	Common name	Recognition (%)	Propagation type	Growth preferences	Local uses	Rank abundance	No. Uses	Total	Z score	SV
<i>Miconia argentea</i>	Manzanita	37	Unknown	Sun	Fence post	2	1	3	0.227	6
<i>Miconia glaberrima</i>	.	0	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Nectandra reticulata</i>	.	0	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Nectandra sanguinea</i>	.	0	.	.	.	0	0	0	.	.
<i>Posoqueria latifolia</i>	Huesillo	10	Unknown	Shade	Wood	1	1	2	-0.297	5
<i>Pouteria darlandii</i>	Sapotillo	25	Unknown	Shade	Wood	2	1	3	0.227	6
<i>Protium copal</i>	Copalillo	50	Seed	Shade	Wood	2	1	3	0.227	6
<i>Quararibea yunckerii</i>	Molimillo	40	Seed	Shade	None	3	0	3	0.227	6
<i>Swartzia simplex</i>	.	10	Unknown	Unknown	None	2	0	2	-0.297	5
<i>Trophis racemosa</i>	Ramoncillo	50	Seed	Both, prefers sun	Wood, fence post	1	2	3	0.227	6
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Chilacayote	100	Seed	Both, prefers sun	Shelfs, canoes, food	3	2	5	1.277	8

Interestingly, we observed a mismatch between the species abundance registered in field surveys at pristine riparian sites (ecological information; see main text) and the species abundance denoted by farmers (social information). For example, *A. hottlei*, *C. schiedeanus* and *P. copal* were relatively abundant in the field surveys but considered of low abundance by farmers, whereas some species such as *A. leucocalyx* and *I. vera* were moderately scarce in surveys but considered abundant by farmers. The non-parametric correlation (Spearman r_s) between the natural abundance of each species recorded in reference riparian sites and its abundance in riparian systems denoted by farmers. The correlation was low and not significant ($r_s = -0.0414$, $p = 0.8475$), suggesting that farmers do not recognize the species by their abundance or ecological dominance in the field but by other criteria such as utility. The social value criterion (SV) was built by adding the rank abundance of the species in the riparian system and the number of local uses. Therefore SV is an ordinal variable with positive values. Seventeen species (56%) showed a SV >5 and six a SV <5. We could not calculate SV for the seven species (23%) unrecognized by farmers.

Literature cited

De Vos, J., 2002. Una tierra para sembrar sueños. Historia reciente de la Selva Lacandona 1950 - 2000, Fondo de Cultura Económica, México.

Garibaldi, A., Turner, N., 2004. Cultural keystone species: implications for ecological conservation and restoration. *Ecology and Society* 9:1[online] URL: www.ecologysociety.org/vol9/iss3/art1

APPENDIX S2. Description and results of the technical constraint criterion.

The technical constraint criterion (Tc) identifies the most cost-effective technique that may be used for each woody species in a restoration action. We collected and germinated the 30 species with highest IVI_i (see main text) in a nursery. For each species, we characterized seed dispersal and viability and determined the most cost-effective propagation method. To classify species, we applied an adapted scoring system taken from Knowles & Parrotta (1995) to our data. Tc included three aspects of every woody species with three categories each, namely (i) ease of seed collection, (ii) treatment requirements for seed germination and (iii) alternatives for planting (**Table S2.1**).

i) Seed collection was determined by considering seed size and dispersal characteristics.

Tree species producing large, indehiscent fruits containing numerous seeds or fruits with large seeds which fall to the ground near parental trees would be classified as “easy”, while small, widely-scattered, wind-dispersed seeds or fruits containing small seeds eaten by animals would be considered as “difficult” (Knowles & Parrotta 1995). We also considered an intermediate category that was labeled as “moderate” for those species with vegetative propagation. Seed dispersal mechanisms were classified as (1) autochorous: seeds released from explosively dehiscent fruits; (2) anemochorous: wind-dispersed seeds; and (3) zoochorous: seeds dispersed by birds and mammals (with or without previous ingestion).

(ii) For seed germination treatments, three categories of seed dormancy were considered: (1) seeds that did not require any treatment before sowing; (2) seeds that require mechanical abrasion or scarification by brief immersion in boiling water; and (3) seeds that require chemical scarification. Those species with a high natural germination rate and not requiring pre-germination treatments received a higher score than species that required mechanical or chemical scarification. As for the previous aspect, species with vegetative propagation were considered as a “moderate” category.

(iii) Alternatives for planting were classified in order of increased cost as: direct seeding, wildlings/stumped saplings, and nursery-grown seedlings (cf. Parrotta & Knowles 2001). The easiest/lowest cost option received a higher score than the most difficult/expensive one. Species that can be directly seeded in the degraded site received higher scores than species that can be propagated in nurseries and then transplanted to the site to be restored.

Table S2.1. Components of the Technical constraint criterion (Tc) and their assigned scores.

Aspect	Categories	Ease of propagation	Score
Seed collection	Large seeds (usually near parental trees, including zoochorous)	Easy	3
	Small zoochorous seeds	Moderate	2
	Small wind-/water-dispersed seeds	Difficult	1
Germination treatments	None	Easy	3
	Mechanical	Moderate	2
	Chemical or both chemical and mechanical	Difficult	1
Planting type	Direct seeding	Economic	3
	Stumped or wildling transplanting	Medium	2
	Saplings produced in nurseries from seeds	Expensive	1

These three scores were simply added; therefore, Tc is an ordinal variable that varies between three and nine. **Table S2.2** summarizes the aspects, categories and scores assigned to each species according to the technical constraint criterion (Tc). Forty percent of the 30 investigated species in this study has seeds that were considered easy to collect, as they were zoochorous seeds and medium to large in size (1-20 cm). In fact, 83% of the studied species were zoochorous, three (10%) were autochorous and only one (3%) was anemocorous. Twenty percent of the species produced very small seeds and were considered as difficult to collect, suggesting that it could be more efficient and economical to locate wildlings or use stumped saplings from the forest (Knowles & Parrotta 1995). The remaining 40% species produce seeds that were deemed as moderately difficult to collect. The seeds from 53% of the species were easily germinated without any treatments or at the most by single soaking in water. Only two species (6%) produced seeds that required mechanical scarification and three others (10%) required chemical scarification. For these latter species, stumped saplings or wildlings should be chosen over nursery-grown seedlings as the preferred planting stock (Knowles & Parrotta 1995). Information on the propagation techniques of the native woody plants in the region is still scarce, as we did not have information about the germination requirements for 30% of the species, and thus these species could not be classified for this aspect of the technical criterion. The planting type was also variable among the studied species. We did not know the appropriate planting type for 33% of the species, and this may be a strong limitation when attempting to reintroduce native vegetation on degraded sites. Among the rest of the species, 10% could be successfully established by direct seeding. Wildlings and seedling produced in nurseries accounted for 30% and 26% of the species, respectively.

Selecting species for riparian restoration

Table S2.2. Scores assigned to each species' categories according to the three aspects (seed collection, seed germination and planting type) of the technical constraint criterion (Tc). The main text explains how the Z score was obtained for all individual criteria.

Species	Dispersal mechanism	Seed size	Easy to collect	Seed collection	Treatment required	Germination	Planting stock	Planting type	Total	Z score	Tc
<i>Albizia leucocalyx</i>	auto	small	Difficult	1	none	3	direct seedling	3	7	0.812	7
<i>Ampelocera hottlei</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	direct seedling	3	9	1.731	9
<i>Blepharidium mexicanum</i>	UN	small	Difficult	1	none	3	direct seedling	3	7	0.812	7
<i>Brosimum alicastrum</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	wildlings	2	8	1.271	8
<i>Brosimum costaricanum</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	wildlings	2	8	1.271	8
<i>Calophyllum brasiliense</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	seedlings	1	7	0.812	7
<i>Castilla elastica</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	seedlings	1	7	0.812	7
<i>Cojoba arborea</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	seedlings	1	7	0.812	7
<i>Croton schiedeanus</i>	auto	small	Difficult	1	none	3	seedlings	1	5	-0.107	5
<i>Dialium guianense</i>	zoo	small	Moderate	2	none	3	wildlings	2	7	0.812	7
<i>Eugenia mexicana</i>	zoo	medium	Easy	2	mechanical	2	seedlings	1	5	-0.107	5
<i>Eugenia nigrita</i>	zoo	small	Moderate	2	mechanical	2	seedlings	1	5	-0.107	5
<i>Ficus sp.</i>	zoo	small	Moderate	2	none	3	wildlings	2	7	0.812	7
<i>Guarea glabra</i>	zoo	medium	Easy	3	none	3	wildlings	2	8	1.271	8
<i>Hirtella americana</i>	zoo	small	Moderate	2	none	3	wildlings	2	7	0.812	7
<i>Inga vera</i>	zoo	small	Moderate	2	chemical	1	wildlings	2	5	-0.107	5
<i>Jacaratia dolichaula</i>	zoo	small	Moderate	2	chemical	1	UN	0	3	-1.026	4
<i>Licania platypus</i>	auto	large	Easy	3	UN	0	wildlings	2	3	-0.107	4
<i>Licaria platypus</i>	zoo	UN	Difficult	1	UN	0	UN	0	1	-1.945	2
<i>Miconia argentea</i>	zoo	small	Moderate	2	chemical	1	wildlings	2	5	-0.107	5
<i>Miconia glaberrima</i>	zoo	small	Moderate	2	UN	0	UN	0	2	-1.486	3
<i>Nectandra reticulata</i>	zoo	medium	Easy	3	UN	0	UN	0	3	-1.026	4
<i>Nectandra sleneri</i>	zoo	medium	Easy	3	UN	0	UN	0	3	-1.026	4
<i>Posoqueria latifolia</i>	zoo	small	Moderate	2	none	3	UN	0	5	-0.107	5
<i>Pouteria durlandii</i>	zoo	medium	Easy	3	UN	0	UN	0	3	-1.026	4
<i>Protium copal</i>	zoo	small	Moderate	2	UN	0	UN	0	2	-1.486	3
<i>Quararibea yunckerii</i>	zoo	small	Moderate	2	UN	0	UN	0	2	-1.486	3
<i>Swartzia simplex</i>	zoo	medium	Easy	3	UN	0	UN	0	3	-1.026	4
<i>Trophis racemosa</i>	zoo	small	Moderate	2	none	3	seedlings	1	6	0.352	6
<i>Vochysia guatemalensis</i>	anemo	small	Difficult	1	none	3	seedlings	1	5	-0.107	5

Literature cited

Knowles, O.H., Parrotta, J.A., 1995. Amazonian forest restoration: an innovative system for native species selection based on phenological data and field performance. *Commonwealth Forestry Review* 74:230-243.

Parrotta, J.A., Knowles, O.H., 2001. Restoring tropical forests on lands mined for bauxite: Examples from the Brazilian Amazon. *Ecological Engineering* 17:219-239.

Table S1. Species surveyed and their values of relative frequency, relative density, relative basal area and Importance Value Index (IVI_i) at six reference ecosystem sites.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Acacia cornigera</i>	Fabaceae	0.0044	0.0045	0.0022	0.3728
<i>Acacia hayesii</i>	Fabaceae	0.0044	0.0030	0.0019	0.3123
<i>Acacia mayana</i>	Fabaceae	0.0044	0.0030	0.0000	0.2495
<i>Acacia usumacintensis</i>	Fabaceae	0.0089	0.0045	0.0122	0.8544
<i>Aegiphila monstrosa</i>	Lamiaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1997
<i>Albizia leucocalyx</i>	Fabaceae	0.0178	0.0226	0.0099	1.6733
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	0.0222	0.0406	0.0317	3.1516
<i>Amphitecna apiculata</i>	Bignoniaceae	0.0178	0.0090	0.0002	0.9016
<i>Annona scleroderma</i>	Annonaceae	0.0044	0.0015	0.0038	0.3259
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	0.0089	0.0090	0.0149	1.0944
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	0.0222	0.0331	0.0419	3.2416
<i>Brosimum costaricanum</i>	Moraceae	0.0178	0.0256	0.0392	2.7521
<i>Brosimum guianense</i>	Moraceae	0.0133	0.0090	0.0014	0.7930
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	0.0044	0.0015	0.0013	0.2422
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	0.0133	0.0180	0.0305	2.0619
<i>Casearia corymbosa</i>	Salicaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1985
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	0.0044	0.0015	0.0002	0.2056
<i>Cassipourea guianensis</i>	Rhizophoraceae	0.0044	0.0105	0.0011	0.5347
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	0.0133	0.0211	0.0114	1.5268
<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	0.0133	0.0090	0.0049	0.9088
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1991
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	Sapotaceae	0.0044	0.0015	0.0001	0.2007
<i>Clarisia biflora</i>	Moraceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1990
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	0.0133	0.0075	0.1800	6.6958
<i>Cordia bicolor</i>	Boraginaceae	0.0133	0.0060	0.0048	0.8045

Table S1. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Cordia diversifolia</i>	Boraginaceae	0.0044	0.0015	0.0003	0.2066
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	0.0133	0.0406	0.0084	2.0772
<i>Cupania dentata</i>	Sapindaceae	0.0133	0.0090	0.0007	0.7693
<i>Cupania glabra</i>	Sapindaceae	0.0044	0.0015	0.0010	0.2316
<i>Cymbopetalum mayanum</i>	Annonaceae	0.0133	0.0090	0.0008	0.7715
<i>Dialium guianense</i>	Fabaceae	0.0222	0.0361	0.0913	4.9867
<i>Erythrina folkersii</i>	Fabaceae	0.0133	0.0045	0.0003	0.6050
<i>Eugenia mexicana</i>	Myrtaceae	0.0133	0.0301	0.0056	1.6332
<i>Eugenia nigrata</i>	Myrtaceae	0.0178	0.0135	0.0014	1.0895
<i>Ficus maxima</i>	Moraceae	0.0089	0.0030	0.0030	0.4957
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	0.0044	0.0015	0.3178	10.7911
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	0.0178	0.0376	0.0059	2.0419
<i>Hirtella americana</i>	Chrysobalanaceae	0.0178	0.0075	0.0050	1.0103
<i>Hirtella racemosa</i>	Chrysobalanaceae	0.0044	0.0030	0.0001	0.2503
<i>Indigofera fruticosa</i>	Fabaceae	0.0044	0.0015	0.0001	0.2002
<i>Inga pavoniana</i>	Fabaceae	0.0044	0.0015	0.0001	0.2000
<i>Inga punctata</i>	Fabaceae	0.0089	0.0030	0.0023	0.4738
<i>Inga sp.</i>	Fabaceae	0.0222	0.0090	0.0006	1.0600
<i>Inga thibaudiana</i>	Fabaceae	0.0133	0.0045	0.0001	0.5980
<i>Inga vera</i>	Fabaceae	0.0178	0.0105	0.0060	1.1431
<i>Jacaratia dolichaula</i>	Caricaceae	0.0222	0.0120	0.0035	1.2572
<i>Lacistema aggregatum</i>	Lacistemaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1984
<i>Lacistema americana</i>	Lacistemaceae	0.0044	0.0015	0.0001	0.2012
<i>Licania hypoleuca</i>	Chrysobalanaceae	0.0089	0.0045	0.0016	0.5002
<i>Licania platypus</i>	Chrysobalanaceae	0.0222	0.0150	0.0196	1.8956
<i>Licaria alata</i>	Lauraceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1995
<i>Licaria capitata</i>	Lauraceae	0.0178	0.0120	0.0039	1.1240
<i>Lonchocarpus belizensis</i>	Fabaceae	0.0044	0.0165	0.0009	0.7298
<i>Lonchocarpus cruentus</i>	Fabaceae	0.0133	0.0090	0.0005	0.7629
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Fabaceae	0.0133	0.0060	0.0011	0.6819
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Fabaceae	0.0044	0.0015	0.0002	0.2034
<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae	0.0089	0.0226	0.0013	1.0926
<i>Miconia glaberrima</i>	Melastomataceae	0.0133	0.0195	0.0029	1.1937

Table S1. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Miconia plumeria</i>	Melastomataceae	0.0044	0.0015	0.0006	0.2170
<i>Miconia sp.</i>	Melastomataceae	0.0089	0.0195	0.0011	0.9836
<i>Miconia trinervia</i>	Melastomataceae	0.0089	0.0045	0.0006	0.4653
<i>Mouriri myrtilloides</i>	Melastomataceae	0.0133	0.0105	0.0003	0.8042
<i>Nectandra belizensis</i>	Lauraceae	0.0089	0.0060	0.0086	0.7839
<i>Nectandra reticulata</i>	Lauraceae	0.0222	0.0165	0.0042	1.4310
<i>Nectandra reticulata</i>	Lauraceae	0.0222	0.0165	0.0042	1.4310
<i>Nectandra sanguinea</i>	Lauraceae	0.0133	0.0346	0.0016	1.6490
<i>Orthion subsessile</i>	Violaceae	0.0089	0.0075	0.0012	0.5872
<i>Pachira aquatica</i>	Malvaceae	0.0089	0.0030	0.0033	0.5059
<i>Phyllostylon subsesile</i>	Ulmaceae	0.0089	0.0135	0.0012	0.7878
<i>Platymiscium yucatanum</i>	Fabaceae	0.0133	0.0075	0.0008	0.7219
<i>Posoqueria latifolia</i>	Rubiaceae	0.0178	0.0226	0.0010	1.3794
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	0.0178	0.0256	0.0061	1.6479
<i>Pouteria sapota</i>	Sapotaceae	0.0089	0.0060	0.0002	0.5022
<i>Protium copal</i>	Burseraceae	0.0178	0.0887	0.0067	3.7747
<i>Psychotria limonensis</i>	Rubiaceae	0.0044	0.0030	0.0009	0.2772
<i>Quararibea funebris</i>	Malvaceae	0.0089	0.0030	0.0000	0.3979
<i>Quararibea yunckeri</i>	Malvaceae	0.0133	0.0150	0.0005	0.9620
<i>Rollinia jimenezii</i>	Annonaceae	0.0044	0.0015	0.0003	0.2066
<i>Sapium sp.</i>	Euphorbiaceae	0.0044	0.0015	0.0020	0.2659
<i>Schefflera morototoni</i>	Araliaceae	0.0044	0.0030	0.0003	0.2593
<i>Sebastiania sp.</i>	Euphorbiaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1988
<i>Sideroxylon nigra</i>	Sapotaceae	0.0133	0.0045	0.0005	0.6115
<i>Spondias sp.</i>	Anacardiaceae	0.0133	0.0060	0.0069	0.8756
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Apocynaceae	0.0089	0.0030	0.0005	0.4146
<i>Swartzia simplex</i>	Fabaceae	0.0133	0.0346	0.0013	1.6410
<i>Talisia sp.</i>	Sapindaceae	0.0089	0.0030	0.0075	0.6468
<i>Trophis racemosa</i>	Moraceae	0.0133	0.0135	0.0006	0.9156
Undetermined sp. 1		0.0133	0.0060	0.0007	0.6699
Undetermined sp. 2		0.0044	0.0015	0.0000	0.1985
Undetermined sp. 3		0.0044	0.0015	0.0000	0.1995
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	0.0133	0.0060	0.0020	0.7105

Table S1. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Virola guatemalensis</i>	Myristicaceae	0.0044	0.0015	0.0000	0.1989
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	0.0089	0.0060	0.0443	1.9729
<i>Xylopia frutescens</i>	Annonaceae	0.0044	0.0045	0.0020	0.3638
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	Rutaceae	0.0044	0.0015	0.0004	0.2106
<i>Zanthoxylum procerum</i>	Rutaceae	0.0044	0.0015	0.0045	0.3496
<i>Zuelania guidonia</i>	Salicaceae	0.0044	0.0045	0.0036	0.4183

Table S2. Species list and their values of relative frequency, relative density, relative basal area and Importance Value Index (IVI_i) in the five disturbed ecosystem sites.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Acacia mayana</i>	Fabaceae	0.0076	0.0102	0.0017	0.6512
<i>Acacia usumacintensis</i>	Fabaceae	0.0153	0.0081	0.0022	0.8530
<i>Aegiphila monstrosa</i>	Lamiaceae	0.0076	0.0833	0.0130	3.4648
<i>Albizia leucocalyx</i>	Fabaceae	0.0153	0.0061	0.1081	4.3154
<i>Alchornea latifolia</i>	Euphorbiaceae	0.0076	0.0041	0.0005	0.4082
<i>Alibertia edulis</i>	Rubiaceae	0.0153	0.0041	0.0001	0.6476
<i>Hamelia patens</i>	Rubiaceae	0.0076	0.0142	0.0019	0.7910
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	0.0076	0.0285	0.0164	1.7486
<i>Amphitecna apiculata</i>	Bignoniaceae	0.0153	0.0102	0.0020	0.9141
<i>Annonaceae1</i>	Annonaceae	0.0076	0.0020	0.0002	0.3287
<i>Artocarpus altilis</i>	Moraceae	0.0076	0.0020	0.0001	0.3245
<i>Astronium sp.</i>	Anacardiaceae	0.0076	0.0020	0.0002	0.3280
<i>Blepharidium mexicanum</i>	Rubiaceae	0.0076	0.0020	0.0011	0.3594
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moraceae	0.0076	0.0061	0.0052	0.6301
<i>Brosimum guianensis</i>	Moraceae	0.0076	0.0041	0.0001	0.3933
<i>Brosimum sp.</i>	Moraceae	0.0076	0.0020	0.0000	0.3235
<i>Bursera simaruba</i>	Burseraceae	0.0153	0.0020	0.0000	0.5771
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Calophyllaceae	0.0076	0.0203	0.0061	1.1366
<i>Casearia sylvestris</i>	Salicaceae	0.0153	0.0061	0.0001	0.7145
<i>Cassipourea guianensis</i>	Rhizophoraceae	0.0153	0.0041	0.0016	0.6961
<i>Castilla elastica</i>	Moraceae	0.0076	0.0041	0.0060	0.5901
<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	0.0229	0.0183	0.0094	1.6879
<i>Ceiba pentandra</i>	Bombacaceae	0.0153	0.0488	0.0529	3.8990

Table S2. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Cojoba arborea</i>	Fabaceae	0.0076	0.0041	0.0008	0.4152
<i>Cordia diversifolia</i>	Boraginaceae	0.0076	0.0020	0.0007	0.3453
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	0.0076	0.0020	0.0001	0.3257
<i>Cupania glabra</i>	Sapindaceae	0.0076	0.0854	0.0491	4.7377
<i>Cymbopetalum mayanum</i>	Annonaceae	0.0076	0.0102	0.0026	0.6806
<i>Dalbergia glomerata</i>	Fabaceae	0.0076	0.0041	0.0137	0.8459
<i>Dendropanax shipi-shipi</i>	Araliaceae	0.0076	0.0061	0.0207	1.1484
<i>Dialium guianense</i>	Fabaceae	0.0153	0.0061	0.0028	0.8051
<i>Erythrina folkersii</i>	Fabaceae	0.0076	0.0122	0.1175	4.5777
<i>Eugenia mexicana</i>	Myrtaceae	0.0076	0.0041	0.0012	0.4302
<i>Faramea occidentalis</i>	Rubiaceae	0.0076	0.0081	0.0001	0.5303
<i>Ficus maxima</i>	Moraceae	0.0076	0.0020	0.0000	0.3235
<i>Ficus sp.</i>	Moraceae	0.0076	0.0305	0.0150	1.7723
<i>Ficus tecolutensis</i>	Moraceae	0.0076	0.0020	0.0100	0.6563
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	0.0076	0.0020	0.0006	0.3409
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Sterculiaceae	0.0076	0.0020	0.0004	0.3340
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	Malvaceae	0.0076	0.0081	0.0045	0.6753
<i>Hirtella sp.</i>	Chrysobalanaceae	0.0076	0.0061	0.0042	0.5975
<i>Inga sp. 1</i>	Fabaceae	0.0076	0.0102	0.0078	0.8536
<i>Inga sp. 2</i>	Fabaceae	0.0076	0.0041	0.0030	0.4908
<i>Inga pavoniana</i>	Fabaceae	0.0229	0.0020	0.0059	1.0266
<i>Inga thibaudiana</i>	Fabaceae	0.0076	0.0224	0.0068	1.2261
<i>Inga vera</i>	Fabaceae	0.0153	0.0041	0.0026	0.7300
<i>Iresine arbuscula</i>	Amaranthaceae	0.0076	0.0122	0.0922	3.7334
<i>Lacistema aggregatum</i>	Lacistemaceae	0.0076	0.0061	0.0004	0.4711
<i>Lonchocarpus belicense</i>	Fabaceae	0.0076	0.0102	0.0003	0.6027
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Fabaceae	0.0153	0.0020	0.0002	0.5819
<i>Luehea speciosa</i>	Malvaceae	0.0153	0.0102	0.0577	2.7703
<i>Miconia argentea</i>	Melastomataceae	0.0153	0.0203	0.0137	1.6445
<i>Miconia sp.</i>	Melastomataceae	0.0153	0.0041	0.0025	0.7269
<i>Nectandra sp.</i>	Lauraceae	0.0153	0.0163	0.0046	1.2052
<i>Ochroma pyramidale</i>	Bombacaceae	0.0076	0.0102	0.0019	0.6576
<i>Ocotea sp.</i>	Lauraceae	0.0153	0.0020	0.0010	0.6108

Table S2. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI_i
<i>Orthon subsessile</i>	Violaceae	0.0153	0.0163	0.0056	1.2364
<i>Parathesis gonzati</i>	Primulaceae	0.0076	0.0386	0.0068	1.7673
<i>Piper sanguinea</i>	Piperaceae	0.0076	0.0020	0.0000	0.3232
<i>Piper sp.</i>	Piperaceae	0.0229	0.0020	0.0000	0.8321
<i>Piratinera sp.</i>	Moraceae	0.0076	0.0407	0.0026	1.6963
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	0.0153	0.0041	0.0003	0.6543
<i>Protium copal</i>	Burseraceae	0.0153	0.0122	0.0030	1.0158
<i>Psychotria chiapensis</i>	Rubiaceae	0.0076	0.0366	0.0135	1.9251
<i>Psychotria limonensis</i>	Rubiaceae	0.0153	0.0061	0.0003	0.7225
<i>Psychotria sp.</i>	Rubiaceae	0.0076	0.0061	0.0002	0.4656
<i>Pterocarpus rohrii</i>	Fabaceae	0.0076	0.0081	0.0029	0.6233
<i>Schizolobium parahybum</i>	Fabaceae	0.0229	0.0020	0.0594	2.8101
<i>Siparuna andina</i>	Siparunaceae	0.0153	0.0386	0.0489	3.4258
<i>Solanum umbellatum</i>	Solanaceae	0.0076	0.0081	0.0010	0.5576
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	0.0229	0.0041	0.0003	0.9085
<i>Spondias sp.</i>	Anacardiaceae	0.0076	0.0285	0.0311	2.2390
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Apocynaceae	0.0153	0.0061	0.0383	1.9905
<i>Talauma mexicana</i>	Magnoliaceae	0.0076	0.0041	0.0020	0.4551
<i>Talisia sp.</i>	Sapindaceae	0.0076	0.0020	0.0001	0.3263
<i>Tabernaemontana alba</i>	Apocynaceae	0.0076	0.0020	0.0003	0.3320
<i>Terminalia amazonia</i>	Combretaceae	0.0076	0.0061	0.0002	0.4653
<i>Thevetia ahouai</i>	Apocynaceae	0.0153	0.0041	0.0011	0.6799
<i>Trichospermum mexicanum</i>	Malvaceae	0.0153	0.0102	0.0005	0.8631
<i>Undetermined sp 3</i>		0.0153	0.0041	0.0004	0.6590
<i>Undetermined sp 4</i>		0.0076	0.0061	0.0003	0.4681
<i>Undetermined sp 6</i>		0.0076	0.0041	0.0009	0.4187
<i>Undetermined sp 7</i>		0.0076	0.0020	0.0026	0.4097
<i>Undetermined sp 9</i>		0.0153	0.0122	0.0079	1.1789
<i>Undetermined sp 10</i>		0.0153	0.0020	0.0001	0.5801
<i>Vatairea lundellii</i>	Fabaceae	0.0076	0.0203	0.0387	2.2221
<i>Vernonia patens</i>	Asteraceae	0.0153	0.0020	0.0005	0.5922
<i>Virola guatemalensis</i>	Myristicaceae	0.0076	0.0020	0.0001	0.3270
<i>Virola koschnyi</i>	Myristicaceae	0.0076	0.0061	0.0143	0.9336

Table S2. Cont.

Species	Family	Relative frequency	Relative density	Relative basal area	IVI _i
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochysiaceae	0.0076	0.0020	0.0048	0.4838
<i>Xylopia frutescens</i>	Annonaceae	0.0076	0.0142	0.0334	1.8413
<i>Zanthoxylum procerum</i>	Rutaceae	0.0076	0.0020	0.0009	0.3535

Table S3. Values of natural importance (I), natural regeneration potential (NRP), habitat breadth (H), and z scores for the 30 species with highest IVI value. Dots (.) indicate absence of the species at disturbed sites. N indicates the number of geomorphological units where the species was present.

Species	Natural importance			Natural regeneration potential				Habitat affinity		
	IVI _i	Z score	I	r _s	p	Z score	NRP	N	Z score	H
<i>Albizia leucocalyx</i>	1.673	-0.304	5	-0.258	0.443	1.167	8	1	-1.295	3
<i>Ampelocera hottlei</i>	3.152	0.416	6	-0.775	0.005	-0.894	3	4	0.824	7
<i>Blepharidium mexicanum</i>	1.094	-0.586	4	-0.539	0.087	0.045	5	3	0.118	6
<i>Brosimum alicastrum</i>	3.242	0.460	6	-0.500	0.117	0.202	6	5	1.530	9
<i>Brosimum costarricanum</i>	2.752	0.222	6	4	0.824	7
<i>Calophyllum brasiliense</i>	2.062	-0.115	5	-0.500	0.117	0.202	6	4	0.824	7
<i>Castilla elastica</i>	1.527	-0.375	5	-0.786	0.004	-0.940	3	3	0.118	6
<i>Cojoba arborea</i>	6.696	2.143	10	-0.400	0.223	0.601	6	2	-0.588	4
<i>Croton schiedeanus</i>	2.077	-0.107	5	-0.917	<0.0001	-1.461	2	3	0.118	6
<i>Dialium guianense</i>	4.987	1.310	8	0.051	0.882	2.400	10	5	1.530	9
<i>Eugenia mexicana</i>	1.633	-0.323	5	-0.500	0.117	0.202	6	2	-0.588	4
<i>Eugenia nigrita</i>	1.089	-0.588	4	4	0.824	7
<i>Ficus</i> sp.	10.791	4.138	10	-0.100	0.770	1.798	9	2	-0.588	2
<i>Guarea glabra</i>	2.042	-0.124	5	-0.766	0.006	-0.859	3	4	0.824	7
<i>Hirtella americana</i>	1.010	-0.627	4	-0.725	0.012	-0.697	4	4	0.824	7
<i>Inga vera</i>	1.143	0.562	4	-0.612	0.046	-0.243	5	1	-1.295	3
<i>Jacaratia dolichaula</i>	1.257	-0.507	4	3	0.118	6
<i>Licania platypus</i>	1.896	-0.196	5	3	0.118	6
<i>Licaria capitata</i>	1.124	-0.571	4	2	-0.588	4
<i>Miconia argentea</i>	1.093	-0.587	4	-0.522	0.100	0.115	5	2	-0.588	4

Table S3. *Cont.*

Species	Natural importance			Natural regeneration potential				Habitat affinity		
	IVI _i	Z score	I	r _s	p	Z score	NRP	N	Z score	H
<i>Miconia glaberrima</i>	1.194	-0.537	4	0	-2.001	1
<i>Nectandra reticulata</i>	1.431	-0.422	5	3	0.118	6
<i>Nectandra sanguinea</i>	1.649	-0.316	5	0	-2.001	1
<i>Posoqueria latifolia</i>	1.379	-0.447	5	3	0.118	6
<i>Pouteria durlandii</i>	1.648	-0.316	5	-0.607	0.048	-0.224	5	4	0.824	7
<i>Protium copal</i>	3.775	0.720	7	-0.786	0.004	-0.940	3	5	1.530	9
<i>Quararibea yunckerii</i>	0.962	-0.650	4	1	-1.295	3
<i>Swartzia simplex</i>	1.641	-0.320	5	1	-1.295	3
<i>Trophis racemosa</i>	0.916	-0.673	4	3	0.118	6
<i>Vochysia guatemalensis</i>	1.973	-0.158	5	-0.377	0.253	0.692	7	4	0.824	7

APPENDIX S3 List of abbreviations.

dbh	Diameter at breast height
D	Natural species dominance
DE	Disturbed ecosystem
H	Habitat breadth
NRP	Natural regeneration potential
IVI _i	Importance Value Index
RE	Reference ecosystem
r _s	Spearman rank correlation
SSI	Species selection index
SV	Social value
Tc	Technical constraints

Capítulo 4

Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente artículo:

Meli P., Martínez Ramos, M., Rey Benayas, J.M., 2013. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. *Restoration Ecology* 21:163-165.

Selección de especies para la restauración pasiva y activa en el sur de México

Resumen

En proyectos de revegetación, distinguir las especies que pueden ser restauradas pasivamente mediante la regeneración natural de aquéllas que requieren restauración activa no es una decisión trivial. En este trabajo cuantificamos la dominancia de las especies de árboles (estimada a partir del Índice de Valor de Importancia, IVI) y utilizamos correlaciones entre la abundancia y el tamaño para seleccionar las especies adecuadas para la restauración pasiva o activa de la vegetación ribereña perturbada en la región de la Selva Lacandona (sureste de México). Censamos la vegetación ribereña en transectos de 50 × 10 metros en seis ecosistemas ribereños conservados (ecosistema de referencia) y cinco ecosistemas ribereños perturbados. Seleccionamos las especies que representaron más del 50% del total del IVI de la comunidad en ambos tipos de ecosistemas (referencia y perturbado). Utilizamos la correlación no paramétrica de Spearman (r_s) entre la abundancia y clases de diámetro. Encontramos que la restauración pasiva podría ser suficiente para el establecimiento de ocho especies. Otras ocho especies podrían ser trasplantadas por medio de restauración activa. Cinco especies se regeneran bien en uno de los dos tipos de ecosistema, lo que sugiere que ambas estrategias de restauración podrían ser utilizadas dependiendo del grado de degradación. Por último, determinamos que dos especies no fueron adecuadas para la restauración (basándose en los criterios previamente descritos), y no fueron seleccionadas durante esta etapa inicial de nuestro proyecto de restauración. El alto número de especies de árboles encontrados en el ecosistema de referencia sugiere que el grupo de especies de uso potencial para la restauración ecológica es grande. Sin embargo, el muestreo en los dos tipos de ecosistema ayudó a reducir el número de especies que requerirían restauración activa. Los objetivos de la restauración deben guiar los métodos para la selección de las especies adecuadas en diferentes condiciones. Otros criterios, como el síndrome de dispersión o el valor social podrían ser considerados en la selección de especies.

Palabras clave: indicadores, Lacandona, recuperación, regeneración natural, selva tropical.

Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico

Abstract

In revegetation projects, distinguishing species that can be passively restored by natural regeneration from those requiring active restoration is not a trivial decision. We quantified tree species dominance (measured by an Importance Value Index, IVI) and used abundance-size correlations to select those species suitable for passive and/or active restoration of disturbed riparian vegetation in the Lacandona region, Southern Mexico. We sampled riparian vegetation in a 50m × 10m transect in each of six reference (RE) and five disturbed (DE) riparian ecosystems. Those species representing more than 50% of total IVI in each ecosystem were selected and Spearman rank correlation between abundance and diameter classes was calculated. For eight species it was determined that passive restoration could be sufficient for their establishment. Another eight species could be transplanted by means of active restoration. Five species regenerate well in only one ecosystem type, suggesting that both restoration strategies could be used depending on the degradation degree. Finally, two species were determined to not be suitable for restoration in the RE (based on the above selection criteria) and were not selected during this initial stage of our restoration project. The high number of tree species found in the RE suggests that the species pool for ecological restoration is large. However, sampling in both ecosystem types helped us reduce the number of species that requires active restoration. Restoration objectives must guide the selection of which methods to implement; in different conditions other criteria such as dispersal syndrome or social value could be considered in the species selection.

Key words: indicators, Lacandona, natural regeneration, rainforest, recovery.

Introduction

An aim of ecological restoration is to reestablish in a degraded or destroyed ecosystem the characteristic species assemblage and appropriate community structure occurring in the reference ecosystem (SER 2004). Many tropical and humid temperate ecosystems can recover with little or no human intervention when the soil has not been severely degraded (González-Espinosa *et al.* 2007). In these cases, “cessation of activities that are causing degradation or

preventing recovery” (passive restoration, Kauffman *et al.* 1997) is enough to drive ecosystem recovery, and can be considered the first step in ecological restoration (Rey-Benayas *et al.* 2008). However, although passive restoration sometimes may be sufficient for some species, others need active restoration. Revegetation -the deliberate introduction of native species- is one of the tools most frequently used in ecological restoration, but it is usually time-consuming and expensive. Therefore, distinguishing species that can be passively restored by natural regeneration from those species requiring active restoration can greatly reduce the cost and effort of a restoration project. However, making this determination is not simple. Our main goal in the initial stage of this restoration project, based in the Lacandona region of Southern Mexico, is selecting species of riparian vegetation for passive and active restoration.

Methods

The study was conducted in Marqués de Comillas Municipality (16°54 N, 92°05 W) in the Lacandona region, Southern Mexico. Mean annual precipitation is about 3,000 mm and a short dry season (< 100 mm month⁻¹) occurs between January and April (Martínez-Ramos *et al.* 2009). Humans settled this region during the early 1970s and former rainforest has been extensively converted to agricultural fields (De Jong *et al.* 2000). Our reference ecosystem (RE) consisted of six pristine riparian areas. Our disturbed ecosystem (DE) included five areas that were completely deforested, and later abandoned since 3 to 10-years. Presently, DE areas are covered by secondary riparian vegetation. In each study area we sampled riparian vegetation in a 50m × 10 m transect, where we measured the height and diameter at breast height (dbh) of all trees with dbh > 1.5 cm. The dbh data was converted to basal area values using $\pi \cdot (\text{dbh} \cdot 0.5)^2$. For each transect and species, we calculated an Importance Value Index (IVI_i) as the sum of the species' relative density, relative frequency, and relative basal area divided by three (Curtis & McIntosh 1951). Our analysis was restricted to those species with the greatest IVI_i and that together covered more than 50% of total IVI_i in each ecosystem. For each transect we calculated each species' abundance (N_i, number of stems of species i per transect) in each of eleven dbh classes (from 0 to >50 cm every 5 cm each). For each transect and species, we calculated the correlation (Spearman rank correlation, r_s) between abundance [log (N_i +1)] and the mid-point of the dbh classes (hereafter called abundance-size correlation). A high regeneration potential was represented by a diminishing number of individuals as diameter size

increased. This trend resulted in a high negative correlation (high availability of small-sized trees), and therefore an acceptable potential for passive establishment of the species. A positive or non-significant correlation (lack of small-sized trees) meant that the species does not establish naturally and therefore needs to be actively restored.

Results

A total of 115 species were found in RE, while a total of 97 species were found in DE. The first fifteen species (**Table 1**) accounted for 54% and 51% of the total IVI_i in the RE and DE, respectively. Of these 30 species, five were common to RE and DE (*A. leucocalyx*, *A. hottlei*, *C. schiedeanus*, *D. guianense*, and *Ficus* sp.), and two were absent in the RE. We therefore characterized 23 species for restoration assessment (**Table 1**).

Eight species showed negative abundance-size correlation and were significant ($r_s < -0.6$, $p < 0.05$) in both ecosystem types, suggesting that passive restoration could be sufficient for their successful establishment (**Table 1**). At the other extreme, eight species were either absent in DE or the abundance-size correlation was not significant, suggesting that these species could be introduced by active restoration. Five species regenerate well in only one or the other of the two ecosystem types, suggesting that either strategy could be used, depending mainly on the degree of degradation. Finally, two species regenerate well in DE but have the lowest IVI in RE, and were not selected for restoration at least at this first stage of the project.

Discussion

Interpretation of the IVI and abundance-size correlations resulted in a preliminary list of 20 species potentially useful for restoration of Lancandonian riparian vegetation and provided recommendations for possible restoration strategies for particular species. The high number of tree species found in RE shows that the species pool for ecological restoration is large; sampling in both ecosystem types helped us develop a comprehensive species list based on their abundance and size. However, the predictive potential of the abundance-size correlations could be limited by our study's small sample size, since in our both ecosystem types the relative abundance distribution showed the typical hyperbolic

curve, with few abundant species and quite rare species (obs. pers.). Furthermore, the predictive value of abundance-size correlations could decrease as age of DE increases and species composition begins to resemble that of the RE.

Our method did not target some pioneer species (*S. parahybum*, *Piper* sp.) because of their ability to establish naturally in degraded areas. Such pioneer species may not be the most suitable species, in economic terms, when degradation is not very severe, as in our study. Where land degradation is severe, as in degradation caused by mining (Sharma & Sunderraj 2005), or with specific problems such as high erosion on steep slopes (dos Santos *et al.* 2008), the use of pioneer species adapted to grow on disturbed or degraded ecosystems could be recommended for active restoration. We concluded that our method is useful to select species for restoration due to its relative low cost and simplicity which makes it accessible to different stakeholders.

It could be applied in other tree-dominated ecosystems, but its use would be limited in grasslands or other ecosystems where species regeneration is difficult to estimate. Finally, as in any restoration project, the method selected depends on the main objectives. In different conditions other criteria could be considered in species selection, including soil adaptive capacity (Sharma & Sunderraj 2005), social values (cf. Moreno-Cassasola & Paradowska 2009), and dispersal syndromes (Sansevero *et al.* 2009). Rare species such as shrubs and herbaceous species are also important, but not necessarily at early stages of restoration.

Implications for Practice

- At the early stages of restoration of tree-dominated ecosystems, the combination of species dominance indexes (e.g., IVI) and abundance-size correlations could be used to select a preliminary list of species suitable for passive or active restoration.
- Species that establish by natural regeneration could be used in passive restoration actions when ecosystems are not severely degraded.

Table 4.1. Species Importance Value Index (IVI) and Spearman rank correlation coefficient (r_s) in reference and disturbed riparian ecosystems for 23 native tree species found in the Lacandona region, and recommendation for restoration (passive, active, or non-selected [NS]).^{1,2}

Species	Family	Reference ecosystem			Disturbed ecosystem			Restoration recommendation
		IVI	r_s	<i>p</i>	IVI	r_s	<i>p</i>	
<i>Ficus</i> sp.	Moreaceae	10.145	0.5	0.1173	2.212	-0.1	0.7699	active
<i>Cojoba arborea</i>	Mimosoideae	6.264	-0.2089	0.5376	0.504	-0.4	0.2229	active
<i>Dialium guianense</i>	Caesalpinioideae	5.305	-0.485	0.1305	5.018	0.051	0.8817	active
<i>Protium</i> sp.	Bursaceae	4.781	-0.7862	<i>0.0041</i>	2.365	-0.7862	<i>0.0041</i>	passive
<i>Ampelocera hottlei</i>	Ulmaceae	4.394	-0.5625	0.0717	1.233	-0.7747	<i>0.0051</i>	passive / active
<i>Brosimum alicastrum</i>	Moreaceae	3.494	-0.2293	0.4975	0.485	-0.5	0.1173	active
<i>Brosimum costarricanum</i>	Moreaceae	2.854	-0.2132	0.5291	.	.	.	active
<i>Guarea glabra</i>	Meliaceae	2.851	-0.6742	<i>0.0229</i>	0.356	-0.7659	<i>0.006</i>	passive
<i>Croton schiedeanus</i>	Euphorbiaceae	2.316	-0.7551	<i>0.0072</i>	5.039	-0.917	< <i>0.001</i>	passive
<i>Pouteria durlandii</i>	Sapotaceae	2.305	-0.887	<i>0.0003</i>	1.201	-0.6068	<i>0.0478</i>	passive
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Clusiaceae	1.995	-0.4842	0.1313	0.622	-0.5	0.1173	active
<i>Nectandra sleneri</i>	Lauraceae	1.898	-0.7862	<i>0.0041</i>	.	.	.	active
<i>Albizia leucocalyx</i>	Mimosoideae	1.892	-0.8522	<i>0.0009</i>	4.223	-0.2582	0.4433	passive / active
<i>Vochysia guatemalensis</i>	Vochoysiaceae	1.864	-0.1195	0.7263	2.004	-0.3772	0.2528	active
<i>Eugenia mexicana</i>	Myrtaceae	1.777	-0.8291	<i>0.0016</i>	0.831	-0.5	0.1173	passive / active
<i>Castilla elastica</i>	Moreaceae	1.554	-0.7974	<i>0.0033</i>	3.648	-0.7862	<i>0.0041</i>	passive
<i>Spondias mombin</i>	Anacardiaceae	0.885	-0.5164	0.1039	3.235	-0.8449	<i>0.0011</i>	passive / active
<i>Inga vera</i>	Mimosoideae	0.859	-0.8315	<i>0.0015</i>	3.896	-0.6116	<i>0.0456</i>	passive
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i>	Papilionoideae	0.725	-0.7659	<i>0.006</i>	2.956	-0.5745	0.0645	passive / active
<i>Cecropia peltata</i>	Cecropiaceae	0.635	-0.7946	<i>0.0035</i>	4.779	-0.8318	<i>0.0015</i>	passive
<i>Orthion subsessile</i>	Violaceae	0.548	-0.6607	<i>0.0269</i>	2.068	-0.7833	<i>0.0043</i>	passive
<i>Piper</i> sp.	Piperaceae	0.278	-0.5	0.1173	2.275	-0.7862	<i>0.0041</i>	NS
<i>Schizolobium parahybum</i>	Caesalpinioideae	0.117	-0.1	0.7699	4.306	-0.8102	<i>0.0025</i>	NS

¹ *p*-value in italics indicates value is significant.

² . [dot] indicates absence in DE.

Acknowledgements

Funding was provided by a Rufford Small Grant for Nature Conservation to PM (40.11.09), and by Pemex and the WWF-FCS Alliance to Natura. JMRB gives thanks to Projects CGL2010-18312 (Spanish Ministry of Science and Education) and S2009AMB-1783 REMEDINAL-2 (Madrid Government). We also thank Hope Woodward for assistance with language editing.

Literature cited

- Curtis, J.T., McIntosh, R.P., 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border of Wisconsin. *Ecology* 32:476-496.
- De Jong, B.H.J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M.A., Ramírez-Marcial, N., Cairns, M.A., 2000. Carbon flux and patterns of land-use / land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29:504-511.
- Dos Santos, R., Citadini-Zanette, V., Leal-Filho, L.S., Hennies, W.T., 2008. Spontaneous vegetation on overburden piles in the coal basin of Santa Catarina, Brazil. *Restoration Ecology* 16:444-452.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., Holz, S., Rey-Benayas, J.M., Parra-Vázquez, M.R.R., 2007. Restauración de bosques en territorios indígenas de Chiapas: Modelos ecológicos y estrategias de acción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:11-23.
- Kaufmann, J.B., Beschta, R.I., Otting, N., Lytjen, D., 1997. An ecological perspective of riparian and stream restoration in the western United States. *Fisheries* 22:12-24.
- Martínez-Ramos, M., Anten, N.P.R., Ackerly, D., 2009. Defoliation and ENSO effects on vital rates of a neotropical understory palm. *Journal of Ecology* 97:1050-1061.
- Moreno-Cassasola, P., Pardowska, K., 2009. Useful plants of tropical dry forest on the coastal dunes of the center of Veracruz State. *Madera y Bosques* 15:21-44.
- Rey-Benayas, J.M., Bullock, J.M., Newton, A.C., 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and Environment* 6:329-336.
- Sansevero, J.B.B., Prieto, P. V.L., Duarte de Moraes, F., Pena-Rodrigues, P.J.F., 2009. Natural regeneration in plantations of native trees in lowland Brazilian Atlantic forest: community structure, diversity, and dispersal syndromes. *Restoration Ecology* 19:379-389.
- Sharma, D., Sunderraj, S.F.W., 2005. Species selection for improving disturbed habitats in Western India. *Current Science* 88:462-467.
- Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group (SER), 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org Tucson: Society for Ecological Restoration International.

Capítulo 5

Grass clearing but not soil tilling enhances establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures

Este capítulo reproduce íntegramente el texto del siguiente artículo:

Meli P., Martínez Ramos, M., Carabias, J., Rey Benayas, J.M. Grass clearing but not soil tilling enhances establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures, *in prep.*

La remoción de pastos, pero no el roturado del suelo, aumentan el establecimiento de plántulas de especies arbóreas en pastizales tropicales ribereños

Resumen

Los bosques ribereños albergan altos niveles de biodiversidad y suministran los servicios ecosistémicos clave para las sociedades humanas. Las perturbaciones antropogénicas con frecuencia exceden la capacidad de recuperación de estos ecosistemas, desencadenando procesos de degradación que evidencian la necesidad de acciones de restauración. En proyectos de pequeña escala, la revegetación es una de las principales técnicas de restauración, pero su éxito depende de las especies de plantas utilizadas y de filtros ambientales que pueden limitar el desempeño de las especies introducidas. En el presente estudio evaluamos cómo la compactación del suelo y la competencia con los pastos afecta el desempeño de siete especies arbóreas nativas de árboles plantados en diez pastizales ribereños. Desarrollamos un experimento de dos años para analizar la efectividad de tratamientos de remoción de pastos y de roturación del suelo en una región tropical de México. También analizamos los efectos de la variación estacional en la distancia vertical al nivel de agua, la cual está relacionada con la temporada de sequías y las inundaciones, así como los cambios en el microclima, la biomasa de la vegetación remanente y el área basal de los árboles después de la plantación. En general, la supervivencia de las plántulas introducidas fue baja ($19 \pm 3\%$), y varió entre el 3% (*Brosimum alicastrum*, Moraceae) y el 38% (*Pachira aquatica*, Bombacaceae). La remoción de los pastos, pero no la roturación aumentaron la supervivencia de algunas especies. La supervivencia se correlacionó negativamente con la distancia vertical al nivel del agua, destacando la importancia de la breve pero severa temporada seca que ocurre en la región de estudio, la cual puede reducir la supervivencia en $>60\%$. Los eventos de inundaciones también produjeron una alta mortalidad de las plántulas (e. g. 80% después del primer año). La remoción de pastos aumentó del crecimiento de algunas especies, lo que sugiere liberación competitiva. La roturación, en cambio, no tuvo efectos consistentes, sino que parece contrarrestar los efectos de la remoción. Aunque la supervivencia de las plántulas resultó relativamente baja, la presencia de árboles pre-existentes más la de los plántulas introducidas determinó la atenuación de las condiciones microclimáticas después de dos años, hacia mejores condiciones para el establecimiento de nuevas especies de árboles mediante regeneración natural.

Concluimos que, en general, tanto la remoción del pastos mejora el establecimiento de plántulas de ciertas especies, es necesario evaluar el uso de otras técnicas para evitar el desecamiento del suelo y el arranque de las plantas durante las inundaciones. Para lograr una revegetación exitosa, la rentabilidad económica de la implementación del conjunto de estas técnicas también debería ser evaluada.

Palabras clave: crecimiento; Lacandona; México; microclima; restauración; supervivencia.

Grass clearing but not soil tilling enhances establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures

Abstract

Riparian forests harbor high biodiversity and supply key ecosystem services for human society. Anthropogenic disturbances frequently exceed resilience of riparian forests resulting in strong degradation, which usually need active restoration. In small-scale restoration projects revegetation is a common technique, but its success depends on the used plant species and the environmental filters that limit their performance. In this study, we investigate whether soil compaction and grass competition limit the establishment of tree species in riparian abandoned pastures to assess vegetation restoration projects. We run a two-year experiment to assess the effects of grass clearing and soil tilling on the performance of seven native tree species planted into pastures resulting from the conversion of tropical riparian forest in Mexico. We also analyzed the effects of seasonal variation of vertical distance to water level, which is related to both drought and flooding events, and changes in microclimate, vegetation biomass and tree dbh after planting. Overall, seedling survival was low ($19\pm 3\%$), ranging between 3% (*Brosimum alicastrum*, Moraceae) and 38% (*Pachira aquatica*, Bombacaceae). Clearing but not tilling enhanced seedling survival. Survival was negatively correlated to vertical distance to water level, highlighting the importance of the short but severe dry season occurring in the study region, which may reduce survival by >60%. Flooding events also produced high seedling mortality (e.g. 80% after the first two events). Clearing significantly increased seedling growth of some species, suggesting competition release. Tilling did not have any consistent effect on growth, but it counteracted the positive effects of clearing. Although survival of planted trees was relatively low, both pre-existing and planted trees ameliorated microclimate to produce better conditions for establishment of new trees following natural regeneration. We conclude that, overall, clearing enhanced seedling establishment in an abandoned tropical pasture, but other revegetation treatments intended to reduce soil drying and rooting out by flooding during the first year should be used. Their cost-benefits should be also evaluated to achieve successful riparian forest revegetation.

Key words: Growth; Lacandona; Mexico; microclimate; restoration; survival.

Introduction

Riparian forests harbor high plant biodiversity (Sabo et al., 2005), support numerous ecological processes that are of key importance for multiple animals, such as fish and macroinvertebrates (Richardson et al., 2010), and provide important services for human welfare (Capon et al., 2013; de Souza et al., 2013). They are highly dynamic and resilient to natural disturbances, but severe anthropogenic disturbances often pass a threshold for such recovery capacity (Naiman et al., 2005), leading to the degradation and loss of ecosystem services (Sweeney et al., 2004). One major anthropogenic disturbance is the conversion of forests to cropland (Naiman et al., 2005), which after some years of use are often abandoned in a degraded condition. Restoration of degraded riparian forest in small-scale projects is mostly focused on revegetation, either relying on secondary regrowth (*i.e.*, natural regeneration or passive restoration) or by active planting. For example, fencing to remove grazing from streams with some level of bank stability and vegetation remnants may allow passive restoration, but post-exclusion vegetation dynamics may vary unpredictably (Sarr, 2002). Tree species may recover slowly, or not recover at all, without previous manipulation of the degraded riparian environment. In such circumstances, tree planting is needed to overcome the environmental factors that limit tree establishment (Hough-Snee et al., 2013).

Such filters, and hence favored species, may vary depending on the type of disturbance. Establishment of riparian trees in abandoned cropland is often limited by light competition and soil fertility (Midoko-Iponga et al., 2005; Parsons et al., 2007; Montgomery et al., 2010; van Breugel et al., 2012). Soil compaction, resulting from forest conversion to livestock pastures (Quintana-Ascencio et al., 1996), is another potential limiting factor of tree establishment (Batey, 2009). While effects of soil preparation on regeneration in traditional plantation forestry are well documented, benefits of tilling in forest restoration have been poorly assessed (Löf et al., 2012). Soil compaction (an abiotic filter) and competition with grasses (a biotic filter), which are often exotic, are major limitations for tree establishment in riparian forest (Meli and Carrasco-Carballido 2008). The effects of these environmental filters depends on the life history and functional traits of the planted species, including seed size (Fattorini and Halle, 2004; Laroheau et al., 2006), and results reported by previous scientific literature for different ecosystem types and species are uneven (Midoko-Iponga et al., 2005; Rey-Benayas et al., 2005; Parsons et al., 2007; Román-Dañobeytia et al., 2007; Flory and Clay,

2010; García-Orth and Martínez-Ramos, 2011; Löf et al., 2012; Meli and Dirzo, 2013). Additionally, intense rainfall events that usually flood the stream bank and variations in soil water availability throughout the year may be also important limiting factors for tree establishment (Dressen et al., 2002). Water fluctuation requires monitoring because tree species respond to variation in ground water depth (Dressen et al., 2002).

In this study, we used an experimental approach to investigate the survival and growth of seven tropical rainforest native tree species that were planted into 10 degraded riparian sites in Chiapas, southern Mexico. We assessed the degree to which soil compaction and grass competition limited the establishment of tree species in abandoned pastures that resulted from the conversion of riparian forest into pastureland. We hypothesized that reduction of soil compaction and grass competition would increase the overall survival and growth of planted tree seedlings. We also expected microclimate amelioration (i.e. air temperature and relative humidity, light, and soil temperature) as a consequence of restoration actions since trees provide shading (Corbin and Holl, 2012; Meli and Dirzo, 2013) and that tree survival could depend on vertical distance to water level.

Methods

Study site

We conducted this study in the Marqués de Comillas municipality (MdC) (16°54'N, 92°05'W) Chiapas State, Southern Mexico. Maximum and minimum annual temperatures are 31.8°C (April–May) and 18°C (January–February), respectively. Annual precipitation averages 3000 mm, with < 100 mm/mo from February to April and > 200 mm/mo from May to October. The primary vegetation type is lowland tropical rainforest (Dirzo, 1991), attaining 40 m in canopy height in alluvial terraces along main rivers. MdC is adjacent to the Montes Azules Biosphere Reserve, which constitutes the main remnant of the Mesoamerican biodiversity hotspot, and its conservation is a nation-wide and regional priority (Myers et al., 2000). Former rainforest has been extensively converted to cattle pastures and cropland leading to a landscape mosaic of primary forest fragments, secondary forest, human settlements, and small-scale slash-and-burn agriculture and pastures (Zermeño-Hernández, 2008). Deforestation also affects riparian forests, impacting both terrestrial and aquatic ecosystems (Ramírez-Martínez, 2010).

Experimental design

The study was conducted in 10 riparian pastures located in the riverbank of ten different 2-5 m wide streams, which were spread over an area of 40 km². Pastures were abandoned 3 to 10 years after the original riparian forests were cleared and burned; these pastures were dominated by the exotic grasses *Echinochloa polystachya* and *Brachiaria decumbens*. Pre-existing tree cover averaged $6 \pm 2\%$ (s.e.) per plot, was null in four plots and never exceeded 15% in any plot. The studied streams had a soft muddy bottom and gentle bank slopes. Flow rates are approximately 0.01 to 5.21 L/s, with high intra-annual flow variation, ranging between 9.15 in July and 0.01 L/s in May (JM Nuñez, com. pers.).

One plot in each of the ten studied former pastures was established and fenced to exclude all medium-size and large herbivores, particularly the lowland paca (*Agouti paca*) and cows. Plots were of rectangular shape and parallel to the stream, 20 to 50 m long and 8-m wide, and their area averaged (\pm s.e.) 408 ± 49 m². Each plot was divided in four sub-plots of equal size. Seedlings were planted into all four subplots and subjected to one of the following treatments: (1) no management (control treatment); (2) grass clearing; (3) soil tilling; and (4) clearing and tilling. Clearing aimed at reducing competition by removing above-ground grass biomass using a machete to avoid soil disturbance. A 1-m diameter circle was cleared around individual seedlings at 20-day intervals (Meli and Dirzo, 2013). Tilling aimed at reducing soil compaction and was applied manually once before tree planting using a hoe that disturbed topsoil to 30-cm depth. Treatments were systematically applied downstream in the sub-plot order mentioned above.

Based on a Species Selection Index that takes into account ecological, social, and technical criteria for restoration purposes that is described in detail elsewhere (Meli et al., 2014) we selected the following seven native tree species: *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Castilla elastica*, *Ficus insipida*, *Inga vera*, *Pachira aquatica* and *Vatairea lundelii*. These trees are characteristic of a range of successional status (**Table 5.1**). The planted tree seedlings were obtained from seeds that we collected in several forest fragments (two kilometers away from the study site).

Table 5.1. Seedlings planted into 10 riparian pastures in Marqués de Comillas, southern Mexico. Two years passed between the initial and final measurements. Canopy area and allometric index (see text for formula) values correspond to surviving seedlings at the end of the experiment. Canopy area of *B. alicastrum* was not measured due to small size of the surviving individuals. Successional status categories according to Martínez-Ramos (1985). Seed volumes according to Ibarra and Oyama (1992), and Martínez-Ramos (unpublished data). All species except *P. aquatica* (anemochory) are usually frugivore dispersed.

Family	Successional status	Seed volume (mm ³)	Survival (%)	Height (cm)		RGR _{height}	Diameter (mm)		RGR _{diam}	Canopy area (cm ²)	Allometric index
				Initial	Final		Initial	Final			
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Late	792	3.1(1.9)	21.1(0.6)	41.3(8.3)	0.021(0.009)	2.8(0.1)	5.5(0.5)	0.048(0.001)	-	0.995
<i>Castilla elastica</i> Sesse	Mid	1350	11.9(3.2)	17.1(0.5)	64.2(11.9)	0.047(0.007)	2.7(0.1)	14.5(2.5)	0.043(0.003)	233.7(11.2)	0.787
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Mid	167	10.3(3.4)	14.5(0.6)	190.3(34.5)	0.102(0.010)	2.3(0.1)	28.5(2.5)	0.040(0.008)	66(22.5)	1.023
<i>Inga vera</i> Willd.	Mid	143	24.5(7.8)	11.8(0.4)	137.2(22.5)	0.093(0.008)	1.2(0.04)	21.7(3.5)	0.035(0.061)	289.8(63.3)	0.847
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Early	3.9	29.1(4.1)	28.3(1.0)	162.7(19.4)	0.061(0.007)	2.8(0.1)	32.1(4.8)	0.050(0.004)	445.7(121.9)	0.717
<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Early	1018	38.1(10.8)	47.6(2.0)	109.9(9.4)	0.024(0.003)	10.4(0.4)	28.8(2.1)	0.057(0.004)	47.0(4.5)	0.821
<i>Vatairea lundellii</i> Aubl.	Mid	1334	17.5(8.0)	17.0(0.5)	110.8(19.8)	0.063(0.009)	3.4(0.1)	18.5(3.1)	0.045(0.002)	95.2(23.3)	1.107
Total			18.8(3.3)	22.9(0.6)	126.9(7.9)	0.056(0.003)	3.7(0.1)	25.9(1.6)	0.048(0.009)	204.7(40.4)	0.880

They were grown in a local plant nursery and the initial size of seedlings of the same species was homogeneous. In October of 2010, we planted between 95 and 107 seedlings of each species at a density of 12 to 20 seedlings per species in each plot in a 1.5 x 1.5 m grid (ca. 120-200 individuals of each species in total). All seedlings were randomly allocated within each sub-plot and all species were represented in every line of the grid parallel to the stream edge.

Seedling measurements

Sapling survival, height and stem diameter were monitored 12 times on an irregular basis (Parsons et al., 2007; Meli and Dirzo, 2013) between October 2010 and October 2012. We calculated the mean relative growth rate in height (RGR_{height}) and diameter (RGR_{diameter}) as $[\ln(\text{final value}) - \ln(\text{initial value})]/24$ months (Rey Benayas et al. 2005; Román Dañobeytia et al., 2012). We also estimated seedling volume as $\frac{1}{3}\pi \times d^2/4 \times h$ (where d corresponds to stem diameter and h to height) as a surrogate of seedlings biomass. Height and stem diameter data were log-transformed to estimate an allometric coefficient (AC) as $\log(h)/\log(d)$, where h is height and d is stem diameter. Tree allometry is sensitive to changes in environmental factors such as the amount of solar radiation, soil fertility, and density of neighboring plants, and thus can be used as an indicator of performance of planted seedlings (García-Orth and Martínez Ramos, 2011).

We calculated Canopy area (CA) as $[(d_1 + d_2)/2]^2\pi$, where d_1 and d_2 are the length of two perpendicular crown axes of each individual (Rey Benayas and Camacho-Cruz, 2004). CA is an indicator of rain interception, light transmission and litter accumulation (Meli and Dirzo, 2013). The seedling volume, allometric coefficient and canopy area were calculated at the end of the study only.

Soil, microclimate and vegetation conditions

When planting, we analyzed the initial topsoil properties (phosphorus, total nitrogen, potassium, NO_3^- , NH_4^+ organic matter concentration, and pH) in each sub-plot. Soils were characterized by relatively low levels of organic matter, nitrogen and phosphorus, and considerably high bulk density (Siebe et al., 1995) (**Table A.1**).

We evaluated microclimate and vegetation conditions in each sub-plot at the start (before planting) and at the end of the experiment (two years after

planting). We monitored air temperature and relative humidity and photosynthetically active radiation using a HOBO® data logger U12 model. Data loggers were located at the center of each sub-plot at 1.3 m above the ground and set to record hourly measures, resulting in 24 observations per day for each microclimatic variable and sub-plot. We sampled grasses, broadleaf herbs, shrubs and leaf litter in a 1-m² quadrat located at each sub-plot for biomass determination. The plant mass of sampled material was quantified after drying in the lab after it attained a constant dry weight. We also measured dbh and height of all pre-existing (October 2010) and naturally recruited trees (October 2012) (i.e., woody plants > 1.5 cm in dbh) to estimate basal area.

Finally, to describe water fluctuation, we buried a rule bar at the center of each plot and monitored the vertical distance from the tree base to the stream water level or to the water column in case of flooding every 15 days.

Statistical analysis

We analyzed seedling survival at two stages of the experiment, namely (1) at the eighth month of the experiment (this period included the first dry season but excluded the first flooding event), and (2) at the end of the experiment. We used a mixed model with a binomial error and a logistic link function and treating each seedling (dead or alive) as an analytical unit. The model included species and treatment as fixed factors, and plot was included as random factor (error). We evaluated the interactions among these explanatory factors comparing a small number of alternative models ranked according to Akaike information criteria. Survival analysis was performed with R (v3.02). We also correlated mean survival by species with seed size (obtained from Martínez Ramos *et al.* unpub. data) and with vertical distance to water level across plots using Spearman rank non-parametric correlation.

Growth variables were analyzed using a similar model as for survival analysis but with a normal error distribution. Given that we did not have surviving individuals for every species-treatment combination at the end of the experiment, we analyzed each species separately only for those of highest survival. Again, we correlated mean growth variables for each species with seed size and vertical distance to water level across plots. Growth variables (RGR_{height} , RGR_{diameter} , seedling volume, allometric coefficient, and canopy area) were highly correlated between each other ($r \geq 0.62$; $P \leq 0.0001$), except RGR_{height} and AC. Thus, we only

analyzed only these two variables in the interest of clarity. Growth analyses were performed with Statistica (v8; StatSoft 2004).

To assess differences in microclimate and pre-existent and established vegetation, we calculated an average value of each individual variable per treatment subplot ($n = 10$). We used MANOVA and post-hoc multiple comparisons (Bonferroni) to test for differences among the four treatments. We analyzed separately the initial condition (x_i), the final condition (x_f) and their relative change (RC) as $RC = (x_f - x_i)/x_i$. Relative humidity and light data were arcsine-square-root and log-transformed before analyses, respectively. All figures in this manuscript show untransformed data.

Results

Seedling survival

After two years, seedling survival for all species and treatments was quite low, and averaged $19 \pm 3\%$. Across species, survival was lowest for the late-successional species *B. alicastrum* and highest for the early-successional species *P. aquatica* and *F. insipida* (Table 5.1). Mean survival of all species was 29% in cleared plots and 17% in tilled plots. Only 37% and 30% of the planted seedlings survived after the first dry period (eighth month) and after the flooding events of the first year, respectively (Fig. 5.1).

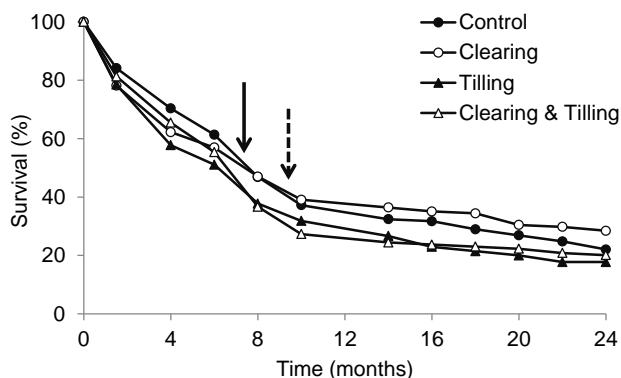


Fig. 5.1. Aggregated seedling survival of seven native tree species two years after planting into ten riparian pastures under four treatment conditions. The solid arrow indicates the end of the first dry period and the dashed arrow indicates the first flooding event. Significant differences among treatments were found at month eight after planting but not at the end of the experiment.

The selected mixed models highlighted significant effects of species and treatments but not of their interaction (**Table 5.2**). Treatment was a significant factor in the model (**Table A.2**). Clearing, but not tilling, had a positive effect on seedling survival (**Fig. 5.2**).

Table 5.2. Generalized models of survival of tree seedlings eight and 24 months respectively after planting into ten riparian pastures under four treatment conditions. All models included plot as random factor. The full model included the effects of species, treatment and their interaction. The model selected based on an Akaike's Information Criteria is highlighted in gray.

Model selection (backward)	No. parameters	8 months			24 months		
		AIC	ΔAIC	Supported terms	AIC	ΔAIC	Supported terms
Full	29	772.8	0		576.9	0	
Species × Treatment removed	11	754.0	18.8	*	556.8	20.1	*
Full with only species & treatment	11	754.0	18.8	*	556.8	0.0	supp. model
Species removed	8	755.0	-0.9	*	556.3	0.5	*
Treatment removed	5	759.9	-4.9		606.9	-50.6	
Null model (~random)	2	760.1	-0.26		604.6	2.25	

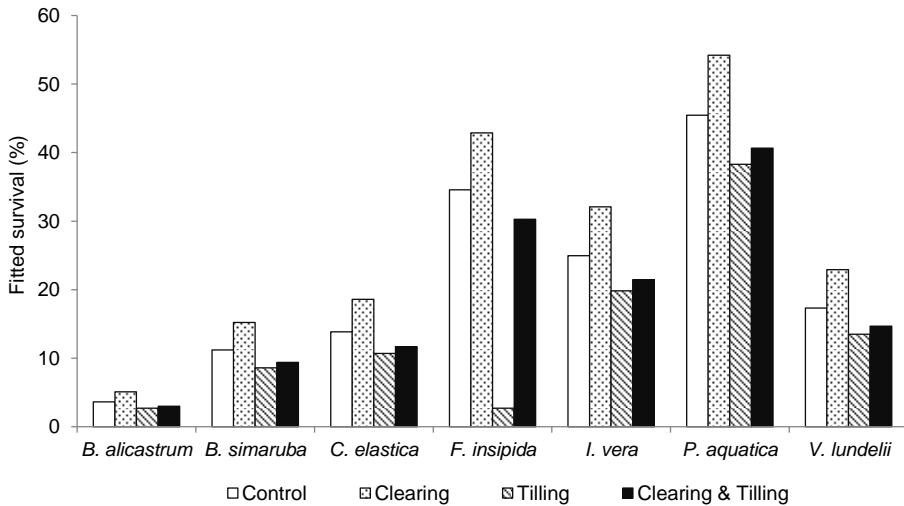


Fig. 5.2. Fitted seedling survival of seven native tree species two years after planting into ten riparian pastures under four treatment conditions. See text for details on model.

Survival was not correlated with seed size across species (**Fig 5.3a**), but it was negatively correlated with the vertical distance to water level across plots (**Fig. 5.3b**).

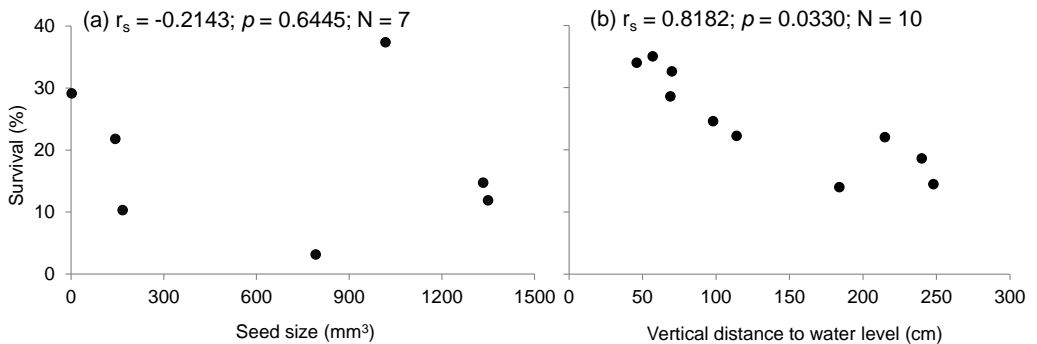


Fig. 5.3. Seedling survival two years after planting as a function of mean seed size (a) and vertical distance to water level (b) across seven native tree species planted into ten riparian pastures. Spearman rank correlations are shown.

Seedling growth

After two years, height averaged 126.9 ± 7.9 cm across the seven species and treatments (**Table 5.1**). RGR_{height} was lowest for the late-successional species *B. alicastrum* and highest for the mid-successional species *B. simaruba*.

Seedlings of the early-successional *F. insipida* and the mid-successional species *C. elastica* and *I. vera* grew tallest under clearing, but tilling significantly reduced growth rates (**Fig. 5.4a, c, d**). Seedlings of mid-successional species *V. lundelli* grew taller on untilled soils (**Fig. 5.4e**), whereas the early-successional *P. aquatica* did not show significant patterns in response to clearing or tilling (**Fig. 5.4b**). We did not analyze growth of the mid-successional species *B. simaruba* (**Fig. 5.4f**) and the late-successional species *B. alicastrum* (**Fig. 5.4g**) and due to low survival (i.e. sample size).

The allometric coefficient did not show any significant difference among treatments (results not shown).

Microclimate and vegetation changes

The Relative Change Index was significantly different for all variables except for light incidence, which was similar among treatments at the start and at the end of the experiment (**Table 5.3**).

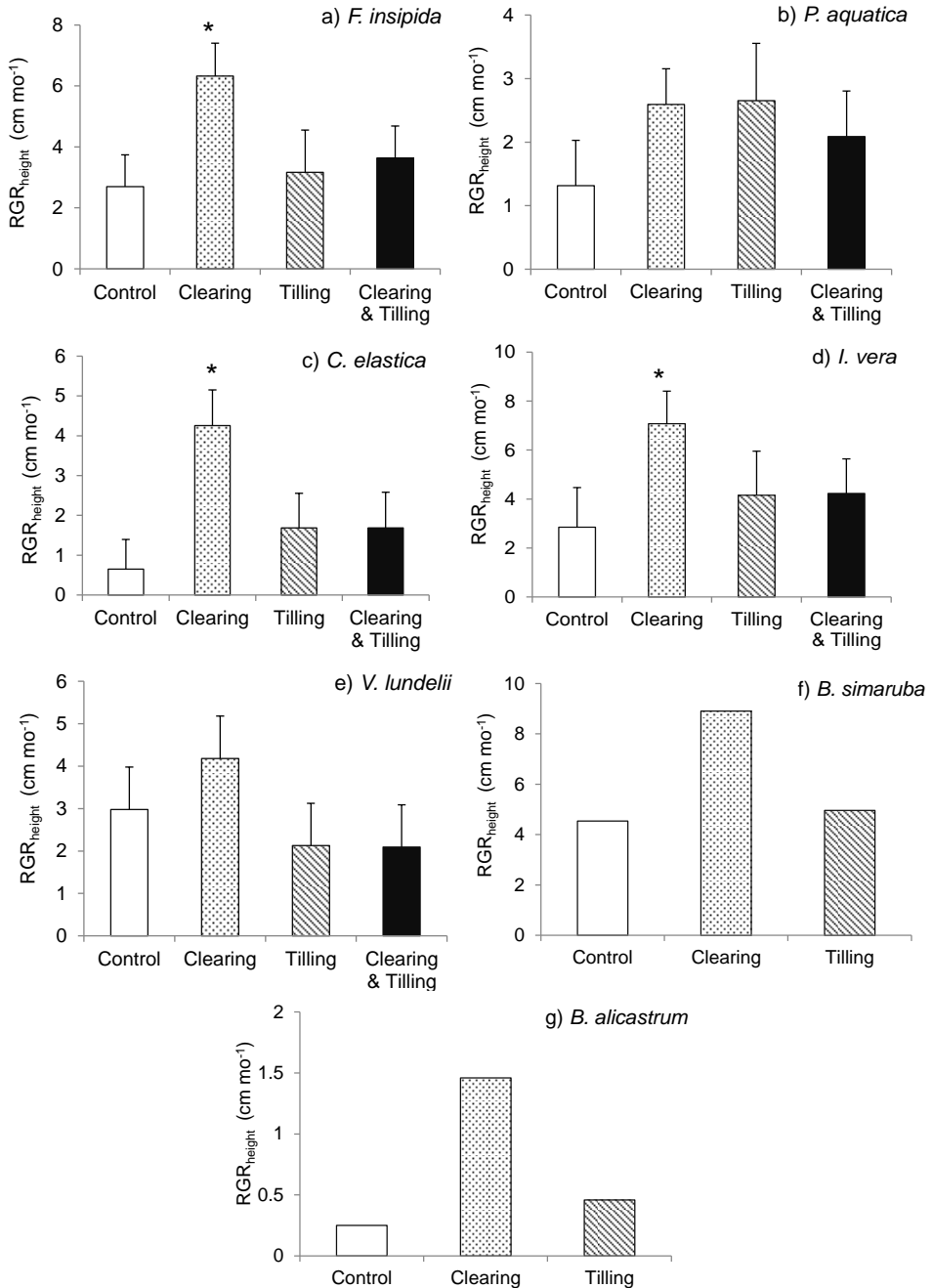


Fig. 5.4. Relative growth rate in height (mean \pm s.e.) of seven native tree species planted into ten riparian pastures. Species were separately analyzed, except *B. alicastrum* and *B. simaruba* due to low sample size. * $P < 0.05$.

Table 5.3. Mean (\pm standard error) of microclimate variables and vegetation under four treatments conditions in 10 degraded riparian plots at Marqués de Comillas, southern Mexico. Photosynthetically active radiation represents the average of 24 daily measurements taken every 30'. For all conditions, initial (before planting seedlings) and final (two years after starting date) values are reported and RC indicates relative changes. See text for treatment details and statistical inference. *F* and *P* values are reported (ns, non significant). Different letters represent significant differences at $P < 0.05$.

	Control	Clearing	Tilling	Clearing & Tilling	Total	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Microclimate</i>							
a) Temperature (°C)							
Initial	27.6 \pm 0.2 ^a	27.7 \pm 0.3 ^a	25.5 \pm 0.2 ^b	25.2 \pm 0.2 ^b	26.5 \pm 0.2	23.14	<0.0001
Final	26.2 \pm 0.5 ^a	26.6 \pm 0.3 ^{ab}	27.7 \pm 0.3 ^b	26.6 \pm 0.2 ^{ab}	26.8 \pm 0.2	3.16	0.0362
CRC	-0.05 \pm 0.02 ^b	-0.04 \pm 0.02 ^b	0.09 \pm 0.02 ^a	0.06 \pm 0.03 ^a	0.01 \pm 0.02	17.1	<0.0001
b) Minimum humidity (%)							
Initial	85.3 \pm 0.8 ^a	78.4 \pm 1.0 ^b	79.7 \pm 1.3 ^b	87.8 \pm 0.7 ^a	82.8 \pm 0.8	20.30	<0.0001
Final	86.3 \pm 1.8	86.5 \pm 1.6	82.1 \pm 1.1	83.5 \pm 1.2	84.6 \pm 0.8	2.03	ns
CRC	0.01 \pm 0.02 ^a	0.10 \pm 0.01 ^b	0.03 \pm 0.02 ^{ab}	-0.05 \pm 0.01 ^{ac}	0.02 \pm 0.01	10.21	<0.0001
c) Photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)							
Initial	6129 \pm 681	7618 \pm 808	8177 \pm 1053	5386 \pm 701	6828 \pm 437	2.45	ns
Final	4617 \pm 1205	5631 \pm 1125	7018 \pm 740	5552 \pm 775	5704 \pm 492	1.01	ns
CRC	-0.247	-0.261	-0.165	0.049	-0.166	0.53	ns
<i>Vegetation</i>							
a) Grasses (g/m ²)							
Initial	58.7 \pm 9.1	59.6 \pm 5.5	65.2 \pm 11.3	71.0 \pm 6.5	63.2 \pm 7.0	0.74	ns
Final	39.2 \pm 9.8	37.9 \pm 12.5	48.4 \pm 6.6	40.5 \pm 9.9	41.3 \pm 9.2	0.96	ns
CRC	-0.332	-0.364	-0.258	-0.430	-0.346	1.19	ns
b) Herbs (g/m ²)							
Initial	27.7 \pm 6.9	15.2 \pm 4.4	13.9 \pm 5.8	26.0 \pm 6.8	24.6 \pm 5.1	2.12	ns
Final	5.9 \pm 0.9	7.6 \pm 2.3	7.7 \pm 3.0	7.2 \pm 3.4	7.2 \pm 2.5	1.02	ns
CRC	-0.787	-0.500	-0.446	-0.723	-0.707	1.18	ns
c) Shrubs (g/m ²)							
Initial	42.7 \pm 15.6	66.3 \pm 13.3	72.45 \pm 10.2	27.7 \pm 13.0	52.3 \pm 10.4	0.40	ns
Final	48.9 \pm 10.2	76.4 \pm 9.4	87.5 \pm 11.1	38.1 \pm 8.7	62.7 \pm 11.5	0.45	ns
CRC	0.146	0.152	0.208	0.375	0.199	0.42	ns
d) Leaf litter (g/m ²)							
Initial	41.6 \pm 15.6	51.4 \pm 11.0	38.5 \pm 9.2	61.1 \pm 26.2	62.5 \pm 13.9	1.70	ns
Final	93.4 \pm 15.6	79.5 \pm 9.3	60.3 \pm 11.1	62.7 \pm 19.6	75.5 \pm 14.5	1.76	ns
CRC	3.245	0.547	0.566	0.026	0.208	1.60	ns
e) Trees (cm ²)							
Initial	17.4 \pm 7.0	25.9 \pm 10.2	15.9 \pm 5.4	19.5 \pm 8.5	19.6 \pm 8.0	0.37	ns
Final	43.8 \pm 15.5	48.5 \pm 12.1	23.4 \pm 8.1	42.2 \pm 14.6	39.4 \pm 8.9	0.54	ns
CRC	1.517	0.873	0.472	1.164	1.010	0.10	ns

Some initial microclimate variables significantly differed among treatments; particularly, control and clearing showed slightly higher air temperatures, whereas clearing and tilling showed slightly lower relative humidity and higher light incidence and soil temperature (**Table 5.3**). At the end of the experiment, air temperature statistically differed among treatments and was 1 °C higher in the tilling treatment than in the rest of the treatments. All other variables did not differ among treatments.

Both initial and final biomass measurements of vegetation did not significantly vary among treatments, in spite of the observed trend of decreasing grass and broadleaf herb biomass and increasing leaf litter and tree basal area in all treatments (**Table 5.3**).

Vertical distance to water level averaged 64.1 ± 9.4 cm and varied sharply among the ten plots. The distance ranged between 69 and 248 cm in the dry months whereas it ranged between 0 and 20 cm in the wet months. We registered four flooding events during the two years of our study, which submerged the planted seedlings > 1 m. These flooding events never lasted more than a few hours.

Discussion

Overall, clearing enhanced seedling performance, demonstrating that this technique facilitates the establishment of native tree species in abandoned tropical riparian pastures. These results are further evidence that competition from grass and possibly pre-existent and newly established vegetation limit tree performance in tropical habitats, with high variation among species (Midoko-Iponga et al., 2005; Parsons et al., 2007; Flory and Clay, 2010; van Breugel et al., 2012). However, soil tilling did not have any positive effect on the establishment of planted seedlings and the drought periods and the flooding events diluted treatment effects two years after plantation took place.

Seedling survival

Clearing had significant effects on survival of four early or mid-successional species, which is in agreement with the experiments of Román Dañobeytia *et al.* (2007, 2012) in the same study region, but contrary to the results reported by Meli and Dirzo (2013) in another tropical humid forest in Mexico. This result may be due to the presence of pre-existing trees in some plots, which may

produce complex interactions with the planted seedling. The pre-existing trees may have shaded some planted seedlings, reducing light availability but also ameliorating high temperatures (Valladares et al., 2008). Similarly, pre-existing trees may compete for water and nutrients but may also enhance microbial communities (Montgomery et al., 2010). Pre-existing trees in our plots were scarce, but tree density increased after two years, pointing to the need of longer term studies.

Soil compaction does not seem to be a relevant abiotic filter that impedes tree establishment in our riparian pastures. Soil compaction constrains root growth and thus may reduce nutrient uptake (Batey, 2009), as well as soil biological diversity (Potthoff et al., 2005). McNabb et al. (2012) found that tilling increases air-filled porosity and water holding capacity, which prevents excessive drying of soil. However, tilling may reduce microbial biomass, organic matter retention and soil C and N content (Powlson et al., 1987), destroy natural stratification of biological activity, and alter stability of soil aggregates (Aslam et al., 1999). All these effects can potentially increase erosion of the upper soil layers (Kay 1990), reduce plant rooting and hence making planted trees more vulnerable to uprooting by flooding events.

In our study, survival rates and seed size were not correlated, contrary to the frequently described observation. This maybe due to the fact that this relationship becomes weaker with time when seed reserves are fully used as it was the case of our seedlings (Leishman et al., 2000, but see Poorter et al., 2008) or because our small sample size was very small ($n = 7$ species). However, Lahoreau et al. (2006) found that the advantage of large seeds persisted even after exhaustion of the seed reserves in savanna ecosystems.

Survival was negatively correlated with vertical distance to water level, further evidence of the high relative importance of the dry period for seedling establishment (Román Dañobeytia et al., 2007). We observed that flood events swept away several planted seedlings, highlighting another technical constraint for revegetation of tropical pastures. Regardless, flooding may be an additional and mostly independent environmental filter from soil compaction or competition. Moreover, interactions between flooding and other environmental variables such as light intensity also determine complex species-specific responses that result in differential seedling responses (Hall and Harcombe, 1999).

Seedling growth

Clearing enhanced growth of some species, further evidence of its importance as environmental filter. Other studies have found different effects of restoration techniques depending on the analyzed life-history trait (Rey Benayas et al., 2005). *Castilla elastica* and *I. vera* exhibited lower height increments in non-riparian habitats of the same region (Román Dañobeytia et al., 2007; Meli and Carrasco-Carballido, 2008; Román Dañobeytia et al., 2012), possibly because riparian habitats have more suitable soil conditions and water supply than non-riparian sites. Other studies have shown that growth in height is enhanced by clearing in mid- and late-successional species, an effect of competition release from grasses (Román Dañobeytia et al., 2007, 2012). We found a significant interaction between clearing and tilling for three species, suggesting that tilling could counteract positive effects of clearing in these species, particularly for mid-successional *V. lundelli*.

Commonly, changes in allometric relations express growth strategies of plants to environments that vary in light and soil (Sterck et al., 2003). Early-successional species allocate more biomass to roots under low resource availability (Román Dañobeytia et al., 2012) and therefore they tend to have lower height/diameter coefficients than mid- or late-successional species. However, in our study, the allometric coefficient did not vary among species or treatments. Lack of variation in allometric coefficient in all studied species were not due to unchanging microclimate conditions as two out of three microclimate variables varied significantly after two years. Rather, it seems that our allometric coefficient may not be a good indicator of growth patterns of the studied species. However, from the riparian forest restoration perspective, the study of allometric designs is of particular interest because trees with similar height but larger crowns could provide higher shading (Meli and Dirzo, 2013), litter production, and suitable perches for seed dispersers (García-Orth and Martínez-Ramos, 2011).

Growth in height was not related to seed size. This is an unexpected result, considering that seedlings from large-seeded species often have a well-developed root system for accessing water and nutrients (Flory and Clay, 2010) and could better tolerate both competition from grasses (Lahoreau et al., 2006) and soil compaction. It was not correlated with vertical distance to water level either, contrary to the results obtained for survival rates. Simmons et al. (2012) found that it could be negatively associated with flood duration, which needs to be more accurately measured.

Microclimate and vegetation changes

The initial microclimate conditions were slightly different among treatments, possibly obscuring the effects of clearing. Microclimate was more homogenous across plots at the end than at the start of our experiment, although air temperature still differed among treatments. Thus, in accordance with our hypothesis, microclimate in our restoration was less severe at the end than at the beginning of the study. However, if these buffering effects were a consequence of the applied restoration techniques and/or of the establishment of both planted and newly recruited trees is an open question. Trees influence microclimate prevailing in the understory, favor soil formation and promote seed rain by attracting seed dispersers, which enhance forest regeneration (Meli and Dirzo, 2013). Decreasing grass and increasing tree biomass could be related to our observed changes in microclimate (Hough-Snee et al., 2013).

Implications for riparian forest restoration

Our results show that clearing is a useful technique to enhance performance of tree seedlings planted in tropical riparian pastures. However, tilling did not provide the same results (but see Yates et al. 2000; Löf et al., 2012). Further, tilling could have a negative effect if it makes seedlings more susceptible to be uprooted by flooding events that are typical in tropical streams. This study highlights the relevance of flooding as a major environmental filter for tree establishment; this issue, however, needs to be confirmed by further research. Seedling survival was also strongly related to water availability (i.e. vertical distance to water level), emphasizing the importance of short dry periods on tree mortality (Román Dañobeytia et al., 2007). Restoration techniques, at least during the early years of establishment of planted trees, should focus on maximizing survival in spite of the potential cost in terms of growth (Meli and Dirzo, 2013). On top of clearing, mulching and irrigation could help avoiding desiccation during the dry period (Ahty et al., 2006) and tree shelters may provide physical protection during heavy flooding events, ameliorate microclimate and accelerate woody debris retention (Andrews et al., 2010). Incorporating a range of agro-ecological and agro-forestry techniques in the early phases of forest restoration should be used to overcome ecological and socioeconomic obstacles to restoring riparian forests in tropical regions (Vieira et al., 2009). The important question of the

extent (width and length) of the degraded riparian vegetation that should be restored to achieve ecologically effective riparian zones remains unanswered (Quinn et al., 2004).

Acknowledgements

This study is part of a project involving the reestablishment of native riparian forest along the small tributaries of Lacantún River in Marqués de Comillas municipality (Chiapas, Mexico). We particularly thank to C. Méndez, R. Cao, R. Aguilar and all Natura staff that were involved in field work. J. Madrigal, K. Holl and P. Villar advised with statistical analyses and greatly improved the content and presentation of a previous version of this manuscript. Funding was mostly provided by Pemex and the WWF-FCS Alliance, and a Rufford Small Grant for Nature Conservation to PM (40.11.09). JMRB thanks Projects CGL2010-18312 (Spanish Ministry of Science and Education) and S2009AMB-1783 REMEDINAL-2 (Madrid Government). MMR thanks CONACyT and PSPA-DGAPA- Universidad Nacional Autónoma de México.

Literature cited

- Andrews, D.M., Barton, C.D., Czapka, S.J., Kolka, R.K., Sweeney, B.W., 2010. Influence of tree shelters on seedling success in an afforested riparian zone. *New Forests* 39, 157-167.
- Aslam, T., Choudhary, M.A., Saggar, S., 1999. Tillage impacts on soil microbial biomass C, N and P, earthworms and agronomy after two year of cropping following permanent pasture in New Zealand. *Soil & Tillage Research* 51, 103-111.
- Athy, E.R., Keiffer, C.H., Stevens, M.H., 2006. Effects of mulch on seedlings and soil on a closed landfill. *Restoration Ecology* 14, 233-241.
- Batey, T., 2009. Soil compaction and soil management – a review. *Soil Use & Management* 25, 335-345.
- Capon, S.J., Chambers, L.E., Mac Nally, R., Naiman, R.J., Davies, P., Marshall, N., Pittock, J., Reid, M., Capon, T., Douglas, M., Catford, J., Baldwin, D.S., Stewardson, M., Roberts, J., Parsons, M., Williams, S.E., 2013. Riparian ecosystems in the 21st century: hotspots for climate change adaptation? *Ecosystems* 16, 359-381.
- Corbin, J.D., Holl, K.D., 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management* 265, 37-46.
- de Souza, A.L.T., Fonseca, D.G., Libório, R.A., Tanaka, M.O., 2013. Influence of riparian vegetation and forest structure on the water quality of rural low-order streams in SE Brazil. *Forest Ecology and Management* 298, 12-18.
- Dirzo, R., 1991. La vegetación, exuberancia milenaria, in *Agrupación Sierra Madre-UNAM* (eds.), Lacandonia, el último refugio, México, pp. 52-74.
- Dreesen, D., Harrington, J., Subirge, T., Stewart, P., Fenchel, G., 2002. Riparian restoration in the Southwest: species selection, propagation, planting methods, and case studies. In: Dumroese, R.K., Riley, L.E., Landis, T.D. (cords.), *National proceedings: forest and conservation nursery associations—1999, 2000, and 2001*. Ft Collins (CO): USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Proceedings RMRS-P-24, pp. 253-272.

- Fattorini, M., Halle, S., 2004. The dynamic environmental filter model: How do filtering effects change in assembly communities after disturbance?, in Temperton, V.M., Hobbs, R.B., Nuttle, T., Halle, S. (eds.), *Assembly rules and restoration ecology—bridging the gap between theory and practice*, Island Press, Washington, D.C., pp. 96-114.
- Flory, S.L., Clay, K., 2010. Non-native grass invasion suppresses forest succession. *Oecologia* 164, 1029-1038.
- García-Orth, X., Martínez-Ramos, M. 2011. Isolated trees and grass removal improve performance of transplanted *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae) seedlings in tropical pastures. *Restoration Ecology* 19, 24-24.
- Hall, R.B.W., Harcombe, P.A., 1998. Flooding alters apparent position of floodplain seedlings on a light gradient. *Ecology* 79, 847-855.
- Hough-Snee, N., Roper, B.B., Wheaton, J.M., Budy, P., Lokteff, R.L., 2013. Riparian vegetation communities change rapidly following passive restoration at a Northern Utah stream. *Ecological Engineering* 58, 371-377.
- Ibarra, G., Oyama, K., 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* 79, 383-394.
- Kay, B.T., 1990. Rates of change of soil structure under different cropping systems. *Advances in Soil Science* 12, 1-41.
- Lahoreau, G., Barot, S., Gignoux, J., Hoffmann, W.A., Setterfield, S.A., Williams, P.R., 2006. Positive effect of seed size on seedling survival in fire-prone savannas of Australia, Brazil and West Africa. *Journal of Tropical Ecology* 22, 791-722.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T., Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. pp. 31-57 in Fenner, M. (ed.), *Seeds - the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd Edition, CAB International, Wallingford.
- Löf, M., Dey, D.C., Navarro, R.M., Jacobs, D.F., 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forest* 43, 825-848.
- Martínez-Ramos, M., 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias, in Gómez-Pompa A., del Amo, S. (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*, Alhambra, México, pp. 191-240.
- McNabb, D.H., Sobze, J.M., Schoonmaker, A., 2012. Tilling compacted soils with RipPlows: a disturbed soil restoration technique. Technical Note, NAIT Boreal Research Institute, Alberta.
- Meli, P., Carrasco-Carballido, V., 2008. Environmental restoration in a tropical rainforest in Mexico. *Ecological Restoration* 26, 294-295.
- Meli, P., Dirzo, R. 2013. Effects of grasses on seedling establishment and the role of transplanted seedlings on the light environment of pastures: implications for tropical forest restoration. *Applied Vegetation Science* 16, 296-304.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M., Rey-Benayas, J.M., Carabias, J., 2014. Combining ecological, social and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science*, doi/10.1111/avsc.12096/abstract.
- Midoko-Iponga, D., Krug, C.B., Milton, S.J., 2005. Competition and herbivory influence growth and survival of shrubs on old fields: implications for restoration of renosterveld shrubland. *Journal of Vegetation Science* 16, 685-692.
- Montgomery, R.A., Reich, P.B., Palik, B.J., 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: views from above and below ground in a forest ecosystem. *Ecology* 91, 3641-3655.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, R.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858
- Naiman, R.J., Décamps, H., McClain, M.E., 2005. *Riparia. Ecology, conservation, and management of streamside communities*, Elsevier Academic Press, London.
- Parsons, M.H., Lamont, B.B., Koch, J.M., Dods, K., 2007. Disentangling competition, herbivory, and seasonal effects on young plants in newly restored communities. *Restoration Ecology* 15, 250-262.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H., Peña-Claros, J.C., Webb, J.O., Wright, I.J., 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology* 89, 1908-1920.
- Potthoff, M., Jackson, L.E., Steenwerth, K.L., Ramirez, I., Stromberg, M.R., Rolston, D.E., 2005. Soil biological and chemical properties in restored perennial

- grassland in California. *Restoration Ecology* 13, 61-73.
- Powelson, D.S., Brookes, P.C., Christensen, B.T., 1987. Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology & Biochemistry* 19, 159-164.
- Quinn, J.M., Boothroyd, I.K., Smith, B., 2004. Riparian buffers mitigate effects of pine plantation logging on New Zealand streams. 2. Invertebrate communities. *Forest Ecology and Management* 191, 129-146.
- Quintana-Ascencio, P., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Domínguez-Vázquez, G., Martínez-Ico, M., 1996. Soil seed bank and regeneration of tropical rain forest milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28, 192-209.
- Ramírez-Martínez, C., 2010. Efectos de la desaparición de la selva sobre ambientes acuáticos, in Chediack, S. (comp.), *Monitoreo de biodiversidad y recursos naturales ¿para qué? Serie Diálogos/Número 3, Colección Corredor Biológico Mesoamericano, Conabio, México DF.*
- Rey Benayas, J.M., Camacho-Cruz, A., 2004. Performance of *Quercus ilex* seedlings planted in abandoned Mediterranean cropland after long-term interruption of their management. *Forest Ecology and Management* 194, 223-233.
- Rey Benayas, J.M., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J.M., Zavala, M.A., 2005. Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest Ecology and Management* 212, 302-314.
- Richardson, J. S., Taylor, E., Schluter, D., Pearson, M., Hatfield, T., 2010. Do riparian zones qualify as critical habitat for endangered freshwater species? *Canadian Journal of Fishes and Aquatic Science* 67, 1197-1204.
- Román Dañobeytia, F.J., Levy Tacher, S., Perales Rivera, H., Ramírez Marcial, N., Douterlounge, D., López Mendoza, S., 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6, 1-8.
- Román Dañobeytia, F.J., Levy Tacher, S., Aronson, J., Ribeiro Rodrigues, R., Castellanos Albores, J., 2012. Testing the performance of fourteen native tropical tree species in two abandoned pastures of the Lacandon rainforest region of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology* 20, 378-386.
- Sabo, J.L., Sponseller, R., Dixon, M., Gade, K., Harms, T., Heffernan, J., Jani, A., Katz, G., Soykan, C., Watts, J., Welter, J., 2005. Riparian zones increase regional species diversity by harboring different, not more species. *Ecology* 86, 56-62.
- Sarr, D.A., 2002. Riparian livestock enclosure research in the western United States: a critique and some recommendations. *Environmental Management* 30, 516-526.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J., Sánchez-Beltrán, S., 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul, Chiapas, Southeast Mexico. In: Simmorangkir, D. (ed), *Proceedings of the International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils, Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia*, pp. 40-58.
- Simmons, M.E., Wu, X.B., Whisenant, S.G., 2012. Responses of pioneer and later-successional plant assemblages to created microtopographic variation and soil treatments in riparian forest restoration. *Restoration Ecology* 20, 369-377.
- StatSoft, Inc., 2004. *STATISTICA (data analysis software system)*, version 8. www.statsoft.com
- Sterck, F., Martínez-Ramos, M., Dyer-Leal, G., Rodríguez-Velázquez, J., Poorter, L., 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree seedlings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* 17, 194-200.
- Sweeney, B.W., Bott, T.L., Jackson, J.K., Kaplan, L.A., Newbold, J.D., Standley, L.J., Hession, W.C., Horwitz, R.J., 2004. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. *Proceedings of the National Academy Science United States of America* 101, 14132-14137.
- Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sanchez-Gomez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmouth, A., Delgado, A., Atkin, O.K., 2008. Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany* 102, 923-933.
- van Breugel, M., van Breugel, P., Jansen, P.A., Martínez Ramos, M., Bongers, F., 2012.

- The relative importance of above-versus belowground competition for tree growth during early succession of a tropical moist forest. *Plant Ecology* 213, 25-34.
- Vieira, D.L.M., Holl, K.D., Peneireiro, F.M., 2009. Agro-successional restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology* 17; 451-459.
- Yates, C.J., Hobbs, R.J., Atkins, I., 2000. Tree species in degraded *Eucalyptus salmonophloia* (salmon gum) remnant woodlands: effects of restoration treatments. *Restoration Ecology* 8, 135-143.
- Zermeño-Hernández, I.E., 2008. Evaluación del disturbio ecológico provocado por diferentes tipos de uso agrícola del suelo en una región tropical húmeda. MSc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.

Supplementary material

Table A.1. Soil properties in restoration plots.

Table A.2. Parameter estimates of seedling survival model.

Table A.1. Mean (standard error) of soil properties under four experimental treatments applied to 10 degraded riparian plots at Marqués de Comillas, southern Mexico. Soil compaction was assessed by the bulk density as the dry soil weight per volume unit of soil collected with a metallic cylinder of 8.3 cm in diameter that penetrated 3.4 cm in the soil. One soil sample was collected at one random point in each of the four sub-plots. Different letters represent significant differences at $P < 0.05$.

	Control	Clearing	Tilling	Tilling & Clearing	Total	F	P
P (ppm)	3855(1369)	3047(515)	3537(648)	3532(602)	3500(413)	0.15	ns
K (ppm)	72(12)	72(13)	67(14)	71(13)	70(7)	0.03	ns
NH ₄ (ppm)	0.44(0.11)	0.38(0.07)	0.24(0.02)	0.39(0.06)	0.36(0.04)	1.29	ns
NO ³ (ppm)	1219(761)	1226(733)	1385(875)	1332(823)	1290(384)	0.01	ns
N (%)	0.17(0.02)	0.14(0.02)	0.16(0.02)	0.16(0.02)	0.16(0.01)	0.33	ns
pH	6.6(0.1)	6.6(0.2)	6.6(0.2)	6.5(0.2)	6.6(0.1)	0.19	ns
MO (%)	4.72(0.75)	4.57(0.60)	4.50(0.66)	4.94(0.58)	4.68(0.31)	0.09	ns
Bulk density (g/cm ³)	0.75(0.06)	0.69(0.06)	0.71(0.04)	0.73(0.06)	0.72(0.03)	0.19	ns
Soil temperature (°C)	35.8(1.6) ^a	45.3(2.0) ^{ab}	46.1(2.0) ^{ab}	30.5(1.1) ^b	39.7(0.9)	2.84	0.0415

Table A.2. Parameter estimates and associated error for the supported model of seedling survival of seven native tree species planted into ten riparian pastures. Random estimate is in the form of variance component of the model.

8 months

Fixed	Estimate	Std. Error
(Intercept)	-0.3471	0.3372
SP-BUSI	0.0649	0.3413
SP-CAEL	-0.1951	0.3434
SP-FICO	0.6675	0.3335
SP-INVE	0.4235	0.3326
SP-PAAQ	0.7844	0.3280
SP-VALU	-0.1802	0.3477
TREAT-Clear	-0.0281	0.2429
TREAT-C&T	-0.5275	0.2542
TREAT-Till	-0.4358	0.2539
Random (Intercept)	0.2557	0.5057

24 months

Fixed	Estimate	Std. Error
(Intercept)	-3.2772	0.6357
SP-BUSI	1.2089	0.695
SP-CAEL	1.4505	0.6743
SP-FICO	2.6391	0.6414
SP-INVE	2.1763	0.6483
SP-PAAQ	3.0947	0.6343
SP-VALU	1.7139	0.6665
TREAT-Clear	0.3514	0.2883
TREAT-C&T	-0.1962	0.3099
TREAT-Till	-0.2945	0.32
Random (Intercept)	0.1122	0.3349

Capítulo 6

Restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños: estatus actual, aspectos críticos y recomendaciones para paisajes tropicales

Este capítulo reproduce en parte texto de los siguientes trabajos:

Meli, P., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., Ruiz, L., Martínez Ramos, M., 2013. Restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En: P. Laterra, A. Lara y R. Manson (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe*, Red ProAgua - CYTED, Valdivia, pp. 39 -58.

Meli, P., Rey-Benayas, J.M., Núñez, J.M., López, D., Carabias, J., Martínez Ramos, M. Riparian corridors to enhance landscape connectivity and ecosystem services supply in a regional-scale restoration context of a tropical rainforest (en preparación).

Meli, P., Rey-Benayas, J.M., Carabias, J., Ruiz, L., Martínez Ramos, M., Núñez, J.M., López, D. Restauración de la biodiversidad y servicios de los ecosistemas ribereños: estatus actual, aspectos críticos y recomendaciones (en preparación).

Restauración de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños: estatus actual, aspectos críticos y recomendaciones para paisajes tropicales

Resumen

Los ecosistemas ribereños albergan una importante biodiversidad y proveen funciones ecológicas esenciales que repercuten en la provisión de servicios ecosistémicos de gran importancia para las sociedades humanas, como son el control de las inundaciones y la depuración del agua. Las perturbaciones de origen antrópico frecuentemente exceden la resiliencia natural de estos ecosistemas y, en consecuencia, desencadenan procesos de degradación y pérdida de estos servicios. Aunque la magnitud de esta degradación no ha sido bien evaluada, la necesidad de acciones de restauración resulta evidente y urgente. La restauración ecológica promueve la recuperación de la biodiversidad y los servicios de los ecosistemas ribereños y otros humedales de agua dulce. La magnitud de esta recuperación depende de varios aspectos de contexto, lo cual no pone en duda la eficacia de la restauración, sino que evidencia la necesidad del correcto análisis entre los vínculos de las acciones de restauración con los cambios en la función de los ecosistemas, y por ende de la provisión de servicios. Los aspectos de contexto identificados en esta Tesis son (1) la selección de especies; (2) estrategias tales como "el uso" de la restauración pasiva y la restauración activa; (3) aspectos a escala local como el manejo de los sitios de restauración; (4) aspectos a escala regional que incluyen una propuesta metodológica para el establecimiento de corredores ribereños y la priorización de áreas estratégicas para la restauración de riberas; (5) aspectos legales, siendo crucial un marco legal adecuado a las características ecológicas particulares de los ecosistemas ribereños, crítico para el sostenimiento a largo plazo de cualquier estrategia de restauración; y (6) aspectos socio-económicos, resaltando la importancia de incluir a los actores locales en las etapas de planificación e implementación de cualquier estrategia de restauración. El abordaje a escala local de estos aspectos permitirá el futuro desarrollo de estrategias a escala regional más eficientes en términos de la relación beneficio ecológico-costo socioeconómico, así como una mayor aceptación por parte de los actores locales interesados en la restauración. Finalmente, se proponen unas recomendaciones relacionadas con la conservación, manejo y restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos en paisajes tropicales, y se plantean futuras líneas de investigación.

Estatus actual de los ecosistemas ribereños y su potencial para la restauración

La magnitud de la degradación que han sufrido los ecosistemas ribereños y otros humedales de agua dulce no ha sido hasta ahora evaluada completamente (Arthington *et al.* 2010). Esto resulta grave considerando que en el año 2002 en Europa y Norteamérica casi el 90% de las áreas ribereñas ya se encontraban cultivadas y se consideraban “funcionalmente extintas”, mientras que en otras partes del mundo estaban desapareciendo a una tasa considerablemente alta (Tockner & Stanford 2002). Esta degradación no sólo determina la pérdida de biodiversidad sino también de las funciones ecológicas y de los servicios que estas funciones ofrecen de manera actual o potencial (Cardinale *et al.* 2012). Además, los ecosistemas ribereños son degradados por la alteración de su dinámica hidrológica, la contaminación y la invasión de especies exóticas (**Capítulo 1**; Naiman *et al.* 2005). Su alta vulnerabilidad a los impactos del cambio climático pondría aún más en riesgo su conservación (Capon *et al.* 2013), por lo que la restauración ecológica debería enfocarse a revertir estos procesos de degradación.

La restauración ecológica restablece la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en los ecosistemas ribereños y otros humedales, sobre todo los servicios de soporte, regulación y provisión (**Capítulo 2**). Los resultados obtenidos en esta Tesis indican que esta recuperación alcanza los niveles observados en los humedales naturales en la mayor parte de los casos, aunque depende de algunos factores de contexto como el agente principal que causa la degradación, las acciones de restauración, el tipo de diseño experimental y el tipo de ecosistema. Esto enfatiza la necesidad de planear las acciones de restauración de manera particular para los distintos tipos de humedales (Zedler 2000).

La recuperación de la biodiversidad depende del tipo de organismo evaluado. Las plantas son las que mejor se recuperan, probablemente debido a que los procesos de restauración pasiva en humedales son acelerados por la dinámica intrínseca de estos ecosistemas (**Capítulo 2**). Esto concuerda con la recuperación de la vegetación en las parcelas experimentales de Marqués de Comillas en las que, aunque las plántulas trasplantadas no sobrevivieron en un porcentaje elevado, la estructura de la comunidad vegetal se modificó considerablemente dos años después del trasplante (**Capítulo 5**). Esta recuperación podría estar promoviendo la llegada de la fauna, dado que la presencia de vertebrados en humedales restaurados a veces supera los niveles observados en los humedales naturales. Sin

embargo, la vegetación exótica no es completamente eliminada, lo cual podría promover la llegada de fauna exótica.

Si consideramos además que la relación entre la recuperación de la biodiversidad y los servicios estuvo positivamente correlacionada, podemos concluir que la restauración ecológica de los ecosistemas ribereños representaría un resultado de doble ganancia aun cuando en algunos casos esta recuperación sea incompleta. Esto indica que la relación negativa frecuentemente observada entre los servicios de provisión y los demás servicios, en especial los de soporte y regulación (Raudsepp-Hearne *et al.* 2010; Bullock *et al.* 2011), no se cumple necesariamente en todos los casos y que la restauración ecológica restablece múltiples servicios de manera simultánea. La relación positiva entre la recuperación de la biodiversidad y los servicios sugiere también que el desafío no es demostrar la eficacia de la restauración, sino los vínculos entre las acciones de restauración y los cambios en los procesos biofísicos y ecológicos que generan estos servicios (Palmer & Filoso 2009). Para ello es necesaria la definición de múltiples indicadores que permitan monitorear la recuperación de la biodiversidad y del suministro de los servicios que ésta soporta.

Aspectos críticos a considerar para la restauración de los ecosistemas ribereños

Los esfuerzos de restauración generalmente se enfocan a los aspectos ecológicos que pueden limitar la restauración y frecuentemente se implementan a escala local. Sin embargo, el éxito de la restauración depende en gran medida del contexto regional en el cual se aplica (Holl *et al.* 2003). Al mismo tiempo, la restauración depende no sólo de aspectos ecológicos y técnicos sino también de la percepción de los distintos actores locales sobre el valor ecológico del ecosistema (van Diggelen *et al.* 2001; Hobbs *et al.* 2004), su biodiversidad y servicios. Por esta razón, para lograr una restauración exitosa es necesario considerar aspectos de diferente naturaleza y que operan a diferentes escalas. A continuación se describen los aspectos más importantes que han sido identificados en el desarrollo de la presente Tesis.

Selección de especies

La identificación del ecosistema de referencia es clave para una correcta selección de especies (Egan & Howell 2001). La compleja composición y estructura de los ecosistemas tropicales es difícil de restablecer cuando el ecosistema ha sufrido cierto grado de manejo (Goebel *et al.* 2005; Brewer & Menzel 2009). En nuestro estudio, los arroyos elegidos como ecosistema de referencia representan sólo parte del rango de variación asociada al ecosistema prístino. Además, en nuestra área de estudio, la vegetación ribereña presenta una gran variación en su gradiente longitudinal y lateral, lo que determina que los procesos fluviales y el régimen hidrológico sean muy específicos para cada sitio (Ramírez Carrillo 2006). En este contexto sería más útil definir “condiciones de referencia” (p. ej. composición, estructura, procesos; Egan & Howell 2001) en lugar de un ecosistema de referencia particular, porque permitiría definir claramente los objetivos de la restauración y los indicadores que serán utilizados para medir su éxito. En nuestro caso, la necesidad principal en las riberas deforestadas es el restablecimiento de la cobertura arbórea (**Capítulos 3-5**), que tendrá funciones múltiples como la retención de sedimentos, la generación de condiciones ambientales más favorables para el establecimiento de nuevas especies y la atracción de dispersores de semillas. Sin embargo, aún resta valorar con mayor detalle el ámbito de variación crítico de estas condiciones para lograr el restablecimiento de las funciones y procesos ecológicos (p. ej. densidad de tallos y raíces, área basal, producción de hojarasca, lluvia de semillas, entre otros).

La riqueza de especies arbóreas de uso potencial para la restauración en Marqués de Comillas es elevada (**Capítulo 3**), por lo que esta restauración no debería limitarse a un número reducido de especies. Sin embargo, trabajar con un alto número de especies requiere un tiempo y esfuerzo que en la mayoría de los casos no son posibles, por lo que la identificación de especies clave es de gran utilidad al inicio de un proyecto, sobre todo si existen expectativas de implementar acciones de restauración a mediana o gran escala. Las 30 especies identificadas en nuestro estudio representaron el 60% de la biomasa (evaluada por el índice del valor de importancia de las especies), de la comunidad de árboles en las riberas. Ello sugiere que una ribera restaurada podrá contener una composición aceptable en comparación a una ribera bien conservada, pero esto no incluye la gran cantidad de especies raras, típicamente presentes en ecosistemas tropicales (Meli *et al.* 2013a), las cuales deberán ser evaluadas y, en su caso, introducidas en etapas posteriores de la restauración.

Iniciar la restauración con especies arbóreas puede ser una estrategia útil dados los múltiples efectos que estas especies tienen en el ensamblaje de la comunidad (**Capítulos 4 y 5**; Meli & Dirzo 2013). No obstante, el establecimiento de especies arbóreas no garantiza la llegada de las especies del sotobosque (Holl & Crone 2004). Por lo tanto, será importante considerar en el futuro la incorporación de especies arbustivas y palmas de este estrato, así como de herbáceas (Viers *et al.* 2012; Weisberg *et al.* 2013), sobre todo de aquellas especies cuya densa matriz de raíces podrían tener efectos positivos en la retención de sedimentos y el control de la erosión del borde del arroyo. En Marqués de Comillas podrían ser de utilidad la caña brava (*Phragmites australis*) y la jimba (*Bambusa longifolia*).

Aunque algunas especies son cosmopolitas, su distribución puede depender de variables ambientales locales que afecten el éxito de su establecimiento en un proyecto de restauración (Renöfält *et al.* 2005). Por esta razón es necesario evaluar la distribución regional de las especies para incluir aquellas que no están presentes o no son abundantes en el ecosistema de referencia, pero sí lo son en el ecosistema degradado (Brewer & Menzel 2009), en especial si se pretende complementar los esfuerzos locales con estrategias a escala de cuenca (Viers *et al.* 2012). Nuestra metodología para iniciar la restauración incluyó la valoración conjunta de un ecosistema de referencia y uno degradado (**Capítulos 3 y 4**), con lo cual estas especies estarían siendo consideradas. Un muestreo a mayor escala y la estimación de curvas de saturación de especies podría ayudar a una mejor definición de la composición regional, sobre todo considerando la variabilidad de geofformas existentes (Siebe *et al.* 1995).

La consideración de los factores sociales y culturales de las localidades es crítica para una restauración exitosa (**Capítulo 4**; van Diggelen *et al.* 2001; Hobbs *et al.* 2004). Si la diversidad de especies es alta y el conocimiento sobre las especies adecuadas para la restauración es limitado, puede ser útil considerar el uso de especies con algún valor social, especialmente cuando estas especies motivan a las poblaciones locales a la restauración (Allen *et al.* 2010). La inclusión de las comunidades locales en la selección de especies para la restauración es de gran relevancia en nuestro caso de estudio si tenemos en cuenta que en México, aunque las zonas ribereñas están sujetas a las leyes federales, las decisiones sobre su uso las toman los campesinos. Esto destaca la necesidad de enmarcar la restauración en un contexto social y económicamente aceptable (Choi 2007). Por ejemplo, las especies que se establecen mediante la regeneración natural tuvieron un valor social menor, con lo cual su aceptación se vería comprometida.

Aspectos estratégicos: restauración pasiva y restauración activa

Considerar escenarios de restauración pasiva y restauración activa es importante para valorar la relación coste-beneficio de cada una de ellas y para determinar los sitios más adecuados en los que enfocar cada una de estas estrategias (**Capítulos 3 y 4**; Watanabe *et al.* 2005). La restauración pasiva es la estrategia más adecuada y económica cuando el proceso de regeneración natural puede ocurrir una vez que los factores de degradación son eliminados (Rey Benayas *et al.* 2008). En este contexto, es importante la correcta identificación del ecosistema de referencia y el estudio de la composición específica en los ecosistemas degradados para evaluar aquellas especies o procesos que podrían restablecerse de forma pasiva. En Marqués de Comillas, como en otras regiones tropicales, la regeneración natural y el desarrollo de selvas secundarias han sido ampliamente estudiados (Martínez Ramos & García Orth 2007). Este conocimiento puede ser aprovechado con fines de restauración, en particular para orientar acciones de restauración pasiva. Sin embargo, la composición de especies de la selva secundaria es diferente a la observada en la selva madura (Martínez Ramos *et al.* 2012), lo que sugiere que algunas especies no logran establecerse, por lo que la composición de estas selvas secundarias no necesariamente favorecería el restablecimiento de algunas funciones ecológicas. El **capítulo 4** de esta Tesis rescata esta importancia al estudiar la composición de especies del ecosistema de referencia y de los sitios en proceso de regeneración natural para identificar propuestas de manejo de 20 especies y optimizar así el uso de recursos.

Una estrategia combinada podría ser la más exitosa: favorecer la restauración pasiva de algunas especies (p. ej. favorecer el crecimiento de las especies que se establecen por restauración pasiva o *species release*, reactivación del banco de semillas, generación de claros, sombreados artificiales) y, al mismo tiempo, introducir activamente aquellas especies que no se establecerán por sí solas (**Capítulos 4 y 5**). Esta estrategia combinada permitiría un estudio de los posibles efectos “facilitadores” de las especies que se regeneran naturalmente en el establecimiento de nuevas especies, ampliando así el conocimiento para el manejo del ecosistema ribereño a largo plazo (Rodrigues *et al.* 2009). Esta estrategia debería estar acompañada de estudios sobre los aspectos clave para la propagación y manejo de las especies, con el fin de valorar correctamente los costes económicos que implica la producción de planta, y por ende la relación coste – beneficio de utilizar determinadas especies (**Capítulo 4**).

Aspectos de manejo a escala local

En Marqués de Comillas, al igual que otras regiones del trópico húmedo, los ecosistemas prístinos son con frecuencia transformados en pastizales ganaderos (Natura 2013). Cuando son abandonados o se excluye el ganado con fines de restauración, la vegetación que se establece tiene una composición empobrecida, con abundancia de arbustos y árboles de bajo porte típicos de la sucesión secundaria (**Capítulo 3**; Aguilar Fernández 2013). La llegada de semillas de especies de la selva madura se restringe a aquellas áreas colindantes a los remanentes de selva (Fuentealba Durand 2009). No obstante, aunque exista lluvia de semillas, el establecimiento efectivo de estas especies puede estar impedido por factores abióticos y bióticos (**Capítulo 5**). La restauración pasiva puede resultar factible para algunas especies, pero en otros casos son necesarias acciones de restauración activa y la manipulación de los factores que afectan a su reclutamiento para mejorar el establecimiento (**Capítulos 3 y 4**).

La compactación del suelo no constituye un filtro ambiental crítico que determine la supervivencia de plántulas en los sitios degradados, mientras que la competencia de los pastos redujo el desempeño de algunas especies (**Capítulo 5**). Si bien en otros trabajos se ha observado que estos dos factores pueden funcionar como filtros ambientales en los trópicos (Yates *et al.* 2000; Román-Dañobeytia *et al.* 2007, 2012; Löf *et al.* 2012), en nuestro estudio parecen de importancia relativa pequeña en comparación al corto pero intenso período de sequía y al desborde de los arroyos durante la temporada de lluvias. Es más, la roturación del suelo podría debilitar el enraizado de las plántulas, haciéndolas más susceptibles de ser arrastradas por la inundación. En este contexto, los esfuerzos de restauración deberían enfocarse en aumentar la supervivencia de las plantas introducidas (Meli & Dirzo 2013).

La remoción de los pastos también mejora el crecimiento en altura de algunas especies, mientras que la roturación del suelo parece contrarrestar estos efectos (**Capítulo 5**). Esto sugiere que la roturación no es una técnica útil en riberas tropicales o bien debería ser combinada con otras tales como la adición de una capa de mantillo o acolchado y el riego puntual para evitar la desecación. La remoción del pasto debería aplicarse sólo durante la época lluviosa y únicamente en caso de que éste superara la altura de los juveniles plantados.

El volumen de las semillas de las diferentes especies no estuvo correlacionado con la supervivencia o el crecimiento de las plantas, pero esto

puede deberse al bajo número de especies evaluadas. El uso de rasgos funcionales (p. ej. área foliar, densidad de la madera) podría facilitar las comparaciones regionales sobre el desempeño de las plántulas en sitios degradados y al mismo tiempo ser útil para valorar los cambios en la estructura de la comunidad de plantas (**Capítulo 5**; Clark *et al.* 2012).

La severidad de las condiciones microclimáticas fueron atenuadas tras dos años de tratamientos en nuestro experimento de establecimiento de especies arbóreas, lo que podría promover el establecimiento de nuevas especies leñosas (**Capítulo 5**; Meli & Dirzo 2013). Sin embargo, es necesario un análisis más profundo de mayor plazo para diferenciar los efectos de los tratamientos experimentales de los producidos por las plántulas *per se*, así como la definición y el seguimiento de indicadores del restablecimiento de las funciones ecológicas y de la fauna. La mejora de las condiciones microclimáticas en nuestro experimento de establecimiento de las plántulas es consistente con los cambios favorables en algunas variables del meta-análisis realizado en esta Tesis (**Capítulo 2**), como por ejemplo la atenuación de la amplitud térmica, la reducción de la insolación y la acumulación de materia orgánica en el suelo.

El tiempo y el coste asociados a distintas técnicas de restauración puede ser un impedimento para su adopción por parte de las poblaciones locales (Wilson *et al.* 2006), por lo que también es necesaria la valoración económica y de la aceptación social de las herramientas de restauración (**Capítulos 3 y 4**). Por ejemplo, nuestros resultados sugieren que las especies tardías en la sucesión no son las mejores desde el punto de vista de los criterios ecológicos evaluados, pero suelen ser las más valoradas por las poblaciones locales (**Capítulo 4**; Meli *et al.* 2014). En consecuencia, estas especies no deberían ser excluidas de los esfuerzos de restauración, siendo recomendable buscar estrategias para mejorar su supervivencia o bien reintroducirlas en etapas posteriores bajo una estrategia de facilitación por especies de etapas tempranas o bajo sombra artificial. En definitiva, es necesario un mayor estudio de estrategias combinadas: roturar el suelo (descompactación), aplicar protecciones para evitar la desecación y mejorar la fertilidad, introducir bancos de semillas, favorecer el crecimiento de las especies leñosas que se establecen de manera natural, utilizar protectores y eliminar pastos sólo en la época de lluvias, entre otras medidas(**Capítulo 5**).

Aspectos a escala regional

La conectividad del paisaje, es decir, el grado en el que un paisaje facilita el movimiento de los organismos, ha sido reconocida como un elemento importante de la gestión del territorio (Taylor *et al.* 1993; Laurence *et al.* 1997). La conectividad puede afectar directamente la oferta de servicios ecosistémicos ya que controla los patrones y las tasas de los flujos bióticos (p. ej. dispersión, movimiento de fauna) como abióticos (p. ej. ciclos biogeoquímicos y de nutrientes), pero también indirectamente por la alteración de los niveles de biodiversidad y del funcionamiento de los ecosistemas (Mitchell *et al.* 2013). Por ejemplo, el movimiento de organismos a través del paisaje influye en servicios de regulación como la polinización, la regulación de plagas y la dispersión de semillas (Kremen *et al.* 2007). Los ecosistemas ribereños pueden funcionar como corredores o vínculos funcionales que mantienen o restablecen cierto nivel de conectividad (**Capítulo 1**; Bentrup *et al.* 2012). Así, la franja de vegetación ribereña conecta parches de hábitat terrestre, ya que facilita el movimiento de la fauna, en especial de aves y mamíferos (Gardali *et al.* 2006; Lees & Peres 2008; Sekercioglu 2009), y por ende también de las semillas que estos animales transportan. Este potencial sería aún mayor si el paisaje está dominado por una matriz antropogénica con permeabilidad reducida (Pardini *et al.* 2005), como es el caso de Marqués de Comillas.

La restauración de riberas debería abordarse tanto a escala local como del paisaje, y de esta forma podría enmarcarse en un contexto de manejo de cuencas. En los ecosistemas templados se han implementado acciones de restauración de riberas a gran escala (Hassett *et al.* 2005; Sklar *et al.* 2005; Kondolf *et al.* 2008), pero en los paisajes tropicales estos esfuerzos son aún escasos. Así, por ejemplo, el meta-análisis del **capítulo 2** se basó en mayor medida en datos procedentes de las zonas templadas que de las zonas tropicales del planeta. La restauración de riberas en Marqués de Comillas debería tener este enfoque de manejo de cuencas para ser replicada a escala regional, pero con criterios que permitan definir aquellas áreas donde la relación coste-beneficio de la restauración sea óptima.

Propuesta metodológica para el establecimiento de corredores ribereños y la priorización de áreas estratégicas para la restauración de riberas

Como ejercicio piloto, que finalmente no fue incluido como un capítulo independiente en esta Tesis, hemos desarrollado una propuesta metodológica para

el establecimiento de corredores ribereños y la priorización de áreas estratégicas para la restauración de riberas. El objetivo principal de esta estrategia es maximizar la relación coste-beneficio ecológico y social en el contexto regional del municipio Marqués de Comillas. Para ello seleccionamos seis comunidades (ejidos) ubicados en las microcuencas de los arroyos Lagarto y Manzanares: Boca de Chajul, Playón de la Gloria, El Pirú, Galacia, Adolfo López Mateos y Flor del Marqués.

Utilizamos la herramienta “diseño de corredores” (*CorridorDesigner*) del programa ArcGis (v9.2), la cual se basa en la construcción de mapas digitalizados de idoneidad de hábitat (**Fig. 6.1a**), siendo esta última variable estimada a partir de la función inversa de la resistencia (Adriansen *et al.* 2003). En nuestro caso, la resistencia fue definida como la probabilidad que tiene una planta de sobrevivir en el sitio degradado (es decir, es la inversa de la probabilidad de supervivencia), y se obtiene partir de la superposición de capas temáticas ponderadas según criterios establecidos de cobertura de selva, pendiente y cercanía al arroyo.

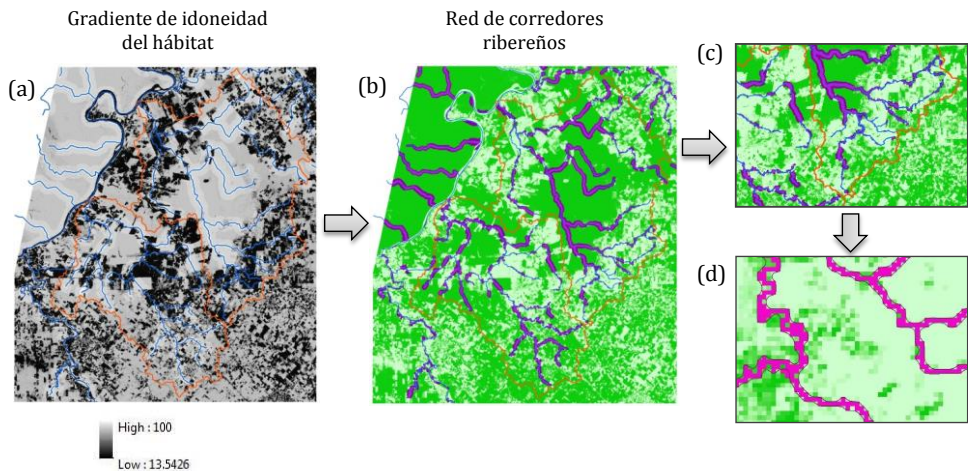


Fig. 6.1. Mapa de idoneidad (a) y de conectividad del paisaje (b) producidos a partir de la red hidrológica con corredores ribereños propuestos que ocupan el 4% (morado claro) y el 10% (morado oscuro) del paisaje total (estimados mediante la herramienta “diseño de corredores” del programa ArcGis. Se muestran, además, el detalle de la sección de un corredor ribereño (c) y del corredor final seleccionado utilizando el 1% de la superficie total del paisaje. Las líneas en color rojo en las figuras (a), (b) y (c) delimitan los límites de las dos microcuencas evaluadas.

La conectividad del paisaje se evaluó a partir de la red hidrológica, restringiendo el análisis a la franja ribereña (**Fig. 6.1b** y **c**). La herramienta calcula la relación coste-distancia entre cada par de píxeles y la resistencia mínima acumulada a lo largo de un corredor. Seleccionamos el corredor que ocupara el

área mínima de la imagen (un pixel), es decir, una franja ribereña de 30 m de ancho y de 15 m a cada lado del arroyo (**Fig. 6.1d**).

A continuación implementamos un análisis multi-criterio que superpone varias capas raster con una escala de medición común (**Fig. 6.2a, b y c**) y pondera cada una de ellas según una importancia preestablecida.

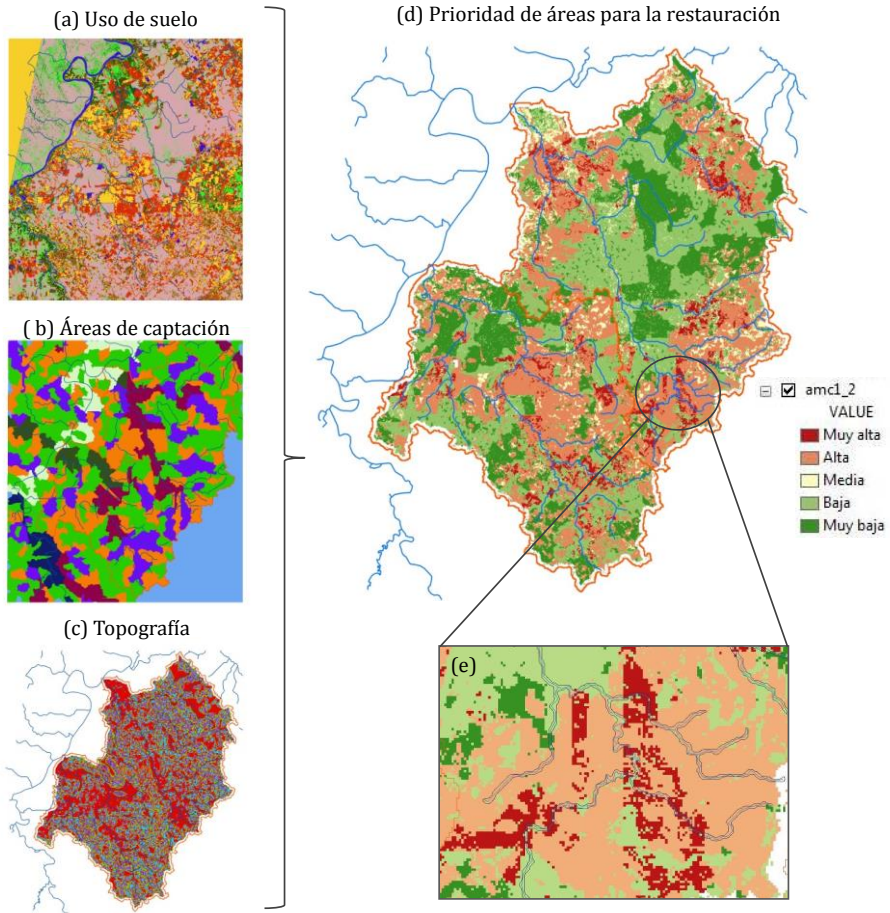


Fig. 6.2. Capas temáticas (a, b, c) incluidas en el análisis multi-criterio se superposición ponderada realizado para la priorización de áreas de restauración de riberas. Las capas (a) y (b) fueron desarrolladas para todo el área de estudio, mientras que la capa (c) sólo se desarrolló para las dos microcuencas delimitadas. Por esa razón, el mapa final obtenido se limita a estas dos microcuencas (d). Se muestra, además, un detalle de la superposición de la priorización con el corredor ribereño seleccionado a partir de la herramienta de “diseño de corredores” del programa ArcGIS (e) (ver **Fig. 6.1**). El texto explica más detalles de las clases de prioridad de restauración.

Utilizando un algoritmo polinomial superpusimos las capas de uso de suelo, orden del área de captación de la precipitación y topografía, obteniendo

como resultado un mapa que muestra un gradiente de potencial de restauración, que fue clasificado en cinco categorías (**Fig. 6.2d**). Este mapa fue superpuesto con la red de corredores ribereños. El mapa final obtenido clasifica esta red de corredores según la eficiencia potencial de restauración (**Fig. 6.2e**). La discusión posterior de este mapa con cada una de las comunidades locales permitirá afinar la implementación de la estrategia regional de restauración.

Entre las ventajas de esta metodología propuesta podemos destacar que: (1) facilita la incorporación de la percepción social al enfoque de conectividad del paisaje y al concepto de servicios ecosistémicos; (2) se utilizan herramientas relativamente sencillas y de uso frecuente para la identificación de corredores; y (3) se puede combinar con otras estrategias (p. ej. pagos por servicios ambientales y unidades de manejo de la flora y fauna silvestres, entre otros). Sin embargo, debe continuarse la investigación a escala local (**Capítulo 5**) para seguir afinando la posible aplicación de estos modelos a escala regional. Al mismo tiempo, aún resta trabajo relacionado con las limitaciones técnicas (p. ej. los costes de producción) y sociales (p. ej. la aceptación social y la incorporación en programas municipales) para ser aplicados a escala regional o de microcuenca, así como una estimación directa de los servicios ecosistémicos que podrían restablecerse a partir de la restauración de riberas a escala regional.

Aspectos legales

La conservación y restauración de los ecosistemas ribereños depende no sólo de diferentes aspectos ecológicos y técnicos (**Capítulos 3-5**), sino también de los aspectos legales que regulan la propiedad y el uso de la tierra (Meli *et al.* 2013b). Desafortunadamente, en América Latina los ecosistemas ribereños no suelen ser considerados en los programas gubernamentales ni en las políticas públicas relacionadas con el manejo de recursos (Attanasio *et al.* 2006). México no es la excepción, y actualmente en su marco jurídico no existe ningún instrumento diseñado específica o explícitamente para la conservación de estos ecosistemas con una perspectiva de ecotono, y que defina una anchura mínima de la franja de conservación requerida para el mantenimiento de su biodiversidad y sus funciones ecológicas (**Capítulo 1**). Sin embargo, en este país existen algunas disposiciones que podrían ser aplicables a su conservación, manejo y restauración (**Tabla 6.1**).

Tabla 6.1. Leyes y normas mexicanas que podrían relacionarse con la conservación y el uso de los ecosistemas ribereños.

Norma	Artículo	Detalles	Implicaciones para los ecosistemas ribereños
Constitución política	Art. 27	Son propiedad de la Nación las aguas, ríos y afluentes, lagos, lagunas y esteros, sean permanentes o temporales.	No explícitamente incluidos, pero podrían considerarse como bienes nacionales y sujetos a manejo como tales.
Ley de Aguas Nacionales (LAN)	Art. 3	Define una franja ribereña de 5-10m de ancho como "zona federal", dependiendo del tamaño del cauce y del nivel de aguas máximas ordinarias calculadas por el organismo de cuenca que corresponda.	No podrían incluirse en ningún certificado de propiedad y debería manejarse dentro de un régimen de propiedad pública federal.
	Art. 118	Permite el otorgamiento de concesiones de explotación y uso de la zona ribereña definida como federal	Pone en riesgo la apropiación del uso de la tierra y el mal uso de los ecosistemas ribereños.
	Art. 9	Los ejidos tienen personalidad jurídica y patrimonio propio, y son propietarios de las tierras que les han sido dotadas o de las que hubieren adquirido.	
Ley Agraria	Art. 10	Los ejidos operan de acuerdo con su reglamento interno inscrito en el Registro Agrario Nacional para (...) la organización económica y social del ejido, (...) las reglas para el aprovechamiento de las tierras de uso común, (...) y las demás que cada ejido considere pertinentes.	Brinda la oportunidad de regular internamente en los ejidos el uso y conservación de las franjas ribereñas.
	Art. 2	Contribuir al desarrollo del país mediante el manejo integral sustentable de las cuencas y los ecosistemas hidrológicos.	
Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable (LGDFS)	Art. 3.	Objetivos: II. Regular la protección, conservación y restauración de los ecosistemas (...) VII. Coadyuvar en la ordenación y rehabilitación de cuencas; VIII. Recuperar bosques para que cumplan con la función de conservar suelos y aguas.	Podrían interpretarse como un ecosistema hidrológico forestal y por lo tanto quedar sujeto a sus disposiciones. En este contexto, se podrían regular su protección, conservación y restauración, así como contribuir a su ordenamiento, y recuperar los suelos y las aguas que dependen directa o indirectamente de ellos.
	Art. 7	Delimita terrenos "forestales", "preferentemente forestales" y "vegetación forestal" para el equilibrio de los procesos naturales...	
	Art. 117	Autoriza el cambio de uso del suelo previa opinión del Consejo Estatal Forestal y con base en estudios que demuestren que no se compromete la biodiversidad, la erosión, el deterioro de la calidad y captación del agua.	
Reglamento de la LGDFS	Art. 119	Los terrenos forestales seguirán considerándose como tales aunque pierdan su cubierta forestal por acciones ilícitas, plagas, enfermedades, incendios, deslaves, huracanes o cualquier otra causa.	No autorizaría la transformación o remoción incluso en sitios en con remoción parcial o total.

Tabla 6.1. Cont.

Norma	Artículo	Detalles	Implicaciones para los ecosistemas ribereños
	Art. 3.	Define: XIX.- Flora silvestre, sujeta a los procesos de selección natural y que se desarrollan libremente. XXXVII.- Vocación natural: Condiciones que presenta un ecosistema para sostener una o varias actividades sin que se produzcan desequilibrios ecológicos.	Son parte de la flora que debería ser preservada y/ aprovechada de manera sostenible.
	Art. 79	Promueve la preservación y aprovechamiento sustentable de la flora y fauna silvestre, a partir de: I.- La preservación de la biodiversidad y del hábitat natural; II.- La continuidad de los procesos evolutivos; III.- La preservación de las especies endémicas, amenazadas, en peligro de extinción o sujetas a protección especial...	Son igualmente válidas para la vegetación ribereña, tanto la correspondiente a la zona federal como a los terrenos colindantes con ésta.
Ley General de Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente (LGEEPA)	Art. 80	Para la preservación y aprovechamiento sustentable de la flora y fauna silvestre a que se refiere el artículo 79, serán considerados: I.- El otorgamiento de concesiones, permisos y autorizaciones para el aprovechamiento; II.- El establecimiento o modificación de vedas.	No deberían otorgarse concesiones, permisos o autorizaciones que modifiquen estos ecosistemas.
	Art. 88	Regula aprovechamiento sustentable del agua y los ecosistemas acuáticos: I.- El Estado y a la sociedad protegen su equilibrio; II.- Promover un aprovechamiento sustentable; III.- Mantener la integridad y el equilibrio a través de la protección de suelos, bosques, caudales y la capacidad de recarga de los acuíferos, y IV.- La preservación y el aprovechamiento es responsable de sus usuarios, así como de quienes afecten dichos recursos.	Aunque no los define explícitamente, al ser un ecotono podrían considerarse como un elemento fundamental del ecosistema acuático, por lo que sus suelos, vegetación y afluentes deben conservarse para asegurar la integridad y el equilibrio del mismo.
	Art. 98	Sobre uso del suelo: I.- Ser compatible con su vocación natural, no alterar el equilibrio de los ecosistemas (...) ni la integridad física y la capacidad productiva; III.- Evitar prácticas que favorezcan la erosión, degradación (...) o efectos ecológicos adversos; IV.- Considerar las medidas necesarias para prevenir o reducir erosión (...) y la pérdida duradera de la vegetación natural; V.- Realizar acciones de regeneración, recuperación y rehabilitación...	Regular el cambio de uso del suelo para que no afecte la integridad de los ecosistemas. Implementar acciones de restauración.
NOM-060-ECOL-1994	No aplica	En terrenos forestales obliga a: (4.4) Conservar y restaurar vegetación ribereña; (4.5) Planes de manejo para su aprovechamiento; (4.6) Planificar el manejo considerando: 4.6.1 La función estabilizadora del suelo y escorrentías. 4.6.2 El hábitat de fauna 4.6.3 La función ecotonal. 4.6.4 Su influencia en el microclima. 4.6.5 La regulación de la morfología del canal. 4.6.6 La función de amortiguamiento en de la temperatura en los cuerpos de agua.	Aunque son expedidas terrenos forestales, pueden promover la conservación. En particular se destaca que el alcance de las disposiciones de la NOM-060-ECOL-1994 rebasa la superficie definida como la zona federal independientemente del régimen de propiedad. La vegetación ribereña no debería ser manejada ni transformada en caso de comprometerse su conservación.
NOM-062-ECOL-1994	No aplica	Para mitigar los efectos adversos ocasionados a la biodiversidad por el cambio de uso del suelo de terrenos forestales a agropecuarios se deberá: (4.1) Respetar la extensión total de la vegetación ribereña.	

El marco de referencia más general se encuentra en el párrafo quinto del artículo 27 de la Constitución, que determina el régimen de propiedad pública de las aguas nacionales. A su vez, la Ley de Aguas Nacionales reglamenta este párrafo y define una franja ribereña como “zona federal”, pero esta franja está definida en términos operativos, y no ecológicos. Además, esta ley determina que la administración de los bienes nacionales queda a cargo de la Comisión Nacional del Agua, pero se superpone con la Ley Agraria, que determina el régimen de propiedad de las comunidades locales. En este último caso se debería aprovechar la disposición del artículo 10, en el que un reglamento interno podría regular el uso del ecosistema ribereño.

En el marco de la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable (LGDFS) y el reglamento que la rige, el ecosistema ribereño podría interpretarse como un ecosistema hidrológico forestal y por lo tanto quedar sujeto a sus disposiciones, incluso en aquellos sitios donde se haya eliminado parcial o totalmente la vegetación. Por otra parte, la Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente (LGEEPA) regula la preservación y restauración de la cobertura vegetal original, y establece diversos instrumentos de política ambiental relevantes para la conservación y restauración de los ecosistemas ribereños. Adicionalmente, existen dos Normas Oficiales Mexicanas (060 y 062) que definen la vegetación ribereña como aquella que *“crece sobre o cerca de los bancos de corrientes o cuerpos de agua en suelos que presentan ciertas características de humedad”*.

Estas normas regulan la mitigación los efectos ocasionados en los suelos, los cuerpos de agua y la biodiversidad ocasionados por el aprovechamiento y el cambio de uso del suelo.

Los instrumentos jurídicos para la conservación y restauración de los ecosistemas ribereños en México no son sólidos, están dispersos y tienen omisiones. Su vaga definición y regulación se presta a ambigüedades. Sin embargo, algunos instrumentos de política pública podrían ayudar a implementar las acciones definidas en este marco jurídico. Entre ellos se pueden destacar:

- Las áreas de protección forestal, definidas en la LGDFS como aquellas que comprenden los espacios forestales colindantes a la zona federal y de influencia de nacimientos, corrientes, cursos y cuerpos de agua. Permiten delimitar polígonos sujetos a esquemas de protección independientemente del régimen de propiedad. Estas áreas declaradas se

consideran de interés público y pueden inscribirse en programas especiales para conservación y restauración.

- Los programas de restauración ecológica, que según la LGDFS son obligatorios para los propietarios que realicen aprovechamientos forestales. A su vez, la LGEEPA plantea que la Secretaría de Medio Ambiente promoverá la participación de los actores implicados en la restauración.
- Las zonas de restauración ecológica, instrumento regulado en la LGEEPA, permiten la intervención del ejecutivo federal como respuesta a procesos acelerados de desertificación o degradación.
- Las vedas forestales, que son reguladas por la LGDFS y la LGEEPA y decretadas por el Ejecutivo Federal.
- La zonación forestal, definida en la LGDFS como un tipo de ordenamiento que posibilitaría que la vegetación ribereña se conserve como porción de una zona forestal.
- El Ordenamiento Ecológico del Territorio, instrumento de planificación planteado en la LGEEPA que podría incluir a la vegetación ribereña como un elemento destinado a la conservación o restauración.
- La evaluación de impacto ambiental, definida en la LGEEPA como obligatoria en actividades de aprovechamiento forestal, cambio de uso de suelo u obras en humedales, ríos o zonas federales, con el fin de establecer las condiciones a las que se deben sujetar los terrenos para prevenir desequilibrios ecológicos.
- Los predios destinados a la conservación, una disposición de la LGEEPA que permite el destino de predios a acciones de preservación de manera voluntaria.

Es necesaria la revisión del marco normativo jurídico relacionado con los ecosistemas ribereños en México, en especial para que especifiquen de manera explícita la obligación de conservar y restaurar la vegetación ribereña en zonas federales, cuyo sustento legal podría ser la LGDF (**Capítulo 1**; Meli *et al.* 2013b). Al mismo tiempo, deben considerarse instrumentos de políticas dirigidas a las áreas ribereñas fuera de estas zonas, que podrían constituir zonas de amortiguamiento en las que introducir especies ecológicamente adecuadas mezcladas con otras útiles que signifiquen un beneficio económico para los dueños de la tierra. En estos

casos tampoco deberían otorgarse autorizaciones de cambio de uso del suelo, sino que deberían decretarse como áreas de protección forestal y compensar a los propietarios con estímulos económicos como el pago por servicios ambientales (Natura 2013) o desgravación fiscal (Bullock *et al.* 2011; Rey Benayas & Bullock 2012). Estos instrumentos podrían lograr buenos resultados si son aplicados correctamente, basados en una clara distribución de competencias y en una coordinación institucional.

A escala local, en Marqués de Comillas, la zona federal no ha sido delimitada y existe un desconocimiento de la regulación legal (Ruiz 2011) con la consecuente deforestación de las riberas (Ramírez Martínez 2010).

Aspectos socio-económicos

Las diferencias entre la percepción de los distintos actores sociales sobre el valor ecológico y la condición “natural” o “ideal” de un ecosistema pueden dificultar la toma de decisiones. Por ello es de vital importancia favorecer el consenso y por ende el éxito de la restauración.

Un estudio preliminar sobre la percepción social de los ecosistemas ribereños por parte de la población local de Marqués de Comillas mostró que los campesinos reconocen la importancia de la vegetación ribereña para el mantenimiento de sus cultivos y para evitar la erosión de sus tierras, y que las poblaciones desconocen o tienen una idea vaga de la legislación referente al tema (Ruiz 2011). En los ejidos existen algunos acuerdos que plantean la necesidad de conservar las riberas. Sin embargo, estos acuerdos son verbales y en la mayor parte de los casos no existen multas u otras penas para aquellas personas que los incumplan. Esta situación evidencia la necesidad de promover acuerdos escritos que exijan la conservación de la vegetación ribereña y su restauración en casos de degradación, y que establezcan responsabilidades en torno a su uso reflejando los intereses locales en cuanto a las necesidades productivas y de uso del territorio. Estos reglamentos deberían desarrollarse en el marco de un contexto participativo, donde los pobladores locales deberían ser el elemento más importante.

Cuando las necesidades ecológicas de restaurar son evidentes pero las poblaciones locales no las perciben, son necesarias acciones de educación y difusión, dado que un mayor conocimiento promueve la adopción de prácticas que mejoran el entorno (Wilson *et al.* 2006). Si bien en Marqués de Comillas se percibe una cierta degradación de los ecosistemas ribereños, la magnitud de los efectos

negativos asociados con la deforestación no ha sido adecuadamente valorada. Por esta razón, es recomendable impulsar más programas de reforestación de riberas y difundir la importancia de conservarlas mediante programas de educación ambiental.

Por otro lado, una valoración económica preliminar estimó que el coste de producción en viveros rústicos de la región ronda los 0.82 pesos mexicanos por planta (Natura 2013). Dado que la restauración de riberas incluye además la preparación del terreno (cercado, tratamiento del suelo y de la vegetación remanente, etc.) y su mantenimiento, una sección de ribera de 100 x 8 metros, con una densidad de 0.25 plantas/m² (es decir, el esquema utilizado en nuestros experimentos) costaría 5300 pesos mexicanos en un periodo de dos años (Natura 2013). Este coste equivale a 4.3 veces un salario mínimo mensual en México (Conasami 2013), siendo un coste demasiado alto para ser sufragado por un solo productor. No obstante, debemos resaltar que la densidad de plantación al uso en México es de 625 plantas/ha y que el mantenimiento de las plantaciones es nulo o de un coste muy inferior, lo que reduciría los costes en un orden de magnitud. Para la restauración de riberas en paisajes tropicales, estas actividades podrían ser incluidas en programas gubernamentales a distintos niveles (federales o estatales), orientados a la conservación y manejo de los recursos forestales o acuáticos. En México, la Comisión Nacional Forestal por ejemplo, podría incluir a las riberas como ecosistemas a restaurar dentro de su programa ProÁrbol.

Reflexiones finales

Si bien investigaciones como las presentadas en esta Tesis proveen información pertinente para mejorar los esfuerzos de restaurar los ecosistemas ribereños, estos esfuerzos no deberían ser más importantes que aquellos para conservar los ecosistemas naturales (Dodds *et al.* 2008; Rey Benayas *et al.* 2009).

La restauración promueve la recuperación de componentes clave en la estructura de estos ecosistemas y favorece el restablecimiento de su función. Sin embargo, considerando que estos ecosistemas son intrínsecamente dinámicos, el monitoreo de las trayectorias y de la integridad ecológicas debería ser considerado al menos de medio plazo (Choi 2004). Al mismo tiempo, sería importante el monitoreo de indicadores múltiples que permitieran dilucidar con mayor precisión los cambios en las tasas a las que ocurren los procesos funcionales en los ecosistemas restaurados (**Capítulo 2**).

La vegetación es un componente clave que podría favorecer la recuperación de la fauna, tanto terrestre como acuática. Sin embargo, la presencia de especies vegetales exóticas aún representa un problema no resuelto. El restablecimiento de la vegetación puede ser una herramienta exitosa para iniciar la restauración de un ecosistema ribereño, pero es necesario evaluar la relación coste-beneficio de las distintas técnicas para tomar decisiones adecuadas.

La restauración de riberas frecuentemente está dirigida por las condiciones locales, en lugar de basarse en una estrategia regional, en parte debido al deseo de restablecer el normal funcionamiento del ecosistema (Viers *et al.* 2012). La presente Tesis aborda la restauración de ecosistemas ribereños desde una perspectiva local, en especial la problemática de la selección de especies adecuadas, la importancia de incluir a las poblaciones locales en este proceso de selección y las técnicas de manejo en el campo para lograr una revegetación exitosa (**Capítulos 3-5**). Estudios de este tipo pueden constituir la base para el desarrollo de estrategias regionales (Landers 1997). Así, las acciones implementadas en el marco de esta Tesis constituyen una experiencia local desarrollada en algunas comunidades de Marqués de Comillas que, eventualmente, podría ser implementada a escala regional para todo el municipio.

La reintroducción de árboles nativos es la herramienta más utilizada para restaurar la vegetación, pero debe ser combinada con otras opciones (siembra directa y conservación de suelos, entre otras; Rodrigues *et al.* 2009). Aún queda el desafío de reducir los costes económicos, planear acciones a escala de paisaje y resolver cuestiones socio-políticas. Estas últimas pueden ser las barreras más difíciles de superar.

La integración de los servicios ecosistémicos en el manejo del paisaje y la toma de decisiones es otro desafío no resuelto (de Groot *et al.* 2010), y para lograrla es necesaria una valoración adecuada de estos servicios que guíe el desarrollo de una política pública efectiva y promueva mecanismos financieros que incluyan estos conceptos (Daily *et al.* 2009). Hasta el momento, parece no existir un ejemplo de una evaluación completa a escala de paisaje de la cantidad, calidad y el valor de la variedad de servicios ecosistémicos bajo distintas alternativas de manejo (ICSU *et al.* 2008), si bien existen ejemplos que consideran una selección de servicios ecosistémicos (Bullock *et al.* 2011). Marqués de Comillas, considerando su estructura organizativa y social, podría constituir una oportunidad de implementar estos enfoques a escala regional. El principal desafío reside en cómo

decidir la ubicación óptima y el manejo de los diferentes tipos de uso del suelo (de Groot *et al.* 2010).

Recomendaciones para la restauración de ecosistemas ribereños en Marqués de Comillas y otros paisajes tropicales

Las recomendaciones para la conservación, manejo y restauración de los ecosistemas ribereños, su biodiversidad y servicios en Marqués de Comillas y otros paisajes tropicales deberían implementarse en el contexto de una política transversal de gestión desde diversos sectores, comprendiendo los aspectos ecológicos, sociales y económicos, y orientada hacia tres líneas estratégicas: conservación, manejo o aprovechamiento sostenible y restauración ecológica (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Recomendaciones relacionadas con la conservación, manejo y restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos en paisajes tropicales.

	Recomendaciones generales	Líneas estratégicas	Recomendaciones específicas
Recomendaciones generales para la gestión	<ul style="list-style-type: none"> • Incorporar la definición de vegetación ribereña en las leyes federales o nacionales (en México en particular en la Ley General de Desarrollo Forestal Sustentable). • Incluir las riberas como ecosistemas específicos en los programas de conservación, manejo y restauración tanto gubernamentales como privados. • Incluir las riberas como ecosistemas específicos en los instrumentos de gestión ambiental o de manejo de recursos (p. ej. ordenamiento territorial, sistemas agro-silvo-pastoriles, corredores biológicos). • Promover el manejo de cuencas y el manejo integrado del recurso hídrico a escala local y regional. • Establecer corredores biológicos ribereños en el marco de programas institucionales. • Promover la cooperación institucional. • Evaluar las percepciones sociales de los distintos actores para buscar consensos. • Monitorear los procesos funcionales en el ecosistema. • Promover la educación ambiental y la participación social. 	Conservación	<ul style="list-style-type: none"> • Deslindar los ecosistemas ribereños como zonas federales o de interés público. • Revisar el ancho mínimo necesario para mantener las funciones del ecosistema ribereño y del acuático asociado en los distintos tipos de ecosistema. • Conservar áreas de captación en microcuencas. • Implementar incentivos para la conservación de riberas en el marco del manejo sustentable de recursos naturales. • Revisar la normativa legal relacionada con el manejo y uso de los ecosistemas ribereños. • Difundir la legislación ambiental. • Identificar ecosistemas de referencia y especies potencialmente útiles.
		Manejo	<ul style="list-style-type: none"> • Revegetar franjas de "amortiguamiento", constituidas por especies útiles en riberas conservadas o bajo uso. • Promover reglamentos de conservación, manejo y restauración de riberas a escalas locales, micro-regionales o de cuencas. • Promover el manejo sustentable y productivo de los ecosistemas acuáticos asociados a las riberas. • Asociar a las riberas las distintas prácticas de conservación de suelos. • Incluir las riberas como un componente específico de los sistemas productivos (en México particularmente los sistemas agro-silvo-pastoriles).
		Restauración	<ul style="list-style-type: none"> • Recuperar suelos y realizar obras de conservación en caso de erosión física grave. • Introducir vegetación herbácea con crecimiento subterráneo en áreas con proceso avanzado de erosión del suelo. • Introducir árboles nativos en áreas abiertas (revegetación) • Enriquecer con especies nativas las riberas con regeneración secundaria. • Controlar el uso de agroquímicos y la descarga de residuos tóxicos a los cuerpos de agua.

Estas recomendaciones pueden adaptarse, en especial en materia de política pública, a dos condiciones particulares y complementarias: medidas dirigidas a una franja de dominio público que debería ser conservada, y medidas relacionadas con una franja de amortiguamiento que podría tener un régimen parcelario, privado o común, dependiendo de la región.

Perspectivas a futuro

Los resultados obtenidos en la presente Tesis permiten plantear las siguientes líneas futuras de investigación:

- Evaluación de los vínculos entre las acciones de restauración y los cambios en los procesos biofísicos y ecológicos que generan los servicios ecosistémicos, así como la definición de indicadores que permitan dar seguimiento de la recuperación de la biodiversidad y del suministro de múltiples servicios de manera simultánea.
- Regeneración natural posterior a la reintroducción de especies nativas del dosel arbóreo.
- Uso potencial de especies herbáceas y del sotobosque para la restauración de la vegetación.
- Seguimiento de la recuperación y presencia de la fauna terrestre después de las acciones de restauración de la vegetación.
- Impactos de la restauración de la vegetación ribereña en los ecosistemas acuáticos, tanto en sus propiedades físicas y químicas como en la comunidad biológica.
- Aprovechamiento del potencial de los ecosistemas ribereños como corredores biológicos en el marco de la perspectiva de la ecología del paisaje.
- Identificación y desarrollo de estrategias innovadoras agro-ecológicas y agro-silvo-pastoriles que favorezcan la conciliación entre la conservación de los ecosistemas ribereños y los usos productivos de la tierra.

Literatura citada

- Adriaensen, F., Chardon, J., deBlust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., Matthysen, E., 2003. The application of 'least-cost' modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233-247.
- Aguilar Fernández, R., 2013. Análisis de los componentes socio-ambientales para la restauración de claros antropogénicos en la selva tropical húmeda, en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Allen, A.E., Santana-Michel, F.J., Ortiz Arrona, C., Zedler, J.B., 2010. Integrating ecological and ethnobotanical priorities into riparian restoration. *Ecological Restoration* 28:377-388.
- Arthington, A.H., Naiman, R.J., McClain, M.E., Nilsson, C., 2010. Preserving the biodiversity and ecological services of rivers: new challenges and research opportunities. *Freshwater Biology* 55:1-16.
- Attanasio, C.M., de Paula Lima, W., Gandolfi, S., Brito Zakia, M.J., Toledo Ventiani Júnior, J.C., 2006. A method for the identification of riparian zone: São João Creek watershed (Mineiros do Tietê District, SP, Brazil) *Scientia Forestalis* 71:131-140.
- Bentrup, G., Dosskey, M., Wells, G., Schoeneberger, M., 2012. Connecting landscape fragments through riparian zones. In Stanturf, J. *et al.* (eds.), *Forest landscape restoration: integrating natural and social sciences*, World Forests 15, Springer, Dordrechtpp, pp. 93-109.
- Brewer, S.J., Menzel, T., 2009. A method for evaluating outcomes of restoration when no reference sites exist. *Restoration Ecology* 17:4-11.
- Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., Rey Benayas, J.M., 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 26:541-549.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59-67.
- Capon, S.J., Chambers, L.E., Mac Nally, R., Naiman, R.J., Davies, P., Marshall, N., Pittock, J., Reid, M., Capon, T., Douglas, M., Catford, J., Baldwin, D.S., Stewardson, M., Roberts, J., Parsons, M., Williams, S.E., 2013. Riparian ecosystems in the 21st Century: hotspots for climate change adaptation? *Ecosystems* 16:359-381.
- Choi, Y.D., 2004. Theories for ecological restoration in changing environment: toward "futuristic" restoration. *Ecological Research* 19:75-81.
- Choi, Y.D., 2007. Restoration ecology to the future: A call for new paradigm. *Restoration Ecology* 15:351-353.
- Clark, D.L., Wilson, M., Roberts, R., Dunwiddie, P.W., Stanley, A., Kaye, T.N., 2012. Plant traits - a tool for restoration? *Applied Vegetation Science* 15:449-458.
- Conasami (Comisión Nacional de Salarios Mínimos), 2013. Nuevos salarios mínimos por área geográfica 2013. Disponible en: www.conasami.gob.mx/nvos_sal_2013.html, accesado el 21 de diciembre de 2013.
- Daily, G.C., Polasky, S., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ricketts, T.H., Salzman, J., Shallenberger, R., 2009. Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:21-28.
- de Groot, R.S., Alkemade, R., Braat, L., Hein, L., Willemen, L., 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7:260-272.
- Dodds, W.K., Wilson, K.C., Rehmeier, R.L., Knight, G.L., Wiggam, S., Falke, J.A., Dalglish, H.J., Bertrand, K.N., 2008. Comparing ecosystem goods and services provided by restored and native lands. *BioScience* 58:837-845.
- Egan, D., Howell, E.A., 2001. *The historical ecology handbook. A restorationist's guide to reference ecosystems*. Society for ecological restoration, Island Press, Washington D.C.
- Fuentealba Durand, B., 2009. Efecto de la remoción de pastos en la regeneración temprana en praderas ganaderas tropicales abandonadas. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM, Morelia.

- Gardali, T., Holmes, A.L., Small, S.L., Nur, N., Geupel, G.R., Golet, G.H. 2006. Abundance patterns of landbirds in restored and remnant riparian forest on the Sacramento River, California, U.S.A. *Restoration Ecology* 14:391-403.
- Goebel, P.C., Wyse, T.C., Corace III, R.G. 2005. Determining reference ecosystem conditions for disturbed landscapes within the context of contemporary resource management issues. *Journal of Forestry* October / November:351-356.
- Hassett, B., Palmer, M., Bernhardt, E., Smith, S., Carr, J., Hart, D., 2005. Restoring watersheds project by project: trends in Chesapeake Bay tributary restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:259-267.
- Hobbs, R.J., Davis, M.A., Slobodkin, L.B., Lackey, R.T., Halvorson, W., Throop, W., 2004. Restoration ecology: The challenge of social values and expectations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:43-48.
- Holl, K.D., Crone, E.E., 2004. Applicability of landscape and island biogeography theory to restoration of riparian understory plants. *Journal of Applied Ecology* 41:922-933.
- Holl, K., Crone, E.E., Schultz, S.B., 2003. Landscape restoration: moving from generalities to methodologies. *Bioscience* 53:492-502.
- ICSU, 2008. Ecosystem change and human wellbeing. Research and monitoring. Report, ICSU, UNESCO and UNU, Paris.
- Kondolf, G.M., Angermeier, P.L., Cummins, K., Dunne, T., Healey, M., Kimmerer, W., *et al.* 2008. Projecting cumulative benefits of multiple river restoration projects: an example from the Sacramento - San Joaquin River system in California. *Environmental Management* 42:933-945.
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn G., Minkley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vazquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10:299-314.
- Landers, D.H., 1997. Riparian restoration: current status and the reach of the future. *Restoration Ecology* 5:113-121.
- Laurence, W.F., Bierregaard Jr., R.O., 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities, University of Chicago Press, USA.
- Lees, A.C., Peres, C.A., 2008. Conservation value of remnant riparian forest corridors of valuing quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation Biology* 22:439-449.
- Löf, M., Dey, D.C., Navarro, R.M., Jacobs, D.F., 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forest* 43:825-848.
- Martínez Ramos, M., García Orth, X., 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80:69-84.
- Martínez Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., *et al.*, 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental* 4:111-129.
- Meli, P., Dirzo, R. 2013. Effects of grasses on sapling establishment and the role of transplanted saplings on the light environment of pastures: implications for tropical forest restoration. *Applied Vegetation Science* 16:296-304.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M. & Rey-Benayas, J. M. 2013a. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. *Restoration Ecology* 21:163-165.
- Meli, P., Rey Benayas, J.M, Carabias, J., Ruiz, L. & Martínez Ramos, M., 2013b. Restauración de los servicios ecosistémicos ribereños. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En Lara, A., Laterra, P., Manson, R., Barrantes, G. (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos en América Latina y el Caribe*. Red ProAgua - CYTED, Valdivia, Chile, pp. 39-58.
- Meli, P., Martínez-Ramos, M., Rey Benayas, J.M., Carabias, J., 2014. Combining ecological, social, and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science*, doi/10.1111/avsc.12096/abstract.
- Mitchell, M.G.E., Bennet, E.M., Gonzalez, A., 2013. Linking landscape connectivity and ecosystem service provision: current knowledge and research gaps. *Landscape Ecology* doi: 10.1007/s10021-013-9647-2
- Naiman, R.J., Décamps, H., McClain, M.E., 2005. Riparia. Ecology, conservation, and

- management of streamside communities. Elsevier Academic Press, London.
- Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. (Natura), 2013. Restauración ambiental en la región de Marqués de Comillas para favorecer la conservación de la selva y aumentar la conectividad del paisaje. Informe anual - PEMEX, México.
- Palmer, M., Filoso, S., 2009. Restoration of ecosystem services for environmental markets. *Science* 325:575-576.
- Pardini, R.S., Marques de Souza, R., Braga-Neto R., Metzger, J.P., 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266.
- Ramírez Carrillo, E., 2006. Evaluación de la diversidad florística de la vegetación ribereña bajo diferentes condiciones de conservación en la Selva Lacandona: hábitat crítico para la guacamaya roja. Tesis de Maestría, UNAM, México.
- Ramírez-Martínez, C., 2010. Efectos de la desaparición de la selva sobre ambientes acuáticos. En Chediack, S. (comp.), *Monitoreo de biodiversidad y recursos naturales ¿para qué?* Serie Diálogos/Número 3, Colección Corredor Biológico Mesoamericano, Conabio, México.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010a. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:5242-5247.
- Renöfält, B.M., Nilsson, C., Jansson, R., 2005. Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography* 32:2025-2037.
- Rey Benayas, J.M., Bullock, J.M., 2012. Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems* 15:883-889.
- Rey Benayas, J.M., Bullock, J.M., Newton, A.C., 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:329-336.
- Rey Benayas, J.M., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* 325:1121-1124.
- 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. *Biological Conservation* 142:1242-1251.
- Román Dañobeytia, F.J., Levy Tacher, S., Perales Rivera, H., Ramírez Marcial, N., Douterlounge, D., López Mendoza, S., 2007. Establecimiento de seis especies arbóreas nativas en un pastizal degradado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Ecología Aplicada* 6:1-8.
- Román Dañobeytia, F.J., Levy Tacher, S., Aronson, J., Ribeiro Rodrigues, R., Castellanos Albores, J., 2012. Testing the performance of fourteen native tropical tree species in two abandoned pastures of the Lacandon rainforest region of Chiapas, Mexico. *Restoration Ecology* 20:378-386.
- Ruiz, L., 2011. Herramientas legales para la conservación y restauración de la vegetación ribereña: un estudio de caso en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sekercioglu, C.H., 2009. Tropical ecology: riparian corridors connect fragmented forest bird populations. *Current Ecology* 19:R201-R211.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, A. y Sánchez-Beltrán, S. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast, México. *International Soil Science Society (ISSS-AISS-IBG) and Institute of Soil Research/University of Agriculture and Resources (eds.), Soil degradation and conservation. Vol. II, International Congress on Soil of tropical forest ecosystems. Samariada/Indonesia, pp. 295-301.*
- Sklar, F.H., Chimney, M.J., Newman, S., McCormick, P., Gawlik, D., Miao, S.L., *et al.* 2005. The ecological-societal underpinnings of everglades restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:161-169.
- Taylor, P., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.
- Tockner, K., Stanford, J.A., 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* 29:308-330.
- van Diggelen, R., Grootjans, A.P., Harris, J.A., 2001. Ecological restoration: State of the art or state of the science? *Restoration Ecology* 9:115-118.

-
- Viers, J.H., Fremier, A.K., Hutchinson, R.A., Quinn, J.F., Thorne, J.H., Vaghti, M.G., 2012. Multiscale patterns of riparian plan diversity and implications for restoration. *Restoration Ecology* 20:160-169.
- Ward, J.V., Malard, F., Tockner, K., 2002. Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landscape Ecology* 17:35-45.
- Watanabe, M., Adams, R.M., Wu, J., Bolte, J.P., Cox, M.M., Johnson, S.L., Liss, W.J., Bogges, W.G., Ebersole, J.L., 2005. Toward efficient riparian restoration: integrating economic, physical, and biological models. *Journal of Environmental Management* 75:93-104.
- Weisberg, P.J., Mortenson, S.G., Dilts, T.E., 2013. Gallery forest or herbaceous wetland? The need for multi-target perspectives in riparian restoration planning. *Restoration Ecology* 21:122-16.
- Wilson, A., Jansen, A., Curtis, A., Robertson, A., 2006. Measuring riparian condition: a comparison of assessments by landholders and scientists. *Ecological Management & Restoration* 7:123-129.
- Yates, C.J., Hobbs, R.J., Atkins, I., 2000. Tree species in degraded *Eucalyptus salmonophloia* (salmon gum) remnant woodlands: effects of restoration treatments. *Restoration Ecology* 8:135-143.
- Zedler, J.B., 2000. Progress in wetland restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 10:402-407.

Capítulo 7

Conclusiones

Conclusiones

A continuación enunciamos las principales conclusiones de la presente Tesis Doctoral. La primera y la décima son las más generales y transversales al resto, por lo se han destacado en cursiva. La última se refiere a las líneas futuras de investigación.

1. *Proporcionamos evidencias a escala global y local de que los ecosistemas ribereños albergan una importante biodiversidad y proveen funciones ecológicas esenciales que repercuten en la provisión de servicios ecosistémicos de gran importancia para las sociedades humanas. Aunque la magnitud de la degradación de estos ecosistemas en la actualidad no ha sido bien evaluada, la necesidad de acciones de restauración resulta evidente y urgente.*
2. La restauración ecológica restablece la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de los ecosistemas ribereños y otros humedales del mundo. La biodiversidad muestra una excelente recuperación, aunque la magnitud de la recuperación depende del tipo de organismo evaluado. Los humedales restaurados suministran, en promedio, un 36% más de servicios de provisión, regulación y soporte que los humedales degradados. De hecho, los humedales restaurados suministran un nivel equiparable de servicios culturales y de provisión al de los humedales de referencia. Sin embargo, el suministro de servicios de soporte y regulación son, respectivamente, 16 y 22% menores que en los humedales de referencia.
3. A escala global, la recuperación de la biodiversidad y de los servicios ecosistémicos están correlacionadas positivamente, lo que indica un resultado de doble ganancia de la restauración. La medida en que la biodiversidad y los servicios se recuperan en los humedales degradados depende del agente principal de degradación, las acciones de restauración implementadas, el diseño experimental y el tipo de ecosistema. Por el contrario, las diferencias en la recuperación de la biodiversidad y los servicios entre humedales restaurados y de referencia depende de las acciones de restauración.
4. El Índice de Selección de Especies propuesto integra criterios independientes relacionados con información ecológica, social y técnica de

las mismas, por lo que resulta adaptable para su uso en proyectos de restauración en diferentes contextos o escenarios.

5. De un total de 97 especies registradas en las riberas de Marqués de Comillas (México), 30 especies arbóreas que representan >60% del Índice de Valor de Importancia en el ecosistema de referencia (riberas conservadas) pueden ser útiles para la revegetación de las riberas degradadas. Es necesaria la reintroducción por medio de restauración activa de 17 de estas 30 especies, mientras que otras 8 pueden establecerse mediante la regeneración natural o restauración pasiva, y las restantes cinco con ambas estrategias dependiendo del grado de degradación.
6. Las especies que se establecen bien mediante regeneración natural tienen una menor aceptación social entre los agricultores locales y casi la mitad de las especies identificadas para la restauración activa presenta limitaciones técnicas para su propagación.
7. La remoción de los pastos mejora el desempeño de algunas especies arbóreas en pastizales ribereños, mientras que la roturación del suelo no tiene impactos positivos. Sin embargo, la supervivencia de plántulas depende fuertemente de otros factores ambientales tales como la sequía y las inundaciones. El manejo de las plántulas de estas especies debería incluir otras técnicas además de las evaluadas, que eviten la desecación y mejoren el enraizamiento. Sin embargo, es necesario valorar la relación beneficio ecológico-coste económico del conjunto de técnicas utilizables en proyectos de revegetación.
8. Debido a sus características ecológicas particulares, resulta crucial la incorporación de los ecosistemas ribereños como componentes específicos del paisaje en los programas e instrumentos de gestión de los recursos naturales, y en los marcos normativos que regulan su conservación, uso y restauración. Las acciones para lograr el mantenimiento y recuperación de estos ecosistemas deberían implementarse en el contexto de una política transversal de gestión orientada hacia tres líneas estratégicas: conservación, aprovechamiento sostenible y restauración.
9. Es importante fomentar el desarrollo de reglamentos o acuerdos escritos en los que las comunidades locales establezcan normativas de uso

sostenible de manera consensuada. En estos reglamentos deben incorporarse las normativas regionales o nacionales adaptadas a las condiciones locales, para promover la regulación del uso de los ecosistemas ribereños.

10. *La restauración promueve la recuperación de componentes clave en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas ribereños. El restablecimiento de la vegetación arbórea mediante restauración pasiva o activa es una herramienta exitosa para iniciar la restauración de estos ecosistemas. Sin embargo, es necesario evaluar también el restablecimiento de otros componentes clave para la recuperación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos y la relación coste-beneficio de las distintas técnicas a implementar, así como promover un contexto social y legal que favorezca su conservación y uso sostenible.*
11. Se proponen las siguientes **líneas futuras de investigación**: (1) Evaluación de los vínculos entre las acciones de restauración y los cambios en las funciones que generan los servicios ecosistémicos, así como de la identificación de indicadores que permitan monitorear la recuperación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de manera simultánea. (2) Evaluación del potencial de los ecosistemas ribereños como corredores biológicos en el marco de la perspectiva de la ecología del paisaje. (3) Identificación y desarrollo de estrategias agro-ecológicas y agro-silvo-pastoriles innovadoras que favorezcan la conciliación entre la conservación de estos ecosistemas y los usos productivos de la tierra.

Apéndice

Currículum vitae

Currículum vitae

Paula Meli

Fecha de nacimiento: 13 de julio de 1973.

Lugar de nacimiento: Buenos Aires, Argentina.

Nacionalidad: Argentina, Mexicana.

Teléfono particular: +5255 1651 0363 / +34 60 538 8152 (móvil)

e-mail: atajacaminos@yahoo.com

ACTIVIDAD ACTUAL. Coordinadora de Proyectos (desde 2006). Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C., Plaza San Jacinto 23-D, Col. San Ángel, Del. Álvaro Obregón, México DF, 01000, México. Tel +5255 5550 9634, paula@naturamexicana.org.mx

ESTUDIOS Y GRADOS ACADÉMICOS

- 2004. Máster en Biología Ambiental, especialidad en Restauración Ecológica. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. *Mención Honorífica.*
- 1998. Licenciada en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

PUBLICACIONES

Revistas con arbitraje

- 2014. **Meli P.**, M. Martínez-Ramos, J.M. Rey-Benayas, J. Carabias. Combining ecological, social, and technical criteria to select species for forest restoration. *Applied Vegetation Science*, DOI: 10.1111/avsc.12096.
- 2013. **Meli P.**, M. Martínez-Ramos y J.M. Rey-Benayas. Selecting species for passive and active riparian restoration in Southern Mexico. *Restoration Ecology* 21:163-165.
- 2013. **Meli P.** y R. Dirzo. Effects of grasses on sapling establishment and the role of transplanted saplings on the light environment of pastures: Implications for tropical forest restoration. *Applied Vegetation Science* 16:296-304.
- 2008. **Meli P.** y V. Carrasco-Carballido. Environmental restoration in a tropical rainforest in Mexico. *Ecological Restoration* 26:294-295.

- 2006. **Meli P.** Restauración en países en desarrollo. *Ciencias* 83:54-55.
- 2006. Rescia, A.J., E.N. Astrada, J. Bono, C.A. Blasco, **P. Meli** y J.M. Adámoli. Environmental analysis in the selection of alternative corridors in a long-distance linear project: A methodological proposal. *Journal of Environmental Management* 80:266-278.
- 2003. **Meli P.** Restauración ecológica en bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28:581-589.

Libros

- 2011. J. Carabias, J. de la Maza, R. Landa, **P. Meli**, A. Mohar, C. Ramírez, Y. Rodríguez y S. Rojas. *Usumacinta. Bases para una política de sustentabilidad ambiental*. IMTA – Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C., México, 252 pp. ISBN 978-607-7563-37-2.
- 2011. **P. Meli** y V. Carrasco-Carballido. *Restauración ecológica de riberas. Manual para la recuperación de la vegetación ribereña de arroyos en la Selva Lacandona*. Corredor Biológico Mesoamericano – México, CONABIO, Serie Diálogos Nro. 5, México DF. ISBN 978-607-7607-434.

Capítulos de libro

- 2013. **P. Meli**, J.M. Rey Benayas, J. Carabias, L. Ruiz y M. Martínez Ramos. Restauración de los ecosistemas ribereños y sus servicios ecosistémicos. Meta-análisis global y un estudio de caso en Chiapas, México. En: P. Laterra, A. Lara, R. Manson, G. Barrantes (eds.), *Servicios ecosistémicos hídricos: estudios de caso en América Latina y el Caribe*, Red ProAgua CYTED, Valdivia, pp. 39 -58.

Artículos de divulgación

- 2011. E. Mendoza, M. Martínez-Ramos y **P. Meli**. Veracruz, un paraíso de la biodiversidad desperdiciado, ¿vendrán tiempos mejores? Suplemento El Jarocho Cuántico, La Jornada Veracruz, 5 de junio, pp.3.

Memorias de congresos

- 2011. **Meli, P.**, J. Carabias y G. Hernández. Integración de escalas en la restauración ambiental de riberas en el sureste de México. En: O. Vargas Ríos y S.P Reyes B. (editores), *La restauración ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., pp. 260-269.

- 2007. **Meli P.** y R. Dirzo. Establecimiento de leñosas en la restauración de un pastizal abandonado en Los Tuxtlas, México. En: *Memorias del II Simposio Internacional sobre Restauración Ecológica*, 16 – 22 abril, Santa Clara, Cuba.

CONTRIBUCIONES A CONGRESOS Y SIMPOSIOS

- 2013. **P. Meli**, J.M. Nuñez, D. López, J.M. Rey-Benayas, J. Carabias, M. Martínez-Ramos. Corredores riparios para valorar la conectividad del paisaje y la provisión de servicios ecosistémicos ribereños en el marco de una estrategia regional de restauración. III Congreso Internacional sobre Servicios Ecosistémicos en el Neotrópico, 7 al 11 de octubre, Medellín, Colombia.
- 2013. J.M. Rey Benayas, **P. Meli** y M. Martínez Ramos. Restauración de la biodiversidad y los servicios de los humedales. XI Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre, 6 al 10 de mayo, Pamplona-Iruña, España.
- 2011. **P. Meli**, J.M. Rey-Benayas, P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. *La importancia de la restauración ecológica en la recuperación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de humedales y sistemas riparios*. II Simposio Internacional sobre Servicios Ecosistémicos en los Neotrópicos, 26 de noviembre – 2 de diciembre, Asunción, Paraguay.
- 2011. **P. Meli**, M. Martínez-Ramos y J.M. Rey-Benayas. *Criterios para la selección de especies arbóreas para la restauración. El caso de las riberas tropicales en México*. IV Congreso Mundial sobre Restauración Ecológica, 21 – 25 de agosto, Mérida, México.
- 2011. **P. Meli**, J.M. Rey-Benayas, P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. *Importancia de la restauración ecológica en la recuperación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos de humedales y sistemas riparios*. IV Congreso Mundial sobre Restauración Ecológica, 21 – 25 de agosto, Mérida, México.
- 2011. **P. Meli**, J.M. Rey-Benayas y M. Martínez-Ramos. *Selección de especies para la restauración: Importancia y regeneración como criterios iniciales*. III Congreso Mexicano de Ecología, 3 – 7 de abril, Boca del Río, México.
- 2011. **P. Meli**, J.M. Rey-Benayas, P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. *Restauración de los servicios ecosistémicos en humedales: primeras tendencias*. III Congreso Mexicano de Ecología, 3 – 7 de abril, Boca del Río, México.
- 2010. Ramírez Martínez C., **P. Meli**, J. Carabias Lillo y J. de la Maza. *Diseño e implementación de una estrategia para recuperar la diversidad ictiofaunística de la cuenca media del río Lacantún*. XII Congreso Nacional de Ictiología, 26-29 de octubre, Nuevo Vallarta, México.

- 2010. **P. Meli**. *La restauración ecológica de riberas en Marqués de Comillas. Simposio de monitoreo ambiental en zonas tropicales*, 22 al 26 de febrero de 2010, Chajul, México.
- 2009, **Meli P.**, J. Carabias J. y G. Hernández. *Integración de escalas en la restauración ambiental de riberas en el sureste de México*, Primer Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias de Restauración Ecológica, 27 – 31 de julio. Bogotá, Colombia.
- 2008. Hernández Cárdenas G., Carabias Lillo J. y **Meli P.** *Estimación del índice y estado de fragmentación de la selva húmeda en siete ejidos ribereños del municipio de Marqués de Comillas*, II Congreso Mexicano de Ecología, 16 – 21 de noviembre, Mérida, México.
- 2008. Hernández Cárdenas G., **Meli P.**, Gálvez Hernández J., Carabias Lillo J. *Evaluación de la deforestación en siete ejidos ribereños del municipio de Marqués de Comillas*, II Congreso Mexicano de Ecología, 16 – 21 de noviembre, Mérida, México.
- 2007. **P. Meli** y R. Dirzo. *Establecimiento de leñosas en la restauración de un pastizal abandonado en Los Tuxtlas, México*. II Simposio Internacional sobre Restauración Ecológica, 16 al 22 de abril, Santa Clara, Cuba.
- 2006. Presencia en el stand del Programa Agua, Medio Ambiente y Sociedad (PAMAS) en el Foro Mundial del Agua, 16 al 22 de marzo de 2006, México DF, México.
- 2001. Florio A.; V. Cirelli; **P. Meli**; C. Blasco; J. Adámoli. *Estudio integral de las áreas naturales protegidas de la Región Chaqueña. Primera parte: relevamiento*, 1° Reunión Binacional de Ecología Chilena – Argentina, abril, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- 2001. **Meli P.**; J. Bono; C. Blasco; A. Florio. *Análisis de la diversidad del estrato herbáceo de un vinalar bajo condiciones de manejo en el centro de Formosa*, 1° Reunión Binacional de Ecología Chilena – Argentina, abril, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- 2001. Blasco C., **P. Meli**; A. Florio; E. Astrada; J. Adámoli. *Efecto de la luz sobre la regeneración de Prosopis ruscifolia en el centro de Formosa*, 1° Reunión Binacional de Ecología Chilena – Argentina, abril, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- 2000. Florio A, Blasco C., **Meli P.**, Astrada E., Cirelli V., Toyos G., J. Adámoli. *Comparación del crecimiento del área basal de dos bosques disetáneos de Prosopis ruscifolia en el centro de Formosa*, III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de Prosopis, 14 al 17 de noviembre, Mendoza, Argentina.

- 2000. **Meli P.**; Blasco C.; Florio A.; Cirelli V.; Astrada E.; J. Adámoli. *Efectos Iniciales del Manejo Forestal y Ganadero sobre la comunidad de herbáceas de un vinalar maduro en el centro de Formosa*, VII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral, 12 al 15 de septiembre, Santa Fe, Argentina.
- 2000. Blasco C.; **P. Meli**; V. Cirelli; A. Florio; E. Astrada; J. Adámoli. *Estudio preliminar de la regeneración de Prosopis ruscifolia en el centro de Formosa*, VII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral, 12 al 15 de septiembre, Santa Fe, Argentina.
- 2000. Blasco C.; A. Florio; V. Cirelli; **P. Meli**; E. Astrada; J. Adámoli. *Experiencias piloto de la recuperación productiva de vinalares en el centro de Formosa*, VII Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral, 12 al 15 de septiembre, Santa Fe, Argentina.
- 2000. Adámoli J.; Astrada E.; Blasco C.; Cirelli V.; Florio A.; **P. Meli**. *El Vinal: de plaga a recurso*, Reunión Trinacional (Argentina - Brasil - Paraguay) sobre Desarrollo Sustentable en el Gran Chaco Americano, mayo, Santiago del Estero, Argentina.
- 2000. Adámoli J.; Astrada E.; Blasco C.; Cirelli V.; Florio A.; **P. Meli**. *Uso sostenible, recuperación de tierras y pequeños productores*. Reunión Trinacional (Argentina - Brasil - Paraguay) sobre Desarrollo Sustentable en el Gran Chaco Americano, mayo, Santiago del Estero, Argentina.
- 1999. Toyos, G.; A. Florio; **P. Meli**; V. Cirelli; C. Blasco; E. Astrada; J. Adámoli. *Efectos del raleo y pastoreo sobre un vinalar maduro del centro de Formosa: Primera Parte*. XIX Reunión Argentina de Ecología, abril, Tucumán, Argentina.

PARTICIPACIÓN EN PROYECTOS DE INVESTIGACIÓN

- 2009 a la fecha. Restauración ecológica de riberas en el trópico húmedo mexicano. Tesis de Doctorado. Universidad de Alcalá, Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco) – UNAM y Natura y Ecosistemas Mexicanos AC.
- 2008 a la fecha. Restauración ambiental en la región de Marqués de Comillas para favorecer la conservación de la selva y aumentar la conectividad del paisaje a través de la recuperación de riberas En el marco del “*Proyecto de conservación, manejo y restauración de los ecosistemas naturales de la cuenca media del río Usumacinta*”, Natura y Ecosistemas Mexicanos AC, Pemex y Alianza WWF – Fundación Carlos Slim.
- 2012 a la fecha. Primera fase de la evaluación socio-ambiental y económica del proyecto: Desarrollo Rural Sustentable en Corredores Biológicos en Chiapas.

Con Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. para la Coordinación de Corredores y Recursos Biológicos de la CONABIO.

- 2012. Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Ecología.
- 2010. Evaluación de áreas prioritarias con mayor biodiversidad y potencial almacenamiento y captura de carbono, mediante la reconversión productiva en Marqués de Comillas, Chiapas, y la disminución de la deforestación a nivel local Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto de Nacional de Ecología.
- 2009. Análisis socio-ambiental del deterioro y la percepción de las poblaciones locales de la vulnerabilidad y el riesgo frente al cambio climático, en Marqués de Comillas, Chiapas Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Ecología.
- 2009. Estudios de factibilidad y capacitación para proyectos que vinculen el ecoturismo y el manejo de la vida silvestre con el manejo de los recursos naturales en la región de Marqués de Comillas. Natura y Ecosistemas Mexicanos AC y Corredor Biológico Mesoamericano México – CONABIO.
- 2008. Bases para el desarrollo de una estrategia de ordenamiento y restauración en Marqués de Comillas. Natura y Ecosistemas Mexicanos AC y Corredor Biológico Mesoamericano México – CONABIO.
- 2008. Análisis de la deforestación en ejidos de Marqués de Comillas y determinación de corredores biológicos que conecten fragmentos de selva de los ejidos con la Reserva de la Biosfera Montes Azules Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Ecología.
- 2007. Estudio para la restauración ambiental de microcuencas en ejidos ribereños del río Lacantún, Chiapas, como una forma de revertir el deterioro ecológico y contribuir al secuestro de carbono Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Ecología.
- 2007. Diseño de corredores biológicos mediante la conservación, manejo y restauración ecológica de los ecosistemas naturales en los ejidos ribereños del río Lacantún, al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. y Corredor Biológico Mesoamericano México – CONABIO.
- 2006. Estrategia Integral de Restauración Ambiental y Prevención de Incendios, en ejidos ribereños del río Lacantún, colindantes con la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas Facultad de Ciencias, UNAM – Instituto Nacional de Ecología.

- 2006 – 2010. Programa de ordenamiento y restauración ecológica de los tributarios del río Lacantún, localizados frente a la porción sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. Con el Centro Interdisciplinario de Biodiversidad y Ambiente A.C. (CeIBA), para el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza A.C.
- 2002 – 2004. Recolonización de potreros abandonados. Un caso de estudio de restauración en la selva de Los Tuxtlas. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología – UNAM.
- 1998 – 2000. Aplicación de nuevos modelos productivos para la recuperación de tierras degradadas de pequeños productores del centro de Formosa. GESER – Fondo para las Américas.
- 1998-2000. Manejo del estrato forrajero por medio del uso del agua en esteros y cañadas y recuperación productiva de tierras invadidas por vinal GESER / INTA – GEF.
- 1998-2000. Modelo de relaciones vegetación / ambiente a lo largo de un gradiente espacial y temporal en un bosque de vinal del centro de Formosa GESER – Universidad de Buenos Aires.

CONSULTORÍAS Y ASESORÍAS TÉCNICAS

- 2011-2012. Estudio para la Restauración de un fragmento de la Selva Lacandona, para la Coordinación de Corredores y Recursos Biológicos, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (Conabio), México.
- 2008. Participación en el *Mexico Competitiveness Proposal* para la Agencia Internacional de los Estados Unidos para el Desarrollo (USAID), México.
- 2007-2008. Capital Natural y Bienestar Social. Segundo Estudio de País. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (Conabio) México.
- 2005-2006. Protección de los Recursos Forestales y la Biodiversidad en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Chiapas para Espacios Naturales y Desarrollo Sustentable A.C., México.
- 2004-2005. Programa Agua, Medio Ambiente y Sociedad (PAMAS) El Colegio de México A.C., UNAM y Fundación Gonzalo Río Arronte A.C., México.
- 2004. Valoración y sistematización de aprendizajes de los proyectos apoyados por el Programa de prevención de Incendios y Restauración (PPIRA) (1998 -

- 2004). Centro Interdisciplinario de Biodiversidad y Ambiente A.C., para el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, México.
- 2000. Propuesta de creación de las Reservas de la Biosfera Riacho Teuquito y Laguna Oca del Río Paraguay Grupo de Estudios Sobre Ecología Regional (GESER), para el Gobierno de la Provincia de Formosa, Argentina.
- 1999. Estudio Integral de la Región Chaqueña. Diagnóstico de las Áreas Naturales Protegidas) GESER / Red Agroforestal Chaco, para la Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable y Banco Mundial, Argentina.

ACTIVIDAD DOCENTE

Talleres y cursos impartidos

- 2012. La restauración ecológica como componente del manejo del territorio. Su problemática y herramientas de aplicación. Consejo Regional Indígena y Popular de Xpujil S.C. (CRIPX), 14 - 16 de diciembre, Xpujil, Quintana Roo, México.
- 2012. Restauración de la biodiversidad y servicios ecosistémicos. Curso de Posgrado en el Programa de Posgrado en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, INTA, 25 - 28 de noviembre, Mar del Plata, Argentina.
- 2011. Restauración de servicios ecosistémicos. Curso Pre-congreso en el II Simposio Internacional sobre Servicios Ecosistémicos en los Neotrópicos, 26 de noviembre - 2 de diciembre, Asunción, Paraguay.
- 2007. Taller de Restauración ambiental en zonas tropicales. Natura y Ecosistemas Mexicanos AC y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (Conanp), 20 - 25 de agosto, Chajul, Chiapas, México.
- 2005. Curso sobre Restauración Ecológica. Espacios Naturales y Desarrollo Sustentable A.C. y Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad (Conabio), 10 - 16 de marzo, Chajul, Chiapas, México.
- 1999-2000. Profesora de Ciencias Naturales 7° año, Escuela de Educación General Básica N°11 y Escuela de Educación General Básica N°21, Buenos Aires, Argentina.

Seminarios

- 2013. Introducción a la restauración ecológica. 17 de enero. Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- 2011. La restauración como un componente de la conservación y el manejo de recursos. 25 de octubre. Posgrado en Ciencias Biológicas - UNAM, en el marco de la Maestría en Restauración Ecológica. Estación Chajul, Chiapas, México.
- 2011. La restauración ecológica de riberas. En el marco del *Curso sobre Conectividad y ordenamiento territorial en las áreas de los corredores biológicos de Chiapas*, del Corredor Biológico Mesoamericano – México. 23 al 27 de mayo. Estación Chajul, Chiapas, México.
- 2011. Restauración ecológica. Herramienta para el manejo de los recursos naturales y el ordenamiento del territorio. 25 de marzo. Posgrado en Ciencias Biológicas - UNAM, en el marco de la Maestría en Restauración Ecológica. Estación Chajul, Chiapas, México.
- 2010. Restauración ecológica. Un componente de la conservación y el manejo de recursos. 25 de noviembre. Posgrado en Ciencias Biológicas - UNAM, Centro de Investigaciones en Ecosistemas – UNAM, Morelia, México.
- 2008. Restauración ecológica. En el marco del *Curso sobre Monitoreo de Biodiversidad y Manejo de Recursos Naturales*, del Corredor Biológico Mesoamericano-México. 21 al 26 de junio. Estación Chajul, Chiapas, México.
- 2003. Restauración Ecológica, en el marco del *Diplomado en Manejo y Conservación de Recursos Naturales*. 30 de junio. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.

FORMACIÓN DE RECURSOS HUMANOS

Jurado de tesis

- 2013. Fournier-Castillo, A.V. Las UMA como instrumento de restauración: dos ejemplos en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias – UNAM, México.
- 2012. Molina-Morales, A. I. Conservación de selva tropical húmeda a través de la actividad ecoturística: un estudio de caso en el ejido Galacia, Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias – UNAM, México.
- 2011. Ruiz-Bustos, L. Herramientas legales para la conservación y restauración de la vegetación riparia: un estudio de caso en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias – UNAM, México.

BECAS OBTENIDAS

- 2010-2011. The Rufford Small Grants Foundation. Grant for Nature Conservation.
- 2003-2004. Red Latinoamericana de Botánica. Beca de Maestría.
- 2001-2003. Fundación Packard. Beca de Maestría.
- 1996-1998. Universidad de Buenos Aires. Beca de Licenciatura.

SOCIEDADES

- Miembro de la Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE).

CURSOS Y TALLERES ASISTIDOS

- 2005. Curso-Taller Panorámico sobre Regeneración de Cuencas para el Desarrollo Sostenible. Alternativas y Procesos de Participación Social A.C., 30 de noviembre al 2 de diciembre, Tehuacán, Puebla, México.
- 2001. Curso intensivo de Campo "Ecología de Ecosistemas Amazónicos". Universidad Nacional Autónoma de Perú – Organización para Estudios Tropicales - ACEER, 7 de mayo al 3 de junio, Amazonia, Perú.
- 2000I. V Curso Regional de Postgrado "Conservación Biológica: Bases Conceptuales" Red Latinoamericana de Botánica – Universidad Nacional Autónoma de México – Universidad Autónoma del Estado de Morelos, 29 de noviembre al 12 de diciembre, Huautla, México.
- 2000. VII Curso Internacional "Diseño y Análisis de Proyectos para el Manejo de la Diversidad Biológica", CCB - Stanford University - URACCAN – IREMADES, 14 al 31 de julio, Bluefields, Nicaragua.
- 2000. Estadística no paramétrica. Universidad de Buenos Aires, del 31 de mayo al 30 de junio, Argentina.
- 1999. Heterogeneidad y Complejidad Espacial y su relación con la escala y la Diversidad Biológica, Universidad de Buenos Aires, 14 al 19 de noviembre, Argentina.
- 1996. Pasantía en el Parque Nacional El Palmar. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales - Administración de Parques Nacionales, marzo de 1996.

