Probando los beneficios de los barbechos de conservación para mejorar la conectividad del hábitat en paisajes agrícolas tropicales*

Testing the Benefits of Conservation Set-asides for Improved Habitat Connectivity in Tropical Agricultura Landscapes

Citación: Scriven, S. A., Carlson, K. M., Hodgson, J. A., *et al.* (2019). Probando los beneficios de los barbechos de conservación para mejorar la conectividad del hábitat en paisajes agrícolas tropicales. (Carlos Arenas, trad.) *Palmas, 40*(3), 60-78.

Palabras clave: agricultura, Borneo, cambio climático, fragmentación, Alto Valor de Conservación, Modelo de Función de Incidencia, colonización del paisaje, aceite de palma sostenible.

Keywords: Agriculture, Borneo, climate change, fragmentation, High Conservation Value, Incidence Function Model, landscape colonization, sustainable palm oil.

* Artículo traducido y editado a partir del original *Testing the Benefits of Conservation Set-asides for Improved Habitat Connectivity in Tropical Agricultura Landscapes* de 2019, disponible en doi:10.1111/1365-2664.13472

Sarah A. Scriven
Departamento de Biología, University of York, York Reino Unido

Kimberly M. Carlson
Departamento de Gestión Ambiental de Recursos Naturales, University of Hawai'i Mānoa, Honolulu, HI, EE. UU.

Jenny A. Hodgson
Instituto de Biología Integral, University of Liverpool, Liverpool, Reino Unido

Colin J. McClean
Departamento de Geografía y Medio Ambiente, University of York, York, Reino Unido

Robert Heilmayr
Programa de Estudios Ambientales y Bren School of Environmental Science & Management, University of California Santa Barbara, California, EE. UU.

Jennifer M. Lucey
Programa de Estudios Ambientales y Bren School of Environmental Science & Management, University of California Santa Barbara, California, EE. UU.

Jane K. Hill
Departamento de Biología, University of York, York Reino Unido

Resumen

1. La conectividad del hábitat es importante para la conservación de la biodiversidad tropical. La expansión de los cultivos de productos básicos, como la palma de aceite, fragmenta las áreas de estos hábitats naturales, haciendo necesarias estrategias para mejorar

su conectividad en paisajes agrícolas. El programa de certificación voluntaria de la Mesa Redonda sobre el Aceite de Palma Sostenible (RSPO, por sus siglas en inglés) exige a los productores que identifiquen y conserven parches de bosque identificados como Áreas de Alto Valor de Conservación (AAVC) antes de certificar las plantaciones de palma de aceite como sostenibles. Se evaluaron los beneficios potenciales de estos barbechos de conservación para la conectividad forestal.

2. Se mapearon las AAVC y cuantificaron la cobertura forestal en 2015. Para evaluar su contribución a la conectividad forestal, se modeló la expansión del rango de poblaciones dependientes del bosque con cinco capacidades de dispersión, incluyendo desde dispersores pobres (por ejemplo, insectos no voladores) a especies más móviles (por ejemplo, aves grandes o murciélagos) en 70 paisajes de cultivo en Borneo.

3. Dado que solo el 21 % de las AAVC estaba cubierto de bosques en 2015, actualmente estos barbechos de conservación proporcionan pocos beneficios de conectividad. En comparación con un escenario en el que las AAVC no contenían bosques (es decir, un escenario sin RSPO), las AAVC actuales mejoraron la conectividad ~3 % en todas las capacidades de dispersión. Sin embargo, si estas se reforestaran por completo, entonces la conectividad general del paisaje podría mejorar ~16 %. La reforestación de AAVC ha tenido los mayores beneficios para dispersores pobres a intermedios (0,5-3 km por generación), creando paisajes que estaban hasta 2,7 veces mejor conectados que los paisajes sin AAVC. Por el contrario, los beneficios de conectividad de las AAVC fueron bajos para las poblaciones altamente móviles bajo los escenarios actuales y de reforestación, ya que, por lo general la expansión del rango de estas poblaciones es exitoso independientemente del tamaño de la cobertura forestal.

4. *Síntesis y aplicación*. La Mesa Redonda sobre el Aceite de Palma Sostenible (RSPO) exige que se aparten Áreas de Alto Valor de Conservación (AAVC) para preservar la biodiversidad, pero actualmente estas proporcionan pocos beneficios de conectividad porque contienen relativamente poco bosque. No obstante, las AAVC reforestadas tienen el potencial de mejorar la conectividad del paisaje para algunas especies forestales (por ejemplo, insectos alados) y se recomienda el manejo activo por parte de las compañías productoras para mejorar la calidad del bosque de las AAVC degradadas (por ejemplo, mediante plantaciones de enriquecimiento). Futuras revisiones a los Principios y Criterios de la RSPO también deberían garantizar que se reconecten las grandes AAVC (es decir, con un área principal >2 km^2) para que sean extensiones continuas de bosque, y así maximizar sus beneficios de conectividad.

Abstract

1. Habitat connectivity is important for tropical biodiversity conservation. Expansion of commodity crops, such as oil palm, fragments natural habitat areas, and strategies are needed to improve habitat connectivity in agricultural landscapes. The Roundtable on Sustainable Palm Oil (RSPO) voluntary certification system requires that growers identify and conserve forest patches identified as High Conservation Value Areas (HCVAs) before oil palm plantations can be certified as sustainable. We assessed the potential benefits of these conservation set-asides for forest connectivity.

2. We mapped HCVAs and quantified their forest cover in 2015. To assess their contribution to forest connectivity, we modelled range expansion of forest-dependent populations with five dispersal abilities spanning those representative of poor dispersers (e.g. flightless insects) to more mobile species (e.g. large birds or bats) across 70 plantation landscapes in Borneo.

3. Because only 21% of HCVA area was forested in 2015, these conservation set-asides currently provide few connectivity benefits. Compared to a scenario where HCVAs contain no forest (i.e. a no-RSPO scenario), current HCVAs improved connectivity by ~3% across all dispersal abilities. However, if HC-

VAs were fully reforested, then overall landscape connectivity could improve by ~16%. Reforestation of HCVAs had the greatest benefit for poor to intermediate dispersers (0.5–3 km per generation), generating landscapes that were up to 2.7 times better connected than landscapes without HCVAs. By contrast, connectivity benefits of HCVAs were low for highly mobile populations under current and reforestation scenarios, because range expansion of these populations was generally successful regardless of the amount of forest cover.

4. Synthesis and applications. The Roundtable on Sustainable Palm Oil (RSPO) requires that High Conservation Value Areas (HCVAs) be set aside to conserve biodiversity, but HCVAs currently provide few connectivity benefits because they contain relatively little forest. However, reforested HCVAs have the potential to improve landscape connectivity for some forest species (e.g. winged insects), and we recommend active management by plantation companies to improve forest quality of degraded HCVAs (e.g. by enrichment planting). Future revisions to the RSPO's Principles and Criteria should also ensure that large (i.e. with a core area >2 km2) HCVAs are reconnected to continuous tracts of forest to maximize their connectivity benefits.

Introducción

La expansión agrícola ha reducido el tamaño de los hábitats naturales en todo el mundo; actualmente, más del 12 % de la superficie terrestre libre de hielo está siendo utilizada para la producción de cultivos (Ramankutty, Evan, Monfred & Foley, 2008). Como se espera que la demanda por tierras de cultivo aumente (Laurance, Sayer & Cassman, 2014), las decisiones sobre cómo conservar la biodiversidad al interior de los paisajes agrícolas son de importancia crítica. La conservación en paisajes fragmentados requiere que las redes de hábitats conecten las áreas restantes de hábitat natural para facilitar los cambios de rango bajo el cambio climático (Saura, Bodin & Fortin, 2014) y mantener las dinámicas de las metapoblaciones (Hanski, 1994). En consecuencia, existe una necesidad urgente por determinar cómo las redes de hábitats existentes facilitan el movimiento de especies en paisajes irregulares (Hodgson *et al.,* 2011).

La pérdida de conectividad del hábitat es causa de gran preocupación en la zona intertropical, donde la rápida expansión de la agricultura de productos básicos ha resultado en la disminución generalizada y la fragmentación de los bosques (Hosonuma *et al.,* 2012). En muchas áreas, lo que antes eran áreas extensas y contiguas de vegetación, ahora sobreviven como restos aislados y dispersos entre varias matrices agrícolas (Hill *et al.*, 2011) y esta conservación del bosque para agricultura viene acompañada por pérdidas de biodiversidad (Laurance *et al.*, 2014). Las tierras agrícolas también impiden la dispersión de las especies que dependen de los bosques (Scriven, Beale, Benedick & Hill, 2017) y, en consecuencia, su capacidad para rastrear el cambio climático. Es probable que las variaciones en el uso del suelo y en la cobertura terrestre interactúen con el cambio climático para exacerbar los efectos de la fragmentación en los ecosistemas tropicales, reduciendo la disponibilidad de hábitats adecuados (p. ej. Nowakowski *et al.,* 2017; Senior, Hill, Gonzáles del Pliego, Goode & Edwards, 2017). Cuando las distribuciones actuales de especies no se sobreponen con las ubicaciones de futuros hábitats adecuados bajo el cambio climático (p. ej. Colwell, Brehm, Cardelús, Gilman & Longino, 2008), es probable que las poblaciones disminuyan en paisajes con una conectividad pobre (Newmark, Jenkins, Pimm, Mcneally & Halley, 2017). Por lo tanto, se requieren medidas efectivas de conservación que permitan la conectividad forestal para apoyar la persistencia de especies.

En el sudeste asiático, las industrias de la palma de aceite, la de pulpa y el papel, la del caucho y la maderera han impulsado la tala de selva tropical baja (Carlson *et al.*, 2018; Gaveau *et al.,* 2016). Como resultado, sobreviven pocos bosques bajos por fuera de las áreas públicas protegidas (Curran *et al.*, 2004). Dado el

crecimiento esperado en la demanda por aceite de palma (Carrasco, Larrosa & Edwards, 2014) y los intereses del gobierno en la industria de la palma de aceite como un vehículo para el crecimiento económico (Sayer, Ghazoul, Nelson & Boedhihartono, 2012), así como los efectos negativos sustanciales que la agricultura de la palma de aceite tiene sobre la biodiversidad (Meijaard *et al.,* 2018), se requieren de tácticas para reducir las pérdidas de biodiversidad en los paisajes palmeros (Lucey *et al.,* 2017). Los barbechos de conservación son una estrategia utilizada para cumplir con estas metas (Green, Cornell, Scharlemann & Balmford, 2005). Para incentivar estos barbechos, las normas voluntarias de certificación, como la Mesa Redonda sobre el Aceite de Palma Sostenible (RSPO), exigen a sus miembros que identifiquen y conserven áreas dentro de las plantaciones que contribuyan a Altos Valores de Conservación (AVC) (Senior, Brown, Villalpando & Hill, 2015). Los AVC son valores biológicos, sociales o culturales de importancia crítica que se dividen en seis tipos generales. Los tipos 1-4 son valores ambientales importantes (p. ej., para la diversidad de las especies y los servicios del ecosistema), mientras que los tipos 5-6 son importantes para la supervivencia de las comunidades locales (p. ej., sobre las necesidades y los valores de las comunidades) (véase Senior *et al.*, 2015, para una descripción completa de los tipos de AVC). En la zona intertropical húmeda, los AVC de tipo 1-4 son áreas con mayor probabilidad de bosques y un criterio de los AVC es que, si las áreas boscosas son importantes para la conectividad forestal y/o para la conservación de corredores boscosos, estás áreas deben ser identificadas y protegidas.

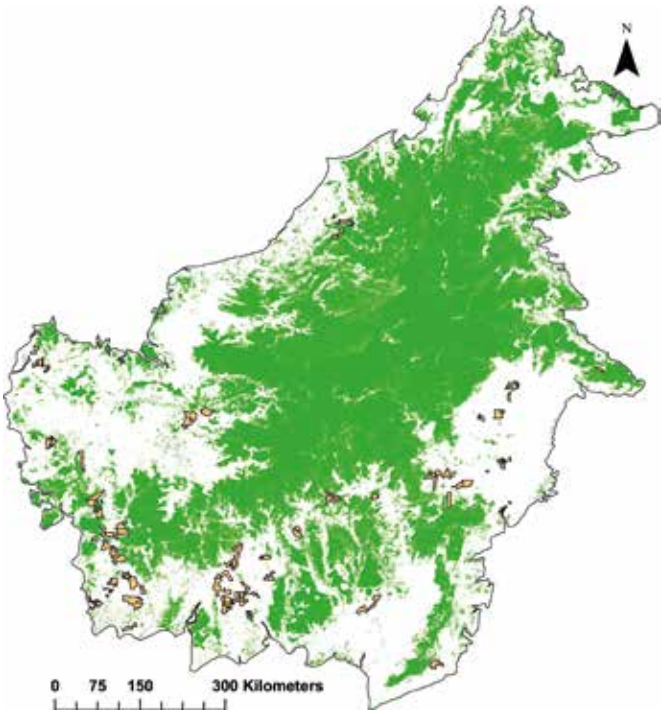
Investigaciones anteriores han examinado el potencial de parches boscosos con AVC para apoyar la biodiversidad (Lucey *et al.,* 2017), pero el aporte a la conectividad del paisaje de estos, en la actualidad, no ha sido estudiado. Con este documento, satisface esta necesidad de investigación mediante una evaluación del potencial que tienen los bosques en Áreas con Altos Valores de Conservación (AAVC) para proporcionar beneficios de conectividad forestal. Los principales objetivos son: a) determinar el área y distribución de AAVC en plantaciones de miembros de la RSPO en Borneo; b) cuantificar la cantidad de cobertura forestal, a 2015, dentro de estas AAVC, y c) examinar los beneficios de la conectividad de las AAVC para las población con diferentes capacidades de dispersión. Se evaluó la conectividad del paisaje utilizando el Modelo de Función de Incidencia (MFI) (Hanski, 1994; Hodgson *et al.*, 2011; Scriven, Hodgson, McCLean & Hill, 2015) para modelar la expansión del rango de poblaciones dependientes del bosque en paisajes de plantaciones de palma de aceite. Por lo tanto, en este estudio se definió conectividad como la colonización de paisajes (es decir, el proceso ecológico de la expansión del rango), de manera que los que son colonizados con éxito son considerados como conectados (p. ej. Scriven *et al.*, 2015). Luego, se cuantificaron los beneficios de la conectividad de AAVC, comparando las tasas del rango de expansión cuando se simula la presencia o ausencia de estas. Se probaron dos hipótesis: a) Las AAVC que contienen mayores áreas de bosque ubicadas en paisajes en donde estos proporcionan peldaños de parches, generan mayores beneficios para la conectividad, y b) los beneficios de las AAVC para la conectividad dependen de la capacidad de dispersión de la población y de la cobertura forestal en el paisaje más amplio.

Materiales y métodos

Áreas con Altos Valores de Conservación y datos de tierra-cobertura forestal

Desde el 1 de enero de 2010 la RSPO requirió que todos sus miembros implementaran un Nuevo Procedimiento de Siembra (NPS) (RSPO, 2015), que incluía evaluaciones que debían ser realizadas antes de nuevos desarrollos palmeros para evitar que las nuevas plantaciones afectaran negativamente las áreas de bosque primario, AVC y suelos frágiles/marginales. Después de la evaluación del NPS, los auditores debían enviar un informe que indicaba dónde se podían hacer nuevas siembras para su aprobación por parte de la RSPO. Se obtuvo la ubicación de las AAVC al digitalizar sus mapas y las fronteras de siembra de los informes de los NPS mencionados para 70 plantaciones de miembros de la RSPO en Borneo, incluyendo una en Sarawak, Malasia y en 69 plantaciones en Kalimantan, Indonesia (Figura 1) (véase también el Apéndice S1 para más información sobre la digitalización). Cerca del 50 % de los 200 NPS publicados a agosto de 2018 ocurrieron en Borneo (K. M., Carlson, datos no publicados, agosto de 2018). La información de co-

Figura 1. Mapa de Borneo que muestra la ubicación de 70 nuevas plantaciones para evaluación de Nuevos Procedimientos de Siembra (NPS) (sombreado de color amarillo), que pertenecen a 28 miembros de la Mesa Redonda de Aceite de Palma Sostenible (RSPO). La distribución de la cobertura forestal (sombreado verde; resolución de celda de 30 m) representa bosque intacto, talado y de rebrote a 2015, según Gaveau *et al*. (2016)

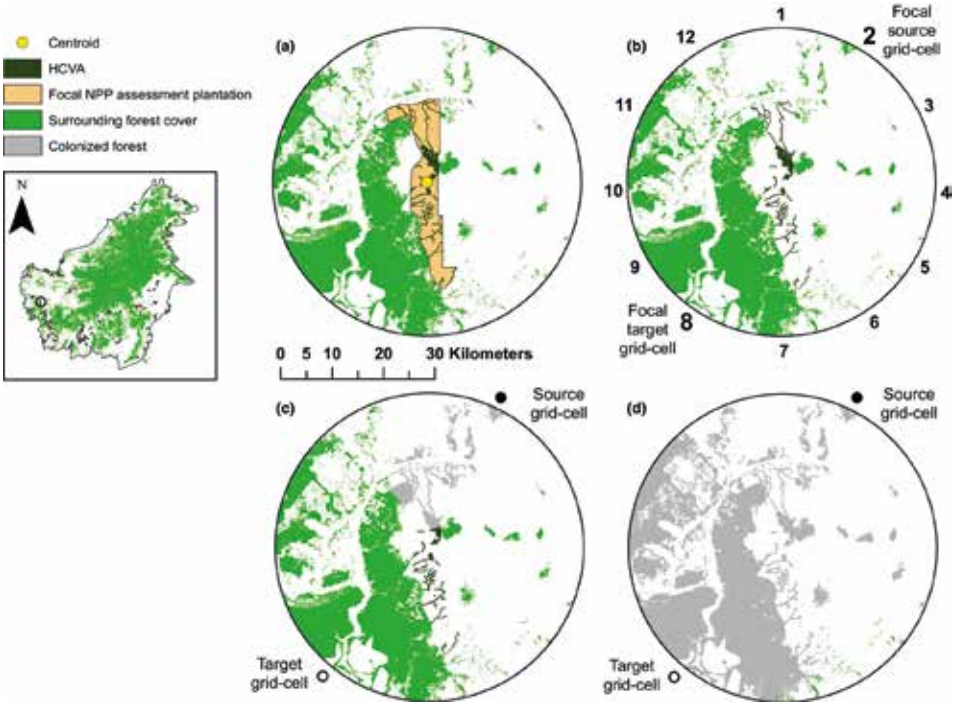


bertura terrestre (resolución de 30 m) para 2015 fue descargada del Atlas de Deforestación y Plantaciones Industriales en Borneo (https: //www.cifor.org/map/atlas, véase Gaveau *et al.,* 2016). Se combinaron los tipos de cobertura terrestre de bosque intacto, talado y de rebrote en un único tipo, que se llamó 'bosque' y se consideraron todas las otras categorías de cobertura terrestre como 'no bosque'. Se agregaron estos datos a una resolución de 90 m, asignando a cada celda más grande un valor que representaba el número total de las 9 celdas de 30 m que contenían bosque, de manera que los valores de la celda iban de cero (0 % bosque) a nueve (100 % bosque). Se eligió una resolución de 90 m para garantizar simulaciones computacionalmente viables, garantizando también la sensibilidad del modelo a áreas pequeñas de AAVC.

Por lo general, las plantaciones de palma de aceite abarcan varias fincas. En el conjunto de datos, las fincas con una única evaluación de NPS (en adelante llamadas una 'plantación') abarcaban distancias de hasta ~27 km (Figura S2 en el Apéndice S1). Se evaluó el área, el área principal, la cobertura forestal a 2015 y la ubicación de las AAVC en estas 70 plantaciones utilizando ArcGIS versión 10.4.1. El área principal de los parches de AAVC (áreas espacialmente discretas designadas como AVC) se calculó removiendo una zona de amortiguación de 100 m desde el borde de cada parche (Lucey *et al.,* 2017) (véase también el Apéndice S1 para más información sobre la estadística geoespacial). Además de las AAVC, muchas fincas contenían cobertura forestal que no eran AAVC, dentro de los límites de sus plantaciones. Este bosque podría representar áreas planeadas para desarrollo, dado que los productores de palma de aceite que pasan por un proceso de NPS tienen tierras planeadas para plantaciones de palma de aceite, pero no han comenzado con su despeje. Adicionalmente, en Indonesia, la ley exige a las compañías de plantación que conviertan todas las tierras cultivables de concesión, incluyendo áreas boscosas, para uso agrícola (República de Indonesia, 2014). Por lo tanto, se eliminó del análisis de conectividad todo el bosque que no era AAVC que no se encontró dentro de los límites de las plantaciones (823 km^2 en todas las plantaciones). Esto es igual a ~8 % (823/9.884 km^2) del área total de plantaciones en las 70 estudiadas. Para delimitar los paisajes de la plantación y realizar los análisis de conectividad, e incluir todas las fincas separadas para cualquier plantación en evaluación de NPS determinada, se consideró la cobertura terrestre en un radio de 30 km (la plantación, el 'paisaje') desde el punto central (centroide) de cada una de ellas (Figura 2a; Figura S2 en el Apéndice S1). Con este tamaño

Figura 2 a. Cobertura forestal circundante, Áreas de Alto Valor de Conservación (AAVC) y área de la finca dentro de un radio de 30 km de un ejemplo de plantación en evaluación de Nuevo Procedimiento de Plantación en Kalimantan (porción indonesia de la isla de Borneo).

El punto central (centroide) de la plantación se marca con un punto amarillo. b. Un ejemplo de 'paisaje' de plantación utilizado para examinar los beneficios de las AAVC para la conectividad; los números representan 12 posiciones de inicio diferentes desde las cuales se sembraron poblaciones 'origen' (es decir, celdas boscosas de 90 m que estaban ocupadas al comienzo de cada simulación). Cada población origen debía colonizar una celda boscosa 'objetivo' ubicada en el costado opuesto del paisaje. En consecuencia, la población origen '2' debía colonizar objetivo en la ubicación '8' en menos de 100 generaciones para considerar que la simulación del modelo era exitosa. Así, cada número representa una única simulación del Modelo de Función de Incidencia (MFI) y se corrió un modelo diferente para cada plantación. c. Ejemplo de resultado de simulación en la que las poblaciones con una dispersión de 0,5 km no colonizaron la ubicación objetivo en 100 generaciones (es decir, una colonización 'fallida'). Las celdas colonizadas después de 100 generaciones se muestran en gris. d. Ejemplo de resultado de simulación en la que las poblaciones con una dispersión de 3 km por generación colonizaron la celda objetivo con éxito a lo largo de 100 generaciones (es decir, una colonización 'exitosa'). El mapa del recuadro muestra la ubicación de las propiedades en Kalimantan, Borneo. En este ejemplo, la plantación incluía solo una finca espacialmente discreta y ninguna de las otras plantaciones de este estudio se encontraba dentro de 30 km del centroide de la plantación focal.



de paisaje de estudio, se logró evaluar la importancia que tenían las AAVC para la conectividad en el contexto de un paisaje amplio, incluyendo el hábitat que se encontraba más allá de los límites de la plantación, en distancias que eran relevantes a los tipos de especies que se modelaron.

Modelando el aporte de las Áreas de Alto Valor de Conservación a la conectividad forestal utilizando el Modelo de Función de Incidencia

Se examinaron los beneficios potenciales de conectividad de las AAVC utilizando un modelo de metapoblación basado en parches (MFI; Hanski, 1994). La medición de la conectividad se basó en expansiones de rango exitosas de poblaciones en los 70 paisajes de plantaciones, corriendo modelos de conectividad separados para cada plantación. Se evaluó si las poblaciones dependientes del bosque con varias capacidades de dispersión podían colonizar con éxito redes boscosas dentro de estos paisajes de plantación a lo largo de varias generaciones (véase Hodgson *et al.*, 2011; Scriven *et al.*, 2015). El MFI examinó la conectividad del hábitat con base en las dinámicas de colonización y extinción, que se calcularon considerando el tamaño de los parches boscosos, la distancia que hay a todos los parches boscosos circundantes y

parámetros específicos de las especies, como dispersión y fecundidad (Hanski, 1994) (véase Apéndice S1 para más información sobre el MFI).

Se simuló la expansión del rango para cada uno de los 70 paisajes de plantación desde las celdas de origen a las celdas objetivo, ubicadas en costados opuestos del paisaje (Figura 2b; 12 réplicas por paisaje). Todas las celdas de origen fueron sembradas con cobertura forestal total, independientemente de la fracción de bosque derivada de los datos de cobertura terrestre, para evitar que las poblaciones de origen se extinguieran de inmediato. Cada simulación se terminó una vez que una celda objetivo individual fuera colonizada (una 'colonización exitosa'; véase la Figura 2d), o después de 100 generaciones si ningún individuo logró llegar a la celda objetivo (una 'colonización fallida'; véase la Figura 2c). Los individuos podían moverse a lo largo del paisaje de la plantación en cualquier dirección, pero se limitaron a reproducirse únicamente en el bosque. Se excluyeron celdas origen y objetivo sobre el agua para seis plantaciones cerca de la costa.

Probando los beneficios de las Áreas de Alto Valor de Conservación para la conectividad según la cantidad de bosque que contienen

Con el fin de examinar los beneficios de las AAVC para la conectividad de los bosques, se corrió el MFI bajo tres escenarios diferentes, asumiendo AAVC (a) ausentes y sin cobertura forestal ('sin bosque'); (b) presentes, con cobertura forestal actual (2015) ('bosque actual'); o (c) presentes, con cobertura forestal total (100 %, 'bosque completo'). El escenario sin bosque presenta una contrafactual que asume que, sin membresía a la RSPO, las compañías no conservarían las AAVC, sino que las sembrarían con palma de aceite. El escenario de cobertura forestal actual representa el mejor estimado del aporte actual de las AAVC para la conectividad. El escenario con bosque completo asume que todas estas han sido reforestadas y representan la mayor contribución potencial de designación de AAVC para la conectividad. Dado que no todas contienen bosque o protegen la biodiversidad (p. ej., pueden incluirse los cementerios debido a su valor cultural), es probable que el escenario de cobertura forestal completa sobreestime los beneficios de la RSPO para la conectividad (véase el Apéndice S1 para más información).

Modelando los impactos de la capacidad de dispersión sobre la conectividad de Áreas de Alto Valor de Conservación

Se examinaron cómo las diferentes suposiciones de las capacidades de dispersión de la población afectaron las mediciones de conectividad forestal, variando α (alfa), la pendiente de un núcleo de dispersión exponencial negativo en el MFI. Este valor alfa se infirió asumiendo que el 5 % de individuos dentro de la población podrían llegar más allá que el máximo definido (véase Hodgson *et al.,* 2011). Se estudiaron 5 valores de dispersión que correspondían a distancias máximas de dispersión de 0,5, 1, 3, 5 y 10 km por generación (véase Apéndice S1). Por lo tanto, el modelo de este estudio examinó varios tipos de poblaciones, desde especies relativamente sedentarias (p. ej., insectos no voladores), a vertebrados relativamente móviles (p. ej., aves o murciélagos). Se presentaron los resultados únicamente para densidades poblacionales de 20 individuos por ha de bosque (representando insectos alados; véase, p. ej. Benedick *et al.,* 2006) porque los resultados del MFI fueron generados de manera similar cuando se corrieron modelos con valores alternativos de densidad poblacional (Apéndice S1; véase también Scriven *et al.,* 2015).

Análisis y resultados del modelo

Se corrieron modelos de conectividad simulando la expansión del rango en 70 plantaciones, desde 12 ubicaciones de inicio por plantación (Figura 2b), para 3 escenarios de AAVC y 5 capacidades de dispersión (es decir, 15 combinaciones de tratamiento en un diseño completamente factorial). Se utilizó un Modelo Aditivo Generalizado (GAM, por sus siglas en inglés: regresión logística binomial; paquete R *mcv*; Wood, 2011; Apéndice S1) para examinar la conectividad forestal según la probabilidad de colonizaciones exitosas en 70 paisajes de plantación. En este modelo, la variable dependiente fue una matriz de 2 columnas que representaba el número de colonizaciones exitosas y fallidas en cada paisaje de plantación en 12 réplicas (Figura 2b). Para evitar que cada réplica fuera tratada como independiente, se ponderó cada fila de datos por el recíproco del número total de corridas de MFI para cada plantación (p. ej., 1/12). Se incluyó la capacidad de dispersión y el escenario de AAVC de

cobertura forestal como variables predictoras categóricas. Para examinar la importancia del bosque (definido en el título "AAVC y datos de tierra-cobertura forestal") dentro del paisaje más amplio de conectividad de la plantación, este modelo también incluyó el área de cobertura forestal dentro de cada paisaje, es decir, por fuera de la plantación, pero dentro de un radio de 30 km desde centro de cada plantación (Figura 2a). Por último, se incluyó una interacción entre la latitud y la longitud de cada centro de la plantación (Wood, 2006). La interacción fue ajustada como un término no lineal (suave), seleccionada por el algoritmo ajustado a un óptimo de complejidad. Al modelar la dependencia espacial en la parte sistemática del modelo, se percató de la autocorrelación espacial en los residuos del modelo, determinados mediante una inspección de los correlogramas (Dormann *et al.,* 2007). Se mantuvieron todas las variables en el GAM para examinar su importancia relativa en la conectividad forestal y se corrió el modelo utilizando una función de enlace *logit* y errores binomiales. Para examinar la importancia del escenario con AAVC de cobertura forestal, independientemente de la capacidad de dispersión, se corrió un segundo GAM sin incluir la capacidad de dispersión como una variable predictora, pero se conservaron todos los otros parámetros del modelo iguales. Por último, para examinar la solidez de los resultados de este modelo, se volvió a correr todo el análisis utilizando un Modelo Linear Generalizado Mixto (GLMM, por sus siglas en inglés; Tabla S1 del Apéndice S1 y Figura S3 del Apéndice S1), pero las principales conclusiones fueron similares en estos dos modelos, de manera que en el texto principal solo se presentaron los hallazgos para el análisis GAM. Todos los análisis estadísticos se realizaron en R versión 3.4.0.

Resultados

Tamaño y cantidad de bosque en Áreas de Alto Valor de Conservación

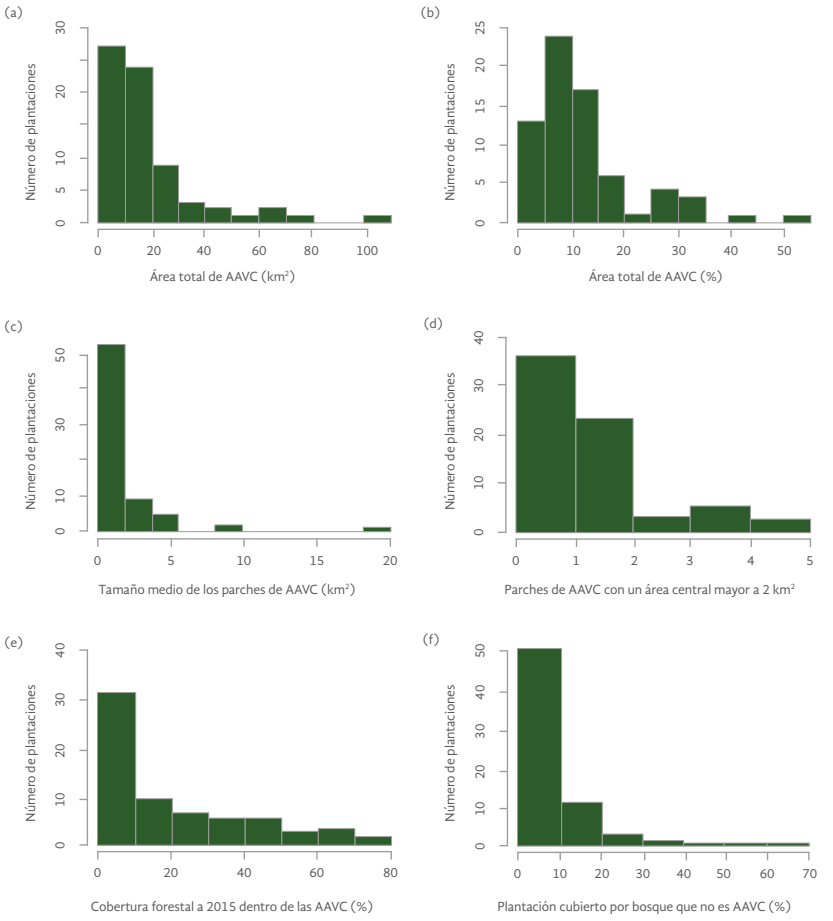
El tamaño de las 70 plantaciones con NPS variaba de 10 a 547 km^2 (media=141, *SD*±10; variando del 0,6 % al 53 %; Figura 3b). El área media de los parches individuales de AAVC (*N*=1.040) fue de 1,2 km^2 (*SD* ±4,4) (Figura 3c) y en AAVC promedio con solo una quinta parte de bosques (cobertura forestal media en AAVC en las 70 plantaciones =21 %, *SD*±22 %, Figura 3e). Entre todas las AAVC, los tipos de AVC importantes para la diversidad biológica y los servicios del ecosistema fueron las más extensas tanto en términos de área como de cobertura forestal, y se encontraban en todas las plantaciones (Tabla S2 en el Apéndice S2).

Beneficios de las Áreas de Alto Valor de Conservación para la conectividad

Se encontraron pocos beneficios de conectividad suministrados por las AAVC bajo la cobertura forestal a 2015 (es decir, el escenario de 'bosque actual'). En comparación con paisajes sin AAVC (es decir, el escenario 'sin bosque'), las AAVC actuales mejoraron la conectividad en tan solo ~3 % para todas las poblaciones (es decir, en todas las distancias de dispersión; véase Figura S4 en el Apéndice S2; Tabla S3 en el Apéndice S2). Al considerar la capacidad de dispersión, las AAVC con cobertura forestal actual tenían los mayores beneficios a la conectividad relativa para las poblaciones con pobres capacidades de dispersión (0,5 km). Para estos tipos de especies, los paisajes con cobertura forestal actual en AAVC estuvieron, en promedio, 1,2 veces mejor conectados que los paisajes sin AAVC; es decir, una mejora de ~20 % en la conectividad (Figura 4; Tabla S4 en el Apéndice S2). No obstante, dado que los dispersores pobres rara vez colonizaron paisajes de plantaciones con éxito independientemente de las AAVC con cobertura forestal, la mejora absoluta en la conectividad fue pequeña, aumentando de una probabilidad de éxito en la colonización de 0.0095 sin cobertura forestal en AAVC, a 0.114 con cobertura forestal actual; es decir, una mejora de tan solo el 0.0019, en promedio (Figura 4).

Las AAVC totalmente reforestadas (es decir, el escenario de 'bosque completo') proporcionó mayores beneficios a la conectividad que las AAVC con cobertura forestal actual. En general, independientemente de la capacidad de dispersión, la mejora relativa en la conectividad proporcionada por las AAVC reforestadas en comparación con las AAVC sin cobertura forestal fue de ~16 % (Figura S4 en el Apéndice S2; Tabla S3 en el Apéndice S2). Al considerar la capacidad de dispersión, el mayor porcentaje de mejora a la conectividad con reforestación de AAVC ocurrió para poblaciones con capacidades de dispersión pobres

Figura 3. Histogramas que muestran: a. el tamaño de las Áreas de Altos Valores de Conservación (AAVC, km²) por plantación, b. el porcentaje de cada plantación considerado como AAVC, c. tamaño medio (km²) de los parches de AAVC por plantación, d. número de parches de AAVC con un área central mayor a 2 km² por plantación, e. porcentaje de cobertura forestal a 2015 dentro de las AAVC, por plantación y f. porcentaje de cada plantación cubierto por bosque que no es AAVC



a intermedias (Figura 4; Tabla S4 en el Apéndice S2). Específicamente, las poblaciones con capacidades de dispersión de 0,5, 1 y 3 km tuvieron, en promedio 2,7; 2,4 y 1,2 veces más probabilidad de colonizar paisajes de plantación con cobertura forestal total en AAVC, en comparación con paisajes sin AAVC, respectivamente (Figura 4). A pesar de la reforestación de AAVC, los beneficios absolutos para la conectividad fueron pequeños para los dispersores más pobres, dado que, aun así, la mayoría de las poblaciones fallaron en colonizar paisajes de plantación (Figura 4). Por lo tanto, los beneficios absolutos para la conectividad después de la reforestación de AAVC fueron mayores para poblaciones con capacidades de dispersión de 1 a 3 km, para los cuales la probabilidad de una colonización exitosa aumentó en 0,13 y 0,16, respectivamente (Figura 4). Para las poblaciones con capacidades de dispersión de entre 5 y 10 km, tanto las mejoras relativa como las mejoras absolutas de la conectividad fueron bajas porque el número de colonizaciones exitosas ya era alto (Figura 4).

Cobertura forestal circundante y conectividad del paisaje

En todos los escenarios de AAVC, la probabilidad de colonizar los paisajes con éxito aumentó con la capacidad de dispersión y fue más alta en paisajes con cobertura forestal circundante (Figuras 4 y 5; Tabla S4 en el Apéndice S2). Para poblaciones con una capacidad de dispersión de 0,5 km (es decir, representativas de especies muy sedentarias), la probabilidad de colonización exitosa fue relativamente baja, independientemente del escenario de AAVC, pero aumentó con mayores niveles de cobertura forestal circundante (Figura 5a). Por el contrario, para poblaciones con capacidades de dispersión de entre 5 y 10 km (es decir, representativas de especies muy móviles), la probabilidad de colonizar paisajes de plantación con éxito fue siempre alta, excepto para plantaciones extremadamente aisladas con niveles muy bajos (es decir, <100 km²) de cobertura forestal circundante (figuras 5d y 5e).

FIGURA 4. Probabilidades de colonización exitosa de paisajes de palma de aceite en escenarios de Áreas de Altos Valores de Conservación (AAVC) para poblaciones con diferentes capacidades de dispersión: marrón = escenario sin cobertura forestal, verde claro = escenario de cobertura forestal actual (2015) y verde oscuro = escenario de cobertura forestal completa. Las probabilidades son valores predichos del Modelo Aditivo Generalizado (regresión logística binomial) donde todas las covariables se mantienen constantes (es decir, en sus valores medios). Las barras muestran los errores estándar

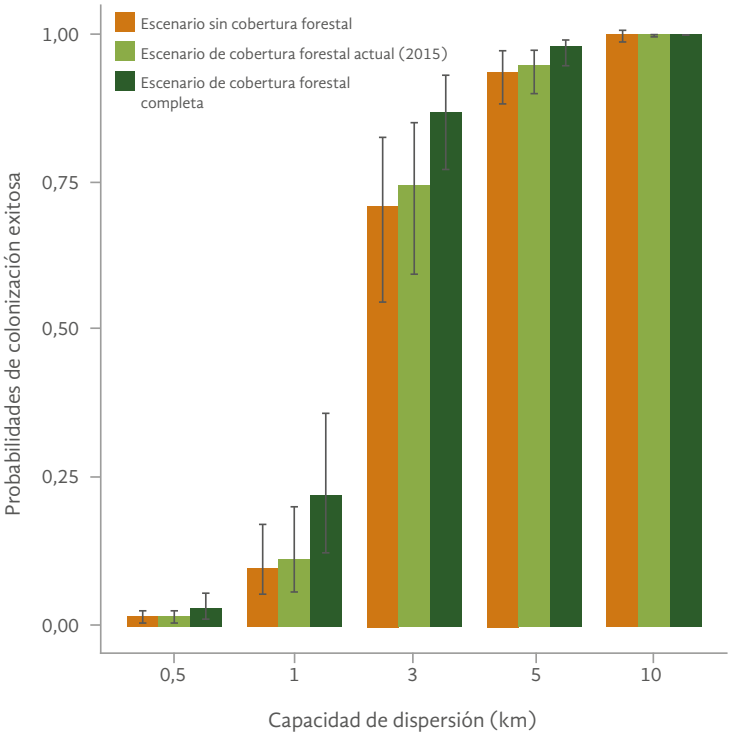
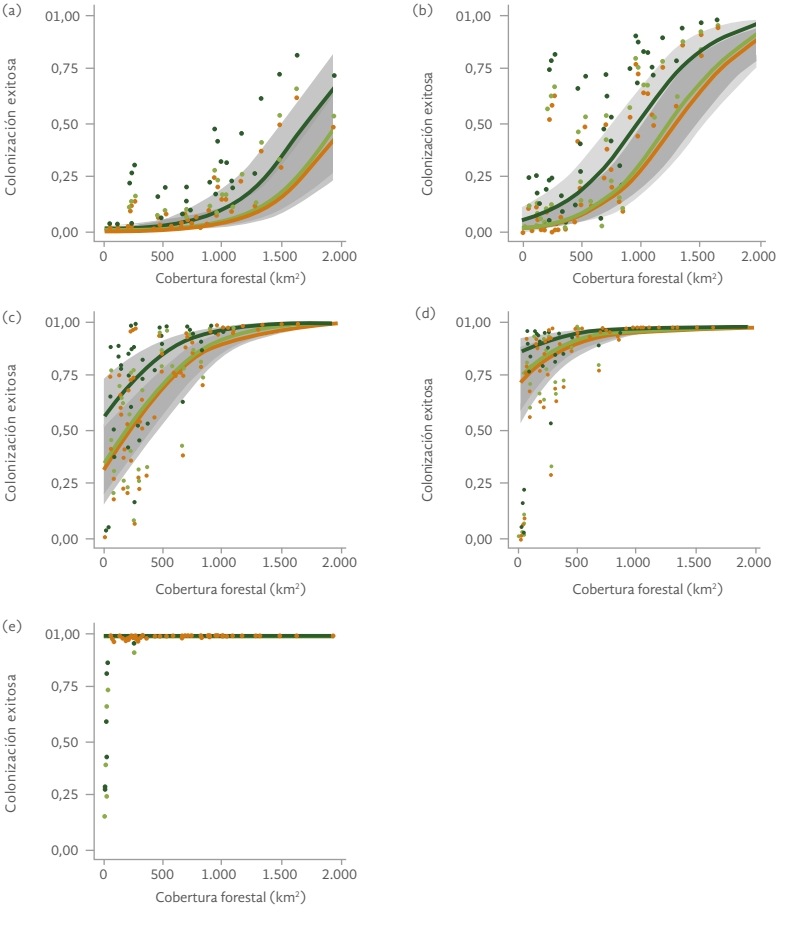


Figura 5. Relación entre la probabilidad de colonización exitosa de paisajes de palma de aceite y el área de cobertura forestal que rodea cada plantación para poblaciones con: a. 0,5 km, b. 1 km, c. 3 km, d. 5 km y e. 10 km de capacidad de dispersión. Los puntos y las líneas tienen colores para representar los paisajes con diferentes cantidades de cobertura forestal en Áreas de Altos Valores de Conservación (AAVC; es decir, escenarios de AAVC): marrón = sin cobertura forestal, verde claro = cobertura forestal actual (2015), verde oscuro = cobertura forestal total. Los puntos representan los valores predichos del Modelo Aditivo Generalizado (regresión logística binomial) y las líneas representan el ajuste del modelo (es decir, cuando todas las otras variables predictoras están en sus valores medios) para cada escenario de AAVC. EL color gris representa los errores estándar alrededor de las líneas de ajuste del modelo



Discusión

Características de las Áreas de Alto Valor de Conservación

Las Áreas con Altos Valores de Conservación en plantaciones de palma de aceite conformaban alrededor del 12 % del área total de plantación y tenían el potencial de hacer aportes importantes a la cobertura forestal restante en paisajes de palma de aceite. Adicionalmente, casi la mitad de todas las plantaciones tenía al menos un parche de AAVC con un área central más grande que 2 km^2 (200 ha), que podían proporcionar beneficios sustanciales a la biodiversidad en comparación con la palma de aceite (Lucey *et al*., 2017) y tenían el potencial de mantener a las poblaciones de las especies forestales. La conservación de grandes extensiones de hábitat forestal de alta calidad es importante para la persistencia de la población en paisajes antrópicos (p. ej. Edwards, Fisher & Wilcove, 2012; Lucey *et al*., 2017); entonces, las AAVC pequeñas pueden ser incapaces de soportar poblaciones viables de especies dependientes del bosque a menos que estén bien conectadas con otras áreas boscosas. No obstante, nuestros resultados sugieren que, si se encuentran bien posicionadas entre grandes extensiones de bosque, las AAVC pueden servir como 'peldaños' para facilitar el movimiento a través de paisajes fragmentados (Hodggson, Wallis, Krishna & Cornell, 2016).

Las Áreas con Altos Valores de Conservación proporcionarán los mayores beneficios tanto para la biodiversidad como para la conectividad si contienen bosque de alta calidad (Scriven *et al.,* 2015; Tawatao *et al*., 2014), pero las AAVC de este estudio solo tenían un 21 % de bosque, incluyendo bosque intacto, talado y de resiembra. Es probable que las estimaciones de cobertura forestal sean conservadoras, ya que no pueden incluir todas las áreas boscosas perturbadas y severamente quemadas (Gaveau *et al*., 2016), pero proporcionan una indicación de cuánto bosque de alta calidad se conserva dentro de AAVC a 2015. Las AAVC identificadas en las plantaciones antes del inicio de cualquier actividad de desarrollo (es decir, los que eran completamente nuevos, posteriores a 2010) contenían un porcentaje mayor de cobertura forestal que las AAVC en plantaciones antiguas (Apéndice S1 y S3). No obstante, la cobertura forestal fue baja en todas las plantaciones, por lo que era urgente restaurar los hábitats forestales dentro de AAVC existentes.

Beneficios que proveen las Áreas de Alto Valor de Conservación para la conectividad

Los resultados sugieren que, actualmente, las AAVC proporcionan pocos beneficios para la conectividad, aunque para algunas poblaciones los paisajes con AAVC estaban 1,2 veces mejor conectados que los paisajes sin AAVC. La conectividad mejoró (hasta 2,7 veces) para todas las poblaciones cuando las AAVC fueron reforestadas, en comparación con paisajes sin estas áreas. No obstante, para los dispersores pobres con densidades de población muy altas, los beneficios de las AAVC reforestadas para la conectividad pudieron ser incluso más altos (Figura S1 en el Apéndice S1). Dado que los tipos 5 y 6 de AVC se implementaron para proteger las necesidades y valores culturales, y no la biodiversidad (véase https://www.hcvnetwork.org/), es probable que estos resultados sean algo optimistas, ya que la reforestación puede no ser factible o respaldar los valores que llevan a la designación de AAVC. Igualmente, el escenario 'sin bosque' no es una contrafactual perfecta de los beneficios de la certificación, ya que se desconoce cuánto bosque queda en las plantaciones sin certificación RSPO.

Se utilizó el MFI (Hanski, 1994) para cuantificar la conectividad porque esta medida representa un proceso ecológico clave (expansión del rango), que incorpora realismo ecológico (por ejemplo, dinámicas de población) y, de esa manera, produce resultados relativos al medio ambiente más relevantes, en comparación con los enfoques simples. Los resultados son comparables a aquellos de métricas de conectividad más estándar (p. ej., modelos de menor costo; véase el Apéndice S4), pero el enfoque de MFI permite estudiar si las redes de hábitat para barbechos de conservación ayudará a las especies colonizar y sobrevivir durante varias generaciones (Hodgson *et al.,* 2012). Es necesario desarrollar enfoques de modelación que evalúen la resiliencia de redes ecológicas y que vaya más allá de los estimados clásicos de conectividad del paisaje

e incluyan resultados económicos (Isaac *et al.*, 2018). Por lo tanto, este enfoque es una mejora, pero no incluye parámetros como la estrategia reproductiva o la fase de dispersión, que suelen incluirse en Modelos Basados en el Individuo más complejos (MBI) (p. ej. Synes *et al.,* 2015), que son más flexibles y predictivos que el MFI, pero también más intensivos computacionalmente. Se requiere más investigación para entender la resiliencia de redes de hábitat de mejor manera e identificar dónde las pérdidas de conectividad con más críticas.

Función de la dispersión en los beneficios para la conectividad

En paisajes con cobertura forestal actual y total en AAVC, los beneficios absolutos para la conectividad fueron mayores para las poblaciones con capacidades de dispersión intermedias (dispersión de 1-3 km; representativa de especies bastante móviles como mariposas dependientes del bosque o aves que habitan en el subdosel). A pesar de que los estos beneficios fueron relativamente altos (hubo mejoras en el porcentaje), las AAVC proporcionaron pocos beneficios absolutos para la conectividad (es decir, cambios en la probabilidad) en poblaciones extremadamente sedentarias, como insectos voladores débiles (p. ej. Malohlava & Bocak, 2010) que se dispersaron menos de 0,5 km por generación. Es probable que estos tipos de especies no fueran capaces de cruzar áreas sin bosque, de manera que es posible que requirieran trechos continuos de vegetación para moverse entre paisajes de plantación. Las AAVC también proporcionaron pocos beneficios a la conectividad para especies extremadamente móviles que se dispersaron más de 5 km por generación porque casi siempre los paisajes estaban conectados para ellos (por ejemplo, aves grandes o murciélagos; véase Corlett, 2009; Figura 4). En los modelos de conectividad de este estudio se asumió que las poblaciones de especies forestales podían dejar las áreas boscosas y dispersarse por matrices de plantación. En realidad, hay poca investigación que haya examinado la permeabilidad de plantaciones de palma de aceite en especies dependientes del bosque, que pueden estar confinadas a hábitats boscosos si no logran cruzar los bordes entre el bosque y las plantaciones (Scriven *et al.*, 2017).

Influencia del paisaje más amplio sobre los beneficios para la conectividad de las Áreas de Alto Valor de Conservación

La disponibilidad de bosque en el paisaje circundante varió considerablemente y las plantaciones que tenían más de este paisaje estaban mejor conectadas para todos los tipos de poblaciones forestales. Si bien no se exploró la relación entre el tamaño de la AAVC y los beneficios de estas para la conectividad explícitamente, es probable que incluso las AAVC más grandes proporcionaran pocas ventajas para la conectividad si se encontraban demasiado aisladas de otras áreas boscosas en el paisaje más amplio (Figura S5 en el Apéndice S2). Lo mismo sucedería si se ubicaran AAVC dentro de paisajes razonablemente intactos que estaban bien conectados. Por lo tanto, es probable que las AAVC proporcionen la mayoría de los beneficios a la conectividad en paisajes con una mezcla irregular de áreas boscosas y no boscosas, dependiendo de su ubicación específica en relación con el bosque circundante (es decir, la hipótesis de la complejidad del paisaje intermedio; véase Tscharntke *et al.*, 2012; Figura S5 en el Apéndice S2).

Implicaciones para la conservación y recomendaciones

Casi la mitad de todas las plantaciones que se estudiaron contenían al menos un parche de AAVC lo suficientemente grande como para soportar especies dependientes del bosque (es decir, con un área central >2 km^2) (Lucey *et al.*, 2017), pero estas no contenían bosque de buena calidad, necesario para mantener la biodiversidad del trópico (Tawatao *et al.*, 2014). Muchas de las AAVC estudiadas tenían poca cobertura forestal por lo que se recomienda encarecidamente el manejo activo por parte de las compañías productoras para mejorar el alcance y la calidad del bosque, como la adopción de plantaciones de enriquecimiento (Yeong, Reynolds & Hill, 2016). Mejorar la calidad de las AAVC no solo puede beneficiar la conectividad del paisaje, también puede proporcionar importantes servicios del ecosistema, como polinización (Kormann *et al.,* 2016) y prevención de la erosión del suelo (Dislich *et al.*, 2017). Para incentivar a los palmicultores a que mejoren la calidad del bosque, se recomienda

modificar los documentos guía de AVC y los Principios y Criterios de la RSPO (P&C; véase RSPO, 2018) para que exijan la restauración de AAVC degradadas. Las directrices actuales de la RSPO no disponen estrategias para maximizar la conectividad de AAVC en relación con paisajes más amplios (véase, p. ej. P&C, 7.12; RSPO, 2018). En consecuencia, se pide que, si se identifican AAVC grandes (es decir, con área central >2 km^2) y aisladas durante las evaluaciones, entonces se deben tomar medidas para reconectar estas áreas mediante restauración de la matriz de la plantación intervenida. En consecuencia, las futuras revisiones a la norma deben garantizar explícitamente que se reconecten las AAVC grandes y aisladas a otros tramos de bosque, como áreas públicas protegidas, bosques manejados por la comunidad (Santika *et al*., 2017) y/o bosques de producción, que pueden mantener altos niveles de biodiversidad (Edwards *et al*., 2011).

A mayo de 2019, después de entre 3 y 4 años de evaluaciones adicionales de PNS desde el corte realizado en 2015, se han evaluado 40 plantaciones adicionales en Borneo (https://www.rspo.org/certification/new-planting-procedure/public-consultations). Dado que las regulaciones de PNS han sido las mismas desde el 2010 (RSPO, 2015) no se espera que ninguna AAVC dentro de estas PNS adicionales sea diferente de las que se analizaron. No obstante, la inclusión del esquema de Licenciamiento de Evaluadores (ELE) en el PNS en 2015 (véase https://hcvnetwork.org/als/) puede haber tenido impactos positivos en la conectividad forestal si se designó más bosque como AAVC. Adicionalmente, en noviembre de 2018, la RSPO revisó sus P&C e incluyó una política de cero deforestación (P&C, 7.12; RSPO, 2018) en el que se contaba con un enfoque de Altas Reservas de Carbono (ARC). Ahora, el requisito para la conectividad es más implícito en el Conjunto de Herramientas del Enfoque ARC (es decir, mediante el Árbol de Análisis de Parches Boscosos de ARC; Rosoman, Sheun, Opal, Anderson & Trapshah, 2017) y el documento Guía Ordinaria de ARC (p. ej., en relación con AVC 2 para garantizar paisajes boscosos intactos; Brown, Dudley, Lindhe, Muhtamen & Stewart, 2013). Se espera que estos cambios aumenten la cantidad de barbechos boscosos en nuevas plantaciones (RSPO, 2018), mejorando la biodiversidad (Deere *et al.,* 2018) y la conectividad en paisajes dominados por la RSPO. Se recomienda que la RSPO publique mapas digitalizados de las áreas AVC/ARC para brindar oportunidades de mantener la conectividad de las AAVC a escala del paisaje y de facilitar la cooperación entre las plantaciones vecinas de la RSPO. No obstante, enfoques jurisdiccionales que incluyan la designación de AAVC en varios distritos o estados (Pacheco, Hospes & Dermawan, 2107) puede ser necesaria para aprovechar al máximo el potencial de conectar las AAVC con bosques por fuera de las plantaciones foco. Se concluye que es probable que las mejoras a la norma de la RSPO aumenten los beneficios de las AAVC para la conectividad, pero se requiere más investigación a escala de paisajes para probar si se pueden experimentar en el largo plazo.

Reconocimientos

S.A.S. recibió el apoyo del programa *Socially and Environmentally Sustainable Palm Oil Research* (SEnSOR, Investigación social y ambientalmente responsable en aceite de palma), que recibe fondos de la Mesa Redonda sobre el Aceite de Palma Sostenible (RSPO) y es facilitado por South East Asia Rainforest Research Partnership (SEARRP, Sociedad de Investigación en Bosques Tropicales del Sudeste Asiático). K. M. C. recibió el apoyo del Programa de Investigadores (carrera temprana) en Ciencias de la Tierra de la NASA (NNX6AI20G) y del Proyecto Hatch del Instituto Nacional de Alimentos y Agricultura del Departamento de Agricultura de EE. UU. (HAW01136-H), administrado por el Colegio de Agricultura Tropical y Recursos humanos, y J. M. L. recibió el apoyo de una Subvención UK Knowledge Exchange del Natural Environment Research Council (NERC) (NE/M0006840/1). Se está extremadamente agradecidos con Charlotte Smith, Derek RIsch y Kelsey Barrow por la digitalización de los límites de las plantaciones y las AAVC, con Chris Thomas por sus valiosos comentarios, y con Phillip Platts por el asesoramiento estadístico.

Aportes de los autores

Los aportes específicos son los siguientes: S. A. S., J. H. K., K. M. C. y J. M. L concibieron y diseñaron la investigación; J. A. H., S. A. S., C. J. M. y J. K. H. concibieron y desarrollaron las simulaciones de conectividad, que

fueron corridas por S. A. S. y C. J. M.; K. M. C., S. A. S. y R. H. concibieron y supervisaron la digitalización de las AAVC; S. A. S. analizó los datos, con aportes de J. A. H., R. H. y C. J. M.; y S. A. S. redactó el manuscrito. Todos los autores suministraron modificaciones al documento y aprobaron su publicación.

Declaración de disponibilidad de datos

Los datos están disponibles en el Repositorio de Dryad Digital: https://doi.org/10.5061/dryad.600vs50 (Scriven *et al*., 2019).

En este link https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2664.13472, encuentre los apéndices S1 y S2 en la parte baja del artículo, haciendo clic en el título "Supporting information".

ORCID

Sarah A. Scriven
https://orcid.org/0000-0003-0505-5425

Kimberly M. Carlson
https://orcid.org/0000-0003-2162-1378

Jenny A. Hodgson
https://orcid.org/0000-0003-2297-3631

Colin J. McClean
https://orcid.org/0000-0002-5457-4355

Robert Heilmayr
https://orcid.org/0000-0001-8980-9639

Jennifer M. Lucey
https://orcid.org/0000-0001-5224-091X

Jane K. Hill
https://orcid.org/0000-0003-1871-7715

Referencias

Benedick, S., Hill, J. K., Mustaffa, N., Chey, V. K., Maryati, M., Searle, J. B., dick, S., Hill, J. K., Mustaffa, N. & Chey, V. K., Maryation on butterflies in northern Borneo: Species richness, turnover and the value of small fragments. *Journal of Applied Ecology*, *43*(5), 967-977. doi: 10.1111/j.1365-2664.2006.01209.x

Brown, E., Dudley, N., Lindhe, A., Muhtamen, D. R. & Stewart, C. (Eds.). (2013). *Common guidance for the identification of High Conservation Values. HCV Resource Network*. Recuperado de https://hcvnetwork.org/wpcontent/uploads/2018/03/HCVCo mmonG uide_English.pdf

Carlson, K. M., Heilmayr, R., Gibbs, H. K., Noojipady, P., Burns, D. N., Morton, D. C., Heilmayr, R., Gibbs, H. K., Noojipady, P. & Burns, D. Certification on deforestation and fire in Indonesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(1), 121,126. doi: 10.1073/pnas.17047 28114

Carrasco, L. R., Larrosa, C., Milner-Gulland, E. J. & Edwards, D. P. (2014). A double-edged sword for tropical forests. *Science*, *346*(6205), 38-41. doi: 10.1126/scien ce.1256685

Colwell, R. K., Brehm, G., Cardel e United States of Amer & Longino, J. T. (2008). Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, *322*(5899), 258-261. doi: 10.1126/scien ce.1162547

Corlett, R. T. (2009). Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. *Biotropica*, *41*(5), 592-598. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00503.x

Curran, L. M., Trigg, S. N., McDonald, A. K., Astiani, D., Hardiono, Y. M., Siregar, P., Trigg, S. N., Mc Donald, A. K. & Astani, D. (2004). Areas of Indonesia Borneo. *Science*, *303*(5660), 1000-1003. doi: 10.1126/scien ce.1091714

Deere, N. J., Guillera-Arroita, G., Baking, E. L., Bernard, H., Pfeifer, M., Reynolds, G., L., Bernard, H., Pfeifer, M., Astiani, D. & Hardiono, Y. M. (2008). Co-benefits for tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, *55*(2), 997-1008. doi: 10.1111/1365-2664.13023

Dislich, C., Keyel, A. C., Salecker, J., Kisel, Y., Meyer, K. M., Auliya, M. & r Wiegand, K. (2017). A review of the ecosystem functions in oil palm plantations, using forests as a reference system. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *92*(3), 1539-1569. doi: 10.1111/brv.12295

Dormann, F. C. & McPherson, J. M., Araynce system. tions in oil palmur, J., Carl, G., … Wilson, R. (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, *30*(5), 609-628. doi: 10.1111/j.2007.0906-7590.05171.x

Edwards, D. P., Fisher, B. & Wilcove, D. S. (2012). High Conservation Value or high confusion value? Sustainable agriculture and biodiversity conservation in the tropics. *Conservation Letters*, *5*(1), 20atio doi: 10.1111/j.1755-263X.2011.00209.x

Edwards, D. P., Larsen, T. H., Docherty, T. D. S., Ansell, F. A., Hsu, W. W., Derhrds, D. & Wilcove, D. S. (2011). Degraded lands worth protecting: The biological importance of Southeast Asia's repeatedly logged forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1702), 82-90. doi: 10.1098/rspb.2010.1062

Gaveau, D. L. A., Sheil, D., Husnayaen,, Salim, M. A., Arjasakusuma, S., Ancrenaz, M., … Meijaard, E. (2016). Rapid conversions and avoided deforestation: Examining four decades of industrial plantation expansion in Borneo. Scientific Reports, 6, 32017. https://doi.org/10.1038/srep32017

Green, R. E., Cornell, S. J., Scharlemann, J. P. W. & Balmford, A. (2005). Farming and the fate of wild nature. *Science*, *307*(5709), 550-555. doi: 10.1126/scien ce.1106049

Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, *63*(1), 151-162. doi: 10.2307/5591

Hill, J. K., Gray, M. A., Khen, C. V., Benedick, S., Tawatao, N. & Hamer, K. C. (2011). Ecological impacts of tropical forest fragmentation: How consistent are patterns in species richness and nestedness? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *366*(1582), 3265–3276. doi: 10.1098/rstb.2011.0050

Hodgson, J. A., Thomas, C. D., Cinderby, S., Cambridge, H., Evans, P. & Hill, J. K. (2011). Habitat re-creation strategies for promoting adaptation of species to climate change. *Conservation Letters*, *4*(4), 289-297. doi: 10.1111/j.1755-263X.2011.00177.x

Hodgson, J. A., Wallis, D. W., Krishna, R. & Cornell, S. J. (2016). How to manipulate landscapes to improve the potential for range expansion. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(12), 1558-1566. doi: org/10.1111/2041-210X.12614

Hosonuma, N., Herold, M., De Sy, V., De Fries, R. S., Brockhaus, M., Verchot, L., … Romijn, E. (2012). An assessment of deforestation and forest degradation drivers in developing countries. *Environmental Research Letters*, *7*(4), 044009. doi: org/10.1088/1748-9326/7/4/044009

Isaac, N. J. B., Brotherton, P. N. M., Bullock, J. M., Gregory, R. D., Boehning-Gaese, K., Connor, B., … Mace, G. M. (2018). Defining and delivering resilient ecological networks: Nature conservation in England. *Journal of Applied Ecology*, *55*(6). doi: 10.1111/1365-2664.13196

Kormann, U., Scherber, C., Tscharntke, T., Klein, N., Larbig, M., Valente, J. J., … Betts, M. G. (2016). Corridors restore animal-mediated pollination in fragmented tropical forest landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1823), 20152347. doi: 10.1098/rspb.2015.2347

Laurance, W. F., Sayer, J. & Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansión and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*(2), 107-116. doi: 10.1016/j.tree.2013.12.001

Lucey, J. M., Palmer, G., Yeong, K. L., Edwards, D. P., Senior, M. J. M., Scriven, S. A., … Hill, J. K. (2017). Reframing the evidence base for policy-relevance to increase impact: A case study on forest fragmentation in the oil palm sector. *Journal of Applied Ecology*, *54*(3), 731-736. doi: 10.1111/1365-2664.12845

Malohlava, V. & Bocak, L. (2010). Evidence of extreme habitat stability in a Southeast Asian biodiversity hotspot based on the evolutionary analysis of neotenic net-winged beetles. *Molecular Ecology*, *19*(21), 4800-4811. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04850.x

Meijaard, E., Garcia-Ulloa, J., Sheil, D., Wich, S. A., Carlson, K. M., Juffe-Bignoli, D. & Brooks, T. (2018). *Oil palm and biodiversity: A situation analysis by the IUCN Oil Palm Task Force*. Recuperado de https: //www.cifor.org/libra ry/6940/oil-palm-and-biodi versity-a-situation-analysis-by-the-iucn-oil-palm-task-force/ . doi: 10.2305/IUCN. CH.2018.11.en

Newmark, W. D., Jenkins, C. N., Pimm, S. L., Mcneally, P. B. & Halley, J. M. (2017). Targeted habitat restoration can reduce extinction rates in fragmented forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *114*(36), 9635-9640. doi: 10.1073/pnas.17058 34114

Nowakowski, A. J., Watling, J. I., Whitfield, S. M., Todd, B. D., Kurz, D. J. & Donnelly, M. A. (2017). Tropical amphibians in shifting termal landscapes under land use and climate change. *Conservation Biology*, *31*(1), 96–105. doi: 10.1111/cobi.12769

Pacheco, P., Hospes, O. & Dermawan, A. (2017). *Zero deforestation and low emissions development: Public and private institutional arrangements under jurisdictional approaches*. Recuperado de https: //www. cifor.org/library/6777/zero-deforestation-and-low-emiss ions-development-public-and-private-institutional-arrangements-under-jurisdictional-approaches/

Ramankutty, N., Evan, A. T., Monfreda, C. & Foley, J. A. (2008). Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, *22*(1), 1-19. doi: org/10.1029/2007G B002952

Republic of Indonesia. (2014). *Law of the Republic of Indonesia No. 39 year 2014 about plantations*. Recuperado de https://www.ecolex.org/detai ls/legis latio n/law-of-the-repub lic-of-indonesia-no-39-of-2014-about plantations-lex-faoc0 21119/

Rosoman, G., Sheun, S. S., Opal, C., Anderson, P. & Trapshah, R. (Eds.). (2017). *The HCS approach toolkit*. Singapore: HCS Steering Group. Recuperado de http://highcarbon stock.org/wp-content/uploads/2018/04/Def-HCSA-Module-5-16_04_2018_Web.pdf

RSPO. (2015). *RSPO new planting procedure*. Recuperado de https://rspo. org/certi fication/ new-plant ing-proce dures RSPO. (2018). *RSPO principles and criteria for the production of sustainable palm oil*. Retrieved from https://rspo.org/principles-and-criteria-review

Santika, T., Meijaard, E., Budiharta, S., Law, E. A., Kusworo, A., Hutabarat, J. A.,… Wilson, K. A. (2017). Community forest management in Indonesia: Avoided deforestation in the context of anthropogenic and climate complexities. *Global Environmental Change*, *46*, 60-71. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2017.08.002

Saura, S., Bodin, Ö. & Fortin, M. J. (2014). Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through hábitat networks. *Journal of Applied Ecology*, *51*(1), 171-182. doi: org/10.1111/1365-2664.12179

Sayer, J., Ghazoul, J., Nelson, P. & Boedhihartono, A. K. (2012). Oil palm expansion transforms tropical landscapes and livelihoods. *Global Food Security*, *1*(2), 114-119. doi: 10.1016/j. gfs.2012.10.003

Scriven, S. A., Beale, C. M., Benedick, S. & Hill, J. K. (2017). Barriers to dispersal of rain forest butterflies in tropical agricultural landscapes. *Biotropica*, *49*(2), 206-216. doi: 10.1111/ btp.12397

Scriven, S. A., Carlson, K. M., Hodgson, J. A., McClean, C. J., Heilmayr, R., Lucey, J. M. & Hill, J. K. (2019). Data from: Testing the benefits of conservation set-asides for improved habitat connectivity in tropical agricultural landscapes. *Dryad Digital Repository*. doi: 10.5061/ dryad.600vs50

Scriven, S. A., Hodgson, J. A., McClean, C. J. & Hill, J. K. (2015). Protected areas in Borneo may fail to conserve tropical forest biodiversity under climate change. B*iological Conservation*, *184*, 414-423. doi: 10.1016/j.biocon.2015.02.018

Senior, M. J. M., Brown, E., Villalpando, P. & Hill, J. K. (2015). Increasing the scientific evidence base in the "High Conservation Value" (HCV) approach for biodiversity conservation in managed tropical landscapes. *Conservation Letters*, *8*(5), 361-367. doi: 10.1111/conl.12148

Senior, R. A., Hill, J. K., González del Pliego, P., Goode, L. K. & Edwards, D. P. (2017). A pantropical analysis of the impacts of forest degradation and conversion on local temperature. *Ecology and Evolution*, *7*(19), 7897-7908. doi: 10.1002/ece3.3262

Synes, N. W., Watts, K., Palmer, S. C., Bocedi, G., Bartoń, K. A., Osborne, P. E. & Travis, J. M. (2015). A multi-species modelling approach to examine the impact of alternative climate change adaptation strategies on range shifting ability in a fragmented landscape. *Ecological Informatics*, *30*, 222-229. doi: 10.1016/j.ecoinf.2015.06.004

Tawatao, N., Lucey, J. M., Senior, M. J. M., Benedick, S., Vun Khen, C., Hill, J. K. & Hamer, K. C. (2014). Biodiversity of leaf-litter ants in fragmented tropical rainforests of Borneo: The value of publically and privately managed forest fragments. *Biodiversity and Conservation*, *23*(12), 3113-3126. doi: 10.1007/ s10531-014-0768-5

Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., …Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes- eight hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, *87*(3), 661–685. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x

Wood, S. N. (2006). *Generalized additive models: An introduction with R* (1st ed.; p. 384). Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC.

Wood, S. N. (2011). Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models.

Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology), *73*(1), 3-36. doi: 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x

Yeong, K. L., Reynolds, G. & Hill, J. K. (2016). Enrichment planting to improve habitat quality and conservation value of tropical rainforest fragments. *Biodiversity and Conservation*, *25*(5), 957-973. doi: 10.1007/s10531-016-1100-3