



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

**CONCILIANDO LA PRODUCCIÓN AGROPECUARIA, LA CONSERVACIÓN DE
BIODIVERSIDAD Y SERVICIOS ECOSISTÉMICOS EN PAISAJES
TROPICALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ALEJANDRA ALINE PINGARRONI MARTÍN DEL CAMPO

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. PATRICIA BALVANERA LEVY
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

COMITÉ TUTOR: DRA. MELANIE KOLB.

INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM.

**COMITÉ TUTOR: DR. EDUARDO FRAPOLLI
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM.**

MORELIA, MICHOACÁN

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	2
Marco conceptual	5
Objetivos	7
Marco metodológico	8
Caso de estudio	11

CAPÍTULO 1.

Marcos conceptuales y metodológicos para la evaluación de la demanda y oferta de servicios ecosistémicos. Pingarroni A.	18
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CAPÍTULO 2.

Descubriendo patrones espaciales de los servicios ecosistémicos y la biodiversidad a través de las preferencias y percepciones de las comunidades locales. Pingarroni, A., Castro, A.J., Gambi, M., Bongers, F., Kolb, M., García-Frapolli, E., Balvanera, P. 2022. Ecosystem Services 56:101436. doi:10.1016/j.ecoser.2022.101436	43
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

CAPÍTULO 3.

Patrones espaciales de la oferta de múltiples servicios ecosistémicos y la biodiversidad: desafíos y oportunidades en una frontera agrícola tropical. Pingarroni A., Castro A. J., Navarrete-Segueda A., Mokondoko P., Kolb M., Nicasio-Arzeta S., González E. J., Mora-Ardila F., Lohbeck, M., Solórzano J., Rodríguez-Cedillo L., Berget C., Aguilar-Fernández R., Wies G. y Balvanera P.	56
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

En los trópicos, los paisajes forestales están siendo transformados rápidamente en tierras agrícolas (Laurance et al., 2014). Esta rápida transformación de las áreas naturales ha causado el reemplazamiento de los bosques, originando tanto consecuencias positivas a corto plazo para los medios de subsistencia locales, como consecuencias negativas para la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (SE) que sustentan en el largo plazo el bienestar de las comunidades (Aide et al., 2013; Balvanera et al., 2016; Gardner et al., 2009). Dichos cambios en el territorio han generando paisajes con fronteras agrícolas, definidos como mosaicos dinámicos entre áreas de bosque y tierras agropecuarias producidos por complejas relaciones socio-ecológicas (Martínez-Ramos et al., 2016; Sayer et al., 2013). Estos paisajes son mucho más que un espacio físico; son sistemas socio-ecológicos dinámicos resultado de las interacciones entre el ambiente natural (clima, geomorfología, agua, vegetación, fauna) y las comunidades locales que usan y modifican su entorno (Chazdon et al., 2009; Martín-López et al., 2017). Sin embargo, a pesar de su importancia poco se sabe sobre bajo qué condiciones pueden contribuir al mantenimiento de la biodiversidad y de múltiples servicios ecosistémicos (DeClerck et al., 2010), y cómo esto se vincula con las necesidades de los pobladores locales (Wolff et al., 2015). Es por ello, que la comprensión de los mecanismos que subyacen y impulsan los paisajes con fronteras agrícolas es un paso crucial hacia el diseño y la negociación de estrategias que aseguren un uso sustentable de la tierra, y que equilibre y mejore el mantenimiento de los servicios ecosistémicos sin comprometer la conservación de la biodiversidad (Gu y Subramanian, 2014; Martín-López et al., 2017; Martín-López y Montes, 2015; Melo et al., 2013).

En los paisajes con fronteras agrícolas se dan disyuntivas entre la conservación de la biodiversidad y los distintos tipos de servicios (provisión, regulación y culturales) que sostienen el bienestar de las comunidades locales. Cómo resultado de estas dinámicas complejas socio-ecológicas, los diferentes paisajes ofrecen paquetes de servicios ecosistémicos (es decir, porciones del territorio con capacidad de suministrar múltiples SE en el espacio y/o tiempo) (Raudsepp-Hearne et al., 2010), los cuales están asociados a distintas coberturas y usos de suelo derivadas de diferentes prácticas de manejo (Burkhard y Maes, 2017). Por ejemplo, las prácticas agropecuarias contribuyen a un aumento en determinados servicios de provisión asociados con las actividades agrícolas y ganaderas, lo que generalmente conduce a la disminución de los niveles de biodiversidad (Loreau et al., 2001), y la reducción en la oferta de servicios de regulación como la regulación de la fertilidad del suelo o la regulación de la provisión de agua (Foley et al., 2011; Trilleras et al., 2015). Estas disyuntivas varían entre paisajes y dependen de las características socio-ecológicas propias de cada sistema. El enfoque de la valoración de servicios ecosistémicos, desde la cuantificación tanto de la demanda social como de la oferta biofísica, puede ayudar a entender y reconciliar estas disyuntivas mediante la integración de diferentes tipos de conocimiento sobre la relación entre la naturaleza y las personas (Castro et al., 2014;

Costanza et al., 1997).

El análisis de la demanda social es definida como la diversidad y la cantidad de servicios que se utilizan, consumen o valoran en un espacio y tiempo determinado (Burkhard et al., 2012; Wolff et al., 2015). Ésta perspectiva ofrece la oportunidad de entender desde un enfoque sociocultural las diferentes preferencias y percepciones que las comunidades pueden tener sobre los servicios ecosistémicos y la biodiversidad desde los valores sociales, actitudes y creencias (Arias-Arévalo et al., 2017; Chan et al., 2012; Plieninger et al., 2013). Del mismo modo, identificar las razones que subyacen a estas preferencias sociales ayuda a comprender la importancia social que las comunidades locales otorgan a los servicios y así vislumbrar posibles conflictos y oportunidades en el manejo del paisaje (Castro et al., 2011; Chan et al., 2012; Tauro et al., 2018). Las herramientas de mapeo participativo permiten la integración de la preferencias y percepciones de las personas en información espacialmente explícita (Karimi et al., 2020; Klain y Chan, 2012; Pingarrón et al., 2022). Este enfoque ha sido poco utilizado en comparación con las valoraciones económicas o biofísicas, por lo que existe una creciente necesidad por la inclusión de las preferencias y percepciones sociales como un factor prioritario para el éxito en el diseño conjunto de estrategias de manejo y conservación (Martín-López et al., 2012).

Por otro lado, la oferta biofísica de servicios ecosistémicos es definida como la capacidad de un área para suministrar servicios en un tiempo determinado. Esta aproximación tiene el potencial de ser una información poderosa para el apoyo de evaluaciones de sostenibilidad del paisaje (Burkhard et al., 2014; Raudsepp-Hearne et al., 2010). El suministro de servicios está estrechamente relacionado con las condiciones geo-biofísicas, estructura, procesos y funciones del ecosistema, pero también con factores antropocéntricos vinculados a la pérdida de biodiversidad (Burkhard y Maes, 2017). Desafortunadamente, existe una falta de información en el análisis espacial de la biodiversidad y la oferta de servicios ecosistémicos a escala local (Kandziora et al., 2013; Nelson et al., 2009; Turner y Daily, 2008), por lo tanto, es considerada como una de las necesidades principales para un enfoque de evaluación integral que permita la planificación de paisajes que equilibren el mantenimiento de los servicios a largo plazo sin comprometer la conservación de la biodiversidad (Burkhard et al., 2009; De Groot, 2006).

Varios autores han sugerido la capacidad de los paisajes tropicales para ofrecer paquetes de servicios ecosistémicos (Börner y Vosti, 2013; Clec'h et al., 2016; Locatelli et al., 2014), es decir conjuntos de servicios ecosistémicos que aparecen juntos repetidamente en el espacio o tiempo (Raudsepp-Hearne et al., 2010). El análisis de los paquetes de servicios ecosistémicos en lugar de servicios individuales, permite visualizar y evaluar la relación espacial entre múltiples servicios y la biodiversidad simultáneamente (Quintas-Soriano et al., 2019; Saidi y Spray, 2018). Aunque rara vez se explora, el análisis de los paquetes de servicios ecosistémicos a partir de la demanda social permite a los responsables de la toma

de decisiones comprender mejor la relación entre los impulsores del cambio y los valores socioculturales asociados con lugares específicos (García-Nieto et al., 2013; Hamann et al., 2015; Iniesta-Arandia et al., 2014; Martín-López et al., 2012; Zoderer et al., 2019). Aunque, el análisis de los paquetes de servicios ecosistémicos a partir de la oferta servicios ecosistémicos es un tema ampliamente explorado, en el trópico húmedo las relaciones entre diferentes tipos de servicios ecosistémicos y biodiversidad aún no son claras ya que los siguen siendo escasos (Crossman et al., 2013; Malinga et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012). Por lo tanto, identificar paquetes desde la demanda social como desde la oferta biofísica es una forma eficaz para reconocer áreas caracterizadas por distintas dinámicas socioecológicas, evitar disyuntivas no deseadas y aprovechar las sinergias entre los servicios ecosistémicos y la biodiversidad (Bennett et al., 2021; Raudsepp-Hearne et al., 2010; Saidi y Spray, 2018).

La elección de la escala de análisis es compleja en el estudio de servicios ecosistémicos porque los servicios individuales y el conjunto de servicios son generados por una variedad de procesos y estructuras socioecológicas, cada una con distintas escalas espaciales. Desde el enfoque de la demanda social, las partes interesadas en diferentes escalas a menudo perciben y asignan un valor diferencial a los servicios de los ecosistemas según su contexto cultural y el impacto que tiene un servicio determinado en sus ingresos y medios de vida (Hein et al., 2016; Pingarroni et al., 2022). Mientras que desde el enfoque de la oferta biofísica se han encontrado resultados divergentes entre los servicios ecosistémicos y la biodiversidad, con correlaciones negativas y positivas, según la escala y los servicios ecosistémicos seleccionados (Cimon-Morin et al., 2013; Egoh et al., 2009; Manhães et al., 2016; Naidoo et al., 2008). Al considerar estas diferentes escalas, podemos mejorar la utilidad de las valoraciones de los servicios ecosistémicos y ayudar a tomar decisiones de gestión del paisaje más efectivas en diferentes niveles administrativos (Raudsepp-Hearne y Peterson, 2016; Saidi y Spray, 2018).

2. MARCO CONCEPTUAL

Aquí se presenta el marco conceptual integrado de la investigación doctoral basada en 3 capítulos, resultado de los conceptos abordados y sus relaciones. El concepto base es el de paisajes tropicales con fronteras agrícolas definidos como mosaicos dinámicos entre áreas de bosque y tierras agropecuarias (Martínez-Ramos et al., 2016; Sayer et al., 2013). Estos paisajes son analizados bajo el marco de los sistemas socio-ecológicos, el cual integra la complejidad de los componentes del sistema sociocultural y el sistema ecológico tomando en cuenta las relaciones que se establecen entre ellos (Bennett et al., 2009; Resilience Alliance, 2007). El sistema social, es representado por la demanda social, es decir por las percepciones, preferencias y razones de importancia diferenciales que tienen los actores locales hacia los servicios ecosistémicos (Arias-Arévalo et al., 2017), entendidos como los beneficios proporcionados por los ecosistemas a los seres humanos y a la biodiversidad (de

Groot et al., 2010). La configuración de este sistema se encuentra asociada a las diferentes decisiones de manejo que tienen repercusiones en la cobertura de bosque y usos de suelo en el paisaje (Wolff et al., 2015). El sistema ecológico, está determinado por el ecosistema, en este plano se encuentran intrínsecamente relacionados las condiciones biofísicas, la diversidad taxonómica y los procesos ecológicos del bosque tropical, pero también la composición del paisaje respecto a la cobertura de bosque y los usos de suelo que lo componen (Burkhard et al., 2012). Los elementos y configuraciones del sistema ecológico pueden mantener diferentes tipos de biodiversidad y determinar la oferta biofísica de distintos servicios (provisión, regulación y culturales) (Raudsepp-Hearne et al., 2010). Las relaciones entre ambos sistemas son complejas, lo que puede llevar a disyuntivas tanto en la demanda como en la oferta servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad (Geijzendorffer et al., 2015). Para avanzar en la conciliación de estas disyuntivas es necesario la búsqueda oportunidades para la construcción conjunta de paisajes sostenibles, que concilien el resultado de la demanda sociocultural de los actores locales sobre los servicios ecosistémicos y que también contengan el resultado de la oferta biofísica con múltiples servicios ecosistémicos, sin comprometer la conservación la biodiversidad (Cavender-Bares et al., 2015b) (Figura 1).

Paisajes con fronteras agrícolas

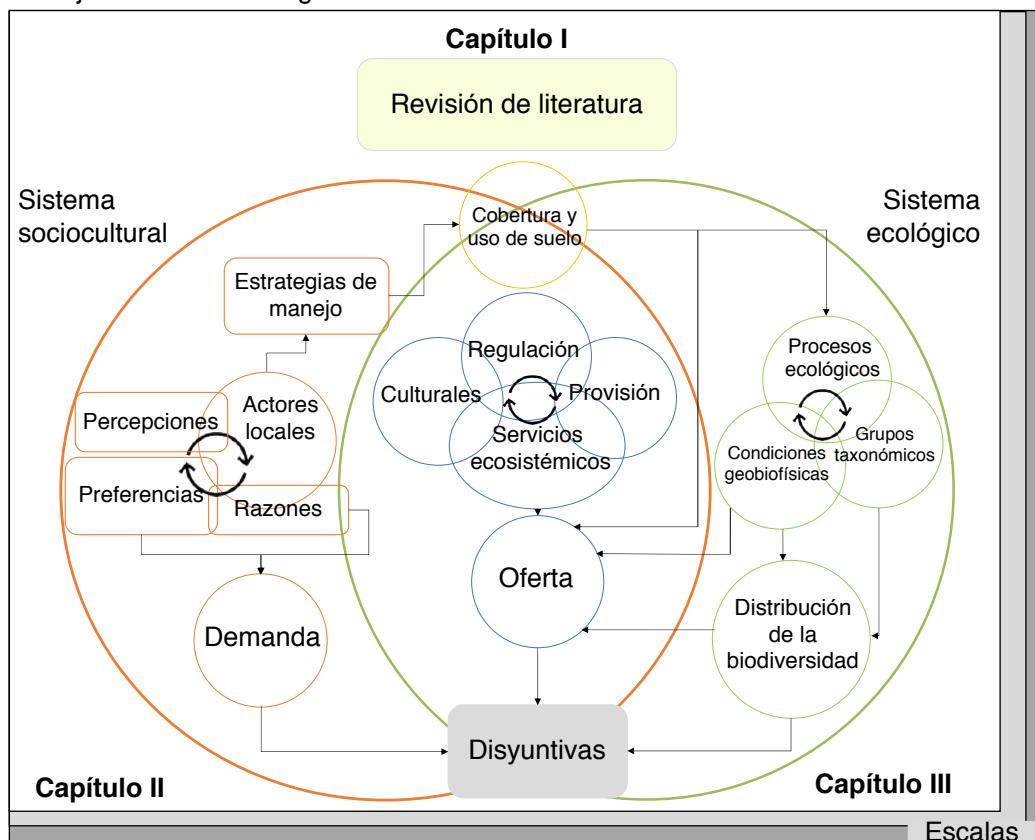


Figura 1. Esquema del marco conceptual de la investigación doctoral basada en 3 capítulos, resultado de los conceptos abordados y sus relaciones.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es analizar los patrones espaciales de la demanda sociocultural y la oferta biofísica de servicios ecosistémicos y de la biodiversidad para la búsqueda de oportunidades que concilien la producción agropecuaria, la conservación de la biodiversidad, el mantenimiento de servicios ecosistémicos y el bienestar de las comunidades en una frontera agrícola tropical.

Se plantearon los siguientes objetivos específicos para cada uno de los capítulos:

Capítulo I. Analizar los principales marcos conceptuales y metodológicos aplicados en la identificación de disyuntivas de la oferta y la demanda de servicios ecosistémicos.

Capítulo II Demanda. Analizar las preferencias, las razones asociadas y las percepciones espaciales de los servicios ecosistémicos y biodiversidad.

Capítulo III Oferta. Analizar los patrones espaciales de la oferta de múltiples servicios ecosistémicos y de la biodiversidad.

MARCO METODOLÓGICO

El marco metodológico integra las herramientas y métodos para alcanzar el objetivo general de la investigación y los 3 objetivos específicos por cada capítulo. Esta investigación trata de integrar la complejidad sociecológica de las fronteras agrícolas tropicales, es por ello que analiza la demanda sociocultural y la oferta biofísica de servicios ecosistémicos, integrando diferentes metodologías y escalas (Figura 2)

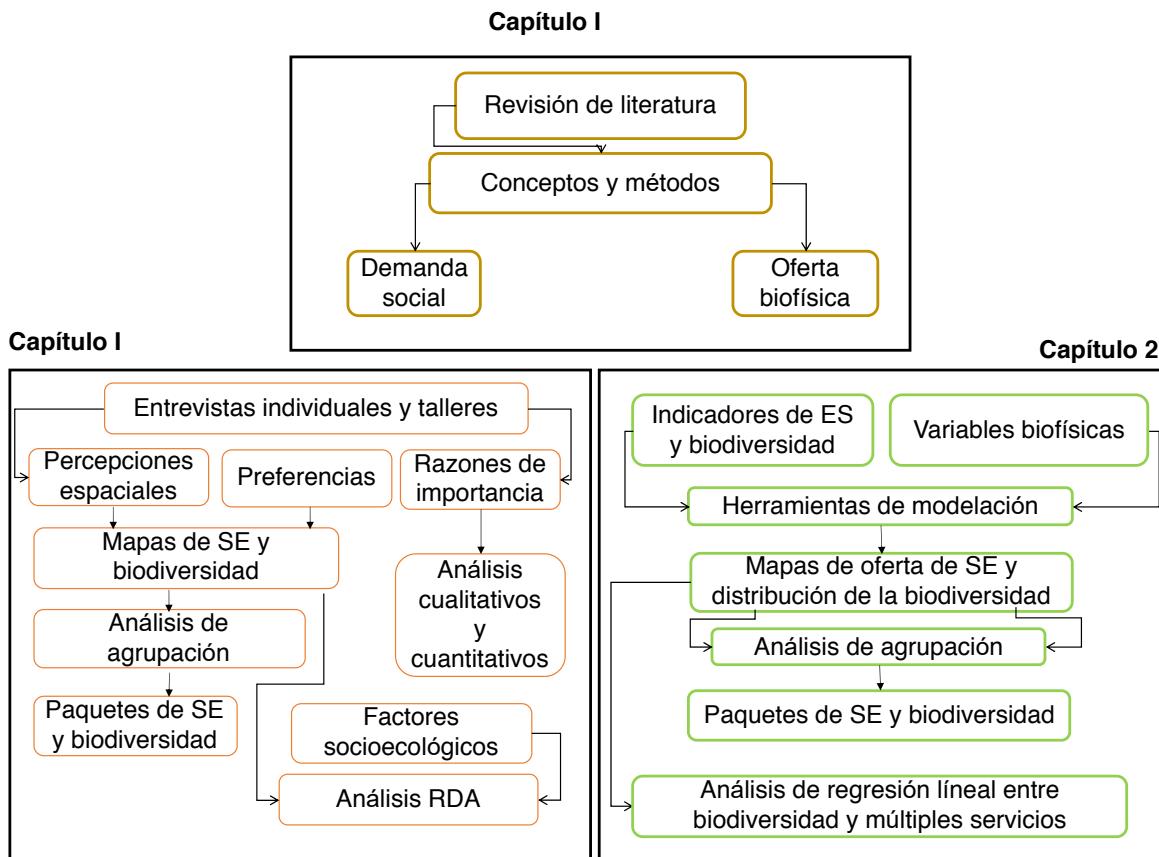


Figura 2. Esquema del marco metodológico de la investigación doctoral basada en 3 capítulos.

A continuación, se explica de manera sintética el marco metodológico que será profundizado en la descripción de cada uno de los capítulos.

CAPITULO 1. Marcos conceptuales y metodológicos para la evaluación de la demanda y oferta de servicios ecosistémicos. El objetivo de este estudio fue abarcar una amplia gama de evaluaciones de la demanda y la oferta de múltiples servicios ecosistémicos. Para ello, elegimos aquellas revisiones que cubrieran una diversidad de métodos (por ejemplo, modelos, mapeo y métodos de participación) y que incluyeran múltiples servicios en la evaluación. Se seleccionaron 8 documentos basados en los criterios de selección presentados, presentando una gama de conceptualizaciones y métodos utilizados en la evaluación de servicios ecosistémicos a diferentes escalas espaciales (Agudelo et al., 2020; Crossman et al., 2013; Geijzendorffer et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012; Saidi y Spray, 2018; Seppelt et al., 2011; Spake et al., 2017; Wolff et al., 2015). Se aplicaron análisis cualitativo a cada artículo seleccionado para determinar las múltiples conceptualizaciones y herramientas de análisis en el marco de oferta y demanda de servicios ecosistémicos.

CAPÍTULO 2. Uncovering spatial patterns of ecosystem services and biodiversity through local communities' preferences and perceptions.

Para caracterizar las preferencias socioculturales de los SE y la biodiversidad de los habitantes de Marqués de Comillas, se utilizó una metodología mixta que incluyó mapeo participativo de SE, evaluación de las preferencias jerarquizadas y análisis de los factores que explican importancia social otorgada a los SE y la biodiversidad. Se realizaron 42 entrevistas individuales y 7 talleres participativos en 6 ejidos de Marqués de Comillas. Con la información recabada se obtuvieron mapas rasters de la importancia sociocultural de 25 SE y de la biodiversidad a nivel regional y para 6 ejidos. Para entender la heterogeneidad espacial se realizó un análisis de agrupación (k-medias) que permitió conocer las áreas con paquetes de servicios similares. Por otro lado, se realizó un análisis de RDA para examinar la relación entre la importancia de los SE, la biodiversidad y las variables socio-ecológicas. Se utilizaron métodos cualitativos y cuantitativos para analizar las razones de importancia asociadas a las preferencias.

CAPÍTULO 3. Patrones espaciales de la oferta de múltiples servicios ecosistémicos y la biodiversidad: desafíos y oportunidades en una frontera agrícola tropical

Con ayuda de estudios espaciales y ecológicos ya disponibles para la zona de estudio y basados en la literatura creciente sobre mapeo de SE (Bagstad et al., 2013; Crossman et al., 2012) se cuantificará la oferta de SE y niveles de biodiversidad para la región de Marqués de Comillas. Para poder identificar los diferentes paquetes de SE, se realizará un análisis de agrupación (K- medias) que permitirá agrupar las unidades de paisaje en función de su capacidad para suministrar paquetes de servicios. Se utilizarán diagramas tipo rose-wind para visualizar los paquetes de servicios de ecosistémicos. Una vez cuantificados y mapeados los diferentes SE y la biodiversidad, se utilizará un análisis de correlación entre pares. Esta

prueba permitirá identificar las sinergias y disyuntivas entre la provisión de SE y la biodiversidad en los distintos paisajes (Raudsepp-Hearne et al., 2010). Una correlación positiva entre un par de servicios significará una sinergia mientras que una correlación negativa será identificada como una disyuntiva entre SE (Queiroz et al., 2015).

CASO DE ESTUDIO

La Selva Lacandona está ubicada en el estado de Chiapas y se divide en 5 regiones: Cañadas de Ocosingo, Cañadas de Las Margaritas, Marqués de Comillas, Comunidad Lacandona y Zona Norte. La región de Marqués de Comillas, colinda con Guatemala, cubre el 15% del territorio de la Selva Lacandona (Castillo-Santiago, 2009) y está conformada por dos municipios; Benemérito de las Américas y Marqués de Comillas (Muench, 2008). Este territorio se mantuvo deshabitado hasta los años 80 del siglo XX, cuando a través del reparto agrario se inició la colonización del trópico húmedo (De Vos, 2005) (Figura 2). La historia del manejo del uso de suelo en Marqués de Comillas es diferente de la de otros sitios de la república, debido a que familias provenientes de distintos estados, sin conocimientos ni tradición en el uso del bosque tropical húmedo, comenzaron una ocupación la desorganizada de estas tierras. Aunado a esto, la política nacional ha promovido el desarrollo de actividades agropecuarias, concentrándose en subsidios y créditos, pero prácticamente sin asistencia técnica y poca coordinación entre los programas de apoyo. Este mal manejo por parte de habitantes y autoridades ha causado, por un lado, la pérdida de la riqueza natural y por el otro, una baja eficiencia productiva y el empobrecimiento de la tierra. Los pobladores a la fecha han abandonado plantaciones de cacao, hule y especies maderables para cambiar sus tierras principalmente por potreros (Carabias et al., 2015).

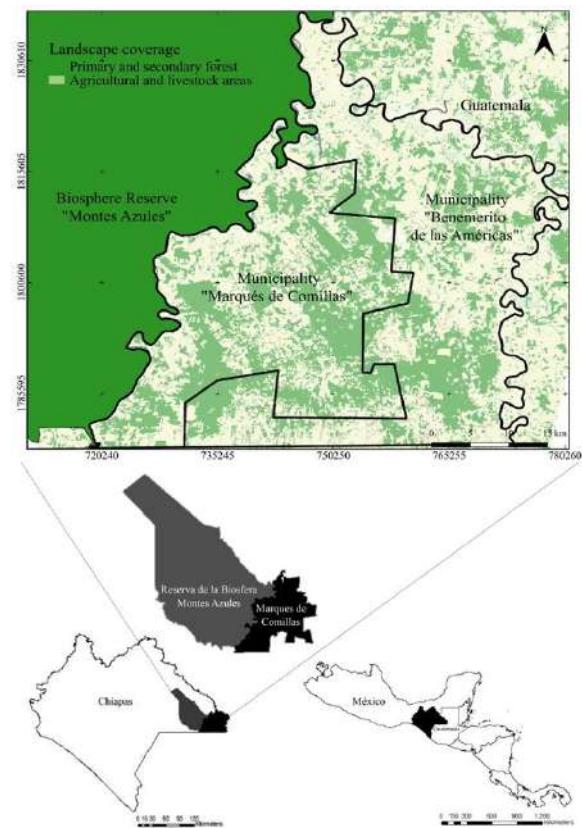


Figura 2. Localización y cobertura de la región de Marqués de Comillas, Chiapas.

En la región de Marqués de Comillas los pobladores se enfrentan grandes retos para vivir y mejorar su calidad de vida ya que hasta la fecha carecen de servicios de salud y hospitales; los servicios educativos en la zona son pocos y de pésima calidad y prácticamente no existen fuentes de empleo permanente en la zona (CONEVAL, 2014). En la actualidad, el principal manejo para el uso de suelo en la región es el cultivo de pastizales para la ganadería, además de la agricultura de temporal; sin embargo, en la zona existen aún fragmentos significativos de bosque maduro y bosque secundario (Castillo-Santiago et al., 2010) este manejo genera diversos paisajes en los que se pueden observar diferentes tipos y proporciones de coberturas (Figura 3). El tipo de actividad y el lugar donde se realizan dependen fundamentalmente de factores como la fertilidad del suelo, la existencia de vías de acceso, el tamaño de las parcelas para cada familia y la presencia de apoyos y programas impulsados por el gobierno u otras instituciones. La mayoría de los habitantes intentan utilizar el área total de sus tierras con el máximo beneficio económico, lo que impulsa a desarrollar sistemas extensivos, como la ganadería, ya que su manejo es relativamente fácil, es altamente reproducible, utiliza toda el área de la parcela y brinda estatus social (Carabias et al., 2015).



Figura 3. Fotografía en el ejido de Belisario Domínguez en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. En la imagen se pueden observar las principales diferentes coberturas características de los paisajes agroforestales: bosque maduro, bosque secundario, cultivos de maíz y potreros.

Esta problemática socio-ecológica ha transformado a la región de Marqués de Comillas en un mosaico de paisajes con diferentes fronteras agroforestales. Un estudio basado en análisis de imágenes satelitales muestra que la superficie de vegetación arbórea disminuyó casi el 50% en un lapso de 20 años (Castillo-Santiago, 2009). Durante el periodo de 1986-1997 se registró una pérdida de 38,400 ha, lo que corresponde a una tasa de deforestación de 2.3 %

anual. Para el periodo de 1997-2005 esta tasa aumentó a un valor de 4.82 %, es decir, se duplicó en menos de 10 años. Así mismo, del 83.2 % de la cobertura de bosque maduro registrado para en 1986, para el año de 2015 sólo quedaba 43.3 % (Figura 4).

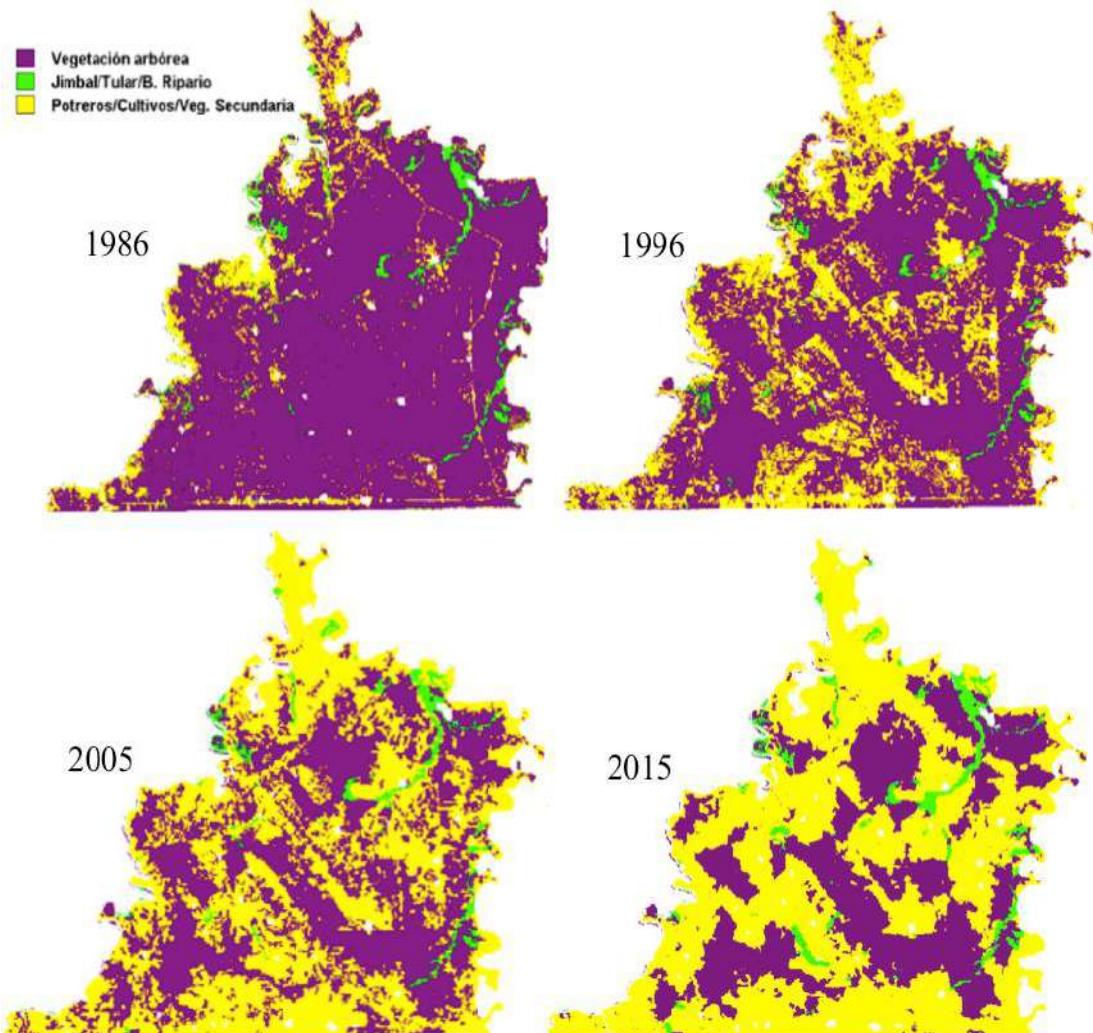


Figura 4. Cambios en la cobertura de uso de suelo en la región de Marqués de Comillas durante 29 años (Castillo-Santiago, 2009).

Literatura citada

- Agudelo, C.A.R., Bustos, S.L.H., Moreno, C.A.P., 2020. Modeling interactions among multiple ecosystem services. A critical review. *Ecol. Model.* 429, 109103. doi:10.1016/j.ecolmodel.2020.109103
- Aide, T.M., Clark, M.L., Grau, H.R., López-Carrillo, D., Levy, M.A., Redo, D., Bonilla-Moheno, M., Riner, G., Andrade-Núñez, M.J., Muñiz, M., 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45, 262–271. doi:10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x
- Arias-Arévalo, P., Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., 2017. Exploring intrinsic, instrumental, and relational values for sustainable management of social-ecological systems. *Ecol. Soc.* 22, art43. doi:10.5751/ES-09812-220443
- Bagstad, K.J., Semmens, D.J., Waage, S., Winthrop, R., 2013. A comparative assessment of decision-support tools for ecosystem services quantification and valuation. *Ecosyst. Serv.* 5, 27–39. doi:10.1016/j.ecoser.2013.07.004
- Balvanera, P., Quijas, S., Martín-López, B., Barrios, E., Dee, L., Isbell, F., Durance, I., White, P., Blanchard, R., Groot, R. de, 2016. The Links Between Biodiversity and Ecosystem Services, en: *Routledge Handbook of Ecosystem Services*. Routledge, New York, NY : Routledge, 2016., pp. 45–61. doi:10.4324/9781315775302-5
- Bennett, E.M., Baird, J., Baulch, H., Chaplin-Kramer, R., Fraser, E., Loring, P., Morrison, P., Parrott, L., Sherren, K., Winkler, K.J., Cimon-Morin, J., Fortin, M.-J., Kurylyk, B.L., Lundholm, J., Poulin, M., Rieb, J.T., Gonzalez, A., Hickey, G.M., Humphries, M., Bahadur KC, K., Lapen, D., 2021. Ecosystem services and the resilience of agricultural landscapes, en: *Advances in Ecological Research*. pp. 1–43. doi:10.1016/bs.aecr.2021.01.001
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x
- Börner, J., Vosti, S.A., 2013. Managing tropical forest ecosystem services: an overview of options, en: Muradian, R., Rival, L. (Eds.), *Governing the Provision of Ecosystem Services*, Studies in Ecological Economics. Springer Netherlands, Dordrecht. doi:10.1007/978-94-007-5176-7
- Burkhard, B., Kandziora, M., Hou, Y., Müller, F., 2014. Ecosystem service potentials, flows and demands-concepts for spatial localisation, indication and quantification. *Landsc. Online* 34, 1–32. doi:10.3097/LO.201434
- Burkhard, B., Kroll, F., Müller, F., Windhorst, W., 2009. Landscapes' capacities to provide ecosystem services - A concept for land-cover based assessments. *Landsc. Online* 15, 1–22. doi:10.3097/LO.200915
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., Müller, F., 2012. Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecol. Indic.* 21, 17–29. doi:10.1016/j.ecolind.2011.06.019
- Burkhard, B., Maes, J., 2017. *Mapping Ecosystem Services*, Advanced Books. Pensoft Publishers, Sofía. doi:10.3897/ab.e12837
- Carabias, J., De la Maza, J., Cadena, R., 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. Natura y Ecosistemas Mexicanos, México.
- Castillo-Santiago, M., 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis de doctorado (Ciencias Biológicas). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Castillo-Santiago, M.A., Ricker, M., De Jong, B.H.J., 2010. Estimation of tropical forest structure from spot-5 satellite images. *Int. J. Remote Sens.* 31, 2767–2782. doi:10.1080/01431160903095460
- Castro, A.J., Martín-López, B., García-Llorente, M., Aguilera, P.A., López, E., Cabello, J., 2011. Social preferences regarding the delivery of ecosystem services in a semiarid Mediterranean region. *J. Arid Environ.* 75, 1201–1208. doi:10.1016/j.jaridenv.2011.05.013
- Castro, A.J., Verburg, P.H., Martín-López, B., García-Llorente, M., Cabello, J., Vaughn, C.C., López, E., 2014. Ecosystem service trade-offs from supply to social demand: A landscape-scale spatial analysis. *Landsc. Urban Plan.* 132, 102–110. doi:10.1016/j.landurbplan.2014.08.009
- Cavender-Bares, J., Polasky, S., King, E., Balvanera, P., 2015. A sustainability framework for assessing trade-offs in ecosystem services. *Ecol. Soc.* 20, art17. doi:10.5751/ES-06917-200117
- Chan, K.M.A., Satterfield, T., Goldstein, J., 2012. Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecol. Econ.* 74, 8–18. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.11.011
- Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Komar, O., Griffith, D.M., Ferguson, B.G., Martínez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., van Breugel, M., Philpott, S.M., 2009. Beyond Reserves: A Research Agenda for

- Conserving Biodiversity in Human-modified Tropical Landscapes. *Biotropica* 41, 142–153. doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00471.x
- Cimon-Morin, J., Darveau, M., Poulin, M., 2013. Fostering synergies between ecosystem services and biodiversity in conservation planning: A review. *Biol. Conserv.* 166, 144–154. doi:10.1016/j.biocon.2013.06.023
- Clec'h, S., Le, Oszwald, J., Decaens, T., Desjardins, T., Dufour, S., Grimaldi, M., Jegou, N., Lavelle, P., 2016. Mapping multiple ecosystem services indicators: Toward an objective-oriented approach. *Ecol. Indic.* 69, 508–521. doi:10.1016/j.ecolind.2016.05.021
- CONEVAL, 2014. Medición de la pobreza. Estados Unidos Mexicanos. Evolución de la pobreza y pobreza extrema nacional y en entidades federativas, 2010, 2012 y 2014.
- Costanza, R., D'Arge, R., de Groot, R., 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. doi:10.1038/387253a0
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., 2012. Quantifying and mapping ecosystem services. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 1–4. doi:10.1080/21513732.2012.695229
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., Drakou, E.G., Martín-López, B., McPhearson, T., Boyanova, K., Alkemade, R., Egoh, B., Dunbar, M.B., Maes, J., 2013. A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 4, 4–14. doi:10.1016/j.ecoser.2013.02.001
- De Groot, R., 2006. Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes. *Landsc. Urban Plan.* 75, 175–186. doi:10.1016/j.landurbplan.2005.02.016
- 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. *Ecol. Complex.* 7, 260–272. doi:10.1016/j.ecocom.2009.10.006
- De Vos, J., 2005. Viaje al Desierto de la Soledad: un retrato hablado de la Selva Lacandona, México. Centro de investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México.
- DeClerck, F.A.J., Chazdon, R.L., Holl, K.D., Milder, J.C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A., Imbach, P., Canet, L., Ramos, Z., 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biol. Conserv.* 143, 2301–2313. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.026
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Bode, M., Richardson, D.M., 2009. Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biol. Conserv.* 142, 553–562. doi:10.1016/j.biocon.2008.11.009
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. doi:10.1038/nature10452
- García-Nieto, A.P., García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I., Martín-López, B., 2013. Mapping forest ecosystem services: From providing units to beneficiaries. *Ecosyst. Serv.* 4, 126–138. doi:10.1016/j.ecoser.2013.03.003
- Gardner, T.A., Barlow, J., Chazdon, R.L., Ewers, R.M., Harvey, C.A., Peres, C.A., Sodhi, N.S., 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecol. Lett.* 12, 561–582. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x
- Geijzendorffer, I.R., Martín-López, B., Roche, P.K., 2015. Improving the identification of mismatches in ecosystem services assessments. *Ecol. Indic.* 52, 320–331. doi:10.1016/j.ecolind.2014.12.016
- Gu, H., Subramanian, S.M., 2014. Drivers of Change in Socio-Ecological Production Landscapes: Implications for Better Management. *Ecol. Soc.* 19, art41. doi:10.5751/ES-06283-190141
- Hamann, M., Biggs, R., Reyers, B., 2015. Mapping social–ecological systems: Identifying ‘green-loop’ and ‘red-loop’ dynamics based on characteristic bundles of ecosystem service use. *Glob. Environ. Chang.* 34, 218–226. doi:10.1016/j.gloenvcha.2015.07.008
- Hein, L., van Koppen, C.S.A. (Kris), van Ierland, E.C., Leidekker, J., 2016. Temporal scales, ecosystem dynamics, stakeholders and the valuation of ecosystems services. *Ecosyst. Serv.* 21, 109–119. doi:10.1016/j.ecoser.2016.07.008
- Iniesta-Arandia, I., Garcia-Llorente, M., Aguilera, P.A., Montes, C., Martín-López, B., 2014. Socio-cultural valuation of ecosystem services: uncovering the links between values, drivers of change, and human well-being. *Ecol. Econ.* 108, 36–48. doi:10.1016/j.ecolecon.2014.09.028

- Kandziora, M., Burkhard, B., Müller, F., 2013. Mapping provisioning ecosystem services at the local scale using data of varying spatial and temporal resolution. *Ecosyst. Serv.* 4, 47–59. doi:10.1016/j.ecoser.2013.04.001
- Karimi, A., Yazdandad, H., Fagerholm, N., 2020. Evaluating social perceptions of ecosystem services, biodiversity, and land management: Trade-offs, synergies and implications for landscape planning and management. *Ecosyst. Serv.* 45, 101188. doi:10.1016/j.ecoser.2020.101188
- Klain, S.C., Chan, K.M.A., 2012. Navigating coastal values: Participatory mapping of ecosystem services for spatial planning. *Ecol. Econ.* 82, 104–113. doi:10.1016/j.ecolecon.2012.07.008
- Laurance, W.F., Sayer, J., Cassman, K.G., 2014. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends Ecol. Evol.* 29, 107–116. doi:10.1016/j.tree.2013.12.001
- Locatelli, B., Imbach, P., Wunder, S., 2014. Synergies and trade-offs between ecosystem services in Costa Rica. *Environ. Conserv.* 41, 27–36. doi:10.1017/S0376892913000234
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* (80-.). 294, 804–808. doi:10.1126/science.1064088
- Malinga, R., Gordon, L.J., Jewitt, G., Lindborg, R., 2015. Mapping ecosystem services across scales and continents – A review. *Ecosyst. Serv.* 13, 57–63. doi:10.1016/j.ecoser.2015.01.006
- Manhães, A.P., Mazzochini, G.G., Oliveira-Filho, A.T., Ganade, G., Carvalho, A.R., 2016. Spatial associations of ecosystem services and biodiversity as a baseline for systematic conservation planning. *Divers. Distrib.* 22, 932–943. doi:10.1111/ddi.12459
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Amo, D.G. Del, Gómez-Bagethun, E., Oteros-Rozas, E., Palacios-Agundez, I., Willaarts, B., González, J.A., Santos-Martín, F., Onaindia, M., López-Santiago, C., Montes, C., 2012. Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PLoS One* 7, e38970. doi:10.1371/journal.pone.0038970
- Martín-López, B., Montes, C., 2015. Restoring the human capacity for conserving biodiversity: a social–ecological approach. *Sustain. Sci.* 10, 699–706. doi:10.1007/s11625-014-0283-3
- Martín-López, B., Palomo, I., García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I., Castro, A.J., García Del Amo, D., Gómez-Bagethun, E., Montes, C., 2017. Delineating boundaries of social-ecological systems for landscape planning: A comprehensive spatial approach. *Land use policy* 66, 90–104. doi:10.1016/j.landusepol.2017.04.040
- Martínez-Harms, M.J., Balvanera, P., 2012. Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 17–25.
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., Bongers, F., 2016. Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica* 48, 745–757. doi:10.1111/btp.12382
- Melo, F.P.L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M., 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 28, 462–468. doi:10.1016/j.tree.2013.01.001
- Mouchet, M.A., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S., 2014. An interdisciplinary methodological guide for quantifying associations between ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 28, 298–308. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.07.012
- Muench, P., 2008. Libro blanco de la selva. EPYPSA-Prodesis-Sedesol., México.
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R., Ricketts, T.H., 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* doi:10.1073/pnas.0707823105
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. doi:10.1890/080023
- Pingarroni, A., Castro, A.J., Gambi, M., Bongers, F., Kolb, M., García-Frapolli, E., Balvanera, P., 2022. Uncovering spatial patterns of ecosystem services and biodiversity through local communities' preferences and perceptions. *Ecosyst. Serv.* 56, 101436. doi:10.1016/j.ecoser.2022.101436
- Plieninger, T., Dijks, S., Oteros-Rozas, E., Bieling, C., 2013. Assessing, mapping, and quantifying cultural ecosystem services at community level. *Land use policy* 33, 118–129. doi:10.1016/j.landusepol.2012.12.013
- Queiroz, C., Meacham, M., Richter, K., Norström, A. V., Andersson, E., Norberg, J., Peterson, G., 2015. Mapping bundles of ecosystem services reveals distinct types of multifunctionality within a Swedish landscape. *Ambio* 44, 89–101. doi:10.1007/s13280-014-0601-0

- Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M., Norström, A., Meacham, M., Peterson, G., Castro, A.J., 2019. Integrating supply and demand in ecosystem service bundles characterization across Mediterranean transformed landscapes. *Landsc. Ecol.* 34, 1619–1633. doi:10.1007/s10980-019-00826-7
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., 2016. Scale and ecosystem services: how do observation, management, and analysis shift with scale—lessons from Québec. *Ecol. Soc.* 21, art16. doi:10.5751/ES-08605-210316
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. doi:10.1073/pnas.0907284107
- Resilience Alliance, 2007. Assessing resilience in Social-Ecological Systems: Supplementary Notes to the Practitioners Workbook, version 1. ed. Resilience Alliance.
- Saidi, N., Spray, C., 2018. Ecosystem services bundles: challenges and opportunities for implementation and further research. *Environ. Res. Lett.* 13, 113001. doi:10.1088/1748-9326/aae5e0
- Sayer, J., Sunderland, T., Ghazoul, J., Pfund, J.-L., Sheil, D., Meijaard, E., Venter, M., Boedhihartono, A.K., Day, M., Garcia, C., van Oosten, C., Buck, L.E., 2013. Ten principles for a landscape approach to reconciling agriculture, conservation, and other competing land uses. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 8349–8356. doi:10.1073/pnas.1210595110
- Seppelt, R., Dormann, C.F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., Schmidt, S., 2011. A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *J. Appl. Ecol.* 48, 630–636. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01952.x
- Spake, R., Lasseur, R., Crouzat, E., Bullock, J.M., Lavorel, S., Parks, K.E., Schaafsma, M., Bennett, E.M., Maes, J., Mulligan, M., Mouchet, M., Peterson, G.D., Schulp, C.J.E., Thuiller, W., Turner, M.G., Verburg, P.H., Eigenbrod, F., 2017. Unpacking ecosystem service bundles: Towards predictive mapping of synergies and trade-offs between ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 47, 37–50. doi:10.1016/j.gloenvcha.2017.08.004
- Tauro, A., Gómez-Baggethun, E., García-Frapolli, E., Lazos Chavero, E., Balvanera, P., 2018. Unraveling heterogeneity in the importance of ecosystem services: individual views of smallholders. *Ecol. Soc.* 23, art11. doi:10.5751/ES-10457-230411
- Trilleras, J.M., Jaramillo, V.J., Vega, E. V., Balvanera, P., 2015. Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agric. Ecosyst. Environ.* 211, 133–144. doi:10.1016/j.agee.2015.06.011
- Turner, R.K., Daily, G.C., 2008. The Ecosystem Services Framework and Natural Capital Conservation. *Environ. Resour. Econ.* 39, 25–35. doi:10.1007/s10640-007-9176-6
- Wolff, S., Schulp, C.J.E., Verburg, P.H., 2015. Mapping ecosystem services demand: A review of current research and future perspectives. *Ecol. Indic.* 55, 159–171. doi:10.1016/j.ecolind.2015.03.016
- Zoderer, B.M., Tasser, E., Carver, S., Tappeiner, U., 2019. Stakeholder perspectives on ecosystem service supply and ecosystem service demand bundles. *Ecosyst. Serv.* 37, 100938. doi:10.1016/j.ecoser.2019.100938

MARCOS CONCEPTUALES Y METODOLÓGICOS PARA LA EVALUACIÓN DE LA DEMANDA Y OFERTA DE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

Aline Pingarroni

RESUMEN

En las últimas décadas se ha reconocido cada vez más las relaciones complejas que existen entre los seres humanos y la naturaleza. Desde entonces se han conceptualizado y aplicado distintos enfoques que buscan analizar de manera integral las cualidades, cantidades, escalas espaciales y dinámicas de la dimensión sociocultural y de la dimensión ecológica de los sistemas socioecológicos. Uno de estos enfoques es el estudio de las interacciones entre la oferta y la demanda de los servicios ecosistémicos y la biodiversidad en términos de *trade-offs* o *mismatches*. Este ensayo, busca entender y discutir los principales marcos conceptuales y metodológicos que se han aplicado en la evaluación integral de sistemas socio-ecológicos en términos de *trade-offs* y *mismatches* de servicios ecosistémicos basado en la literatura más relevante sobre el tema. La revisión literaria resume la gama de enfoques y de aproximaciones metodológicas para la valoración de la oferta y la demanda SE, y la detección de *trade-offs* y *mismatches* a diferentes escalas. Finalmente, este trabajo propone un marco de evaluación para la generación de estrategias para la conservación de la biodiversidad.

1. INTRODUCCIÓN

El concepto de servicios ecosistémicos (SE) ha sido clave en la ciencia de la sostenibilidad alrededor del mundo y ha ganado importancia entre científicos, generadores de políticas ambientales y manejadores gracias a su utilidad transversal en la comprensión y comunicación de la relación humano-natural (Costanza et al., 2017; Nahlik et al., 2012). Las iniciativas internacionales, como la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio ((Millennium Ecosystem Assessment) MEA, 2005), la Economía de los Ecosistemas y la Biodiversidad (TEEB, 2010) y la Plataforma Intergubernamental sobre Biodiversidad y Servicios de los Ecosistemas (IPBES), han contribuido significativamente al desarrollo de marcos conceptuales y metodológicos interdisciplinarios que aborden las diferentes dimensiones de valor de los ecosistemas en el bienestar humano.

Uno de los principales desafíos para sostenibilidad, es el desarrollo de un marco que analice el valor multidimensional de los servicios ecosistémicos. Es decir, un marco que integre la complejidad de los componentes del sistema social y del sistema ecológico tomando en cuenta las relaciones entre ellos (Bennett et al., 2009; Resilience Alliance, 2007). Es por ello, que autores han señalado la importancia de identificar la capacidad del ecosistema para suministrar servicios (oferta) (Raudsepp-Hearne et al., 2010) y las necesidades de las personas (demanda) (Chan et al., 2012), destacando que el estado de un servicio ecosistémico no solo depende de las propiedades propias del ecosistema, sino también de las necesidades sociales (Figura 1) (Bennett et al., 2009; Burkhard et al., 2012; García-Llorente et al., 2015). A nivel mundial, la demanda de ciertos servicios ecosistémicos está aumentando rápidamente

a medida que aumentan las poblaciones y los niveles de vida (Steffen et al., 2011), lo que tiene repercusiones en la capacidad de los ecosistemas para el suministro de servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad (Oliver et al., 2015b; Power, 2010).

Las asociaciones entre la oferta y la demanda de SE pueden ser complejas cuando la demanda sociocultural es insatisfecha y el flujo de SE puede ser afectado por cambios en el manejo y uso de suelo, comprometiendo la capacidad de los paisajes para el mantenimiento de la biodiversidad que sustenta la provisión futura de los servicios (Castro et al., 2014; Wei et al., 2017). Por lo que, existen diferentes enfoques su estudio en el paisaje ya sea en términos de *tradeoffs* o de *mismatches* (Geijzendorffer et al., 2015). La construcción de la sustentabilidad a nivel mundial y local descansa en el entendimiento y el diseño de estrategias de manejo que disminuya los posibles conflictos entre la oferta y demanda de SE y que asuman el importante papel de la biodiversidad en el mantenimiento del bienestar de las comunidades (Bennett et al., 2009; Cavender-Bares et al., 2015a).

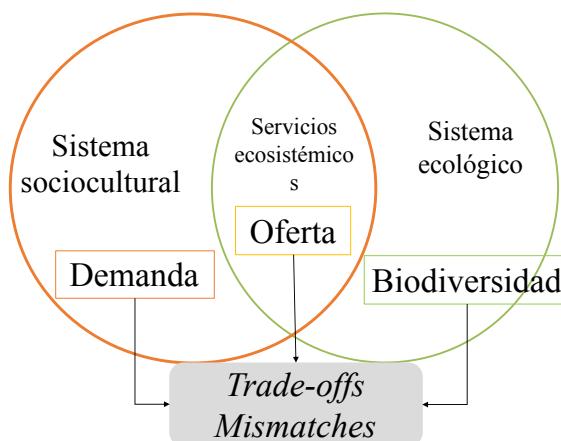


Figura 1. Esquema del marco conceptual de la investigación utilizado en el ensayo (Bennett et al., 2009).

2. METÓDOS

El objetivo de este estudio no fue realizar una revisión exhaustiva de artículos, sino abarcar una amplia gama de evaluaciones de la demanda y oferta de múltiples servicios ecosistémicos. Para la selección de artículos elegimos aquellas revisiones que cubrieran una diversidad de métodos (por ejemplo, modelos, mapeo y métodos de participación) e incluir múltiples servicios en la evaluación. Se seleccionaron 8 documentos basados en los criterios de selección presentados, presentando una gama de conceptualizaciones y métodos utilizados en la evaluación de servicios ecosistémicos a diferentes escalas espaciales (Agudelo et al., 2020; Crossman et al., 2013; Geijzendorffer et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012; Saidi y Spray, 2018; Seppelt et al., 2011; Spake et al., 2017; Wolff et al., 2015). Se aplicó un

análisis cualitativo a cada artículo seleccionado para determinar la múltiples conceptualizaciones y herramientas de análisis en el marco de oferta y demanda de servicios ecosistémicos.

3. CONCEPTUALIZACIÓN DE DEMANDA SOCIOCULTURAL DE SE

Analizar el efecto de los ecosistemas y la biodiversidad en el bienestar humano, es fundamental en las evaluaciones de servicios ecosistémicos, por ello es necesario comprender las formas en que la sociedad se beneficia de la naturaleza (Castro-Martínez et al., 2013; Menzel y Teng, 2010). Las principales barreras para el manejo integral del ecosistema se pueden atribuir a la participación diferentes grupos de interesados, los cuales pueden tener diferentes preferencias y valores acerca de los servicios (García-Llorente et al., 2012; King et al., 2015; Martín-López et al., 2012), acceso diferencial a los servicios por los patrones espaciales o temporales (Bagstad et al., 2014; Laterra et al., 2012) y relaciones de poder que determinan el acceso y el manejo sobre los servicios ecosistémicos (Felipe-Lucia et al., 2015b).

El sistema social a menudo es estudiado desde la valoración de la demanda de servicios ecosistémicos. La conceptualización actual de la demanda ha estado sujeta a diferentes enfoques (Apéndice I) (Baró et al., 2016; Burkhard et al., 2012; Felipe-Lucia et al., 2015a; Wolff et al., 2015). El primer enfoque define a la demanda como "la suma de todos los bienes y servicios ecosistémicos actualmente consumidos o utilizados en un área particular durante un período de tiempo determinado" (Burkhard et al., 2012). Esta definición se encuentra directamente relacionada con la capacidad de un sitio para ofrecer determinados servicios ecosistémicos. Bajo este enfoque, la valoración de la demanda se realiza a partir del equilibrio entre la oferta y la demanda, es decir, se basa en el consumo o uso directo de los productos finales. El segundo enfoque, brinda una definición más amplia ya que la demanda no se encuentra limitada por la oferta de servicios, sino que incluso puede rebasarla. Y puede ser expresada por las partes interesadas a través de las preferencias (Schröter et al., 2014), deseos (Villamagna et al., 2013) o a través de la disposición real de obtener un servicio (Geijzendorffer et al., 2015). En esta perspectiva, los valores hacia los SE pueden ser asignados para un bien común o bien para el disfrute de las generaciones futuras, y no necesariamente implica la intención de beneficiarse realmente de su uso o consumo directo (Wolff et al., 2015). Ambos enfoques son importantes, ya que tanto el uso directo, como las preferencias y los deseos sobre los SE recaen en las decisiones de manejo que configuran en el presente y en el futuro la oferta de servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad.

4. MÉTODOS DE EVALUACIÓN DE LA DEMANDA DESDE UN ENFOQUE NO MONETARIO

La valoración de la demanda desde la perspectiva sociocultural, es decir bajo un enfoque no monetario es limitada (Martín-López et al., 2012). Sin embargo, este enfoque está ganando cada vez más atención como un medio para valorar los beneficios no materiales y para

enfatizar en la pluralidad de valores que puede tener un servicio (Chan et al., 2012; Scholte et al., 2015). Esta perspectiva ofrece la oportunidad de entender desde un enfoque sociocultural las preferencias con respecto a los SE desde los valores humanos, uso, goce, actitudes y creencias, y el valor en el que los aspectos morales, éticos, históricos o sociales que juegan un papel importante en el manejo de los ecosistemas (Arias-Arévalo et al., 2017; Chan et al., 2012; Plieninger et al., 2013).

La valoración sociocultural de los servicios ecosistémicos incluye todos los métodos no monetarios, y reconoce los valores de los ecosistemas y de la biodiversidad, la identidad local, o el conocimiento ecológico local (Arias-Arévalo et al., 2018). Estos valores van más allá del dominio de la lógica económica y por lo tanto, abarcan diferentes dimensiones del bienestar humano, como las relaciones sociales, la salud, la seguridad y la libertad de elección y acción (Kumar y Kumar, 2008). Las técnicas de valoración económica, si bien han sido de mucha utilidad para la evaluación de los ecosistemas (De Groot et al., 2012), tienen bastantes limitantes en integrar las diferentes motivaciones, como el valor intrínseco relacionado con las especies o los ecosistemas, sobre todo en los sitios que albergan una gran riqueza cultural (Chan et al., 2006).

Los valores de la demanda sociocultural relativa a los servicios ecosistémicos o al valor de la biodiversidad pueden ser explorados por medio de técnicas cualitativas y cuantitativas, las cuales permiten analizar la demanda de manera individual o colectivamente (Scholte et al., 2015; Wolff et al., 2015).

Scholte et al., (2015) describen siete técnicas metodológicas para la obtención de datos sobre la demanda sociocultural: (i) aproximación mediante la observación, (ii) investigación documental, (iii) basado en expertos, (iv) entrevistas de profundidad, (v) grupos focales, (vi) cuestionarios y (vii) mapeo (Apéndice II). La primera técnica es la aproximación mediante la observación, la cual consiste en presenciar directamente las acciones y el comportamiento de las personas en el medio donde se desarrollan y se divide en tres aproximaciones, observación estructurada, no estructurada (Tzoulas y James, 2010) y participativa (Calvet-Mir et al., 2012). Este método es muy flexible en la práctica y ha sido utilizado en su mayoría para la valoración de servicios ecosistémicos culturales, sin embargo, tanto la obtención de datos como su análisis requiere de tiempo y puede ser compleja. En la segunda técnica, los valores de los SE se obtienen por medio de documentos, imágenes u otras formas preexistentes (Beck et al., 2010). La investigación documental puede tener un enfoque mecanicista (Everard et al., 2010) o interpretativo (Ostwald et al., 2013) y resulta un método de bajo costo con la posibilidad de tener amplitud en el tiempo y en el espacio, pero con las limitantes como la poca disponibilidad de datos y problemas para validar la confiabilidad de los mismos. La tercera técnica, consiste en obtener valores reflejados o declarados de la demanda sociocultural mediante un panel de expertos en el tema (Edwards et al., 2012). Esta técnica tiene como ventaja que puede realizarse a un bajo costo y permite el manejo de tecnicismos

o jerga específica. Por otro lado, es fundamental la elección adecuada del panel para evitar sesgos, además, de que no es la mejor técnica si se desea reflejar valores compartidos. La cuarta técnica, consiste en realizar entrevistas de profundidad diseñadas con preguntas interrogativas, que son respondidas libremente. Las entrevistas puede ser estructuradas, no estructuradas y semi-estructuradas (Christie et al., 2012). Esta técnica tiene flexibilidad y permite mayor compresión sobre cómo son valorados los servicios, gracias su naturaleza interactiva y reflexiva, sin embargo, requiere tiempo y por lo tanto puede que la muestra no sea significativa. Para la quinta técnica se requiere de discusiones y reflexiones de grupos focales, ya sea por medio de talleres, por el desarrollo de evaluaciones rurales o por jurados ciudadanos existentes. Bajo esta técnica los entrevistados tienen la libertad discutir el problema con los miembros del grupo por lo que es posible capturar valores compartidos. Para la realización de este método es necesario que el moderador tenga experiencia para así evitar efectos de polarización de opiniones entre los participantes o que ciertos miembros tomen el control de la discusión (Spash y Vatn, 2006). Los cuestionarios son otra técnica utilizada en la valoración de la demanda sociocultural y consiste en la ordenación de los servicios ya sea recibiendo un cierto valor como la escala de Likert o se clasifican según su importancia (Schmidt et al., 2017). Bajo este método es posible realizar un análisis de tipo cuantitativo con un número considerable de muestra, sin embargo, tiene poca o casi nula flexibilidad durante las entrevistas y puede ser costoso. Las principales aproximaciones son mediante las entrevistas cara a cara o el método de Q. La séptima y última aproximación es el mapeo de la demanda, que consiste en la representación visual de los SE desde contexto geográfico y espacial determinado (Wolff et al., 2015). Esta técnica está siendo cada vez más utilizada ya que tiene la ventaja de hacer espacialmente explícita la demanda, lo cual permite vislumbrar asociaciones entre la oferta y la demanda de SE en el paisaje (Castro-Martínez et al., 2013; Geijzendorffer et al., 2015; Wei et al., 2017). Para esta técnica existen aproximaciones bajo enfoques empíricos, participativos y basados en expertos, como desventaja es necesario que los participantes cuenten con cierta familiaridad espacial para evitar sesgos (van Berkel y Verburg, 2014).

5. CONCEPTUALIZACIÓN DE LA OFERTA BIOFÍSICA DE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

Una de las aproximaciones más utilizada en la evaluación de los servicios ecosistémicos es el análisis de la oferta biofísica. La definición más simple es tal vez, la capacidad de un área para suministrar servicios ecosistémicos en un tiempo determinado (Burkhard et al., 2014; Mouchet et al., 2014; Raudsepp-Hearne et al., 2010). Este concepto puede ser más específico, por ejemplo, la oferta potencial ha sido definida como el rendimiento máximo hipotético de los servicios ecosistémicos en un espacio y tiempo determinado (Burkhard et al., 2012) y se encuentra determinada por las características geofísicas y ecológicas del ecosistema (Geijzendorffer et al., 2015). A diferencia de la oferta manejada, que es la combinación de la oferta potencial y el impacto de las intervenciones humanas (Geijzendorffer et al., 2015). Otros autores definen la oferta en términos de la capacidad de suministro de SE, entendido como el potencial en el largo plazo de los ecosistemas para

proporcionar servicios de manera sostenible, bajo la gestión actual del ecosistema (Apéndice I) (Mouchet et al., 2014; Schröter et al., 2014; Villamagna et al., 2013; Wei et al., 2017).

La oferta de SE está estrechamente relacionada con las condiciones geo-biofísicas, estructura, procesos y funciones del ecosistema, pero también factores antropocéntricos vinculados a la pérdida de biodiversidad (Burkhard y Maes, 2017; Spangenberg et al., 2014). La oferta de SE refleja la capacidad de los ecosistemas para proporcionar servicios apreciados por los humanos de una manera sostenible, independientemente de si realmente son consumidos o usados (Martínez-Harms y Balvanera, 2012). Para los servicios de provisión la información de las características biofísicas son la fuente de los principales indicadores para su cuantificación, para el caso de los servicios culturales la medición de la oferta en la mayoría de los casos es más compleja ya que depende de una combinación de condiciones biofísicas y sociales y para la cuantificación de la oferta de servicios de regulación el gran reto es la compresión y medición de los procesos ecosistémicos (Villamagna et al., 2013).

6. MÉTODOS DE EVALUACIÓN DE LA OFERTA BIOFÍSICA DE SE

Cada vez se ha reconocido más la necesidad del uso de unidades espacialmente explícitas para cuantificar los servicios ecosistémicos (Crossman et al., 2012; Tallis y Polasky, 2009). La oferta de SE es espacialmente explícita y puede diferir geográficamente por lo tanto el mapeo del suministro de SE es una herramienta útil para cuantificar y entender su distribución (Fisher et al., 2009).

Varias aproximaciones metodológicas se han utilizado para la evaluación de la oferta espacial de servicios ecosistémicos (Crossman et al., 2013; Egoh et al., 2012; Martínez-Harms y Balvanera, 2012). Martínez-Harms y Balvanera (2012), lo resumen en 5 categorías (Apéndice III): (i) tablas de consulta, (ii) conocimiento experto, (iii) relaciones causales, (iv) extrapolación de datos primarios y (v) modelos de regresión. (i) Las tablas de consulta tienen la flexibilidad de utilizar datos secundarios de estudios previos en diferentes sitios y escalas, esta metodología ha sido útil para el mapeo de servicios de regulación a escala globales (Naidoo et al., 2008), sin embargo, las estimaciones pueden estar asociadas a errores de uniformidad espacial. (ii) En el caso del enfoque de conocimiento de expertos, las variables ambientales son clasificadas en categorías por un panel de expertos según el potencial conocido para suministrar SE, esta evaluación tiene la ventaja de ser rápida y potente al combinar el conocimiento de los expertos. Su utilización se ha centrado en el mapeo de servicios culturales (Nahuelhual et al., 2014) y de regulación (Swetnam et al., 2011). (iii) El enfoque de mapeo por relaciones causales es uno de los más utilizados (Martínez-Harms y Balvanera, 2012) y se basa en el conocimiento documentado de la relación entre variables ambientales y el suministro de SE, por lo que es fundamental el correcto entendimiento de las variables biofísicas y sociales para generar modelos efectivos. Tiene como ventaja ser un método rápido que mejora el ajuste del modelo cuando no hay datos primarios disponibles, además, de que una vez establecido el modelo este puede aplicarse a otros sitios con

condiciones ambientales similares. Este enfoque ha sido utilizado principalmente en la evaluación de SE de regulación (Bai et al., 2011), provisión y culturales (Raudsepp-Hearne et al., 2010). (iv) La extrapolación de datos primarios es otro método bastante utilizado y se basa en el uso del valor del suministro de un SE basado en una variable ambiental que posteriormente es extrapolado con base en datos de campo. En general, este método utiliza pocas fuentes de información por lo que es relativamente simple y rápido, como desventaja es posible que se presente un error de uniformidad por la falta de concordancia entre la distribución real y explicada de SE. El método de extrapolación es utilizado para la valoración de servicios de regulación (Deng et al., 2011), provisión (Eigenbrod et al., 2009) y culturales (Baerenklau et al., 2010). (v) Por último, los modelos de regresión es uno de los enfoques más recomendados y se basan en la comprensión integral de los procesos socioecológicos relacionados con la oferta de SE (Martínez-Harms y Balvanera, 2012). Este método identifica las variables explicativas (datos ambientales) y busca su relación con las variables dependientes de SE (datos de campo), además, es capaz de evaluar la incertidumbre del modelo (Anderson et al., 2009). Este enfoque proporciona información sobre la relación causal entre las variables, lo cual brinda modelos más robustos, contribuyendo a las comparaciones sistemáticas a través del tiempo y el espacio para varios SE. Las desventajas es que implican tiempo, recursos y conocimiento para su realización (Eigenbrod et al., 2010). Se han aplicado principalmente para los SE provisión (Lavorel et al., 2011) y regulación (Martínez-Harms et al., 2016).

Existen varios estudios dedicados a la revisión de indicadores para la valoración de la oferta biofísica de servicios ecosistémicos (Crossman et al., 2013; Egoh et al., 2012; Müller et al., 2016; Reyers et al., 2012). Los indicadores de servicios ecosistémicos se definen como variables que reflejan de manera inequívoca y generalmente cuantitativa, el estado, las causas o el resultado del proceso relacionado con algún servicio ecosistémico de interés (Ash et al., 2010; TEEB, 2010). Según la literatura sobre indicadores, los SE evaluados con mayor frecuencia son los servicios de regulación, en especial regulación climática global y la regulación de nutrientes (Feld et al., 2009), seguidos por los servicios de provisionamiento, como el suministro de alimentos y el uso del agua, y finalmente por los servicios culturales, que han sido menos evaluados y menos claros en sus definiciones y métodos de cuantificación por su complejidad (Hernández-Morcillo et al., 2013). El tipo de indicador dependerá de la información disponible para cada estudio de caso y la cantidad de recursos dispuestos a ser utilizados para la evaluación de los servicios ecosistémicos, no obstante algunos de los indicadores más utilizados son los relacionados con la cobertura y uso de suelo, edafológicos, de vegetación y nutrientes (Egoh et al., 2012). Una de las dificultades en el uso de indicadores es que la mayoría de los estudios sobre mapeo SE utilizan indicadores primarios únicos o usan indicadores múltiples lo que complica la comparación entre estudios de SE (Egoh et al., 2012). Algunos trabajos han propuesto clasificaciones de indicadores con el objetivo de homogeneizar las evaluaciones para estudios a largo plazo y entre sitios (Burkhard et al., 2014; Haines-Young y Potschin-Young, 2018; TEEB, 2010), sin embargo,

aún es necesario la agrupación de indicadores de SE únicos, para representar la multifuncionalidad de los sistemas ecológicos a diferentes escalas (Müller et al., 2016).

7. ASOCIACIONES ENTRE OFERTA Y DEMANDA

La relación entre la oferta y la demanda de SE puede ser compleja y tiene un fuerte impacto en el mantenimiento de la biodiversidad y la distribución del bienestar humano (Castro-Martínez et al., 2013; Geijzendorffer et al., 2015; Wei et al., 2017). Por lo tanto, en la búsqueda de la sustentabilidad de los ecosistemas, resulta fundamental que las evaluaciones tomen en cuenta las diferencias entre la oferta y la demanda de SE y sus causas asociadas (Crossman et al., 2013; Schröter et al., 2012). El término de *tradeoff* ha sido ampliamente utilizado en literatura sobre evaluaciones entre la oferta y la demanda de SE, sin embargo, no existe un consenso en el uso del término *tradeoff* y frecuentemente se ha utilizado de manera genérica para describir de asociaciones entre SE (Deng et al., 2016).

Diferentes marcos teóricos y metodológicos han propuesto definiciones sobre los *tradeoffs*, por ejemplo, la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (MEA) los define como las opciones de manejo deliberadas que modifican el suministro de ciertos servicios ecosistémicos ((Millennium Ecosystem Assessment) MEA, 2005), otra definición describe los *tradeoffs* como la forma en que un SE responde a los cambios en otro servicio (TEEB, 2010). Más recientemente, otros trabajos han buscado discutir y clarificar el termino y sus conceptos asociados (Cord et al., 2017; Deng et al., 2016; Geijzendorffer et al., 2015; Howe et al., 2014; Mouchet et al., 2014; Turkelboom et al., 2015). Con esta información podemos afirmar que un *tradeoff* se presenta cuando el uso de un SE está directamente asociado con la disminución de los beneficios proporcionados por otro servicio, una característica importante es que los *tradeoffs* pueden diferir en tiempo y espacio y dependen directamente de las intervenciones humanas (Mouchet et al., 2014; Turkelboom et al., 2015).

También existen diferentes clasificaciones para los *tradeoffs*, algunas contienen un enfoque más ecológico (Rodríguez et al., 2006) y otras tienen un enfoque más económico en términos de la demanda de SE (TEEB, 2010). Aquí se explican brevemente las cinco categorías principales: (i) *tradeoffs* espaciales, ya que los SE pueden ser locales, regionales y/o globales es probable la existencia de un desfase escalar espacial entre donde se suministra el servicio, y donde lo demandan los beneficiarios; (ii) *tradeoffs* temporales, los SE no solo se asocian con la generación del presente sino con generaciones futuras, este tipo de *tradeoffs* es muy común en las decisiones de manejo que permiten la obtención de un beneficio de un servicio en corto plazo y a costa del deterioro de este u otro SE en el futuro; (iii) *tradeoffs* entre beneficiarios, los SE son dependientes de los actores sociales que lo usan, valoran y disfrutan, este tipo de *tradeoffs* se refieren a las diferencias de valor entre actores, donde se evidencia que grupo de interés "gana" y otros " pierden" dependiendo quién asume el costo o el beneficio del suministro de SE a partir de una decisión de manejo sobre los SE; (iv) *tradeoffs* entre SE, cuando el manejo de SE provoca efectos negativos en otro SE comprometiendo su

provisión, esta relación es muy común entre servicios de provisión y regulación; y (v) *tradeoffs* reversibles, se refiera a la capacidad de un SE para volver al suministro inicial después de una perturbación en la producción del servicio prestado. Mouchet et al., (2014), proponen una nueva tipología que busca conciliar las clasificaciones anteriores, esta clasificación no depende directamente del tiempo o el espacio si no que trata de enfatizar las posibles asociaciones entre la oferta y la demanda de SE: (i) oferta-oferta, en referencia a los *tradeoffs* y sinergias entre SE proporcionados simultáneamente; (ii) oferta-demanda, para describir el retraso espacial o temporal entre la oferta de SE y los beneficios sociales; y (iii) demanda-demanda, que se refiere a las diferencias sobre el valor o acceso a los SE entre las partes interesadas.

Otro término utilizado en la compresión de las relaciones entre oferta y demanda es el de *mismatches* (Cumming et al., 2006; Duraiappah et al., 2014; Geijzendorffer et al., 2015; Turkelboom et al., 2015; Wei et al., 2017). Los *mismatches* son definidos como las diferencias en calidad o cantidad entre la oferta y la demanda de SE y pueden ser un preludio para los *tradeoffs* de SE, pero por sí mismos todavía no los representan (Geijzendorffer et al., 2015). Geijzendorffer et al., (2015) distinguen entre 3 tipos de *mismatches*: el primer tipo es el consumo insostenible, sucede cuando la capacidad del ecosistema para suministrar SE es menor a la demanda real (Villamagna et al., 2013); el segundo tipo de *mismatch* es el desajuste entre la oferta y la demanda y es consecuencia de los *tradeoffs* entre servicios, es decir cuando se suministran un conjunto de servicios comprometiendo la oferta de otros servicios (Bennett et al., 2009); y el tercer tipo de *mismatch* es llamado demanda insatisfecha y ocurre cuando la demanda de SE de las partes interesadas no puede ser satisfecha por la oferta (Schröter et al., 2014). Adicionalmente, los *mismatches* de SE pueden ser causados por diferentes barreras entre la oferta y la demanda de SE (Baró et al., 2016). Las barreras pueden ser de origen natural, como la poca disponibilidad de agua debido a las sequías o de origen antropogénico como la limitación en el acceso a las áreas naturales protegidas, dejando el área fuera del alcance de otras partes interesadas. Por lo tanto, los *mismatches* pueden indentificarse en múltiples dimensiones: temporal, espacial y entre partes interesadas (Cumming et al., 2006; Duraiappah et al., 2014; Geijzendorffer y Roche, 2014).

8. MÉTODOS PARA EVALUAR LAS ASOCIACIONES ENTRE OFERTA Y LA DEMANDA DE SE
Mouchet et al., (2014) proponen un marco metodológico integral para evaluar las asociaciones de SE dentro de tres categorías oferta-oferta, oferta-demanda y demanda-demanda. Este marco está compuesto de un conjunto de métodos cuantitativos y se divide en tres pasos consecutivos: detectar asociaciones de SE, identificar paquetes de SE y explorar posibles impulsores.

DETECCIÓN DE ASOCIACIONES DE SE

Para la búsqueda de asociaciones significativas entre SE, primero es necesario cuantificar por medio de indicadores la distribución espacial o temporal de dos o más valores de SE.

Una vez cuantificados los SE, algunos métodos gráficos pueden ser utilizados para generar un panorama sobre las asociaciones ya sean positivas o negativas entre los SE, sin embargo, estos métodos no proporcionan una medida sobre la fuerza de las asociaciones. Algunos de los métodos son: comparación de mapas (Anderson et al., 2009) curvas de *tradeoffs* (Viglizzo y Frank, 2006) y los diagramas de estrella (Raudsepp-Hearne et al., 2010).

El siguiente grupo tiene la ventaja de ser métodos cuantitativos, aunque no son espacialmente explícitos. Para la evaluación por pares de SE se encuentran el análisis de correlación ampliamente utilizado en la literatura para el análisis de variables continuas y la prueba de chi-cuadrada utilizada para el análisis de variables categóricas. Por otro lado, se encuentran los análisis multivariados muy útiles cuando evalúan más de dos SE y tienen la ventaja de que pueden ser utilizados ya sea para indicadores cuantitativos (análisis de componentes principales), cualitativos (análisis de correspondencias múltiples) o mixtos (análisis factorial para datos mixtos). Otros métodos más robustos, son los que están basados en el análisis de regresión, los resultados de este método pueden ser utilizados para detectar causalidad direccional entre los indicadores de SE, siempre y cuando el marco metodológico se base en el uso de sistemas experimentales y predictores que evalúan directamente los mecanismos subyacentes de la relación (Bennett et al., 2009). Si se busca hacer espacialmente explícita las relaciones de oferta-oferta, demanda-demanda y oferta-demanda de SE, el análisis de superposición espacial, y los análisis de coincidencia relacionados, son una forma muy simple y eficaz de evaluación. Este análisis cuantifica el porcentaje de celdas donde dos SE aparecen simultáneamente (Chan et al., 2006). Este método puede utilizarse para la búsqueda de otro tipo de asociaciones, por ejemplo, en mapas de riqueza de especies (Bai et al., 2011).

En un contexto de demanda-demanda el análisis de red ha sido utilizado para visualizar y cuantificar las relaciones entre los SE en función de las percepciones de las diferentes partes interesadas. Es una herramienta útil en la representación de las interacciones entre los SE según la valorización de un interesado (Hicks et al., 2013). Además, las redes pueden ser comparadas para el análisis entre grupos y se pueden volver espacialmente explícitas si son asociadas a diferentes áreas.

Existen bastantes estudios que se han centrado en la dimensión espacial ya que es fácil de identificar mediante el mapeo y solo pocos estudios de caso han analizado asociaciones con respecto a la dimensión temporal (Burkhard et al., 2012; Castro et al., 2014; Martín-López et al., 2014). La cuantificación y comparación del porcentaje de cambio, es un método eficaz para la evaluación de asociaciones temporales, en este análisis se utiliza un índice agregado de múltiples asociaciones de SE para dos períodos específicos. Se recomienda también realizar análisis de correlación cruzada para valorar la autocorrelación temporal (Mouchet et al., 2014).

9. DEFINICIÓN DE PAQUETES SE

Un paquete se refiere a un conjunto de SE que aparecen juntos repetidamente (Raudsepp-Hearne et al., 2010), y su importancia radica en que un paquete de SE puede tener asociaciones positivas reflejando sinergias o asociaciones negativas evidenciando *tradeoffs*. Los paquetes de SE deben reflejar asociaciones entre SE consistentes en el espacio y, de ser posible en el tiempo (Raudsepp-Hearne et al., 2010). Para definir los paquetes existen diferentes análisis de agrupación o *cluster* capaces de identificar grupos de SE asociados. Es importante tener en cuenta que diferentes análisis de conglomerados pueden producir diferentes grupos como resultado de las hipótesis específicas de cada algoritmo de conglomeración (Mouchet et al., 2014). La agrupación jerárquica ha sido utilizada en la detección de paquetes de SE con base en la distancia entre los valores económicos (Martín-López et al., 2011) o las preferencias sociales (Martín-López et al., 2012). Otro método utilizado, es la agrupación por k-medias probando el número de grupos para ser seleccionado (Queiroz et al., 2015). Es recomendable realizar pruebas adicionales como la comparación de coeficientes de correlación, análisis multivariados o superpuestos para verificar la consistencia espacial de las asociaciones observadas entre las diferentes unidades espaciales que caracterizan cada paquete (Mouchet et al., 2014).

10. MÉTODOS PARA LA IDENTIFICACIÓN DE POSIBLES PROMOTORES DE CAMBIO

Es importante señalar que detectar la congruencia espacial o temporal entre SE no necesariamente significa que se produzca gracias al mismo proceso (Turkelboom et al., 2015). Por lo que para una evaluación integral es necesario la identificación de sus posibles causas o promotores (variables explicativas) (Cord et al., 2017; Mouchet et al., 2014; Wei et al., 2017).

El análisis de varianza (ANOVA) es un método univariado que analiza si la variable de respuesta que puede ser un indicador de SE, cambia significativamente en respuesta a las variables explicativas (promotores de cambio) (Oñatibia et al., 2015). Para el estudio de paquetes de SE el análisis de varianza multivariada MANOVA es un buen método de evaluación. Un método propuesto para la identificación de variables explicativas de paquetes de SE es el análisis de Co-inercia, este método multivariado tiene la ventaja de poder analizar variables cuantitativas o cualitativas (Marichal et al., 2014). Por otro lado, los análisis canónicos son capaces de combinar la ordenación estadística y regresiones múltiples. Por lo que el análisis de correspondencia canónica (CCA) y el análisis de redundancia (RDA) son los únicos que permiten realizar una prueba cuantitativa sobre las relaciones causales entre las variables de respuesta multivariada (indicadores de SE) y un conjunto de variables explicativas, dando como resultado la combinación de variables explicativas que mejor explique la dispersión de los valores de SE (Martín-López et al., 2012). Otro tipo de análisis son las pruebas de Mantel y los métodos basados en la distancia, los cuales utilizan matrices de distancia y variables explicativas para identificación de los factores impulsan las diferencias en la oferta de ES dependiendo de su ubicación espacial. Como desventaja, estos

métodos no son eficaces detectando relaciones complejas y pueden que no sean válidos si las variables están correlacionadas (Guillot y Rousset, 2013).

Aunque raramente utilizada, otra estrategia consistiría en el análisis de regresión de las posibles variables explicativas y la estimación del nivel general de paquetes de SE (por ejemplo, el índice de riqueza de SE). En este método se pueden utilizar modelos lineales generalizados (GLM) para estimar las relaciones entre múltiples variables explicativas candidatas y el estimador. Por el contrario, un método bastante utilizado y con énfasis en las valoraciones económicas, es la utilización de diferentes modelos de regresión, este método permite la identificación de variables explicativas socioculturales que determinan la demanda de SE y los paquetes de SE. Algunos métodos para identificar *tradeoffs* tipo demanda-demanda son las técnicas de preferencias declaradas asociadas. Este método crea mercados hipotéticos a través de cuestionarios para estimar el valor económico, el cual captura las preferencias de los diferentes interesados y los factores socioculturales que los sustentan. Finalmente, el modelado de ecuaciones estructurales (SEM) ha sido recientemente utilizada en la investigación de las relaciones causales entre las variables explicativas de cambio, las propiedades del ecosistema y las asociaciones de la oferta o la demanda de SE (Felipe-Lucía et al., 2015b; Santos-Martín et al., 2013).

11. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

La relación entre la biodiversidad y los SE es compleja ya que se presenta a través de un gran número de mecanismos y en diferentes escalas espaciales. La biodiversidad abarca el número, abundancia, variedad funcional, distribución espacial e interacciones de genotipos, especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas, por lo que conforma los pilares evolutivos de la vida, determinando la capacidad de adaptación y resiliencia de los ecosistemas a presiones naturales y humanas (Cardinale et al., 2012; Oliver et al., 2015a). Además, la biodiversidad tiene una participación fundamental en el suministro y mantenimiento de diferentes SE, desde la provisión directa de beneficios como alimento o materia prima (servicios de provisión) hasta como regulador de procesos ecosistémicos fundamentales como la fertilidad del suelo o calidad de agua (servicios de regulación) (Balvanera et al., 2014). Los componentes de la biodiversidad también se han relacionado con beneficios no materiales (servicios culturales) como actividades recreativas y religiosas, valores estéticos, valores espirituales e identidad local (Chan et al., 2012).

A pesar del conocimiento de estas relaciones entre SE y la biodiversidad, muy pocas evaluaciones y propuestas de manejo los incluyen (Egoh et al., 2007). Uno de los esquemas más populares a nivel mundial sobre la conservación de la biodiversidad, es la creación de áreas naturales protegidas, que en su mayoría son vistas como islas creando una desconexión con la sociedad. Este proceso no solo restringe el acceso a varios servicios ecosistémicos, sino que también puede crear *tradeoffs* en el paisaje y entre las partes interesadas como entre conservacionistas y comunidades locales circundantes (Palomo et al., 2014).

Alternativamente, se plantea la utilización de un enfoque integral donde las áreas naturales protegidas sean vistas más que un espacio físico limitado si no como paisajes socioecológicos dinámicos, con posibles *tradeoffs* tanto en los patrones espaciales de la oferta y la demanda como entre los grupos de interés (Palomo et al., 2014). Dicho enfoque socioecológico no solo permite la evaluación integral de los ecosistemas si no que abre la oportunidad para la construcción de la sustentabilidad de las áreas naturales protegidas y los paisajes circundantes. Bajo este esquema socioecológico, sería posible la generación de propuestas de manejo integrales basadas co-construcción participativa de paisajes donde se minimicen los *tradeoffs* entre la oferta y demanda de SE, se promuevan la conservación de la biodiversidad y ofrezcan el resultado más deseable para las partes interesadas (Cavender-Bares et al., 2015b; King et al., 2015).

LITERATURA CITADA

- Agudelo, C.A.R., Bustos, S.L.H., Moreno, C.A.P., 2020. Modeling interactions among multiple ecosystem services. A critical review. *Ecol. Modell.* 429, 109103. doi:10.1016/j.ecolmodel.2020.109103
- Anderson, B.J., Armsworth, P.R., Eigenbrod, F., Thomas, C.D., Gillings, S., Heinemeyer, A., Roy, D.B., Gaston, K.J., 2009. Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *J. Appl. Ecol.* 46, 888–896. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01666.x
- Arias-Arévalo, P., Gómez-Baggethun, E., Martín-López, B., Pérez-Rincón, M., 2018. Widening the Evaluative Space for Ecosystem Services: A Taxonomy of Plural Values and Valuation Methods. *Environ. Values* 27, 29–53. doi:10.3197/096327118X15144698637513
- Arias-Arévalo, P., Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., 2017. Exploring intrinsic, instrumental, and relational values for sustainable management of social-ecological systems. *Ecol. Soc.* 22, art43. doi:10.5751/ES-09812-220443
- Ash, N., Blanco, H., Brown, C., Garcia, K., Henrichs, T., Lucas, N., Ruadsepp-Heane, C., Simpson, R.D., Scholes, R., Tomich, T., Vira, B., Zurek, M., 2010. Ecosystems and human well-being: a manual for assessment practitioners, *Human Well-Being*. doi:10.1126/science.1196624
- Baerenklau, K.A., González-Cabán, A., Paez, C., Chavez, E., 2010. Spatial allocation of forest recreation value. *J. For. Econ.* 16, 113–126. doi:10.1016/j.jfe.2009.09.002
- Bagstad, K.J., Villa, F., Batker, D., Harrison-Cox, J., Voigt, B., Johnson, G.W., 2014. From theoretical to actual ecosystem services: mapping beneficiaries and spatial flows in ecosystem service assessments. *Ecol. Soc.* 19, art64. doi:10.5751/ES-06523-190264
- Bai, Y., Zhuang, C., Ouyang, Z., Zheng, H., Jiang, B., 2011. Spatial characteristics between biodiversity and ecosystem services in a human-dominated watershed. *Ecol. Complex.* 8, 177–183. doi:10.1016/j.ecocom.2011.01.007
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M.I., Hungate, B.A., Griffin, J.N., 2014. Linking biodiversity and ecosystem services: Current uncertainties and the necessary next steps, en: BioScience. American Institute of Biological Sciences, pp. 49–57. doi:10.1093/biosci/bit003
- Baró, F., Palomo, I., Zulian, G., Vizcaino, P., Haase, D., Gómez-Baggethun, E., 2016. Mapping ecosystem service capacity, flow and demand for landscape and urban planning: A case study in the Barcelona metropolitan region. *Land use policy* 57, 405–417. doi:10.1016/j.landusepol.2016.06.006
- Beck, A.C., Campbell, D., Shrivs, P.J., 2010. Content analysis in environmental reporting research: Enrichment and rehearsal of the method in a British-German context. *Br. Account. Rev.* 42, 207–222. doi:10.1016/j.bar.2010.05.002
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J., 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecol. Lett.* 12, 1394–1404. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01387.x
- Burkhard, B., Kandziora, M., Hou, Y., Müller, F., 2014. Ecosystem service potentials, flows and demands-concepts for spatial localisation, indication and quantification. *Landsc. Online* 34, 1–32. doi:10.3097/LO.201434
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., Müller, F., 2012. Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecol. Indic.* 21, 17–29. doi:10.1016/j.ecolind.2011.06.019
- Burkhard, B., Maes, J., 2017. Mapping Ecosystem Services, Advanced Books. Pensoft Publishers, Sofía. doi:10.3897/ab.e12837
- Calvet-Mir, L., Gómez-Baggethun, E., Reyes-García, V., 2012. Beyond food production: Ecosystem services provided by home gardens. A case study in Vall Fosca, Catalan Pyrenees, Northeastern Spain. *Ecol. Econ.* 74, 153–160. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.12.011
- 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. doi:10.1038/nature11148
- Castro-Martínez, A.J., García-Llorente, M., Martín-López, B., Palomo, I., Iniesta-Arandia, I., 2013. Multidimensional approaches in ecosystem services assessment, en: Earth Observation of Ecosystem Services. CRC Press, pp. 441–468. doi:10.1201/b15628
- Castro, A.J., Verburg, P.H., Martín-López, B., Garcia-Llorente, M., Cabello, J., Vaughn, C.C., López, E., 2014. Ecosystem service trade-offs from supply to social demand: A landscape-scale spatial analysis. *Landsc. Urban Plan.* 132, 102–110. doi:10.1016/j.landurbplan.2014.08.009
- Cavender-Bares, J., Balvanera, P., King, E., Polasky, S., 2015a. Ecosystem service trade-offs across global contexts and scales. *Ecol. Soc.* 20, art22. doi:10.5751/ES-07137-200122
- Cavender-Bares, J., Polasky, S., King, E., Balvanera, P., 2015b. A sustainability framework for assessing trade-offs in ecosystem services. *Ecol. Soc.* 20, art17. doi:10.5751/ES-06917-200117
- Chan, K.M.A., Satterfield, T., Goldstein, J., 2012. Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecol. Econ.* 74, 8–18. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.11.011
- Chan, K.M.A., Shaw, M.R., Cameron, D.R., Underwood, E.C., Daily, G.C., 2006. Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biol.* 4, 2138–2152. doi:10.1371/journal.pbio.0040379
- Christie, M., Fazey, I., Cooper, R., Hyde, T., Kenter, J.O., 2012. An evaluation of monetary and non-monetary techniques for assessing the importance of biodiversity and ecosystem services to people in countries with developing economies. *Ecol. Econ.* 83, 67–78. doi:10.1016/j.ecolecon.2012.08.012
- Cord, A.F., Bartkowski, B., Beckmann, M., Dittrich, A., Hermans-Neumann, K., Kaim, A., Lienhoop, N., Locher-Krause,

- K., Priess, J., Schröter-Schlaack, C., Schwarz, N., Seppelt, R., Strauch, M., Václavík, T., Volk, M., 2017. Towards systematic analyses of ecosystem service trade-offs and synergies: Main concepts, methods and the road ahead. *Ecosyst. Serv.* 28, 264–272. doi:10.1016/j.ecoser.2017.07.012
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., Grasso, M., 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosyst. Serv.* 28, 1–16. doi:10.1016/j.ecoser.2017.09.008
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., 2012. Quantifying and mapping ecosystem services. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 1–4. doi:10.1080/21513732.2012.695229
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., Drakou, E.G., Martín-López, B., McPhearson, T., Boyanova, K., Alkemade, R., Egoh, B., Dunbar, M.B., Maes, J., 2013. A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 4, 4–14. doi:10.1016/j.ecoser.2013.02.001
- Cumming, G.S., Cumming, D.H.M., Redman, C.L., 2006. Scale Mismatches in Social-Ecological Systems: Causes, Consequences, and Solutions. *Ecol. Soc.* 11, art14. doi:10.5751/ES-01569-110114
- 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. *Front. Ecol. Environ.* 7, 21–28. doi:10.1890/080025
- De Groot, R., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Gowdy, J., Haines-Young, R., Maltby, E., Neuville, A., Polasky, S., Portela, R., Ring, I., Blignaut, J., Brondizio, E., Costanza, R., Jax, K., Kadekodi, G.K., May, P.H., Mc Neely, J.A., Shmlev, S., Kadekodi, G.K., 2012. Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation, en: *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations*. Taylor and Francis, pp. 9–40. doi:<https://doi.org/10.4324/9781849775489>
- 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. *Ecol. Complex.* 7, 260–272. doi:10.1016/j.ecocom.2009.10.006
- Deng, S., Shi, Y., Jin, Y., Wang, L., 2011. A GIS-based approach for quantifying and mapping carbon sink and stock values of forest ecosystem: A case study, en: *Energy Procedia*. Elsevier Ltd, pp. 1535–1545. doi:10.1016/j.egypro.2011.03.263
- Deng, X., Li, Z., Gibson, J., 2016. A review on trade-off analysis of ecosystem services for sustainable land-use management. *J. Geogr. Sci.* 26, 953–968. doi:10.1007/s11442-016-1309-9
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., Tilman, D., 2006. Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biol.* 4, e277. doi:10.1371/journal.pbio.0040277
- Duraiappah, A.K., Asah, S.T., Brondizio, E.S., Kosoy, N., O'Farrell, P.J., Prieur-Richard, A.-H., Subramanian, S.M., Takeuchi, K., 2014. Managing the mismatches to provide ecosystem services for human well-being: a conceptual framework for understanding the New Commons. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 7, 94–100. doi:10.1016/j.cosust.2013.11.031
- Edwards, D., Jay, M., Jensen, F.S., Lucas, B., Marzano, M., Montagné, C., Peace, A., Weiss, G., 2012. Public preferences for structural attributes of forests: Towards a pan-European perspective. *For. Policy Econ.* 19, 12–19. doi:10.1016/j.forpol.2011.07.006
- Egoh, B., Drakou, E.G., Dunbar, M.B., Maes, J., Willemen, L., 2012. Indicators for mapping ecosystem services: a review, *JRC Scientific and Policy Reports*. doi:10.2788/41823
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D.M., Le Maitre, D.C., van Jaarsveld, A.S., 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 135–140. doi:10.1016/j.agee.2008.03.013
- Egoh, B., Rouget, M., Reyers, B., Knight, A.T., Cowling, R.M., van Jaarsveld, A.S., Welz, A., 2007. Integrating ecosystem services into conservation assessments: A review. *Ecol. Econ.* 63, 714–721. doi:10.1016/j.ecolecon.2007.04.007
- Eigenbrod, F., Anderson, B.J., Armsworth, P.R., Heinemeyer, A., Jackson, S.F., Parnell, M., Thomas, C.D., Gaston, K.J., 2009. Ecosystem service benefits of contrasting conservation strategies in a human-dominated region. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 2903–2911. doi:10.1098/rspb.2009.0528
- Eigenbrod, F., Armsworth, P.R., Anderson, B.J., Heinemeyer, A., Gillings, S., Roy, D.B., Thomas, C.D., Gaston, K.J., 2010. The impact of proxy-based methods on mapping the distribution of ecosystem services. *J. Appl. Ecol.* 47, 377–385. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01777.x
- Everard, M., Jones, L., Watts, B., 2010. Have we neglected the societal importance of sand dunes? An ecosystem services perspective. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 20, 476–487. doi:10.1002/aqc.1114
- Feld, C.K., Da Silva, P.M., Sousa, J.P., De Bello, F., Bugter, R., Grandin, U., Hering, D., Lavorel, S., Mountford, O., Pardo, I., Pärtel, M., Römbke, J., Sandin, L., Bruce Jones, K., Harrison, P., 2009. Indicators of biodiversity and ecosystem services: A synthesis across ecosystems and spatial scales. *Oikos* 118, 1862–1871. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17860.x
- Felipe-Lucía, M.R., Comín, F.A., Bennett, E.M., 2014. Interactions among ecosystem services across land uses in a floodplain agroecosystem. *Ecol. Soc.* 19, art20. doi:10.5751/ES-06249-190120
- Felipe-Lucía, M.R., Comín, F.A., Escalera-Reyes, J., 2015a. A framework for the social valuation of ecosystem services. *Ambio* 44, 308–318. doi:10.1007/s13280-014-0555-2
- Felipe-Lucía, M.R., Martín-López, B., Lavorel, S., Berraquero-Díaz, L., Escalera-Reyes, J., Comín, F.A., 2015b.

- Ecosystem Services Flows: Why Stakeholders' Power Relationships Matter. PLoS One 10, e0132232. doi:10.1371/journal.pone.0132232
- Fisher, B., Turner, R.K., Morling, P., 2009. Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecol. Econ.* 68, 643–653. doi:10.1016/j.ecolecon.2008.09.014
- García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I., Willaarts, B.A., Harrison, P.A., Berry, P., Bayo, M. del M., Castro, A.J., Montes, C., Martín-López, B., Del Mar Bayo, M., 2015. Biophysical and sociocultural factors underlying spatial trade-offs of ecosystem services in semiarid watersheds. *Ecol. Soc.* 20, art39. doi:10.5751/ES-07785-200339
- García-Llorente, M., Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., López-Santiago, C.A., Aguilera, P.A., Montes, C., 2012. The role of multi-functionality in social preferences toward semi-arid rural landscapes: An ecosystem service approach. *Environ. Sci. Policy* 19–20, 136–146. doi:10.1016/j.envsci.2012.01.006
- Geijzendorffer, I.R., Martín-López, B., Roche, P.K., 2015. Improving the identification of mismatches in ecosystem services assessments. *Ecol. Indic.* 52, 320–331. doi:10.1016/j.ecolind.2014.12.016
- Geijzendorffer, I.R., Roche, P.K., 2014. The relevant scales of ecosystem services demand. *Ecosyst. Serv.* 10, 49–51. doi:10.1016/j.ecoser.2014.09.002
- Guillot, G., Rousset, F., 2013. Dismantling the Mantel tests. *Methods Ecol. Evol.* 4, 336–344. doi:10.1111/2041-210x.12018
- Haase, D., Schwarz, N., Strohbach, M., Kroll, F., Seppelt, R., 2012. Synergies, Trade-offs, and Losses of Ecosystem Services in Urban Regions: an Integrated Multiscale Framework Applied to the Leipzig-Halle Region, Germany. *Ecol. Soc.* 17, art22. doi:10.5751/ES-04853-170322
- Haines-Young, R., Potschin-Young, M., 2018. Revision of the Common International Classification for Ecosystem Services (CICES V5.1): A Policy Brief. *One Ecosyst.* 3, e27108. doi:10.3897/oneeco.3.e27108
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2012. The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being, en: Raffaelli, D.G., Frid, C.L.J. (Eds.), *Ecosystem Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 110–139. doi:10.1017/CBO9780511750458.007
- Hauck, J., Saarikoski, H., Turkelboom, F., Keune, H., 2014. Stakeholder involvement in ecosystem service decision-making and research. *OpenNESS Synth. Pap.* 1–5.
- Hernández-Morcillo, M., Plieninger, T., Bieling, C., 2013. An empirical review of cultural ecosystem service indicators. *Ecol. Indic.* doi:10.1016/j.ecolind.2013.01.013
- Hicks, C.C., Graham, N.A.J., Cinner, J.E., 2013. Synergies and tradeoffs in how managers, scientists, and fishers value coral reef ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 23, 1444–1453. doi:10.1016/j.gloenvcha.2013.07.028
- Howe, C., Suich, H., Vira, B., Mace, G.M., 2014. Creating win-wins from trade-offs? Ecosystem services for human well-being: A meta-analysis of ecosystem service trade-offs and synergies in the real world. *Glob. Environ. Chang.* 28, 263–275. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.07.005
- King, E., Cavender-Bares, J., Balvanera, P., Mwampamba, T.H., Polasky, S., 2015. Trade-offs in ecosystem services and varying stakeholder preferences: evaluating conflicts, obstacles, and opportunities. *Ecol. Soc.* 20, art25. doi:10.5751/ES-07822-200325
- Kumar, M., Kumar, P., 2008. Valuation of the ecosystem services: A psycho-cultural perspective. *Ecol. Econ.* 64, 808–819. doi:10.1016/j.ecolecon.2007.05.008
- Laterra, P., Orúe, M.E., Boaman, G.C., 2012. Spatial complexity and ecosystem services in rural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 154, 56–67. doi:10.1016/j.agee.2011.05.013
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R., 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *J. Ecol.* 99, 135–147. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x
- Marichal, R., Grimaldi, M., Feijoo, M.A., Ozwald, J., Praxedes, C., Ruiz Cobo, D.H., del Pilar Hurtado, M., Desjardins, T., da Silva Junior, M.L., da Silva Costa, L.G., Miranda, I.S., Delgado Oliveira, M.N., Brown, G.G., Tséliouko, S., Martins, M.B., Decaëns, T., Velasquez, E., Lavelle, P., 2014. Soil macroinvertebrate communities and ecosystem services in deforested landscapes of Amazonia. *Appl. Soil Ecol.* 83, 177–185. doi:10.1016/j.apsoil.2014.05.006
- Martín-López, B., García-Llorente, M., Palomo, I., Montes, C., 2011. The conservation against development paradigm in protected areas: Valuation of ecosystem services in the Doñana social-ecological system (southwestern Spain). *Ecol. Econ.* 70, 1481–1491. doi:10.1016/j.ecolecon.2011.03.009
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., García-Llorente, M., Montes, C., 2014. Trade-offs across value-domains in ecosystem services assessment. *Ecol. Indic.* 37, 220–228. doi:10.1016/j.ecolind.2013.03.003
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Amo, D.G. Del, Gómez-Baggethun, E., Oteros-Rozas, E., Palacios-Agundez, I., Willaarts, B., González, J.A., Santos-Martín, F., Onaindia, M., López-Santiago, C., Montes, C., 2012. Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PLoS One* 7, e38970. doi:10.1371/journal.pone.0038970
- Martínez-Harms, M.J., Balvanera, P., 2012. Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 17–25.
- Martínez-Harms, M.J., Quijas, S., Merenlender, A.M., Balvanera, P., 2016. Enhancing ecosystem services maps combining field and environmental data. *Ecosyst. Serv.* 22, 32–40. doi:10.1016/j.ecoser.2016.09.007
- MEA, 2005. Millennium Ecosystem Assessment (MEA) Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis, World Health. Island Press, Washington, DC.

- MEA, (Millennium Ecosystem Assessment), 2005. Ecosystems and human well-being: current state and trends, Millennium Ecosystem Assessment, Global Assessment Reports. si, Washington, DC: World Resources Institute.
- Menzel, S., Teng, J., 2010. Ecosystem services as a stakeholder-driven concept for conservation science. *Conserv. Biol.* 24, 907–909. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01347.x
- Mouchet, M.A., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S., 2014. An interdisciplinary methodological guide for quantifying associations between ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 28, 298–308. doi:10.1016/j.gloenvcha.2014.07.012
- Müller, F., Burkhard, B., Hou, Y., Kruse, M., Ma, L., Wangai, P., 2016. Indicators for ecosystem services, en: Routledge Handbook of Ecosystem Services. Routledge, pp. 157–169.
- Nahlik, A.M., Kentula, M.E., Fennessy, M.S., Landers, D.H., 2012. Where is the consensus? A proposed foundation for moving ecosystem service concepts into practice. *Ecol. Econ.* 77, 27–35. doi:10.1016/j.ecolecon.2012.01.001
- Nahuelhual, L., Carmona, A., Laterra, P., Barrena, J., Aguayo, M., 2014. A mapping approach to assess intangible cultural ecosystem services: The case of agriculture heritage in Southern Chile. *Ecol. Indic.* 40, 90–101. doi:10.1016/j.ecolind.2014.01.005
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R., Ricketts, T.H., 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* doi:10.1073/pnas.0707823105
- Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., 2015a. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol. Evol.* doi:10.1016/j.tree.2015.08.009
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.B., Bullock, J.M., 2015b. Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nat. Commun.* 6, 10122. doi:10.1038/ncomms10122
- Oñatibia, G.R., Aguiar, M.R., Semmartin, M., 2015. Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecol. Eng.* 77, 26–32. doi:10.1016/j.ecoleng.2015.01.009
- Ostwald, M., Jonsson, A., Wibeck, V., Asplund, T., 2013. Mapping energy crop cultivation and identifying motivational factors among Swedish farmers. *Biomass and Bioenergy* 50, 25–34. doi:10.1016/j.biombioe.2012.09.058
- Palomo, I., Montes, C., Martín-López, B., González, J.A., García-Llorente, M., Alcorlo, P., Mora, M.R.G., 2014. Incorporating the Social–Ecological Approach in Protected Areas in the Anthropocene. *Bioscience* 64, 181–191. doi:10.1093/biosci/bit033
- Plieninger, T., Dijks, S., Oteros-Rozas, E., Bieling, C., 2013. Assessing, mapping, and quantifying cultural ecosystem services at community level. *Land use policy* 33, 118–129. doi:10.1016/j.landusepol.2012.12.013
- Power, A.G., 2010. Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 365, 2959–2971. doi:10.1098/rstb.2010.0143
- Queiroz, C., Meacham, M., Richter, K., Norström, A. V., Andersson, E., Norberg, J., Peterson, G., 2015. Mapping bundles of ecosystem services reveals distinct types of multifunctionality within a Swedish landscape. *Ambio* 44, 89–101. doi:10.1007/s13280-014-0601-0
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. doi:10.1073/pnas.0907284107
- Resilience Alliance, 2007. Assessing resilience in Social-Ecological Systems: Supplementary Notes to the Practitioners Workbook, version 1. ed. Resilience Alliance.
- Reyers, B., Bidoglio, G., O'Farrell, P., Schutyser, F., Dhar, U., Gundimeda, H., Luisa Paracchini, M., Gomez Prieto, O., Henle, K., McNeely, J.A., Mace, G.M., Stuart, S., Walpole, M., Watt, A.D., Watt, A.D., 2012. Measuring biophysical quantities and the use of indicators, en: The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Ecological and Economic Foundations. Taylor and Francis, pp. 113–148. doi:10.4324/9781849775489
- Rodríguez, J.P., Beard, Jr., T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P., Peterson, G.D., 2006. Trade-offs across Space, Time, and Ecosystem Services. *Ecol. Soc.* 11, art28. doi:10.5751/ES-01667-110128
- Saidi, N., Spray, C., 2018. Ecosystem services bundles: challenges and opportunities for implementation and further research. *Environ. Res. Lett.* 13, 113001. doi:10.1088/1748-9326/aae5e0
- Santos-Martín, F., Martín-López, B., García-Llorente, M., Aguado, M., Benayas, J., Montes, C., 2013. Unraveling the Relationships between Ecosystems and Human Wellbeing in Spain. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0073249
- Schmidt, K., Walz, A., Martín-López, B., Sachse, R., 2017. Testing socio-cultural valuation methods of ecosystem services to explain land use preferences. *Ecosyst. Serv.* 26, 270–288. doi:10.1016/j.ecoser.2017.07.001
- Scholte, S.S.K., van Teeffelen, A.J.A., Verburg, P.H., 2015. Integrating socio-cultural perspectives into ecosystem service valuation: A review of concepts and methods. *Ecol. Econ.* 114, 67–78. doi:10.1016/j.ecolecon.2015.03.007
- Schröter, M., Barton, D.N., Remme, R.P., Hein, L., 2014. Accounting for capacity and flow of ecosystem services: A conceptual model and a case study for Telemark, Norway. *Ecol. Indic.* 36, 539–551. doi:10.1016/j.ecolind.2013.09.018
- Schröter, M., Remme, R.P., Hein, L., 2012. How and where to map supply and demand of ecosystem services for policy-relevant outcomes?, *Ecological Indicators*. doi:10.1016/j.ecolind.2012.03.025
- Seppelt, R., Dormann, C.F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., Schmidt, S., 2011. A quantitative review of ecosystem service

- studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *J. Appl. Ecol.* 48, 630–636. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01952.x
- Spake, R., Lasseur, R., Crouzat, E., Bullock, J.M., Lavorel, S., Parks, K.E., Schaafsma, M., Bennett, E.M., Maes, J., Mulligan, M., Mouchet, M., Peterson, G.D., Schulp, C.J.E., Thuiller, W., Turner, M.G., Verburg, P.H., Eigenbrod, F., 2017. Unpacking ecosystem service bundles: Towards predictive mapping of synergies and trade-offs between ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 47, 37–50. doi:10.1016/j.gloenvcha.2017.08.004
- Spangenberg, J.H., Görg, C., Truong, D.T., Tekken, V., Bustamante, J.V., Settele, J., 2014. Provision of ecosystem services is determined by human agency, not ecosystem functions. Four case studies. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 10, 40–53. doi:10.1080/21513732.2014.884166
- Spash, C.L., Vatn, A., 2006. Transferring environmental value estimates: Issues and alternatives. *Ecol. Econ.* 60, 379–388. doi:10.1016/j.ecolecon.2006.06.010
- Steffen, W., Persson, A., Deutsch, L., Zalasiewicz, J., Williams, M., Richardson, K. et al, 2011. The anthropocene : From global change to planetary stewardship. *AMBIO A J. Hum. Environ.* 40, 739–761.
- Swetnam, R.D., Fisher, B., Mbilinyi, B.P., Munishi, P.K.T., Willcock, S., Ricketts, T., Mwakalila, S., Balmford, A., Burgess, N.D., Marshall, A.R., Lewis, S.L., 2011. Mapping socio-economic scenarios of land cover change: A GIS method to enable ecosystem service modelling. *J. Environ. Manage.* 92, 563–574. doi:10.1016/j.jenvman.2010.09.007
- Tallis, H., Polasky, S., 2009. Mapping and Valuing Ecosystem Services as an Approach for Conservation and Natural-Resource Management. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1162, 265–283. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.04152.x
- TEEB, 2010. The Economics of Ecosystems and Biodiversity, The economics of ecosystems and biodiversity: The ecological and economic foundations. London: Earthscan. doi:10.1017/s1355770x11000088
- Turkelboom, F., Thoonen, M., Jacobs, S., Berry, P., 2015. Ecosystem Service Trade-offs and Synergies. *Ecol. Soc.* 21, 43. doi:10.13140/RG.2.1.4882.9529
- Tzoulas, K., James, P., 2010. Peoples' use of, and concerns about, green space networks: A case study of Birchwood, Warrington New Town, UK. *Urban For. Urban Green.* 9, 121–128. doi:10.1016/j.ufug.2009.12.001
- van Berkel, D.B., Verburg, P.H., 2014. Spatial quantification and valuation of cultural ecosystem services in an agricultural landscape. *Ecol. Indic.* 37, 163–174. doi:10.1016/j.ecolind.2012.06.025
- van Oudenhoven, A.P.E., Petz, K., Alkemade, R., Hein, L., de Groot, R.S., 2012. Framework for systematic indicator selection to assess effects of land management on ecosystem services. *Ecol. Indic.* 21, 110–122. doi:10.1016/j.ecolind.2012.01.012
- Viglizzo, E.F., Frank, F.C., 2006. Land-use options for Del Plata Basin in South America: Tradeoffs analysis based on ecosystem service provision. *Ecol. Econ.* 57, 140–151. doi:10.1016/j.ecolecon.2005.03.025
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. doi:10.1016/j.ecocom.2013.07.004
- Wei, H., Fan, W., Wang, X., Lu, N., Dong, X., Zhao, Yanan, Ya, X., Zhao, Yifei, 2017. Integrating supply and social demand in ecosystem services assessment: A review. *Ecosyst. Serv.* 25, 15–27. doi:10.1016/j.ecoser.2017.03.017
- Wolff, S., Schulp, C.J.E., Verburg, P.H., 2015. Mapping ecosystem services demand: A review of current research and future perspectives. *Ecol. Indic.* 55, 159–171. doi:10.1016/j.ecolind.2015.03.016

Apéndice I. Síntesis de las definiciones más importantes utilizadas y sus diferentes enfoques.

CONCEPTO	DEFINICIÓN	FUENTE
Beneficiarios	Partes interesadas que utilizan y se benefician directamente de los servicios del ecosistema	(Hauck et al., 2014)
Capacidad de SE	Potencial a largo plazo de los ecosistemas para proporcionar servicios apreciados por los humanos de manera sostenible, bajo la gestión actual del ecosistema.	(Schröter et al., 2014)
Capacidad de SE	Potencial de un ecosistema para brindar servicios basados en propiedades y funciones biofísicas y sociales	(Chan et al., 2006; Daily et al., 2009; Egoh et al., 2008; Villamagna et al., 2013)
Capacidad de SE	Potencial de un ecosistema para brindar servicios basados en propiedades biofísicas, condiciones sociales y funciones ecológicas	(Villamagna et al., 2013)
Demanda	La suma de todos los bienes y servicios ecosistémicos actualmente consumidos o utilizados en un área particular durante un período de tiempo determinado	(Burkhard et al., 2012)
Demanda	Expresión de las preferencias de cada agente individual, para atributos específicos del servicio, tales como características biofísicas, ubicación y tiempo de disponibilidad, y costos de oportunidad de uso asociados	(Schröter et al., 2014)
Demanda	La cantidad de un servicio requerido o deseado por la sociedad	(Villamagna et al., 2013)
Demandas	Expresión de las demandas de los interesados en términos de asignación real de recursos escasos (como dinero o tiempo para viajar) para satisfacer su demanda de servicios en un área en particular y durante un período de tiempo específico	(Geijzendorffer et al., 2015)
Demandas	La cantidad de un servicio requerido o deseado por la sociedad	(Burkhard et al., 2012; Villamagna et al., 2013)
Flujo de SE	Es el uso real de ES y ocurre en el lugar donde un ES entra en una función de utilidad (de un hogar privado) o en una función de producción (de, por ejemplo, un agente de ES)	(Schröter et al., 2014)
Flujo de SE	La producción o uso real del servicio; incorpora componentes biofísicos y beneficiarios	(de Groot et al., 2010; van Oudenhoven et al., 2012; Villamagna et al., 2013)
Funciones del ecosistema	La capacidad de los ecosistemas para proporcionar bienes y servicios que satisfagan las necesidades humanas, directa e indirectamente	(de Groot et al., 2010)
Indicador	Variables que indican algo de interés o relevancia para los responsables políticos o de toma de decisiones con alguna conexión lógica con el objeto o el proceso que se está midiendo.	(Reyers et al., 2012)
Índice	Se componen de una serie de medidas combinadas de una manera particular para aumentar su sensibilidad, confiabilidad o facilidad de comunicación.	(Reyers et al., 2012)
Intereses	Una expresión de las perspectivas de las partes interesadas para ciertos servicios en un área particular y durante un período de tiempo específico.	(Geijzendorffer et al., 2015)

Manejadores	Partes interesadas que influyen directamente en la forma en que se prestan o pueden utilizar los servicios del ecosistema	(Hauck et al., 2014)
Mismatches	Se definen como las diferencias en calidad o cantidad que ocurren entre la oferta y la demanda de los SE	(Geijzendorffer et al., 2015)
Oferta	Capacidad de un área particular para proporcionar un paquete específico de bienes y SE dentro de un período de tiempo determinado.	(Burkhard et al., 2012)
Oferta	La capacidad de las estructuras y procesos de un ecosistema particular para proporcionar un paquete específico de servicios del ecosistema dentro de un período de tiempo determinado.	(Mouchet et al., 2014)
Oferta	Los componentes de un ecosistema proporcionados con base en propiedades biofísicas, funciones ecológicas y propiedades sociales en un área particular y durante un período determinado.	(Wei et al., 2017)
Oferta manejada	Tipo y cantidad de servicios que se proporcionan mediante la combinación de la oferta potencial y el impacto de las intervenciones (por ejemplo, gestión) por parte de los interesados en un área en particular y durante un período de tiempo específico	(Geijzendorffer et al., 2015)
Oferta potencial	El tipo y la cantidad de servicios que se pueden proporcionar mediante la combinación de características geofísicas y ecológicas del ecosistema sin intervenciones de los interesados en un área en particular y durante un período de tiempo específico.	(Geijzendorffer et al., 2015)
Oferta potencial	Rendimiento máximo hipotético de los servicios optimizados seleccionados.	(Burkhard et al., 2012)
Paquete de SE	Conjunto de SE que aparecen juntos repetidamente en un espacio y tiempo determinado	(Raudsepp-Hearne et al., 2010).
Partes interesadas	Cualquier grupo, organización o individuo que tenga una participación, interés o que pueda afectar un recurso biológico o físico, un servicio del ecosistema, una institución o un sistema social, alguien que esté o pueda verse afectado por una política pública	(Felipe-Lucia et al., 2014; Haase et al., 2012)
Presiones ecológicas	Agentes de estres antropogénicos y naturales que afectan la capacidad o el flujo de beneficios	(van Oudenhoven et al., 2012; Villamagna et al., 2013)
Procesos ecosistémicos	Cambios o reacciones que ocurren en los ecosistemas; ya sean físicos, químicos o biológicos; incluyendo descomposición, producción, ciclos de nutrientes y flujos de nutrientes y energía	(MEA, 2005)
Relaciones de poder	La capacidad humana para controlar o influir en el acceso de otros a los SE	(Felipe-Lucia et al., 2015b)
Servicios ecosistémicos	Beneficios proporcionados por los ecosistemas que contribuyen a hacer que la vida humana sea posible y valga la pena vivir	(Díaz et al., 2006)
Servicios ecosistémicos	Contribuciones que los ecosistemas hacen al bienestar humano y surgen de la interacción de procesos bióticos y abióticos	(Haines-Young y Potschin, 2012)
Servicios ecosistémicos	Contribuciones de la estructura y función del ecosistema, en combinación con otros insumos, al bienestar humano	(Burkhard et al., 2012)

Servicios ecosistémicos intermedios	Interacciones biológicas, químicas y físicas entre los componentes del ecosistema	(Crossman et al., 2013)
Sinergia	Una situación de beneficio mutuo que implica una mejora mutua de dos servicios del ecosistema	(Haase et al., 2012)
Trade-off	Situación en la que el uso del suelo o las acciones de gestión aumentan la prestación de un servicio del ecosistema y disminuyen la prestación de otro	(Bennett et al., 2009)
Trade-off	Forma en que un servicio ecosistémico responde a un cambio en otro servicio ecosistémico	(Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Apéndice II. Cuadro comparativo de los métodos utilizados para valoración de la demanda sociocultural. Modificado de (Scholte et al., 2015)

MÉTODO	DESCRIPCIÓN	VENTAJAS	DESVENTAJAS	APROXIMACIÓN	DESCRIPCIÓN
Aproximaciones de observación	Observar directamente las acciones y el comportamiento de las personas	Estudio basado en el entorno natural de las personas La investigación puede adaptarse durante la fase de ejecución	Requiere de tiempo para la fase de campo y análisis El análisis e interpretación puede ser complicado	Observación no estructurada	Todas las observaciones pueden anotarse y analizarse libremente
				Observación estructurada	Clasificación de las observaciones según grupos predefinidos
				Observación participante	Inmersión en la vida de las personas que se estudian
Investigación documental	Los valores son obtenidos de documentos, imágenes u otras formas preexistentes	Bajo costo y posible amplitud en tiempo y espacio	Disponibilidad de datos limitada Problemas en la confiabilidad y validez de los datos	Enfoque mecanicista	Búsqueda presencia de elementos específicos, es posible analizar cuantitativamente una muestra grande, sin embargo, no se profundiza en la calidad y significado de ciertos elementos
				Enfoque interpretativo	Análisis es más profundo y cualitativo, sobre qué y cómo se transmite
Basado en expertos	Los valores son obtenidos mediante un panel de expertos en el tema, uno de los métodos más utilizados es la encuesta Delphi	Bajo costo y posibilidad de utilizar jerga y tecnicismos	Los resultados pueden estar sesgados según la composición del panel de expertos Pueden no reflejar los valores compartidos	Valor revelado	Se les solicita a los expertos que indiquen cual es la importancia para ellos
				Valor declarado	Se les solicita información sobre la importancia que tienen los servicios para otros actores
Entrevistas a profundidad	Los valores son obtenidos mediante preguntas interrogativas, que son respondidas libremente	Mayor compresión sobre cómo son valorados los SE Flexibilidad durante las entrevistas Naturaleza interactiva y reflexiva	Lleva tiempo realizarlas La muestra puede no ser representativa	Entrevistas no estructuradas Entrevistas semiestructuradas	Formato de naturaleza abierta con gran flexibilidad El entrevistador busca encontrar información específica alejando al entrevistado a

				contestar mediante preguntas
				Reúnen a grupos de personas de interés y muestran un alto nivel de interacción entre los participantes y usan, al menos en parte, métodos deliberativos
Grupos focales	Se obtiene información por medio de discusiones y reflexiones grupales	Los encuestados pueden discutir el problema con los miembros del grupo	Efecto de polarización (las actitudes se vuelven más extremas)	Talleres
		Es posible capturar valores compartidos	Los miembros del grupo de alto estatus pueden tomar el control del grupo	Evaluación rural rápida
Cuestionarios	Clasificaciones individuales donde los SE reciben un cierto valor o se clasifican según su importancia	Se pueden obtener una gran cantidad de datos que pueden analizarse cuantitativamente	Se encuentran limitados por las preguntas estandarizadas	Jurado ciudadano
		Poca o nula flexibilidad en las entrevistas	Puede ser un método costoso	Entrevistas cara a cara
Mapeo	Representación visual de SE en un contexto geográfico determinado	Preferencias y razones de valor espacialmente explícitas	Es necesaria la familiaridad espacial	Método Q
				Enfoque empírico
				Investigación cualitativa y cuantitativa mediante la observación y la adquisición de datos

Enfoque participativo	Se utiliza métodos participativos para evaluar e incluyen directamente a las partes interesadas, expertos o usuarios
Enfoque basado en expertos	Utilizan el conocimiento de expertos, a menudo respaldados con información de literatura y datos secundarios

Apéndice III. Cuadro comparativo de los métodos utilizados para valoración de la oferta biofísica.

MÉTODO	DESCRIPCIÓN	VENTAJAS	DESVENTAJAS
Tablas de consulta	Los valores se obtienen de estudios previos en otros lugares y otras escalas espaciales	Utilización de datos secundarios disponibles y requiere poco tiempo y recursos	Errores de uniformidad que proporciona estimaciones muy amplias
Conocimiento experto	Los expertos clasifican en una categoría de variable ambiental en función del conocimiento que tienen sobre el potencial de estas categorías para suministrar SE	Evaluación relativamente rápida que combina el conocimiento de los expertos	Altos niveles de subjetividad en la evaluación
Relaciones causales	Incorporan el conocimiento documentado existente sobre la relación entre una categoría de variable ambiental y el suministro de SE	Mejora el ajuste de los mapas cuando no hay datos primarios disponibles y puede aplicarse a otros sitios con condiciones ambientales similares	La efectividad depende de qué tan bien se entiendan las variables biofísicas y sociales que determinan la distribución de SE
Extrapolación de valores de datos	El valor del suministro de SE para una categoría variable ambiental determinada se extrae de los datos de campo para mapear la distribución del SE	Se basa en pocas fuentes de información por lo que es relativamente simple y rápido	Se puede presentar una falta de concordancia entre la distribución real de SE explicada por un error de uniformidad
Modelos de regresión	Se realiza la modelación de la relación entre muestras de campo de ES (variables dependientes) y variables ambientales (variables independientes).	Modelos más robustos lo cual contribuye a las comparaciones sistemáticas a través del tiempo y el espacio	Requiere mucho tiempo y recursos para realizar trabajo de campo y para el análisis de datos.

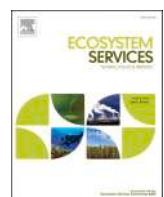
Patrones espaciales de la oferta de múltiples servicios ecosistémicos y la biodiversidad: desafíos y oportunidades en una frontera agrícola tropical.

Aline Pingarroni, Antonio J. Castro, Armando Navarrete-Segueda, Pierre Mokondoko, Melanie Kolb, Sergio Nicasio-Arzeta, Edgar J. González, Francisco Mora-Ardila, Madelon Lohbeck, Jonathan Solórzano, Laura Rodríguez-Cedillo, Carolina Berget, Rocío Aguilar-Fernández, Germán Wies y Patricia Balvanera*.

RESUMEN

Las fronteras agrícolas tropicales están cambiando rápidamente y presentan oportunidades únicas para conciliar la provisión de servicios ecosistémicos, la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de los medios de vida de las comunidades rurales. Para comprender la dinámica de estas fronteras, analizamos los patrones espaciales de la oferta potencial de 18 servicios ecosistémicos y la biodiversidad (riqueza especies y diversidad funcional) en la región de Marqués de Comillas, Chiapas. Obtuvimos 20 mapas utilizando tres herramientas de modelación (modelos lineales generalizados, InVEST y funciones de pedotransferencia). Identificamos paquetes de servicios ecosistémicos y biodiversidad a través de un análisis de agrupación (K-medias) y evaluamos la relación entre la biodiversidad y múltiples servicios en tres escalas mediante modelos lineales generalizados. Los mapas proporcionaron una visión amplia de la distribución espacial de la biodiversidad y la oferta potencial de servicios a escala local ($3,556 \text{ km}^2$) y con una resolución espacial fina (225 m^2). El análisis de agrupación identificó disyuntivas entre la biodiversidad y los múltiples servicios que ofrece el bosque y los servicios-agrícolas y de suelo que ofrece la zona transformada. La relación espacial entre la biodiversidad y los servicios varió entre diferentes escalas y tipos de servicios, pero la ventana de 1 km^2 resultó ser la mejor para encontrar relaciones positivas con servicios de regulación, culturales y de provisión-bosque. Resaltamos la relevancia de la cobertura como variable explicativa pero también de variables hidrológicas, de percepción remota y disturbio. Enfatizamos en la importancia de la reserva de Montes Azules y la conservación y manejo sustentable de las reservas ejidales y parches aislados de bosque maduro y secundario para la oferta potencial de múltiples servicios. Nuestros resultados brindan oportunidades que pueden ser utilizados como herramientas para el entendimiento de los paisajes tropicales y la resolución de conflictos en la región.

Palabras clave: Modelación espacial, Paquetes de servicios ecosistémicos, Planificación del paisaje; suministro biofísico; Conservación de la Biodiversidad



Full Length Article

Uncovering spatial patterns of ecosystem services and biodiversity through local communities' preferences and perceptions

Aline Pingarroni ^{a,*}, Antonio J. Castro ^b, Marcos Gambi ^c, Frans Bongers ^c, Melanie Kolb ^d, Eduardo García-Frapolli ^a, Patricia Balvanera ^a

^a Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, 58190, Morelia, Michoacán, Mexico

^b Departamento de Biología y Geología, Centro Andaluz de Evaluación y Seguimiento del Cambio Global, Universidad de Almería, 04120 Almería, Spain

^c Forest Ecology and Forest Management Group, Wageningen University, 6700 Wageningen, the Netherlands

^d Departamento de Geografía Física, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Ciudad de Mexico, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Ecosystem service bundles
Stakeholder's knowledge
Tropical landscape planning
Participatory mapping
Lacandon tropical forest
Biodiversity conservation

ABSTRACT

Tropical agricultural frontiers are rapidly changing and present unique opportunities to reconcile ecosystem services (ES) provision, biodiversity conservation, and livelihood maintenance of rural communities. To understand the dynamics of these frontiers, we analyzed preferences, reasons associated with importance, and spatial perceptions of ES and biodiversity in Mexico at two scales. In seven workshops and 42 interviews, participants ranked preferred ES and expressed reasons for their importance. They identified the relevant areas for ES and biodiversity. We used this data to create an index to obtain maps of perceived spatial patterns and perform a cluster analysis to identify ES bundles. A redundancy analysis highlighted the factors that help explain the spatial patterns and qualitative and quantitative methods were used to explore the reasons behind participants' rankings of relative importance. We found two contrasting bundles at the regional scale: the natural protected area, where biodiversity is highest, and the agricultural frontier, where agricultural services were highest. At the ejido scale, ejidos whose livelihoods are mainly centered on agriculture and those that develop diverse activities were grouped. Socio-ecological factors (e.g., ejido area, PES program, and indigenous population) further distinguished ejidos focused on agricultural expansion, those dominated by marginalized local inhabitants, and those focused on forest management. The most dominant reasons underlying ES rankings include having sufficient nutritious food and economic support linked to agricultural services. We discuss the role of conservation strategies, historical government decisions, and biophysical characteristics in shaping strong trade-offs between biodiversity conservation and agriculture—and the role of voluntary local conservation initiatives and a national PES scheme in supporting opportunities to reconcile some of these trade-offs. This study demonstrates the importance of integrating local community preferences and perceptions into spatially explicit products that can be used in inclusive conservation and landscape planning approaches for tropical landscapes worldwide.

1. Introduction

Tropical forests are essential for biodiversity conservation and the maintenance of ecosystem services globally (Davis et al., 2020; Steffen et al., 2015). However, increasing demand for agricultural products, fuels, and other natural resources has led to the rapid loss of tropical forest cover (Barlow et al., 2018; Jayathilake et al., 2021), which has in turn created landscapes with dynamic mosaics of forested areas and

agricultural lands known as agricultural frontiers (Arvor et al., 2017; Gomes et al., 2020; Lohbeck et al., 2022). In landscapes with agricultural frontiers, changes in land use lead to decreases in biodiversity levels and trade-offs between ecosystem services, such that certain provisioning services associated with local livelihoods increase (Aguilar-Fernández et al., 2020; Loreau et al., 2001; Schroth and McNeely, 2011), while the maintenance of other services (e.g., regulating and cultural) is compromised (Foley et al., 2011; Sharma et al., 2019; Trilleras et al.,

* Corresponding author.

E-mail addresses: a.pingarroni@cieco.unam.mx (A. Pingarroni), acastro@ual.es (A.J. Castro), marcosgambi@yahoo.com.br (M. Gambi), frans.bongers@wur.nl (F. Bongers), melanesien@gmail.com (M. Kolb), eduardo@cieco.unam.mx (E. García-Frapolli), pbalvanera@cieco.unam.mx (P. Balvanera).

2015). These trade-offs can vary across landscapes and depend on the socio-ecological characteristics of each system (Cavender-Bares et al., 2015; Metzger et al., 2021).

Several studies have emphasized the ecological (e.g., Kremen and Miles, 2012), biophysical (e.g., (Martínez-Harms et al., 2016), and economic (e.g., (Naime et al., 2020) factors that underpin the supply of ecosystem services in tropical agricultural frontiers, but relatively few studies have explored the social dimensions (e.g., (Caballero-Serrano et al., 2017; Meli et al., 2015; Tauro et al., 2020). Studying the social importance attributed to ecosystem services and biodiversity allows understanding landscape dynamics through the different ways in which people value and relate to their natural surroundings (Pascual et al., 2017). Assessing the importance of ecosystem services and biodiversity involves understanding the ranked preferences of stakeholders (quantitative aspects) (Boul Lefevre et al., 2022; Castro et al., 2014; Felipe-Lucia et al., 2015) and the narrative underlying their reasons for such preferences (qualitative aspects) (Arias-Arévalo et al., 2017; Brito et al., 2020; Chan et al., 2012; Plieninger et al., 2013). Moreover, by combining this approach with participatory mapping, we can gain even more valuable insight about perceptions of ecosystem services in tropical landscapes.

Participatory mapping tools enable the integration and transformation of knowledge sources held by different stakeholders into spatially explicit information (Herlihy and Knapp, 2003; Karimi et al., 2020; Klain and Chan, 2012; Pérez-Ramírez et al., 2019). While participatory mapping methods can often be biased due to the inclusion of the participant's interpretation of nature in addition to actual landscape features, or due to the costs associated with information processing and analysis (Corbet, 2009; Garau et al., 2021; Sullivan-Wiley et al., 2019), these methods allow the possibility of determining the relevance that different sites have for a given ecosystem service. This makes participatory mapping a valuable tool for detecting possible trade-offs among ecosystem services at different scales in a tropical landscape (Brown and Fagerholm, 2015; Klain and Chan, 2012).

Several authors have suggested that tropical landscapes give rise to ecosystem service bundles (Börner et al., 2013; Clec'h et al., 2016; Locatelli et al., 2014), or sets of ecosystem services that repeatedly appear together across space or time (Raudsepp-Hearne et al., 2010). By analyzing ES bundles across the landscape, we can visualize and assess multiple services simultaneously and thereby reduce the risk of policy failure by focusing on inherently synergistic bundles of ES, rather than individual services (Quintas-Soriano et al., 2019). Therefore, identifying bundles is one straightforward way to understand and avoid unwanted trade-offs and take advantage of the synergies between ecosystem services and biodiversity occurring across the landscape (Bennett et al., 2021; Quintas-Soriano et al., 2019; Raudsepp-Hearne et al., 2010). Furthermore, because ecosystem service bundles are clustered in space, they can be used to identify areas characterized by distinct socio-ecological dynamics through an analysis of spatial distribution patterns of these clusters (Raudsepp-Hearne et al., 2010; Saidi and Spray, 2018). Although rarely explored, the analysis of ecosystem service bundles from socio-cultural data allows decision-makers to better understand the relationship between drivers of change and the socio-cultural values associated with specific places, and to therefore adequately consider the implications that a given decision may have (García-Nieto et al., 2013; Hamann et al., 2015; Iniesta-Arandia et al., 2014; Martín-López et al., 2012; Zoderer et al., 2019).

This is important because the drivers of agricultural frontier dynamics and the resulting ecosystem services operate at multiple scales of decision making (Balvanera et al., 2017; Hein et al., 2016). Stakeholders at different scales often perceive and place differential value on ecosystem services depending on their cultural context and the impact a given service has on their income and livelihoods (Hein et al., 2016). Thus, the reasons associated with valuing ecosystem services in a particular way are also likely to change across scales. By considering these different scales, we can improve the utility of ecosystem service

valuations and aid in making more effective landscape management decisions at different administrative levels (Saidi and Spray, 2018).

In Latin America, the local stakeholders, including smallholder farmers that support local and global agricultural demand often make the ultimate decisions with regard to managing tropical forest frontiers, despite facing poverty and food insecurity (Salcedo and Guzman, 2014; Toledo and Barrera-Bassols, 2017). In Mexico, the major management decisions across 42 % of the land area are made by smallholders, either individually or collectively, through a semi-collective property regime called *ejido* (Cano Castellanos, 2017; Morett-Sánchez and Cosío-Ruiz, 2017; Toledo and Barrera-Bassols, 2017). Despite their importance as the primary stewards of tropical landscapes in Mexico, and the rest of the world, local stakeholders are mostly excluded or marginalized from governmental decision-making processes (Apgar et al., 2017; Monroy-Sais et al., 2020; Tauro et al., 2018).

As we search for opportunities to sustainably manage tropical landscapes, it is crucial to understand the social importance that smallholders and local stakeholders attach to different ecosystem services and biodiversity, as well as the reasons underlying such importance and the social perceptions of where and how ecosystem services and biodiversity interact. In this study, we explored all of these issues within the Marqués de Comillas (MdC) region of southeastern Mexico. This region has suffered a rapid loss of forest cover following colonization in the 1970 s, jeopardizing the conservation of biodiversity and the maintenance of ecosystem services that sustain local livelihoods (De Vos, 2005; Mariaca-Méndez, 2002). MdC is representative in many ways of agricultural frontiers across the tropics and, in particular, the Latin American tropics. In this study, we aimed to: (i) characterize the spatial patterns and bundles of ecosystem services and biodiversity based on stakeholder preferences and spatial perceptions; (ii) identify the role of socio-ecological factors in explaining observed patterns of ecosystem services and biodiversity; and (iii) explore the reasons associated with the importance of ecosystem services and biodiversity. We conducted the study at two different scales of decision making: 1) the regional scale, comprised of two municipalities divided into 37 *ejidos* with analogous history and biophysical conditions; and 2) the *ejido* scale, where we chose six contrasting *ejidos* in the region.

2. Methods

2.1. Study region

The Marqués de Comillas (MdC) region is located in Chiapas, southeastern Mexico, at the border between Mexico and Guatemala. The region includes the municipalities of Marqués de Comillas, Benemérito de las Americas, and one of the *ejidos* of Ocósingo municipality, as well as the southern extreme of the Montes Azules Biosphere Reserve (BRM-A) (Fig. 1). Between 1972 and 1986, families from different parts of Mexico began colonizing the region (Mariaca-Méndez, 2002) as a result of national and international public policy changes (Balvanera et al., 2021). Most of these families had no prior background linking their livelihoods to the tropical rainforest, and existing development policies encouraged the conversion of designated forest areas for agriculture or cattle ranching (Berget et al., 2021; De Vos, 2002). Other factors such as timber extraction (1949), the settlement of Guatemalan refugees (1982–1984), and the construction of a highway (2000) have also incentivized the agricultural frontier in the region (Berget et al., 2021; De Jong et al., 2000).

Families arriving in the MdC region largely settled in smallholder communities called *ejidos*. *Ejidos* are organized around a system of semi-communal land tenure and constitute one of the finest-scale decision making units in Mexico (De Vos, 2002; Mariaca-Méndez, 2002). Individual properties can be used for agriculture or to establish houses, while forest reserves and communal properties (e.g., schools, meeting centers, wells, and plant nurseries) are meant to address community needs (Morett-Sánchez and Cosío-Ruiz, 2017). Decisions about how to

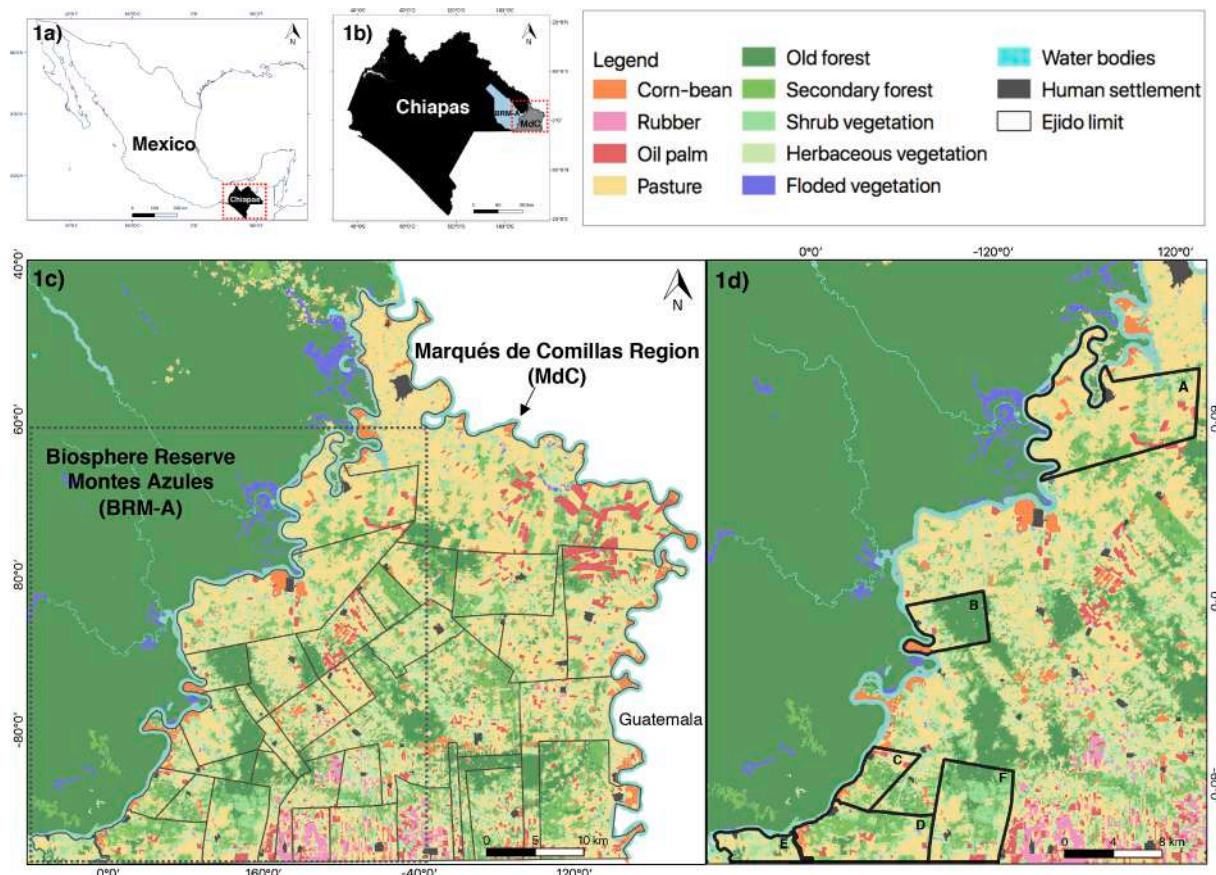


Fig. 1. Location of the Marqués de Comillas region in Chiapas, southeastern Mexico, and the six ejidos where the interviews and workshops were conducted. 1a) Chiapas; 1b) Marqués de Comillas region (MdC); 1c) Detail view of the MdC region and Montes Azules Biosphere Reserve (BRM-A); 1d) The location of the six ejidos: A) Quiringuicharo, B) Reforma Agraria, C) Playón de la Gloria, D) Boca de Chajul, E) Loma Bonita, and F) El Pirú.

manage ejido lands are carried out at two levels. The first level entails meetings with all of the smallholders (*ejidatarios*) to collectively decide what type of management practices are allowed (for example, in some ejidos, oil palm cultivation has been banned). The second is undertaken at the level of each smallholder family, where, in accordance with the agreements made at the ejido scale, smallholders decide on the type of management to implement on their property based on biophysical, economic, and social factors. These decisions are modulated by public policies. For instance, the Payments for Ecosystem Services (PES) program financed by the Mexican government, and administered by the National Forestry Commission (CONAFOR), focuses exclusively on supporting the conservation of standing forests (Costedoat et al., 2015).

The MdC region encompasses a complex mosaic shaped by its geo-pedological heterogeneity (Navarrete-Segueda et al., 2018), diverse colonization history of ejidos settled by people from different cultural backgrounds (Cano-Castellanos, 2013; O'Brien, 1998), and current land-use change dynamics of the agricultural frontier (Castillo-Santiago et al., 2010; Zermeno-Hernández et al., 2016). We focused our study on six contrasting ejidos to capture the above socio-ecological heterogeneity. The selected ejidos were Boca de Chajul, El Pirú, Loma Bonita, Playón de la Gloria, Quiringuicharo, and Reforma Agraria (Fig. 1).

2.2. Methodological approach

The methodological approach included data collection in three steps at both the regional and ejido scale through workshops and face-to-face interviews, respectively. Quantitative and qualitative statistical procedures were used to respond to the three objectives established at each scale (Fig. 2). We used a pixel size of 4 ha to analyze the regional scale and 25 m² for the ejido scale.

2.2.1. Data collection

2.2.1.1. Workshops with local stakeholders at the regional scale. At the regional scale, we carried out a total of seven participatory workshops in 2018, one workshop in each ejido (Boca de Chajul, El Pirú, Loma Bonita, Playón de la Gloria, Quiringuicharo, and Reforma Agraria) and another at a cattle rancher's association. The Free, Prior and Informed Consent (FPIC) rules in Mexico stipulate that local authorities (the *comisariado ejidal*) be contacted to request permission to undertake the study and discuss its objectives. Because the workshops included different local stakeholders without any *a priori* distinction relative to gender, socio-economic status, age, or land tenure, the invitation was open. We invited all those interested in sharing their views on landscape conservation and management (i.e., local stakeholders) via the locally accepted procedure of making an open announcement through a loudspeaker to the entire community. A total of 60 local actors participated in the workshops (87 % men and 13 % women; between 4–14 participants per workshop), with an age range of 27 to 77 years (average age 47 years). FPIC guidelines were followed to undertake and record the workshops.

Workshops were divided into three stages: (1) eliciting preferences for ecosystem services and biodiversity through ranking of their relative importance; (2) unraveling the reasons associated with the importance attributed to various ecosystem services and biodiversity; and (3) participatory mapping of ecosystem services and biodiversity (Fig. 3). We understand ecosystem services as benefits that people obtain from the landscape and nature, and that contribute to human well-being (Costanza et al., 2017; Daily, 1997; de Groot, 2006; Díaz et al., 2018). Each workshop started by introducing the overall goal. We used the term “benefit” instead of ecosystem services to make our questions more

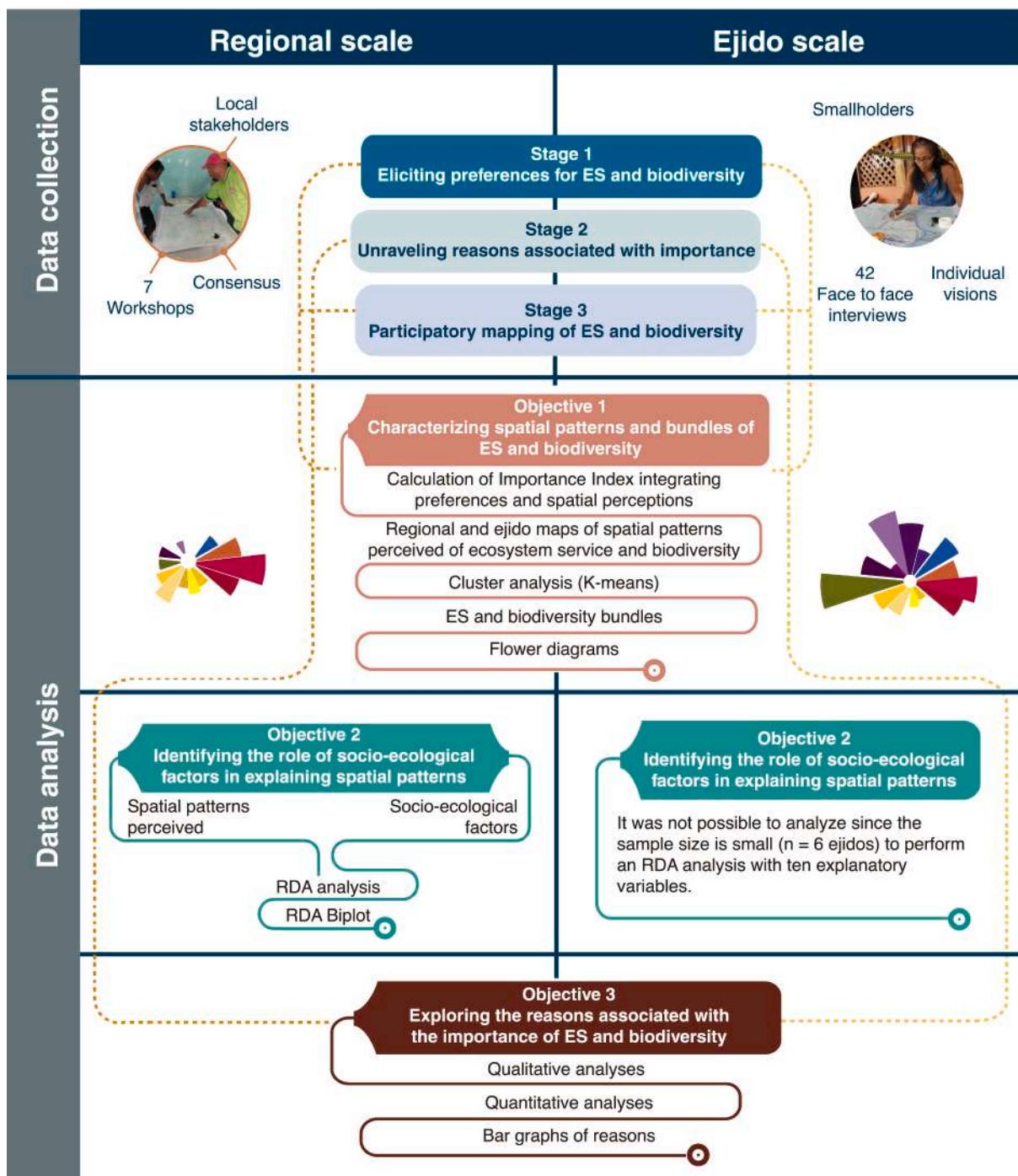


Fig. 2. Methodological approach and statistical analyses for the three objectives at the regional and ejido scale. Abbreviations: ES = ecosystem services; RDA = redundancy analysis.

relatable to participants (Castro et al., 2011). For the ranking exercise, we used 22 cards representing a total of 22 ecosystem services identified through locally relevant literature and a pilot phase, and one card representing biodiversity (see Appendix 1 for details). The list of ecosystem services was inspired by the Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) nomenclature (Haines-Young and Potschin-Young, 2018) nomenclature and then adjusted to the local context. To expand awareness of the trade-offs between the ecosystem services linked to agriculture and biodiversity, the ecosystem services were classified into four categories: agricultural (6 ES), provisioning (6 ES), regulating (6 ES), and cultural (6 ES). The three stages of the workshop are further described below.

Stage 1. We first showed the pre-prepared cards and inquired if any services were missing. We included two additional cards to represent rubber and clean air, based on suggestions from workshop participants. Then, participants selected ten cards from among the 25 to identify those most important to the MdC region's inhabitants. Next, the cards were ranked from the most important to the least important, where number 1 corresponded to the most important card and 10 to the least important (Castro et al., 2016a, Castro et al., 2016b).

Stage 2. We asked participants to explain the reasons supporting their choices about the importance of the different ecosystem services and/or biodiversity they selected. We recorded each of the reasons given.

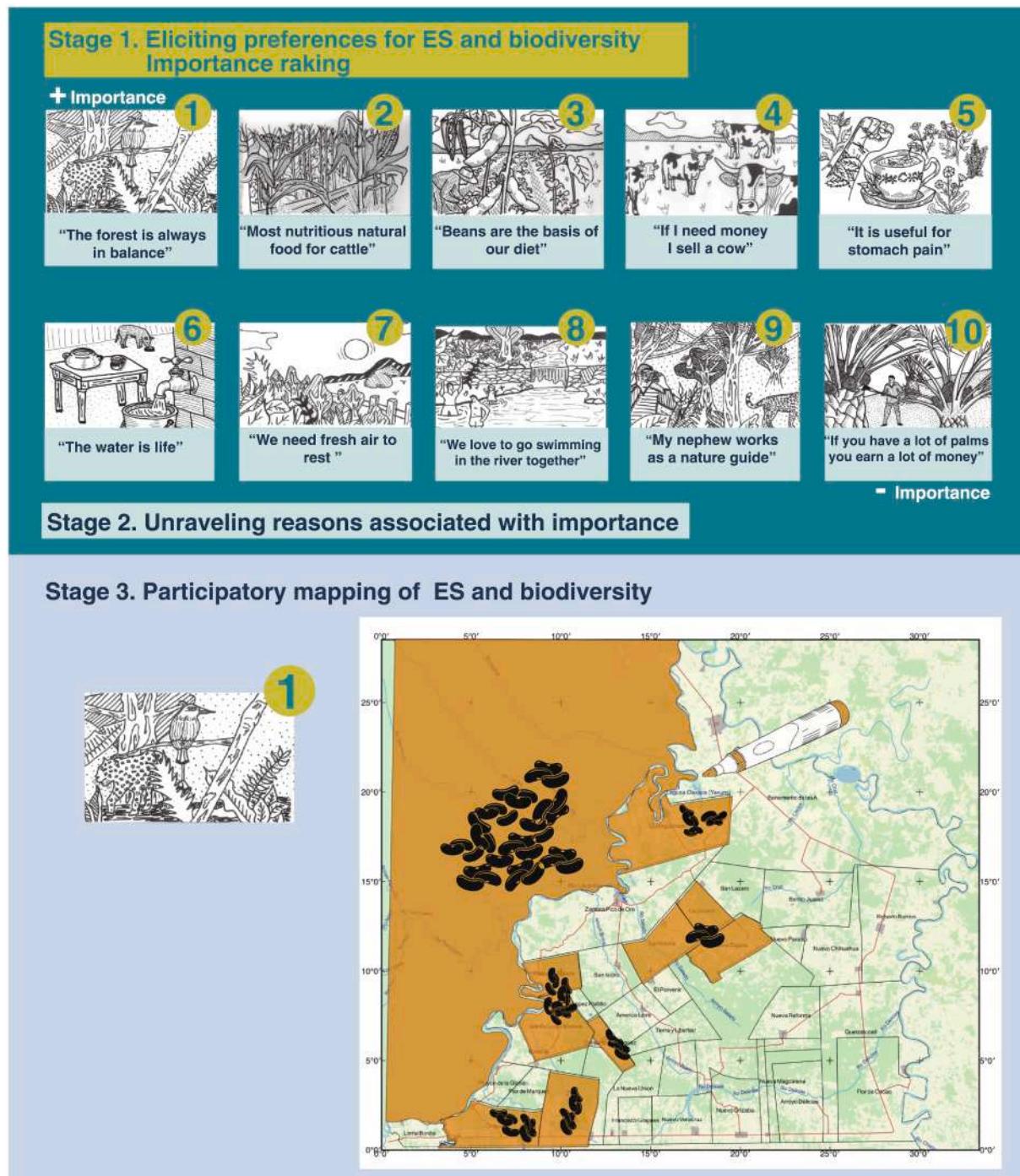


Fig. 3. Three steps of the methodological approach for data collection in workshops and face-to-face interviews.

Stage 3. We conducted a participatory mapping exercise using a printed map of the MdC region (size 1×1 m) to capture spatial perceptions related to the ecosystem services and biodiversity. The map included information regarding vegetation and land cover (Pingarroni, 2017), the boundaries of the ejidos (RAN, 2010a), roads (INEGI, 2018), and rivers (INEGI, 2010b) (Appendix 2). First, we identified the key features depicted on the map together with the workshop participants. Next, we showed the card they ranked as most important and asked them to circle the most significant areas for that particular ecosystem service or biodiversity on the map. Then, to identify the spatial relevance of each of the circled areas, we asked them to distribute a total of 50 beans among the resulting delineated areas. The more relevant they deemed the area to be for a given service, the larger the number of beans

it would have (Klain and Chan, 2012; Pérez-Ramírez et al., 2019). We repeated this procedure for each of the ten top-ranked cards in decreasing order of importance. All results from the workshops were determined through consensus-building among participants.

2.2.1.2. Face-to-face interviews with smallholders at the ejido level. Data collection at the ejido scale involved face-to-face interviews with a total of 42 smallholders (84 % men and 16 % women). This included seven smallholders per ejido (i.e., Boca de Chajul, El Piru, Loma Bonita, Playón de la Gloria, Quiringuicharo, and Reforma Agraria) between the ages of 25 and 86 (average age 52 years). We requested permission from the authorities at each ejido to carry out the interviews, in accordance with

FPIC rules and local ethical codes. We selected interviewees using a snowball method, which meant that the interviews were not wholly independent of each other (Faugier and Sargeant, 1997). We identified potential interviewees starting with those suggested by the authorities who granted permission to undertake the study, and then welcomed subsequent recommendations from the interviewees themselves. Our selection criteria were such that we interviewed only smallholders (i.e., ejidatarios, people officially recognized as holding lands under ejido rules), and thus kept our focus on the dominant group in the region with the most significant impact on decision making (Berget et al., 2021). We also sought to identify individuals with the best knowledge of the ejido territory. After discussing FPIC guidelines with them, we conducted and recorded the interviews with the smallholders' permission. To conduct the face-to-face interviews, we used the same three-step protocol used for workshops (Fig. 3), with a few minor modifications in stages 1 and 3. In stage 1, the interviewees selected the ten most important cards for the inhabitants of their own ejido (rather than the entire MdC region). In stage 3, we used a map of the specific ejido (size 0.70×1 m) where we conducted each interview (rather than a map of the entire region) (see Appendix 2 for details).

Both face-to-face interviews and workshops included participation across generational lines. Participants generally fell into one of three groups: smallholders and early settlers of the region over 60 years of age with limited access to education and no experience in tropical rainforest management (27 % of interviewees and 17 % of workshop participants); middle-aged inhabitants (35–59 years of age) with access to education and experience in integrated conservation and ecotourism projects (60 % of interviewees and 54 % of workshop participants); and young inhabitants (25–35 years of age) with even greater access to education and services, who were generally more aware of the transformation of MdC landscapes, but who were mostly not landowners themselves (11 % of interviewees and 29 % of workshop participants).

2.2.2. Data analysis

2.2.2.1. Maps of perceived spatial patterns of ecosystem services and biodiversity. We photographed each map resulting from the individual interviews and workshops with a fixed-lens camera. We then georeferenced these pictures and converted the areas drawn by participants into digitized polygons using the QGIS program (QGis, 2011). We calculated the relative contribution value of each pixel for a given topic (i.e., for each ecosystem service or biodiversity). To do so, we adapted from the methods proposed by Tauro (2018). First, we calculated the relative contribution by associating the ranking of each topic (card) and the spatial relevance (i.e., number of beans) individually to each polygon from a given workshop or interview. Second, the polygons were converted into pixels (raster format), and we assigned to each pixel the relative contribution value calculated for each polygon. The pixel size corresponds to the smallest polygons drawn (pixel size is 4 ha for the regional scale and 25 m² for the ejido scale). Thirdly, for a given topic (i.e., specific ecosystem service or biodiversity as a whole), we added up the relative contribution values of all pixels that spatially overlapped, yielding the importance index for that topic. Lastly, we obtained final maps of the perceived spatial patterns for each individual ecosystem service and biodiversity for each ejido, as well as the MdC region as a whole (Raudsepp-Hearne et al., 2010), using the importance index as an indicator. More details about the relative contribution and importance index calculations are found in Appendix 3.

2.2.3. Data analysis at a regional scale

2.2.3.1. Bundles of ecosystem services and biodiversity. We identified and mapped bundles of ecosystem services and biodiversity at a regional scale. The bundles of ecosystem services and their corresponding areas were identified using a k-means cluster analysis and an elbow method to

define the optimal number of clusters (Maldonado et al., 2019; Saidi and Spray, 2018). This technique has been widely used in the ecosystem services literature to detect spatially explicit bundles (Spake et al., 2017). To perform the k-means cluster analysis, we used the importance index data for each pixel corresponding to the different topics. We then used flower diagrams to illustrate the resulting bundles of ecosystem services (Mouchet et al., 2014), where each petal corresponds to the average values of ecosystem services and biodiversity. Clustering analyses were performed using the R packages vegan (Oksanen et al., 2019), mclust (Scrucca et al., 2016), and maptools (Bivand and Lewin-Koh, 2020), and the flower diagrams with ggplot2 (Wickham, 2016) and RColorBrewer (Neuwirth, 2014).

2.2.3.2. Factors underlying the perceived patterns of ecosystem services and biodiversity. We used redundancy analysis (RDA) to identify causal relationships between perceived spatial patterns of ecosystem services and biodiversity and the socio-ecological characteristics present in the region. We used RDA instead of other multivariate analyses since RDA is commonly applied to explore the causal relationship between a multivariate response variable and a set of explanatory variables (Martín-López et al., 2012; Oteros-Rozas et al., 2014). Because the socio-ecological dynamics of the region are largely determined by factors that operate and are measurable at a smaller administrative scale, the regional maps of spatial patterns for ecosystem services and biodiversity were divided into the 37 ejidos comprising the region. With this information, we calculated the average importance index for each ejido (i.e., the response variable). To select the most relevant socio-ecological variables (i.e., the explanatory variables), we first constructed a database with 188 variables for each of the 37 ejidos (Appendix 4). Then, to reduce the complexity of the RDA analysis, we performed Spearman correlation tests between the response variables. The highly correlated variables were excluded using an arbitrary threshold of $|r| > 0.6$ between pairs of explanatory variables. As a result, a total of ten variables related to different socio-ecological aspects in the region were included in the RDA (Table 1). Finally, we performed a Monte Carlo permutation test (1000 permutations) (Van Wijngaarden et al., 1995) to test whether the ten socio-ecological variables significantly affected the perceived spatial patterns of ecosystem services and biodiversity.

2.2.3.3. Reasons associated with the importance of ecosystem services and biodiversity. We used qualitative and quantitative methods to assess the reasons given for the different rankings. We first used an interpretive-

Table 1
Socio-ecological variables used in the redundancy analysis (RDA).

No.	Variable	Abbreviation	Source of data	Source
1	Forest cover	Forest	Vegetation and land use map	Pingarroni, 2017
2	River density	River	Hydrological map	INEGI, 2010b
3	Total ejido area	Total area	Perimetral map	RAN, 2010a
4	Total population	Population	Population and housing census	INEGI, 2010a
5	Percentage of population speaking an indigenous language	Indigenous population	Population and housing census	INEGI, 2010a
6	Percentage of population being original inhabitants of Chiapas	Original population	Population and housing census	INEGI, 2010a
7	Literate population	Literate population	Population and housing census	INEGI, 2010a
8	Communal land	Communal land	Communal land map	RAN, 2010b
9	Payments for ecosystem services	PES	PES map	CONAFOR
10	Road density	Road	Road map	INEGI, 2018

constructivist approach to ensure that the point of view of the interviewees and workshop participants was respected (Mills et al., 2006; Tauro et al., 2018). The information that emerged from individual narratives was meticulously interpreted and organized into categories for analysis (Mills et al., 2006). These results were then classified into types of reasons (for more details, see appendix 5). Ecosystem services or biodiversity that received a higher number of reasons were selected and represented by bar graphs describing the proportional frequency of each type of reason.

2.2.3.4. Data analysis at an ejido scale. At the ejido scale, we carried out the same data analyses with the exception of the redundancy analysis (RDA), which we were unable to perform given that there were only six ejidos for which detailed maps were generated, thus yielding insufficient numbers for an RDA analysis with ten predictive variables ($n = 6$) (Fig. 3). We carried out the remaining analyses with some minor modifications. Due to the background on landscape management in the region linked to ejido socioecological characteristics, to detect ecosystem service and biodiversity bundles, we emphasized differences between ejidos rather than heterogeneity within them. To undertake the cluster analysis, we used each ejido's average importance index for the different topics rather than the total values. To avoid underestimating ecosystem services associated with small areas (e.g., water for domestic use, which is found in small springs), we calculated the average of importance index using only the pixels that had been highlighted for each service or biodiversity (e.g., we used 100 pixels for water for domestic use rather than 3000, the total number of pixels corresponding to the entire area of the ejido). To analyze the reasons associated with the different ecosystem service and biodiversity rankings, we were able to summarize the reasons by bundle (i.e., group of ejidos) since the reasons corresponded to the ecosystem services and biodiversity within each ejido. This was not possible on a regional scale since the importance reasons are associated with the entire region, not the bundles.

3. Results

3.1. Spatial patterns of ecosystem services and biodiversity

The regional maps provided a broad overview of the ecosystem services and biodiversity found in the Montes Azules Biosphere Reserve (BRM-A) and MdC. The participatory mapping from our workshops resulted in 433 polygons describing the perceived relevant areas for the most important ecosystem services and biodiversity. Of the full suite of 24 ecosystem services analyzed in the workshops, only 17 were deemed important, for which we obtained regional maps of their spatial distribution (Fig. 4b). We also obtained one map for biodiversity (Fig. 4a).

The ejido maps provided detailed information on the ecosystem services and biodiversity found within the ejidos of Quiringuicharo, Reforma Agraria, Playón de la Gloria, Boca de Chajul, Loma Bonita, and El Pirú. The individual interviews revealed 1,134 polygons containing the perceived areas with the most important ecosystem services and biodiversity. An average of 18 ecosystem services were deemed important at the ejido scale. Due to heterogeneity in social preferences across ejidos, as many as 23 of the 24 services were considered for the 6 ejidos studied (Fig. 4d). We obtained 108 ejido-level maps of the perceived spatial patterns of ecosystem services, and six maps for biodiversity across the six ejidos (Fig. 4c).

3.2. Bundles of ecosystem services and biodiversity

At the regional scale, the cluster analysis identified two contrasting ecosystem service and biodiversity bundles: the natural protected area and the agricultural frontier (Fig. 3a). The first bundle corresponds to the Montes Azules Biosphere Reserve (BRM-A) and the neighboring river systems. This area is considered important by local participants mainly for conserving biodiversity and supplying water for domestic use. The second bundle included the MdC's ejidos, where the tropical forest has

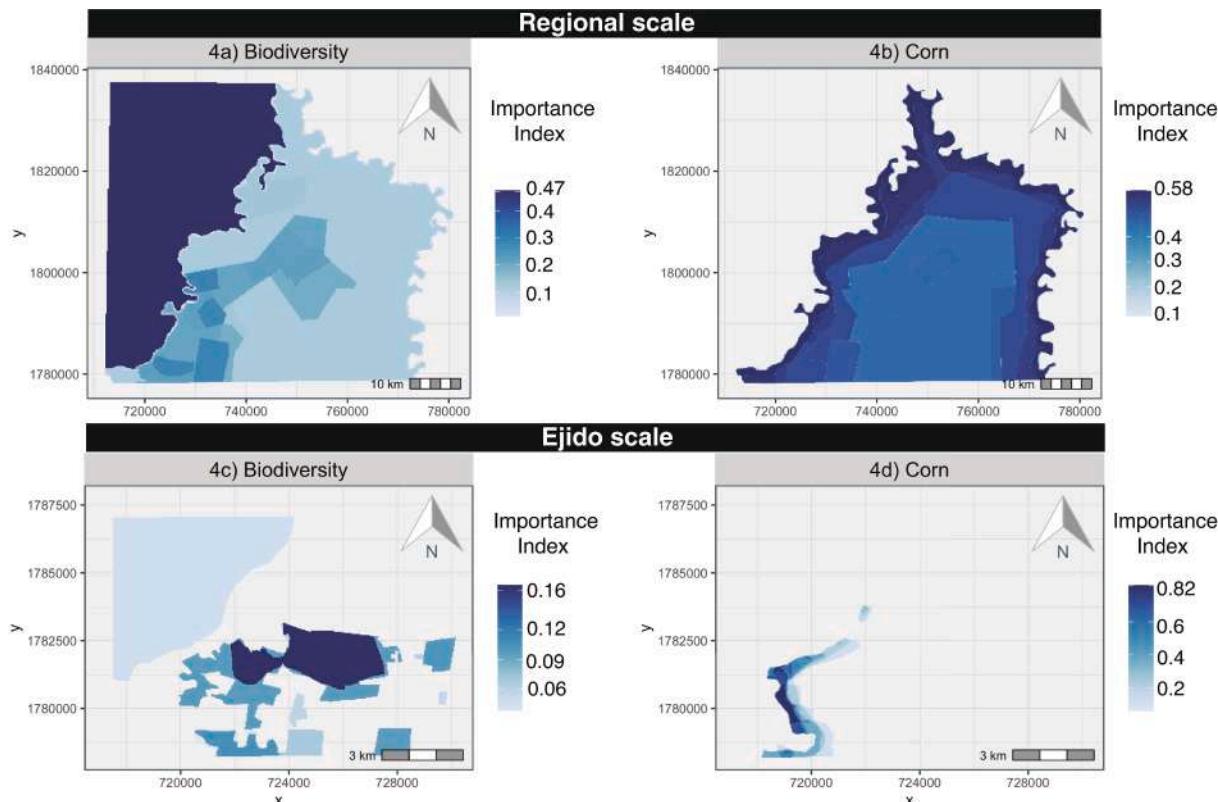


Fig. 4. Examples of the maps depicting perceived spatial patterns of ecosystem services and biodiversity at the regional and ejido scales: 4a) Biodiversity in MdC; 4b) Corn in MdC; 4c) Biodiversity in Boca de Chajul; and 4d) Corn in Boca de Chajul.

been transformed. This area is considered particularly important for supplying agricultural services such as the production of beans, corn, and livestock, and less important for biodiversity conservation. Other services included in this bundle, albeit with less importance, were the provision of edible and medicinal plants and the regulation of soil fertility (Fig. 5a).

At the ejido level, our cluster analysis identified two ecosystem service and biodiversity bundles: ejidos whose livelihoods are mainly centered on agriculture and those that develop diverse activities (Fig. 5b). The first bundle comprises the ejidos of Boca de Chajul, Loma Bonita, Playón de la Gloria, and Quiringuicharo. This bundle was characterized by the supply of agricultural services (i.e., corn, beans,

and livestock), water for domestic use, and biodiversity conservation. The only important cultural service included in this bundle was cultural heritage. The second bundle included the ejidos of El Pirú and Reforma Agraria. This bundle was mainly characterized by the supply of cultural services such as sites for ecotourism (directed at visitors from outside the area) and sites for recreation (for local inhabitants), as well as sites for biodiversity conservation. This bundle also showed intermediate values on the importance index for agricultural services and regulation services, such as soil fertility regulation (Fig. 5b).

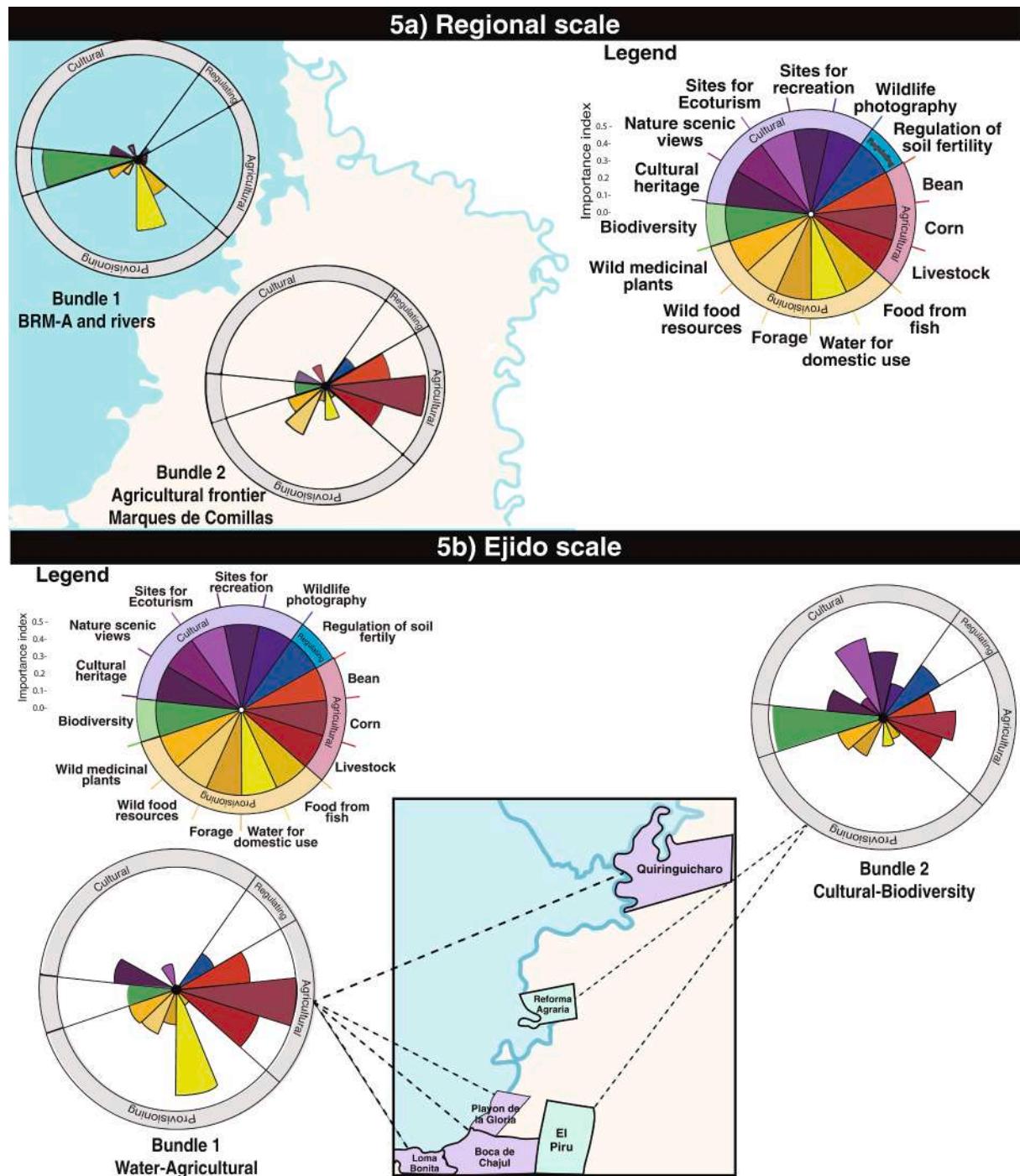


Fig. 5. Flower diagrams illustrating bundles of ecosystem services and biodiversity resulting from the cluster analysis at the regional scale (5a) and ejido scale (5b). Each petal corresponds to the average importance index of ecosystem services and biodiversity found within each cluster.

3.3. Factors underlying spatial patterns of ecosystem services and biodiversity

We found a statistical association between perceived regional spatial patterns of ecosystem services and biodiversity and the socio-ecological factors that likely underpin such patterns. Two axes explained 58 % of the total variance (see Appendix 6; $p < 0.0001^*$, based on 1000 permutations; also see Fig. 6, which shows the biplot for the first two axes). Across the region, we found three major types of ejidos: those centered around agriculture, those dominated by marginalized inhabitants, and those centered around forest management. In the bottom left of the RDA (negative scores for both axes), four ejidos have the largest area, population, road density, and river density, and also the highest scores for agricultural services. At the center-right of the RDA (positive scores for RDA1, and low positive or negative scores for RDA2) are ejidos isolated from the main roads and rivers, which harbor the largest proportion of indigenous and original population and have the highest scores for rubber and fruit trees. In the upper left of the RDA (negative scores for RDA1 and positive scores for RDA2), ejidos with the largest forest cover, communal lands, and payments for ecosystem services have the highest scores for ecotourism and biodiversity.

3.4. Reasons associated with the importance of ecosystem services and biodiversity

The reasons that dominated and converged across the region and

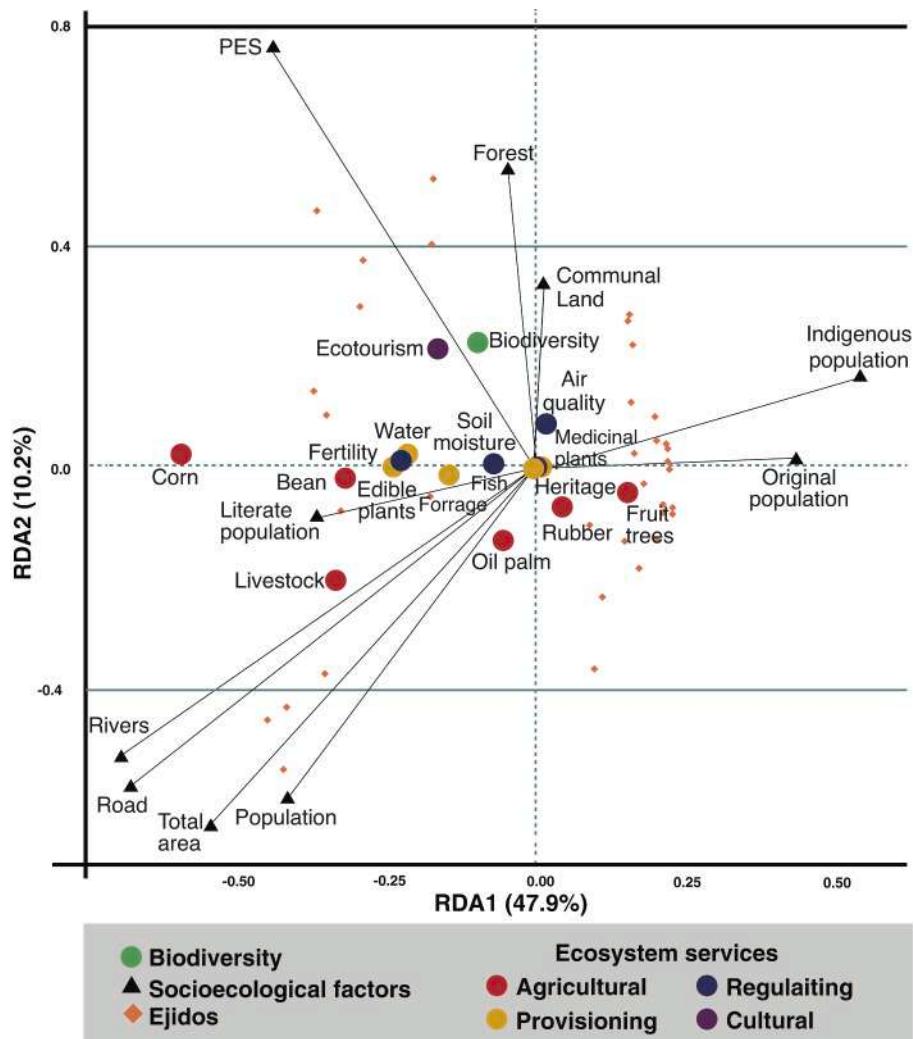


Fig. 6. Redundancy analysis (RDA) biplot of the first two axes. The biplot shows the relationships between perceived regional spatial patterns of ecosystem services and biodiversity and the socio-ecological factors in 37 ejidos across the region. Detailed legend: Black triangle = socio-ecological factors (Forest = percentage of forest cover; River = river density; Total area = total ejido area; Population = total population; Indigenous population = percentage of overall population; Original population = percentage of overall population being original inhabitants of Chiapas; Literate population = percentage of overall population; Communal Land = area percentage of communal land; PES = area percentage in payments for ecosystem services program; Road = density of road); orange diamond = ejidos located in the region; yellow circle = provisioning services; blue circle = regulation services; purple circle = cultural services; and green circle = biodiversity.

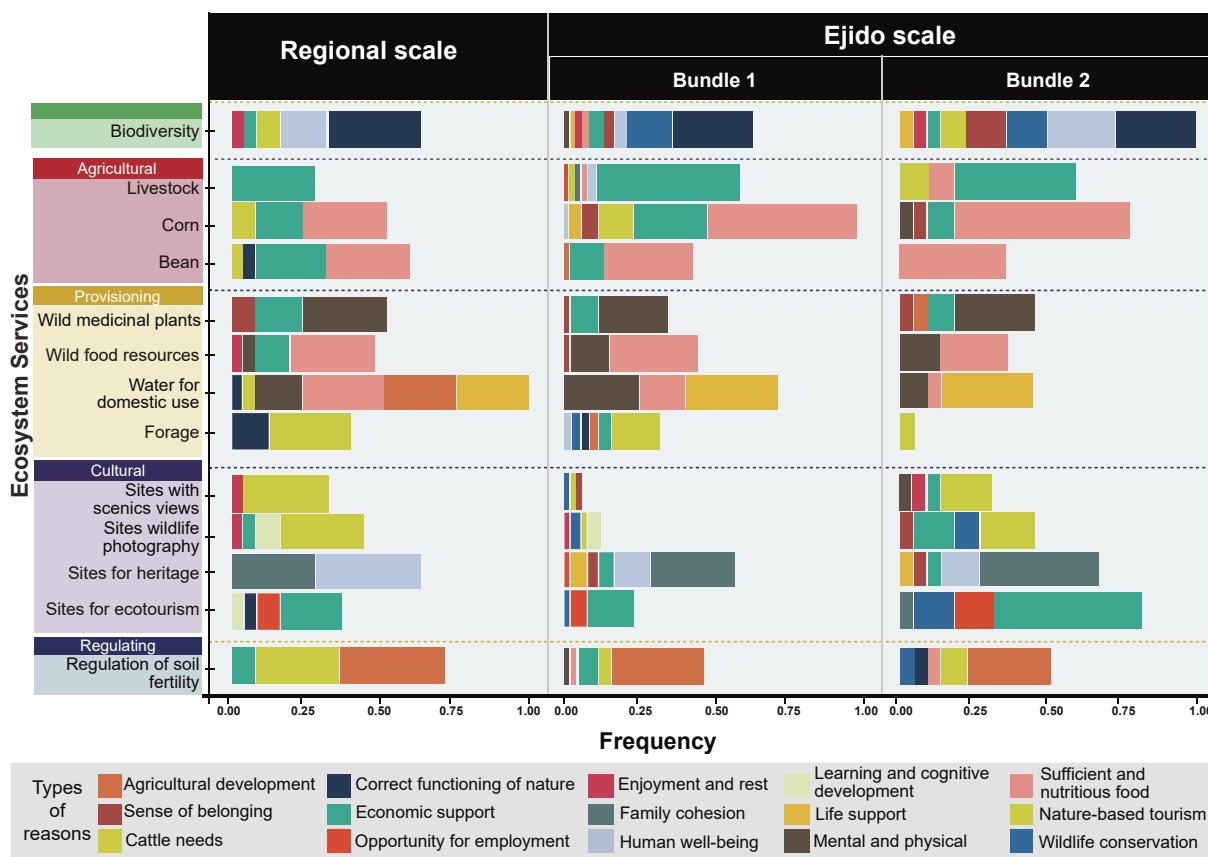


Fig. 7. Bar graphs of the frequency of reasons associated with the importance of ecosystem services and biodiversity at regional and ejido scale in bundle 1 (Loma Bonita, Boca de Chajul, Playón de la Gloria, and Quiriguicharo) and bundle 2 (Reforma Agraria and El Pirú). Each color represents a different type of reasons.

Table 2
Classification and examples of reasons associated with the importance of ecosystem services and biodiversity at regional and ejido scales.

Types of reasons	Example
1 Agricultural development	“Soil fertility helps to produce more and better beans.”
2 Wildlife conservation	“If we conserve biodiversity, the trees and animals of the jungle are preserved.”
3 Economic support	“I can sell my livestock if I need money.”
4 Learning and cognitive development	“Places to photograph nature allow us to teach the importance of the jungle.”
5 Employment opportunities	“Sites for ecotourism help provide employment for young people.”
6 Cattle needs	“Corn is the most nutritious natural food for cattle.”
7 Correct functioning of nature	“It is important to conserve the jungle so that nature is always in balance.”
8 Human well-being	“Water represents everything; it is the welfare of the community.”
9 Sense of belonging	“Anyone who calls himself Mexican knows that we are made of corn.”
10 Life support	“Where there is water there is life; all living beings need it to survive.”
11 Mental and physical health	“With medicinal plants we can cure ourselves of everything from the flu to malaria.”
12 Nature-based tourism	“There are people who come from far away just to see those little birds.”
13 Enjoyment and rest	“In April it is very hot, and we always go swimming to have fun.”
14 Family cohesion	“My land is my whole life’s work, and I want my children and my grandchildren to continue working it.”
15 Sufficient and nutritious food	“Corn and beans are the basis of our diet.”

4. Discussion

4.1. Reconciling biodiversity conservation and ecosystem services: preferences, reasons of importance, and spatial perceptions

Findings obtained at the regional scale show the landscape to be strongly divided between the agricultural frontier and the Montes Azules Biosphere Reserve (BRM-A). Contrary to what we expected and what has been shown in other studies conducted in regions near protected areas in other parts of the world (Karimi et al., 2020; Maldonado et al., 2019; Sodhi et al., 2010), our results did not support the belief that local communities are strongly connected to the diversity of cultural services provided by the BRM-A. This may be interpreted, at least in part, as a function of historical events, such as the relatively recent colonization of the MdC region and the circumstances surrounding declaration of Montes Azules as a natural reserve. Between 1972 and 1986, the Government of Mexico fostered expansion of the agricultural frontier in the MdC to alleviate agrarian pressures on BRM-A and promoted human settlement along the border with Guatemala. In 1978, the BRM-A was created in response to conservation policies, but without consulting the communities established in the region. The BRM-A was aimed at protecting biodiversity from further agricultural expansion by limiting the access of MdC inhabitants (Durand et al., 2014; Rosano and Díaz, 2016). Our results show that these antagonistic decisions have produced a disconnect between BRM-A and MdC inhabitants, thus influencing local perceptions regarding the variety of benefits that BRM-A provides to people. It has been shown elsewhere that the creation of restricted natural reserves without considering the needs of local inhabitants, and the government’s imposition of values associated with conservation, leads to conflicts and jeopardizes the long-term functioning of those reserves (Bhola et al., 2021; Dawson et al., 2021); Reyes-García et al.,

2021; Witter and Satterfield, 2019).

At the ejido scale, we found contrasting preferences for different services and for biodiversity. Inhabitants of some ejidos (e.g., Boca de Chajul, Loma Bonita, Playón de la Gloria and Quiringuicharo) placed greater importance on agriculture, while others (e.g., El Pirú and Reforma Agraria) considered as most important the conservation of biodiversity and activities related to cultural services such as ecotourism. The differences we found between ejidos are multifactorial, but preferences for biodiversity and ecotourism-related services appear to be linked to the community's experience in its place of origin, its internal community organization, and the presence of non-governmental organizations (Cano-Castellanos, 2013; Cano Castellanos, 2017). For example, the preferences and perceived spatial patterns in the ejido of Reforma Agraria are shaped in part by the conservation efforts the community has been involved with over the years. These efforts began in 1991 with the Red Macaw Conservation Project, a community-led initiative, and continued with various other actions, including the voluntary certification of their reserve ("Reserva Las Guacamayas") as a protected natural area for 99 years (SEMARNAT, 2021). In other ejidos, such as El Pirú, spatial patterns reflect the design and implementation of conservation strategies and the development of ecotourism activities by non-governmental organizations (Meli et al., 2015).

The socio-ecological factors influencing perceived spatial patterns of different ecosystem services and biodiversity can best be explained in terms of three distinct types of ejidos: ejidos focused on agricultural expansion, ejidos dominated by marginalized local inhabitants, and ejidos focused on forest management. In the case of the first type, ejidos focused on agricultural expansion, factors such as the total area of the ejido and the size of the adjacent rivers played a crucial role in explaining the observed spatial patterns. These factors are closely related to the history of colonization in the region and the different opportunities for the migrants who arrived there. The first areas to be colonized were located along the banks of the main rivers, with fertile soils ideal for agriculture, abundant water, and direct access to watercourses that served as the only means of communication and transportation (Cano-Castellanos, 2013; De Vos, 2002). The earliest ejidos were established in these areas, and over time, population growth, the development of communication routes, and access to private and government support promoted agricultural development (León and Harvey, 2006; Mariaca-Méndez, 2002). The second group, ejidos dominated by marginalized local inhabitants, emerged from a later migratory stage, in which indigenous and native families from Chiapas settled in the central zone of the MdC, away from the main rivers. This generated a historical inequality in terms of access to the best cultivable land (Cano-Castellanos, 2013; De Vos, 2002), such that the most isolated and marginalized ejidos in the center of the region opted for crops with fewer requirements like fruit trees or rubber.

For the last group, ejidos focused on forest management, factors such as payments for ecosystem services (PES), forest cover, and communal lands play a crucial role in explaining the spatial patterns of biodiversity and ecosystem services. The PES program began in the region in 2008, and since then, most of the ejidos that have designated and maintained forest areas as communal forest reserves have benefited from the program and, in some cases, from ecotourism as well (Costedoat et al., 2015). Unfortunately, many of the ejidos in the region have been excluded from the PES program due to bureaucracy and the lack of large forest areas (e.g., Ejido Loma Bonita) (Berget et al., 2021). This problem was evident during our interviews and workshops. Most participants expressed a desire to conserve biodiversity, but they also recognized that incentives for converting forest land to more profitable uses make it very difficult to allocate land for conservation rather than for pursuing agricultural activities. This is due in part to failures in forest governance at the ejido level and also to the strict requirements to participate in PES schemes.

We found that the reasons given for placing varying degrees of

importance on different ecosystem services and biodiversity were closely related to the livelihood characteristics of MdC inhabitants. Similar to other parts of Mexico (Casas et al., 2016; Toledo and Barrera-Bassols, 2017), local stakeholders and smallholders in MdC prioritized agricultural services such as the cultivation of maize and beans, given their importance as the basis of the local diet and the cultural importance of family farming and biocultural diversity for people's livelihoods. Livestock was important to smallholders as a form of economic support, an instrumental value of nature. In many cases, livestock is their primary source of income and is often used as a savings system. This result is especially critical since the conversion of forests into pasture for cattle is the leading cause of biodiversity loss in MdC and has been driven by the commercialization of cattle ranching with Guatemala and by economic incentives from government programs (for example, the "Livestock Productivity Stimulus Program" PROGAN) (Berget et al., 2021; Galvan-Miyoshi et al., 2015; Izquierdo-Tort, 2020; Lohbeck et al., 2022). Other ecosystem services associated with economic support and employment were related to ecotourism activities. However, participants expressed that very few people in the MdC can benefit from these activities due to a variety of reasons.

Whereas ecosystem service values were driven by livelihood concerns, the reasons given for the importance of biodiversity were associated with the proper functioning of nature, an intrinsic value of nature, and with human well-being, a relational value. Interestingly, during the workshops and interviews, participants expressed less conviction about the importance of the biodiversity found in the BRM-A, suggesting that such values were essentially the product of the environmental discourse carried out by the government and NGOs rather than the product of their own experience. In fact, many inhabitants of MdC have never even visited the BRM-A. Instead, they expressed that the biodiversity found within the ejidos is valued more because there is a sense of belonging and connection to their forests, which is reflected in the conservation efforts undertaken in some of the ejidos.

Based on our results, we can make a few immediate recommendations to reconcile the trade-offs between biodiversity conservation and ecosystem services in the MdC. At the regional scale, based on the importance of biodiversity in the BRM-A and the discussion above, we call for updating and building together with the surrounding communities the management and conservation strategies of the BRM-A. In particular, we believe that strengthening the linkage mechanisms would help to foster a sense of connection between communities of the MdC, the reserve, and the surrounding forests. These strategies have been promoted in tropical forests elsewhere (Brown and Raymond, 2007; Walker and Ryan, 2008) and have demonstrated that the development of subjective meanings for nature motivates biodiversity conservation and reduces adverse effects on essential ecosystem services for local inhabitants.

For the agricultural frontier of MdC, the heterogeneity of preferences and reasons for the importance of different ecosystem services and biodiversity among the ejidos gives rise to some specific proposals. The creation and strengthening of programs to provide support for maintaining and improving local livelihoods offers a promising opportunity to reduce the pressure of livestock farming and promote conservation in MdC. For example, we recommend improving the conditions for access to and maintenance of PES programs in communal reserves (Muench and Martínez-Ramos, 2016). We also recommend expanding access to the PES program for ejidos with medium and small forest fragments since they are essential for conserving biodiversity in the region (Cudney-Valenzuela et al., 2021; Hernández-Ruedas et al., 2014; Nicasio-Arzeta et al., 2021; Pingarroni, 2017).

4.2. Methodological innovations and limitations

Our study articulates different tools in a mixed methodology to explore the underlying subjectivity of stakeholder preferences, reasons of importance, and spatial perceptions associated with them. Other

studies on the spatially explicit social valuation of ecosystem services have used participatory mapping methodologies that start from prior identification of places (Plieninger et al., 2013; Tyrväinen et al., 2007) or use coded sticky dots to locate places (Brown, 2004; Fagerholm et al., 2012; Raymond et al., 2009). These methods save costly digitization efforts but simplify the diversity and variability of participants' spatial perceptions. Alternative methodologies have also been developed that can disentangle the heterogeneity of stakeholders' spatial perceptions by asking each participant to delimit the areas associated with particular ecosystem services and assess their relative importance (Klain and Chan, 2012). However, to our knowledge, no other method integrates social preferences, the reasons underlying degrees of importance, and perceptions of the spatial distribution of ES and biodiversity, including the relevance of each area for particular services.

Our methodology offers a number of specific innovations for other researchers. First, we overcome the limitations of written (e.g., business cards) or spoken (e.g., structured interviews) concepts (Brown and Fagerholm, 2015; Tauro et al., 2020) by using drawings to initiate the classification of ecosystem services. We then combine them with the participatory mapping exercise, differentiating the significance of particular areas for each service and biodiversity (Klain and Chan, 2012; Raymond et al., 2009). Second, we provide a new importance index and corresponding R code, which integrates preferences and perceptions and summarizes each pixel's value. This index constitutes a new quantitative tool that is easily reproducible and comparable across spatial scales and ecosystem types and could be applied to other attributes of nature (e.g., biodiversity features). Third, we contribute to the limited existing literature on the relationship of socio-ecological factors and the identification of ecosystem service bundles from a societal perspective (García-Nieto et al., 2013; Hamann et al., 2015; Iniesta-Arandia et al., 2014; Martín-López et al., 2012; Zoderer et al., 2019). We also provide an analytical framework for assessing the importance reasons that intertwine the formation of different biodiversity and ecosystem service bundles. This effort responds to a previous call for including qualitative analyses to achieve a more robust understanding of the socio-ecological dynamics at landscape scale (Lynam et al., 2007; Tyrväinen et al., 2007).

The appropriate spatial scale for ecosystem service assessments is a hotly debated issue (Hein et al., 2006; Lindborg et al., 2017; Martín-López et al., 2009), with considerations about the most appropriate and relevant observational scales and land area being most critical (Hamann et al., 2015; Marsboom et al., 2018; Raudsepp-Hearne and Peterson, 2016; Saidi and Spray, 2018). In our study, by using two different scales of analysis, the regional and ejido scales, we were able to unravel different ranked preferences, bundles, and importance reasons. At the regional scale, strong trade-offs emerged between biodiversity conservation and the maintenance of people's livelihoods. However, we obtained more detailed data at the ejido scale, and this heterogeneity revealed opportunities to reconcile biodiversity conservation, agricultural production, and livelihood maintenance. Furthermore, our results showed differential impacts of socio-ecological factors across the region and confirmed that stakeholders at different spatial scales might have very different preferences and perceptions regarding the landscape (Hein et al., 2006). These results are consistent with previous research that documented how different ES bundles can be observed at different scales, most likely in response to differing spatial patterns of individual ecosystem services (Raudsepp-Hearne and Peterson, 2016; Saidi and Spray, 2018).

Our methodological choices implied both advantages and limitations. At the ejido scale, we only interviewed smallholders and not the full diversity of stakeholders. Although these smallholders are the principal stewards of their respective ejido's territory (Cano Castellanos, 2017), we effectively excluded other types of local stakeholders with few or no rights in the ejido (the *avecindados*). *Avecindados* are rare in the region, but they are potentially marginalized since they have limited access to forest resources and governmental benefits, (e.g., such as has been shown in other regions of Mexico (Monroy-Sais et al., 2020). Of the

smallholders interviewed, only 16 % were women. In Mexico, men dominate land ownership and management of ejido land (Vázquez-García, 2015). By interviewing the few women with such rights, we have partially addressed the implications of gender. However, we did not explicitly explore how women may differ in their preferences (Fortnam et al., 2019; Yang et al., 2018) and spatial perceptions of ecosystem services (Brown and Fortnam, 2018; Cifuentes-Espinosa et al., 2021). At the regional scale, we made an open invite to the workshops in an effort to reduce some of these biases. Nevertheless, *avecindados* and women still only represented a small proportion of the attendees (1 % and 13 % correspondingly). Generational differences have also been shown to affect preferences and perceptions of ecosystem services due to disparities in educational attainment, access to opportunities, social, economic, and technological conditions, and personal differences related to individual experiences with the tropical forest (Tauro et al., 2018; Yahdjian et al., 2015). Although these differences were not explicitly explored here either, the interviews and workshops did encompass much of the heterogeneity in age and experience as it relates to the forest. It remains a challenge to develop ecosystem services assessment exercises where all views are included and understood, and we would welcome future studies that expand on the preferences and perceptions of the most vulnerable population, including women and people who do not own land, as well as those of the different generations.

4.3. Implications for management of tropical agricultural frontiers and the conservation design of public policies.

We find that deficiencies in environmental governance decisions related to MdC tropical forests, as well as constant pressure on the livelihoods of local communities, have impacted the preferences of smallholders and local stakeholders, intensifying trade-offs between services related to agriculture and biodiversity conservation. Different studies on tropical agricultural frontiers around the world have highlighted this problem and the urgent need to understand and integrate the perceptions of local communities in the design of landscape conservation and management strategies (Caballero-Serrano et al., 2017; Lasco et al., 2016; Lhoest et al., 2019; Muhamad et al., 2014; Uddin et al., 2019). Our study suggests that to achieve effective conservation in tropical agricultural frontiers, it is not enough to make commitments to increase overall protected area coverage (MacKinnon et al., 2021) or to design ideal ecological landscapes (Arroyo-Rodríguez et al., 2020; Kremen, 2015; Phalan et al., 2011). Instead, it is crucial that the needs and desires of local communities be meaningfully incorporated into such planning (Barnes et al., 2018; Bhola et al., 2021).

Collaborative landscape planning and management can be laborious and arduous processes (Quintas-Soriano et al., 2018; Young et al., 2016), but can produce favorable results in terms of understanding intercultural relationships and promoting respect for local conservation governance (Peres, 2011; Tran et al., 2020). In this sense, our results emphasize that the use of maps as a spatial representation of the preferences and perceptions of local communities is a powerful tool, since they can be used as a starting point to identify, co-design, and plan alternative socially and ecologically desirable scenarios (Pingarroni et al., unpublished manuscript). Similarly, management stories that emerge from our study, such as the voluntary allocation of community areas for conservation and community management of ecotourism, can be seen as opportunities to manage other tropical agricultural frontiers. Our study strengthens the idea that the knowledge of local communities regarding ecosystem services and biodiversity is a living library of the relationships between the inhabitants of the agricultural frontier and tropical forests (Briceño et al., 2016; Caballero-Serrano et al., 2017; Fagerholm et al., 2016). This set of relationships between communities and nature is a unique fingerprint, with shared values between groups but never an identical set of relationships. Therefore, it is necessary to create landscape management schemes through flexible and heterogeneous, bottom-up policies that arise from the realities of the people in

each community.

5. Conclusions

Identifying spatial patterns of ecosystem services and biodiversity provides a solid basis for incorporating local communities' preferences and perceptions into conservation and landscape planning strategies. Overall, our study demonstrates and reflects on the socio-ecological complexity and governmental pressures experienced by local communities and landowners in a tropical agricultural frontier. We find trade-offs and opportunities for trade-offs between ecosystem service provision and biodiversity conservation associated with historical events, governmental programs, and landscape features. Our results at the regional scale, for instance, identified an agricultural frontier that indicates strong trade-offs between the biodiversity harbored by the Montes Azules Biosphere Reserve and agricultural production (e.g., corn and livestock), which we attribute to deficiencies in environmental governance. Our results obtained at the ejido scale revealed that some ejidos whose livelihoods are mainly centered on agriculture and others are more focused on other activities (e.g., ecotourism and conservation). We found that the importance attached to ecosystem services and biodiversity at both scales was closely related to the livelihood characteristics of MdC inhabitants. Our study demonstrates the methodological potential, through multiple tools we developed, to integrate tangible and intangible ways of valuing nature and capturing diverse people's values across spatial scales. We argue for the need to update the BRM-A management program and create flexible, heterogeneous, bottom-up policies that integrate the communities' needs, desires, and capacities—both in BRM-A and across the tropical agricultural frontier. This study ultimately aims to document and rescue local community knowledge about the landscape to give voice to these actors who have been historically excluded from decision-making processes and whose lands host a critical part of the world's biodiversity.

Declaration of Competing Interest

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

Acknowledgments

We are grateful to the authorities and families of the communities in Marqués de Comillas who generously supported us with field work. We are also grateful to Dr. Francisco Mora-Ardila and Biol. Sergio Nicasio Arzeta for helpful comments regarding the statistical analyses, Dr. Madelon Lohbeck provided important comments on this work, and to Levi Wickwire for his grammar review of the manuscript. A.P. obtained a Ph.D scholarship from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (2018-324092), Mexico. This paper constitutes a partial fulfillment of the Ph.D program of the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). We gratefully acknowledge the financial support of Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (PRONACE-319055 and SEP-2015-255544), Universidad Nacional Autónoma de México (PAPIIT-DGAPA-IV200120), and Wageningen University (FOREFRONT-INREF-5160957104). We are grateful to the three anonymous reviewers helped improve this manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2022.101436>.

References

- Aguilar-Fernández, R., Gavito, M.E., Peña-Claros, M., Pulleman, M., Kuyper, T.W., 2020. Exploring Linkages between Supporting, Regulating, and Provisioning Ecosystem Services in Rangelands in a Tropical Agro-Forest Frontier. *Land* 9, 511. <https://doi.org/10.3390/land9120511>.
- Apgar, J.M., Cohen, P.J., Ratner, B.D., de Silva, S., Buisson, M.-C., Longley, C., Bastakoti, R.C., Mapedza, E., 2017. Identifying opportunities to improve governance of aquatic agricultural systems through participatory action research. *Ecol. Soc.* 22, art9. <https://doi.org/10.5751/ES-08929-220109>.
- Arias-Arévalo, P., Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., 2017. Exploring intrinsic, instrumental, and relational values for sustainable management of social-ecological systems. *Ecol. Soc.* 22, art43. <https://doi.org/10.5751/ES-09812-220443>.
- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J.I., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I.R., Melo, F.P.L., Morante-Filho, J.C., Santos, B.A., Arasa-Gisbert, R., Arce-Peña, N., Cervantes-López, M.J., Cudney-Valenzuela, S., Galán-Acedo, C., San-José, M., Vieira, I.C.G., Slik, J.W.F., Nowakowski, A.J., Tscharntke, T., Jordan, F., 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* 23 (9), 1404–1420.
- Arvor, D., Tritsch, I., Barcellos, C., Jégou, N., Dubreuil, V., 2017. Land use sustainability on the South-Eastern Amazon agricultural frontier: Recent progress and the challenges ahead. *Appl. Geogr.* 80, 86–97. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.02.003>.
- Balvanera, P., Calderón-Contreras, R., Castro, A.J., Felipe-Lucía, M.R., Geijzendorffer, I.R., Jacobs, S., Martín-López, B., Arbieu, U., Speranza, C.I., Locatelli, B., Harguindeguy, N.P., Mercado, I.R., Spierenburg, M.J., Vallet, A., Lynes, L., Gillson, L., 2017. Interconnected place-based social-ecological research can inform global sustainability. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 29, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2017.09.005>.
- Balvanera, P., Paz, H., Arreola-Villa, F., Bhaskar, R., Bongers, F., Cortés, S., del Val, E., García-Frapolli, E., Gavito, M.E., González-Esquivel, C.E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Mora, F., Naime, J., Pascual-Ramírez, F., Pérez-Cárdenas, N., Ugartechea-Salmerón, O.A., Siddique, I., Suazo-Ortuño, I., Swinton, S.M., 2021. Social ecological dynamics of tropical secondary forests. *For. Ecol. Manage.* 496, 119369 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119369>.
- Barlow, J., França, F., Gardner, T.A., Hicks, C.C., Lennox, G.D., Berenguer, E., Castello, L., Economo, E.P., Ferreira, J., Guénard, B., Gontijo Leal, C., Isaac, V., Lees, A.C., Parr, C.L., Wilson, S.K., Young, P.J., Graham, N.A.J., 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature* 559, 517–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0301-1>.
- Barnes, M.D., Glew, L., Wyborn, C., Craigie, I.D., 2018. Prevent perverse outcomes from global protected area policy. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 759–762. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0501-y>.
- Bennett, E.M., Baird, J., Baulch, H., Chaplin-Kramer, R., Fraser, E., Loring, P., Morrison, P., Parrott, L., Sherren, K., Winkler, K.J., Cimon-Morin, J., Fortin, M.-J., Kurylyk, B., Lundholm, J., Poulin, M., Rieb, J.T., Gonzalez, A., Hickey, G.M., Humphries, M., Bahadur KC, K., Lapan, D., 2021. Ecosystem services and the resilience of agricultural landscapes, in: *Advances in Ecological Research*. pp. 1–43. doi:10.1016/bs.aecr.2021.01.001.
- Berget, C., Lohbeck, M., Verschoor, G., Frapolli, E.G., Bongers, F., 2021. Smallholder Land-Use Decisions In A Tropical Agro-Forest Frontier in Southern Mexico. *Manuscr. Submitt. Publ.*
- Berget, C., Verschoor, G., García-Frapolli, E., Mondragón-Vázquez, E., Bongers, F., 2021. Landscapes on the move: land-use change history in a mexican agroforest frontier. *Land* 10, 1066. <https://doi.org/10.3390/land10101066>.
- Bhola, N., Klimmek, H., Kingston, N., Burgess, N.D., Soesbergen, A., Corrigan, C., Harrison, J., Kok, M.T.J., 2021. Perspectives on area-based conservation and its meaning for future biodiversity policy. *Conserv. Biol.* 35, 168–178. <https://doi.org/10.1111/cobi.13509>.
- Bivand, R., Lewin-Koh, N., 2020. maptools: Tools for Handling Spatial Objects.R package version 1.0-2.
- Börner, J., Vosti, S.A., 2013. Managing tropical forest ecosystem services: an overview of options. In: Muradian, R., Rival, L. (Eds.), *Governing the Provision of Ecosystem Services*, Studies in Ecological Economics. Springer, Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-5176-7>.
- Boul Lefebvre, N., Keller, N., Plagnat-Cantoreggi, P., Godoong, E., Dray, A., Philipson, C.D., 2022. The value of logged tropical forests: A study of ecosystem services in Sabah. *Borneo. Environ. Sci. Policy* 128, 56–67. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2021.11.003>.
- Briceño, J., Iníguez-Gallardo, V., Ravera, F., 2016. Factors influencing the perception of ecosystem services in Ecuadorian tropical dry forests. *Ecosistemas* 25, 46–58. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.06>.
- de Brito, R.M., Matlaba, V.J., Imperatriz-Fonseca, V.L., Giannini, T.C., 2020. Perception of nature's contributions to people in rural communities in the Eastern Amazon. *Sustainability* 12, 7665. <https://doi.org/10.3390/su1218765>.
- Brown, G., 2004. Mapping spatial attributes in survey research for natural resource management: methods and applications. *Soc. Nat. Resour.* 18, 17–39. <https://doi.org/10.1080/08941920590881853>.
- Brown, G., Fagerholm, N., 2015. Empirical PPGIS/PGIS mapping of ecosystem services: A review and evaluation. *Ecosyst. Serv.* 13, 119–133. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.10.007>.
- Brown, G., Raymond, C., 2007. The relationship between place attachment and landscape values: Toward mapping place attachment. *Appl. Geogr.* 27, 89–111. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2006.11.002>.

- Brown, K., Fortnam, M., 2018. Ecosystem Services and Poverty Alleviation (OPEN ACCESS), Ecosystem Services and Poverty Alleviation: Tradeoffs and Governance. Routledge. doi:10.4324/9780429507090.
- Caballero-Serrano, V., Alday, J.G., Amigo, J., Caballero, D., Carrasco, J.C., McLaren, B., Onaindia, M., 2017. Social Perceptions of Biodiversity and Ecosystem Services in the Ecuadorian Amazon. *Hum. Ecol.* 45, 475–486. <https://doi.org/10.1007/s10745-017-9921-6>.
- Cano-Castellanos, I.J., 2013. De montaña a reserva forestal: Colonización, sentido de comunidad y producción de la conservación ecológica en el sureste de la Selva Lacandona, México. Ph.D Thesis. Paris y San Cristóbal de Las Casas: Université ParisOuest Nanterre La Défense y Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS); París y San Cristóbal de Las Casas.
- Cano Castellanos, I.J., 2017. "Hacer ejido" y sentido de comunidad. El devenir en la acción colectiva, el Estado y la conservación ecológica en México. *Rev. Antropol. Soc.* 26, 259–280. <https://doi.org/10.5209/RASO.57606>.
- Casas, A., Moreno-Calles, A.I., Vallejo, M., Parra, F., Torres-Guevara, J., 2016. Domesticación en el Continente Americano, Domesticación en el Continente Agarmericano. In: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. <https://doi.org/10.22201/iies.0000001p.2016>.
- Castillo-Santiago, M.A., Ricker, M., De Jong, B.H.J., 2010. Estimation of tropical forest structure from spot-5 satellite images. *Int. J. Remote Sens.* 31, 2767–2782. <https://doi.org/10.1080/0143160903095460>.
- Castro, A.J., Martín-López, B., García-Llorente, M., Aguilera, P.A., López, E., Cabello, J., 2011. Social preferences regarding the delivery of ecosystem services in a semiarid Mediterranean region. *J. Arid Environ.* 75, 1201–1208. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.05.013>.
- Castro, A.J., Vaughn, C.C., García-Llorente, M., Julian, J.P., Atkinson, C.L., 2016. Willingness to Pay for Ecosystem Services among Stakeholder Groups in a South-Central U.S. Watershed with Regional Conflict. *J. Water Resour. Plan. Manag.* 142, 05016006. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)WR.1943-5452.0000671](https://doi.org/10.1061/(ASCE)WR.1943-5452.0000671).
- Castro, A.J., Vaughn, C.C., Julian, J.P., García-Llorente, M., 2016. Social Demand for Ecosystem Services and Implications for Watershed Management. *JAWRA J. Am. Water Resour. Assoc.* 52, 199–221. <https://doi.org/10.1111/1752-1688.12379>.
- Castro, A.J., Verburg, P.H., Martín-López, B., García-Llorente, M., Cabello, J., Vaughn, C. C., López, E., 2014. Ecosystem service trade-offs from supply to social demand: A landscape-scale spatial analysis. *Landscape. Urban Plan.* 132, 102–110. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.009>.
- Cavender-Bares, J., Polasky, S., King, E., Balvanera, P., 2015. A sustainability framework for assessing trade-offs in ecosystem services. *Ecol. Soc.* 20, art17. <https://doi.org/10.5751/ES-06917-200117>.
- Chan, K.M.A., Satterfield, T., Goldstein, J., 2012. Rethinking ecosystem services to better address and navigate cultural values. *Ecol. Econ.* 74, 8–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.11.011>.
- Cifuentes-Espinosa, J.A., Feintrenie, L., Gutiérrez-Montes, I., Sibelet, N., 2021. Ecosystem services and gender in rural areas of Nicaragua: Different perceptions about the landscape. *Ecosyst. Serv.* 50, 101294 <https://doi.org/10.1016/j.ecoserv.2021.101294>.
- Clec'h, S.L., Ozwald, J., Decaens, T., Desjardins, T., Dufour, S., Grimaldi, M., Jegou, N., Lavelle, P., 2016. Mapping multiple ecosystem services indicators: Toward an objective-oriented approach. *Ecol. Indic.* 69, 508–521.
- Corbet, J., 2009. Good practices in participatory mapping: A review prepared for the international fund for agricultural development (IFAD). Rome, Italy.
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., Grasso, M., 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosyst. Serv.* 28, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecoserv.2017.09.008>.
- Costedoat, S., Corbera, E., Ezzine-de-Blas, D., Honey-Rosés, J., Baylis, K., Castillo-Santiago, M.A., 2015. How Effective Are Biodiversity Conservation Payments in Mexico? *PLoS One* 10, e0119881. doi:10.1371/journal.pone.0119881.
- Cudney-Valenzuela, S.J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Toledo-Aceves, T., Mora-Ardila, F., Andrade-Ponce, G., Mandujano, S., 2021. Does patch quality drive arboreal mammal assemblages in fragmented rainforests? *Perspect. Ecol. Conserv.* 19, 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.12.004>.
- Daily, G.C., 1997. Introduction: What are ecosystem services?, Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems. Island Press, Washington, DC. doi:<https://doi.org/10.12987/9780300188479-039>.
- Davis, K.F., Koo, H.I., Dell'Angelo, J., D'Odorico, P., Estes, L., Kehoe, L.J., Kharratzadeh, M., Kuemmerle, T., Machava, D., Pais, A.d.J.R., Ribeiro, N., Rulli, M. C., Tatilhego, M., 2020. Tropical forest loss enhanced by large-scale land acquisitions. *Nat. Geosci.* 13 (7), 482–488.
- Dawson, N., Carvalho, W.D., Bezerra, J.S., Todeschini, F., Tabarelli, M., Mustin, K., 2021. Protected areas and the neglected contribution of Indigenous Peoples and local communities: Struggles for environmental justice in the Caatinga dry forest. *People Nat.* 1–17 <https://doi.org/10.1002/pan3.10288>.
- De Groot, R., 2006. Function-analysis and valuation as a tool to assess land use conflicts in planning for sustainable, multi-functional landscapes. *Landscape. Urban Plan.* 75, 175–186. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2005.02.016>.
- 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 A J. Hum. Environ.* 29, 504–511. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-29.8.504>.
- De Vos, J., 2005. Viaje al Desierto de la Soledad: un retrato hablado de la Selva Lacandona, México. Centro de investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México.
- De Vos, J., 2002. Una tierra para sembrar sueños: historia reciente de la Selva Lacandona. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social y Fondo de Cultura Económica, Mexico City.
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P.W., van Oudenhaven, A.P.E., van der Plaat, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C.A., Hewitt, C.L., Keune, H., Lindley, S., Shirayama, Y., 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* (80–). 359, 270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>.
- Durand, L., Figueira, F., Trench, T., 2014. Inclusion and Exclusion in Participation Strategies in the Montes Azules Biosphere Reserve, Chiapas. *Mexico. Conserv. Soc.* 12, 175. <https://doi.org/10.4103/0972-4923.138420>.
- Fagerholm, N., Käyhkö, N., Ndumbaro, F., Khamis, M., 2012. Community stakeholders' knowledge in landscape assessments – Mapping indicators for landscape services. *Ecol. Indic.* 18, 421–433. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.12.004>.
- Fagerholm, N., Oteros-Rozas, E., Raymond, C.M., Torralba, M., Moreno, G., Plieninger, T., 2016. Assessing linkages between ecosystem services, land-use and well-being in an agroforestry landscape using public participation GIS. *Appl. Geogr.* 74, 30–46. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2016.06.007>.
- Faugier, J., Sergeant, M., 1997. Sampling hard to reach populations. *J. Adv. Nurs.* 26, 790–797. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2648.1997.00371.x>.
- Felipe-Lucía, M.R., Comín, F.A., Escalera-Reyes, J., 2015. A framework for the social valuation of ecosystem services. *Ambio* 44, 308–318. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0555-2>.
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. <https://doi.org/10.1038/nature10452>.
- Fortnam, M., Brown, K., Chaigneau, T., Crona, B., Daw, T.M., Gonçalves, D., Hicks, C., Revmatas, M., Sandbrook, C., Schulte-Herbrüggen, B., 2019. The Gendered Nature of Ecosystem Services. *Ecol. Econ.* 159, 312–325. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.12.018>.
- Galvan-Miyoshi, Y., Walker, R., Warf, B., 2015. Land Change Regimes and the Evolution of the Maize-Cattle Complex in Neoliberal Mexico. *Land* 4, 754–777. <https://doi.org/10.3390/land4030754>.
- Garau, E., Torralba, M., Pueyo-Ros, J., 2021. What is a river basin? Assessing and understanding the sociocultural mental constructs of landscapes from different stakeholders across a river basin. *Landscape. Urban Plan.* 214, 104192 <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104192>.
- García-Nieto, A.P., García-Llorente, M., Iniesta-Arandia, I., Martín-López, B., 2013. Mapping forest ecosystem services: From providing units to beneficiaries. *Ecosyst. Serv.* 4, 126–138. <https://doi.org/10.1016/j.ecoserv.2013.03.003>.
- Gomes, L.C., Bianchi, F.J.J.A., Cardoso, I.M., Fernandes Filho, E.I., Schulte, R.P.O., 2020. Land use change drives the spatio-temporal variation of ecosystem services and their interactions along an altitudinal gradient in Brazil. *Landscape. Ecol.* 35, 1571–1586. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01037-1>.
- Haines-Young, R., Potschin-Young, M., 2018. Revision of the Common International Classification for Ecosystem Services (CICES V5.1): A Policy Brief. *One Ecosyst.* 3, e27108.
- Hamann, M., Biggs, R., Reyers, B., 2015. Mapping social–ecological systems: Identifying 'green-loop' and 'red-loop' dynamics based on characteristic bundles of ecosystem service use. *Glob. Environ. Chang.* 34, 218–226. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2015.07.008>.
- Hein, L., van Koppen, C.S.A., van Ierland, E.C., Leidekker, J., 2016. Temporal scales, ecosystem dynamics, stakeholders and the valuation of ecosystems services. *Ecosyst. Serv.* 21, 109–119.
- Hein, L., van Koppen, K., de Groot, R.S., van Ierland, E.C., 2006. Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecol. Econ.* 57, 209–228. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2005.04.005>.
- Herlihy, P.H., Knapp, G., 2003. Maps of, by, and for the Peoples of Latin America. *Hum. Organ.* 62, 303–314. <https://doi.org/10.17730/humo.62.4.8763apjq8u053p03>.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F.P.L., Santos, B.A., 2014. Conserving Tropical Tree Diversity and Forest Structure: The Value of Small Rainforest Patches in Moderately-Managed Landscapes. *PLoS One* 9, e98931. doi: 10.1371/journal.pone.0098931.
- INEGI, 2018. Red vial. Red Nacional de Caminos (RNC), escala 1:50000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/do_c/html/rvineg18gw.html.
- INEGI, 2010a. Censo de población y vivienda. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2010/?ps=microdatos>.
- INEGI, 2010b. Red hidrográfica de México, escala 1:50000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. http://antares.inegi.org.mx/analisis/red_hidro.
- Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Aguilera, P.A., Montes, C., Martín-López, B., 2014. Socio-cultural valuation of ecosystem services: uncovering the links between values, drivers of change, and human well-being. *Ecol. Econ.* 108, 36–48. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2014.09.028>.
- Izquierdo-Tort, S., 2020. Payments for ecosystem services and conditional cash transfers in a policy mix: Microlevel interactions in Selva Lacandona. Mexico. *Environ. Policy Gov.* 30, 239–45. <https://doi.org/10.1002/eet.1876>.
- Jayathilake, H.M., Prescott, G.W., Carrasco, L.R., Rao, M., Symes, W.S., 2021. Drivers of deforestation and degradation for 28 tropical conservation landscapes. *Ambio* 50, 215–228. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01325-9>.

- Karimi, A., Yazdandad, H., Fagerholm, N., 2020. Evaluating social perceptions of ecosystem services, biodiversity, and land management: Trade-offs, synergies and implications for landscape planning and management. *Ecosyst. Serv.* 45, 101188. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101188>.
- Klain, S.C., Chan, K.M.A., 2012. Navigating coastal values: Participatory mapping of ecosystem services for spatial planning. *Ecol. Econ.* 82, 104–113. <https://doi.org/10.1016/j.jecon.2012.07.008>.
- Kremen, C., 2015. Reframing the land-sparing/land-sharing debate for biodiversity conservation. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1355, 52–76. <https://doi.org/10.1111/nyas.12845>.
- Lasco, R.D., Espaldon, M.L.O., Habito, C.M.D., 2016. Smallholder farmers' perceptions of climate change and the roles of trees and agroforestry in climate risk adaptation: evidence from Bohol. Philippines. *Agrofor. Syst.* 90, 521–540. <https://doi.org/10.1007/s10457-015-9874-y>.
- León, M.C., Harvey, C.A., 2006. Live fences and landscape connectivity in a neotropical agricultural landscape. *Agrofor. Syst.* 68, 15–26. <https://doi.org/10.1007/s10457-005-5831-5>.
- Lhoest, S., Dufrêne, M., Vermeulen, C., Ozwald, J., Doucet, J.-L., Fayolle, A., 2019. Perceptions of ecosystem services provided by tropical forests to local populations in Cameroon. *Ecosyst. Serv.* 38, 100956. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100956>.
- Lindborg, R., Gordon, L.J., Malinga, R., Bengtsson, J., Peterson, G., Bommarco, R., Deutsch, L., Gren, Å., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2017. How spatial scale shapes the generation and management of multiple ecosystem services. *Ecosphere* 8. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1741>.
- Locatelli, B., Imbach, P., Wunder, S., 2014. Synergies and trade-offs between ecosystem services in Costa Rica. *Environ. Conserv.* 41, 27–36. <https://doi.org/10.1017/S0376892913000234>.
- Lohbeck, M., DeVries, B., Bongers, F., Martinez-Ramos, M., Navarrete-Segueda, A., Nicasio-Arzeta, S., Siebe, C., Pingarroni, A., Wies, G., Decuyper, M., 2022. Mexican agricultural frontier communities differ in forest dynamics with consequences for conservation and restoration. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* doi:10.1002/rse2.262.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294 (5543), 804–808.
- Lynam, T., de Jong, W., Sheil, D., Kusumanto, T., Evans, K., 2007. A Review of Tools for Incorporating Community Knowledge, Preferences, and Values into Decision Making in Natural Resources Management. *Ecol. Soc.* 12, art5. <https://doi.org/10.5751/ES-01987-120105>.
- MacKinnon, K., Mrema, E.M., Richardson, K., Cooper, D.G., 2021. Editorial essay: Protected and conserved areas: Contributing to more ambitious conservation outcomes post- 2020. *Parks* 27, 7–11.
- Maldonado, A.D., Ramos-López, D., Aguilera, P.A., 2019. The role of cultural landscapes in the delivery of provisioning ecosystem services in protected areas. *Sustain.* 11, 1–18. <https://doi.org/10.3390/su11092471>.
- Maldonado, A.D., Ramos-López, D., Aguilera, P.A., 2019. The Role of Cultural Landscapes in the Delivery of Provisioning Ecosystem Services in Protected Areas. *Sustainability* 11, 2471. <https://doi.org/10.3390/su11092471>.
- Maríaca-Méndez, R., 2002. Marqués de Comillas, Chiapas: procesos de inmigración y adaptabilidad en el trópico cálido húmedo de México. Universidad Iberoamericana. Ph.D. Thesis.
- Marsboom, C., Vrebos, D., Staes, J., Meire, P., 2018. Using dimension reduction PCA to identify ecosystem service bundles. *Ecol. Indic.* 87, 209–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.049>.
- Martínez-Harms, M.J., Quijas, S., Merenlender, A.M., Balvanera, P., 2016. Enhancing ecosystem services maps combining field and environmental data. *Ecosyst. Serv.* 22, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.09.007>.
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., Lomas, P.L., Montes, C., 2009. Effects of spatial and temporal scales on cultural services valuation. *J. Environ. Manage.* 90, 1050–1059. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.03.013>.
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., Amo, D.G., Del, Gómez-Baggethun, E., Oteros-Rozas, E., Palacios-Agundez, I., Willaarts, B., González, J.A., Santos-Martín, F., Onaindia, M., López-Santiago, C., Montes, C., 2012. Uncovering Ecosystem Service Bundles through Social Preferences. *PLoS One*, e38970. doi:10.1371/journal.pone.0038970.
- Meli, P., Landa, R., López-Medellín, X., Carabias, J., 2015. Social Perceptions of Rainforest and Climatic Change from Rural Communities in Southern Mexico. *Ecosystems* 18, 1343–1355. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9903-8>.
- Metzger, J.P., Villarreal-Rosas, J., Suárez-Castro, A.F., López-Cubillos, S., González-Chaves, A., Runting, R.K., Hohenwerger, C., Rhodes, J.R., 2021. Considering landscape-level processes in ecosystem service assessments. *Sci. Total Environ.* 796, 149028. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149028>.
- Mills, J., Bonner, A., Francis, K., 2006. Adopting a constructivist approach to grounded theory: Implications for research design. *Int. J. Nurs. Pract.* 12, 8–13. <https://doi.org/10.1111/j.1440-172X.2006.00543.x>.
- Monroy-Sais, S., García-Frapolli, E., Mora, F., Skutsch, M., Casas, A., Gerritsen, P.R.W., Cohen-Salgado, D., Ugartecchea-Salmerón, O., 2020. Unraveling households' natural resource management strategies: a case study in Jalisco, Mexico. *Ecosyst. People* 16, 175–187. <https://doi.org/10.1080/26395916.2020.1767213>.
- Morett-Sánchez, J.C., Cosío-Ruiz, C., 2017. Outlook of ejidos and agrarian communities in Mexico. *Agric. Soc. y Desarro.* 14, 125. <https://doi.org/10.22231/asyd.v14i1.526>.
- Mouchet, M.A., Lamarque, P., Martín-López, B., Crouzat, E., Gos, P., Byczek, C., Lavorel, S., 2014. An interdisciplinary methodological guide for quantifying associations between ecosystem services. *Glob. Environ. Chang.* 28, 298–308. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.07.012>.
- Muench, C., Martínez-Ramos, M., 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in Southern Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 9, 178–202. <https://doi.org/10.1177/194008291600900110>.
- Muhamad, D., Okubo, S., Harashina, K., Parikesit, Gunawan, B., Takeuchi, K., 2014. Living close to forests enhances people's perception of ecosystem services in a forest-agricultural landscape of West Java, Indonesia. *Ecosyst. Serv.* 8, 197–206. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.04.003>.
- Naime, J., Mora, F., Sánchez-Martínez, M., Arreola, F., Balvanera, P., 2020. Economic valuation of ecosystem services from secondary tropical forests: trade-offs and implications for policy making. *For. Ecol. Manage.* 473, 118294. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118294>.
- Navarrete-Segueda, A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Vázquez-Selem, L., Siebe, C., 2018. Variation of main terrestrial carbon stocks at the landscape-scale are shaped by soil in a tropical rainforest. *Geoderma* 313, 57–68. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.10.023>.
- Neuwirth, E., 2014. RColorBrewer: ColorBrewer Palettes.
- Nicasio-Arzeta, S., Zermeño-Hernández, I.E., Maza-Villalobos, S., Benítez-Malvido, J., 2021. Landscape structure shapes the diversity of tree seedlings at multiple spatial scales in a fragmented tropical rainforest. *PLoS One* 16, e0253284. doi:10.1371/journal.pone.0253284.
- O'Brien, K.L., 1998. Tropical Deforestation and Climate Change: What Does the Record Reveal? *Prof. Geogr.* 50, 140–153. <https://doi.org/10.1111/0033-0124.00110>.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. Vegan: Community Ecology Package.
- Oteros-Rozas, E., Martín-López, B., González, J.A., Plieninger, T., López, C.A., Montes, C., 2014. Socio-cultural valuation of ecosystem services in a transhumance social-ecological network. *Reg. Environ. Chang.* 14, 1269–1289. <https://doi.org/10.1007/s10113-013-0571-y>.
- Pascual, U., Balvanera, P., Díaz, S., Pataki, G., Roth, E., Stenseke, M., Watson, R.T., Başak Dessenae, E., Islar, M., Kelemen, E., Maris, V., Quaas, M., Subramanian, S.M., Wittmer, H., Adlan, A., Ahn, S., Al-Hafedh, Y.S., Amankwah, E., Asah, S.T., Berry, P., Bilgin, A., Breslow, S.J., Bullock, C., Cáceres, D., Daly-Hassen, H., Figueroa, E., Golden, C.D., Gómez-Baggethun, E., González-Jiménez, D., Houzet, J., Keune, H., Kumar, R., Ma, K., May, P.H., Mead, A., O'Farrell, P., Pandit, R., Pengue, W., Pichis-Madruga, R., Popa, P., Preston, S., Pacheco-Balanza, D., Saarikoski, H., Strassburg, B.B., van den Belt, M., Verma, M., Wickson, F., Yagi, N., 2017. Valuing nature's contributions to people: the IPBES approach. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 26–27, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.12.006>.
- Peres, C.A., 2011. Conservation in Sustainable-Use Tropical Forest Reserves. *Conserv. Biol.* 25, 1124–1129. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01770.x>.
- Pérez-Ramírez, I., García-Llorente, M., Benito, A., Castro, A.J., 2019. Exploring sense of place across cultivated lands through public participatory mapping. *Landsc. Ecol.* 34, 1675–1692. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00816-9>.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science* (80-). 333, 1289–1291. <https://doi.org/10.1126/science.1208742>.
- Pingarrón, A., 2017. Diversidad de árboles en un gradiente de paisajes agroforestales tropicales con diferentes niveles modificación por actividad antrópica. Universidad Nacional Autónoma de México. Master Thesis.
- Plieninger, T., Dijks, S., Oteros-Rozas, E., Bieling, C., 2013. Assessing, mapping, and quantifying cultural ecosystem services at community level. *Land use policy* 33, 118–129. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2012.12.013>.
- QGis, D.T., 2011. Quantum GIS geographic information system. Open Source Geospatial Found. Proj. p. 45.
- Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M., Castro, A.J., 2018. What has ecosystem service science achieved in Spanish drylands? Evidences of need for transdisciplinary science. *J. Arid Environ.* 159, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.01.004>.
- Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M., Norström, A., Meacham, M., Peterson, G., Castro, A.J., 2019. Integrating supply and demand in ecosystem service bundles characterization across Mediterranean transformed landscapes. *Landsc. Ecol.* 34, 1619–1633. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00826-7>.
- RAN, 2010a. Registro Agrario Nacional. Estadísticas PROCEDE división perimetral ejidal, Ciudad de México, México.
- RAN, 2010b. Registro Agrario Nacional. Estadísticas PROCEDE división parcelaria, Ciudad de México, México.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., 2016. Scale and ecosystem services: how do observation, management, and analysis shift with scale? lessons from Québec. *Ecol. Soc.* 21, art16. <https://doi.org/10.5751/ES-08605-21036>.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107 (11), 5242–5247.
- Raymond, C.M., Bryan, B.A., MacDonald, D.H., Cast, A., Strathearn, S., Grandgirard, A., Kalivas, T., 2009. Mapping community values for natural capital and ecosystem services. *Ecol. Econ.* 68, 1301–1315. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.12.006>.
- Reyes-García, V., Fernández-Llamazares, Á., Aumeeruddy-Thomas, Y., Benyei, P., Bussmann, R.W., Diamond, S.K., García-del-Amo, D., Guadilla-Sáez, S., Hanazaki, N., Kosoy, N., Lavides, M., Luz, A.C., McElwee, P., Meretsky, V.J., Newberry, T., Molnár, Z., Ruiz-Mallén, I., Salpeteur, M., Wyndham, F.S., Zorondo-Rodriguez, F., Brondizio, E.S., 2021. Recognizing Indigenous peoples' and local communities' rights and agency in the post-2020 Biodiversity Agenda. *Ambio* 51 (1), 84–92.
- Rosano, C.M., del C.I. Díaz, M., 2016. Balances of power and comprehensive approach to sustainable development. The case of the biosphere reserves of Selva Lacandona,

- Chiapas. Mexico. Rev. Campo-Território 11, 07–37. <https://doi.org/10.14393/RCT112201>.
- Saidi, N., Spray, C., 2018. Ecosystem services bundles: challenges and opportunities for implementation and further research. Environ. Res. Lett. 13, 113001 <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aae5e0>.
- Salcedo, S., Guzman, L., 2014. Agricultura familiar en America Latina y el Caribe. Schroth, G., McNeely, J.A., 2011. Biodiversity Conservation, Ecosystem Services and Livelihoods in Tropical Landscapes: Towards a Common Agenda. Environ. Manage. 48, 229–236. <https://doi.org/10.1007/s00267-011-9708-2>.
- Scrucca, L., Fop, M., Murphy, T., Raftery, B., Adrian, E., 2016. mclust 5: clustering, classification and density estimation using gaussian finite mixture models. R J. 8, 289. <https://doi.org/10.32614/RJ-2016-021>.
- SEMARNAT, 2021. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Niveles de certificación áreas destinadas voluntariamente a la conservación (AVC).
- Sharma, R., Rimal, B., Baral, H., Nehren, U., Paudyal, K., Sharma, S., Rijal, S., Ranpal, S., Acharya, R., Alenazy, A., Kandel, P., 2019. Impact of Land Cover Change on Ecosystem Services in a Tropical Forested Landscape. Resources 8, 18. <https://doi.org/10.3390/resources8010018>.
- Sodhi, N.S., Lee, T.M., Sekercioglu, C.H., Webb, E.L., Prawiradilaga, D.M., Lohman, D.J., Pierce, N.E., Diesmos, A.C., Rao, M., Ehrlich, P.R., 2010. Local people value environmental services provided by forested parks. Biodivers. Conserv. 19, 1175–1188. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9745-9>.
- Spake, R., Lasseur, R., Crouzat, E., Bullock, J.M., Lavorel, S., Parks, K.E., Schaafsma, M., Bennett, E.M., Maes, J., Mulligan, M., Mouchet, M., Peterson, G.D., Schulp, C.J.E., Thuiller, W., Turner, M.G., Verburg, P.H., Eigenbrod, F., 2017. Unpacking ecosystem service bundles: Towards predictive mapping of synergies and trade-offs between ecosystem services. Glob. Environ. Chang. 47, 37–50. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.08.004>.
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., Ludwig, C., 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. Anthr. Rev. 2, 81–98. <https://doi.org/10.1177/2053019614564785>.
- Sullivan-Wiley, K.A., Short Gianotti, A.G., Casellas Connors, J.P., 2019. Mapping vulnerability: Opportunities and limitations of participatory community mapping. Appl. Geogr. 105, 47–57. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2019.02.008>.
- Tauro, A., Balvanera, P., Hernández, A.A., 2020. Valoración plural de la naturaleza: visibilizando relaciones intrincadas mediante foto entrevistas. In: Rincón-Ruiz, A., Arias-Arévalo, P., Clavijo-Romero, M. (Eds.), Hacia Una Valoración Incluyente y Plural de La Biodiversidad y Los Servicios Ecosistémicos: Visiones, Avances y Retos En América Latina. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Económicas.
- Tauro, A., Gómez-Baggethun, E., García-Frapolli, E., Lazos Chavero, E., Balvanera, P., 2018. Unraveling heterogeneity in the importance of ecosystem services: individual views of smallholders. Ecol. Soc. 23, art11. <https://doi.org/10.5751/ES-10457-230411>.
- Toledo, V., Barrera-Bassols, N., 2017. Political Agroecology in Mexico: A Path toward Sustainability. Sustainability 9, 268. <https://doi.org/10.3390/su9020268>.
- Tran, T.C., Ban, N.C., Bhattacharyya, J., 2020. A review of successes, challenges, and lessons from Indigenous protected and conserved areas. Biol. Conserv. 241, 108271. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108271>.
- Trilleras, J.M., Jaramillo, V.J., Vega, E.V., Balvanera, P., 2015. Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. Agric. Ecosyst. Environ. 211, 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.011>.
- Tyrväinen, L., Mäkinen, K., Schipperijn, J., 2007. Tools for mapping social values of urban woodlands and other green areas. Landsc. Urban Plan. 79, 5–19. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2006.03.003>.
- Uddin, M.N., Hossain, M.M., Chen, Y., Siriwong, W., Boonyanuphap, J., 2019. Stakeholders' perception on indigenous community-based management of village common forests in Chittagong hill tracts. Bangladesh. For. Policy Econ. 100, 102–112. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2018.12.005>.
- Van Wijngaarden, R.P.A., Van Den Brink, P.J., Oude Voshaar, J.H., Leeuwangh, P., 1995. Ordination techniques for analysing response of biological communities to toxic stress in experimental ecosystems. Ecotoxicology 4, 61–77. <https://doi.org/10.1007/BF00350650>.
- Vázquez-García, V., 2015. Global Trends in Land Tenure Reform, Global Trends in Land Tenure Reform: Gender Impacts. Routledge, London, UK. doi:10.4324/9781315765822.
- Walker, A.J., Ryan, R.L., 2008. Place attachment and landscape preservation in rural New England: A Maine case study. Landsc. Urban Plan. 86, 141–152. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.02.001>.
- Wickham, H., 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.
- Witter, R., Satterfield, T., 2019. The Ebb and Flow of Indigenous Rights Recognitions in Conservation Policy. Dev. Change 50, 1083–1108. <https://doi.org/10.1111/dech.12456>.
- Yahdjian, L., Sala, O.E., Havstad, K.M., 2015. Rangeland ecosystem services: shifting focus from supply to reconciling supply and demand. Front. Ecol. Environ. 13, 44–51. <https://doi.org/10.1890/140156>.
- Yang, Y.C.E., Passarelli, S., Lovell, R.J., Ringler, C., 2018. Gendered perspectives of ecosystem services: A systematic review. Ecosyst. Serv. 31, 58–67. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2018.03.015>.
- Young, J.C., Searle, K., Butler, A., Simmons, P., Watt, A.D., Jordan, A., 2016. The role of trust in the resolution of conservation conflicts. Biol. Conserv. 195, 196–202. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.030>.
- Zermeño-Hernández, I., Pingarroni, A., Martínez-Ramos, M., 2016. Agricultural land-use diversity and forest regeneration potential in human-modified tropical landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 230, 210–220. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.007>.
- Zoderer, B.M., Tasser, E., Carver, S., Tappeiner, U., 2019. Stakeholder perspectives on ecosystem service supply and ecosystem service demand bundles. Ecosyst. Serv. 37, 100938 <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100938>.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales tienen un papel fundamental en la conservación de la biodiversidad, el mantenimiento de los servicios ecosistémicos y el bienestar de las comunidades (Davis et al., 2020; Ferraro et al., 2015; Steffen et al., 2015). Sin embargo, la expansión agrícola a nivel mundial (Foley et al., 2005), ha transformado la mayoría de los bosques tropicales en paisajes con fronteras agrícolas, definidos como mosaicos entre áreas de bosque y de agricultura (Arvor et al., 2017; Gomes et al., 2020; Lohbeck et al., 2022). En estos paisajes las prácticas agrícolas conducen a un aumento en los servicios de provisión asociados a la agricultura y ganadería, pero comprometen el mantenimiento de los niveles de biodiversidad y el suministro de otros servicios de provisión, regulación y culturales vinculados con el bosque (Feurer et al., 2021; Leh et al., 2013; Sharma et al., 2019). No obstante, estas disyuntivas no siempre son iguales entre paisajes, ya que dependen de las características biofísicas, ecológicas y sociales de cada sistema (Burkhard y Maes, 2017; Rodrigues et al., 2021; Shoyama et al., 2017).

La oferta biofísica de servicios ecosistémicos es definida como la capacidad de un área para suministrar servicios (Burkhard et al., 2014). Y cuando estos servicios aparecen en conjunto en un espacio o tiempo son definidos como paquetes de servicios ecosistémicos (Raudsepp-Hearne et al., 2010; Saidi y Spray, 2018). La oferta de servicios y sus paquetes adyacentes están estrechamente relacionados con factores como las condiciones geofísicas, y los procesos y funciones del ecosistema, pero también con las diferentes estrategias de manejo del paisaje (Burkhard y Maes, 2017). Es por ello, que el análisis de la capacidad de los paisajes para ofrecer paquetes de servicios ecosistémicos son una herramienta útil para identificar disyuntivas y oportunidades entre la oferta de diferentes servicios y conservación de la biodiversidad (Castro et al., 2014; Quintas-Soriano et al., 2019; Saidi y Spray, 2018).

Aunque existe un aumento en la publicación de estudios de mapeo de la oferta de servicios de ecosistémicos, los estudios en los trópicos y más aún en el trópico húmedo siguen siendo escasos (Crossman et al., 2013; Malinga et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012).

Algunos estudios se han enfocado modelar servicios individuales como la captura de

carbono (De Jong et al., 2000; Ferraro et al., 2015; Gibbs et al., 2007). Mientras que otros estudios que evalúan múltiples servicios utilizan la cobertura de suelo como proxy y no siempre evalúan la diversidad (Fang et al., 2020; Sahle et al., 2019) o utilizan la calidad de hábitat en su lugar (Arunyawat y Shrestha, 2016; Feurer et al., 2021; Leh et al., 2013; Pinillos et al., 2020).

Se ha demostrado que la diversidad y la cantidad de servicios ecosistémicos de los bosques tropicales es mayor que en otros biomas como los bosques templados y boreales (Daily, 1997; Galicia y Zarco-Arista, 2014). Sin embargo, no está clara la relación entre la biodiversidad con múltiples servicios ecosistémicos a diferentes escalas (Cimon-Morin et al., 2013; Egoh et al., 2009; Manhães et al., 2016), siendo la escala local (10^2 – 10^3 km 2) una de la menos estudiada (Kandziora et al., 2013; Nelson et al., 2009; Turner y Daily, 2008). La cuestión de la escala es compleja porque los servicios ecosistémicos individuales y el conjunto de servicios son generados por una variedad de procesos y estructuras socioecológicas, cada una con distintas escalas espaciales. Algunos estudios han sugerido que la información debería desarrollarse en las escalas sociales donde se toman las decisiones, pero la toma de decisiones a menudo ocurre en escalas múltiples y puede requerir evaluaciones multiescala más complejas (Raudsepp-Hearne y Peterson, 2016; Scholes et al., 2013). Para producir información clara y relevante sobre los servicios de los ecosistemas, la investigación y las evaluaciones deben considerar diferentes escalas para desarrollar propuestas acordes al contexto socioecológico de cada paisaje.

A medida que buscamos oportunidades para el manejo sostenible de los paisajes tropicales, es crucial comprender la capacidad de estos para ofrecer múltiples servicios ecosistémicos sin comprometer la biodiversidad que albergan y el bienestar de las comunidades que lo habitan. En este estudio, exploramos esta problemática dentro de la región de Marqués de Comillas (MdC) en el sureste de México. Esta región forma parte de la Selva Lacandona la cual contiene la porción continua más grande de bosque tropical húmedo de México. Marqués de Comillas ha sufrido una rápida pérdida de cobertura boscosa desde la década de 1970, poniendo en peligro la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de los

servicios ecosistémicos que sustentan los medios de vida locales (De Vos, 2005; Mariaca-Méndez, 2002). Y esta región es representativa en muchos aspectos a las fronteras agrícolas de los trópicos húmedos y, en particular, de los trópicos latinoamericanos. En este estudio, nos propusimos: (i) caracterizar los patrones espaciales de la oferta de servicios ecosistémicos y la distribución de la biodiversidad; (ii) identificar los paquetes de servicios ecosistémicos subyacentes y (ii) identificar la relación de la biodiversidad con múltiples servicios ecosistémicos a diferentes escalas.

2. MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

La Selva Lacandona está ubicada al sur de México en el estado de Chiapas y se divide en 5 regiones: Cañadas de Ocosingo, Cañadas de Las Margaritas, Marqués de Comillas, Comunidad Lacandona y Zona Norte. La región de Marqués de Comillas colinda con Guatemala y está conformada por dos municipios, Benemérito de las Américas y Marqués de Comillas (Castillo-Santiago, 2009) (Fig. 1). Después de la desaparición civilización maya, este territorio se mantuvo deshabitado hasta 1970, cuando a través del reparto agrario familias provenientes de distintos estados migraron y se establecieron en la región (De Vos, 2005).

Durante décadas el gobierno promovió el desarrollo de actividades agrícolas, concentrándose en subsidios y créditos (Berget et al., 2021; Cano-Castellanos, 2013; Mariaca-Méndez, 2002). En la actualidad, el principal uso de suelo en la región respecto a su extensión son los pastizales para la ganadería; sin embargo, en la zona aún existen reservas de bosque ejidales y fragmentos de bosque maduro y bosque secundario fundamentales para la conservación de la biodiversidad (Hernández-Ruedas et al., 2014; Muench y Martínez-Ramos, 2016; Nicasio-Arzeta et al., 2021). La configuración del paisaje actual y los servicios ecosistémicos que son valorados por los habitantes de la región dependen de factores biofísicos, culturales, migratorios, y económicos. Actualmente las decisiones de manejo se encuentran íntimamente ligadas a los medios de vida locales (Pingarrón et al., 2022)

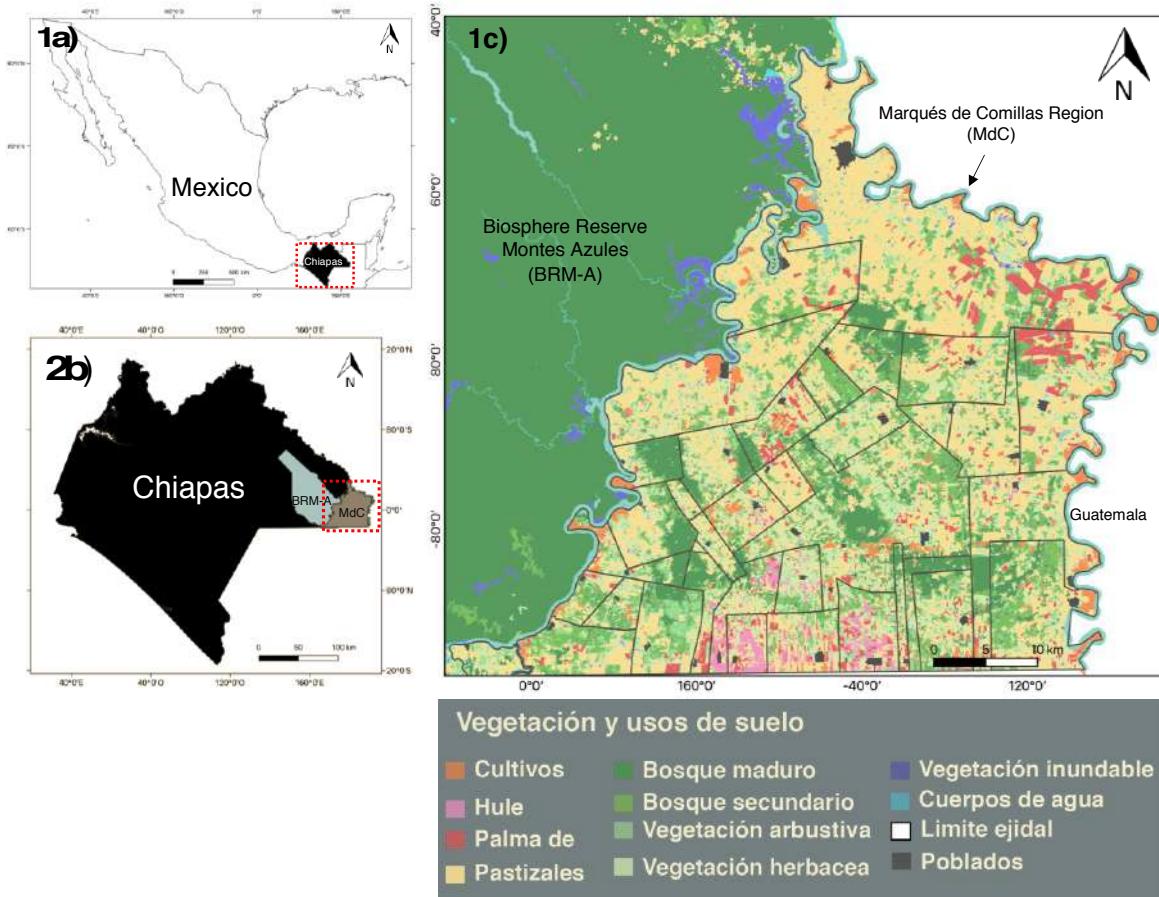


Fig. 1. Ubicación de la región Marqués de Comillas en Chiapas, sureste de México. 1a) Chiapas; 1b) Región de Marqués de Comillas (MdC) y Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA); 1c) Vista detallada de la región del MdC y la RBMA.

2.1. Aproximación metodológica

Se utilizaron diferentes herramientas de modelación espacial y procedimientos estadísticos cuantitativos para dar respuesta a los tres objetivos establecidos en un área de ($3,556 \text{ km}^2$) y con una resolución espacial fina (tamaño de pixel 225 m^2) (Figura 2).

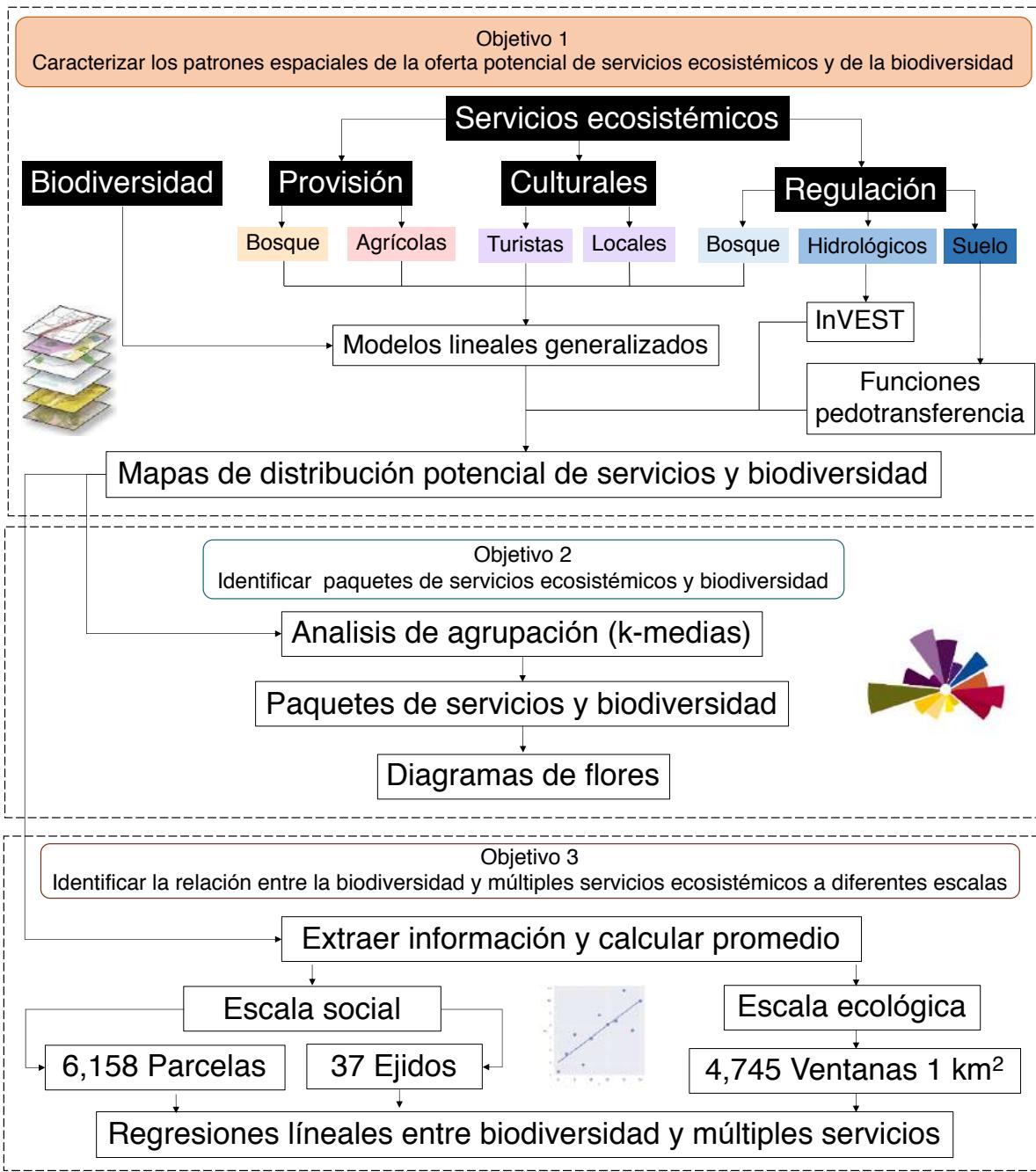


Fig. 2. Enfoque metodológico y análisis estadístico para los tres objetivos.

2.2 Servicios ecosistémicos y tipos de biodiversidad evaluados

En un estudio reciente los habitantes de Marqués Comillas valoraron los servicios ecosistémicos y la biodiversidad en la región, con base en esos resultados y en la cantidad y disponibilidad de información elegimos 18 servicios ecosistémicos (Pingarroni et al., 2022). La lista de servicios ecosistémicos se inspiró en la nomenclatura de la Clasificación Internacional Común de Servicios Ecosistémicos (CICES) (Haines-Young y Potschin-Young, 2018), pero con ajustes al contexto socioecológico local. Clasificamos los servicios en tres tipos: provisión (9 SE), regulación (4 SE) y culturales (5 SE) y para facilitar la descripción metodológica y de resultados también les asignamos categorías (agrícolas, bosque, hídricos, suelo, turistas y locales). Con lo que respecta a la biodiversidad utilizamos la riqueza de especies y la diversidad funcional de árboles como medidas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Lista de servicios ecosistémicos y tipos de biodiversidad modelados. Se especifica los tipos de biodiversidad (riqueza de especies y diversidad funcional), los tipos de servicios ecosistémicos (provisión, regulación y culturales) y sus diferentes categorías (agrícolas, bosque, hídricos, suelo, turistas y locales). También especifica las abreviaturas, la descripción, el indicador utilizado (variable independiente), el tipo y fuente de los datos y las herramientas utilizadas para su modelación.

	Tipo	Categoría	Abreviatura	Descripción	Indicador	Datos	Método		
Servicios ecosistémicos	Provisión	Agrícola	Maíz	Suministro potencial de maíz	Peso (kg/ha)	Primarios (entrevistas)	GLM		
			Ganado	Suministro potencial de ganado					
	Bosque	Sombra	Sombra	Suministro potencial de sombra para el ganado	Biomasa aerea de árboles para cada tipo de uso (ton/ha)	Primarios (senso de vegetación)	GLM		
			Forraje	Suministro potencial de forraje					
			Leña	Suministro potencial de madera					
		Madera	Madera	Suministro potencial de leña	Volumen de madera de especies maderables (m ³ /ha)				
			Comestibles	Suministro potencial de árboles comestibles	Abundancia de árboles para cada tipo de uso (individuos/ha)				
			Medicinales	Suministro potencial de árboles medicinales					
	Regulación	Bosque	Almacen de carbono	Almacenamiento potencial de carbono	Carbono orgánico sobre el suelo (ton/ha)	Primarios (senso de vegetación)	GLM		
		Hídricos	Suministro de agua	Regulación del suministro potencial de agua	Rendimiento de agua (m ³ /ha)	Secundarios (estaciones climáticas)	InVEST		
			Retención de sedimentos	Regulación en la retención potencial de sedimentos	Tasa de sedimentos (ton ha-1 año)				
		Suelo	Fertilidad	Regulación de la fertilidad del suelo	Capacidad del suelo para la producción de alimentos, maderas y fibras	Primarios (características de suelo)	Funciones de pedotransferencia		
			Agua en el suelo	Regulación en la retención potencial de agua en el suelo	Contenido volumétrico de agua del suelo a capacidad de campo				
	Culturales	Turistas	Ecoturismo	Sitios potenciales que ofrecen oportunidades para el ecoturismo	Importancia social (0-50)	Primarios (mapeo participativo)	GLM		
			Fotografía de naturaleza	Sitios potenciales que ofrecen oportunidades para la fotografía de naturaleza					
		Locales	Patrimonio	Sitios potenciales que ofrecen oportunidades para el desarrollo del sentido de lugar, pertenencia, arraigo y patrimonio para las próximas generaciones					
			Recreación	Sitios potenciales que ofrecen oportunidades de recreación y disfrute para las comunidades locales					
			Belleza escénica	Sitios potenciales que ofrecen oportunidades de vistas panorámicas y belleza escénica					
	Biodiversidad	Riqueza	Riqueza potencial de especies	Número de especies/2.12ha	Primarios (senso de vegetación)	GLM			
		D. funcional	Diversidad funcional potencial	Índice de riqueza funcional					

2.3 Modelación espacial de servicios ecosistémicos y biodiversidad

Existen diferentes herramientas para el mapeo de la oferta de servicios ecosistémicos, que varían en capacidad, complejidad, escala y resolución (Bagstad et al., 2013; Martínez-Harms y Balvanera, 2012; Vorstius y Spray, 2015). Luego de una revisión de diferentes herramientas de mapeo en este estudio, aplicamos 3 diferentes metodologías para la modelación de servicios ecosistémicos y para la biodiversidad según los datos disponibles y los requerimientos del modelo. Realizamos modelos lineales generalizados múltiples (GLM) para modelar 14 servicios: dos provisión-agrícolas (maíz y ganado); seis de provisión-bosque (sombra para el ganado, forraje, leña, madera, plantas comestibles y plantas medicinales); uno de regulación-bosque (captura de carbono); 5 culturales (ecoturismo, fotografía de naturaleza, patrimonio, recreación y belleza escénica); y para la modelación de la biodiversidad (riqueza de especies y diversidad funcional). Para dos servicios de regulación hídricos (provisión superficial del agua y retención de sedimentos) utilizamos como herramienta de modelación espacialmente explícita InVEST v3.9.2 (*Integrated valuation of ecosystem services and tradeoffs*), desarrollada por *Natural Capital Project*, ya que ha sido una herramienta ampliamente utilizada en el mundo debido a su precisión, sensibilidad a las variaciones climáticas y sobre todo, a su sensibilidad a los cambios de uso de suelo (Tallis y Polasky, 2009; Vigerstol y Aukema, 2011). Para dos servicios de regulación relacionados al suelo (fertilidad del suelo y retención de agua en el suelo), realizamos la evaluación de funciones de pedotransferencia como herramienta para su modelación (Calzolari et al., 2016).

2.3.1 Modelos lineales generalizados múltiples GLM

2.3.1.1 Variables dependientes

Para los servicios de provisión-agrícola (maíz y ganado) utilizamos como variables independientes la producción de maíz (ton/ha) y la producción de ganado (kg/ha) obtenidas de entrevistas y visitas a las parcelas en 148 unidades familiares de producción (Aguilar-Fernández et al., 2020; Berget, 2022; Wies, 2021). Para la biodiversidad y los servicios de

provisión y regulación vinculados con el bosque utilizamos los censos de árboles en 600 puntos de muestreo (área de 707m²) distribuidos en 20 unidades de paisaje de 1km² (Pingarroni, 2017; Wies et al., 2021). En cada punto se muestrearon árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm; cada árbol fue identificado taxonómicamente y se midió el DAP y la altura.

Para calcular los indicadores de los servicios de provisión-bosque primero clasificamos las especies de árboles según su uso en la región de MdC y en la Selva Lacandona basados en información bibliográfica (González-Gutierrez, 2000; Levy Tacher et al., 2006; Pinto et al., 2008). El suministro potencial de árboles comestibles y árboles medicinales se definió como la abundancia (n) por unidad de área (ha) de especies comestibles y especies medicinales respectivamente. El suministro de forraje se definió como la suma de la biomasa aérea de especies forrajeras expresada como peso (kg) por unidad de área (ha). La leña se definió como toda la biomasa aérea de especies utilizadas para leña y está expresada en toneladas (ton) por hectárea (ha). El suministro potencial de madera se definió como el volumen de madera encontrado en árboles individuales de tamaño comercial (DAP≥ 30 cm) (Martínez-Harms et al., 2016). El suministro de madera se calculó multiplicando el área basal (m²) de los individuos de especies reportadas con usos maderables, por la altura de los individuos (m) para obtener volumen (m³) por unidad de área (ha). El almacenamiento de carbono por encima del suelo (ACS) se definió como el contenido total de carbono en la biomasa aérea del total de especies arbóreas sin importar su uso expresados en toneladas (Ton) por hectárea (ha). Para convertir biomasa en contenido de carbono utilizamos el carbono contenido en la biomasa (47,4% de carbono en biomasa total) reportado en la literatura para árboles tropicales (Martin y Thomas, 2011) (Tabla 1). Los métodos para obtener los valores de biomasa están en el apéndice I.

Para la biodiversidad como primer indicador calculamos la riqueza específica la cual se basa en el conteo del número de especies (q0) en un área determinada (707m²) (Gaston, 1996; Moreno y Halfpter, 2000). Esta medida es la más frecuentemente utilizada para estimar la diversidad, ya que su significado es sencillo de interpretar y ampliamente utilizado (Aguilera y Silva, 1997; Moreno, 2001). Como segundo indicador de diversidad

calculamos la riqueza funcional (índice FRIC) en función de todos los rasgos en cada punto de muestreo y a las medias ponderadas por la comunidad para cada rasgo individual de cada parcela (Lohbeck, 2014; Rodríguez-Cedillo, 2017). La riqueza funcional es la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de una comunidad independientemente de sus abundancias (Villéger et al., 2010). Los cálculos se realizaron en R con los paquetes “Vegan” (Oksanen et al., 2019) y “FD” (Laliberté et al., 2014).

Con lo que respecta a la modelación de servicios culturales, utilizamos mapas participativos generados en un estudio previo en la región (Pingarrón et al., 2022). Los ejercicios de mapeo participativo se realizaron en 42 entrevistas y 7 talleres a habitantes de Marqués de Comillas y consistió en dibujar las áreas más importantes para cada servicio. Una vez dibujadas, para evaluar la relevancia de cada área se les indicó a los participantes que colocaran frijoles, entre más relevante fuer el área mayor el número de frijoles (máximo 50 frijoles). Posteriormente la información fue digitalizada en un total de 300 polígonos cada uno con valores específicos de importancia, los cuales fueron utilizados como variable dependiente en los modelos GLM.

2.3.1.2 Variables independientes

Utilizamos 89 variables independientes para explicar los patrones espaciales de servicios ecosistémicos y biodiversidad en la región de MdC. Las variables independientes se dividieron seis categorías: climáticas, topográficas, geopedológicas, de perturbación, hidrológicas, de vegetación y uso de suelo, y de percepción remota. Las variables climáticas han sido ampliamente utilizadas en la modelación de la diversidad de especies y de servicios ecosistémicos, ya que pueden tener un efecto directo en la vegetación y en los ciclos hídricos del ecosistema, por lo que utilizamos las capas bioclimáticas propuestas por Cuervo-Robayo et., al 2014. La topografía puede influir en los patrones de humedad y precipitación, lo que resulta en diferencias en la provisión de diferentes servicios (Burkhard y Maes, 2017; Sun et al., 2020), por lo que calculamos la pendiente y elevación por medio del Continuo de Elevaciones Mexicano (CEM 3.0) (INEGI, 2022). Las variables de perturbación evalúan el historial de manejo de los ecosistemas (Reyers et al., 2013), por lo

que utilizamos como indicadores la distancia a caminos y carreteras, y la distancia a poblados con ayuda del mapa de la red nacional de caminos (INEGI, 2018). Las variables hidrológicas predicen la disponibilidad de agua que es el principal factor limitante para la provisión de servicios ecosistémicos (Crossman et al., 2012; Martínez-Harms et al., 2016), por lo que calculamos la distancia a los cuerpos de agua con ayuda del mapa de red hidrográfica de México (INEGI, 2010). El mapa de vegetación y usos de la región de Marqués de Comillas fue el resultado de un proceso de actualización aplicado a un mapa del año 2015 (Apéndice II). Las variables de percepción remota, incluido el Índice de vegetación normalizado (NDVI) y la cobertura del dosel son buenos indicadores de la biomasa fotosintéticamente activa, el agua contenida en la vegetación y la presencia de cobertura forestal, respectivamente (Deng et al., 2007) (Apéndice III). Mientras que las medidas de textura se calcularon por medio de los valores de reflectancia para R, NIR y EVI y posteriormente se calcularon métricas de textura (media, varianza, homogeneidad, disimilitud, contraste, entropía, segundo momento angular y correlación) (Apéndice IV).

Cuadro 2. Lista de variables independientes probadas en los GLM para la modelación de servicios ecosistémicos y biodiversidad. Se encuentran clasificadas en nueve categorías (climáticas, topografía, suelo, hidrología, disturbio, vegetación, cobertura y percepción remota), se muestran los insumos y las fuentes correspondientes.

Categorías	Variables independientes	No de variables	Insumo	Fuente
Climáticas	Precipitación mensual (PR),	12		
	Temperatura máxima mensual (TMX)	12		
	Temperatura mínima mensual (TMM)	12	Mapa de variables climáticas	
	Variables bioclimáticas (BIO)	19		Cuervo et al., 2014
Topografía	Pendiente (PEN)	1	Modelo digital de elevación (DEM)	INEGI, 2010
	Elevación (ELE)	1	Modelo digital de elevación (DEM)	INEGI, 2010
Suelo	Fósforo (PHO)	2	Funciones de pedotransferencia	Navarrete-Segueda et al., in prep.
	Fertilidad (PRO)			
Hídricas	Distancia a cuerpos de agua (DA)	1	Mapa hidrológico de México	INEGI, 2010
	Agua superficial (AS)	1	Modelo InVEST	-----
Disturbio	Distancia a carreteras y caminos (CAR)	1	Mapa nacional de caminos	INEGI, 2010
	Distancia a poblados (POB)	1	Mapa nacional de localidades	INEGI ,2010
Vegetación	Edad del bosque (EB)	1	Mapa de edades de bosques secundarios	Lohbeck et. al, 2020
Cobertura	Bosque maduro (BM)			
	Bosque secundario (VSA)			
	Vegetación arbustiva (VSV)	5	Mapa de vegetación y cobertura de suelo	Apéndice II
	Vegetación herbácea (VSH)			
	Pastizales y cultivos (PA)			
Percepción remota	Índice de Infrarrojos de Diferencia Normalizada (NDVI)	1	Imágenes sentinel 10x10	NASA, 2017
	Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDII)	1	Imágenes sentinel 10x10	NASA, 2017
	Medidas de textura de segundo orden (GLMC)	18	Imágenes sentinel 10x10	Solórzano et. al, in prep

2.3.3 Modelos lineales generalizados múltiples

Para la modelación de la oferta potencial el análisis se dividió en tres etapas. Dada la gran cantidad de variables predictoras potenciales (un total de 89; Cuadro 2). En la primera etapa hicimos una preselección de predictores utilizando modelos lineales generalizados univariados (GLM), probando todas las combinaciones posibles de las variables independientes. Usamos un enfoque basado en información para la inferencia estadística (Anderson, 2008) y evaluamos el desempeño relativo utilizando el criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AICc; Anderson, 2008). Para cada variable de respuesta, seleccionamos los 10 mejores modelos con el valor de AICc más bajo y seleccionamos las variables explicativas correspondientes.

En la segunda etapa, ajustamos modelos lineales generalizados múltiples (GLM) para cada variable dependiente (indicador), no se incluyeron interacciones o relaciones no lineales. Para obtener los mejores modelos ajustados utilizamos el AICc de cada modelo para calcular el valor de delta AICc (Δ_i), que es la diferencia entre AICci de cada modelo i y el AICc mínimo encontrado para el conjunto de modelos comparados; seleccionamos solo aquellos modelos con $\Delta_i < 2$. Elegimos un mejor modelo entre ellos, maximizando tanto el poder explicativo como la inclusión de las variables independientes con la mayor contribución al poder explicativo. Esto se hizo usando el peso de Akaike de cada modelo (w_i), que evalúa el poder explicativo,

$$w_i = \text{Exp}(-\Delta_i/2) / \sum \text{Exp}(-\Delta_i/2).$$

Además, evaluamos la colinealidad entre los predictores con el cálculo de los factores de inflación de la varianza calculados (VIF) (Zuur y Ieno, 2016). Un VIF de 5 y superior indica una multicolinealidad alta, lo que dificulta el uso de esas variables en modelos de regresión múltiple (O'Brien, 2007). Los modelos se ajustaron utilizando las funciones "glm" en los paquetes "stats" y "nlme" (Pinheiro, 2019). La simplificación del modelo y el cálculo de importancia variable se realizaron utilizando las funciones "dredge" e "importance", ambas en el paquete "MuMIn" (Barton, 2019). El VIF se calculó utilizando la

función "vif" en el paquete "car" (Fox et al., 2018). Una vez elegido el mejor modelo, calculamos los coeficientes beta estandarizados ya que permiten evaluar la importancia relativa de cada variable independiente dentro de la ecuación. Los coeficientes beta estandarizados definen la ecuación de regresión cuando ésta se obtiene tras estandarizar las variables originales, es decir, tras convertir las puntuaciones directas en típicas. En general, una variable tiene tanto más peso (importancia) en la ecuación de regresión cuanto mayor (en valor absoluto) es su coeficiente de regresión estandarizado. El cálculo de los coeficientes beta estandarizados se realizó con la función “beta” del paquete “reghelper”(Hughes, 2017).Todos los análisis se realizaron en el lenguaje R (Team R Core, 2019).

En la tercera etapa, una vez seleccionado el mejor modelo para cada servicio y para la biodiversidad, evaluamos su poder predictivo a través de una prueba de validación cruzada. Determinamos el error de predicción RMSE (*Root Mean Squared Error*), que representa la diferencia promedio entre los valores observados en los datos de prueba y los valores predichos por el modelo. Cuanto menor sea el RMSE, mejor será el modelo. El valor de RMSE se realizó utilizando la función “RMSE” del paquete “car” (Fox et al., 2018). Finalmente, los resultados del modelo se extrapolaron en el área de estudio a una resolución de 15x15 m. Esta unidad de mapeo mínima se seleccionó para reducir la relación entre el tamaño del píxel y la unidad de muestreo de campo (Cayuela et al., 2006).

2.4 Servicios hídricos

2.4.1 Parametrización de modelos y conjuntos de datos espaciales

Para la modelación de los servicios hídricos se aplicaron los modelos se aplicaron los modelos water yield y sediment delivery ratio (SDR) de InVEST v3.9.2, desarrollados por Natural Capital Project. Debido a la naturaleza de los servicios hídricos utilizamos la escala de cuenca para modelarlos. Los parámetros utilizados se calibraron utilizando una revisión de artículos científicos que proporcionan datos cuantitativos para los tipos de uso/cobertura de suelo (LUC) reportados para la cuenca, junto con conjuntos de datos espaciales

disponibles para la región (2020-2021). Los datos disponibles se extrajeron principalmente de: Tallis and Polasky (2011); Vorstius and Spray (2015); Hamel et al. (2015); Sharp et al. (2016); Redhead et al. (2016); and Mokondoko et al. (2018). Utilizamos el sistema MAD-MEX (Monitoreo de Datos de Actividad para el programa mexicano REDD +) con clasificación de 12 clases de LUC y se proyectó a UTM z15 con mapas datum WGS-84 a una resolución espacial de 10 m, utilizando ArcGIS v10.6.1 (Gebhardt et al., 2014; Mas et al., 2016).

2.4.2. Regulación del suministro potencial de agua

Se utilizó el modelo InVEST *Water Yield* (WY) para estimar el rendimiento total anual de agua en la cuenca y las contribuciones relativas de agua de diferentes LUC (Sharp et al., 2015). Water Yield es el nombre del modelo para el servicio regulación del suministro potencial de agua y es interpretado como la cantidad anual de agua (m^3) que fluye desde cada píxel de una cuenca (Tallis et al., 2009; Redhead et al., 2016). Se calcula como la diferencia entre la precipitación anual (P) y la evapotranspiración de referencia (ET0), estos indicadores son sensibles a los tipos LUC (Bangash et al., 2013; Fu et al., 2017). Los datos históricos de 1910 a 2009 de precipitación mensual se obtuvieron de Cuervo-Robayo et al. (2020) y escalados a una resolución espacial más fina (30 m) a través de la interpolación de datos multivariados utilizando un conjunto de aprendizaje automático de seis algoritmos del paquete de R machisplin (Brown, 2020). Las covariables de forzamiento climático utilizadas se obtuvieron del modelo de elevación digital (DEM), la pendiente y el índice de testigo topográfico (TWI), derivados del DEM utilizando el análisis espacial en ArcGIS. El mapa de la precipitación anual (mm y-1) se corrigió mediante la interpolación de observaciones meteorológicas a largo plazo para 2010-2020 (IDW), de 9 estaciones cercanas. Calculamos e interpolamos los residuales para suavizar los rásteres climáticos usando lo método de interpolado spline para ajustar los datos al año 2020 (Spatial Analyst Arcmap). La evapotranspiración de referencia (ET0 [mm y-1]) se calculó utilizando la ecuación de Hargreaves modificada para estimar la ET potencial (PET) (Trisurat et al., 2016) y datos reducidos de temperatura máxima y mínima (Cuervo-Robayo et al., 2020). El contenido de agua disponible para las plantas (PAWC [0-1]) se derivó del modelo de Saxton (Saxton y Rawls, 2006) en función de la textura del suelo, la materia orgánica y la humedad del suelo.

Los datos de suelo se obtuvieron de la base de datos nacional de perfiles de suelo (www.inegi.org.mx). La profundidad de las raíces del suelo (mm) se interpolaron utilizando datos del Segundo inventario Nacional Forestal y de Suelos (INEGI, 2015). Los coeficientes de evapotranspiración (Kc) se obtuvieron de estudios de parcelas realizados en México (Muñoz-Villers & McDonnell, 2013; Muñoz-Villers et al. 2012; Mokondoko et al., 2018; Sharp et al. 2016). La constante de estacionalidad (Z [0-30]) se estimó en 4 como se recomienda para las regiones tropicales (Redhead et al., 2016). Los límites de las subcuencas se obtuvieron de los conjuntos de datos del INEGI (1:250.000).

2.4.3. Regulación en la retención de sedimentos

Se utilizó el modelo *sediment delivery* (SDR de InVEST) para el servicio de regulación en la retención potencial de sedimentos. El modelo sediment delivery estima la contribución por píxel a la producción de sedimentos, con base en el modelo RUSLE y la contribución del paisaje en la retención de suelos (ton ha-1 año1) (Terrado et al., 2014; Hamel et al. , 2015). Los factores que pueden afectar la erosión del suelo incluyen la erosividad de la lluvia (R), la erosionabilidad del suelo (K), la longitud de la pendiente (LS), la protección contra la erosión por la cubierta vegetal (C) y el manejo de la tierra (P) (Bangash et al., 2013). El factor R (Mj mm ha-1 año-1) se interpoló usando datos de precipitación e intensidad de lluvia basados en el Índice de Fournier Modificado (MFI). El factor K (Mg h Mj-1 mm-1) se estimó según Tallis et al. (2009) y Hamel et al. (2015), utilizando series de suelos (i.e. estructura, porosidad, proporciones de arena, limo y arcilla) a partir del Segundo inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS) (INEGI, 2015). El umbral de LS fue calculado por el modelo utilizando un DEM a una resolución espacial de 30 m. Los factores C y P se calcularon siguiendo el manual RUSLE (Zhan, 2015; Feng et al., 2017) y también a partir de la documentación del modelo InVEST (Sharp et al., 2016).

2.6. Relación entre la biodiversidad y múltiples servicios ecosistémicos a diferentes escalas

El manejo de los servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad requiere información adecuada a la escala sobre la condición de múltiples servicios que a menudo

interactúan con la biodiversidad. Sin embargo, la escala a la que deben evaluarse no es evidente (Malinga et al., 2015; Raudsepp-Hearne y Peterson, 2016).

Para conocer la relación entre la biodiversidad y múltiples servicios ecosistémicos a diferentes escalas realizamos análisis de regresión lineal por escala y por tipos de servicios. Elegimos tres diferentes escalas, como escalas sociales utilizamos la parcela (escala de manejo familiar) y el ejido (escala de manejo comunitaria) y como escala ecológica utilizamos ventanas de 1km², ya que ha demostrado ser una escala útil para medir los efectos de las actividades antropogénicas en la diversidad de diferentes grupos taxonómicos (Brindis-Badillo et al., 2022; Pingarroni, 2017; Rodríguez Cedillo, 2017; Saldívar-Burrola et al., 2022; Wies et al., 2021).

Para extraer la información a diferentes escalas utilizamos archivos vectoriales. Para las escalas sociales utilizamos los polígonos correspondientes a las parcelas (número de polígonos=6,158, tamaño mínimo= 0.0005 km², máximo= 4.4 km², promedio=0.2 km²) (RAN, 2010a) y a los ejidos de la región (número de polígonos=36, tamaño mínimo= 6.4 km² máximo= 365.1 km², promedio=50.4 km²) (RAN, 2010b), mientras que para la escala ecológica creamos una capa vectorial con polígonos de 1 km² (número de polígonos =4,745). Primero, para cada escala calculamos los valores promedio de los pixeles contenidos en cada polígono para el total de servicios, tipos de servicios (provisión-bosque, provisión-agrícola, regulación y culturales) y para la biodiversidad (riqueza y diversidad funcional). Segundo, utilizamos como variable independiente el promedio de la biodiversidad y como variables dependientes los promedios de los servicios ecosistémicos. Realizamos modelos lineales generalizados (GLM) para cada escala y tipo de servicio, calculamos el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia del modelo (p). Los modelos se ajustaron utilizando las funciones "glm" en los paquetes "stats" y "nlme" (Pinheiro et al., 2019). Todos los análisis se realizaron en el lenguaje R (R Core Team, 2019).

3. Resultados

3.2 Patrones espaciales de servicios ecosistémicos y biodiversidad

Todos los modelos GLM fueron significativos y explicaron una cantidad de varianza, alta ($\geq 70\%$), moderada (entre 50% y 69%) y baja ($\leq 49\%$) (Cuadro 3). Alta para ganado (92%), maíz (91%), riqueza de especies (88%), almacén de carbono (80%), belleza escénica (75%), plantas comestibles (73%) y ecoturismo (70%); moderada para fotografía de naturaleza (67%), plantas medicinales (62%), diversidad funcional (58%), sombra para ganado (51%), recreación (50%) y patrimonio (50%); y baja para madera (40%), forraje (11%) y leña (11%). De las 98 variables explicativas probadas sólo 20 fueron relevantes para los modelos GLM (Cuadro 3). Dentro de las variables explicativas resalta el grupo de variables de cobertura con efectos significativos para casi todos los modelos con excepción de la belleza escénica dónde las variables hídricas fueron más relevantes. El bosque maduro (BM) y la vegetación secundaria arbórea (VSA) tuvieron fuertes efectos positivos en la modelación de nueve servicios y en la modelación de la biodiversidad. El pastizal y cultivos (PA) tuvieron efectos positivos en la provisión de maíz y ganado. Las variables hidrológicas y de disturbio constituyen otro grupo con efectos significativos en la modelación de servicios culturales. Las variables de percepción remota, ambientales, topográficas y de suelo contribuyeron marginalmente a la modelación de servicios y de la biodiversidad.

Los mapas proporcionaron una visión amplia de la distribución espacial de la oferta potencial de 18 servicios ecosistémicos y la biodiversidad que se encuentran en la Reserva de la Biosfera Montes Azules RBMA y en la región de Marqués de Comillas (Figura 3). Para los servicios de provisión-agrícola, la provisión potencial de maíz se vinculó al área que rodea los ríos Lacantún y Salinas conocida como la zona vega, mientras que la provisión potencial de ganado abarcó prácticamente toda el área transformada de MdC (de 0 a 8,239 kg/ha para maíz; de 0 a 13,654 kg/ha para ganado). Para los servicios de provisión-bosque, la provisión potencial de forraje, leña y plantas comestibles tuvieron una distribución espacial similar vinculada a las áreas de bosque maduro sobre todo a las áreas correspondientes a la RBMA y a las reservas ejidales (de 0 a 14.7 kg/ha para forraje; de 0 a 19.37 t/ha para leña; de 0 a 120 árboles/ha para plantas comestibles). La provisión potencial

de madera parece estar ligada fuertemente a la RBMA (de 0 a 3,438 m³/ha), mientras la provisión potencial de sombra para el ganado y plantas medicinales están más vinculadas a áreas específicas del bosque maduro (de 0 a 8.5 ton/ha para sombra para el ganado; de 0 a 160 árboles/ha para plantas medicinales). La captura potencial de carbono aéreo está vinculado a las áreas de bosque maduro y secundario y se intensifica conforme se acerca a la reserva de Montes Azules (de 0 a 206 ton/ha).

Para los servicios culturales las áreas vinculadas al bosque maduro y a los ríos fueron las más relevantes (Figura 3). La relevancia de los sitios para la oferta potencial de servicios para los turistas (ecoturismo y fotografía) y para los locales (patrimonio para las próximas generaciones y belleza escénica), aumentó según la cercanía a la RBMA, al río Lacantún y ríos secundarios y disminuyó en las áreas colindantes a Guatemala. Los sitios relevantes para recreación se distribuyeron en zonas cercanas a poblados, ríos y bosques (valores de 0 a 1 para todos los servicios culturales).

Cuadro 3. Resultados de los modelos lineales generalizados mejor ajustados que evalúan 14 servicios ecosistémicos y la biodiversidad. Se presentan el criterio de información de Akaike (AICc), delta AICc (Δi), el peso de Akaike (wi), la devianza explicada (un gradiente de color verde intenso para un mayor porcentaje de devianza explicada) y el valor de significancia p (0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ para el conjunto de los modelos. Para cada modelo se muestran los efectos beta estandarizados asociados a cada predictor en un gradiente de color (color azul para efectos positivos y efectos negativos). Abreviaturas por tipos de variables: cobertura; bosque maduro (BM), vegetación secundaria arbórea (VSA), vegetación secundaria arbustiva (VSV), pastizales y cultivos (PA); percepción remota; promedio de textura (RME), índice de vegetación mejorado (EVI), índice infrarrojo de diferencia normalizada (NDII); hidrológicas; agua superficial (AS), distancia a cuerpos de agua (DA); climáticas; precipitación media del trimestre más frío (PMF), temperatura máxima en el mes de noviembre (TMX11), precipitación en el mes de junio (PR6), temperatura media anual (TMA), estacionalidad de la temperatura (EST); disturbio; distancia a poblados (POB); topográficas; pendiente (PEN), elevación (ELE); suelo; fertilidad (PRO) y fósforo en el suelo (PHO). También se muestra error de predicción RMSE para cada modelo.

			COEFICIENTES BETA ESTANDARIZADOS														Códigos de significancia para las variables			RMSE						
					<i>p</i>	Intercepto	COBERTURA				PERCEPCIÓN REMOTA			HIDROLÓGICAS		CLIMÁTICAS				DISTURBIO		TOPOGRÁFICAS		SUELO		RMSE
			AICc	Δi	wi	Devianza explicada (%)	BM	VSA	VSV	PA	RME	EVI	NDII	AS	DR	b19	tmx11	PR6	b1	b4	POB	PEN	ELE	PRO	PHO	
SERVICIOS ECOSISTÉMICOS	Provisión	Agricola	Maíz	3085	0	0.19	91	***	1.26			1.26	0.07						0.09			0.03			0.24	
			Ganado	10	0	0.74	92	***	2.27			1.64								-0.05	0.08			0.08	0.09	
		Bosque	Sombra	2109	0	0.40	51	***	1.73	1.57	1.09	0.35	0.28													0.99
			Forraje	2339	0	0.17	11	***	0.79	0.35	0.75	0.32	0.19													2.05
			Madera	1690	0	0.44	40	***	0.94	0.65	0.66	0.21	0.10	-0.20												-0.25
	Reg	Bosque	Leña	2347	0	0.31	11	***	0.77	0.37	0.76	0.30	0.16													2.07
			Medicinales	879	1	0.20	62	***	0.80	0.56	0.44	0.08	-0.04		-0.01											0.76
		Locales	Comestibles	831	0	0.73	73	***	0.90	0.73	0.48	0.06	-0.05													0.52
			Bosque	Carbono	567	0	0.65	80	***	0.87	0.78	0.50	0.13	0.10	-0.07									0.05		0.47
			Turistas	Ecoturismo	808	0	0.56	70	***	2.73	0.99	0.90	0.77	0.72				0.11	0.25	-0.17						0.96
	Culturales	Locales	Fotografía	238	0	0.40	67	***	2.61	0.57	0.43	-0.19	-0.67				0.12			0.19		0.35	0.21		0.88	
			Recreacion	410	0	0.69	50	***	3.09	0.07	0.19	0.17	0.11		-0.17		0.24					-0.28			1.06	
		Diversidad	Patrimonio	1149	0	0.30	50	***	2.76	0.20	0.13	0.03	0.05				0.24	0.28	-0.07	-0.04		0.002		0.17		1.16
			Belleza	107	0	0.11	75	***	0.28								0.24	0.28							0.83	
			Riqueza	-305	0	1.00	88	***	0.53	0.50	0.36	0.08	0.08	-0.06			0.01								0.30	
		D. funcional	D. funcional	-2370	0	0.74	58	*	0.05	0.04	0.03	0.01	0.01												0.69	

Los mapas resultantes de InVEST brindan resultados en mostrando la distribución de los SH en unidades biofísicas y a escala de píxel (a lo largo del paisaje), cuenca o subcuenca. De forma general los resultados de la Figura 2 muestra que la provisión de agua en la región oscilo entre los 240 y los 3,000 mm año⁻¹. Las zonas con mayor potencial en el suministro de agua superficial fueron aquellas que coinciden espacialmente con las áreas de vegetación primaria y secundaria de selva húmeda, los popales y con las plantaciones forestales manejadas de Hule, en el sur de la zona de estudio. De acuerdo con el Cuadro 2, las selvas húmedas tienen una provisión potencial promedio de agua de 772 mm año⁻¹, que representan un 47% más que las zonas agrícolas. Por lo que las zonas de menor producción de agua coincidieron espacialmente con las áreas de pastizales, agricultura de temporal, vegetación secundaria herbácea y palma de aceite. Cabe mencionar, que se encontraron valores altos en las zonas de cuerpos de agua, zonas urbanas y suelo desnudo, lo que se debe principalmente a, el agua precipitada en estas zonas de infiltra en los suelos (principalmente por la pavimentación de caminos y compactación de suelo) y el agua que no es evapotranspirada/evaporada, escurre a través del paisaje. Lo que puede incrementar la pérdida de suelos en la región.

En cuanto a la retención de sedimentos, las áreas con vegetación arbórea jugaron un papel importante en retener sedimentos o como barrera ante la entrada de partículas sólidas a los cauces de los ríos. Los valores altos en la provisión de este servicio se encontraron en las cercanías de los cauces, siendo influenciados principalmente por la pendiente, intensidad de la lluvia y la cobertura vegetal. La retención de sedimentos oscilo entre los 0 y 262 Ton ha⁻¹ año⁻¹. El promedio de los pixeles muestra que los usos de suelo con mayor capacidad para retener sedimentos fueron la selva húmeda (139 Ton ha⁻¹ año⁻¹), popales (134 Ton ha⁻¹ año⁻¹) y la vegetación secundaria arbórea (119 Ton ha⁻¹ año⁻¹). Los usos de suelo intensificados con valores más bajo fueron la palma de aceite (31 Ton ha⁻¹ año⁻¹), los asentamientos humanos (33 Ton ha⁻¹ año⁻¹) y la agricultura de temporal (33 Ton ha⁻¹ año⁻¹).

Cuadro 4. Resultados de los modelos de suministro de agua superficial (WY) y retención de sedimentos (SDR) en los diferentes tipos de coberturas

Usos del suelo	WY Mm año ⁻¹	SDR Ton ha ⁻¹ año ⁻¹
Agricultura de temporal	439.23	33.17
Asentamiento humano	1109.28	32.95
Bosque (selva húmeda)	772.46	138.38
Cuerpo de agua	628.85	29.07
Desprovisto de vegetación	967.16	13.82
Hule	609.59	63.35
Palma de aceite	495.03	31.05
Pastizal	415.16	51.94
Popal/tular	710.54	133.57
Vegetación secundaria herbácea	453.74	73.87
Vegetación secundaria arbustiva	734.77	82.91
Vegetación secundaria arbórea	661.38	119.55
Vegetación secundaria herbácea	503.40	72.84

Los resultados de servicios del suelo

Los servicios de regulación del suelo están asociados a las unidades geopedológicas de la región. No obstante, los valores más altos para la fertilidad se encuentran en la RBMA, mientras que los valores más altos para la retención de agua en el suelo corresponden a los suelos colindantes al río Lacantún y Salinas (índice de 0 a 1 para ambos servicios).

Provisión de servicios ecosistémicos y distribución de la biodiversidad

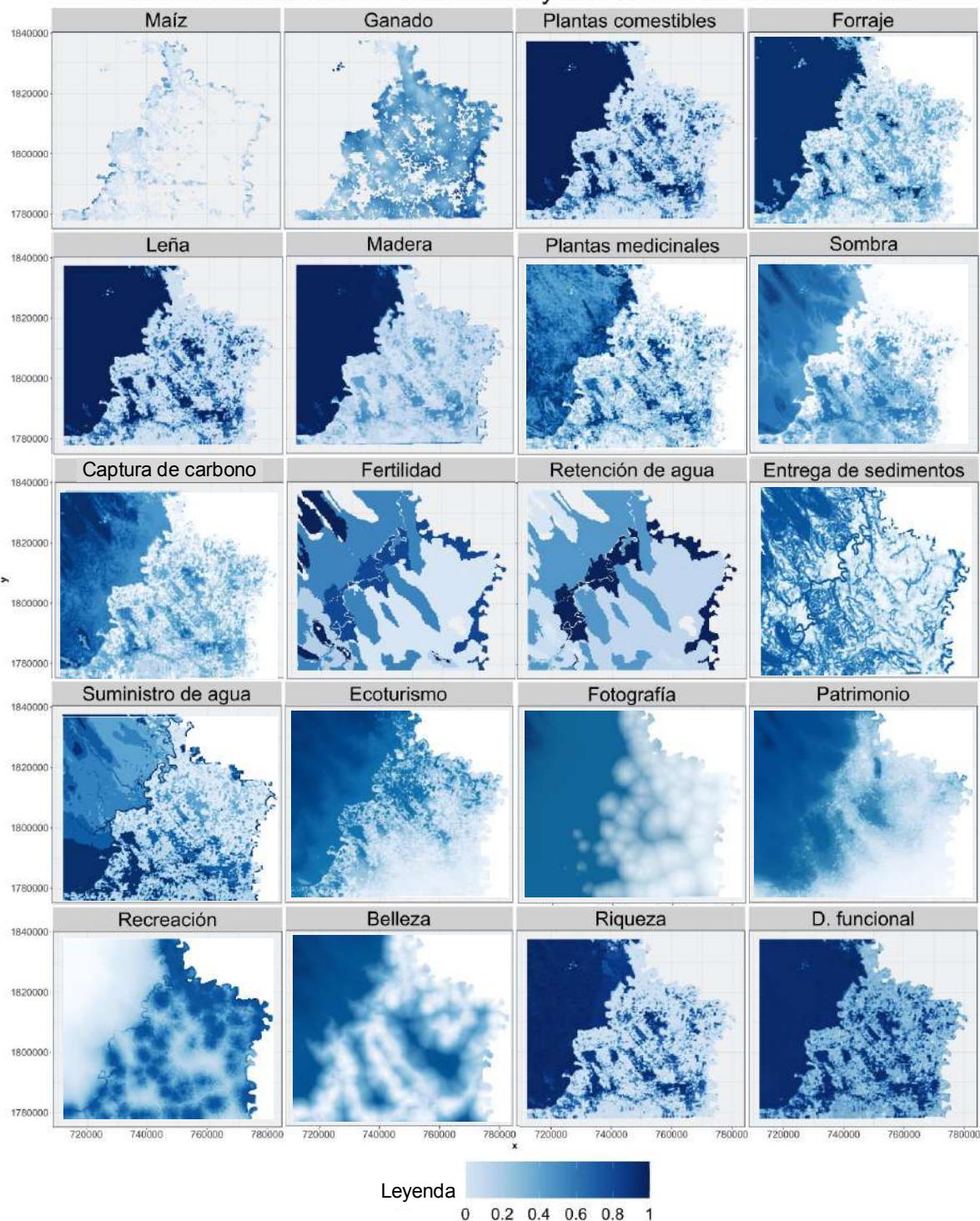


Figura 3. Mapas de distribución espacial de la oferta potencial de 18 servicios ecosistémicos y de la biodiversidad (riqueza de especies y D. funcional) en la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Las sombras más oscuras de azul representan una mayor provisión del servicio.

3.3 Paquetes de servicios ecosistémicos y biodiversidad

El análisis de agrupación identificó dos áreas contrastantes: las áreas de bosques y ríos relevantes para múltiples servicios y la biodiversidad, y las áreas de uso agrícola importantes para los servicios relacionados con la producción agrícola (Fig. 3). El primer paquete corresponde a las áreas de bosques maduros y secundarios y a los ríos Lacantún y Salinas. Esta área es relevante para múltiples servicios ecosistémicos principalmente para los servicios de provisión-bosque (e.g., plantas comestibles y medicinales, madera, forraje, leña y sombra para ganado), seguido de servicios de regulación (e.g., captura de carbono aéreo, suministro de agua y la entrega potencial de sedimentos) y servicios culturales (e.g., ecoturismo, fotografía de naturaleza, patrimonio y belleza escénica). Este paquete también es relevante para la biodiversidad ya que en estas áreas los valores de riqueza de especies y diversidad funcional son altos (Fig. 4).

El segundo paquete corresponde a las áreas de pastizales y cultivos. Esta área es relevante para servicios ecosistémicos vinculados a actividades agrícola como servicios de regulación como fertilidad del suelo y la retención de agua en el suelo y servicios de provisión-agrícola como el suministro potencial de maíz y ganado. Los servicios culturales (e.g., sitios para la recreación y ecoturismo) y la diversidad funcional también formaron parte de este paquete (Fig. 4).

.

Paquetes de servicios ecosistémicos y biodiversidad

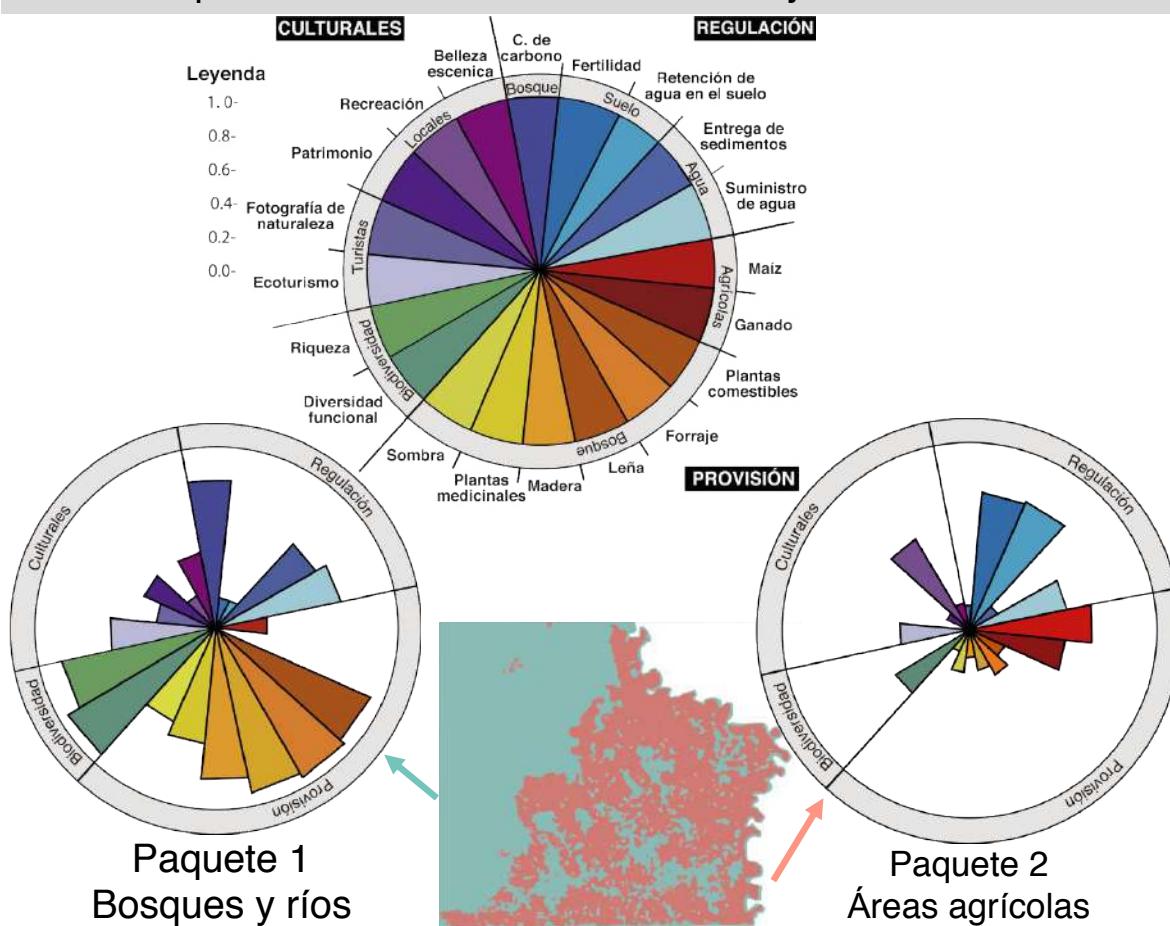


Figura 4. Diagramas de flores que ilustran paquetes de servicios ecosistémicos y biodiversidad resultantes del análisis de conglomerados. Cada pétalo corresponde al valor promedio de los servicios ecosistémicos y la biodiversidad que se encuentra dentro de cada paquete.

3.4 Relación entre múltiples servicios ecosistémicos y la biodiversidad

La ventana de 1 km² resultó ser la mejor escala para encontrar relaciones positivas entre la biodiversidad y el suministro de servicios ecosistémicos (Figura 5). Las tres escalas mostraron una relación positiva y significativa entre la biodiversidad y el suministro del total de servicios ecosistémicos y de los servicios de provisión-bosque. Sin embargo, para los servicios de regulación y culturales sólo en la escala de 1 km² encontramos relaciones positivas y significativas. Para los servicios de provisión-agrícola no encontramos relaciones significativas en ninguna escala (Figura 5).

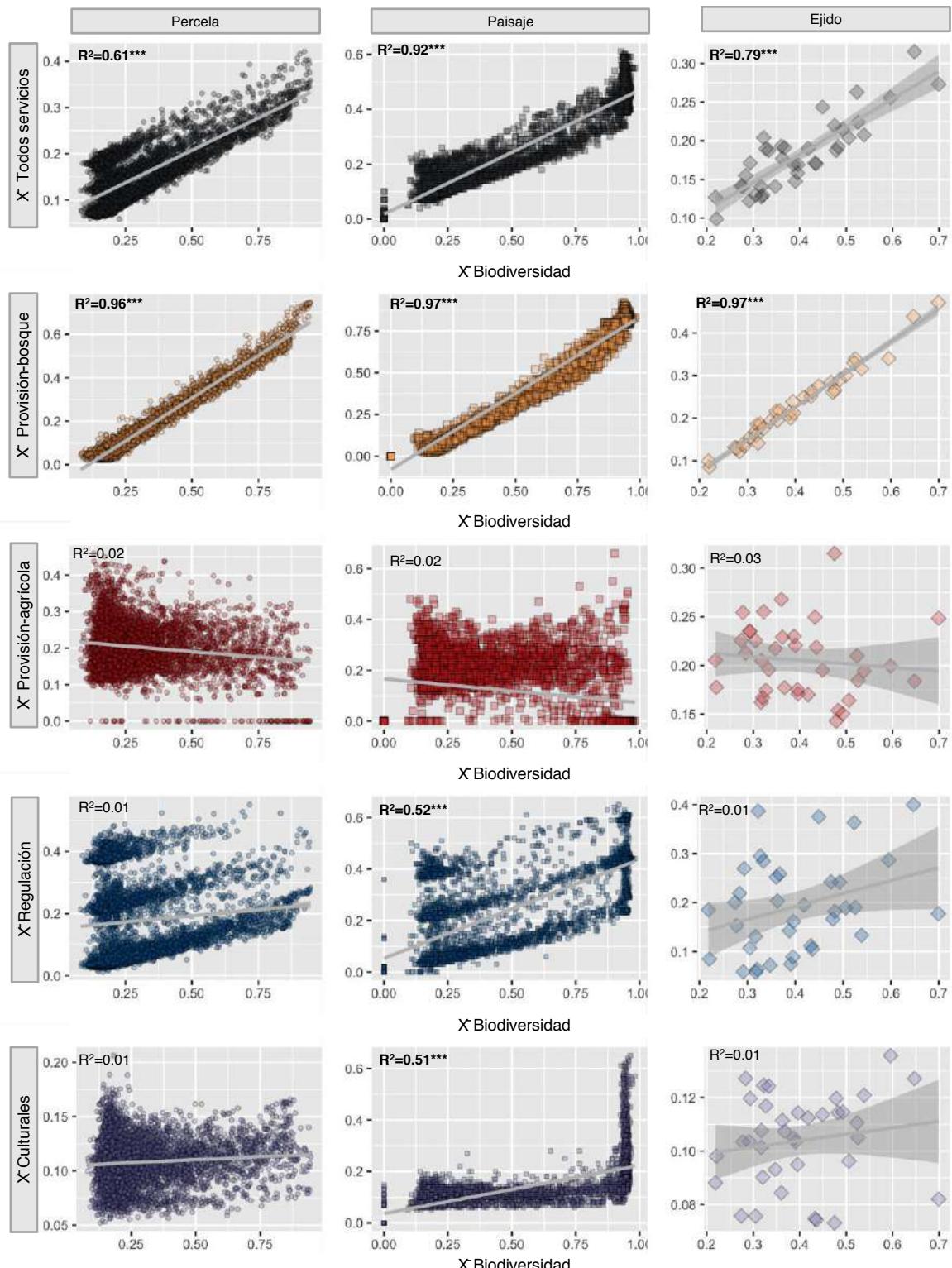


Figura 5. Relaciones entre la biodiversidad y múltiples servicios ecosistémicos en la región de Marqués de Comillas, Chiapas en tres diferentes escalas; parcela (circulo), ventana de 1km^2 (cuadrado), y ejido (rombo). Se observa en el eje x el valor promedio (\bar{x}) de la biodiversidad y en eje y el valor promedio (\bar{x}) por grupo de servicios; todos los servicios

(gris), servicios de provisión-bosque (naranja), servicios de provisión-agrícola (rojo), servicios de regulación (azules) y servicios de culturales morados.

4. Discusión

Conciliando la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos en Marqués de Comillas

Los hallazgos obtenidos muestran disyuntivas entre los múltiples servicios que ofrece el bosque y los servicios de la zona agrícola. En la zona transformada de Marqués de Comillas estos resultados tienen importantes implicaciones ya que tan sólo en el período de 1991 al 2016 la región ha experimentado una pérdida de más del 45% de sus bosques (Lohbeck et al., 2022) y con ellos la provisión de múltiples servicios. Las áreas mayores de bosque maduro son propiedad comunal y han permanecido ya que son valoradas y asignadas como reservas por las comunidades de algunos ejidos (Berget et al., 2021; Cano-Castellanos, 2013; Pingarroni et al., 2022). El resto son fragmentos pequeños de bosque maduro y secundario de diferentes edades los cuales son más vulnerables a desaparecer porque su permanencia depende de factores sociecológicos que influyen en las necesidades, preferencias y decisiones de manejo que cada ejidatario tiene en su parcela (Berget et al., 2021; Pingarroni et al., 2022).

La zona de la RBM-A es fundamental para la provisión potencial de servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad. Al contrario de lo que es percibido por las comunidades locales (Pingarroni et al., 2022), los bosque que conforman la reserva son importantes en la oferta de servicios de provisión (seis servicios), regulación (tres servicios) y culturales (cuatro servicios). Además, encontramos que la reserva es relevante para la conservación de la riqueza de especies y la diversidad funcional de árboles. Estos resultados refuerzan la importancia de la permanencia de Montes Azules como área natural protegida. Y enfatiza la necesidad de desarrollar mecanismos de vinculación entre las comunidades de MdC y la RBM-A para realizar acciones de manejo y conservación conjunta.

Como era de esperarse la provisión de maíz y ganado estuvieron vinculados con servicios de regulación del suelo e hídricos. Estos servicios son altamente valorados por las

comunidades de la región y su distribución espacial junto con otros factores como la apertura de la carretera federal e incentivos gubernamentales para la ganadería determinaron la historia de colonización y la configuración del paisaje actual (Berget et al., 2021; Lohbeck et al., 2022; Pingarroni et al., 2022). Los medios de vida de muchas familias dependen del cultivo del maíz y de la ganadería, sin embargo, según nuestros resultados comprometen la conservación de la biodiversidad y la provisión de otros servicios ecosistémicos que también son importantes para las comunidades (Pingarroni et al., 2022). Adicionalmente, es necesario evaluar la oferta de otros servicios de provisión como la palma de aceite y el hule que son menos valorados por los habitantes pero que son financiados por empresas privadas y abarcan extensiones importantes de tierra (Castellanos-Navarrete y Jansen, 2015).

Marqués de Comillas enfrenta numerosos desafíos para disminuir las disyuntivas entre la producción agrícola, la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de múltiples servicios ecosistémicos. La búsqueda de soluciones no es fácil, pero creemos necesario priorizar las necesidades y opiniones de los actores locales que son los principales manejadores del paisaje. Nuestros resultados y reflexiones brindan oportunidades al ser materiales espacialmente explícitos que junto con los resultados de otros estudios sociecológicos de la región pueden ser utilizados como herramientas transdisciplinarias para resolución de conflictos (Aguilar-Fernández et al., 2020; Berget et al., 2021; Lohbeck et al., 2022; Pingarroni et al., 2022). En resumen, resaltamos la importancia de la RBMA, de las reservas comunales y de los fragmentos de bosque para la provisión de múltiples servicios y en la conservación de la diversidad de plantas (Pingarroni, 2017), mamíferos (Muench y Martínez-Ramos, 2016; Saldívar-Burrola et al., 2022), aves (Carrara et al., 2015) anfibios y reptiles (Hernández-Ordóñez et al., 2015; Russildi et al., 2016) e insectos (Sánchez-de-Jesús et al., 2016). También priorizamos el diseño conjunto de estrategias para el manejo sostenible de la agricultura y la ganadería que favorezca la diversidad de especies, la oferta de múltiples servicios y el bienestar de las comunidades (Cocina-colaboratorio).

Implicaciones para los bosques tropicales

Nuestro estudio avanzó en el entendimiento de las relaciones complejas entre la producción agrícola, múltiples servicios ecosistémicos y la biodiversidad en bosques tropicales.

Aunque existe un aumento en la publicación de estudios donde han modelado la oferta de servicios de ecosistémicos (Crossman et al., 2013; Malinga et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012) los estudios en los trópicos y más aún en el trópico húmedo siguen siendo escasos. Además, algunos de ellos sólo modelan servicios individuales (De Jong et al., 2000; Ferraro et al., 2015; Gibbs et al., 2007). Mientras que los estudios que evalúan múltiples servicios no siempre evalúan la diversidad (Fang et al., 2020; Sahle et al., 2019) o utilizan la calidad de hábitat como proxy (Arunyawat y Shrestha, 2016; Feurer et al., 2021; Leh et al., 2013; Pinillos et al., 2020). Estas limitaciones dificultan realizar propuestas adecuadas de manejo y conservación del paisaje.

La identificación de la cobertura de bosque como variable clave en la oferta de múltiples servicios es particularmente importante en contextos donde la frontera agrícola avanza. Al igual que en otras fronteras del trópico húmedo encontramos que los bosques maduros y secundarios son fundamentales para la oferta potencial de múltiples servicios como: almacenamiento de carbono y suministro de agua (Arunyawat y Shrestha, 2016; Fang et al., 2020; Leh et al., 2013); leña y plantas medicinales (Feurer et al., 2021). Y en la oferta de otros servicios como plantas comestibles, sombra para el ganado, retención de sedimentos, ecoturismo, fotografía de naturaleza y patrimonio. Los bosques son una red de salud, seguridad alimentaria y económica para millones de personas que viven en los trópicos (Angelsen et al., 2014; Angelsen y Wunder, 2003; Ickowitz et al., 2014; Wunder et al., 2014). Sin embargo, el avance de la frontera agrícola afecta el bienestar de las comunidades comprometiendo el acceso a los diferentes servicios y volviendo especialmente vulnerables a las personas sin tierra y los pequeños agricultores (Ferraro et al., 2012; Feurer et al., 2019). Por lo tanto, creemos que para que los planes de manejo del paisaje sean exitosos en el mantenimiento de múltiples servicios y el bienestar de las comunidades, es necesario priorizar la conservación y el manejo sustentable de los bosques tropicales.

La relación espacial entre la biodiversidad y los diferentes tipos de servicios puede ser compleja y variar entre diferentes escalas. A escala regional encontramos valores bajos para diversidad funcional y cercanos a cero para la riqueza de especies en las áreas agrícolas, sin embargo, a escalas menores tuvimos dificultades para encontrar disyuntivas entre la diversidad los servicios de provisión-agrícolas. Esto se puede explicar en parte a las estrategias de manejo que a escala regional pueden no ser significativas. Por ejemplo, algunos de los ejidatarios en sus parcelas conservan la vegetación ribereña para conservar los arroyos y darle de beber al ganado o utilizan árboles como cercas vivas dentro sus potreros y milpas. Ambas estrategias pueden albergar una riqueza de árboles y diversidad funcional significativa en áreas relativamente pequeñas y por lo tanto los valores de biodiversidad pueden ser muy variables en las diferentes escalas. La relación de la biodiversidad y los servicios culturales y de regulación también variaron entre escalas. A escala regional encontramos coincidencias espaciales entre la biodiversidad y los servicios culturales sin embargo sólo encontramos relaciones positivas significativas a escala de unidad de paisaje. Una explicación es que en esta escala no corresponde directamente a una estrategia de manejo como es el caso de la parcela o los ejidos por lo tanto los valores son menos heterogéneos. Además, ésta fue la única escala dónde se pudieron incorporar los valores para la reserva de montes azules.

La biodiversidad tiene múltiples dimensiones (Naeem y Wright, 2003) y se puede estimar a través de una gran variedad de medidas que no siempre responden siempre de la misma manera (Mace et al., 2012). En otros bosques tropicales también se han encontrado resultados divergentes, con correlaciones negativas y positivas, según la escala y los servicios ecosistémicos seleccionados (Cimon-Morin et al., 2013; Egoh et al., 2009; Manhães et al., 2016; Naidoo et al., 2008). En nuestro estudio creemos que, si bien el uso de la riqueza de especies y la diversidad funcional de árboles nos ha ayudado a entender en parte las relaciones entre la biodiversidad y múltiples servicios, también creemos que los resultados pueden ser alentadores en relación con otros organismos que pueden ser más sensibles a la pérdida hábitat (e.g., anfibios, reptiles, mamíferos etc.). Por lo que parece claro que es necesaria y oportuna más evidencia multiescalar de la oferta potencial de

servicios ecosistémicos y la diversidad de otros grupos de organismos en bosques tropicales.

Aproximaciones metodológicas y limitaciones

Este estudio avanzó hacia la comprensión de los mecanismos detrás de la provisión de servicios ecosistémicos y el mantenimiento de la biodiversidad. Hasta donde sabemos no existe otro estudio con estas características dónde se modelarán 18 servicios ecosistémicos y dos tipos de biodiversidad a escala local ($3,556 \text{ km}^2$) y con una resolución espacial fina (225 m^2) (Malinga et al., 2015; Martínez-Harms y Balvanera, 2012)

La utilización de diferentes herramientas de modelación, múltiples variables independientes y datos de campo proporcionó una comprensión detallada de la distribución y relación de la oferta potencial de diferentes tipos de servicios y de la biodiversidad. Una ventaja de utilizar modelos lineales generalizados con respecto a otros estudios de mapeo de servicios (Chan et al., 2006; Egoh et al., 2008; Fischer et al., 2008; Naidoo et al., 2008) fue que permitió elegir estadísticamente de una gama amplia de variables ambientales, solo aquellas que influencian los patrones espaciales de los servicios ecosistémicos y la biodiversidad. Además, al entender mejor las variables asociadas a la provisión de los distintos servicios y biodiversidad permitió generar modelos parsimoniosos y mapas que reflejan el contexto biofísico local que pueden ser utilizado en la toma decisiones. Para los servicios del suelo, solo unos pocos estudios han relacionado las propiedades del suelo con los servicios ecosistémicos. La aproximación metodológica utilizada permitió utilizar la investigación pedométrica y datos de campo para el modelado espacial de los servicios ecosistémicos (Adhikari y Hartemink, 2016; Calzolari et al., 2016)

Nuestro estudio resalta la relevancia de la cobertura como variable explicativa pero también de otras variables que a menudo no se incorporan. La cobertura ha sido ampliamente usada en la literatura de mapeo de servicios hasta el punto de asociar las categorías de cobertura a determinados niveles de provisión de servicios generado mapas de servicios (Crossman et al., 2013; Martínez-Harms y Balvanera, 2012). Nuestra aproximación fue más allá encontrando otras variables significativas como variables hidrológicas, percepción remota y

disturbio. Por ejemplo: hasta dónde sabemos este es el primer estudio donde se utilizaron los índices de textura en la modelación espacial de múltiples servicios superando índices comúnmente utilizados en la literatura como NDVI y el NDII (Ayanu et al., 2012).

Nuestras elecciones metodológicas implicaron tanto ventajas como limitaciones. Por ejemplo, realizar una selección de las especies con usos específicos en lugar de utilizar la total de las especies como en otros estudios (Martínez-Harms et al., 2016) pudo afectar en la cantidad de devianza explicada para los modelos de forraje para el ganado y leña (11 %), ya que son especies altamente manejadas en la región. Por otro lado, sigue siendo un desafío encontrar la escala adecuada de análisis de servicios ecosistémicos, si bien en este estudio la escala de unidad paisaje fue la mejor se ajustó, sabemos que esta escala utilizada por ecólogos y que tal vez no tenga mucho sentido para las comunidades locales que son las principales manejadoras del paisaje. Es por ello que la exploración de las relaciones entre biodiversidad y servicios ecosistémicos y factores asociados a escala de parcela y ejido debe de ser una prioridad si se quiere encontrar alternativas sostenibles de manejo del paisaje.

Conclusiones

La identificación de patrones espaciales de la oferta potencial de servicios ecosistémicos y biodiversidad proporciona una base sólida para ser incorporada en la creación de estrategias de conservación y planificación del paisaje. El análisis de agrupación reveló disyuntivas entre la biodiversidad y los múltiples servicios que ofrece el bosque y los servicios-agrícolas y de suelo que ofrece la zona transformada. Para conciliar esta disyuntiva enfatizamos del diseño conjunto de estrategias que protejan RBMA pero que también vinculen a los habitantes con la diversidad y servicios que se encuentran dentro de ella. También enfatizamos en la conservación y manejo sustentable de las reservas ejidales y parches aislados de bosque maduro y secundario. Y en la implementación de prácticas de manejo sostenibles en los pastizales como la siembra de especies de árboles multipropósito. Así mismo, el conjunto de estas acciones favorecerá la oferta potencial de múltiples servicios y la conservación de la biodiversidad en la región.

El análisis multiescalar encontró variaciones entre la biodiversidad y los diferentes tipos de servicios en diferentes escalas, pero la ventana de 1 km² resultó ser la mejor escala para encontrar relaciones positivas. Sin embargo, creemos que es necesario profundizar en estas relaciones antes de utilizar esta escala las propuestas de manejo y conservación. Resaltamos la relevancia de utilizar diferentes herramientas de modelación, múltiples variables independientes y datos en la modelación espacial de servicios ecosistémicos y biodiversidad. Creemos que nuestros resultados aportan al entendimiento de los paisajes tropicales y que pueden ser utilizados tanto por investigadores como por las comunidades y manejadores como herramientas para la resolución de conflicto

Literatura citada

- Adhikari, K., Hartemink, A.E., 2016. Linking soils to ecosystem services - A global review. *Geoderma*. doi:10.1016/j.geoderma.2015.08.009
- Aguilar-Fernández, R., Gavito, M.E., Peña-Claros, M., Pulleman, M., Kuyper, T.W., 2020. Exploring Linkages between Supporting, Regulating, and Provisioning Ecosystem Services in Rangelands in a Tropical Agro-Forest Frontier. *Land* 9, 511. doi:10.3390/land9120511
- Aguilera, M., Silva, J., 1997. Especies y biodiversidad. *Interciencia*. 22, 299–306.
- Anderson, D.R., 2008. Model based inference in the life sciences: a primer on evidence. Springer, New York.
- Angelsen, A., Jagger, P., Babigumira, R., Belcher, B., Hogarth, N.J., Bauch, S., Börner, J., Smith-Hall, C., Wunder, S., 2014. Environmental income and rural livelihoods: a global-comparative analysis. *World Dev.* 64, S12–S28.
- Angelsen, A., Wunder, S., 2003. Exploring the forest-poverty link. *CIFOR Occas. Pap.* 40, 1–20.
- Arunyawat, S., Shrestha, R.P., 2016. Assessing land use change and its impact on ecosystem services in northern Thailand. *Sustain.* 8, 768. doi:10.3390/su8080768
- Arvor, D., Tritsch, I., Barcellos, C., Jégou, N., Dubreuil, V., 2017. Land use sustainability on the South-Eastern Amazon agricultural frontier: Recent progress and the challenges ahead. *Appl. Geogr.* 80, 86–97. doi:10.1016/j.apgeog.2017.02.003
- Ayanu, Y.Z., Conrad, C., Nauss, T., Wegmann, M., Koellner, T., 2012. Quantifying and mapping ecosystem services supplies and demands: A review of remote sensing applications. *Environ. Sci. Technol.* 46, 8529–8541. doi:10.1021/es300157u
- Bagstad, K.J., Semmens, D.J., Waage, S., Winthrop, R., 2013. A comparative assessment of decision-support tools for ecosystem services quantification and valuation. *Ecosyst. Serv.* 5, 27–39. doi:10.1016/j.ecoser.2013.07.004
- Barton, K., 2019. MuMIn: Multi-model inference (R package version 1.43. 6).
- Berget, C., 2022. “I came here for the land to sustain me”: land-use change and smallholder decisions in a tropical agro-forest frontier. Wageningen University. doi:10.18174/559330
- Berget, C., Verschoor, G., García-Frapolli, E., Mondragón-Vázquez, E., Bongers, F., 2021. Landscapes on the Move: Land-Use Change History in a Mexican Agroforest Frontier. *Land* 10, 1066. doi:10.3390/land10101066
- Brindis-Badillo, D.A., Arroyo-Rodríguez, V., Mendoza, E., Wies, G., Martínez-Ramos, M., 2022. Conserving dominant trees in human-modified landscapes at the Lacandon tropical rainforest. *Biol. Conserv.* 270. doi:10.1016/j.biocon.2022.109548
- Brown, J.L., 2020. Machisplin R package.
- Brown, S., 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer, FAO Forestry Paper. FAO - Food and Agriculture Organization of the United Nations, Roma, Italia. doi:ISBN 92-5-103955-0
- Burkhard, B., Kandziora, M., Hou, Y., Müller, F., 2014. Ecosystem service potentials, flows and demands-concepts for spatial localisation, indication and quantification. *Landsc. Online* 34, 1–32. doi:10.3097/LO.201434
- Burkhard, B., Maes, J., 2017. Mapping Ecosystem Services, Advanced Books. Pensoft Publishers, Sofía. doi:10.3897/ab.e12837
- Calzolari, C., Ungaro, F., Filippi, N., Guermandi, M., Malucelli, F., Marchi, N., Staffilani, F., Tarocco, P., 2016. A methodological framework to assess the multiple contributions of soils to ecosystem services delivery at regional scale. *Geoderma* 261, 190–203. doi:10.1016/j.geoderma.2015.07.013
- Cano-Castellanos, I.J., 2013. De montaña a reserva forestal: Colonización, sentido de comunidad y producción de la conservación ecológica en el sureste de la Selva Lacandona, México. Ph.D Thesis. Paris y San Cristóbal de Las Casas: Université ParisOuest Nanterre La Défense y Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS); París y San Cristóbal de Las Casas.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., de Freitas, S.M., Fahrig, L., 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol. Conserv.* 184, 117–126. doi:10.1016/j.biocon.2015.01.014
- Castellanos-Navarrete, A., Jansen, K., 2015. Oil palm expansion without enclosure: smallholders and environmental narratives. *J. Peasant Stud.* 42, 791–816. doi:10.1080/03066150.2015.1016920

- Castillo-Santiago, M., 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas. Tesis de doctorado (Ciencias Biológicas). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Castro, A.J., Verburg, P.H., Martín-López, B., García-Llorente, M., Cabello, J., Vaughn, C.C., López, E., 2014. Ecosystem service trade-offs from supply to social demand: A landscape-scale spatial analysis. *Landsc. Urban Plan.* 132, 102–110. doi:10.1016/j.landurbplan.2014.08.009
- Cayuela, L., Benayas, J.M.R., Justel, A., Salas-Rey, J., 2006. Modelling tree diversity in a highly fragmented tropical montane landscape. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 602–613. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00255.x
- Chan, K.M.A., Shaw, M.R., Cameron, D.R., Underwood, E.C., Daily, G.C., 2006. Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biol.* 4, 2138–2152. doi:10.1371/journal.pbio.0040379
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Bürquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M.S., Delitti, W.B.C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P.M., Goodman, R.C., Henry, M., Martínez-Yrízar, A., Mugasha, W.A., Muller-Landau, H.C., Mencuccini, M., Nelson, B.W., Ngomanda, A., Nogueira, E.M., Ortiz-Malavassi, E., Pélassier, R., Ploton, P., Ryan, C.M., Saldarriaga, J.G., Vieilledent, G., 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees [WWW Document]. *Glob. Chang. Biol.* doi:10.1111/gcb.12629
- Cimon-Morin, J., Darveau, M., Poulin, M., 2013. Fostering synergies between ecosystem services and biodiversity in conservation planning: A review. *Biol. Conserv.* 166, 144–154. doi:10.1016/j.biocon.2013.06.023
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., 2012. Quantifying and mapping ecosystem services. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 1–4. doi:10.1080/21513732.2012.695229
- Crossman, N.D., Burkhard, B., Nedkov, S., Willemen, L., Petz, K., Palomo, I., Drakou, E.G., Martín-López, B., McPhearson, T., Boyanova, K., Alkemade, R., Egoh, B., Dunbar, M.B., Maes, J., 2013. A blueprint for mapping and modelling ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 4, 4–14. doi:10.1016/j.ecoser.2013.02.001
- Cuervo-Robayo, A.P., Ureta, C., Gómez-Albores, M.A., Meneses-Mosquera, A.K., Téllez-Valdés, O., Martínez-Meyer, E., 2020. One hundred years of climate change in Mexico. *PLoS One* 15, e0209808. doi:10.1371/journal.pone.0209808
- Daily, G.C., 1997. Introduction: What are ecosystem services?, Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems. Island Press, Washington, DC. doi:<https://doi.org/10.12987/9780300188479-039>
- Davis, K.F., Koo, H.I., Dell'Angelo, J., D'Odorico, P., Estes, L., Kehoe, L.J., Kharratzadeh, M., Kuemmerle, T., Machava, D., Pais, A. de J.R., Ribeiro, N., Rulli, M.C., Tatlıhego, M., 2020. Tropical forest loss enhanced by large-scale land acquisitions. *Nat. Geosci.* 13, 482–488. doi:10.1038/s41561-020-0592-3
- 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 A J. Hum. Environ.* 29, 504–511. doi:10.1579/0044-7447-29.8.504
- De Vos, J., 2005. Viaje al Desierto de la Soledad: un retrato hablado de la Selva Lacandona, México. Centro de investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México.
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Bode, M., Richardson, D.M., 2009. Spatial congruence between biodiversity and ecosystem services in South Africa. *Biol. Conserv.* 142, 553–562. doi:10.1016/j.biocon.2008.11.009
- Egoh, B., Reyers, B., Rouget, M., Richardson, D.M., Le Maitre, D.C., van Jaarsveld, A.S., 2008. Mapping ecosystem services for planning and management. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 135–140. doi:10.1016/j.agee.2008.03.013
- Fang, Z., Bai, Y., Jiang, B., Alatalo, J.M., Liu, G., Wang, H., 2020. Quantifying variations in ecosystem services in altitude-associated vegetation types in a tropical region of China. *Sci. Total Environ.* 726, 138565. doi:10.1016/j.scitotenv.2020.138565
- Ferraro, P.J., Hanauer, M.M., Miteva, D.A., Nelson, J.L., Pattanayak, S.K., Nolte, C., Sims, K.R.E., 2015. Estimating the impacts of conservation on ecosystem services and poverty by integrating modeling and evaluation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 7420–7425. doi:10.1073/pnas.1406487112
- Ferraro, P.J., Lawlor, K., Mullan, K.L., Pattanayak, S.K., 2012. Forest figures: Ecosystem services valuation and policy evaluation in developing countries. *Rev. Environ. Econ. Policy* 6, 20–44. doi:10.1093/reep/rer019
- Feurer, M., Heinemann, A., Schneider, F., Jurt, C., Myint, W., Zaehringer, J.G., 2019. Local perspectives on ecosystem service trade-offs in a forest frontier landscape in Myanmar. *Land* 8, 1–19. doi:10.3390/LAND8030045

- Feurer, M., Zaehringer, J.G., Heinemann, A., Naing, S.M., Blaser, J., Celio, E., 2021. Quantifying local ecosystem service outcomes by modelling their supply, demand and flow in Myanmar's forest frontier landscape. *J. Land Use Sci.* 16, 55–93. doi:10.1080/1747423X.2020.1841844
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., Mooney, H.A., Pejchar, L., Ranganathan, J., Tallis, H., 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Front. Ecol. Environ.* 6, 380–385. doi:10.1890/070019
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* (80-.). 309, 570–574. doi:10.1126/science.1111772
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., 2018. CRAN-Package “car”-R Project.
- Galicia, L., Zarco-Arista, A.E., 2014. Multiple ecosystem services, possible trade-offs and synergies in a temperate forest ecosystem in Mexico: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 10, 275–288. doi:10.1080/21513732.2014.973907
- Gaston, K.J., 1996. Species richness: Measure and measurement, en: *Biodiversity: A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Cambrige U.K., pp. 77–113.
- Gebhardt, S., Wehrmann, T., Ruiz, M., Maeda, P., Bishop, J., Schramm, M., Kopeinig, R., Cartus, O., Kelindorfer, J., Ressl, R., Santos, L., Schmidt, M., 2014. MAD-MEX: Automatic Wall-to-Wall Land Cover Monitoring for the Mexican REDD-MRV Program Using All Landsat Data. *Remote Sens.* 6, 3923–3943. doi:10.3390/rs6053923
- Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., Foley, J.A., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: Making REDD a reality. *Environ. Res. Lett.* 2. doi:10.1088/1748-9326/2/4/045023
- Gomes, L.C., Bianchi, F.J.J.A., Cardoso, I.M., Fernandes Filho, E.I., Schulte, R.P.O., 2020. Land use change drives the spatio-temporal variation of ecosystem services and their interactions along an altitudinal gradient in Brazil. *Landsc. Ecol.* 35, 1571–1586. doi:10.1007/s10980-020-01037-1
- González-Gutierrez, M.A., 2000. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chajul, Chiapas y su relación con la geomorfología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Haines-Young, R., Potschin-Young, M., 2018. Revision of the Common International Classification for Ecosystem Services (CICES V5.1): A Policy Brief. *One Ecosyst.* 3, e27108. doi:10.3897/oneeco.3.e27108
- Hernández-Ordóñez, O., Arroyo-Rodríguez, V., González-Hernández, A., Russildi, G., Luna-Reyes, R., Martínez-Ramos, M., Reynoso, V.H., 2015. Extensión del área de distribución de anfibios y reptiles en la parte sureste de la selva Lacandona, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 86, 457–468.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F.P.L., Santos, B.A., 2014. Conserving Tropical Tree Diversity and Forest Structure: The Value of Small Rainforest Patches in Moderately-Managed Landscapes. *PLoS One* 9, e98931. doi:10.1371/journal.pone.0098931
- Hughes, J., 2017. reghelper (version 0.3.3).
- Ickowitz, A., Powell, B., Salim, M.A., Sunderland, T.C.H., 2014. Dietary quality and tree cover in Africa. *Glob. Environ. Chang.* 24, 287–294. doi:10.1016/j.gloenvcha.2013.12.001
- INEGI, 2022. Continuo de Elevaciones Mexicano 3.0 [WWW Document]. Inst. Nac. Estadística y Geogr.
- INEGI, 2018. Red vial. Red Nacional de Caminos (RNC), escala 1:50000 [WWW Document]. Inst. Nac. Estadística y Geogr. URL <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/rvineg18gw.html> (consultado 6.3.21).
- INEGI, 2010. Red hidrográfica de México, Instituto Nacional de Estadística y Geografía.
- Kandziora, M., Burkhard, B., Müller, F., 2013. Mapping provisioning ecosystem services at the local scale using data of varying spatial and temporal resolution. *Ecosyst. Serv.* 4, 47–59. doi:10.1016/j.ecoser.2013.04.001
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.1.
- Leh, M.D.K., Matlock, M.D., Cummings, E.C., Nalley, L.L., 2013. Quantifying and mapping multiple ecosystem services change in West Africa. *Agric. Ecosyst. Environ.* 165, 6–18. doi:10.1016/j.agee.2012.12.001
- Levy Tacher, S.I., Aguirre-Rivera, J.R., García-Perez, J.D., Martínez-Romero, M.M., 2006. Aspectos

- florísticos de Lacaná Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botánica Mex.* 98, 69–98.
- Lohbeck, M., 2014. Functional ecology of tropical forest recovery. Tesis de doctorado. Wageningen University.
- Lohbeck, M., 2010. Functional ecology of secondary forests in Chiapas, Mexico. Wageningen University and Research Centre.
- Lohbeck, M., DeVries, B., Bongers, F., Martinez-Ramos, M., Navarrete-Segueda, A., Nicasio-Arzeta, S., Siebe, C., Pingarroni, A., Wies, G., Decuyper, M., 2022. Mexican agricultural frontier communities differ in forest dynamics with consequences for conservation and restoration. *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 8, 564–577. doi:10.1002/rse2.262
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–26. doi:10.1016/j.tree.2011.08.006
- Malinga, R., Gordon, L.J., Jewitt, G., Lindborg, R., 2015. Mapping ecosystem services across scales and continents – A review. *Ecosyst. Serv.* 13, 57–63. doi:10.1016/j.ecoser.2015.01.006
- Manhães, A.P., Mazzochini, G.G., Oliveira-Filho, A.T., Ganade, G., Carvalho, A.R., 2016. Spatial associations of ecosystem services and biodiversity as a baseline for systematic conservation planning. *Divers. Distrib.* 22, 932–943. doi:10.1111/ddi.12459
- Mariaca-Méndez, R., 2002. Marqués de Comillas, Chiapas: procesos de migración y adaptabilidad en el trópico cálido húmedo de México. Ph.D. Thesis. Universidad Iberoamericana.
- Martínez-Harms, M.J., Balvanera, P., 2012. Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *Int. J. Biodivers. Sci. Ecosyst. Serv. Manag.* 8, 17–25.
- Martínez-Harms, M.J., Quijas, S., Merenlender, A.M., Balvanera, P., 2016. Enhancing ecosystem services maps combining field and environmental data. *Ecosyst. Serv.* 22, 32–40. doi:10.1016/j.ecoser.2016.09.007
- Mas, J.-F., Couturier, S., Paneque-Gálvez, J., Skutsch, M., Pérez-Vega, A., Castillo-Santiago, M., Bocco, G., 2016. Comment on Gebhardt et al. MAD-MEX: Automatic Wall-to-Wall Land Cover Monitoring for the Mexican REDD-MRV Program Using All Landsat Data. *Remote Sens.* 2014, 6, 3923–3943. *Remote Sens.* 8, 533. doi:10.3390/rs8070533
- Moreno, C.E., 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Universidad Veracruzana.
- Moreno, C.E., Halffter, G., 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 37, 149–158.
- Muench, C., Martínez-Ramos, M., 2016. Can Community-Protected Areas Conserve Biodiversity in Human-Modified Tropical Landscapes? The Case of Terrestrial Mammals in Southern Mexico. *Trop. Conserv. Sci.* 9, 178–202. doi:10.1177/194008291600900110
- Naeem, S., Wright, J.P., 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecol. Lett.* 6, 567–579.
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R.E., Lehner, B., Malcolm, T.R., Ricketts, T.H., 2008. Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* doi:10.1073/pnas.0707823105
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, Dr., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, Mr., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. doi:10.1890/080023
- Nicasio-Arzeta, S., Zermeño-Hernández, I.E., Maza-Villalobos, S., Benítez-Malvido, J., 2021. Landscape structure shapes the diversity of tree seedlings at multiple spatial scales in a fragmented tropical rainforest. *PLoS One* 16, e0253284. doi:10.1371/journal.pone.0253284
- O'Brien, R.M., 2007. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Qual. Quant.* 41, 673–690. doi:10.1007/s11135-006-9018-6
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2019. Vegan: Community Ecology Package.
- Pingarroni, A., 2017. Diversidad de árboles en un gradiente de paisajes agroforestales tropicales con diferentes niveles modificación por actividad antrópica. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pingarroni, A., Castro, A.J., Gambi, M., Bongers, F., Kolb, M., García-Frapolli, E., Balvanera, P., 2022. Uncovering spatial patterns of ecosystem services and biodiversity through local communities' preferences and perceptions. *Ecosyst. Serv.* 56, 101436. doi:10.1016/j.ecoser.2022.101436

- Pinheiro, P., 2019. Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-97. <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme>.
- Pinillos, D., Bianchi, F.J.J.A., Poccard-Chapuis, R., Corbeels, M., Tittonell, P., Schulte, R.P.O., 2020. Understanding Landscape Multifunctionality in a Post-forest Frontier: Supply and Demand of Ecosystem Services in Eastern Amazonia. *Front. Environ. Sci.* 7, 1–16. doi:10.3389/fenvs.2019.00206
- Pinto, L.S., Jiménez-Ferrer, G., Lerner Martínez, T., 2008. Diseño de sistemas agroforestales para la producción y la conservación experiencia y tradición en Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur.
- Quintas-Soriano, C., García-Llorente, M., Norström, A., Meacham, M., Peterson, G., Castro, A.J., 2019. Integrating supply and demand in ecosystem service bundles characterization across Mediterranean transformed landscapes. *Landsc. Ecol.* 34, 1619–1633. doi:10.1007/s10980-019-00826-7
- RAN, 2010a. Registro Agrario Nacional. Estadísticas PROCEDE división parcelaria. Ciudad de México, México.
- RAN, 2010b. Registro Agrario Nacional. Estadísticas PROCEDE división perimetral ejidal. Ciudad de México, México.
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., 2016. Scale and ecosystem services: how do observation, management, and analysis shift with scale—lessons from Québec. *Ecol. Soc.* 21, art16. doi:10.5751/ES-08605-210316
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. doi:10.1073/pnas.0907284107
- Reyers, B., Biggs, R., Cumming, G.S., Elmquist, T., Hejnowicz, A.P., Polasky, S., 2013. Getting the measure of ecosystem services: a social–ecological approach. *Front. Ecol. Environ.* 11, 268–273. doi:10.1890/120144
- Rodrigues, A.F., Latawiec, A.E., Reid, B.J., Solórzano, A., Schuler, A.E., Lacerda, C., Fidalgo, E.C.C., Scarano, F.R., Tubenchlak, F., Pena, I., Vicente-Vicente, J.L., Korys, K.A., Cooper, M., Fernandes, N.F., Prado, R.B., Maioli, V., Dib, V., Teixeira, W.G., 2021. Systematic review of soil ecosystem services in tropical regions. *R. Soc. Open Sci.* 8, rsos.201584. doi:10.1098/rsos.201584
- Rodríguez-Cedillo, L., 2014. Gradientes de diversidad funcional de especies arbóreas en paisajes agropecuarios de una región neotropical. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Cedillo, L.L., 2017. Gradientes de diversidad funcional de especies arbóreas en paisajes agropecuarios de una región neotropical. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez Cedillo, L.L., 2017. Gradientes de diversidad funcional de especies arboreas en paisajes agropecuarios de una region neotropical 67.
- Russildi, G., Arroyo-Rodríguez, V., Hernández-Ordóñez, O., Pineda, E., Reynoso, V.H., 2016. Species-and community-level responses to habitat spatial changes in fragmented rainforests: assessing compensatory dynamics in amphibians and reptiles. *Biodivers. Conserv.* 25, 375–392.
- Sahle, M., Saito, O., Fürst, C., Yeshitela, K., 2019. Quantifying and mapping of water-related ecosystem services for enhancing the security of the food-water-energy nexus in tropical data-sparse catchment. *Sci. Total Environ.* 646, 573–586. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.07.347
- Saidi, N., Spray, C., 2018. Ecosystem services bundles: challenges and opportunities for implementation and further research. *Environ. Res. Lett.* 13, 113001. doi:10.1088/1748-9326/aae5e0
- Saldívar-Burrola, L.L., Martínez-Ruiz, M., Arroyo-Rodríguez, V., Villalobos, F., Dias, P.A.D., López-Barrera, F., Arasa-Gisbert, R., 2022. Can secondary forests mitigate the negative effect of old-growth forest loss on biodiversity? A landscape-scale assessment of two endangered primates. *Landsc. Ecol.* doi:10.1007/s10980-022-01532-7
- Sánchez-de-Jesús, H.A., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Escobar, F., 2016. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landsc. Ecol.* 31, 843–854.
- Scholes, R., Reyers, B., Biggs, R., Spierenburg, M., Duriappah, A., 2013. Multi-scale and cross-scale assessments of social–ecological systems and their ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 16–25. doi:10.1016/j.cosust.2013.01.004
- Schuller E, Martínez-Ramos M, H.P., 2013. Radial Gradients in Wood Specific Gravity , Water and Gas Content in Trees of a Mexican Tropical Rain Forest. *Biotropica* 45, 1–8.
- Sharma, R., Rimal, B., Baral, H., Nehren, U., Paudyal, K., Sharma, S., Rijal, S., Ranpal, S., Acharya, R., Alenazy, A., Kandel, P., 2019. Impact of Land Cover Change on Ecosystem Services in a Tropical Forested Landscape. *Resources* 8, 18. doi:10.3390/resources8010018
- Shoyama, K., Kamiyama, C., Morimoto, J., Ooba, M., Okuro, T., 2017. A review of modeling approaches for

- ecosystem services assessment in the Asian region. *Ecosyst. Serv.* 26, 316–328. doi:10.1016/j.ecoser.2017.03.013
- Steffen, W., Broadgate, W., Deutsch, L., Gaffney, O., Ludwig, C., 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *Anthr. Rev.* 2, 81–98. doi:10.1177/2053019614564785
- Sun, X., Shan, R., Liu, F., 2020. Spatio-temporal quantification of patterns, trade-offs and synergies among multiple hydrological ecosystem services in different topographic basins. *J. Clean. Prod.* 268, 122338. doi:10.1016/j.jclepro.2020.122338
- Tallis, H., Polasky, S., 2009. Mapping and Valuing Ecosystem Services as an Approach for Conservation and Natural-Resource Management. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1162, 265–283. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.04152.x
- Team R Core, 2019. R: a language and environment for statistical computing, version 3.0. 2. Vienna, Austria R Found. Stat. Comput.
- Turner, R.K., Daily, G.C., 2008. The Ecosystem Services Framework and Natural Capital Conservation. *Environ. Resour. Econ.* 39, 25–35. doi:10.1007/s10640-007-9176-6
- Vigerstol, K.L., Aukema, J.E., 2011. A comparison of tools for modeling freshwater ecosystem services. *J. Environ. Manage.* 92, 2403–2409. doi:10.1016/j.jenvman.2011.06.040
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D., 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecol. Appl.* 20, 1512–1522. doi:10.1890/09-1310.1
- Vorstius, A.C., Spray, C.J., 2015. A comparison of ecosystem services mapping tools for their potential to support planning and decision-making on a local scale. *Ecosyst. Serv.* 15, 75–83. doi:10.1016/j.ecoser.2015.07.007
- Wies, G., 2021. Balances entre la conservación y la producción agropecuaria en paisajes tropicales modificados por actividades humanas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Wies, G., Nicasio Arzeta, S., Martínez Ramos, M., 2021. Critical ecological thresholds for conservation of tropical rainforest in Human Modified Landscapes. *Biol. Conserv.* 255, 109023. doi:10.1016/j.biocon.2021.109023
- Wunder, S., Börner, J., Shively, G., Wyman, M., 2014. Safety Nets, Gap Filling and Forests: A Global-Comparative Perspective. *World Dev.* 64, S29–S42. doi:10.1016/j.worlddev.2014.03.005
- Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B., Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J., 2009. Global Wood Density database.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., 2016. A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods Ecol. Evol.* 7, 636–645. doi:10.1111/2041-210X.12577

Apéndice I

Cálculo de biomasa área

Para calcular la biomasa área utilizamos dos metodologías. La primera fue útil para los individuos cuya identidad taxonómica fue conocida y por lo tanto fue posible integrar la densidad de madera (DM) en la ecuación (Chave et al., 2014). La densidad de madera se obtuvo de mediciones realizadas en campo (Lohbeck, 2010; Rodriguez-Cedillo, 2014; Schuller E, Martínez-Ramos M, 2013) y bases de datos globales (Zanne et al., 2009). Para algunas especies identificadas hasta género taxonómico, se tomó un promedio de la densidad de madera de diferentes fuentes o de especies que integraban el género. La segunda metodología se empleó para aquellas especies cuya identidad taxonómica fue desconocida o con identificación taxonómica hasta familia (menos del 3% del total de registros), para estos individuos utilizamos otra ecuación que no incluye la densidad de madera (Brown, 1997).

Apéndice II

Mapa de cobertura de vegetación y uso de suelo

El mapa de vegetación y uso de suelo de la región de Marqués de Comillas del 2017 en escala 1:40,000; fue el resultado de un proceso de actualización aplicado a un mapa del año 2015, el cual fue elaborado con el apoyo de una alta cantidad de datos de campo (Castillo et al. 2019). El método de actualización se dividió en 2 etapas: 1) Identificación de las áreas que experimentaron cambios entre las dos fechas, para ello se seleccionaron los valores extremos de la diferencia de las bandas: blue, green, red e infrarrojo cercano (NIR) entre las imágenes spot (2015) y Sentinel (2017). Las áreas con valores extremos, o áreas de cambio, se fotointerpretaron para asignarles el nuevo tipo de cobertura del suelo. 2) en la segunda etapa, se fotointerpretaron clases no existente en mapa 2015, como las zonas con agricultura de temporal, plantaciones de hule y palma; se emplearon como material de apoyo datos de campo, imágenes de Google Earth y una imagen Sentinel-2 del año 2020. La precisión global obtenida es de 0.89.

Apéndice III

Cálculo de variables de percepción remota

Para el cálculo del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI), se utilizó la calculadora raster de ARCGIS, donde se aplicó la siguiente fórmula:

$$NDVI = \frac{(NIR - VIS)}{(NIR + VIS)}$$

Donde,

NIR= infrarrojo cercano

VIS=visible-rojo

Cálculo del NDII

Para el cálculo del NDII (diferencia normalizada), se utilizó la calculadora ráster de ARCGIS, donde se aplicó la siguiente fórmula:

$$NDII = \frac{(NIR - SWIR1)}{(NIR + SWIR1)}$$

Donde,

NIR= infrarrojo cercano

SWIR=Onda corta infrarroja

Apéndice IV

Análisis de textura empleando la matriz de coocurrencia de nivel de gris (GLCM)

Un método estadístico para analizar la textura que considera la relación espacial de los píxeles es la matriz de coocurrencia de nivel de gris (GLCM), también denominada la matriz de dependencia espacial de escala de gris. Las funciones de GLCM caracterizan la textura de una imagen calculando con qué frecuencia los pares de píxeles que muestran valores específicos y se encuentran en una relación espacial concreta ocurren en una imagen, creando una GLCM y, después, extrayendo medidas estadísticas de esta matriz. El uso de las métricas de textura son herramientas efectivas para la modelación de la diversidad de especies leñosas y servicios ecosistémicos como el almacén y captura de carbono.

La imagen sobre la que se calcularon las métricas GLCM correspondió a una composición mediana del 01-11-2019 al 30-04-2020 de imágenes Sentinel-2 2A. Para construir este compuesto, las nubes se enmascararon de acuerdo con la banda QA 60, y también se enmascararon todos los píxeles con una probabilidad de cobertura de nubes superior al 40 %. Finalmente, los valores restantes de NA se llenaron con un filtro medio de 3x3.

Luego, los valores de reflectancia para bandas de infrarrojo cercano (NIR) y rojo (R) y para el Índice de vegetación mejorado EVI se convirtieron a 64 niveles de gris. Posteriormente, se calcularon métricas de 8 glcm utilizando una ventana de 3x3 píxeles: media, varianza, homogeneidad, disimilitud, contraste, entropía, segundo momento angular y correlación.