

# LOS ECOSISTEMAS NO BAILAN SOBRE LA PUNTA DE UN ALFILER: CONSECUENCIAS DEL ESPACIO EN EL MANEJO ECOLÓGICO DE PLAGAS

*Diego Griffon, María Josefina Hernandez*

*Laboratorio de Evolución y Ecología Teórica, Centro de Ecología y Evolución, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. E-mail: diego.griffon@ciens.ucv.ve*

## Resumen

Ramón Margalef advirtió la necesidad de incluir el espacio en las metáforas utilizadas para comprender los ecosistemas. Más recientemente, John Vandermeer e Ivette Perfecto hicieron un llamado similar pensando en agroecosistemas. En este trabajo se muestran algunos posibles efectos del espacio sobre el Manejo Ecológico de Plagas (MEP). Para esto evaluamos modelos teóricos que simulan redes de interacciones ecológicas en agroecosistemas utilizando ecuaciones tipo Lotka-Volterra Generalizadas, en donde se incluye o no el espacio. En primer lugar evaluamos (con base en información de campo) la posibilidad de persistencia de agroecosistemas que simulan sistemas tradicionales de cultivo y monocultivos. Posteriormente estudiamos sistemas agrícolas hipotéticos. Como resultado obtuvimos que: 1) Para el caso de los sistemas reales, sólo los tradicionales son persistentes; 2) En los sistemas hipotéticos se observó la extinción de especies, aunque esta fue marcadamente menor cuando se tomó en cuenta el espacio. Los resultados de esta investigación sugieren que los monocultivos son inherentemente no persistentes. En ellos se evidenció un rápido incremento en las densidades de algunas especies, seguido del colapso total del sistema. Por su parte, en los sistemas tradicionales se presentaron oscilaciones acotadas en las densidades. Es sabido que el conocimiento agrícola tradicional se encuentra amenazado y que en muchos lugares ha desaparecido, cuando éste es el caso, los sistemas hipotéticos sugieren que para el establecimiento de comunidades ecológicas complejas (necesarias en el MEP) es indispensable la interacción de varios agroecosistemas. Bajo estas circunstancias, el éxito del MEP depende de una propiedad emergente a escala meta-comunitaria. Esta situación puede estar determinada por la participación de más de un predio agrícola en el MEP. En este último caso, la posibilidad del realizar un MEP exitoso, puede ser entendida como una situación de manejo de un bien común.

**Palabras Claves:** Manejo ecológico de plagas, heterogeneidad espacial, redes ecológicas.

## Summary

### **Ecosystems do not dance on the head of a pin: Consequences of space in ecological pest management**

Ramón Margalef noted the need to include the space in the metaphors used to understand ecosystems. More recently, John Vandermeer and Ivette Perfecto made a similar call thinking in agroecosystems. In this paper we show some possible effects of space on Ecological Pest Management (EPM). For this we evaluated theoretical models that simulate networks of ecological interactions in agroecosystems. Generalized Lotka-Volterra models were used, where the space is included, or not. In the first place we evaluated (based on field data) the possibility of persistence of agroecosystems that simulate traditional farming systems and monocultures. Subsequently we studied hypothetical agricultural systems. As results we found that: 1) In the case of real systems, only the traditional are persistent; 2) In the hypothetical systems species extinction occurred, although this was markedly minor when the space was taken into account. The results of this research suggest that monocultures are inherently non persistent. They showed a rapid increase in the densities of some species, followed by the total collapse of the system. On the other hand, in the traditional systems bounded oscillations occurred at densities. It is known that traditional agricultural knowledge is threatened and in many places has disappeared. Under these condi-

tions, hypothetical systems suggest that for the establishment of complex ecological communities (needed in the EPM) the involvement of several agroecosystems is essential. Under these circumstances, the success of EPM depends on an emergent property at a meta-community scale. This situation may be determined by the participation of more than one farm in the EPM. In the latter case, the possibility of a successful EPM, can be understood as a situation of a Common Good management.

**Keywords:** Ecological pest management, spatial heterogeneity, ecological networks.

## INTRODUCCIÓN

El Manejo Ecológico de Plagas (MEP) representa, sin lugar a dudas, la alternativa más esperanzadora ante el peligroso uso de sustancias químicas tóxicas con el fin de controlar las densidades poblacionales de fitófagos y fitopatógenos en la agricultura. En este sentido, es innegable el vertiginoso avance que ha experimentado el MEP tanto en su aplicación práctica, como en la consolidación de sus bases teóricas. Precisamente estos avances nos indican nuevas áreas a las cuales prestar atención en los esfuerzos por incrementar nuestra comprensión de los elementos involucrados en el éxito de esquemas de MEP. En este trabajo se aborda desde una perspectiva teórica la influencia que puede ejercer la heterogeneidad espacial en la posibilidad de éxito en un programa de MEP.

Los primeros modelos ecológicos teóricos obviaron la importancia del espacio en la generación de dinámicas poblacionales. Levins en el año 1968 se convirtió en pionero cuando propuso un modelo simple en el cual se evaluaba elegantemente el efecto del espacio, esto casualmente pensando en el control biológico de plagas. En este importante artículo se introdujo al pensamiento ecológico el concepto de metapoblación. Es decir, la posibilidad de existencia de un conjunto de poblaciones locales que intercambien genes a través de eventos de migración. Los resultados de la evaluación del modelo mostraron la poco intuitiva posibilidad de que poblaciones ubicadas en ambientes fragmentados (metapoblaciones) pudieran presentar mayores tiempos de persistencia que poblaciones de características similares en ambientes homogéneos (Hanski y Gilpin 1997).

Luego Levins y Culver (1971) modificaron el modelo original para incluir a más de una especie en ambientes heterogéneos, introduciendo de esta manera un modelo metacomunitario. Es decir, un modelo en el cual un conjunto de comunidades locales intercambian genes mediante migración. Sin embargo, estos trabajos pioneros tuvieron, en términos generales, poco impacto sobre el subsiguiente desarrollo de la ecología teórica (una importante excepción son los aportes de MacArthur y Wilson en 1967 con su teoría de biogeografía de islas). Esta situación cambió drásticamente en la década de los noventa gracias a los trabajos realizados por Ilkka Hanski y colaboradores en el estudio de metapobla-

ciones (Hanski 1994, 1998, Hanski *et al.* 1996, Hanski y Gilpin 1997), y posteriormente, con los nuevos enfoques teóricos al estudio de metacomunidades desarrollados por Mathew Leibold y otros (Leibold *et al.* 2004).

Sin embargo, a pesar de estas contribuciones, el espacio en gran medida sigue siendo obviado en la teoría ecológica. En este sentido, Bascompte y Sole (2006) han planteado que este es el ingrediente faltante en la ecología teórica, refiriéndose explícitamente a la advertencia de Margalef (1986) cuando señaló: "*los ecosistemas no bailan sobre la punta de un alfiler*".

La naturaleza espacial de los ecosistemas condiciona muchos de sus patrones y dinámicas. La inclusión del espacio en los modelos ecológicos ofrece nuevas perspectivas para explicar patrones y ofrece un punto de encuentro entre numerosos procesos ecológicos (Zavala *et al.* 2006). El uso del espacio en los modelos ecológicos ha abierto nuevas vías en la comprensión de fenómenos tan relevantes como la persistencia de poblaciones aisladas (Hanski y Gilpin 1997), la coexistencia entre especies similares (Levin 1976, Pacala 1996) o incluso la aparición de nuevas especies (Antonovics *et al.* 1994, Olivieri *et al.* 1995, Zavala *et al.* 2006). En particular, Leibold *et al.* (2004) han mostrado el potencial que puede tener la evaluación de las dinámicas metacomunitarias.

En el ámbito de la agricultura ecológica, la importancia del espacio desde un punto de vista teórico fue reintroducida por Vandermeer y Carvajal (2001) en un elegante artículo donde se explora el efecto en las dinámicas poblacionales de la calidad del ambiente entre fragmentos de hábitat no intervenidos. Posteriormente, Vandermeer y Perfecto (2007), utilizando como base la teoría de metapoblaciones, propusieron que el empleo de prácticas agrícolas de base agroecológica en paisajes tipo mosaico (donde coexisten ambientes no intervenidos con agroecosistemas), puede favorecer el establecimiento de dinámicas metapoblacionales entre las poblaciones silvestres presentes en los fragmentos de vegetación no alterada. Reconciliándose así, la agricultura con la conservación de la biodiversidad silvestre. Esta primera aproximación fue sustancialmente profundizada por los autores junto con Angus Wright en un interesante libro (Perfecto *et al.* 2009).

Los resultados generales de las investigaciones muestran que la extinción en las metapoblaciones es menos probable en la medida en que se incrementa la calidad

de la matriz (Vandermeer y Carvajal 2001). Esto se ha obtenido utilizando diferentes metodologías de modelado (Gustafson y Gardner 1996, Cantrell *et al.* 1998, Vandermeer y Carvajal 2001, Alfonso *et al.* 2009, Griffon *et al.* 2010), así como en trabajos empíricos (Aberg *et al.* 1995, Sisk *et al.* 1997, Delin y Andren 1999, Tejat *et al.* 2002). Es importante resaltar que los efectos positivos sobre la biodiversidad propios del manejo agroecológico, no se dan a expensas de una disminución en las cosechas (Badgley *et al.* 2007) o asociados a un incremento en la probabilidad de ocurrencia de situaciones de plagas (Griffon *et al.* 2010).

En este trabajo se utilizan como marco de referencia las teorías anteriormente esbozadas, para evaluar la posibilidad de establecimiento en agroecosistemas de comunidades lo suficientemente complejas como para generar autorregulación de las densidades poblacionales. Esto último fundamentado, como plantean Altieri y Nicholls (2000), en que: "Mientras más diverso es el agroecosistema y mientras menos alterada haya sido la diversidad, los nexos tróficos aumentan y se desarrollan promoviendo la estabilidad de las poblaciones de insectos." En específico, aquí se evalúa el efecto que tienen las características de las interacciones ecológicas y el espacio en las dinámicas de modelos matemáticos que simulan el funcionamiento de comunidades asociadas a agroecosistemas.

**METODOLOGÍA**

*Redes como representaciones metafóricas de comunidades ecológicas*

El primer paso para abordar la pregunta que aquí se investiga consiste en apreciar que las relaciones entre los organismos pertenecientes a una comunidad pue-

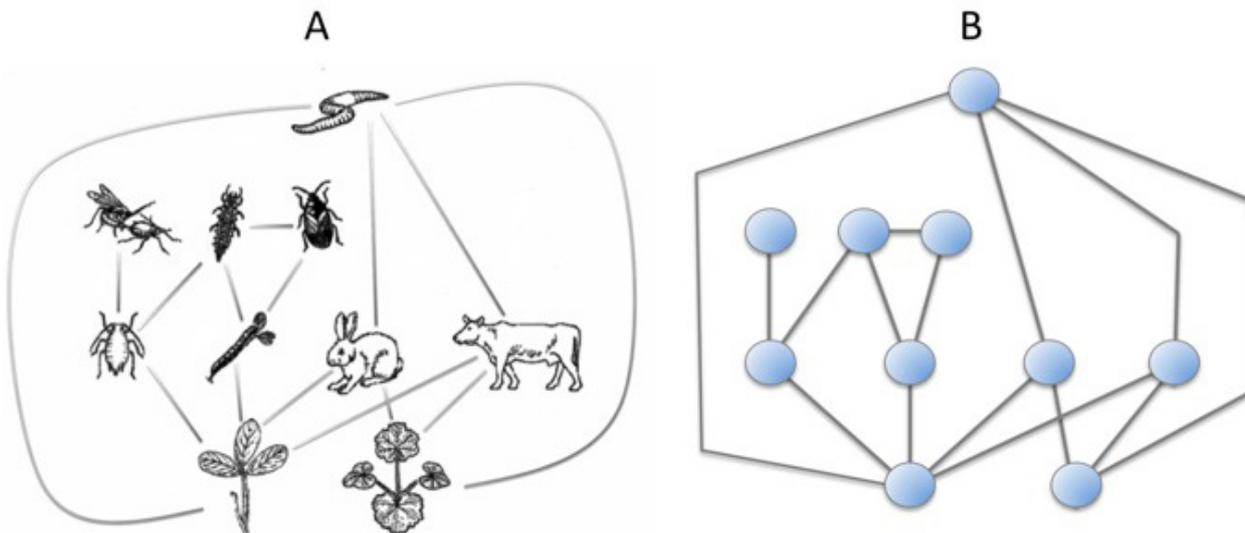
den ser fácilmente esquematizadas utilizando grafos (por ejemplo, redes). En la Figura 1 se aprecia que este tipo de representaciones son intuitivas y destacan las características de interés, como lo son el paso de nutrientes y de energía entre los diferentes elementos del sistema.

El grafo mostrado en la Figura 1 representa una red trófica, es decir una red en donde se muestran relaciones ecológicas del tipo víctima-explotador (depredación, herbívora, parasitismo y parasitoidismo). Este tipo de redes se encuentran en todos los agroecosistemas y ecosistemas en general. En este sentido, las redes tróficas presentan algunas características que son genéricas. Esto puede ser evidenciado en la Tabla 1, donde se muestran tramas tróficas asociadas a diferentes ecosistemas naturales.

Para este trabajo, tal vez la más importante de las características de una trama sea su complejidad. Esto se refleja en el número de organismos que intervienen en ella, así como en el número de interacciones entre estos organismos. Una buena aproximación para establecer cuántos vínculos presenta una red en particular, es su densidad. La densidad de un grafo es la relación entre el número de vínculos (interacciones) observadas y el máximo posible para un grafo con igual número de elementos ( $D = I_{obs} / I_{max}$ ). El número máximo posible de interacciones para un sistema con *N* elementos (especies) puede ser calculado mediante la siguiente expresión (Griffon 2008):

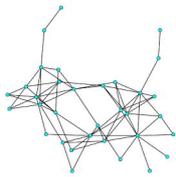
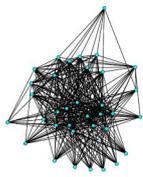
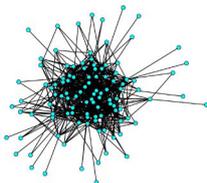
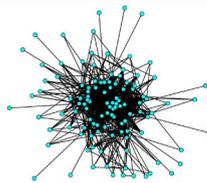
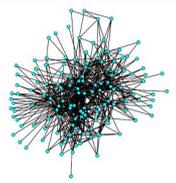
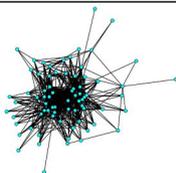
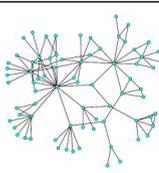
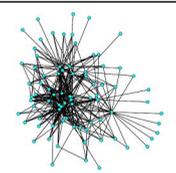
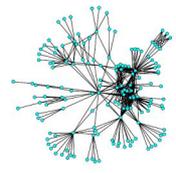
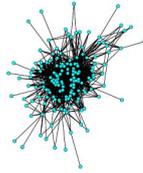
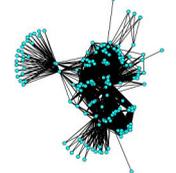
$$I_{max} = \frac{N(N-1)}{2}$$

En la Tabla 1 se puede apreciar que una característica común a todas las redes presentadas es su baja densidad



**Figura 1.** Representación esquemática de una trama trófica como un grafo. A: esquema de una trama trófica, B: representación en forma de grafo de la trama trófica presentada en A. En el grafo de la derecha, cada nodo representa una especie (población) particular y cada enlace (vínculo) representa una relación trófica entre dos especies.

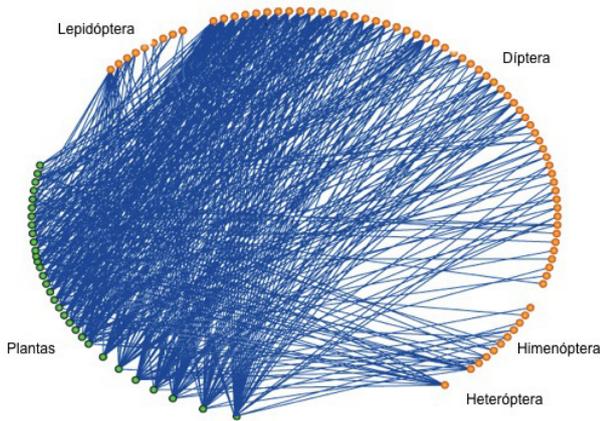
**Tabla 1.** Caracterización de diferentes redes tróficas.

Nombre	Chesapeake	Skipwith Pond	St. Martin
Tipo de Ambiente	Estuario	Estanque de Agua Dulce	Bosque Seco Tropical
Número Especies	33	35	44
Número Vínculos	142	708	440
Densidad	0,14	0,6	0,24
Red			
Nombre	Canton Creek	Stony Stream	Ythan
Tipo de Ambiente	Riachuelo	Riachuelo	Estuario
Número Especies	108	112	134
Número Vínculos	1414	1660	1186
Densidad	0,12	0,13	0,07
Red			
Nombre	Morrocroy	UK Grassland	Los Roques
Tipo de Ambiente	Marino de Manglar	Pradera Templada	Marino Coralino
Número Especies	74	75	81
Número Vínculos	1124	226	654
Densidad	0,2	0,04	0,1
Red			
Nombre	Scotch Broom	El Verde	Little Rock
Tipo de Ambiente	Arbusto	Selva Húmeda Tropical	Lago de Agua Dulce
Número Especies	154	156	181
Número Vínculos	730	2838	4590
Densidad	0,03	0,12	0,14
Red			

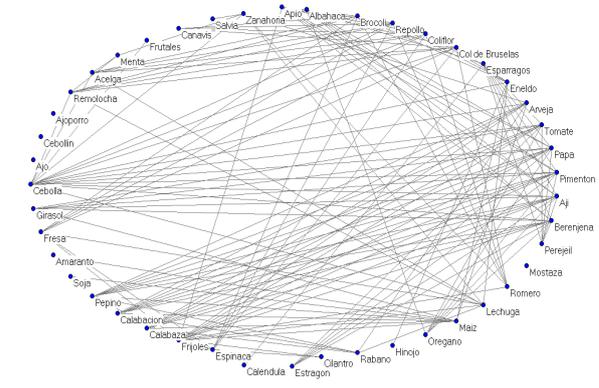
(valores muy por debajo de 1). Si bien es cierto que el estudio de las tramas tróficas históricamente ha recibido mucha atención, esto no quiere decir que no existan otras redes en las comunidades ecológicas. Un ejemplo notable lo encontramos en las redes de mutualistas (Figura 2), en este sentido son de resaltar los aportes hechos por Bascompte y Jordano (2008). En la Figura 2 se muestra una red de mutualistas formada por plantas y sus polinizadores.

Es importante resaltar que redes de interacciones positivas también existen en los agroecosistemas. Ejemplo de esto es la red mostrada en la Figura 3, en la cual se presentan relaciones benéficas entre diversas plantas que pueden coexistir en un agroecosistema.

De esta manera se hace evidente que una comunidad no solo está compuesta por redes tróficas, sino que estas en realidad no son más que una parte (un subgrafo) de la red de interacciones ecológicas presente. En las redes ecológicas encontramos diversas sub-redes compuestas por todos los tipos de interacciones ecológicas (víctima-explotador, competencia, mutualismo, amensalismo y comensalismo). Son precisamente estas redes las que permiten que ocurra la autorregulación en cualquier programa de MEP (Griffon 2008 y 2009). Por lo tanto, son un aspecto fundamental a tomar en cuenta en el diseño agroecológico. Aquí se evalúan las dinámicas poblacionales de las especies conformantes de redes ecológicas asociadas a diferentes agroecosistemas.



**Figura 2.** Red de mutualistas. Representación de la estructura de las relaciones entre plantas y sus insectos polinizadores (tomado de Bascompte y Jordano 2008).



**Figura 3.** Red de posibles interacciones beneficiosas entre diferentes cultivos (tomado y modificado de Brock *et al.* 2010).

*Modelos*

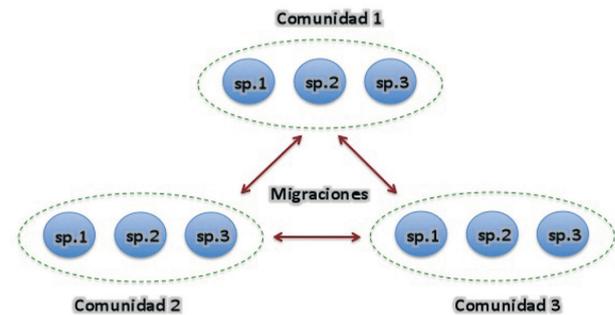
Una pregunta que surge a la hora de estudiar teóricamente estas redes es: ¿Cómo simularlas matemáticamente? Tal vez la manera más sencilla de hacer esto sea mediante el uso de ecuaciones Lotka-Volterra Generalizadas (LVG) en tiempo discreto. En estas ecuaciones la variación en la densidad poblacional  $N$  de cada especie está gobernada por la siguiente ecuación genérica (Case 1999):

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} + r_i N_{i,t} + \frac{r_i N_{i,t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j,t} \alpha_{ij} \quad (1)$$

Esta ecuación es una generalización del modelo de Lotka-Volterra de competencia, extendido a un sistema de interacciones entre  $n$  especies, no limitadas a interacciones competitivas. En esta ecuación  $N_{i,t}$  representa la densidad de la población  $i$  en el instante de tiempo  $t$ . El tipo de interacción está determinado por el signo de los coeficientes de interacción  $\alpha_{ij}$  y  $\alpha_{ji}$  entre cada par de especies. Los parámetros  $r_i$  y  $K_i$  son el coeficiente de crecimiento y la capacidad de carga de la especie  $i$ , respectivamente.

La ecuación evalúa el valor de la densidad de la población  $i$  en el tiempo  $t+1$ . Para estudiar la dinámica de una comunidad de  $n$  especies ( $i=1, \dots, n$ ) se utiliza un sistema de  $n$  ecuaciones, donde la estructura interna (los términos que aparecen en el interior de la sumatoria) de cada ecuación reproduce la porción de la arquitectura de la red en la que interviene cada especie.

Ahora, como en este trabajo interesa particularmente evaluar el efecto de la heterogeneidad espacial, se debe modificar este primer modelo para que incluya también la posibilidad de que los organismos migren entre diferentes comunidades. Para esto es útil primero representar esquemáticamente la situación planteada (ver Figura 4).



**Figura 4.** Representación esquemática de las interacciones (mediante eventos de migración) entre las comunidades constitutivas de una metacomunidad.

El modelo descrito en la ecuación 1 puede ser extendido para tomar en cuenta migraciones. En este nuevo modelo, la simulación de la dinámica de la metacomunidad se hace en dos pasos. Primero se evalúa la dinámica interna de cada comunidad, considerando las interacciones entre las especies presentes con ecuaciones tipo LVG como las ya descritas. Luego, en un segundo paso, se representan las migraciones entre comunidades, considerando que una fracción de individuos de cada especie en cada comunidad migra a otros espacios (Hassell *et al.* 1991, Hernandez 2008). Luego se repite de nuevo el primer paso partiendo de los resultados obtenidos. El modelo metacomunitario propuesto tiene la siguiente estructura:

$$N'_{i(k)t+1} = N_{i(k)t} + r_i N_{i(k)t} + \frac{r_i N_{i(k)t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j(k)t} \alpha_{ij(t)} \quad (2)$$

$$N_{i(k)t+1} = N'_{i(k)t+1} - \{migr_{i(k)}\} + \{migr_{i(l)}\} \quad (3)$$

Donde  $N'_{i(k)t+1}$  es la densidad de la especie  $i$  en la comunidad  $k$  en el tiempo  $t+1$  antes de las migraciones, y  $N_{i(k)t+1}$  es la densidad después de que ocurran los eventos de migración. Esta última cantidad está determinada por el número de emigrantes  $\{migr_{i(k)}\}$  a otras comunidades y el número de inmigrantes  $\{migr_{i(l)}\}$  des-

de otras comunidades  $l$ . Esto ocurre para  $n$  especies ( $i, j = 1, 2, \dots, n$ ) y  $c$  comunidades locales ( $k, l = 1, 2, \dots, c$ ).

Los posibles patrones de migración a evaluar son muchos; este detalle se incorpora en las expresiones  $\{migr_{i(k)}\}$  y  $\{migr_{i(l)}\}$  de la ecuación 3. En este trabajo se ha escogido un patrón sencillo que supone que: 1- la fracción que migra por especie es constante en cada unidad de tiempo, 2- las migraciones son conservativas (no existen pérdidas de individuos durante la migración), y 3- las comunidades se encuentran equidistantes (modelo espacialmente implícito), es decir, el número de emigrantes de la especie  $i$  en una comunidad se dividirá equitativamente entre el número de comunidades restantes.

En este caso la ecuación 3 se transforma en la siguiente expresión explícita:

$$N_{i(k)t+1} = N'_{i(k)t+1} - \mu_{i(k)} N'_{i(k)t+1} + \frac{1}{c-1} \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq k}}^c \mu_{i(l)} N'_{i(l)t+1} \quad (4)$$

Donde  $\mu_{i(k)}$  es la fracción de individuos de la especie  $i$  en la comunidad  $k$  que emigra, de manera que el segundo término de la derecha de la ecuación evalúa la pérdida de individuos de la especie  $i$  por emigración, y el tercer término representa el ingreso de individuos de esa especie desde cada una de las otras comunidades.

#### Casos estudiados

En este trabajo se evalúan dos situaciones diferentes, 1) redes que representan la arquitectura de agroecosistemas reales y 2) redes de agroecosistemas hipotéticos. Por su parte, las redes basadas en agroecosistemas reales consideran a su vez dos casos extremos: monocultivos de maíz y conucos (sistemas agrícolas multidiversos) indígenas de la etnia Hiwi. La arquitectura de la red ecológica asociada a monocultivos de maíz fue construida con base en información suministrada por ingenieros agrónomos expertos en el cultivo. La información concerniente a los conucos fue suministrada por agricultores tradicionales Hiwi. Estos sistemas fueron evaluados en condiciones comunitarias (es decir, sin heterogeneidad espacial). Las redes que se presentan en este trabajo son las topologías consenso de la información obtenida. Para producir estos consensos se estableció como criterio que las especies e interacciones presentes aparecieran en el 50% de los datos obtenidos para cada tipo de agroecosistema.

Con base en las redes consenso se construyeron sistemas de ecuaciones utilizando como modelo la ecuación 1. Luego estos sistemas fueron evaluados numéricamente mediante simulaciones computacionales.

Los agroecosistemas hipotéticos fueron construidos de manera aleatoria por un procedimiento similar al empleado por May (1973), en donde las interacciones entre los diferentes elementos del sistema son asignadas al azar (con ciertas restricciones). Los distintos tipos de re-

laciones entre las diversas especies se asignan mediante probabilidades que se especifican al inicio de cada simulación. Estos sistemas se evaluaron en condiciones comunitarias y metacomunitarias. En el último caso, las metacomunidades están compuestas por 3 comunidades, cada una con la misma topología de interacciones ecológicas (comunidades equivalentes).

## RESULTADOS

### *Dinámicas poblacionales asociadas a agroecosistemas reales*

Las características fundamentales de las redes evaluadas pueden ser apreciadas en las Figuras 5 y 6. Las dos redes consenso evaluadas tienen idéntica riqueza (igual número de especies), pero son marcadamente diferentes en términos de la identidad de las especies presentes, así como del número de interacciones ecológicas representado.

En el caso de la red asociada al monocultivo, se aprecia que existe una especie (el maíz) a la cual todas las demás especies están vinculadas directamente. Presentando de esta forma la red una estructura tipo estrella. Es interesante comentar que los vínculos de esta red representan, en su gran mayoría (todos los que involucran al maíz), interacciones ecológicas del tipo víctima-explotador (hervivoría y parasitismo) donde el monocultivo siempre juega el rol de víctima, es decir, el maíz sirve de alimento a las otras especies (las explotadoras).

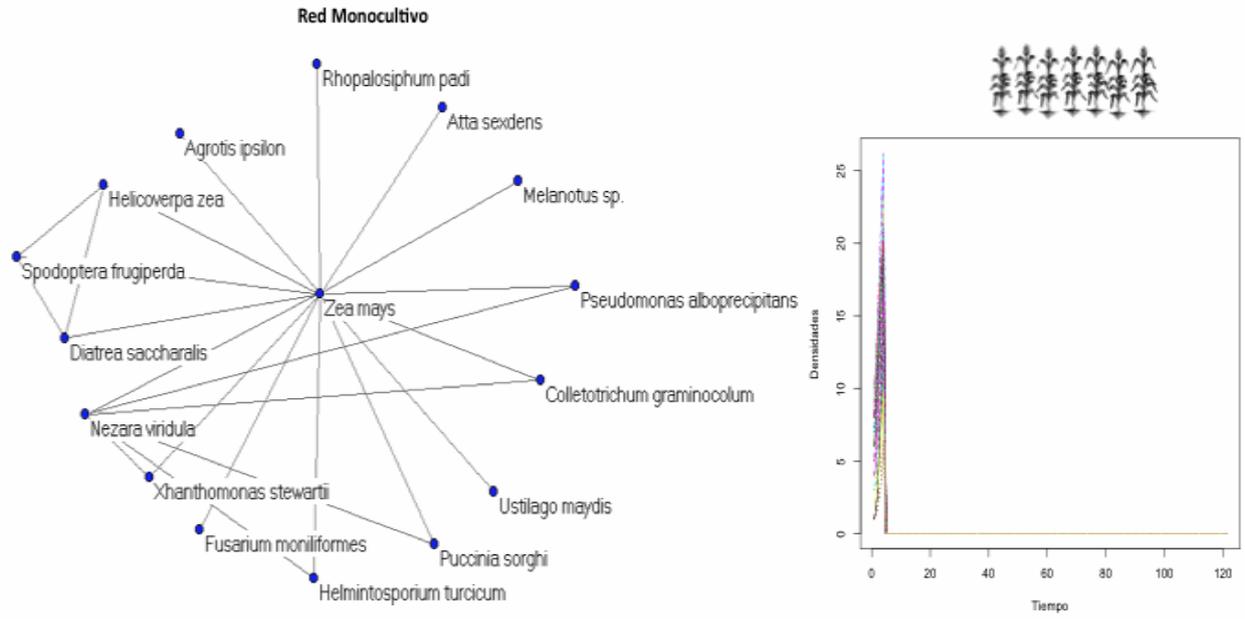
Por su parte, la red ecológica asociada al conuco Hiwi presenta una mayor diversidad de tipos de interacción y además existe un mayor número de interacciones (densidad de la red del monocultivo = 0,19; densidad de la red del conuco = 0,55).

Las dinámicas asociadas a cada agroecosistema se muestran en las figuras 5 y 6 al lado derecho de cada red. En el caso del monocultivo, se aprecia que las densidades poblacionales se incrementan rápidamente hasta alcanzar un máximo, luego del cual las densidades disminuyen drásticamente en poco tiempo y finalmente se extinguen las especies. En el caso de la red asociada al conuco la mayoría de las especies persisten y se observa una rica diversidad de comportamientos, caracterizados por fluctuaciones tipo ciclos límites con diferentes periodos.

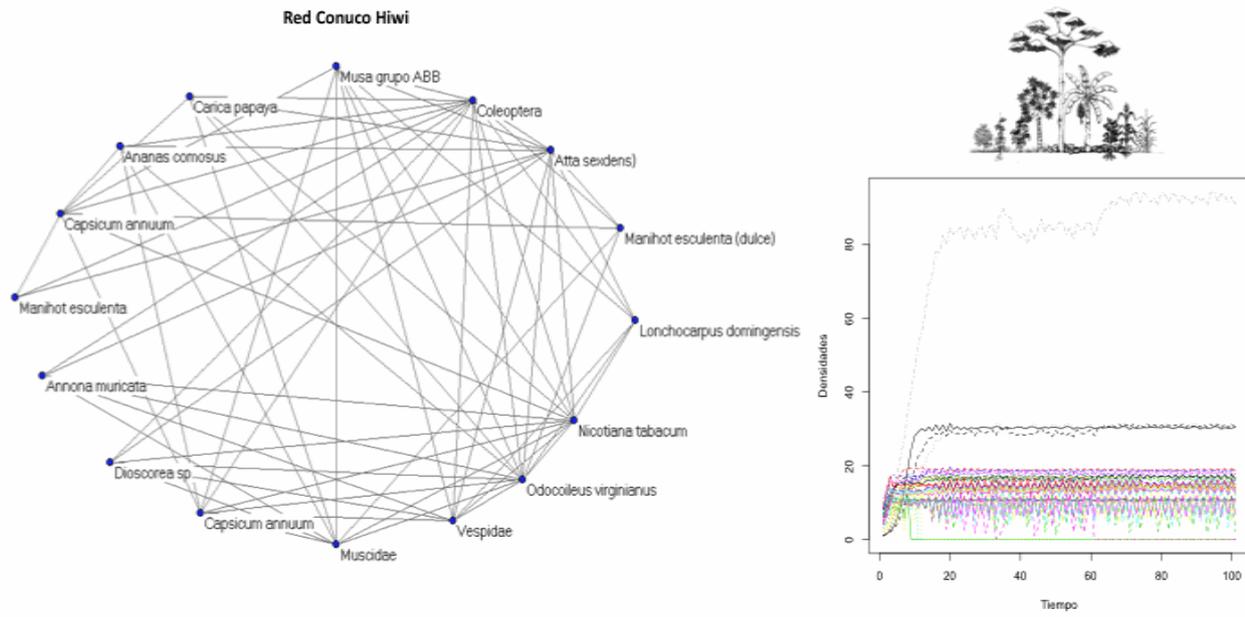
### *Dinámicas poblacionales asociadas a agroecosistemas hipotéticos.*

Para el caso de los sistemas hipotéticos, primero se evaluaron sistemas sin heterogeneidad espacial, es decir, una sola comunidad. Estos sistemas fueron evaluados partiendo de redes de diferentes riquezas ( $S$ ).

En estos sistemas típicamente se observa un porcentaje amplio de extinciones al poco tiempo de iniciarse las simulaciones, situación que se incrementa en la medida en que el número inicial de especies de la comu-



**Figura 5.** Red de interacciones ecológicas consenso del monocultivo de maíz. En el lado derecho se presenta la dinámica poblacional asociada a esta red.



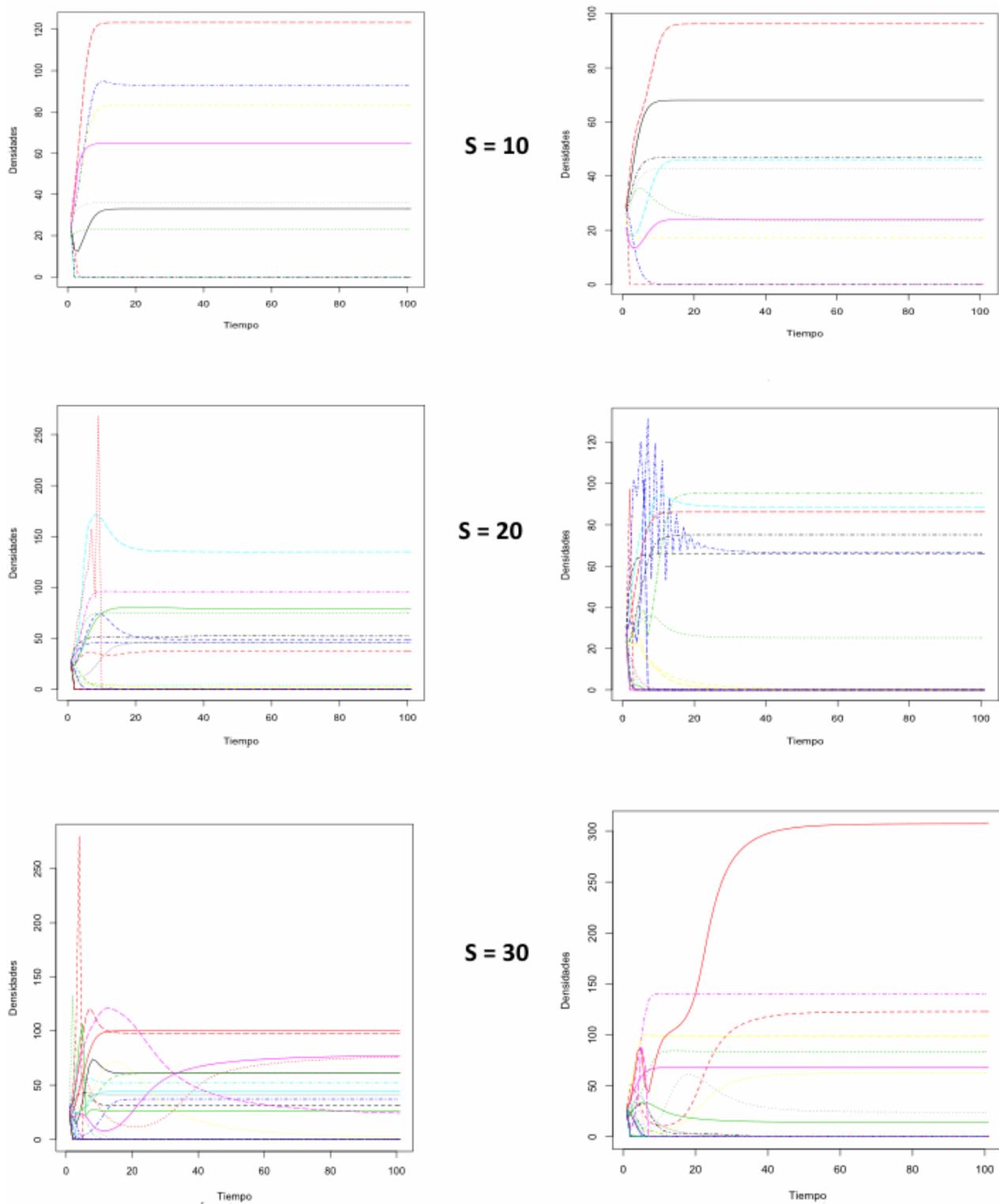
**Figura 6.** Red de interacciones ecológicas consenso del Conuco Hiwi. En el lado derecho se presenta la dinámica poblacional asociada a esta red.

idad es mayor (ver porcentaje de supervivencia en la leyenda de la Figura 7). En la Figura 7 se presentan algunos ejemplos de estos comportamientos, donde se evidencia que las densidades de muchas especies se hacen rápidamente cero (se extinguen), mientras que las especies que sobreviven alcanzan densidades de equilibrio. Cuando el sistema está compuesto por un conjunto de comunidades locales que interactúan mediante eventos de migración (metacomunidades), la pérdida de especies disminuye drásticamente. Esto puede ser evidenciado en la Figura 8 donde se compara el com-

portamiento de los sistemas comunitarios y sus equivalentes metacomunitarios para un amplio intervalo de densidades iniciales.

**DISCUSIÓN**

Los resultados obtenidos para el monocultivo muestran que la topología de interacciones de esta comunidad estimula el incremento en las densidades poblacionales de los organismos que participan como explotadores en interacciones tipo víctima-explotador. Esta pu-

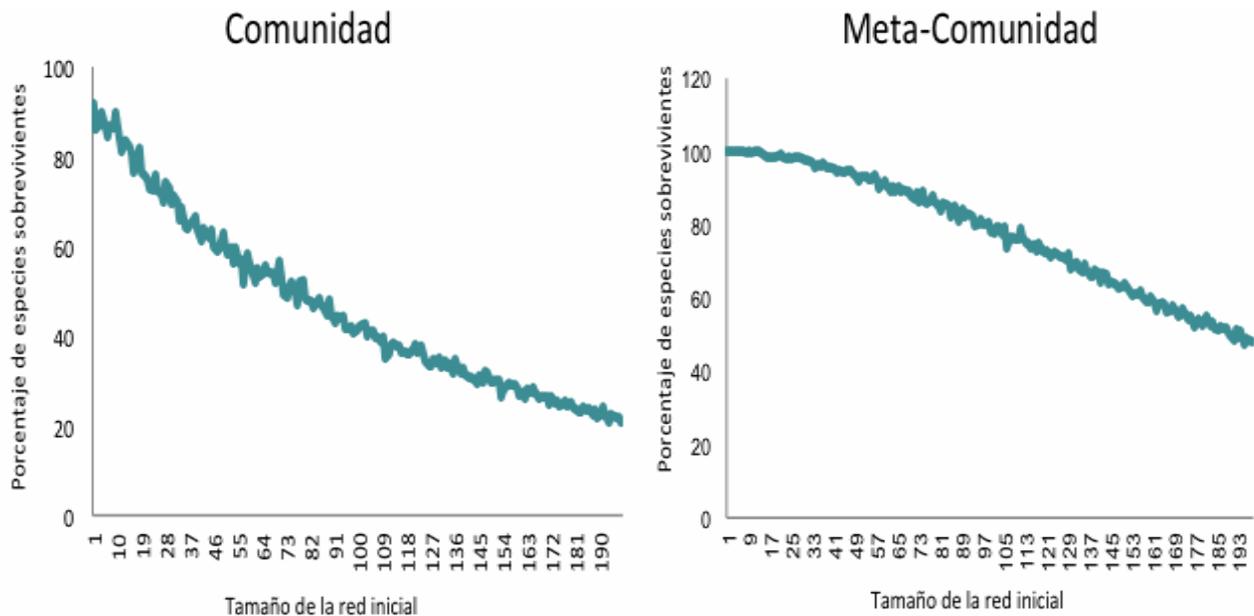


**Figura 7.** Ejemplos de dinámicas poblacionales asociadas a diferentes agroecosistemas hipotéticos. En la parte central de la figura se presenta la riqueza ( $S$ ) inicial de la comunidad. De izquierda a derecha y de arriba hacia abajo los porcentajes de supervivencia de especies para cada comunidad son: 70%, 90%, 60%, 55%, 53% y 37%.

diera ser la explicación para las frecuentes situaciones de plagas que se observan en estos sistemas (Griffon y Torres-Alruiz 2008). De esta manera queda en evidencia que el sistema de monocultivo evaluado es inherentemente no persistente. Es decir, que su configuración de

interacciones determina que el sistema como un todo no persiste.

En este caso, lo que ocurre en términos ecológicos puede ser interpretado de la siguiente manera: en un principio la densidad del maíz es muy alta en compa-



**Figura 8.** Comparación de las extinciones ocurridas en los agroecosistemas hipotéticos en entornos comunitarios y metacomunitarios. Los valores en base a los cuales se construyeron las curvas son el resultado de promediar la supervivencia obtenidas en 20 simulaciones para cada valor inicial del tamaño de las comunidades.

ración con las densidades de los otros organismos de la red. Dado que estos otros organismos se alimentan del maíz, experimentan un crecimiento poblacional básicamente sin restricciones (cuasi-geométrico). Sin embargo, luego de un tiempo, la densidad del maíz disminuye por efecto de sus explotadores hasta un punto en que las poblaciones de explotadores ya no pueden seguir creciendo y por el contrario empiezan a decrecer. Finalmente, cuando la población de maíz se extingue, así lo hacen las demás poblaciones. De los resultados obtenidos se hace evidente que en el monocultivo es indispensable la intervención externa (en forma de algún elemento que permita regular las densidades poblacionales de explotadores) para obtener cosechas. Por lo tanto, este sistema no es viable sin la intervención del ser humano.

Por su parte, en el caso del conuco se observa que luego de una fase de transición inicial, las dinámicas se estabilizan en comportamientos oscilatorios acotados o en puntos fijos de equilibrio. Por lo que el sistema es inherentemente persistente. Es importante resaltar que cuando se presentan oscilaciones, éstas son ciclos límites (es decir, no muestran tendencia a crecer o a decrecer). De esta forma, como producto de las interacciones entre los miembros de la comunidad, el sistema se autoorganiza de una manera que permite la coexistencia de la mayoría de las especies originalmente presentes en él. Este comportamiento, marcadamente contrastante al observado en el monocultivo, sugiere que el incremento en la densidad de interacciones, así como en su variedad, permiten que el sistema se autorregule.

Este último resultado es marcadamente contrastante con lo encontrado por May (1973) en el estudio de

modelos teóricos de redes ecológicas. En ese trabajo se encontró que en la medida que aumentan el número de especies, el número de interacciones o la intensidad de las interacciones, el sistema se desestabiliza. En este sentido es importante resaltar que las redes evaluadas por May fueron construidas mediante procesos aleatorios, equivalentes al descrito aquí para los sistemas agrícolas hipotéticos. Por su parte, el comportamiento observado en el conuco probablemente sea el producto del proceso milenario de coevolución al que se han visto sometidas las especies pertenecientes a este sistema ancestral de cultivo. Proceso histórico que, como conjeturara León (1974), pudiera estabilizar la estructura de redes ecológicas. De esta manera, la topología de la red ecológica asociada al conuco habría sido moldeada por un proceso que ha resultado en un sistema esencialmente persistente.

Esta última es una razón más que suficiente para profundizar en el estudio de estos sistemas, a la vez que preservarlos de las crecientes amenazas a las que son sometidos debido a las pretensiones hegemónicas de los sistemas agrícolas-industriales. Modelos de producción que buscan homogeneizar todos los sistemas agrícolas mundiales, utilizando al monocultivo como paradigma. Este proceso de homogenización agrícola ha significado la desaparición de muchos sistemas de cultivo local ancestrales. En estos casos, las iniciativas contemporáneas de agricultura alternativa se encuentran despojadas de acervos culturales agrícolas autóctonos. Por esta razón, en estos sistemas alternativos, la abrumadora mayoría de las interacciones ecológicas se establecen aleatoriamente. Es decir, son sistemas que se forman mediante procesos similares a los aquí estudia-

dos para el caso de agroecosistemas hipotéticos.

En la evaluación hecha aquí de los sistemas hipotéticos se encontró, para el caso sin heterogeneidad espacial, que el número de especies presentes disminuye rápidamente, estabilizándose en redes de una riqueza sumamente disminuida. Es interesante apreciar que el porcentaje de especies que se extinguen aumenta a medida que es mayor la riqueza de la comunidad inicial. Esta situación es en gran medida superada cuando los sistemas hipotéticos están embebidos en entornos metacomunitarios. Esta diferencia seguramente se debe al efecto rescate propio de las dinámicas metapoblacionales (Hanski y Gilpin 1997), según el cual la migración permite la persistencia de especies que de otra manera se extinguirían. Este es un resultado que advierte sobre las limitaciones que pueden experimentar los agroecosistemas cuya diversidad sea establecida por procesos fundamentalmente aleatorios. Cuando este sea el caso (como posiblemente lo sea en la mayoría de las experiencias contemporáneas de agricultura alternativa), se debe considerar que para lograr mantener altos niveles de diversidad tal vez sea necesaria la interacción de más de un agroecosistema. Es decir, sistemas más complejos que permitan la recolonización y escape de los elementos en ellos presentes.

Esta circunstancia evidentemente introduce un nivel mayor de complejidad a la hora de realizar diseños prediales agroecológicos. En estos casos, la posibilidad de éxito de programas de MEP (gracias al establecimiento de comunidades lo suficientemente complejas) está limitada por el surgimiento de dinámicas metacomunitarias.

El surgimiento de autorregulación en el caso de la red ecológica asociada al conuco es una propiedad que emerge de la interacción entre los elementos de la comunidad. Cuando esto ocurre en los sistemas hipotéticos con heterogeneidad espacial, esta autorregulación no solo depende de la interacción entre los elementos de cada comunidad, sino que depende además de la interacción entre estos elementos a escala metacomunitaria (es decir, la meta-red de interacciones ecológicas). En este caso también se trata de una propiedad emergente, pero de la metacomunidad. Es muy importante destacar que bajo estas condiciones es posible que sea necesaria la participación de más de un predio para que emerja la autorregulación. De esta manera la posibilidad de autorregulación se convierte en una situación de manejo de un recurso de uso compartido (tipo particular de bien común).

En estas últimas condiciones, dependiendo de la configuración de estímulos que perciban los diferentes participantes, se pueden dar o no dilemas sociales asociados al manejo del recurso de uso compartido. Para profundizar en esta situación, es interesante abordar casos reales con aproximaciones similares a las utilizadas por García-Barríos y colaboradores (García-Barríos et al.

2009 y 2011) para la solución de dilemas sociales asociados a agroecosistemas. En estos trabajos se aborda la investigación en un primer momento mediante su caracterización teórica, para luego representarla esquemáticamente con juegos de rol. Juegos que luego son jugados por las personas involucradas en la situación de manejo del recurso de uso compartido. Esta es, sin lugar a dudas, una ingeniosa aproximación al estudio de situaciones reales, incorporando elementos lúdicos, que además permiten hacer visibles a los involucrados las complejidades y sutilezas del manejo de recursos de uso compartido como las que aquí se plantean.

## CONCLUSIONES

En este trabajo se han mostrado las diferencias contrastantes que existen entre un caso particular de monocultivo y otro de agricultura ancestral. De nuevo se muestra la ineficiencia en términos ecológicos del monocultivo y las virtudes propias de los sistemas agrícolas tradicionales. Las ineficiencias del monocultivo seguramente están asociadas a la sobre-simplificación ecológica que los caracteriza, mientras que los sistemas agrícolas ancestrales posiblemente deben sus virtudes al resultado de un proceso coevolutivo milenario.

Lamentablemente los conocimientos asociados a los sistemas ancestrales de cultivo se encuentran en grave peligro y en muchos casos simplemente han desaparecido. En estas circunstancias, cuando se implementan diseños agroecológicos de cultivos, el establecimiento de relaciones ecológicas entre los diferentes elementos de la agrobiodiversidad no es el resultado de un proceso de coevolución. En estos casos, el establecimiento de comunidades ecológicas lo suficientemente complejas como para que un programa MEP tenga éxito, puede depender de la existencia de dinámicas metacomunitarias.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a Jennifer Dunne por suministrar los datos que permitieron la elaboración de la Tabla 1, y a María Daniela Torres-Alruiz por su ayuda en la manipulación de estos datos. De igual manera desean agradecer a Pedro Martínez y Raúl Alban por su ayuda en la obtención de datos de campo, y finalmente a Glenda Briceño por sus valiosas sugerencias.

## REFERENCIAS

- Aberg J, Jansson G, Swenson JE, Angelstam P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasia bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia*. 103:265-269.
- Alfonzo D, Griffon D, Hernández MJ. 2009. Consecuencias del Manejo Agroecológico en la Conser-

- vación de Especies Silvestres. Revista Brasileira de Agroecología 4: 1960-1964.
- Altieri MA, Nicholl CI. 2000. Teoría y práctica para una agricultura sustentable. Serie Textos Básicos para la Formación Ambiental.
- Antonovics J, Thrall PH, Jarosz AM, Stratton D. 1994. Ecological genetics of metapopulations: the *Silene Ustilago* plant-pathogen system. In Ecological Genetics (Real LE, ed.), Princeton: Princeton University Press, 146-170 pp
- Badgley C, Moghtader J, Quintero E, Zakem E, Chappell J, Avilés-Vázquez K, Samulon, A, Perfecto I. 2007. Organic Agriculture and the Global Food Supply. Renewable Agriculture and Food Systems 22(2): 86-108.
- Bascompte J, Jordano P. 2008. Redes mutualistas de especies. Investigación y ciencia 384: 50-59.
- Brock A, Davison K, Gould C. 2010. Garden design resources: Planting Calendar & Polyculture. Web. <http://wildgreenyonder.wordpress.com/>
- Cantrell RS, Cosner C, Fagan WE. 1998. Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. Journal of Mathematical Biology 37: 491-533.
- Case TJ. 1999. An illustrated guide to theoretical ecology. Oxford University Press.
- Delin AE, Andren H. 1999. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. Landscape Ecology 14: 67-72.
- García-Barrios L, García-Barrios R, Waterman A, Cruz-Morales J. 2011. Social dilemmas and individual/group coordination strategies in a complex rural land use game. International Journal of the Commons 5(2): 364-387.
- García-Barrios L, Waterman A, García-Barrios R, Brunel C, Cruz-Morales J. 2009. Sierra Springs: a generic table-top game addressing conflict and cooperation between stakeholders involved in managing land, forest and water in a subhumid tropical mountain watershed. En: ISAGA 2009. Learn to Game, Game to Learn. pp. 1-35.
- Griffon D, Torres-Alruiz MD. 2008. On the inherent instability of the monoculture. Proceedings of the second scientific conference of the international society of organic agriculture research 708-711.
- Griffon D. 2008. Estimación de la biodiversidad en agroecología. Agroecología. 3: 25-31.
- Griffon D. 2009. Evaluación sistémica de agroecosistemas: El índice Agroecológico. Rev. Bras. De Agroecologia 4(2): 1881-1885
- Griffon D, Alfonso D, Hernandez MJ. 2010. Sobre el carácter multifuncional de la Agroecología: El manejo de la matriz agrícola y la conservación de especies silvestres como sistemas metapoblacionales. Agroecología 5: 23-31
- Gustafson EJ, Gardner RH. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. Ecology 77: 94-107.
- Hanski I. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. Trends in Ecology and Evolution, 9: 131-135.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature, 396: 41-49
- Hanski I, Moilanen A, Pakkala T, Kuussaari M. 1996. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. Conservation Biology, 10: 578-590.
- Hanski IA, Gilpin ME. 1997. Metapopulation Biology. Ecology, Genetics and Evolution. Academic Press. Londres, Reino Unido.
- Hassell MP, Comins HN, May RM. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. Nature 353: 255-258.
- Hernandez MJ. 2008. Spatiotemporal dynamics in variable population interactions with density-dependent interaction coefficients. Ecol. Modell. 214: 3-16.
- Leibold MA, Holyoak M, Moquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters. 7: 601-613.
- León JA. 1974. Selection in contexts of interspecific competition. American Naturalist 108 (964): 709-764.
- Levin SA. 1976. Population dynamics models in heterogeneous environments. Annual Review of Ecology and Systematics 7: 287-310.
- Levins R, Culver D. 1971. Regional Coexistence of Species and Competition between Rare Species. Proc Natl Acad Sci U S A. 68(6): 1246-1248.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for Biological Control. Entomological Society of America 15: 237-240.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Margalef R. 1986. Reset successions and suspected chaos in models of marine populations. En: International symposium long term changes in marine fish populations, pp. 321-344. Vigo, Spain.
- May RM. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton University Press.
- Olivieri I, Michalakis Y, Gouyon PH. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. American Naturalist. 146: 202-228.
- Pacala SW. 1996. Models of plant coexistence. En Plant Ecology (ed. Crawley MC). 2nd Edition Oxford (UK): Blackwell Scientific,
- Perfecto I, Vandermeer J, Wright A. 2009. Nature's Matrix: Linking Agriculture, Conservation and Food Sovereignty. Earthscan.

- Sisk TD, Haddad NM, Ehrlich PR. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7: 1170-1180.
- Solé R, Bascompte J. 2006. *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton: Princeton University Press.
- Tejat S, Teffan I, Ruess A, Carstent H. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscape. *Ecological Applications* 12: 354-363.
- Vandermeer J, Perfecto I. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21: 274-277.
- Vandermeer JH, Carvajal R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* 158: 211-220.
- Zavala MA, Díaz-Sierra R, Purves D, Zea GE, Urbietta IR. 2006. Modelos espacialmente explícitos. *Ecosistemas* 15 (3): 88-99.