

EN LO MICRO Y EN LO MACRO. SOBRE LA IMPORTANCIA DE LAS INTERACCIONES EN LA AGROECOLOGÍA

Diego Griffon^{1*} y Elsa Gabriela Rodríguez²

¹Laboratorio 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. ²Doctorado en Ciencias Sociales, Facultad de Ciencias Económicas y Sociales. Universidad Central de Venezuela. Caracas. Venezuela. *diego.griffon@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

En este trabajo se muestra, mediante la exploración de un conjunto de ejemplos interrelacionados, cómo las interacciones (de todo tipo) son fundamentales en la agroecología. En primer lugar se exploran las redes de interacciones ecológicas asociadas a un monocultivo de maíz y a un sistema ancestral multi-diverso de cultivo (Conuco). Se evidencia que el segundo sistema presenta una mayor cantidad de interacciones y también un mayor número de tipos de interacción. Seguidamente se evalúan numéricamente (mediante el uso de ecuaciones tipo Lotka-Volterra Generalizadas) las dinámicas poblacionales asociadas a las arquitecturas de interacciones del monocultivo y del Conuco. Se muestra que la topología de la red del monocultivo siempre genera dinámicas no persistentes, caracterizadas por rápidos incrementos en las densidades poblacionales, seguido de abruptas caídas en estas, hasta que finalmente todas las poblaciones se extinguen. Para el Conuco, en la mayoría de los casos se observan dinámicas persistentes, en las cuales las densidades poblacionales fluctúan entre valores claramente definidos. Luego se explora el efecto de la incorporación de heterogeneidad espacial en las dinámicas de los sistemas antes mencionados. Se encontró que este factor estimula el surgimiento de dinámicas persistentes acotadas. Se muestra cómo este tipo de dinámicas pueden estar asociadas al éxito de programas de manejo ecológico de plagas. En un último ejemplo, se exploran las condiciones necesarias para que un grupo de agricultores se coordinen y ejecuten entre todos un programa de manejo ecológico de plagas exitoso (basado en los resultados anteriores). Finalmente, se señala que un factor común en todos los ejemplos, es la importancia que en ellos tienen las interacciones y se propone un marco epistemológico (*i.e.*, la Teoría del Actor-Red) que permite entrelazar coherentemente todos los ejemplos discutidos en un mismo análisis.

Palabras clave: Redes ecológicas, metacomunidades, recursos de uso compartido, Teoría del Actor-Red.

In the micro and the macro. On the importance of interactions in agroecology

Abstract

In this work we show, through the exploration of interrelated examples, how interactions (of all types) are fundamental in Agroecology. First, we explore networks of ecological interactions associated with a maize monoculture and a multi-species ancestral crop system (Conuco). The second system presents a greater number of population interactions and also a greater number of interaction types. Then we numerically evaluate the population dynamics associated to the

monoculture and the Conuco interaction architecture (using Generalized Lotka-Volterra equations). It is shown that the monoculture network topology always generates non-persistent dynamics, characterized by fast increases in population densities, followed by abrupt falls, until finally all populations are extinguished. For the Conuco system, in most cases persistent dynamics are observed, in which population densities fluctuate within clearly defined values. Then, we explore the effect of spatial heterogeneity on the dynamics of the systems mentioned above. We found that this factor stimulates the emergence of persistent bounded densities dynamics. It is also shown that this type of dynamics can be associated to successful ecological pest management programs. In a final example, we explore the necessary conditions for a group of farmers to coordinate and implement a successful ecological pest management program (based on the previous results). Finally, it is pointed out that a common factor to all the explored cases is the importance of interactions, then an epistemological framework (Actor-Network Theory) is proposed for the coherent interlacing of all the cases discussed.

Keywords: Ecological networks, metacommunities, common pool resources, Actor-Network Theory.

*Las cosas derivan su ser y su naturaleza de su interdependencia mutua
y en sí mismas no son nada.*
Nagarjuna

INTRODUCCIÓN

Ernst Haeckel (1869) entendía la ecología como “la investigación del total de las relaciones del animal con su medio ambiente orgánico e inorgánico, incluyendo sobre todo su relación amistosa y hostil con aquellos animales y plantas con los que se relaciona directa o indirectamente” quedando claro que el centro de esta nueva ciencia -por él propuesta- se fijaba en las interacciones. Por su parte, la agroecología -hija parcial de la ecología- siempre ha reconocido en lo discursivo la importancia de las interacciones (Altieri, 1983; Gliessman, 1998; Altieri y Nicholls, 2000), aunque esto pocas veces se ha traducido en programas explícitos de investigación (Griffon, 2008). En este artículo, mediante la exploración de cuatro ejemplos interconectados, se pretende hacer explícita la importancia que tienen las interacciones en todas las escalas y niveles de la agroecología. Finalizamos señalando un marco teórico apropiado para cumplir con este propósito, en el cual se pueden entrelazar coherentemente todas las escalas, niveles y áreas del saber que forman parte y son indispensables en la adecuada caracterización y estudio de cualquier situación agrícola.

En un primer momento nos concentraremos en comparar las cosmovisiones asociadas a un monocultivo y a un sistema multi-diverso ancestral de cultivo llamado Conuco (ver Caja 1), haciendo énfasis en la estructura de interacciones ecológicas que los agricultores asignan a estos sistemas. Seguidamente se explora el efecto de estas estructuras en las dinámicas poblacionales de los sistemas, evaluándose a continuación el

efecto de la heterogeneidad espacial. En estos dos últimos casos, se hace hincapié en la relación existente entre la estructura de interacciones y las dinámicas metacomunitarias, con la posibilidad de ejecución de programas exitosos de manejo ecológico de plagas. Posteriormente se desarrolla un ejemplo en el cual se muestran algunas implicaciones sociales que la inclusión del espacio en este tipo de sistemas pudiera tener. En específico, se muestra que existe la posibilidad de que surjan dilemas sociales asociados al manejo de un recurso de uso compartido, que en el caso discutido es en gran medida intangible para los actores involucrados.

En todos los ejemplos se hace uso de herramientas, aproximaciones, teorías y conceptos tomados de las ciencias agronómicas, ecológicas, matemáticas y sociales, haciéndose de esta manera evidente la necesidad de utilizar un marco teórico lo suficientemente flexible como para relacionar de forma coherente todos los elementos mencionados. En este sentido, terminamos este trabajo mostrando cómo la Teoría del Actor-Red cumple con los requisitos necesarios para llevar a cabo el sincretismo antes señalado.

Caja 1. Conuco. El Conuco puede ser caracterizado en términos ecológicos como un sistema de agricultura de perturbación y sucesión. Es decir, un sistema que se origina en la perturbación parcial de un ecosistema (típicamente un bosque), en el que luego se obtienen cosechas variadas a partir de cada uno de los arreglos de especies que se dan a lo largo de la sucesión ecológica -antrópicamente intervenida- hasta alcanzar de nuevo un estado similar al original (pre-perturbación). En este trabajo se estudia la red de interacciones ecológica propia de la primera etapa del Conuco, que comprende típicamente los primeros 3 años luego de la perturbación original. Existen Conucos indígenas, así como Conucos campesinos.

CONUCO Y MONOCULTIVO, LA HUELLA DE LA ESTRUCTURA

En este primer ejemplo se contrastan dos sistemas de cultivo en términos de las redes de interacciones ecológicas que a ellos se asocian. En específico aquí se comparan un monocultivo de maíz (de acuerdo a las características generales de este cultivo en Venezuela) con un Conuco indígena de la etnia Hiwi (pueblo indígena que habita al sur de Venezuela y en la región fronteriza de Colombia). La arquitectura de la red ecológica asociada al monocultivo de maíz fue construida con base en información suministrada por ingenieros agrónomos expertos en el cultivo. La información concerniente al Conuco fue proporcionada por agricultores tradicionales Hiwi. Las redes que se presentan 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.

En un sentido estricto, estas redes representan la cosmovisión que los agricultores tienen sobre estos sistemas, por lo tanto son construcciones idealizadas que nos muestran, aparte de información ecológica, aspectos importantes de las subjetividades propias de los actores humanos asociados a ellas. En este sentido, hay que decir que la construcción de las redes involucra necesariamente procesos de transformación y traducción de la naturaleza, que tienen importantes implicaciones ontológicas y epistemológicas (Latour, 2001). Cuando se estudia la naturaleza, no es común reconocer explícitamente las diferencias que existen entre los sistemas que pretendemos estudiar y las construcciones idealizadas que hacemos de ellos, que en realidad son las que propiamente estudiamos. En este trabajo hacemos explícita esta diferencia al señalar que no estudiamos las redes ecológicas de estos sistemas, sino la representación que de éstas hacen las personas involucradas con estos sistemas, las cuales, a su vez, han sido transformadas y traducidas en objetos científicos (Latour, 2001).

Las características fundamentales de las redes evaluadas pueden ser apreciadas en la Figura 1. Las dos redes consenso tienen idéntica riqueza (*i.e.*, igual número de especies); siendo ésta de 16 especies, pero son marcadamente diferentes en términos de la identidad de las especies presentes en ellas, así como en el número de interacciones ecológicas representado (23 en el caso del monocultivo y 67 en el caso del Conuco) y en la naturaleza de estas interacciones. En el caso del monocultivo (Figura 1A) hay tres tipos de interacciones ecológicas: contramensalismo (interacción también conocida como de víctima-explotador, o recurso-consumidor), competencia y comensalismo. En el Conuco (Figura 1B) hay todos los tipos conocidos de interacciones ecológicas directas: contramensalismo, competencia, mutualismo, amensalismo y comensalismo.

En el caso de la red asociada al monocultivo, se aprecia que existe una especie (el maíz: *Zea mays*) a la cual todas las demás especies están vinculadas directamente. Es interesante señalar que los vínculos de esta red representan, en su gran mayoría (todos los que involucran al maíz), interacciones ecológicas del tipo víctima-explotador, en 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 no existe una especie en particular que acapare claramente un rol ecológico.

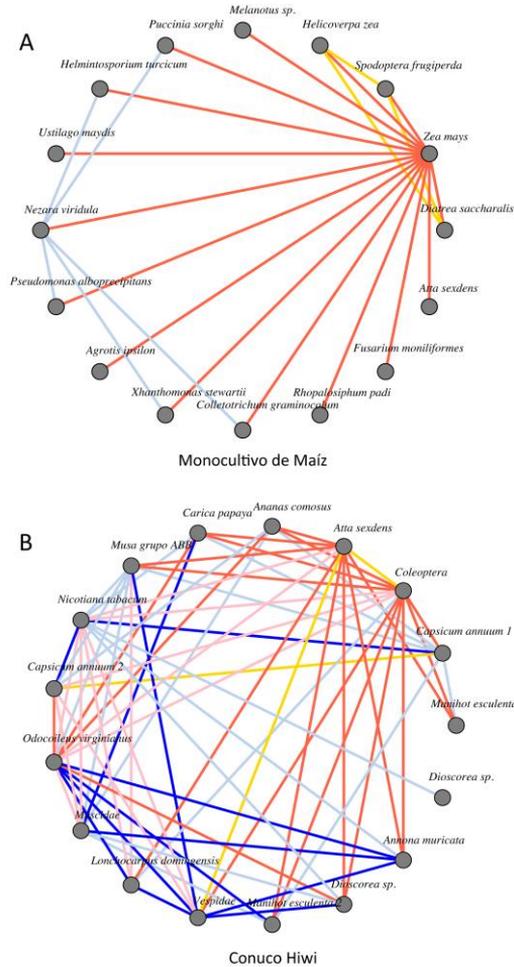


Figura 1. Redes ecológicas asociadas a un monocultivo de maíz (A) y a un Conuco Hiwi (B). Los nodos representan poblaciones de especies y los vínculos interacciones ecológicas directas. Rojo: contramensalismo, amarillo: competencia, azul oscuro: mutualismo, rosado: amensalismo, azul claro: comensalismo.

En este sentido, es ilustrativo comparar lo que llamaremos “Diversidad de Interacciones” de estas redes. Haciendo una analogía con la biodiversidad, proponemos que la Diversidad de Interacciones tiene, en principio, dos componentes: riqueza y equidad. En este caso, la riqueza representa el número de diferentes tipos de interacciones ecológicas

directas en la red, mientras que la equidad muestra cuán homogéneamente se encuentran representados los distintos tipos de interacciones. De esta manera, podemos comparar la Diversidad de Interacciones de estos dos sistemas, utilizando las herramientas comúnmente empleadas para estudiar la biodiversidad. Además de los dos componentes ya mencionados, se propone también incluir un índice tomado de la teoría de grafos: la densidad de interacciones. Este nos muestra el porcentaje de interacciones (en términos generales, sin distinguir por tipo) que presenta el sistema en función del máximo posible (*i.e.*, cuando todas las especies interactúan entre sí). Estas tres medidas en su conjunto, dan una primera aproximación al estudio de la Diversidad de Interacciones. En la Tabla 1 se muestra una comparación de los sistemas de cultivo estudiados en términos de riqueza de interacciones, equidad en la abundancia de las interacciones y densidad de las redes.

Tabla 1. Diversidad de Interacciones.

	Conuco	Monocultivo
Riqueza ¹	5	3
Equidad ²	0,93	0,8
Densidad ³	55	19

¹La riqueza esta expresada como el número total de tipos de interacciones presentes.

²La equidad se calculó mediante el índice de Shannon estandarizado.

³La densidad se presenta como porcentaje.

Comparando el Conuco y el monocultivo con base en la información presentada en la Tabla 1, se hacen patentes importantes diferencias entre los imaginarios asociados a cada sistema de cultivo. La red asociada al Conuco es más diversa en tipos de interacción y además, sus interacciones están más homogéneamente distribuidas. En definitiva, el sistema tradicional de cultivo está asociado a una imagen mental que lo figura como un sistema más complejo (*sensu*: May, 1973; Yan y Zhang, 2014). En este sentido, la cosmovisión Hiwi es mucho más cercana a lo que contemporáneamente se considera que ocurre en los ecosistemas naturales (Montoya, Pimm y Solé, 2006; Bersier, 2007; Allesina y Tang, 2012; Mougi y Kondoh, 2012; Kondoh y Mougi, 2015; Namba, 2015). El sistema tradicional de cultivo pudiera ser entendido como un esfuerzo explícito por aproximar la estructura del agroecosistema a lo observado en los ecosistemas naturales (Griffon y Hernandez, 2014).

En el caso del monocultivo, es muy posible que la imagen mental involucrada se aproxime más a la estructura propia de sistemas artificiales (Gliessman, 1998). En este sentido, se ha planteado explícitamente que estos sistemas funcionan bajo una lógica lineal

fordista, en la cual se intenta optimizar la cantidad de energía y nutrientes que se obtienen, es decir, que se cosechan (Altieri y Nicholls, 2000; Griffon, 2008). Bajo este esquema mental, cualquier elemento extra, por ejemplo la agrobiodiversidad asociada (*e.g.*, un insecto fitófago) es concebida como una merma en la eficiencia del sistema. En esta concepción, el insecto es un elemento perturbador que altera el flujo lineal de energía: Sol-Planta-Cosecha. Esto podría explicar por qué en la representación asociada a este sistema, todos los elementos diferentes al maíz, son organismos que se alimentan del cultivo, “plagas” en ese esquema mental. Los cuales en definitiva son indeseados.

De esta forma se entiende por qué el discurso asociado al monocultivo emplea palabras e imágenes de inspiración bélica. Por ejemplo, se habla del combate de las plagas, de los daños que éstas causan y del uso de venenos para eliminarlas. Esta actitud belicista, tal vez explique la configuración de especies que los ingenieros agrónomos identifican con el cultivo, todas las cuales (aparte del maíz) son consideradas enemigos. Este sesgo podría llevar a subestimar la presencia de otras especies en el sistema con roles distintos al de explotadores. Por su parte, la imagen mental de los agricultores Hiwi, involucra igualmente un gran número de interacciones tipo víctima-explotador, pero estos roles coexisten con muchos otros. Dicho sea de paso, algunas de las interacciones presentes en la red del Conuco son difíciles de interpretar en términos ecológicos convencionales, por lo que, en este caso, los procesos de transformación y traducción involucrados en su construcción, seguramente son más severos que los realizados para el monocultivo.

SOSTENIBILIDADES SUBJETIVAS, LA HUELLA DEL TIEMPO

Para complementar el análisis anterior, es interesante estudiar el efecto de las dos configuraciones de interacciones antes descritas, sobre la dinámica de las densidades poblacionales de las diferentes especies presentes en los agroecosistemas. Un análisis de esta índole permite asociar la estructura de las redes, por ejemplo, con el surgimiento de explosiones poblacionales (*i.e.*, una situación de plaga). Una forma sencilla de realizar esto es vincular la estructura de relaciones ecológicas planteadas en las redes, con las densidades de cada especie mediante ecuaciones tipo Lotka-Volterra Generalizadas (LVG) en tiempo discreto (Griffon y Hernandez, 2014). En estas ecuaciones la variación en la densidad poblacional N_i de cada especie está gobernada por la siguiente ecuación genérica (Case, 1999):

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

En esta ecuación $N_{i,t}$ representa la densidad de la población i en el instante de tiempo t . Los parámetros r_i y K_i son la tasa (discreta) máxima de crecimiento *per capita* y la capacidad de carga de la especie i , respectivamente. El tipo de interacción está determinado por los signos de los coeficientes de interacción α_{ij} y α_{ji} entre cada par de especies y sus características particulares (es decir, con cuáles especies interactúa la especie i) están determinadas por la arquitectura de las redes mostradas en la Figura 1. De esta manera, las dinámicas de las comunidades asociadas al Conuco y al monocultivo están determinadas por un sistema de 16 ecuaciones del tipo presentado en la ecuación 1 (*i.e.*, una ecuación por cada especie presente en la red).

Con relación a las interacciones, el esquema habitualmente utilizado para caracterizarlas (Odum, 1953) plantea el uso de signos, de manera que si la interacción favorece unilateralmente a una especie (*i.e.*, aumenta la tasa de crecimiento de una especie por la presencia de la otra) este es positivo (+) o si, por el contrario, la desfavorece este es negativo (-); en el caso de efectos neutros (nulos) se utiliza el cero (0). De esta forma se obtienen diversas combinaciones de símbolos, las cuales representan las diferentes interacciones posibles (*e.g.*, -/- para la competencia; +/+ para el mutualismo; +/- para el comensalismo).

El esquema anterior supone de manera implícita que estas interacciones permanecen constantes en el tiempo. Sin embargo, evidencia empírica (Barkai y McQuaid, 1988; Bronstein, 1994; Bao y Addicott, 1998; Schmitt y Holbrook, 2003) indica que la realidad puede ser otra; dependiendo de diversos factores el tipo de interacción entre dos especies puede variar en intensidad e incluso en su naturaleza (signo). Estas han sido llamadas por Bronstein (1994) interacciones con desenlace condicional o variable.

En este sentido, es pertinente señalar que existe una marcada tendencia a asignar los rótulos de víctima-explotador, competencia o mutualismo a las interacciones observadas en la naturaleza (Bronstein, 1994). Esto desconoce la posibilidad de que las interacciones cambien por algún factor (*e.g.*, denso-dependiente). Un ilustrador ejemplo en el ámbito agrícola lo encontramos en la relación entre el cultivo de la papa y la polilla guatemalteca (*Tecia solanivora*). La presencia de este insecto, cuya larva se alimenta del tubérculo de la papa, representa la razón fundamental por la cual se utilizan insecticidas en este cultivo en muchos países. Sin embargo, Poveda *y col.* (2010) han encontrado que la presencia de esta especie no necesariamente significa una disminución en los rendimientos. Por el contrario, han mostrado que ciertas densidades poblacionales de polilla pueden incluso incrementar las cosechas.

Los resultados de Poveda *y col.* (2010) señalan que las densidades poblacionales asociadas a porcentajes de papas “dañadas” (*i.e.*, con larvas de la polilla) entre 11% y 50% no producen diferencias estadísticamente

significativas en los rendimientos, en comparación con el caso 0% de papas dañadas. Mientras que porcentajes de papas dañadas entre 1% a 20% en realidad incrementan los rendimientos de la cosecha (los duplican). La explicación de este interesante fenómeno es que las plantas compensan las papas dañadas aumentando el número y tamaño de papas “sanas”. Lo primero que este ejemplo nos muestra es el sinsentido que en este caso significa un esquema predeterminado (*i.e.*, calendario) de uso de insecticidas. Pero lo que aquí realmente queremos señalar, es que la relación entre la planta y el insecto depende de la densidad de polillas.

En el marco de los sistemas clásicos tipo Lotka-Volterra, esto significaría que los términos (α_{ij}) que determinan la intensidad y el tipo de interacción, no son constantes. Entonces, una alternativa es aplicar una función sobre α_{ij} , de manera que su magnitud y su signo puedan variar dependiendo del valor de otras variables (Hernandez, 1998; Hernandez y Barradas, 2003). Por ejemplo, si tanto los factores que aumentan o disminuyen la intensidad de la interacción varían con las densidades poblacionales de las especies involucradas, el balance de éstos podría ser expresado por una función $\alpha_{ij}(N_j)$ denso-dependiente (la cual podría incluso cambiar de signo). Dos ejemplos de posibles funciones $\alpha_{ij}(N_j)$ se presentan en la Figura 2.

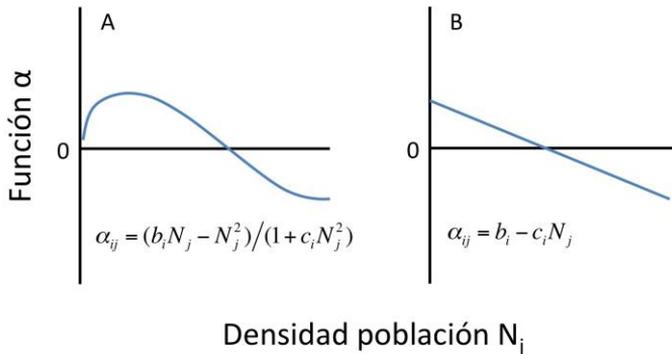


Figura 2. Funciones de Interacción Condicional. (A) función cuadrática. (B) función lineal decreciente (modificada de Hernandez y Barradas, 2003).

Cada función α_{ij} se puede construir *ad hoc* tomando en cuenta variables y parámetros relevantes en el comportamiento de la asociación. Por lo tanto, el tipo de interacción que observamos en un momento dado entre dos especies, podría ser no más que una fotografía en un continuo. De esta manera, el tipo de relación observada en un momento específico,

es el resultado de los valores particulares de las variables y parámetros que afectan la interacción para ese instante de tiempo. La introducción de interacciones denso-dependientes en las ecuaciones LVG, permite evaluar el conjunto entero de interacciones en una comunidad. Por ejemplo, en un caso en el cual todas las interacciones estén reguladas por una función no lineal cuadrática con saturación como la mostrada en la Figura 2A, la ecuación genérica de la variación en el tiempo en la densidad de la especie i (ecuación 1) tendría la siguiente forma:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} + r_i N_{i,t} + \frac{r_i N_{i,t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j,t} \left(\frac{b_i N_{j,t} - c_i N_{j,t}^2}{1 + d_i N_{j,t}^2} \right) \quad (2)$$

donde, b_i , c_i y d_i son parámetros de forma. En esta ecuación el valor de la intensidad de la interacción en un momento dado, está determinado por los valores de la densidad poblacional de las especies j en ese momento. La forma particular de esta función de interacción α_{ij} , hace que la interacción sea positiva para la especie i a densidades bajas de N_j . Luego, si N_j se incrementa la interacción se hace más intensa (más positiva), para posteriormente disminuir en intensidad, pasar por cero, y cambiar de signo, aumentando en intensidad negativamente hacia un valor constante (ver Figura 2A).

Por su parte, en el caso en que todas las interacciones estén reguladas por una función lineal decreciente como la mostrada en la Figura 2B, tendríamos la siguiente expresión:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} + r_i N_{i,t} + \frac{r_i N_{i,t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j,t} (e_i - f_i N_j) \quad (3)$$

donde, e_i y f_i son parámetros de la ecuación de una recta. En este caso, la estructura particular de esta función de interacción α_{ij} , hace que la interacción sea positiva a densidades bajas de N_j , pero a medida que la densidad N_j aumenta, la intensidad de la interacción decae linealmente, pasa por cero y luego cambia de signo, aumentando en intensidad pero negativamente (ver Figura 2B).

Mediante el uso de estas expresiones (ecuaciones 1, 2 y 3), aquí se evalúan numéricamente las dinámicas de los sistemas asociados al monocultivo y al Conuco. Para cada tipo de agroecosistema (*i.e.*, monocultivo y Conuco) se exploran los casos en que todas las interacciones son fijas, condicionales no lineales cuadráticas o condicionales lineales decrecientes. En específico, se evaluaron 6 escenarios de simulación diferentes:

- (1) Conuco con interacciones fijas.
- (2) Conuco con interacciones condicionales no lineales cuadráticas.
- (3) Conuco con interacciones condicionales lineales decrecientes.
- (4) Monocultivo con interacciones fijas.
- (5) Monocultivo con interacciones condicionales no lineales cuadráticas.
- (6) Monocultivo con interacciones condicionales lineales decrecientes.

En todos los casos, los valores de los parámetros K , b , c , e , f fueron obtenidos al azar de una distribución uniforme acotada entre (1 y 100), (0,2 y 0,4), (0,1 y 0,4), (1,5 y 4), (0,2 y 0,4), respectivamente. El parámetro r es igual a 0,5, y d es igual a 2. Las densidades iniciales de cada especie fueron asignadas al azar tomándolas de una distribución uniforme acotada entre 1 y 100.

Se realizó una exploración preliminar de estos escenarios de simulación y se encontró que en el 100% de los casos, los sistemas en 100 iteraciones o menos, alcanzan algún tipo de comportamiento característico: a) extinción de todas las especies, b) incrementos geométricos en las densidades de todas las especies o c) las poblaciones alcanzan densidades de equilibrio y/o ciclos límites y/o comportamientos oscilatorios no periódicos acotados. Por esta razón, las simulaciones se ejecutaron por 120 iteraciones. Para cada escenario de simulación (*i.e.*, tipo de sistema y tipo de interacciones) se efectuaron 100 repeticiones.

En la Figura 3 se presentan ejemplos de las dinámicas obtenidas. Estos ejemplos muestran los comportamientos característicos obtenidos para cada uno de los escenarios de simulación (*i.e.*, los observados en el 100% de los casos para cada escenario). En la Figura 3 A, B y C se representan las diferentes versiones del monocultivo. En todas se observa un rápido incremento en las densidades poblacionales y posteriormente una caída hasta la extinción de todas las poblaciones presentes en el sistema. Una imagen metafórica para estos resultados es una situación de plaga, donde todas las especies que se alimentan del cultivo incrementan abruptamente sus densidades y luego de agotar el recurso se extinguen.

Es interesante señalar que la representación idealizada del monocultivo (*i.e.*, la red ecológica) genera dinámicas no persistentes (bajo los esquemas de modelaje y simulación aquí desarrollados), esto es, sistemas que no se prolongan en el tiempo, lo que es tanto como decir que no son sostenibles.

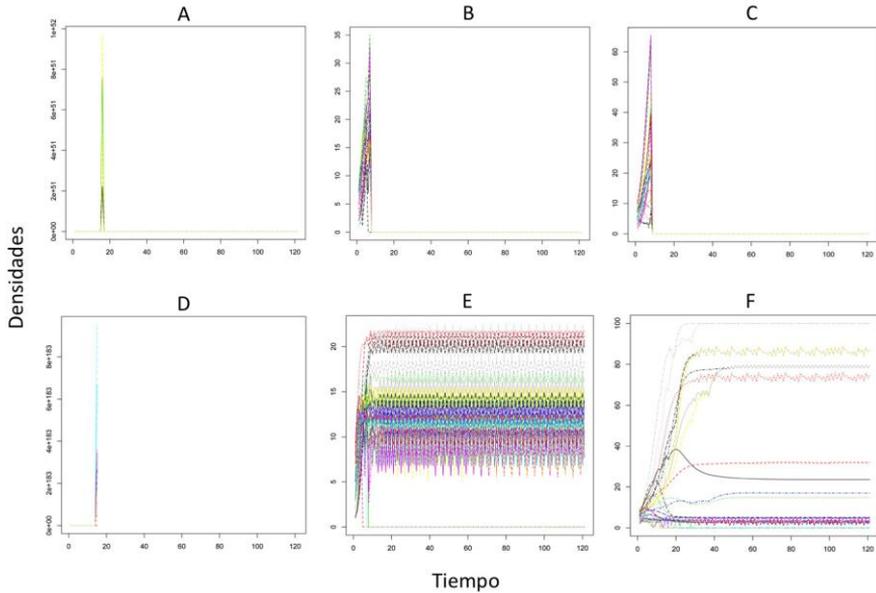


Figura 3. Ejemplos característicos de las dinámicas poblacionales asociadas a las redes de interacciones de los agroecosistemas. A, B y C: Monocultivo con interacciones fijas, condiciones lineales y condicionales cuadráticas (respectivamente). D, E y F: Conuco con interacciones fijas, condiciones lineales y condicionales cuadráticas (respectivamente).

Por su parte, las gráficas D, E y F de la Figura 3, representan Conucos con interacciones fijas en D y condicionales en E y F. Para el caso D, se observa un vertiginoso incremento de las densidades poblacionales (en efecto, éstas alcanzan valores tan altos que el entorno de programación utilizado los trata como infinitos y detiene las simulaciones). Vale la pena hacer un breve comentario sobre este resultado: dado que el Conuco presenta interacciones mutualistas (ver Figura 1B), el incremento en las densidades observado puede deberse a una posibilidad teórica mostrada por Vandermeer y Boucher (1978), según la cual en sistemas tipo Lotka-Volterra las interacciones mutualistas pueden generar aumentos infinitos en las densidades.

El mencionado incremento irrestricto en las densidades es a todas luces ecológicamente irreal, en este sentido son más interesantes los resultados mostrados en las gráficas E y F de la Figura 3. En estas se observan dinámicas persistentes que no involucran incrementos infinitos. En estos casos los sistemas se auto-regulan de forma que las densidades poblacionales se acotan entre unos valores dados. Esto nos muestra que, siempre y cuando se utilicen interacciones ecológicas condicionales, la imagen mental de los agricultores tradicionales Hiwis es sostenible en el sentido anteriormente mencionado (bajo los esquemas de modelaje y simulación aquí empleados).

MIGRACIONES, LA HUELLA DEL ESPACIO

En el ejemplo anterior se evalúa el efecto que tienen las topologías de interacciones sobre las densidades poblacionales; esto necesariamente involucra estudiar su manifestación en el transcurso del tiempo (*i.e.*, en series de tiempo). De esta manera se han conseguido resultados pertinentes, lo que nos indica que tal vez incluyendo otros aspectos, también se obtengan efectos interesantes. En este sentido, el espacio es un elemento que naturalmente surge como alternativa. De hecho, existe abundante evidencia empírica y teórica que muestra que la heterogeneidad espacial puede tener un importante efecto sobre la dinámica de las poblaciones locales (Aberg *y col.*, 1995; Gustafson y Gardner, 1996; Sisk *y col.*, 1997; Cantrell *y col.* 1998; Delin y Andren, 1999; Landis *y col.*, 2000; Vandermeer y Carvajal, 2001; Tejat *y col.*, 2002; Vandermeer y Perfecto, 2007; Alfonso *y col.*, 2009; Perfecto *y col.*, 2009; Rusch *y col.*, 2010; Griffon *y col.*, 2010; Fahrig *y col.*, 2011; Tscharrntke *y col.*, 2012; Fahrig, 2013; Griffon y Hernandez, 2014; Dufлот *y col.*, 2015; Fahrig *y col.*, 2015; Jonsson *y col.*, 2015; Rusch *y col.*, 2016). Por esta razón, en este trabajo se incluye también este factor.

Para mostrar el efecto del espacio es útil primero representar esquemáticamente la situación planteada, por ejemplo con la Figura 4. En este esquema, se presenta un conjunto de redes ecológicas (comunidades locales), que se encuentran relacionadas entre sí gracias a las migraciones de individuos de diversas especies. Formando de esta manera un meta-red de interacciones (compuesta por las redes locales y por la red de migraciones que las vinculan).

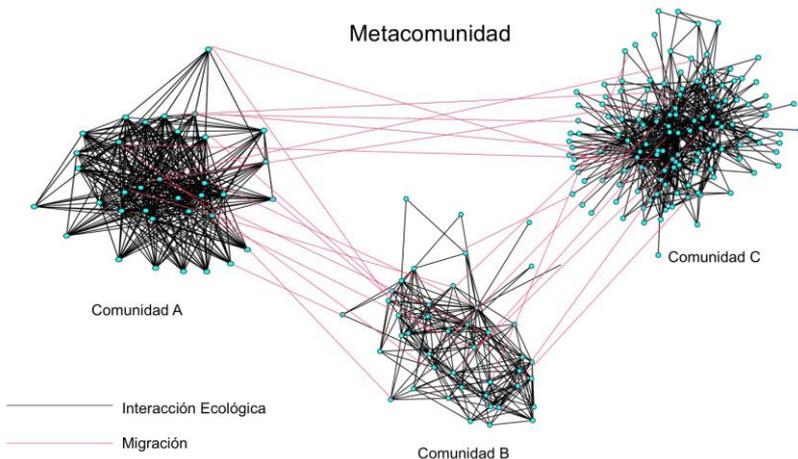


Figura 4. Meta-Red de Interacciones Ecológicas.

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 otras localidades (Hassell y col., 1991, Hernandez, 2008). Luego se repite de nuevo el primer paso, partiendo de los resultados obtenidos.

Los posibles patrones de migración a evaluar son muchos, aquí hemos 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. El sistema antes descrito puede ser representado con las siguientes ecuaciones:

$$N'_{i(g),t+1} = N_{i(g),t} + r_i N_{i(g),t} + \frac{r_i N_{i(g),t}}{K_i} \sum_{j=1}^n N_{j(g),t} \alpha_{ij(g)} \quad (4)$$

$$N_{i(g),t+1} = N'_{i(g),t+1} - \mu_{i(g)} N'_{i(g),t+1} + \frac{1}{c-1} \sum_{\substack{l=1 \\ l \neq g}}^c \mu_{i(l)} N'_{i(l),t+1} \quad (5)$$

En la ecuación 4, $N'_{i(g),t+1}$ representa la densidad de la especie i en la comunidad g en el tiempo $t+1$ antes de las migraciones. En esta ecuación, α_{ij} puede ser un parámetro o una función densodependiente del tipo presentado en las ecuaciones 2 y 3. En la ecuación 5, $N_{i(g),t+1}$ representa la densidad después de que ocurran los eventos de migración, c es el número de comunidades locales y $\mu_{i(k)}$ representa la fracción de individuos de la especie i en la comunidad g 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.

Se evaluaron 6 escenarios de simulación diferentes

- (1) Conuco con interacciones fijas, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.
- (2) Conuco con interacciones condicionales no lineales cuadráticas, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.
- (3) Conuco con interacciones condicionales lineales decrecientes, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.
- (4) Monocultivo con interacciones fijas, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.
- (5) Monocultivo con interacciones condicionales no lineales cuadráticas, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.
- (6) Monocultivo con interacciones condicionales lineales decrecientes, sistemas conformados por 2, 3, 4 y 5 comunidades locales.

En todos los casos las ecuaciones fueron parametrizadas de la manera descrita para los casos sin heterogeneidad espacial. Sin embargo, aquí existe un parámetro que no se considera en el ejemplo anterior: la tasa de migración (μ_i). Esta tasa en todos los casos es igual a 0,05. Para cada escenario de simulación (*i.e.*, tipo de sistema, tipo de interacciones y número de comunidades locales) se efectuaron 100 repeticiones.

Bajo estos nuevos escenarios de simulación se consiguen una interesante diversidad de resultados. En los casos donde las interacciones son fijas, se producen dinámicas cualitativamente iguales a las obtenidas sin heterogeneidad espacial, indistinguibles de las presentadas en la Figura 3 (para escenarios de simulación equivalentes). Por su parte, la combinación de interacciones condicionales y heterogeneidad espacial produce resultados diferentes a los observados en el ejemplo anterior. En el caso de los monocultivos con interacciones condicionales, el efecto de la incorporación de un entorno metacomunitario puede apreciarse en la Figura 5. En esta figura se presentan ejemplos de las dinámicas más frecuentemente obtenidas para cada tamaño de la metacomunidad (*i.e.*, número de comunidades locales involucradas).

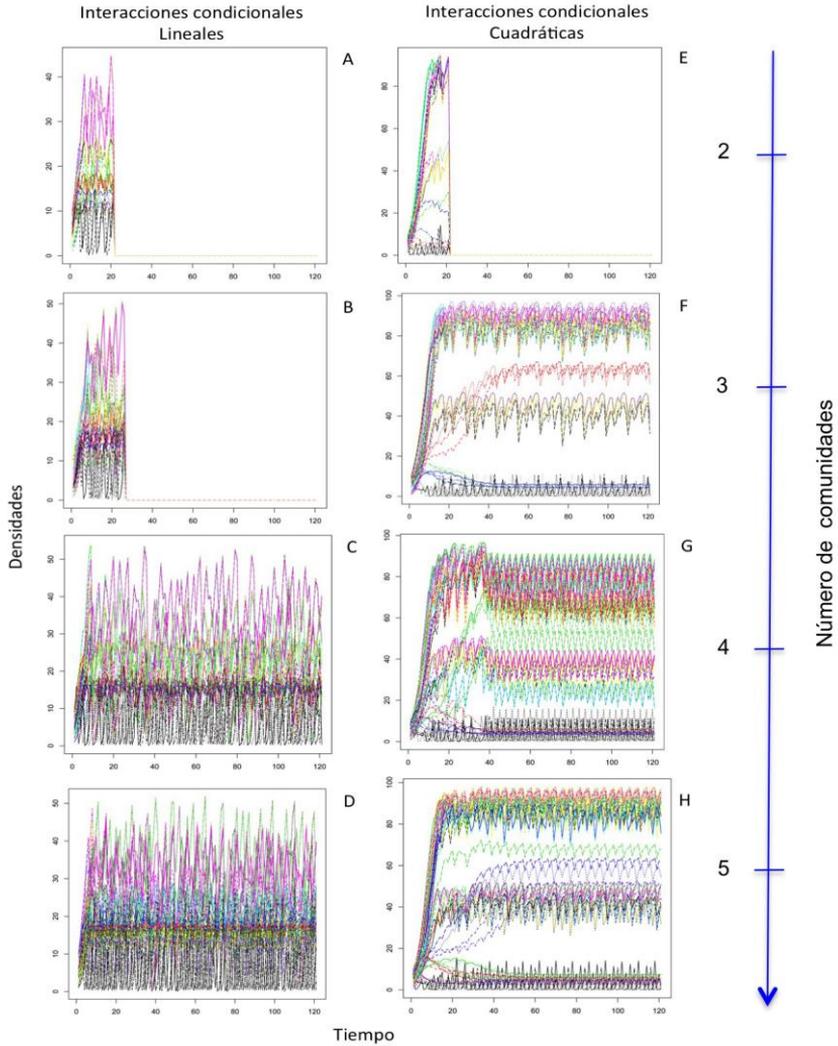


Figura 5. Efectos de la incorporación de heterogeneidad espacial en los modelos de monocultivo con interacciones condicionales. De arriba hacia abajo se incrementa el número de comunidades locales: 2, 3, 4 y 5. A, B, C y D: sistemas con interacciones condicionales lineales. E, F, G y H: sistemas con interacciones condicionales cuadráticas. Las gráficas muestran las dinámicas más frecuentemente obtenidas (ver Figura 6).

Un resumen de los resultados obtenidos con la incorporación de heterogeneidad espacial para los monocultivos con interacciones variables, se muestra en la Figura 6. En esta se observa que a medida que se incrementa el número de comunidades locales, también se incrementa la probabilidad de

obtener dinámicas persistentes acotadas. Es importante destacar que la obtención de dinámicas persistentes acotadas es el fin último del manejo ecológico de plagas (Griffon y Hernández, 2014), ya que de esta manera se impide, mediante mecanismos ecológicos (*i.e.*, interacciones entre poblaciones), que sucedan explosiones poblacionales (*i.e.*, situaciones de plagas).

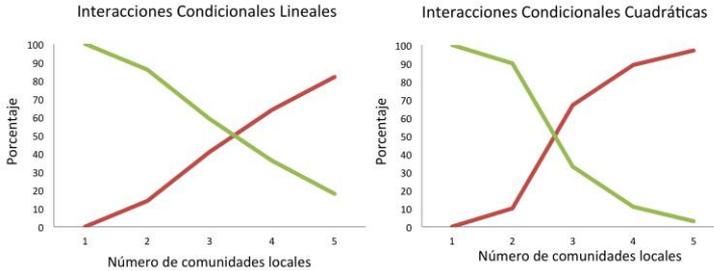


Figura 6. Relación entre el tamaño del entorno metacomunitario y el tipo de dinámica obtenida en los casos de monocultivos con interacciones condicionales. Izquierda: interacciones condicionales lineales. Derecha: interacciones condicionales cuadráticas. Curvas rojas: dinámicas persistentes acotadas. Curvas verdes: dinámicas no persistentes.

En el caso de los Conucos, la combinación de heterogeneidad espacial e interacciones condicionales también genera interesantes resultados. Para mostrarlos, primero hay que señalar que cuando no existe heterogeneidad espacial, en los Conucos con interacciones condicionales siempre se extinguen algunas poblaciones (ver Figura 3, casos E y F). En los entornos metacomunitarios esta situación se modifica y se encuentran casos en los cuales no hay extinciones de poblaciones. Este efecto puede apreciarse en la Figura 7, donde se muestra que el porcentaje de simulaciones en las que todas las poblaciones persisten con dinámicas acotadas (*i.e.*, no hay extinciones) aumenta en la medida que el entorno metacomunitario es mayor.

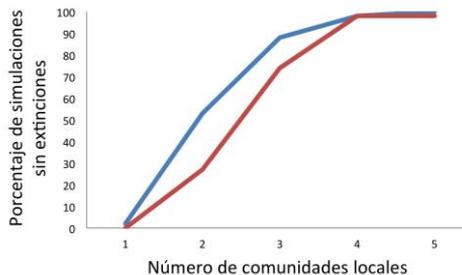


Figura 7. Relación entre el tamaño del entorno metacomunitario y el porcentaje de simulaciones en las que todas las poblaciones persisten con dinámicas acotadas (*i.e.*, no hay extinciones) para Conucos con interacciones condicionales. Curva azul: interacciones condicionales lineales. Curva Roja: interacciones condicionales cuadráticas.

¿DILEMAS SOCIALES? LA HUELLA DE LO HUMANO

El ejemplo estudiado anteriormente muestra claramente la importancia que la heterogeneidad espacial puede tener en las dinámicas poblacionales de los agroecosistemas. Estos resultados señalan (entre otras cosas) la necesidad de trascender el ámbito estrictamente predial y abordar la escala del paisaje en los análisis agroecológicos (León-Sicard, 2014). Por ejemplo, de acuerdo a esta evidencia, el éxito de un programa de manejo ecológico de plagas, puede depender de que se involucren (se enrolen *sensu* Latour, 1998) varios agricultores con sus respectivos predios.

En este caso el enrolamiento debe implicar la definición y ejecución de un conjunto de reglas, construidas de común acuerdo (Ostrom, 1990). Estas reglas estarían orientadas a estimular el establecimiento de dinámicas metacomunitarias y así inducir la auto-regulación de las densidades poblacionales en los agroecosistemas. Como ejemplos de algunos de los elementos que se podrían considerar en las reglas tenemos: no usar agrovenenos, para de esta manera facilitar el éxito de las migraciones entre los predios (Griffon y col., 2010), o establecer reservorios de vegetación en cada predio, para que sirvan como fuentes de controladores biológicos (Griffon y Hernandez, 2016).

Un problema importante a considerar, es que algunos aspectos asociados a estas reglas pueden ser difíciles de apreciar para los agricultores, puesto que involucran elementos que en gran medida son intangibles (*e.g.*, la meta-red de interacciones). Esto puede ser un elemento que desestime la participación. Sin embargo, el enrolamiento en el programa de acción es fundamental, ya que el éxito de cada uno de los programas particulares (en cada predio) de manejo de plagas, no solo depende de las interacciones que se dan dentro de los predios, sino también de las interacciones que se dan entre éstos mediante migraciones (*i.e.*, la meta-red).

De esta manera, la regulación de las densidades poblacionales se transforma en este caso, en un ejemplo de manejo de un recurso de uso compartido (*sensu* Ostrom y col., 1994). Sin embargo, existe la complicación de que el propio recurso de uso compartido puede ser intangible para los agricultores, razón por la cual el manejo del mismo puede ser complicado y desembocar en un dilema social (Ostrom y col., 1994). En efecto, la teoría clásica relativa al manejo de los recursos de uso compartido (Hardin, 1968) plantea que estas situaciones desembocan irremediabilmente en un mal manejo de los mismos y finalmente en su destrucción.

El ejemplo clásico de un dilema social de este tipo (Hardin, 1968), contempla el uso compartido de un pastizal por un grupo de ganaderos. Supongamos tres ganaderos X, Y y Z. Cada ganadero introduce al pastizal

su ganado y los beneficios, por ejemplo que obtiene el ganadero X (que denotaremos B_X), de la venta de su ganado son solo suyos, pero los costos (C) que ocasiona el ganado en el pastizal, los comparte con el resto de los ganaderos que lo utilizan. Estos costos C, son iguales a la suma de los costos ocasionados por los animales de cada ganadero ($C = C_X + C_Y + C_Z$). Así, de forma esquematizada, los pagos que recibe el ganadero X (que denotaremos P_X) por esta actividad son: $P_X = B_X - C/3$ (es decir, sus beneficios menos un tercio de los costos totales). El 3 que divide a la C en la expresión anterior, indica que los costos totales se reparten homogéneamente entre todos los ganaderos (sin tomar en cuenta sus posibles diferencias). Por lo tanto, si $B_X > C/3$, está en la racionalidad económica del ganadero X introducir en el pastizal todo el ganado que le sea posible. Ahora, esta misma lógica aplica a los ganaderos Y y Z, por lo que Hardin señala que esto irremediamente conduce a la sobreexplotación del recurso de uso compartido, situación que llamó: la Tragedia de los Comunes.

Como alternativa, Hardin planteó la lotificación del pastizal compartido, es decir, su privatización. De esta manera se internaliza la totalidad de los costos de cada ganadero en su función de pagos (*i.e.*, $P_X = B_X - C_X$) y según el autor de esta forma se evitaría la sobreexplotación del recurso, ahora privatizado. Hardin también señala (de pasada) que existe otra opción; el establecimiento de normas de uso del recurso por un agente externo (*i.e.*, su estatización).

Hardin planteó que la Tragedia de los Comunes puede ser entendida como una forma del Dilema del Prisionero, y que por lo tanto puede ser modelada de esta manera. Es decir, como una situación en la cual un conjunto de personas (jugadores, en la jerga de la Teoría de Juegos) actúan de una manera tal que obtienen como resultado de sus acciones un conjunto de pagos que es inferior a otro posible (llamado Pareto Superior). Sin embargo, debido a la configuración de estímulos que los jugadores perciben, el sistema los conduce “inevitablemente” al conjunto de pagos inferior (llamado Pareto Inferior), que es en efecto un equilibrio estable del sistema (Equilibrio de Nash). Esta situación es ilustrada en la Figura 8, en la que se aprecia que existen dos jugadores (1 y 2) y que ambos pueden elegir entre dos estrategias (delatar o no delatar). Los diferentes pagos que los jugadores reciben de la ejecución de las estrategias están representados por los números que aparecen en cada una de las celdas de la rejilla gris. En las celdas, el número que antecede a la coma, representa el pago del jugador 1, el posterior representa el pago del jugador 2.

En la lógica de la Teoría de Juegos, cada jugador, antes de decidir cuál estrategia escoge, piensa primero en cual pudiera ser la estrategia tomada por el otro jugador. En el caso del Jugador 1, si el jugador 2 decide No Delatar (primera columna de la rejilla gris, en la Figura 8), él obtendría un pago de 3 si decide no delatar, mientras que si decide delatar su pago sería

de 4. Razón por la cual se decide por esta última estrategia, de aquí el punto rojo que aparece debajo del 4 en la celda inferior izquierda de la rejilla (Figura 8). Aplicando este modo de razonar para cada uno de los jugadores ante cada una de las opciones de su contraparte, se obtiene la configuración de puntos rojos que aparece en la Figura 8. Se aprecia en la figura que las decisiones de ambos jugadores coinciden en la celda inferior derecha (*i.e.*, la combinación de estrategias: Delatar, Delatar). Esto representa un punto en el cual las funciones de respuesta de ambos jugadores se igualan y por lo tanto es un equilibrio (de Nash) del sistema. En este caso, es una situación en la cual ambos jugadores, debido a la configuración de estímulos que perciben (los pagos) irremediamente actúan de manera individualista y son conducidos de esta forma a un Pareto Inferior. Lo que es una situación análoga a la descrita en el ejemplo del pastizal compartido.

		Jugador 2	
		No Delatar	Delatar
Jugador 1	No Delatar	3,3	1,4 ●
	Delatar	4,1 ●	2,2 ● ●

Figura 8. Dilema del Prisionero. En el juego participan dos jugadores, cada uno con dos posibles estrategias (no delatar, delatar) entre las cuales elegir. De la combinación de elecciones hecha por ambos se desprenden los pagos que reciben los jugadores. Los pagos están representados por los números que aparecen en las celdas. En cada celda el número que antecede a la coma representa el pago del jugador 1, el posterior a la coma es el pago del jugador 2. Los pagos representan los beneficios que reciben los jugadores como fruto de sus elecciones de estrategia. Los puntos rojos debajo de algunos números representan las estrategias escogidas por cada jugador (ante la posibilidad de que el otro jugador haga una elección particular). En su formulación original, el juego modela una situación en la cual dos delincuentes son aprehendidos por la policía y se le ofrece a cada uno por separado (y sin la posibilidad de

comunicarse con el otro) la oportunidad de delatar a su compañero a cambio de ciertos beneficios (representados por pagos). Debido a la configuración de pagos (estímulos) los delincuentes siempre delatan a sus compañeros, alcanzándose un equilibrio en el cual ambos jugadores deciden delatar (y por lo tanto cada uno obtiene un pago igual a 2). Esto, a pesar de que si ambos decidieran no delatar conseguirían un mejor pago (igual 3 para cada uno).

Bajo este esquema son pocas las esperanzas de que un conjunto de agricultores se coordinen y cooperen, por lo que es difícil que se genere una dinámica meta-comunitaria entre sus predios que les permita en conjunto desarrollar un programa de manejo ecológico de plagas exitoso. Sin embargo, el Dilema del Prisionero no es el único modelo posible para esta situación (Ostron *y col.*, 1994). El resultado obtenido en el Dilema del Prisionero no se debe a una determinación infranqueable del ser humano, en realidad se debe a cómo perciben los jugadores la configuración de estímulos del sistema. Esto, evidentemente tiene un componente subjetivo importante, que ciertamente puede cambiar por diversos motivos. Por ejemplo, la situación es diferente si la configuración de estímulos percibida

por los jugadores cambia a la presentada en la Figura 9. En este nuevo contexto existen dos equilibrios de Nash y uno de ellos es en efecto un Pareto Superior (*i.e.*, combinación de estrategias: colaborar, colaborar).

		Jugador 2	
		Colaborar	No Colaborar
Jugador 1	Colaborar	4,4 ● ●	0,3
	No Colaborar	3,0	3,3 ● ●

Figura 9. Juego de la cacería de ciervos. El juego en su formulación original describe una situación en la cual dos cazadores pueden escoger entre dos presas: liebres o ciervos. Las liebres pueden ser cazadas por cada uno de manera individual, pero para cazar los ciervos es necesario que ambos cooperen. El juego presenta dos equilibrios (cooperar, cooperar y no cooperar, no cooperar). Un equilibrio es estrictamente superior al otro (involucra mejores pagos para ambos jugadores). Cuál equilibrio es obtenido en este juego depende de la posibilidad que tengan los jugadores de comunicarse y coordinar sus acciones.

En este nuevo juego, para alcanzar el Pareto Superior, es necesario que los jugadores (en nuestro caso agricultores) se coordinen (ver Figura 9), para lo cual es a su vez indispensable que se comuniquen (es decir, que interactúen). De esta manera, en un contexto completamente diferente (en este caso social), se hace evidente de nuevo la importancia de las interacciones. En el juego representado en la Figura 9, cuando ambos jugadores ejecutan la estrategia colaborar/colaborar obtienen los mayores pagos posibles. Ahora, estos pagos pueden expresarse en cantidades concretas como montos en dinero o kilogramos de cosecha, pero también pueden estar asociados a aspectos menos tangibles. Por ejemplo, entre los pagos asociados a una cierta estrategia pueden figurar aspectos relacionados al prestigio dentro de un grupo (Ostron, 1990), como pudiera ser la protección del ambiente común o el empleo de técnicas novedosas y efectivas (Altieri, 1991; Toledo, 2002). En efecto, en muchos casos el pago está asociado a elementos éticos y/o estéticos altamente valorados por aquellas personas que suscriben estas estrategias (Ostron, 1990).

El argumento, en extremo teórico, que se ha desarrollado en este último ejemplo, en realidad se encuentra avalado por una abrumadora cantidad de evidencia empírica (Ostron, 1990). Es particularmente interesante resaltar que en contextos agrícolas, la adopción de nuevas técnicas ecológicas está en gran medida determinada por las interacciones locales entre los agricultores, por ejemplo entre vecinos (Álvarez-Cuello y De Nóbrega, 2017). Estas interacciones son, de hecho, la explicación que se ha propuesto para el gran éxito de la aproximación a la innovación rural conocida como Metodología de Campesino a Campesino (Sevilla-Gúzman *y col.*, 1996; PIDAASSA, 2006; Machín *y col.*, 2010; Altieri y Toledo, 2011). El éxito de esta metodología muestra que las percepciones

que tienen los agricultores sobre sus posibilidades pueden cambiar, transformándose de esta manera también la configuración de estímulos que perciben a la hora de establecer sus estrategias.

Es importante mencionar que es común que los agricultores no perciban las estrategias de manejo agroecológicas como alternativas reales (Hecht, 1997; Holt-Giménez, 2008). Esto se debe en gran medida, a que la agricultura convencional (*i.e.*, de Revolución Verde) ha experimentado un proceso de “cajanegrización” (Latour, 2007). Es decir, este tipo de agricultura, como producto de su propio éxito, ha pasado a ser (en la subjetividad de los agricultores) la única forma eficiente de realizar la actividad. Por lo que ha dejado de ser cuestionable y se ha naturalizado hasta el punto que los agricultores no se preguntan cómo funciona. De esta manera la técnica se ha transformado en una caja negra. Sin embargo, en estos casos es posible, mediante la interacción con personas consideradas como interlocutores válidos, que se produzca primero un cuestionamiento a los contenidos de las cajas negras y luego un ensayo con alternativas a éstas (PIDAASSA, 2006; Holt-Giménez, 2008). Al parecer, para que este cuestionamiento ocurra, el factor fundamental es que los agricultores reconozcan al interlocutor como su igual (*e.g.*, un miembro de su comunidad, otro agricultor de características similares a las suyas) (PIDAASSA, 2006).

Así, mediante un tipo particular de interacción social, se pueden dar las condiciones para que las comunidades ecológicas asociadas a los predios de los agricultores interactúen (mediante migraciones) y que de esta manera, se generen dinámicas poblacionales acotadas en cada predio. Vemos entonces, en el conjunto de ejemplos discutidos, cómo las interacciones (de diferentes naturalezas y a diferentes escalas) son, desde lo micro hasta lo macro, fundamentales para la agroecología.

TEORÍA DEL ACTOR-RED

“Lo macro, no se encuentra encima ni debajo de las interacciones, sino agregado a ellas como otra de sus conexiones alimentándolas y alimentándose de ellas”
(Latour, 2008)

En los ejemplos discutidos se hace evidente que las interacciones son un elemento central en la agroecología. También se ha mostrado que las múltiples interacciones que se dan en un agroecosistema no pueden circunscribirse sólo al campo de la ecología, éstas son mucho más amplias e involucran tanto a elementos no-humanos (insectos, plantas, instituciones), como humanos (agricultores, consumidores). En tal sentido, si se pretende analizar la heterogeneidad de elementos que están involucrados en estos sistemas, se requiere de un marco analítico que

otorgue importancia a las asociaciones que se dan entre humanos y no-humanos. Un marco que cumple con esta condición es la Teoría del Actor-Red (TAR). Esta teoría sociológica contemporánea, cuyo principal exponente es Bruno Latour (2001, 2007 y 2008), brinda un enfoque que permite, por ejemplo, analizar las interacciones discutidas en este trabajo en una manera que sobrepasa lo meramente ecológico o social. De hecho, esta perspectiva ha sido utilizada como marco de referencia en trabajos académicos relacionados a la agricultura que trascienden las divisiones creadas entre el ámbito social y el ecológico: Gareau (2012), Fitz-Simmons y Goodman (2005), Barnett (2012), Romero (2015) y Fernández-Navas (2016).

Ahora bien, cuáles son los planteamientos de la Teoría del Actor-Red que nos hacen considerarla como un marco idóneo para el análisis de las interacciones en la agricultura. En primer lugar, esta teoría rompe con planteamientos dicotómicos que son estructurales al pensamiento de la modernidad, como por ejemplo, la separación naturaleza/sociedad. Para Latour (2008) tal separación epistemológica es artificial, dado que la naturaleza no es algo que se encuentra ajeno o en una esfera aparte de lo social, sino que sociedad y naturaleza están en continua interacción. La propuesta de la TAR brinda la misma importancia a los elementos o entidades no-humanas que a los humanos, tratando así de disolver jerarquías y asimetrías en la relación naturaleza/sociedad.

En esta teoría, se considera que la capacidad de agencia no se limita a los seres humanos (como suele ser el caso en las teorías sociales clásicas). La razón de ser de esta propuesta (en apariencia radical) queda clara si consideramos, por ejemplo, que tanto un campesino como una población de insectos, tienen capacidad de incidir o afectar la dinámica de un agroecosistema y a su vez, a otros grupos humanos que se benefician del mismo, como por ejemplo los consumidores. En esta teoría se denomina actor (o actante en el caso de no-humanos) a toda entidad con capacidad de agencia en el fenómeno estudiado y se considera que estas se entrelazan formando redes de interacciones en constante transformación.

Este enfoque nos lleva a considerar que, por ejemplo, entidades que no son sociales en el sentido sociológico tradicional, como una población de insectos, forma parte de lo colectivo. Este último término, en el ámbito de la TAR, alude a elementos humanos y no-humanos que interactúan. En este sentido, Latour (1998) señala que “Nunca nos enfrentamos a objetos o relaciones sociales, nos enfrentamos a cadenas de asociaciones de humanos y no-humanos”. En un agroecosistema existen interacciones en muchos niveles, por ejemplo: insectos-plantas, insectos-insectos, insecto-planta-agricultor, insectos de un predio-insectos de otro predio, agricultor-agricultor, insecto-agricultor-mercado-consumidor. Lo que se quiere resaltar, es que en estos sistemas siempre hay elementos tanto humanos como no-humanos que se relacionan.

El análisis de sistemas agroecológicos con el enfoque de la Teoría del Actor-Red permite ir más allá del estudio estrictamente ecológico (*e.g.*, interacciones entre poblaciones de especies) o estrictamente social (*e.g.*, creencias y prácticas de los agricultores). En este marco epistemológico todos estos aspectos están relacionados y forman parte de un colectivo, en el sentido ya mencionado que la teoría da a la palabra. Pero para realizar este tipo de análisis, no sólo es necesario derribar las dicotomías entre naturaleza/sociedad, sino también traspasar la dualidad entre lo micro/macro. La idea no es quedarse enfocado en un solo un tipo de interacción micro (insecto-insecto) o en una macro (agricultor-sistema alimentario) sino intentar hacer visibles otras asociaciones, e ir conectándolas a su vez con otras. En este sentido, no hay nivel micro o macro, simplemente elementos que pueden conectarse y que se retroalimentan mutuamente (Latour, 2008). Esto representa un elemento conceptual básico, indispensable para el abordaje teórico de cualquier situación real, dado que no hay componentes aislados, en jerarquías inconexas en la agroecología.

Como ya se ha discutido, la agricultura tiene una dimensión subjetiva, en la cual los agricultores perciben y representan de determinada manera la naturaleza. Se ha mostrado que existen diferencias importantes entre las representaciones (*e.g.*, las redes ecológicas) de un monocultivo y un Conuco. Estas diferencias, en una importante medida, reproducen (son un correlato) de las diferencias que existen entre las culturas (significaciones y representaciones) de las personas cuyas cosmovisiones las redes reflejan (Romero, 2015). En este sentido, en la Teoría del Actor-Red la naturaleza no se ubica externa a la cultura, sino que forma parte integral de ésta (Latour, 2007) y las diferencias (cualitativas) identificadas entre las redes aquí discutidas son una expresión clara de esto.

En la Teoría del Actor-Red se plantea que existen naturalezas-culturas, por lo que se consideran distintas representaciones de la naturaleza en la medida en que existen culturas diferentes (Latour, 2007). Es importante señalar que, aunque esta dupla naturaleza-cultura es propia a todos los grupos humanos, la forma y la importancia que se les asignan a los elementos no-humanos en éstas son diferentes. Por ejemplo, en un monocultivo, el agricultor típicamente otorga más importancia a los elementos instrumentales de la actividad (*i.e.*, técnicos) y sus motivos están claramente relacionados a la obtención de beneficios económicos (es decir, elementos vinculados a la dimensión humano-social de la actividad), mientras que esto no es necesariamente así para un agricultor tradicional indígena.

Finalmente, como nuestros resultados señalan, para que un programa de manejo ecológico de plagas sea exitoso, puede ser necesario que en el mismo se involucren un conjunto de agricultores. Esta situación, en el contexto de la Teoría del Actor-Red, puede ser entendida como la

elaboración y ejecución de un programa de acción (Latour, 1998). Para lograr que este programa de acción tenga éxito, se requiere realizar un proceso de enrolamiento, lo que consiste en lograr la incorporación de otros actores al programa (Pacheco, 2013). Para esto, en el caso que aquí se ha mostrado, puede ser necesario hacer tangible a los agricultores la existencia del recurso de uso compartido (la meta-red de interacciones). Para lograr este objetivo se pueden utilizar diversas aproximaciones. Una particularmente interesante, es hacer explícitos mediante un juego de rol, los posibles efectos de los diferentes manejos que se hagan del recurso de uso compartido (García-Barrios *y col.*, 2009; 2011). En estos juegos se hacen evidentes los resultados a largo plazo que surgen de la ejecución de diferentes estrategias por parte de los agricultores (jugadores). En particular, estos juegos están diseñados para hacer visibles los beneficios que la coordinación puede traer. De esta manera, mediante una aproximación lúdica, se puede estimular el enrolamiento de los miembros de la comunidad en el programa de acción.

CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se ha mostrado que las imágenes mentales que tienen los agricultores indígenas Hiwis, sobre las interacciones ecológicas en sus sistemas tradicionales de cultivo, son más diversas (en términos tipo, equidad y número) que las imágenes que tienen los ingenieros agrónomos sobre el monocultivo de maíz. Estas representaciones revelan subjetividades contrastantes sobre el funcionamiento de estos sistemas y sobre el papel que juega el ser humano en éstos. En este sentido, las simulaciones de las dinámicas poblacionales asociadas a estas imágenes mentales, muestran que para el caso de los Conucos, en términos generales (considerando interacciones condicionales), se obtienen dinámicas complejas pero acotadas. De esta manera, la topología de integraciones asociada a este sistema de cultivo produce la autorregulación de las densidades poblacionales, impidiendo de esta manera que surjan problemas de plagas. Por el contrario, en el monocultivo la configuración de interacciones estimula la ocurrencia de explosiones poblacionales. Se hace evidente (en las representaciones aquí evaluadas) que uno de estos sistemas puede funcionar sin la intervención constante del ser humano (genera dinámicas persistentes acotadas), mientras que el otro, para mantenerse en el tiempo necesita de su constante intervención, en la forma de aplicaciones de pesticidas que regulen las densidades de las especies que se alimentan del monocultivo.

La configuración de interacciones ecológicas del Conuco estudiado, es seguramente el resultado de un prolongado proceso de co-evolución que ha ajustado este sistema a las particularidades del entorno en el cual se encuentra (Griffon y Hernandez, 2014), así como también, de un proceso gradual de comprensión por parte del ser humano de este entorno.

Lamentablemente, tomando en cuenta el carácter profundamente idiosincrático de la agricultura (*i.e.*, la existencia de atributos profundamente singulares que diferencian sus características de localidad en localidad), no existen razones para creer que este sistema (tal cual lo realizan los Hiwis) funcione de igual manera en otras condiciones. Sin embargo, existen elementos cualitativos generales, que pudieran ser extrapolados. Tal vez el más importante de éstos sea la Diversidad de Interacciones. En este trabajo se ha mostrado que dos sistemas pueden tener igual número de especies y sin embargo tener Diversidad de Interacciones muy diferentes. En este sentido, en los programas de manejo ecológico de plagas, no basta con simplemente incrementar la riqueza de especies en los sistemas, sino que es aún más importante incrementar la Diversidad de Interacciones en éstos (de manera que éstas reproduzcan la estructura de los ecosistemas naturales).

Dado que la agricultura es una actividad realizada por seres humanos, no se puede dejar de considerar cómo afectan las subjetividades a esta actividad. En este sentido, son característicos a las personas que realizan esta actividad comportamientos atávicos y conservadores (Bartra, 2010), que pueden en algunos casos manifestarse en actitudes opuestas al cambio. En este sentido, el proceso de cajanegrización que ha experimentado la agricultura de Revolución Verde, potencia estas actitudes y dificulta la introducción de innovaciones agroecológicas. Por lo que realizar modificaciones drásticas en los sistemas de cultivo (*e.g.*, paso de monocultivos a sistemas multi-diversos) no son necesariamente viables. En este escenario, es más factible la introducción de modificaciones paulatinas, como por ejemplo, las estrategias de sustitución de insumos (*i.e.*, cambiar insumos tóxicos por biológicos). Nuestros resultados muestran que, gracias a la migración entre predios, facilitada en este caso por la ausencia de sustancias tóxicas (Griffon y col., 2010), se puede lograr acotar las dinámicas poblacionales en los sistemas locales (inclusive en sistemas con poca Diversidad de Interacciones, como un monocultivo de maíz). Es decir, lograr un manejo ecológico de plagas exitoso.

A pesar de que esta alternativa (*i.e.*, modificaciones paulatinas) puede ser más viable que una modificación radical del diseño de los predios, ésta no es necesariamente fácil de ejecutar. En los ejemplos tratados en este trabajo, se ha mostrado que el éxito de un programa de manejo ecológico de plagas, puede requerir que los agricultores perciban una configuración de estímulos (pagos) que los induzca a coordinar sus acciones. Esto, entre otras cosas, involucra abrir las cajas negras que existen en torno a la agricultura de Revolución Verde. En este sentido, la evidencia muestra que el factor clave para conseguir este objetivo es la interacción entre pares (Álvarez-Cuello y De Nóbrega, 2017).

Finalmente, en este trabajo se ha mostrado la importancia que tienen las interacciones en la agroecología, sean éstas, por ejemplo: ecológicas, espaciales o sociales. Evidentemente éstas interacciones forman partes de un conjunto que involucra elementos profundamente heterogéneos: humanos y no-humanos, subjetivos y fácticos, económicos y éticos, matemáticos y ancestrales. De esta manera, salta a la vista la necesidad de contar con un marco teórico lo suficiente amplio como para incorporar en un mismo análisis esta diversidad de entidades y factores. En nuestro parecer, una teoría que cumple con estos requisitos es la del Actor-Red. De hecho, la Teoría del Actor-Red ha brindado el marco sobre el cual se concibió, diseñó y estructuró el presente trabajo. Aquí el objetivo ha sido hacer explícitos en los ejemplos, los rastros, huellas, trazos que dejan las interacciones entre los actores/actantes humanos y no-humanos.

AGRADECIMIENTOS

Le agradecemos a Maria Josefina Hernandez por su ayuda en la elaboración del modelo matemático empleado en las simulaciones. A Fernando Núñez y Pedro Martínez por suministrar valiosos datos de campo. A Jesús Alberto León por sus orientaciones en la interpretación de los modelos y resultados.

LITERATURA CITADA

- Aberg, J., G. Jansson, J. E.; Swenson y P. Angelstam, 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasia bonasia*) in isolated habitat fragments. *Oecologia* 103:265-269.
- Alfonzo, D., D. Griffon y M.J. Hernandez. 2009. Consecuencias del manejo agroecológico en la conservación de especies silvestres. *Revista Brasileira de Agroecología* 4:1960-1964.
- Allesina, S. y S. Tang, 2012. Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483:205-208.
- Altieri, M. y V. Toledo. 2011. The agroecological revolution in Latin America: rescuing nature, ensuring food sovereignty and empowering peasants. *Journal of Peasant Studies* 38: 587-612.
- Altieri, M. 1983. *Agroecología. Bases científicas para una agricultura sustentable*. Valparaíso. Ediciones CETAL, 338 pp.
- Altieri, M. A. 1991. ¿Por qué estudiar la agricultura tradicional? *CLADES* Número Especial 1.
- Altieri, M.A. y C.I. Nicholls. 2000. *Agroecología, teoría y práctica para una agricultura sustentable*. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, 250 pp.
- Álvarez-Cuello M.R y J.R. De Nóbrega. 2017. Caracterización del proceso de adopción y difusión de prácticas agroecológicas en la comunidad de agricultores de El Camino de Los Españoles (Parque Nacional Waraira Repano, Venezuela). *Acta Biologica Venezuelica*. 37: *En prensa*.
- Bao, T. y J.F. Addicott. 1998. Cheating in mutualism: defection of *Yucca baccata* against its yucca moths. *Ecology Letters* 1:155-159.

- Barkai, A. y C. McQuaid. 1988. Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. *Science* 242: 62-64.
- Barnett, B. 2012. Growing Knowledge: An evaluation of apprenticeships on small farms in western Washington. *Plenun* 1(1):1-11.
- Bartra, A. 2010. Campesindios. Aproximaciones a los campesinos de un continente colonizado. *Boletín de Antropología Americana* 248(44):5-24.
- Bersier, L.F. 2007. A history of the study of ecological networks. En: Képès, F. (editor). *Biological Networks. Complex Systems and Interdisciplinary Science*. 3. World Scientific, 365-421.
- Bronstein, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 214-217.
- Cantrell, R.S., C. Cosner y W.E. Fagan. 1998. Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *Journal of Mathematical Biology*, 37:491-533.
- Case, T.J. 1999. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford. Oxford University Press. 449 pp.
- Delin, A.E. y H. Andren. 1999. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology* 14: 67-72.
- Duflot, R., S. Aviron, A. Ernoult, L. Fahrig y F. Burel. 2015. Reconsidering the role of 'semi-natural habitat' in agricultural landscape biodiversity: a case study. *Ecological Research* 30: 75-83.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40: 1649-1663.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R. J. Fuller, I.C. Siram, G. M. Siriwardena y J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112.
- Fahrig, L., J. Girard, D. Duro, J. Pasher, A. Smith, S. Javorek, D. King, K. Freemark, S. Mitchell y L. Tischendorf. 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 200: 219-234.
- Fernández-Navas, M. 2016. La construcción social del maíz transgénicos: grupos sociales relevantes en Chihuahua. *Iconos Revistas de Ciencias Sociales* 54:27-48.
- Fitz-Simmons, M. y D. Goodman. 2005. Incorporating nature. Environmental narratives and the reproduction of food. En: *Remaking reality.nature at the millennium* (B. Braun y N. Castree Ed.) New York. Routledge. 193-219.
- García-Barrios, L., R García-Barrios, A. Waterman y J. Cruz-Morales. 2011. Social dilemmas and individual/group coordination strategies in a complex rural land-use game. *International Journal of the Commons* 5:364-387.
- García-Barrios, L., A. Waterman, R. García-Barrios, C. Brunel y J. Cruz- Morales. 2009. Sierra Springs: a generic table-top game adressing conflict and cooperation between stakeholders involved in managing land, forest and water in a subhumid tropical mountain watershed. En: ISAGA. *Learn to Game, Game to Learn*. ISBN 978-981-08-3769-3.
- Gareau, B. 2012. World Apart: A social theoretical exploration of local network, natural actors and practitioners of rural development in southern Honduras. *Sustainability* 4.
- Gliessman S. 1998. *Agroecology: Ecological Processes in Sustainable Agriculture*. Ann Arbor. Sleeping Bear Press. 359 pp.
- Griffon, D. 2008. Estimación de la biodiversidad en agroecología. *Agroecología* 3: 25-31.
- Griffon, D. 2009. Evaluación sistémica de agroecosistemas: El índice agroecológico. *Revista de la Sociedad Brasileira de Agroecologia* 4:1881-1885.
- Griffon, D., D. Alfonso y M.J. Hernandez. 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.
- Griffon, D. y M.D. Torres-Alruiz. 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. y M.J. Hernandez. 2014. Los ecosistemas no bailan sobre la punta de un alfiler: Consecuencias del espacio en el manejo ecológico de plagas. *Agroecología* 9:67-78.
- Griffon, D. y M. J. Hernandez. 2017. Reservorios de vegetación ¿cuántos? ¿cómo?. *Agronomía y ambiente* (en prensa).
- Gustafson, E.J. y R.H. Gardner, R. H. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77:94-107.
- Hardin, G. 1968. The Tragedy of the Commons. *Science*. 162 (3859):1243-1248.
- Hassell, M.P., H. N. Comins y R. M. May. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353:255-258.
- Hecht, S. 1997. La evolución del pensamiento agroecológico. En: *Agroecología: bases científicas para una agricultura sustentable* (Altieri, M. Ed.). Centro de investigación, educación y desarrollo. CIED - Secretariado rural Perú Bolivia.
- Herbert, F. 1965. *Dune*. Rochester. Chilton, 507 pp.
- Hernandez, M.J. 1998. Dynamics of transitions between population interactions: a nonlinear α -function defined. *Proceedings of the Royal Society B* 265:1433-1440.
- Hernandez, M.J. 2008. Spatiotemporal dynamics in variable population interactions with density-dependent interaction coefficients. *Ecological Modelling* 214:3-16.
- Hernandez, M.J. 2009. Disentangling nature, strength and stability issues in the characterization of population interactions. *Journal of Theoretical Biology* 261: 107-119.
- Hernandez, M.J. y I. Barradas. 2003. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *Journal of Mathematical Biology* 46:571-594.
- Holt-Giménez, E. 2008. *Campesino a campesino: Voces de Latinoamérica Movimiento Campesino para la Agricultura Sustentable*. Managua. SIMAS., 294 pp.
- Jonsson, M., C.S. Straub, R.K. Didham, H.L. Buckley, B.S. Case, R.J. Hale, C. Gratton, S.D. y S.D. Wratten. 2015. Experimental evidence that the effectiveness of conservation biological control depends on landscape complexity. *Journal of Applied Ecology* (disponible en línea).
- Kondoh, M. y A. Mougi. 2015. Interaction-type diversity hypothesis and interaction strength: the condition for the positive complexitystability effect to arise. *Population Ecology* 57:21-27.
- Landis, D.A., S.D. Wratten y G.M. Gurr. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175-201.
- Latour, B. 1998. De la mediación técnica: filosofía, sociología, genealogía. En: *Sociología Simétrica* (Domenech, M. y Tirado, F. J.). Barcelona. Gedisa. 302 pp.
- Latour, B. 2001. *La esperanza de Pandora. Ensayos sobre la realidad en los estudios de la ciencia*. Barcelona: Gedisa. 382 pp.
- Latour, B. 2007. *Nunca fuimos modernos*. Ensayo de antropología simétrica. Buenos Aires: Siglo XXI., 224 pp.
- Latour, B. 2008. *Reensamblar lo social: una introducción a la teoría del actor-red*. Buenos Aires. Manantial. 390 pp.
- León-Sicard, T.E. 2014. *Perspectiva ambiental de la agroecología La Ciencia de los Agroecosistemas*. Bogota, Kimpres Ltda. 413pp.

- Machín, B., A.M. Roque, D.R. Ávila y P.M. Rosset. 2010. *Revolución agroecológica: El Movimiento de Campesino a Campesino de la ANAP en Cuba*. La Habana. Oxfam. 80 pp.
- May, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton. Princeton University Press. 304 pp.
- Médiène, S., M. Valantin-Morison, J-P. Sarthou, S. de Tourdonnet, M. Gosme, M. Bertrand, J. Roger-Estrade, J-N. Aubertot, A. Rusch, N. Motisi, C. Pelosi y T. Doré. 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31:491-514.
- Montoya, J.M., S.L. Pimm y R.V. Sole. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442:259-264.
- Mougi, A. y M. Kondoh. 2012. Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science* 337:349-351
- Nagarjuna. 1995. *The Fundamental Wisdom of the Middle Way*. Oxford University Press. 400pp.
- Namba, T. 2015. Multi-faceted approaches toward unravelling complex ecological networks. *Population Ecology* 57:3-19.
- Odum, E.P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Londres. Saunders. 624 pp.
- Ostrom, E., R. Gardner y J. Walker. 1994. *Rules, Games, and Common Pool Resources*. Ann Arbor. University of Michigan Press. 292 pp.
- Ostrom, E. 1990. *Governing the Commons: The Evolution of Institutions for Collective Action*. Cambridge. Cambridge University Press. 280 pp.
- Pacheco, P. 2013. Sociología d la ciencia y semiótica.El esquema actancial en la teoría del actor-red y el programa constructivista. *Redes* 19(36):79-103.
- Perfecto, I., J. Vandermeer y A. Wright. 2009. *Nature's Matrix: Linking agriculture, conservation, and food sovereignty*. Londres. Earthscan, 241 pp.
- PIDAASSA. 2006. *Construyendo procesos De Campesino a Campesino*. San Isidro. Espigas. 150 pp.
- Poveda, K., M.I.G. Jimenez y A. Kessler. 2010. The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological Applications* 20:1787-1793.
- Romero, O. 2015. Estructura y dinámica de la relación entre actores humanos y no-humanos involucrados en la generación, producción y difusión de variedades de maíz en Colombia. Instituto de Estudios Ambientales IDEA. Universidad Nacional de Colombia.
- Rusch, A., R. Chaplin-Kramer, M.M. Gardiner, V. Hawro, J. Holland, D. Landis, C. Thies, T. Tscharnatke, W.W. Weisser, C. Winqvist, M. Woltz y R. Bommarco. 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 221:198-204.
- Rusch, A., M. Valantin-Morison, J.P. Sarthou y J.P. Roger-Estrade. 2010. Biological control of insect pests in agroecosystems: effects of crop management, farming systems and semi-natural habitats at the landscape scale. A review. *Advances in Agronomy* 109:219-260.
- Schmitt, R.J. y V. Holbrook, 2003. Mutualism can mediate competition and promote coexistence. *Ecology Letters* 6:898-902.
- Sevilla-Gúzman E., G. Gúzman-Casado, J. Morales J. 1996. La Acción Social Colectiva en Agroecología. *Agricultura Ecológica y Desarrollo Rural. II Congreso de la Sociedad Española de Agricultura Ecológica*. http://bah.ourproject.org/IMG/pdf/agroecologia_y_accion_social.pdf
- Sisk, T.D., Ehrlich, P.R. y N.M. Haddad. 1997. Bird assemblages in patchy woodlands: modeling the effects of edge and matrix habitats. *Ecological Applications* 7:1170-1180.
- Tejat, S., I. Teffan, A. Ruess y H. Carstent. 2002. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland

- landscape. *Ecological Applications* 12:354-363.
- Toledo, V. 2002. Agroecología, sustentabilidad y reforma agraria: la superioridad de la pequeña producción familiar. *Agroecología e Desenvolvimento Rural Sustentável* 3(2):27-36.
- Tscharntke, T., J.M. Tylianakis, T.A. Rand, R.K. Didham, L. Fahrig y P. Batáry, 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes – eight hypotheses. *Biological Reviews* 87:661-685.
- Vandermeer, J. y D.H. Boucher. 1978. Varieties of mutualistic interaction in population models. *Journal of Theoretical Biology* 74:549-558.
- Vandermeer, J. y R. Carvajal. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *American Naturalist* 158:211-220.
- Vandermeer, J. e I. Perfecto. 2007. The agricultural matrix and the future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21:274-277.
- Yan, C. y Z. Zhang. 2014. Specific non-monotonous interactions increase persistence of ecological networks. *Proceedings of the Royal Society B* 281:1-7.