



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFEECTO DEL MANEJO AGRÍCOLA EN LA
CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD A NIVEL
PAISAJÍSTICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

CECILIA GONZÁLEZ GONZÁLEZ



**DIRECTORA DE TESIS :
DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD
2015**

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Efecto del manejo agrícola en la conservación de la biodiversidad a nivel paisajístico

por

Cecilia González González

Tesis presentada para obtener el título de

Bióloga

en la

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

México, Ciudad Universitaria, 2015

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Mariana, por el camino recorrido y el que falta, por ser maestra y ser amiga. También a todo el grupo del laboratorio por hacer un ambiente ideal para trabajar, por las discusiones, el aprendizaje y las risas; por ser tropical.

Al molote agroecológico, porque mejor grupo no pude haber encontrado para pensar y repensar este trabajo, por la motivación para hacer ciencia en pie de lucha, por tener una pierna adentro y otra afuera.

A Checo y Esther por su paciencia infinita enseñándome a programar, porque sin ustedes esto no hubiera sido posible. A Fabián por su ayuda incondicional y su claridad con las matemáticas. A los tres por su amistad y sus enseñanzas dentro y fuera del aula.

A mis amigos. Los de toda la vida, porque crecer a su lado me ha hecho quien soy; porque son mi familia y mi hogar, montón de locos. A los de la facultad, por las buenas clases y salidas de campo compartidas, por hacer de la carrera una experiencia completa. A mis amigos de tantos proyectos y del seminario del Capital, porque aprender junto a ustedes ha sido un grato continuo en mi vida. A Aline, por el encerrón que nos dimos para terminar nuestras tesis.

También quiero agradecer a todos los maestros que han tocado profundamente mi vida. A los que moran las aulas: Tobyanne, Gerardo, Michel, Jara, Martha Juana, Chaos, Jeff y tantos más. A los que moran las milpas: Victoria, Carmen, Raquel, Reyna, Isabel, Yola, Ray, Heliodoro, Chico y muchos, muchísimos más.

Gracias también a mis padres, por todo lo que me han dado y enseñado, por permitirme ser quien soy.

Finalmente, quiero agradecer a la Universidad, al Instituto de Ecología y al C3 por la excelente formación que pusieron a mi alcance. También a los proyectos que nos brindaron el apoyo financiero para el invaluable aprendizaje en campo: PAPIIT-UNAM (IA200714; IN113013; IA202515), CONACyT (221341) y UC-Mexus (CN 13-636). A los miembros del jurado por tomarse el tiempo de leer y comentar este trabajo.

Investigación realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM <<IA202515>><<Diversidad agroecológica en evolución: del organismo al manejo y la cultura>>. Agradezco a la DGAPA-UNAM la beca recibida.

A mi abue.

Índice

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1 INDUSTRIALIZACIÓN DEL CAMPO	4
1.1.1 Efectos de la agroindustria sobre la salud y el ambiente.....	7
1.1.2 Dependencia y monopolio.....	9
1.1.3 Pérdida de diversidad alimentaria.....	13
1.1.4. Efectos de la agricultura industrializada sobre el hambre y la equidad.....	16
1.2 LA PROPUESTA AGROECOLÓGICA.....	20
1.3. EL CAMPO MEXICANO	25
1.4. LA MATRIZ AGROECOLÓGICA	31
1.5. TEORÍA DE METAPOBLACIONES EN EL CONTEXTO AGROECOLÓGICO	32
1.6 DOS HIPÓTESIS.....	37
1.7 MODELANDO LA MATRIZ.....	39
2. OBJETIVOS Y HIPÓTESIS.....	41
3. MÉTODOS.....	41
3.1. CONSTRUCCIÓN DEL MODELO	42
3.1.1. La comunidad biótica.....	42
3.1.2. Las interacciones tróficas.....	46
3.1.3. El paisaje.....	49
3.1.4. La intensificación agrícola en el paisaje.....	52
3.1.5. La migración.....	53
3.1.6. La mortalidad.....	55
3.2. IMPLEMENTACIÓN COMPUTACIONAL.....	56
3.2.1. Modelo experimental.....	56
3.2.2. Medidas de biomasa y biodiversidad.....	59
3.2.2.1. Tres definiciones de biodiversidad	59
3.2.2.2. Biomasa.....	63
3.2.2.3. Análisis estadístico.....	63
4. RESULTADOS.....	64
4.1. PRUEBAS DE CONTROL	64
4.2. PRUEBAS DE ACOPLAMIENTO DE LOS SISTEMAS A LA DINÁMICA ESPACIAL.....	67
4.3. CAMBIO EN LA BIODIVERSIDAD EN RELACIÓN A LA INTENSIFICACIÓN DEL PAISAJE. ESCENARIO CON 5% DE HÁBITAT.....	69
4.3.1. Riqueza de especies promedio.....	70
4.3.2. Gráficas del cambio en el número de comunidades con determinada riqueza absoluta.....	73
4.3.3. Cambios en el número efectivo de especies y el índice de Shannon	79
4.3.4. Cambio en el número de individuos (biomasa).....	79
4.4. CAMBIO EN LA BIODIVERSIDAD EN RELACIÓN A LA INTENSIFICACIÓN DEL PAISAJE. ESCENARIO CON 10% DE HÁBITAT.....	83
4.4.1. Riqueza de especies promedio.....	83
4.4.2. Gráficas del cambio en el número de comunidades con determinada riqueza absoluta.....	85
4.4.3. Cambio en el número de individuos (biomasa).....	91
4.5 RESUMEN DE LAS FUNCIONES AJUSTADAS DE CAMBIO EN LA RIQUEZA Y LA BIOMASA	93

4.6 PRUEBAS DE ROBUSTEZ.....	94
5. DISCUSIÓN	96
5.1. DISCUSIÓN DE LOS PRINCIPALES RESULTADOS DEL MODELO.....	96
5.1.1. <i>Comparación con el experimento control</i>	96
5.1.2. <i>Dinámica cualitativa de las comunidades modeladas con la ecuación de Lotka-Volterra generalizada (LVG)</i>	97
5.1.3. <i>Acoplamiento de la dinámica de las interacciones bióticas con la dinámica de migración a través de la matriz</i>	98
5.1.4. <i>Cambio de la riqueza y la suma de individuos en relación a la calidad del paisaje</i>	99
5.1.5. <i>Limitaciones de los índices de biodiversidad</i>	106
5.2. LIMITACIONES DEL ESTUDIO	109
5.2.1. <i>Modelado de la comunidad con la ecuación de Lotka-Volterra generalizada</i>	109
5.2.2. <i>Parámetros de difusión y probabilidad de muerte</i>	111
5.2.3. <i>No establecimiento de especies en la matriz agrícola</i>	112
5.3. COMPARACIÓN DE LAS TENDENCIAS CON OTRAS INVESTIGACIONES	112
5.4. IMPORTANCIA DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS EN EL MARCO DEL DESARROLLO AGRÍCOLA Y LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD.....	118
5.5. CONCLUSIÓN.....	120
6. LITERATURA CITADA	121

Resumen

En este trabajo se presenta un modelo computacional dinámico y espacialmente explícito realizado con el objetivo de analizar las relaciones entre dos procesos: los cambios en el manejo agrícola y la pérdida de biodiversidad, ambos en el nivel del paisaje. Este objetivo surge de la necesidad de pensar en conjunto las estrategias para satisfacer las necesidades alimentarias de la humanidad y para mantener la diversidad biológica, de la cual dependen la reproducción de la vida y de la cultura (Whitmann 2010, Chappel et al. 2013). Estas problemáticas suelen abordarse por separado y comúnmente de maneras que resultan contradictorias. En este contexto surge el debate *land-sharing / land-sparing*, que confronta dos estrategias opuestas respaldadas por diferentes tradiciones ecológicas (Fischer et al. 2008; Chapell et al. 2009; Phalan et al. 2011; Fischer et al. 2011). El *land-sparing* propone maximizar la producción mediante el uso centralizado y a gran escala de tierras, agua e insumos químicos, al tiempo que se reservan otros espacios para la conservación de la diversidad en un estado prístino. En cambio, el *land-sharing* propone integrar la agricultura y la conservación en paisajes heterogéneos mediante la práctica de estrategias de cultivo ecológicas (Fischer et al., 2008; Chapell et al. 2009; Phalan et al., 2011; Fischer et al. 2011). Cada propuesta puede identificarse con una curva de decaimiento de biodiversidad propia: la propuesta de *land-sparing* asume que la biodiversidad decae abruptamente con la actividad humana en un paisaje, mientras que el *land-sharing* supone que, en vista de que existen prácticas agrícolas basadas en el entendimiento de los procesos ecológicos y que buscan facilitarlos, entonces la curva con que decae la biodiversidad es poco pronunciada. A la luz de esto, el presente trabajo se vale de la teoría de metapoblaciones para investigar la forma de la curva con que decae la biodiversidad al tiempo que las actividades agrícolas disminuyen la calidad o permeabilidad de un paisaje. Se encuentra que la biodiversidad, medida como riqueza de especies, decae trazando una curva cóncava; es decir, una curva de pendiente poco pronunciada que apoya la propuesta de *land-sharing*. Por otro lado, se encuentra que la biomasa, medida indirectamente como la

suma total de individuos, decae de manera cualitativamente distinta, siendo su caída más abrupta, siguiendo una curva convexa. A diferencia de otros estudios que se han enfocado principalmente en la distribución y la cantidad de las actividades agrícolas en un paisaje (Chaplin-Kramer et al. 2015), este estudio se centra en las diferencias cualitativas entre distintos tipos de manejo agrícola, ya que más allá del patrón espacial con que se lleve a cabo la agricultura, las propuestas de *land-sparing* y *land-sharing* se distinguen por el tipo de prácticas agrícolas que las respaldan.

1. Introducción

El presente trabajo se ubica en el contexto de dos grandes retos a los que se enfrenta el mundo actual: la crisis alimentaria y la crisis de biodiversidad. Ambos problemas, apremiantes para la conservación de la vida en la Tierra como la conocemos, se han acelerado recientemente, y en particular a partir del siglo XX, sus efectos y amenazas ya no pudieron ser ignorados. Los dos temas han sido abordados de maneras distintas a través de los años, pero pareciera que hasta el día de hoy no hemos analizado qué tan relacionados están entre sí. En la mayoría de los casos, el trabajo de investigación, así como la aplicación de políticas y tecnologías, se han desarrollado de manera independiente y muchas veces contradictoria para ambos temas, no reconociéndose entre sí y creando un gran vacío teórico-práctico en lo que son dos caras de una misma moneda. Sin embargo, la historia no ha terminado. Cada vez más, organizaciones provenientes de diversos contextos (rurales, urbanos, académicos, políticos, etc.) han empezado a salir a la luz, luchando por construir marcos integrales y multidisciplinarios que den cuenta de las fuertes relaciones que hay entre la agricultura y la conservación de la biodiversidad. En este marco, el presente trabajo busca analizar una parte de dichas relaciones, particularmente aquella que corresponde a los efectos de la intensificación en el manejo agrícola sobre la dinámica de las comunidades bióticas que se encuentran distribuidas como parches o fragmentos a través del paisaje.

Por intensificación del manejo agrícola se hace referencia, siguiendo a Perfecto y colaboradores (Perfecto et al. 2009), a la transición gradual desde ecosistemas con una alta biodiversidad planeada (el conjunto de seres vivos que el agricultor ha decidido manejar activamente en un sistema) en un manejo “tradicional”, hacia ecosistemas con una baja biodiversidad planeada y un estilo de manejo industrial, lo cual debido a la ecología de los agroecosistemas¹, inevitablemente incluye el uso de

¹El término agroecosistema ha sido entendido de diversas maneras. Gliessman (2015) lo define como un sitio de producción agrícola entendido como un ecosistema. El concepto provee un marco para analizar desde la teoría de sistemas la producción agrícola, tomando en cuenta sus componentes de entrada, salida y

agroquímicos que buscan sustituir las funciones de la parte de la biodiversidad que fue eliminada; así como compensar el agotamiento de nutrientes que resulta del uso exhaustivo de las tierras, entre otras cosas².

1.1 Industrialización del campo

Los procesos que han dictado el grado y la forma de la intensificación en el manejo agrícola son numerosos y específicos del contexto. Sin embargo, vale la pena mencionar algunos principios generales que llevaron a su industrialización. Si nos situamos en la Europa del siglo XV, para entonces la diferenciación campo-ciudad había creado centros de consumidores incapaces de producir su propio alimento y zonas aledañas rurales que ya no producían primordialmente para sí mismos, sino para satisfacer la creciente demanda de aquellos centros, ubicados en ocasiones a grandes distancias del lugar de producción. Este proceso de producir-para-vender y comprar-para-comer insertó a los productos agrícolas en el incipiente mercado capitalista (Polanyi 1944). Una vez en él, los mismos procesos que afectaron a otras ramas de la producción afectaron a la agricultura: la necesidad de producir más rápido a toda costa tomó el mando de las decisiones, la maquinaria empezó a reemplazar a la mano de obra, el uso de la ciencia para la implementación de la tecnología tomó el lugar del conocimiento obtenido a través de la práctica y heredado de forma transgeneracional (Marx 1967). Así, poco a poco, el objetivo de la agricultura pasó de ser aquel de satisfacer el hambre humana, a ser, pura y simplemente, el de vender más y mejor, (tomando esto en cuenta, ya no resulta tan misteriosa la producción y el desperdicio en masa de alimentos que hoy en día observamos por un

sus interacciones. M. Altieri (1995) además señala que un componente principal del sistema es el ser humano como ente controlador, ya que es éste quien toma las decisiones respecto a la finalidad del sistema. 2 Existen otras definiciones de intensificación, como la intensificación ecológica y la intensificación sostenible. Estos conceptos se refieren al aumento de la producción en la misma área al tiempo que se conservan los recursos naturales. Sin embargo, sus discursos difieren de manera sustancial tanto ideológica como prácticamente. Mientras que el primero se basa en el uso planificado de las funciones ecosistémicas a nivel de paisaje, y suele incorporar aspectos sociales; el segundo ha sido utilizado para justificar prácticamente cualquier forma de intensificación, incluyendo la convencional. Para una discusión más amplia de ambos discursos véase (Tittonell 2014).

lado, y la tenaz hambruna y desnutrición que encontramos por el otro). Al mismo tiempo, el conocimiento tradicional acumulado a través de miles de años por la humanidad dejó su puesto a una ciencia con nuevos paradigmas, que en pos de aumentar la producción presentó ante el campesino tecnologías ajenas, tecnologías desarrolladas en fábricas y laboratorios que nada ya tenían que ver con él ni con su conocimiento de la tierra.³

Así es como, dando grandes saltos históricos, llegamos al siglo XX. Habíamos visto que la intensificación agrícola conlleva la necesidad de utilizar fertilizantes y plaguicidas que buscan, por un lado, sustituir las funciones de las especies que fueron excluidas, y por otro, aliviar el agotamiento de nutrientes en el suelo que resulta de su explotación exhaustiva. Es por esto que el uso de agroquímicos venía creciendo a través de los años, pero fue al terminar la Segunda Guerra Mundial que su uso quedó exacerbado hasta niveles nunca antes sospechados. Fue debido a la guerra que los gobiernos prestaron mucha atención a la investigación de plaguicidas con un posible uso como armas biológicas. El 2, 4-D, un potente herbicida que más tarde se utilizó como componente del agente naranja en Vietnam es un famoso ejemplo de este fructuoso periodo de investigación. El uso del DDT en contra de los insectos que solían causar más pérdidas a las fuerzas armadas británicas y estadounidenses que la guerra misma es otro gran ejemplo. En resumen, durante la Segunda Guerra Mundial se sintetizaron muchos de los grandes tipos de venenos que hoy en día conocemos y la capacidad productiva para crearlos creció desmedidamente (Carson 2002). Algo similar sucedió con los fertilizantes, pues la necesidad de alimentar a los ejércitos hizo que su uso incrementara. Sin embargo, la guerra terminó y con ella también la alta demanda de estos productos. Se necesitaba un nuevo mercado para ellos y la agricultura fue el blanco perfecto. Con ayuda de una enorme campaña propagandística la reluciente industria de los agroquímicos quedó instaurada. “El argumento original de que

³Como dicen Perfecto y colaboradores: “*In today’s farms, the labour comes from Caterpillar or John Deere, the energy from Exxon/Mobile, the fertilizer from DuPont, and the pest management from Dow or Monsanto*” (Perfecto et al. 2009). Sin embargo, este recuento está centrado en EUA y Europa occidental, se debe tomar en cuenta que en el caso de México y otros países estas tendencias han sido amortiguadas por la resistencia de buena parte del conocimiento tradicional.

necesitábamos los químicos para derrotar al enemigo en la guerra fue fácilmente traducido en la necesidad de estos químicos para derrotar al nuevo enemigo en la agricultura” (Perfecto et al. 2009).

El fenómeno anterior se materializó en el paquete tecnológico de la llamada “Revolución Verde”, que introducía plantas altamente productivas capaces de absorber nutrientes más rápido de lo normal. Como resultado, estos cultivos dependían de la aplicación de fertilizantes, el suministro constante de agua por medio de riego y finalmente, plaguicidas para eliminar la gran cantidad de plagas que atraía este tipo de plantas ricas en nutrientes y que en los monocultivos ya no tenían enemigos naturales que las controlaran. Esta combinación de tecnologías, impulsada en México a partir de 1940 por el gobierno de los Estados Unidos, pretendía ser la solución al hambre y la pobreza en un tiempo en que la demanda de reformas agrarias y justicia social, así como los movimientos de liberación nacional, hacían eco en todo el mundo (Wright 2005). Esta aproximación contenía el supuesto, todavía vigente en muchas esferas, de que el hambre se debía a una carencia en la capacidad productiva de alimentos, y por lo tanto la solución necesaria sería una de carácter técnico, no social. Esta fórmula ganadora fue exportada a todos los rincones del mundo, creando cambios a gran escala en los paisajes rurales, escalando el problema de sobreproducción y obligando cada vez a más campesinos que simplemente no podían financiar los caros paquetes de la revolución verde a desplazarse hacia las ciudades (McIntyre 2009; Chappell et al. 2013).

Los efectos social y ambientalmente dañinos de la revolución verde han sido ampliamente señalados. Sin embargo, hasta hoy en día la agricultura industrializada, altamente dependiente de insumos, los cuales, a su vez, son altamente dependientes del petróleo, sigue siendo la regla y no la excepción en el mundo. A continuación una recopilación de sus efectos.

1.1.1 Efectos de la agroindustria sobre la salud y el ambiente

En la agricultura industrializada se hace énfasis en una sola especie cuya producción se quiere aumentar, eliminándose las demás; en otras palabras, se crean monocultivos y se explota la tierra sin descanso. Debido a la disrupción de los procesos ecológicos y fisicoquímicos que esto conlleva, estas prácticas inevitablemente incluyen el uso de agroquímicos. Sin embargo, el uso de agroquímicos (fertilizantes y plaguicidas) es considerado uno de los principales factores de erosión y reducción de fertilidad de los suelos, de contaminación de los recursos hidráulicos y de problemas de salud humana (Altieri 2000; Blanco Rosas 2006).

Desde la llamada “Revolución Verde”, el ambiente se ha ido contaminando con agroquímicos a velocidades alarmantes. Por ejemplo, para el año 1995 se utilizaban cuatro mil millones de libras de plaguicidas en todo el mundo (Lappé et al. 1998), cifra que para el 2007 alcanzó los cinco mil doscientos millones de libras y continúa en crecimiento⁴. Vale decir que los efectos sobre la salud humana de gran parte de las sustancias químicas que son liberadas al ambiente se desconoce -20% según Lyndsey Layton en *Use of potentially harmful chemicals kept secret under law* (Layton 2010)-, pero incluso cuando sus efectos nocivos son conocidos, éstas continúan siendo implementadas. Así lo ejemplifica el crecimiento en el uso de carcinógenos en agroquímicos, que sólo entre 1991 y 1995 incrementó en un 129% en los Estados Unidos (Liebman 1997). En ese mismo país, el agua potable utilizada por millones de personas está contaminada con plaguicidas y fertilizantes como atrazina, nitratos y otros contaminantes de la agricultura industrial (Magdoff y Foster 2010), ¿qué se podría esperar del agua potable en los países más pobres y con sistemas de monitoreo y mitigación sumamente deficientes o nulos? Además, los efectos son peores para países como México. Según la Organización Mundial de la Salud, los estimados de envenenamiento agudo por plaguicidas son de 3 millones de personas anualmente, de

⁴Todos los reportes de la EPA (United States Environmental Protection Agency) disponibles en: www.epa.gov/opp00001/pestsales/

los cuales al menos 300, 000 resultan en la muerte, con el 99% de éstos ocurriendo en países de bajos y medios recursos (Konradsen 2007). Efectivamente, los químicos más dañinos terminan en estos países (donde los trabajadores no poseen instrumentos de protección adecuados), pues en su principal país de origen, EUA, muchos están en principioprohibidos, fuertemente restringidos o nunca se han registrado para uso (FASE 1996), por lo que su destino es la exportación. Un ejemplo de esto es el 2,4 D, prohibido en muchos países por su toxicidad, gracias a una larga lucha de la sociedad civil. Sin embargo, la lucha no ha terminado. Este producto, reconocido como neurotóxico, mutagénico, causante de anormalidades congénitas, alteraciones endócrinas, daño al hígado, riñones, músculo, piel y otros órganos y finalmente la muerte; aún es producido y vendido por algunas corporaciones, así como utilizado de manera generalizada en algunos países, entre ellos, México (donde se vende bajo al menos 46 distintos nombres comerciales) (RAPAM 2007).

Además de los efectos sobre la salud humana, los efectos del sistema agroindustrial sobre el medio ambiente han sido denunciados por un sin fin de autores. Por ejemplo, se reconoce que la mayor parte de la destrucción del suelo se debe directamente a los esquemas de modernización de la agricultura y la deforestación para su implementación (Hobbelink 1991). Además, más de un tercio del área terrestre sufre algún tipo de desertificación y al menos seis millones de hectáreas de tierra arable se pierden de este modo cada año.

En México, la tasa de deforestación de los últimos 20 años indica que se pierden anualmente alrededor de 400,000 hectáreas (Torres 2002). Además de la desertificación, el suelo está siendo destruido en otras formas: la salinización, alcalinización y saturación del suelo derivadas del uso intensivo de riego han sido llamadas “el más grande riesgo para la sostenibilidad de la seguridad alimentaria” (WCED 1987). Se estima que la mitad de los proyectos de irrigación sufren de estos procesos, forzando a que 10 millones de hectáreas de tierra irrigada sean abandonadas anualmente a nivel mundial (WCED 1987). Alarmanamente, la tasa de implementación de estos proyectos de irrigación es en algunos lugares tan alta como

la tasa de abandono de tierras a causa de los mismos (Timberlake 2013). Por otro lado, la explotación de los mantos acuíferos para estos fines ha causado una reducción preocupante de sus niveles de agua. Esto, aunado a décadas de uso de agroquímicos y maquinaria pesada, ha degradado el suelo y contaminado el agua superficial y subterránea. El modelo industrial de la agricultura “transforma dos recursos renovables por excelencia –el agua y el suelo – en no renovables.” (Hobbelink 1991).

1.1.2 Dependencia y monopolio

Otro problema derivado de la agricultura industrializada es la creciente dependencia de los agricultores hacia los insumos agroquímicos y las semillas, propiedad de compañías transnacionales; y hacia los subsidios agrícolas del Estado (Blanco Rosas 2006; Foyer 2008). Esta dependencia se encuentra en oposición directa con el principio de soberanía alimentaria⁵, pues desplaza de las manos del campesino la posibilidad de elección sobre qué sembrar, cómo hacerlo y para qué utilizarlo, entregándosela al capital (Rosset 2011b). Así mismo, el reemplazo de cientos de variedades de semillas locales por unas cuantas variedades de semillas híbridas o transgénicas, propiedad de las transnacionales, ha vuelto ilegal en algunos países la milenaria costumbre de su intercambio entre campesinos⁶, proceso que está detrás de la gran agrodiversidad del mundo y que ha permitido la adaptación de variedades locales a una gran cantidad de ambientes específicos.

El monopolio de la industria agrícola es un problema creciente, cuestión que queda ejemplificada por el proceso de patentado de semillas (las cuales representan quizá la

⁵De acuerdo a La Vía Campesina, la soberanía alimentaria es el derecho de los pueblos, de sus países o uniones de estados a definir su política agraria y alimentaria, sin *dumping* frente a países terceros. En <http://viacampesina.org/es/index.php/temas-principales-mainmenu-27/soberanalimentary-comercio-mainmenu-38/314-que-es-la-soberania-alimentaria>, consultado el 31 de julio del 2015. Para este concepto es central el derecho a decidir qué, cómo y por qué producir y comer.

⁶ Para un recuento del estatus de todos los tratados comerciales que incluyen la privatización de semillas, véase la base de datos producida por GRAIN en noviembre del 2014: *Trade agreements privatising biodiversity*, disponible en <https://www.grain.org/article/entries/5070-trade-deals-criminalise-farmers-seeds>, consultado el 3 de junio del 2015.

piedra angular de la agricultura). Dicho proceso inició con la introducción de variedades híbridas y atraviesa hoy en una nueva etapa: Mediante la introducción de las variedades transgénicas, que están patentadas por compañías químicas y farmacéuticas transnacionales, y son diseñados para funcionar con agroquímicos específicos creados por las mismas (Dawkins 2011; ETC Group 2013); amenaza con consolidarse la dependencia de toda zona del mundo donde la agricultura se ha capitalizado hacia un puñado de compañías.

En un estudio del mercado semillero realizado en el 2013 por ETC Group (ETC Group 2013b), se señala que tres cuartos (75.3%) del mercado global está controlado por únicamente 10 compañías; y solamente una compañía, Monsanto, posee un cuarto (26%) de estas semillas, mientras que más de la mitad (53.4%) está controlada, en conjunto, por las principales tres compañías (Monsanto, DuPont y Syngenta). Por otro lado, el mercado de agroquímicos está monopolizado en un 97.8% por once compañías, de las cuales, las seis primeras (Bayer, Syngenta, BASF, Dow AgroSciences, Monsanto y DuPont) son también gigantes de la industria semillera (Ver Figura 1). Cabe resaltar que estas compañías han demostrado históricamente anteponer la maximización de sus ganancias sobre el bienestar social, como se retomará en el punto 1.1.4.

Las 10 principales compañías de semilla en el mundo:

Compañía	Ventas de semilla en 2011 (\$ millones de dólares)	% del mercado global de propiedad de semillas (semillas patentadas- i.e., propiedad intelectual)
Monsanto (EUA)	\$8,953m	26.0%
DuPont (EUA)	\$6,261m	18.2%
Syngenta (Suiza)	\$3,185m	9.2%
Groupe Limagrain (Francia)	\$1,670m	4.8%
Land O' Lakes (EUA)	\$1,346m (est)	3.9%
KWS (Alemania)	\$1,226m	3.6%
Bayer Cropscience (Alemania)	\$1,140m	3.3%
Dow AgroSciences (EUA)	\$1,074m	3.1%
Sakata (Japón)	\$548m	1.6%
Takii y Company (Japón)	\$548m	1.6%
Total del top 10	\$25,951m	75.3% [del mercado]

		global de propiedad de semillas]
--	--	----------------------------------

Las 10 principales compañías de plaguicidas en el mundo:

Compañía	Ventas de agroquímicos en 2011 (\$ millones de dólares)	% del mercado
Syngenta (Suiza)	\$10,162m	23.1%
Bayer CropScience (Alemania)	\$7,522m	17.1%
BASF (Alemania)	\$5,393m	12.3%
Dow AgroSciences (EUA)	\$4,241m	9.6%
Monsanto (EUA)	\$3,240m	7.4%
DuPont (EUA)	\$2,900m	6.6%
Makhteshim-Agan Industries (Israel) adquirido por China National Agrochemical Company, Oct. 2011	\$2,691m	6.1%
Nufarm (Australia)	\$2,185m	5.0%
Sumitomo Chemical (Japón)	\$1,738m	3.9%
Arysta Lifescience (Japón)	\$1,504m	3.4%
FMC Corporation (EUA)	\$1,465m	3.3%
Total del top 10	\$41,576m	94.5%
Total del top 11	\$43,041	97.8%

Figura 1: Principales compañías semilleras y de plaguicidas en el mundo. (En ETC Group 2013b)

Para el caso del maíz, se indica que Monsanto, DuPont y Syngenta controlan, haciendo el estimado más conservador, el 65% del mercado de semillas patentadas. Además, el monopolio del mercado agrícola ha permitido que compañías como Monsanto eleven sus precios sin restricciones. Por ejemplo, en el 2008, Monsanto elevó el precio de algunas de sus variedades de maíz en un escandaloso 35% (Zarley 2008). Además, en México el cabildeo de estas compañías y la cooptación de algunos sectores públicos,

académicos y de comunicación, entre otros, ha permitido constituir en ley muchas de las prácticas que favorecen el acaparamiento de las semillas por parte de estas compañías (Alvarez-Buylla y Piñeiro-Nelson 2014).

Los impactos sobre la economía rural de los insumos químicos son inmensos y se encuentran en crecimiento. Por mencionar algunas cifras, a principios de los años noventa únicamente los plaguicidas añadían a los costos de producción agrícola 25.5 mil millones de dólares anualmente, según la EPA (United States Environmental Protection Agency)⁷. Para el año 2007, la misma agencia señala que se han alcanzado los 39.4 mil millones de dólares (Grube et al. 2011). Este fenómeno se explica en buena medida por la generación de resistencia por parte de plagas y hierbas hacia los agroquímicos, fenómeno bien reconocido hoy en día. Expuesto de manera clara en el libro *Doce Mitos Sobre el Hambre* de Rosset et. al. (Lappé et al. 1998): “A pesar de un aumento de diez veces en la cantidad y toxicidad de los plaguicidas desde su introducción comercial en los años cuarenta, las pérdidas de cosecha debidas a insectos casi se han duplicado [a nivel global]”. Con tales incrementos en los costos de producción, que se traducen en incrementos en el precio de los productos, el uso del alza en la magnitud de la masa de alimentos como argumento a favor de estas tecnologías resulta falaz, en tanto que continúa haciendo de los alimentos mercancía cada vez más inasequible para los hambrientos del mundo.

La dependencia que se desprende del forzamiento de paquetes tecnológicos toca numerosas esferas de la vida humana, sólo por ejemplificar mencionaremos un tipo de dependencia más sutil, la intelectual o de investigación. Denunciada incluso por el *Agricultural and Rural Development Department* del Banco Mundial (Meissner 1991) (institución que históricamente ha promovido la industrialización de la agricultura), puede resumirse en que “el patentado generalizado de procesos biotecnológicos y sus productos hará más difícil – y prohibitivamente costoso - que los científicos del tercer

⁷Todos los reportes de la EPA (United States Environmental Protection Agency) disponibles en: www.epa.gov/opp00001/pestsales/

mundo adapten las biotecnologías a las necesidades de sus países.” (Lappé et al. 1998; Alvarez-Buylla y Piñeiro-Nelson 2014)

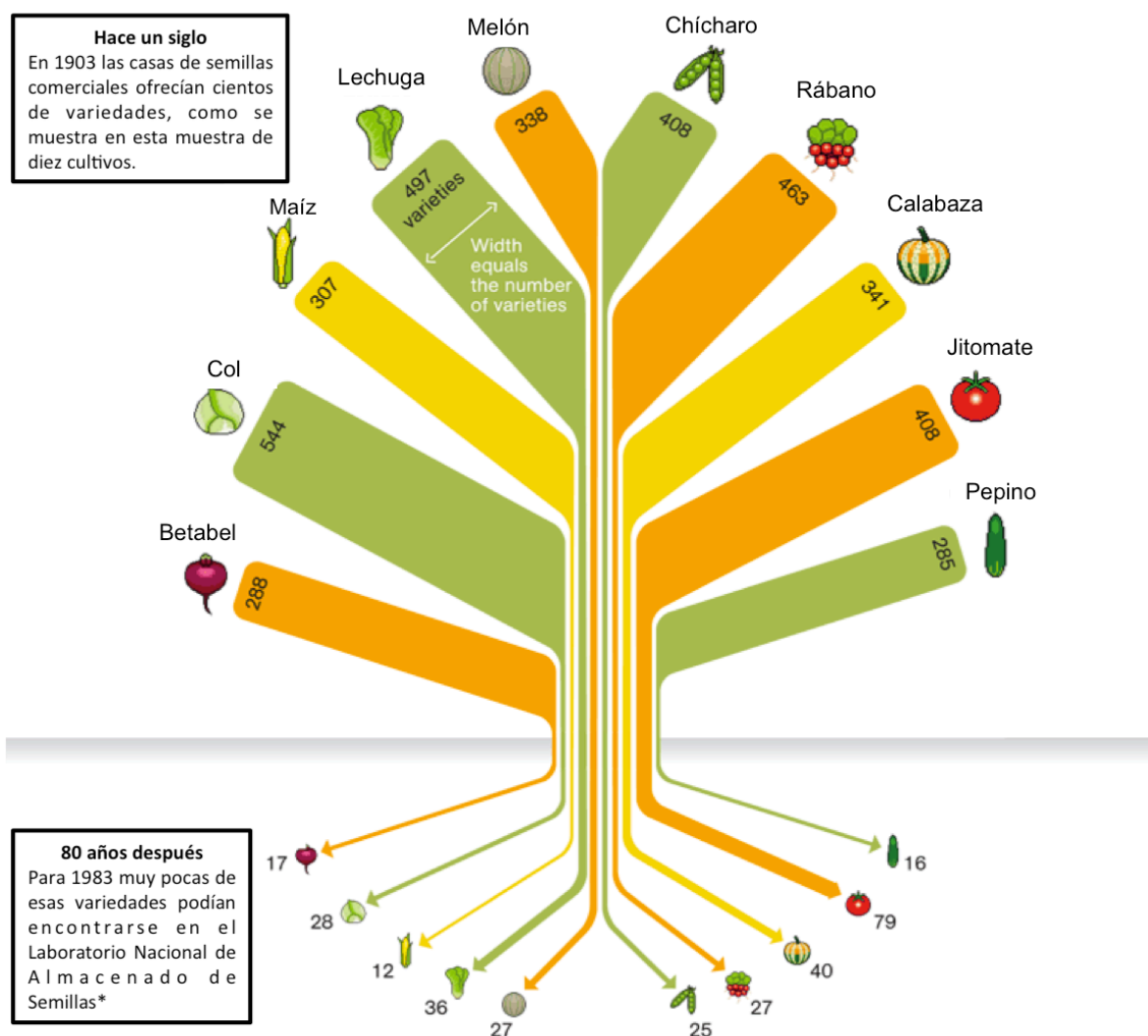
En resumen, la dependencia de la agricultura hacia la importación de insumos la vuelve vulnerable ante las fluctuaciones del mercado mundial (inflación, especulación, tasas de cambio, etc.) y, de manera apremiante, ante los cambios en el clima y en el precio del petróleo. En un mundo donde la cantidad de petróleo es limitada, su precio va a la alza; y donde la búsqueda de apropiación de este recurso es motivo de guerra, promover un modelo de agricultura altamente dependiente de insumos producidos a base de petróleo es, en el más ingenuo de los casos, una irresponsabilidad. Visto desde una perspectiva más amplia, este modelo de producción agrícola constituye una instancia más de la explotación irracional, la destrucción y contaminación del medio ambiente y el despojo a los pueblos, lo que caracteriza al capitalismo, al seno del cual surgió y ha crecido la agroindustria globalizada (Rosset 2011b; TPP 2014).

1.1.3 Pérdida de diversidad alimentaria

Con el monopolio de la industria semillera por parte de las transnacionales, no sólo se pierde en términos económicos. La diversidad genética de los cultivos que consumimos también desciende precipitadamente. En un estudio de 1983 conducido por la Rural Advancement Foundation International (hoy ETC Group), que consideraba 66 cultivos, se encontró que el número de variedades comercializadas en EUA había caído un 93% en menos de un siglo. “De las 7,000 variedades de manzana que se cultivaban en el siglo XIX, hoy permanecen menos de cien [...] se estima que en el último siglo hemos perdido más de la mitad de las variedades mundiales de alimento” (Siebert 2011).

¿Por qué esto es alarmante? Por un lado, está la erosión cultural asociada a la pérdida de diversidad biológica, pero de eso se hablará más adelante. De manera inmediata, cabe resaltar que la pérdida de diversidad genética vuelve vulnerables a nuestros

cultivos hacia peligros como el cambio climático y las enfermedades. El caso del trigo es ilustrativo: Cerca del 90% de las variedades de trigo que hoy en día cultivamos es vulnerable al hongo *Puccinia graminis*, el cual es capaz de acabar con millones de toneladas de trigo y se ha expandido alrededor del mundo entero. De llegar a EUA, se estiman pérdidas alrededor de los mil millones de dólares; en el caso de África y Asia, se estima que la porción de trigo en peligro inminente dejaría a mil millones de personas sin su principal fuente de alimento (Siebert 2011). Mientras que la agricultura tradicional creó durante 10 000 años una enorme diversidad de cultivos, en menos de un siglo la agricultura industrial se ha encargado de eliminar una gran proporción de ésta (ver Figura 2).



*Cambió su nombre en el 2001 a Centro Nacional para la Preservación de Recursos Genéticos

JOHN TOMANIO, NGM STAFF. FOOD ICONS: QUICKHONEY
SOURCE: RURAL ADVANCEMENT FOUNDATION INTERNATIONAL

Figura 2: Pérdida de diversidad de cultivos cultivados durante el siglo pasado. Fuente: NatGeo número de Julio 2011, <http://ngm.nationalgeographic.com/2011/07/food-ark/siebert-text>, consultado el 4 de enero del 2015.

Ante eventos inminentes como el cambio climático, resulta más que prudente preservar la diversidad restante, pues es únicamente en ella donde podríamos encontrar la variedad de características importantes para resistir y adaptarse a las nuevas e impredecibles condiciones del planeta. En el caso del maíz, que tiene en México su centro de origen y diversidad y que constituye el principal alimento de la población, es justamente la diversidad de razas y variedades nativas la que puede contribuir a hacer frente a los retos previstos ante el cambio climático (Mercer y Perales 2010; Ureta et al. 2012; Boege Schmidt 2008). Algunas variedades locales pueden cultivarse, por ejemplo, desde los cero hasta cerca de los 3000 metros sobre el nivel del mar, pueden crecer en pendientes sumamente pronunciadas y en condiciones de estrés hídrico. Todo ello, sumado a experimentos y diversos estudios recientes (Altieri 2009; Mercer et al. 2012), indican que es ahí donde radica un potencial para alcanzar la soberanía alimentaria en un contexto de impredecibilidad y crisis ambientales y financieras, no en la promesa de alta productividad de los monocultivos industriales. Es entonces imperante proteger esta diversidad, así como los procesos bioculturales que la regeneran en cada ciclo de siembra, entre los que es clave la agricultura campesina.

Finalmente, vale la pena recordar que incluso las variedades híbridas y transgénicas creadas en los países industrializados deben su existencia a la diversidad genética de los cultivos tradicionales. Según un par de estudios (Prescott-Allen y Prescott-Allen 1982; Prescott-Allen y Prescott-Allen 1986), los genes de las variedades locales y silvestres de los países en vías de desarrollo han contribuido en una cantidad aproximada de 66 mil millones de dólares a la economía de EUA (más que la deuda externa combinada de México y Filipinas). Este material alguna vez perteneció a los indígenas y campesinos en el tercer mundo; de los cuales la vasta mayoría jamás ha sido compensada. Más aún, la forma de propiedad que existía sobre este material genético hace difícil, cuando no imposible, la compensación. Esa diversidad genética

existe o existía como un bien común cuyo valor se medía en términos no monetarios. Modificar su significado hacia el lenguaje de las compensaciones la privaría de su determinación biocultural y en última instancia de su significado mismo.

1.1.4. Efectos de la agricultura industrializada sobre el hambre y la equidad

Frente a todos los problemas que conlleva el proceso de industrialización de la agricultura, ¿con qué argumento se lleva entonces a cabo? Quienes defienden este modelo de agricultura refieren que se trata de la única forma de acabar con el hambre en el mundo. En dicha apelación se asumen tres cosas: En primer lugar, que acabar con el hambre es su objetivo; en segundo, que se tiene la capacidad de alcanzarlo; y en tercero, que es la única manera de hacerlo. Sin embargo, abunda evidencia que apunta a que los tres supuestos son falsos. Revisemos algunos datos.

1) *La agricultura industrial, a pesar de poseer la mayor parte de los recursos agrícolas del mundo, aporta un bajo porcentaje de la alimentación mundial; la agricultura campesina es responsable del grueso de nuestra alimentación.* Mientras que la agricultura industrial posee y utiliza el 70-80% de la tierra arable mundial, el 70% del agua utilizada para agricultura y es responsable de más del 80% del uso de combustibles fósiles, sólo produce el 30% de los alimentos consumidos mundialmente. Inversamente, la agricultura campesina produce el 70% de los alimentos globales con sólo el 20-30% de la tierra arable mundial, 30% del agua usada en agricultura y es responsable de menos del 20% del uso de combustibles fósiles, además de que es el mayor (y a veces único) proveedor de alimento para los dos mil millones de hambrientos y desnutridos del mundo (ETC Group 2013c)⁸.

⁸ Estas cifras describen la situación mundial. En el apartado 1.3. se ahonda en el caso específico de México, en donde la agricultura campesina a pequeña escala es responsable del 39% de la producción agropecuaria nacional. Si bien esta cifra no es tan alta como la de la escala global, es importante tomar en cuenta la gravedad de la serie de procesos políticos y económicos que han mantenido al campo mexicano y especialmente a los pequeños agricultores en un estado de abandono y precariedad, impidiéndoles realizar su potencial productivo.

2) *El lucro y no la lucha contra el hambre es el interés primordial de las transnacionales que promueven la agricultura industrial.* El mismo conglomerado de compañías químicas y farmacéuticas que promovieron la Revolución Verde y que hoy en día está detrás de los transgénicos, es responsable de muchos de los productos más dañinos y lucrativos en la historia (actualmente prohibidos en numerosos países), como son el Agente Naranja, el DDT, la hormona de crecimiento bovino recombinante (rBGH), los bifenilos policlorados (PCB), el aspartame, etc; causando el sufrimiento de millones de personas alrededor del mundo, *a sabiendas*. En el campo de los transgénicos, las tecnologías GURT (Genetic Use Restriction Technology) están abocadas a forzar a los campesinos a comprar semillas en cada ciclo de siembra, es decir, a impedirles su almacenamiento. El primer tipo de GURT fueron las semillas “Terminator” (Pendleton 2004), que generaban plantas con semillas estériles tras la primera plantación. Su supuesta justificación es que buscaban contener la contaminación con transgénicos, al producir plantas estériles que no serían capaces de reproducirse con otras. Sin embargo, es bien sabido que la transferencia de genes entre plantas es común y puede darse por diversos mecanismos, haciendo posible que los genes de esterilidad llegaran a otros organismos. Por ello, esta tecnología que pretendía aprotar un mecanismo de bioseguridad se reconoció como la más peligrosa de todas y fueron los movimientos campesinos y civiles quienes lograron que se impusiera una moratoria en su contra y que compañías como Monsanto se comprometieran a no comercializarlas. Lo que este caso refleja es que la agenda de investigación de las compañías que impulsan los OGMs es la misma de siempre, una que apunta hacia el lucro y no hacia la reducción del hambre, pues en el interés de lo segundo, este tipo de tecnologías no tiene sentido. Sólo la lucha por parte de la sociedad organizada ha sido responsable de atenuar⁹ los abusos de estas compañías (Masood 1999).

3) *A pesar del incremento en intensidad y aplicación de las tecnologías agroindustriales, y de la producción de alimento per cápita, el nivel de desnutrición sigue en aumento.* Hoy en día cerca de la mitad de la humanidad tiene problemas de desnutrición: de los 6,

⁹ *Atenuar* y no detener, pues como muestran las nuevas tecnologías T-GURT, las compañías jamás se rinden en la búsqueda del enriquecimiento.

600 millones de personas reportadas en el 2009, cerca de mil millones consumen menos calorías al día de las necesitadas, otros mil millones sufren déficit de micronutrientes y otros 1, 300 millones tienen sobrepeso u obesidad (ETC Group 2013c). Para el caso de México, F.Torres Torres (2002) explica que en 1990 el 32% de la población experimentaba algún grado de inseguridad alimentaria, pero el porcentaje se elevó a cerca del 45% para el año 2000. A su vez, según el reporte sobre México del relator especial de la ONU sobre el derecho a la alimentación, para el 2010, 52 millones de mexicanos (46.2% de la población) vivía en estado de pobreza y 28 millones (24.9%) tenía un acceso insuficiente al alimento (UN 2011).

Vale decir que las cifras de desnutrición no responden a un aumento poblacional, ya que la cantidad de alimento *per cápita* también ha aumentado. En las décadas en que se hicieron los mayores avances en la Revolución Verde (1970-1990), el número de personas en desnutrición incrementó en más del 11% en todo el mundo, salvo en China. En América del Sur, la cantidad de alimento per cápita incrementó en un 8%, mientras que la desnutrición se elevó un 19%. En Asia del Sur, el alimento per cápita incrementó un 9% y la desnutrición incrementó también en un 9%.¹⁰

4) *El modelo industrial promueve el desperdicio.* El transporte de alimentos a grandes distancias, su almacenamiento durante tiempos prolongados y las prácticas de las cadenas encargadas de venderlos, así como de muchos de los consumidores que se encuentran completamente desligados del proceso productivo, elevan el desperdicio de alimentos en la cadena industrial a niveles alarmantes. Según un estudio de *ETC Group*, las cifras mundiales de desperdicio de alimentos alcanzan el 30-40% de su volumen total (ETC Group 2013c). Otro estudio realizado en el 2013 por el *British Institution of Mechanical Engineers* eleva las estimaciones, indicando que los niveles de desperdicio abarcan entre el 30% y el 50% de todo el alimento producido (1.2-2 mil millones de toneladas anuales) (Fox y Fimeche 2013).

¹⁰Sobre el caso excepcional de China, podemos citar a Rosset, *et. al.*⁴¹: “La notable diferencia en China, donde el número de desnutridos bajó de 406 millones a 189 millones (uvín, the state of world hunger) urge la pregunta: ¿qué fue más efectivo para reducir el hambre, la Revolución Verde o la Revolución China?”.

5) *La desigualdad aumentó con la introducción de las tecnologías agrícolas industriales.* Anteriormente nos referimos a las cifras absolutas de desnutrición en el mundo, pero si ponemos atención a las relaciones de desigualdad, también observamos una tendencia creciente. Según una revisión de toda la literatura sobre la Revolución Verde (Freebairn 1995), se encontró que el 80% de los trabajos que hablaban sobre equidad concluyeron que la desigualdad había aumentado. Particularmente en México, de los 18.1 millones de personas viviendo en municipios con un alto grado de marginalización, 80.6% viven en áreas rurales (UN 2011). La inequidad y la pobreza en estos sitios han aumentado al punto de suscitar conflictos armados: La rebelión zapatista de 1994 se debió en parte a la creciente brecha entre campesinos pobres y ricos, retroalimentada por las tecnologías de la Revolución Verde, principalmente los herbicidas y fertilizantes químicos, así como la pérdida de las vías legales para acceder a la tierra resultante de las modificaciones al artículo 27 de la Constitución Mexicana (Collier et al. 1994).

6) *La falta de alimentos no es la causa del hambre en el mundo.* Un estudio de la FAO en 1993 declaraba que el mundo producía suficientes granos para alimentar a todos los seres humanos con 3500 calorías diarias (FAO 1993). Considerando los demás alimentos, había suficiente para proveer a cada persona del planeta con 2.5 libras de granos, frijoles y nueces; alrededor de 1 libra de fruta y verdura y casi otra de carne, leche y huevos (FAO 1996). En la versión del 2013 del mismo estudio se establece que la producción de alimento sigue superando los requerimientos de la dieta promedio, y de hecho ha seguido en aumento durante los últimos 20 años; sin embargo, un octavo de la población mundial aún no consume lo suficiente para cubrir los requerimientos alimenticios mínimos necesarios (FAO 2013). Si miramos más a fondo, encontraremos que es la abundancia y no la escasez la que caracteriza al mundo actual. Los problemas de sobreproducción, desde hace más de 55 años han resultado en montañas de granos sin vender que hacen a los precios caer por los suelos, resultando en la miseria de los campesinos que dependen de su venta (Mitchell 1993).

Finalmente, la mayoría de los países en los que el hambre abunda exportan muchos más bienes agrícolas de los que importan. La AAAS (American Association for the Advancement of Science) encontró en un estudio de 1997 que el 78% de los niños con desnutrición por debajo de los 5 años en los países en vías de desarrollo viven en países con excedentes de alimento (Smith 1997).

Así pues, la creencia de que el modelo agroindustrial acabará con el hambre en el mundo, argumento con que se justifica su implementación pese a todo y pese a todos, se resquebraja en cuanto empieza a analizarse. “[...]el hambre es real, la escasez, no.” (Lappé et al. 1998) Las verdaderas causas del hambre son sociales, se hallan en la explotación de unos hombres por otros, en la desigualdad en el acceso a los recursos (agua, tierra, tiempo, ingresos, etc.) y al poder de decisión. “No podemos golpear las raíces del hambre y la pobreza con acercamientos que acentúan su misma base en la desigualdad” (Lappé et al. 1998)

1.2 La propuesta agroecológica

El uso contemporáneo del término “agroecología” data de la década de los setenta, pero la ciencia y la práctica de la agroecología son tan antiguas como los orígenes de la agricultura misma (Kass 1996). La agroecología es más que una serie de técnicas, es una forma de pensar y hacer la agricultura de una manera que sea a la vez productiva, sustentable, culturalmente significativa, socialmente justa y económicamente viable (Altieri 2000); en su agenda se combina el conocimiento científico general con el conocimiento específico y local de quienes la realizan (Perfecto et al. 2009). La disciplina nace de las formas tradicionales de producir alimento, las cuales descansan en un sólido conocimiento ecológico adquirido a través de milenios y recientemente potenciado mediante su diálogo con el conocimiento científico moderno; que además se desarrollan inmersas en un contexto social, político y económico específico en cada lugar de la tierra. Es por ello que las prácticas agroecológicas se caracterizan por heterogéneas, a diferencia de la agricultura industrial, que pretende homogeneizar.

La agroecología hace énfasis en la comprensión de los procesos ecológicos, mediante la cual es posible manipularlos de modo que sirva a los objetivos de la producción sin eliminar las relaciones que permiten un sistema sustentable y autosuficiente (Altieri 2000). Así, al diseñar sistemas que reproducen ciertos principios ecológicos, se puede hacer un uso óptimo de los recursos tanto bióticos como abióticos (Jules 1995).

En el diseño agroecológico se toman en cuenta las interrelaciones entre los componentes del sistema, incluyendo al ser humano pues son sistemas intrínsecamente socioambientales. Al ensamblar o mantener un sistema biodiverso que fomente los sinergismos entre especies, se promueven procesos como la activación de la biota del suelo, el ciclaje de nutrientes, el control de herbívoros por sus enemigos naturales, etc., de manera que se tiende a que el sistema se sostenga a sí mismo a lo largo del tiempo y en presencia de fluctuaciones, reduciendo también la necesidad de incorporar insumos externos (Altieri y Nicholls 1999).

A continuación se muestran sólo algunas de las formas en que se propone que la biodiversidad promueve la productividad y resiliencia ¹¹ de los sistemas agroecológicos. Tomado y modificado de (Altieri 2000) :

- 1) La biodiversidad aumenta las oportunidades de interacciones benéficas entre especies que aumentan la sostenibilidad del sistema.
- 2) Una mayor diversidad permite mayor eficiencia en el uso de los recursos, pues diferentes especies tienen requerimientos distintos en el tiempo y el espacio.
- 3) Hay una mejor adaptación a la heterogeneidad del hábitat (por especies complementarias, diversificación de nichos, etc.).
- 4) Se crea una diversidad de microclimas capaz de albergar especies secundarias como polinizadores, depredadores de herbívoros, fauna del suelo, etc.

¹¹Se entiende por “resiliencia” la capacidad de las comunidades y los ecosistemas de absorber perturbaciones, sin alterar significativamente sus características de estructura y funcionalidad; pudiendo regresar a su estado original una vez que la perturbación ha terminado (Holling 1973).

- 5) Hay una mayor resistencia a herbívoros debido tanto a la abundancia de sus enemigos naturales como a la de alimentos potenciales.
- 6) La diversidad genética asegura una mayor resistencia a enfermedades o cambios ambientales: las diferencias entre individuos hacen que no todos sean afectados por igual.
- 7) La diversidad en el agroecosistema contribuye a la diversidad en los ecosistemas naturales de los alrededores.
- 8) La diversidad del suelo contribuye al reciclaje de nutrientes y la detoxificación del suelo.
- 9) La diversidad reduce los riesgos para los campesinos ante condiciones impredecibles, como lo pueden ser desastres ambientales o cambios en el mercado; si algún cultivo es afectado, existen otros que pueden compensar los daños.

Es importante reflexionar que el concepto de biodiversidad es muy amplio y abarca ideas de riqueza, abundancias relativas, etc. Sin embargo, en el diseño de los sistemas agrícolas, es necesario tomar en cuenta el tipo de procesos que se desea facilitar mediante la biodiversidad. Hoy en día se utiliza el concepto de diversidad funcional para referirse a “aquellos componentes de la biodiversidad que influyen sobre la manera en que un ecosistema opera o funciona” (Tilman 2001). Según la teoría, un aumento en la biodiversidad funcional elevará la funcionalidad del sistema debido a una mayor complementariedad en el uso de los recursos por parte de las especies presentes (Hooper 1998; Petchey 2003). Así, una diversidad funcional elevada implicaría el aprovechamiento de una gran cantidad de sinergismos entre las distintas especies, factor clave en la planeación de agroecosistemas. Sin embargo, es un reto traducir estos conceptos en prácticas concretas a nivel de parcela. Es decir, encontrar aquellas asociaciones entre especies que potencien el funcionamiento del sistema no es trivial. Para ello, la experimentación constante por parte de campesinos, técnicos y académicos con las variedades propias de cada localidad es de gran importancia. Debido a la diversidad de ambientes, variedades vegetales y contextos culturales, entre otras cosas, no es posible definir reglas para construir un sistema funcionalmente diverso. Sin embargo, sí es posible pensar en lineamientos y

principios generales que ayuden a encontrar asociaciones robustas, productivas y que respondan a los objetivos de los productores en cada caso.

Entre las prácticas que parecen favorecer estos procesos se encuentran la rotación de cultivos, los policultivos, los sistemas agroforestales, los cultivos bajo sombra, la integración de animales en el agroecosistema, etc. Mediante toda una gama de prácticas, tan diversa como los pueblos que las practican, se ha construido una agricultura que mantiene la productividad a largo plazo (Jules 1995; Vandermeer 1995) y que además es autosuficiente, pues utiliza los recursos locales generados en el propio sistema, sin necesidad de insumos externos.

Además de los beneficios que el manejo agroecológico puede brindar a los cultivos y los espacios donde se realizan, es de especial importancia para este trabajo el potencial de este tipo de agricultura para favorecer la biodiversidad y los procesos asociados a ella en la escala del paisaje (Perfecto et al. 2009). Dado que aproximadamente el 95% del ambiente terrestre está ocupado por terrenos agrícolas, bosques manejados por el hombre y asentamientos humanos (Pimentel et al. 1992), debe quedar claro que el manejo que se le da a estos espacios impacta de manera importante la biodiversidad del planeta. El acercamiento agroecológico, con su énfasis en técnicas que favorecen la biodiversidad planeada de los cultivos, el uso de insumos no tóxicos para la biodiversidad y la conservación del suelo y el agua, entre otras cosas; tiene el potencial para favorecer también la biodiversidad no estrictamente agrícola, permitiendo el establecimiento temporal o permanente de especies silvestres en los terrenos de cultivo, así como favoreciendo la migración de individuos entre los distintos ecosistemas vecinos. Al respecto, Perfecto y sus colaboradores (2009) recopilan extensos estudios de caso de la alta riqueza de especies silvestres (no cultivadas) encontrada en sistemas agroecológicos como los cafetales, cacaotales, milpas y arrozales; en comparación con sus equivalentes tecnificados.

Por todas estas características, el modelo de producción agroecológico ha adquirido reconocimiento internacional, a tal punto que organizaciones como el Banco Mundial y la FAO (FAO 2014) empiezan a reconocer la importancia de defenderlo e impulsarlo. Por ejemplo, el informe IAASTD, patrocinado por el Banco Mundial y varias agencias de Naciones Unidas, advierte que el mundo no puede fiarse de aproximaciones tecnológicas para resolver problemas sistémicos como el hambre, la pobreza y la crisis ambiental, mientras que señala la importancia crucial de los agricultores a pequeña escala y la agricultura ecológica¹². Sin embargo, han sido principalmente los campesinos organizados quienes han puesto el tema de la agroecología en el papel central que tiene este concepto y la agricultura campesina en esta discusión (por mencionar un ejemplo, véase el caso del Movimiento de los Trabajadores Rurales Sin Tierra en Brasil).

La visión agroecológica, a diferencia del modelo agroindustrial basado en principios de explotación y acumulación de la riqueza económica y natural, implica no sólo una serie de técnicas productivas, sino todo un proceso social de organización, decisión y colaboración para producir de manera autónoma alimentos culturalmente significativos con base en los intereses de las propias comunidades y pueblos. Es por ello que conlleva una agenda política inescindible, la cual persigue la justicia social y la libertad de los pueblos (la libertad de pensar, decidir y hacer; no su suplente vulgar, la libertad de cambio) y que empieza por el control colectivo de los medios de producción, como lo son la tierra y la semilla.

Actualmente, el movimiento agroecológico enfrenta retos de diferentes índoles. Uno de ellos es su cooptación por parte de empresas, instancias gubernamentales y otros

¹² Todos los reportes disponibles en <http://www.unep.org/dewa/assessments/ecosystems/iaastd/tabid/105853/default.aspx>. Nótese que el término “agricultura ecológica” no es sinónimo de “agroecología”, pues aunque pretende retomar sus principios ecológicos, deja de lado los aspectos sociales que forman parte esencial de la segunda, restándole radicalidad y su carácter emancipatorio.

organismos que no retoman sus principios emancipatorios, reduciéndola a una serie de técnicas para la siembra. Junto con estas tendencias viene una visión economicista que pretende juzgar los beneficios del acercamiento agroecológico en términos puramente monetarios, ignorando las distintas concepciones de seguridad y valor que existen entre las culturas. Síntoma de esto es la sobrerregulación detrás de muchos procesos de certificación que pretenden dar un valor agregado a los productos agroecológicos, volviéndolos artículos de lujo que sólo algunos consumidores pueden pagar y que sólo algunos productores pueden cosechar. Esta manera incompleta de entender la agroecología la reduce a un proceso productivo enajenado, característico del capitalismo, que ignora la diversidad de formas de producción en la que las culturas reproducen formas de estar, concebir y relacionarse en el mundo.

1.3. El campo mexicano

En México, el Estado ha promovido el modelo agroindustrial desde hace más de cincuenta años, afectando a la agricultura campesina e indígena en el ámbito social, económico, político y eco-evolutivo¹³. Sin embargo, debido en parte a la heterogeneidad topográfica y microclimática de nuestro territorio, que dificulta la implementación del modelo industrial, y en quizá mayor parte a la lucha de pueblos y comunidades indígenas y campesinas, la agricultura campesina tradicional sobrevive en una diversidad de manejos y regiones.

Por un lado, las políticas nacionales afectaron la organización sociopolítica de las comunidades rurales. La división de la tierra en parcelas individuales, que más tarde se abrieron a la compraventa, ha llevado a procesos de acaparamiento por aquellos individuos capitalizados capaces de adquirir grandes superficies¹⁴. Aunado a esto, la

¹³Audiencia ante la CIDH, sesión 153, periodo ordinario de sesiones (2014). *Destrucción del patrimonio biocultural de México por megaproyectos y ausencia de legislación y política pública culturalmente adecuada para pueblos indígenas y comunidades equiparables*, Washington, D.C. Video disponible en <https://www.youtube.com/watch?v=rSyQwi8RnmA>

¹⁴El ejido es una figura jurídica de propiedad colectiva de la tierra que surge con la Reforma Agraria (1915-1992). Hasta 1992 los derechos de los beneficiarios sólo podían ser transferidos por herencia y los

economía familiar y comunitaria también sufrieron fuertes disrupciones. El enfoque de la producción dejó de ser el autoconsumo y el intercambio local, pasando a ser la obtención y acumulación de ingresos monetarios (Hewitt 1992). Con esto, las economías locales han tendido a insertarse en la lógica del mercado mundial (Blanco Rosas 2006; Velázquez Hernández 2006; Léonard y Velázquez 2007). La dependencia hacia subsidios del Estado y créditos, sin los cuales los paquetes tecnológicos resultan demasiado caros (Blanco Rosas 2006; Léonard y Velázquez 2007; Ortiz-Avila y Cerutti 2013) y que suelen no ser constantes ni confiables; incrementó la vulnerabilidad del sector campesino, frecuentemente resultando en miseria, endeudamiento, venta de tierras y migración hacia las ciudades. Ésta última, retroalimentando las perturbaciones sobre la economía familiar y comunitaria.

Desde la implementación en 1992 del Tratado de Libre Comercio (TLC), las importaciones de maíz pasaron de 3 millones de toneladas en 1993 a más de 10 millones de toneladas hasta el 2011, según datos de la SAGARPA (SAGARPA 2011). Así mismo, el precio de la tortilla aumentó más del 500% sólo en el mismo periodo y el precio del maíz mexicano pasó de 1600 pesos a tan sólo 800 pesos por tonelada (véase nota al pie 11).

Programas como MasAgro, Procampo, etc. parten de la supuesta necesidad de modernizar la agricultura y no responden a las necesidades locales ni nacionales sino a los requerimientos de la agroindustria. Dicho paradigma modernizador, ilustrado en el nombre del programa MASAGRO (Modernización Sustentable de la Agricultura Tradicional), no responde a los compromisos del Estado mexicano de valorar y resguardar la multiculturalidad que lo caracterizan (véase nota al pie 13). Parte de esta multiculturalidad son los modos de vida campesino e indígena, por lo que al tratar de modernizarlo, el Estado mexicano está negando por principio los acuerdos internacionales que ha suscrito y ratificado, como lo es el convenio 169 de la Organización Internacional del Trabajo, sobre los derechos de los pueblos indígenas y

mecanismos de mercado eran prohibidos, pero las reformas legales del Art.27 de la constitución federal permiten ahora la venta de tierras ejidales (Velázquez Hernández 2006).

tribales¹⁵. Con esta interrupción al derecho que tienen los pueblos de decidir sobre su modo de vida se afecta el patrimonio biocultural mexicano, materializado tanto en los recursos naturales como en todas las prácticas sociales que de ellos emanan. Así, la imposición de semillas comerciales mediante apoyos del gobierno ha desplazado a las semillas locales en hasta tres millones de hectáreas del país en tan sólo 10 años (Alvarez-Buylla y Piñeiro-Nelson 2014). En aquellos sitios donde la agroindustria ha sido adoptada en su totalidad (especialmente al norte del país, donde las condiciones geoclimáticas son relativamente homogéneas, el suelo es fértil y se cuenta con sistemas de riego), la milpa¹⁶ y otros agroecosistemas tradicionales han sufrido un ecocidio (Toledo 1990), transformándose en un monocultivo vulnerable y dependiente de insumos externos. Además, se ha promovido el control transnacional de la harina para tortilla y la importación masiva de maíz amarillo. Variedades de maíz con inmenso valor cultural, como el rojo y el azul, han sido alarmantemente desplazados por su bajo valor comercial (véase nota al pie 9). Como resultado de las políticas públicas en favor de la exportación, según el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, actualmente México importa alrededor del 68% del arroz, 43% del trigo, 32% del maíz que consume, entre otros productos básicos. Además, según datos de la FAO el 35% de los alimentos que se producen en México se desperdicia durante el transporte, almacenamiento y por despilfarro (Benítez y Fornoni 2014).

Pese a todo lo anterior, hoy en día alrededor de 2.6 millones de mexicanos¹⁷ practican un tipo de agricultura que se caracteriza por ser a “pequeña escala, con altos niveles de diversidad, relativa autosuficiencia y productividad ecológica y basada en el uso de energía solar y biológica” (Toledo y Barrera-Bassols 2008), siendo además

¹⁵ Organización Internacional del Trabajo. Convenio no. 169. Disponible en <http://www.ilo.org/indigenous/Conventions/no169/lang-es/index.htm>

¹⁶ Por *milpa* se entiende un “policultivo en que tradicionalmente coexisten maíz, frijol, calabaza y decenas de otras plantas domesticadas, semidomesticadas o arvenses y en cuyo contexto se han originado los cientos de razas y variedades de cada una de estas especies” (Jardón Barbolla y Benítez *en revisión*)

¹⁷ Análisis disponibles en <http://subsidiocalcampo.org.mx/analiza/agricultura-pequena/>

sumamente eficiente en términos de rendimiento por hectárea y por cantidad de agua, suelo y otros recursos utilizados (Altieri y Toledo 2011). Si bien es cierto que los rendimientos de maíz, por ejemplo, en muchas zonas serranas de estados como Oaxaca, Guerrero y Chiapas no alcanzan para cubrir las necesidades familiares, se debe tomar en cuenta que esto se debe en buena parte a que se localizan en zonas de laderas con pendientes muy elevadas, donde la tierra se erosiona fácilmente y que en realidad no son aptas para este cultivo. La ubicación de poblaciones en estas zonas obedece al proceso de despojo que desde hace 500 años han enfrentado las culturas indígenas, viéndose obligadas a retraerse continuamente hacia zonas marginales donde la agricultura es poco viable. Por esta razón la agroecología y la soberanía alimentaria son inseparables de la lucha de los pueblos por el control del territorio. Este manejo agrícola, lejos de ser un sistema “atrasado” o que debe “modernizarse”, como el Estado y sus instituciones pretenden mostrarlo, es un quehacer vivo que incesantemente, desde hace miles de años produce y conserva una diversidad de plantas y demás biota asociada que le ha permitido aportar cientos de alimentos a la gastronomía mundial. Los cientos de variedades de maíz, así como de otras plantas y animales salvaguardados en los pequeños sembradíos de nuestro territorio son las que poseen la capacidad de adaptación necesaria ante el cambio climático y demás incertidumbres del porvenir (Boege Schmidt 2008).

El agroecosistema más arraigado y distribuido en México y el resto de Mesoamérica es la milpa (véase nota al pie 14). Las prácticas campesinas han adaptado el sistema milpa al sin fin de condiciones geográficas, microclimáticas, y de vegetación que existen en México. Debido al sistema mexicano de tenencia de la tierra, heredero de la reforma agraria y de múltiples procesos de toma de tierras posteriores, la milpa se realiza en el 80% de los casos en predios que no exceden las tres hectáreas. Aunque sectores privados y estatales no han dejado de impulsar intensos procesos de despojo y acumulación de tierras (recientemente con la Reforma Energética, por ejemplo), esta particular situación del campo mexicano ha servido para que los pueblos mantengan en alguna medida una organización territorial favorable para practicar la agricultura de pequeña escala, poniendo trabas al avance de los grandes monocultivos

industriales. La diversidad de plantas domesticadas y semi domesticadas que caracterizan a la milpa varía de localidad en localidad y está adaptada a la inmensa cantidad de condiciones topológicas, climáticas y culturales del país. Por estas razones, la práctica *milpera* constituye un contexto ideal para llevar a cabo prácticas agroecológicas que beneficiarían a la población en zonas rurales, población cuya totalidad sufre hoy en día las devastaciones de la agricultura industrial en alguna medida (Benítez y Fornoni 2014). El sesgo del apoyo estatal hacia grandes agricultores que siguen el esquema industrial de producción, documentado por el relator especial de la ONU Olivier de Schutter en materia de materia de derecho a la alimentación (UN 2011), así como la migración hacia las ciudades, que es en buena medida consecuencia de lo primero, se encuentran entre las principales causas del abandono que hoy en día experimenta el campo mexicano y con él, la pérdida de conocimientos valiosos.

Dicho sesgo en el apoyo económico hacia los grandes agricultores se analiza en un estudio realizado por el proyecto “Subsidios al Campo”, con base en datos del INEGI, SAGARPA, FAO y el Plan Nacional de Desarrollo 2013-2018 del Gobierno de la República. En él, se encuentra que en las entidades del Norte del país, donde el tamaño promedio de los predios por productor es de 27.6 hectáreas y donde se encuentran los municipios con más baja marginación, el presupuesto asignado para producción per cápita fue de 100,000 pesos. Por otro lado, en 16 entidades del centro y sur del país, donde el tamaño promedio de los predios es de 10.8 hectáreas y donde se hallan los municipios con muy alta marginación, el presupuesto para producción per cápita fue solamente de 19,000 pesos. Curiosamente, en esas mismas 16 entidades predominan los apoyos de tipo social, es decir, apoyos de programas asistenciales de la SEDESOL, mientras que en el Norte predominan los apoyos para la productividad de SAGARPA. Visto desde otro punto de vista, en los municipios de muy alta marginación se encuentra el 37% de los productores, los cuales sólo reciben el 18% del presupuesto ejercido para apoyo a la producción. En cambio, solamente los estados de Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Jalisco y Tamaulipas reciben el 41.8% del presupuesto para producción, aunque contienen únicamente al 9.2% de los productores. Sin embargo,

hay que resaltar que a pesar de las condiciones precarias para producir y la falta de apoyos económicos gubernamentales, la pequeña agricultura hoy en día representa el 39% de la producción agropecuaria nacional, así como el 63.4% de los empleos generados en el sector agropecuario (en nota al pie 17).

Las milpas, por su diversidad y estilo de manejo, son un modelo de producción que combinado con los constantes descubrimientos de la ciencia de la agroecología puede ayudar a alcanzar la soberanía alimentaria, es decir, la capacidad de los pueblos de sembrar alimentos sanos y diversos, en la forma y la medida de sus necesidades. Al mismo tiempo, en vista de que la producción agroecológica es benéfica para la conservación de la biodiversidad, la milpa y otros sistemas de producción tradicionales pueden ayudar a combatir el déficit alimentario del país sin agravar, y más bien contribuyendo a solucionar la crisis ecológica que también enfrentamos. Por constituir una “unidad ecológica evolutiva” (Benítez y Fornoni 2014) la milpa ofrece un gran potencial para el estudio de la forma en que se estructuran las comunidades agrícolas, siendo por ello sujetos del análisis de procesos como la regulación de insectos y plantas potencialmente dañinas para los cultivos y de la adaptación del sistema a variaciones en las condiciones ambientales. Otro punto a estudiar es la relación entre la diversidad dentro y fuera¹⁸ del sistema milpa, pues como Ivette Perfecto y sus colaboradores han expuesto en su obra *Nature’s matrix: Linking agriculture, conservation and food sovereignty* (Perfecto et al. 2009), los sistemas agroecológicos pueden servir como un lugar para el establecimiento temporal o permanente de las especies provenientes de ecosistemas vecinos, presuntamente ecosistemas naturales, manteniendo la diversidad y los procesos asociados a ella en la escala del paisaje. Entender como modelo de estudio agroecológico las propiedades de la milpa y de otros sistemas tradicionales como los son los cacaotales, las hortalizas chinamperas, los cafetales de sombra y tantos más; combinando el conocimiento que de ellos surja con el conocimiento ancestral de los pueblos, puede resultar en una estrategia de producción clave para garantizar una alimentación sana y diversa, así

¹⁸ Nótese que la definición de las fronteras espaciales del sistema milpa, o de cualquier agroecosistema, son difusas, acaso artificiales, y habría que definir las en función de aquello para lo que se piensan y se utilizan.

como la conservación de la biodiversidad en el país, bajo las condiciones actuales y ante sus posibles cambios.

1.4. La matriz agroecológica

El concepto de matriz agroecológica es central para el presente trabajo, por lo que conviene especificarlo. Para entenderlo, es útil mirar la siguiente imagen:



Imagen 1: Paisaje fragmentado con sitios de bosque remanente inmersos entre terrenos agrícolas. Tomada de *The Hermon Slade Foundation*, http://www.hermonslade.org.au/projects/HSF_02_1/hsf_02_1.htm, consultada el 30/07/2015.

En ella se observa un paisaje que probablemente resulte familiar al lector. Esto se debe a que representa la condición predominante del campo en nuestros días, al menos en buena parte de los países subdesarrollados del planeta (Perfecto et al. 2009), entre ellos, México. Lo que encontramos al echar un vistazo a las zonas rurales de nuestro país es un área fragmentada, una mezcla heterogénea de terrenos con usos (y dueños) distintos.

Si se mira detenidamente, entre los distintos polígonos se encuentran algunos que parecen bosques, parches de vegetación primaria inmersos en un mar de tierras agrícolas. Esas tierras agrícolas también son diferentes entre sí, sus tamaños varían, los cultivos son heterogéneos, algunos utilizan abundantes químicos y maquinaria; otros ninguno. A veces se cultiva maíz, calabaza, frijoles, chiles y decenas de quelites en conjunto; otras veces por separado; otras más sólo se cultiva una especie. También hay unas cuantas tierras que la migración a las ciudades, los pleitos sobre su tenencia o la cada vez menos común práctica del barbecho han dejado descansar por unos años; en ellas, algo en cierta medida parecido al bosque original empieza a formarse.

Así pues, la matriz agroecológica es este mosaico de usos de suelo, es la característica mezcla de bosques, milpas, cañadas, ranchos, pueblos y cuantas cosas más se encuentren en el paisaje rural de un país como el nuestro. ¿Por qué nos interesa estudiarla? Deben existir tantas razones como componentes de esa matriz, pero nos enfocaremos en lo que atañe a la conservación de la biodiversidad.

En la conservación clásica, se recurrió a la creación de áreas protegidas, santuarios, parques naturales y otras categorías que engloban a todas las áreas cuya conservación es considerada importante debido a sus características bióticas. En estas reservas, originalmente, se pretendía aislar a la naturaleza para conservarla de un alrededor peligroso, acechado por el hombre. Los problemas, biológicos y sociales, no tardaron en surgir. A los pobladores de la zona se les prohibía utilizar recursos de los cuales históricamente dependían y las especies dentro de las reservas seguían disminuyendo sus poblaciones (Toledo 2005; Von Bertrab Tamm 2010; Brenner 2010). Poco a poco se fueron modificando las políticas sociales, pero los ecólogos empezaron a dudar de la capacidad de las reservas para conservar la biodiversidad por sí solas, ¿sería que aislar no era la mejor forma de conservar?

1.5. Teoría de metapoblaciones en el contexto agroecológico

Ante las limitantes de la conservación clásica, basada en la separación de reservas prístinas de su entorno, y la creciente consciencia de los cambios en el paisaje que el hombre produce día a día, una nueva visión de los procesos biológicos empezaba a tomar fuerza: la teoría de metapoblaciones¹⁹. En ella, cada población local es sólo parte integrante de una red situada en varios fragmentos o parches, la metapoblación. Las distintas partes de la red se encuentran físicamente separadas en el terreno y la conexión entre ellas es fundamental para la dinámica general. Esta teoría representa un nuevo marco teórico para entender los procesos biológicos, el cual confiere importancia explícita al contexto espacial de las poblaciones (Perfecto et al. 2009).

El concepto de metapoblación fue acuñado por Richard Levins en su trabajo pionero de 1969 (Levins 1969). Ahí las definió como un conjunto de poblaciones locales espacialmente delimitadas que se encuentran acopladas por algún grado de migración entre ellas. De esta forma, el enfoque ecológico (y más tarde el genético y evolutivo) se modificó para considerar conjuntos de poblaciones distribuidas en el espacio y las relaciones que éstas mantienen entre sí. El espacio cobró fundamental importancia, por ser el medio que posibilita o inhibe la conexión entre poblaciones locales, en otras palabras, se reconoció al paisaje su rol principal en la dinámica del nuevo objeto funcional: la metapoblación.

Esta nueva forma de entender la organización espacial de los seres vivos es útil por dos principales razones: 1) muchas especies naturalmente existen con una configuración metapoblacional, ya sea porque su hábitat es heterogéneo (como el caso de los anfibios y muchos otros seres vivos que para alguna fase de su vida requieren de condiciones específicas que sólo existen como fragmentos a lo largo de un área, díganse, charcos) o porque aunque su hábitat sea continuo, la dinámica interna de sus poblaciones genera distribuciones no aleatorias en el espacio, a modo de cúmulos; y 2) la fragmentación de los hábitats por parte del ser humano hace que cada día más y

¹⁹ Esta teoría tiene sus orígenes en la biogeografía de islas, desarrollada por MacArthur y Wilson en 1967; así como en otros autores que habían empezado a desarrollar la idea de metapoblación unos años antes del trabajo de Levins que acuñó el término formalmente en 1969 (Gilpin y Hanski 2012).

más especies se vean forzadas a sobrevivir como metapoblaciones, volviendo esta dinámica la regla más que la excepción para la mayoría de las especies en el mundo contemporáneo (Perfecto et al. 2009; Hanski y Gaggiotti 2004). Así pues, la mayoría de los procesos biológicos ocurren en un marco espacial mayor al que anteriormente se consideraba para su estudio. “La biología de metapoblaciones reconoce que muchos, si no la mayoría, de los procesos ecológicos, genéticos y evolutivos ocurren a escalas espaciales que son mayores que la escala a la que la mayoría de los individuos se dispersan” (Perfecto et al. 2009).

La base del estudio de metapoblaciones consiste en dos sencillos principios: la extinción local y la migración (o recolonización) (Levins 1969). Para la teoría metapoblacional clásica, es importante reconocer en primer lugar que las extinciones locales son ubicuas en la naturaleza, para lo cual existe abundante evidencia empírica (Ferraz et al. 2003; Newmark 1995; Foufopoulos y Ives 1999). Especialmente tratándose de paisajes que han sufrido un proceso de transformación por parte del humano, el cual ha convertido hábitats alguna vez continuos en hábitats fragmentados, las poblaciones locales que sobreviven siempre presentan alguna tasa o probabilidad de extinción. Si bien se ha encontrado que dicha tasa cambia de manera inversamente proporcional al tamaño de los parches de hábitat remanentes, incluso en los de tamaño más grande, como las reservas naturales, existe una importante probabilidad de extinción local para las especies que los habitan (Perfecto et al. 2009; Ferraz et al. 2003; Newmark 1995; Foufopoulos y Ives 1999). Ahora bien, si todas las especies tienen una tasa de extinción a nivel local, ¿qué es lo que evita que se extingan a gran escala, es decir, a nivel regional? La respuesta de la teoría de metapoblaciones está en la migración (o recolonización). Lo que evita que una especie desaparezca de un paisaje es la posibilidad que ésta tenga de migrar a través del mismo hasta llegar a otros fragmentos de hábitat, los cuales potencialmente colonizará. Así, aunque continuamente ocurran extinciones a nivel local, existirán individuos de la misma especie en otros fragmentos cercanos que eventualmente recolonizarán el fragmento perdido. Una simple ecuación expresa el juego constante que existe entre la extinción y la migración para estabilizar las metapoblaciones a nivel regional:

1)

$$P = 1 - \frac{e}{m}$$

Donde P es la proporción de hábitats ocupados por una especie y $\frac{e}{m}$ es la razón entre extinción y migración (Perfecto et al. 2009).

A grandes rasgos, todos los modelos de metapoblaciones conciben al paisaje como una red de parches de hábitat inmersa en otro tipo de terrenos sujetos a algún tipo de manejo heterogéneo, como lo puede ser el agrícola, caso que será el enfoque de este trabajo. La adopción de una perspectiva de paisaje permite estudiar el efecto de procesos que ocurren a grandes escalas espaciales en la dinámica de organismos a escala local (Hanski y Gaggiotti 2004). En particular, la agricultura ha alterado tanto el paisaje, fragmentando el hábitat para tantas especies, que resulta primordial indagar sobre el carácter de su influencia sobre especies con una amplia gama de características, como lo pueden ser su capacidad de dispersión, tasa de reclutamiento, especificidad de condiciones necesarias, tiempo generacional, y cuántos más atributos pueda uno pensar. Por último, es importante notar que la escala de lo que uno entiende por “paisaje” puede y debe estar medido en relación a los organismos de interés (Wiens 1989) pues no es lo mismo el paisaje para un elefante asiático que para una araña tropical.

La conectividad del paisaje es una de las principales características analizadas por los modelos de metapoblaciones. Por ella se entiende el grado en que los distintos parches de hábitat están conectados, lo cual depende de las características de la matriz en que se hayan inmersos y de la capacidad que tengan las especies de cruzarla exitosamente. Puede considerarse como la cualidad más importante del paisaje para la dinámica de metapoblaciones, pues de ella depende si realmente existirá una migración efectiva entre los parches. En particular, en los paisajes fragmentados por las actividades humanas, la migración puede haber sido perturbada a tal grado que no se pueda establecer una metapoblación funcional: entonces las extinciones locales no podrán ser contrarrestadas por recolonizaciones y en consecuencia, todas las

poblaciones decaerán hacia la extinción (Hanski y Simberloff 1977). La conectividad del paisaje se ha medido mediante diferentes técnicas matemáticas, entre ellos la teoría de percolación (Gardner et al. 1987; With 1997; With 2002; With y King 1997) y la teoría de gráficas (Langevelde 2000; Urban y Keitt 2001). Las variables que se toman en cuenta son la afinidad de las especies por el tipo de área en que se encuentran, su habilidad para cruzar “huecos” de hábitat, sus tasas de movilidad, su respuesta ante los distintos tipos de fronteras que puede haber entre parches y su mortalidad diferencial ante distintos terrenos (Hanski y Gaggiotti 2004). En particular, este trabajo se enfocará en el último punto, la mortalidad diferencial que experimentan las especies ante áreas con manejos agrícolas de distintas intensidades. Se asumirá que mientras mayor sea la intensificación de la agricultura en cierta área (asociado al uso de herbicidas, plaguicidas, el descenso en la diversidad de fuentes de alimento y resguardo posible, etc.), mayor será la mortalidad de las especies que la crucen. La razón de este enfoque es que se desea hacer énfasis en las características de la *matriz* para las metapoblaciones. Por lo general, la conectividad se ha medido en función a la distancia entre parches de hábitat, al área de los mismos y a la capacidad de dispersión de las especies (Hanski y Gaggiotti 2004), sin embargo, las características de la matriz que los rodea han recibido menos atención (aunque véase Ricketts 2001 y With et al. 1997), y en el marco de la agroecología este trabajo sostiene que el efecto de las características de la agricultura que rodea a una metapoblación debe ser estudiado tanto como cualquier otra cualidad del paisaje y su ecología. Sabemos que los efectos de la pérdida de hábitat y de la fragmentación en la viabilidad de las poblaciones no son lineales, lo cual ha llevado a caracterizar umbrales de perturbación tras los cuales las especies tienden a la extinción (Lande 1987; Bascompte y Solé 1996). Sin embargo, falta mucho por estudiar respecto a qué *tipos* de matriz pueden conservar metapoblaciones funcionales, es decir, hasta qué punto una matriz puede ser propicia para la estabilidad de las metapoblaciones dependiendo del grado *cualitativo* de su manejo. Este enfoque en la calidad y no la cantidad de la matriz es importante en un mundo en que la cantidad de fragmentación y pérdida de hábitat ya es grande; y lo que tal vez resulte más viable modificar sea su carácter cualitativo. En el marco de la agroecología, una matriz agrícola, si bien

extensa, puede ser propicia para la conservación de la biodiversidad si se encuentra bajo un manejo que opte por la diversidad de cultivos, el manejo preventivo de plagas y enfermedades, la conservación del suelo libre de químicos añadidos y el entendimiento general del funcionamiento del sistema. Por lo discutido en las secciones 1.1.1. y 1.2. es razonable pensar que una matriz de tales características será mucho más propicia para la migración de las especies y por tanto para la conectividad general del paisaje que una matriz agrícola intensiva del tipo industrial. Por ello, este trabajo se enfoca en el análisis del efecto de los cambios en la calidad del paisaje sobre la dinámica de las metapoblaciones: más que analizar la cantidad de hábitat que puede perderse, se analizará, una vez perdido el hábitat, la calidad de la matriz que puede permitir metapoblaciones conexas y funcionales.

1.6 Dos hipótesis

A la luz de lo anterior, existe un viejo debate en el que se ubica este trabajo. Por un lado, hay quienes sostienen que la actividad humana, independientemente de su índole, se encuentra en contraposición directa a la conservación de la naturaleza. De esto se desprende que la agricultura debe realizarse de la manera más intensiva posible, para obtener más alimentos en menos espacio y así poder “guardar” más tierras para la conservación. Por otro lado, hay quienes defienden que no toda la actividad humana es destructiva, sino que es posible aprovechar los recursos de maneras que sostengan la biodiversidad. Lo anterior puede traducirse en la siguiente gráfica (tomada de Perfecto et al. 2009), que describe dos hipótesis sobre el decaimiento de la biodiversidad en función de la intensidad en el manejo agrícola.

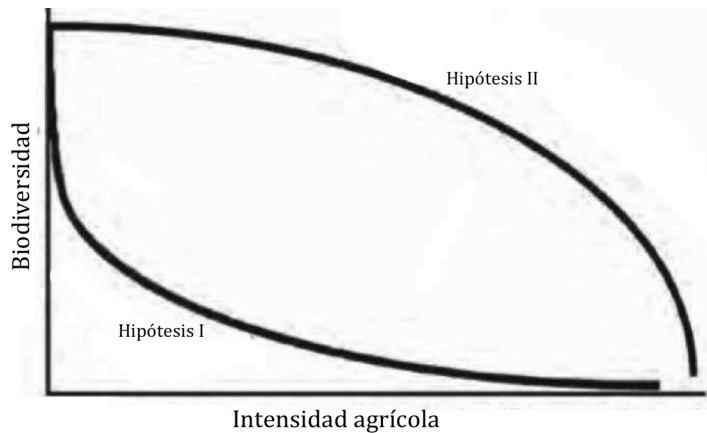


Figura 3: Representación gráfica de las dos hipótesis a comparar. Hipótesis I: Curva convexa - decaimiento rápido en la biodiversidad desde las primeras etapas de la intensificación agrícola. Hipótesis II: Curva cóncava - decaimiento lento en la biodiversidad en las primeras etapas de intensificación agrícola. Tomada de Perfecto et al. 2009.

La hipótesis 1 va de acuerdo con la idea de que cualquier tipo de intervención humana causará una pérdida abrupta de biodiversidad, por lo que más valdría intensificar la producción agrícola en unas tierras y dejar otras intactas. La hipótesis 2 propone un decaimiento más lento, lo cual indicaría que es posible realizar actividades agrícolas que no destruyan la biodiversidad, y que es sólo hasta cierto grado de intensidad ésta que se ve deteriorada. Lo llamativo de esta segunda hipótesis es que implica romper una manera de concebir al humano como escindido del resto de la naturaleza, poniendo sus intereses en oposición a los del resto de la vida en la Tierra. Pensamos que superando esta falsa dicotomía es que se puede pensar en una agricultura ecológicamente consciente y planificada como verdadera alternativa para la alimentación humana sostenible.

Así pues, reconociendo la importancia de la matriz agroecológica para la conservación de la biodiversidad, pondremos a prueba las dos hipótesis mencionadas y

estudiaremos de qué manera es que el manejo en el sector agrícola es capaz de permitir o inhibir el desarrollo sano de las comunidades bióticas en un paisaje. En particular, nos interesa estudiar la cualidad cóncava o convexa de la curva que describa el cambio en la biodiversidad en función de la intensificación agrícola.

1.7 Modelando la matriz

Hemos dicho ya que distintos tipos de modelo se han utilizado para estudiar paisajes con metapoblaciones (y en menor medida, con metacomunidades). Este tipo de trabajos nos permiten poner a prueba hipótesis generales de maneras que resultarían en extremo difíciles de realizar en campo. Por ningún motivo se pretende sustituir este otro tipo de investigación, pero sin lugar a dudas sí se pretende complementarlo. Sobre todo en casos como el aquí elaborado, en que el objeto de estudio es una metacomunidad ubicada dentro de un paisaje, el modelado es una herramienta imprescindible. Mediante el acercamiento aquí presentado, podemos indagar sobre los efectos del paisaje no sobre una especie en particular, sino sobre una metacomunidad hipotética compuesta de n especies con toda una gama de características posibles. Este tipo de estudios, si bien carecen de la especificidad de la realidad, valen exactamente por lo contrario, por su generalidad. Siendo laxos respecto a los detalles de cada caso, podemos obtener conocimiento sobre un fenómeno general dado, el cual puede y debe adaptarse después a la particularidad de cada caso para complementar la información obtenida. En concreto, si bien es cierto que existe un sin fin de especies en un sin fin de paisajes con actividad agrícola específica i.e. una infinidad de factores históricos que diferencian cada caso, lo que tienen en común es la fragmentación del hábitat, la resultante conformación metacomunitaria y la matriz agrícola en la que se hayan inmersos; enfocándonos en estudiar estos factores dinámicos compartidos podemos obtener valiosa información con validez general (Schumm 1998).

En el presente trabajo se utiliza un modelo que podría llamarse “híbrido” para estudiar los efectos de la calidad del paisaje sobre las metacomunidades bióticas. El terreno será explícito y estará compuesto, de manera clásica, por “parches” con

distintos atributos. Los individuos migrarán a través de ellos mediante unas sencillas reglas de dispersión simple. Sin embargo, lo que diferencia este trabajo de la gran mayoría de los modelos hasta ahora producidos, es que se trata de un modelo explícito también en cuanto a la dinámica de la metacomunidad biótica. Hemos dicho que la extinción local es un aspecto base de los modelos de metapoblaciones (y metacomunidades). Sin embargo, ésta siempre se asume como un parámetro o una función dada. En los casos más desarrollados, la probabilidad de extinción se da en función del tamaño de los parches de hábitat, de la distancia entre ellos, etc. Sin embargo, en este modelo no se hará de esa manera. Aquí, la metacomunidad será modelada mediante una ecuación del tipo Lotka-Volterra generalizada que describe las relaciones tróficas entre especies. De esta manera, la extinción, o no, de las especies y toda su dinámica en general será un resultado explícito y cuantificable de sus interacciones con el resto de la comunidad y con el paisaje. Lo que se busca con este acercamiento no es una cuantificación exacta de la dinámica de las comunidades, cosa que sería del todo ingenua, sino hacer una aproximación cualitativa que sin embargo permita relajar supuestos sobre la extinción de las especies, aspecto clave de la teoría de metapoblaciones.

2. Objetivos y hipótesis

Objetivo general:

- Realizar un modelo computacional espacialmente explícito que permita estudiar la relación entre la intensificación de la agricultura y la pérdida de biodiversidad a nivel de paisaje.

Objetivos específicos:

- Construir un método para modelar la dinámica de comunidades bióticas hipotéticas basada en sus relaciones tróficas.
- Insertar dichas comunidades en un paisaje fragmentado caracterizado por las actividades agrícolas que en él se lleven a cabo.
- Analizar la forma en que decae la biodiversidad a medida que se intensifica el manejo agrícola en el paisaje. En particular, interesa dilucidar si dicha forma es lineal o no lineal y de tratarse de una curva, su concavidad.
- Estudiar el efecto de dos distintos tamaños de hábitat sobre la forma en que decae la biodiversidad de las comunidades.

Hipótesis:

La relación entre la intensificación de la agricultura y la pérdida de biodiversidad a nivel de paisaje tiene una forma no lineal que se ve modificada por las características espaciales del paisaje.

3. Métodos

3.1. Construcción del modelo

Para estudiar el efecto de la intensificación de las actividades agrícolas sobre la biodiversidad de las comunidades bióticas a nivel de paisaje se planteó un modelo computacional. En el modelo, realizado con el lenguaje de programación *Python*²⁰, se crearon comunidades bióticas hipotéticas cuya dinámica quedó determinada por las relaciones de depredación entre las especies. Éstas se insertaron a manera de metacomunidades en un paisaje virtual fragmentado y el paisaje se caracterizó por dos tipos de actividad agrícola: la intensiva o industrializada y la agroecológica²¹, las cuales quedaron definidas por la probabilidad de muerte que presentaban ante las especies que las transitaran. Paralelamente a la dinámica de las relaciones tróficas entre las especies, se modeló la migración de algunos individuos como difusión simple a través de la retícula que representa el paisaje. Durante dicha migración, se aplicó una probabilidad de muerte al transitar cada celda, la cual se asignó como más elevada en las celdas de tipo intensivo que en las de tipo agroecológico. Tras mil iteraciones del sistema se tomaron una serie de medidas de biodiversidad y de la biomasa resultante. El proceso se repitió aumentando paulatinamente el número de celdas que representan agricultura de tipo intensivo en relación a las de tipo agroecológico, partiendo desde cero y hasta cubrir la totalidad de la matriz agrícola. De este modo, se estudió la forma en que descendió la biodiversidad a medida que ganó terreno el tipo de agricultura intensiva en el paisaje. Para alcanzar un tamaño de muestra confiable se realizó este proceso con 200 comunidades bióticas diferentes.

3.1.1. La comunidad biótica

Se utilizó el modelo de nicho original de Williams y Martínez (Williams y Martínez

²⁰ El código completo se encuentra disponible en la sección de “materiales” de la página <http://laboratoriotropic.wix.com/laparcels> en versión .doc; así como en versión .py en la página <https://github.com/cecigongon/MatrizAgroecologica/blob/master/code>.

²¹ El proceso de intensificación agrícola es un continuo, por lo que en la realidad existe todo un gradiente de manejos que va de menor a mayor intensificación. Sin embargo, por simplicidad se pensó únicamente en los dos extremos del gradiente para este estudio. Por “agroecológica” se entiende un manejo que opta por una alta biodiversidad (policultivos), un escaso o nulo uso de insumos externos, técnicas de conservación de suelo y agua, etc.

2000) para obtener doscientas comunidades hipotéticas de diez especies tróficas cada una. Las especies tróficas son grupos funcionales de taxa que comparten el mismo tipo de presas y de depredadores en una red trófica. Este concepto ha sido ampliamente aceptado en el ámbito de los estudios estructurales de las redes tróficas, por reducir sesgos y complicaciones metodológicas relacionadas al esfuerzo de muestreo y la resolución desigual entre distintos taxa (Cohen et al. 2012). Para el presente trabajo resulta útil valerse de este concepto ya que reduce drásticamente el número de taxones a tratar, lo cual permite una velocidad de computación viable para el modelo. Así pues, se crearon comunidades bióticas de diez especies tróficas con relaciones de depredador-presa entre ellas.

En el modelo de nicho, es necesario proporcionar únicamente el número de especies S y el valor de conectancia C de la red, que es igual al número de conexiones existentes entre el número de conexiones posibles L/S^2 . En este caso se proporcionó un valor $C=0.2$, que fue elegido por ser un valor cercano al promedio (0.215) de la conectancia conocida para algunos ecosistemas terrestres bien estudiados (Williams y Martínez 2000). A partir de estos datos, el algoritmo construye redes tróficas estructuralmente muy parecidas ²² a aquellas que se conocen empíricamente, mediante la implementación de una serie de reglas sencillas detalladas a continuación:

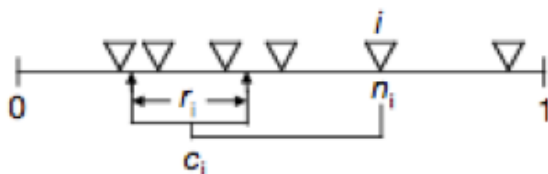


Figura 4: Esquemmatización del proceso de construcción de comunidades del modelo de nicho (Williams y Martínez 2000).

²² Las propiedades estructurales que los autores midieron fueron la fracción de especies basales, intermedias y tope; la generalidad y la vulnerabilidad de las especies, con sus desviaciones estándar; la similitud trófica de las especies; la media y la desviación estándar de las longitudes de las cadenas tróficas, el logaritmo del número de cadenas tróficas, la fracción de especies que presentan canibalismo y la fracción de especies con omnivoría, entre otras (Williams y Martínez 2000).

Primero se asigna un valor de nicho n_i de manera uniformemente aleatoria a cada especie i , dentro del intervalo $[0,1]$. Después, se asigna a cada especie un “centro de alimentación” c_i , el cual también se elige de manera uniformemente aleatoria, con la restricción de ser menor que n_i . En seguida se asigna un intervalo r_i alrededor de c_i que representa la zona de alimentación de la especie i , es decir, i se alimentará de todas las especies cuya n_j se encuentre dentro del intervalo de longitud r_i alrededor de c_i . La magnitud de r_i se obtiene extrayendo valores aleatoriamente dentro del intervalo $[0,1]$ siguiendo una distribución beta con $\alpha=1$ y $\beta=(1/2C)-1$ ²³. Finalmente, se eliminan y sustituyen las especies que resulten desconectadas del resto o idénticas a alguna otra, y a la especie con menor n_i se le fija un valor de $r_i=0$ para asegurar que exista al menos una especie basal.

Se eligió el modelo de nicho original por varias razones. Desde el principio se ha reconocido que este modelo crea redes tróficas con características estructurales muy parecidas a las de las comunidades que se conocen empíricamente, como ya se ha mencionado. Debido al éxito del modelo, posteriormente surgieron diversas variantes que relajaban algunos de sus supuestos, como el de la continuidad de las dietas (es decir, que las zonas de alimentación no tuvieran que componerse necesariamente de un intervalo continuo (Williams y Martínez 2000; Williams y Martínez 2008) y modificaban algunas de las reglas para asignar las conexiones tróficas. Sin embargo, en la rigurosa comparación que los propios autores realizaron de su modelo con cinco de sus variantes más exitosas en el 2008 (Williams y Martínez 2008), encontraron que los resultados de todos los modelos eran similares en cuanto a propiedades como la fracción de especies basales, intermedias y tope; desviaciones estándar respecto a la conectividad y generalidad; y en cuanto a la fracción de herbívoros y omnívoros. Respecto a otras medidas, todos los modelos variaban considerablemente entre sí, haciendo difícil la elección de uno por encima del resto. Debido a la simplicidad del modelo original y su buen funcionamiento general, no se encontró necesidad de utilizar ninguna de sus variantes para los fines de este trabajo, que busca únicamente

²³ De este modo se asegura que el promedio de los r_i sea igual a C . Además, diversos análisis estructurales de las redes tróficas han reportado una distribución beta (de cola larga), y en específico leyes de potencias, en el patrón de las interconexiones tróficas de las especies (Dunne y Williams 2009; Stouffer et al. 2005).

generar comunidades teóricas que posean una estructura biológicamente razonable.

Además de las variantes antes discutidas, existen otros dos modelos que vale la pena mencionar, pues se distinguen del resto por ser modelos probabilísticos. Tanto el modelo de nicho probabilístico de Williams y Purves (Williams y Purves 2011) como el modelo probabilístico de Allesina y colaboradores (Allesina et al. 2008) presumen de ajustarse a la realidad mejor que el resto, sin embargo, las ventajas de ambos modelos emanan de que sus parámetros se ajustan con base en datos empíricos de las redes, mediante una metodología probabilística, en vez de asignarse con las reglas simples del modelo de nicho original. Aunque estos modelos tienen un mejor desempeño que el del modelo de nicho original, su superioridad sólo es significativa para redes con un gran número de especies y altos valores de conectancia, o bien, para redes con una fracción muy grande de especies basales (Williams y Martínez 2008; Williams y Purves 2011). Además, dicha superioridad se consigue a costa de una pérdida de generalidad, pues se calibra con datos empíricos específicos de cada red. Debido a que el presente trabajo contempla redes relativamente pequeñas (10 especies) con conectancia promedio, se consideró preferible utilizar el modelo de nicho original y así gozar de su generalidad.

Con la implementación del modelo de nicho se obtiene una matriz de interacciones comunitarias con las siguientes características: Se trata de una matriz A de $n \times n$ especies (en este caso 10×10) donde cada valor a_{ij} expresa el efecto de la especie j sobre la especie i . Así, si la especie j se alimenta de i , la matriz contiene un -1 en el elemento a_{ij} ; si i se alimenta de j , la matriz tiene un 1 en dicho elemento y tiene un 0 si las especies no interactúan de manera trófica (Figura 5).

A=

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0	1	0	-1	0	0	0	0	0	0
2	-1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
3	0	0	0	-1	0	0	1	0	0	0
4	1	0	1	0	-1	0	0	-1	0	0
5	0	-1	0	1	0	1	0	0	1	0
6	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	1
7	0	0	-1	0	0	0	0	-1	0	0
8	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
9	0	0	0	0	-1	0	0	-1	0	-1
10	0	0	0	0	0	-1	0	0	1	0

Figura 5: Ejemplo de la matriz A de interacciones tróficas obtenida con el modelo de nicho de Williams y Martínez.

La matriz A obtenida fue modificada para utilizarse en la ecuación diferencial de Lotka-Volterra Generalizada (LVG) con la que se modeló la dinámica poblacional de la comunidad, lo cual se detallará a continuación.

3.1.2. Las interacciones tróficas

Hemos dicho que se busca realizar un modelo explícito en cuanto a la dinámica de la metacomunidad. Para ello, se utilizó una ecuación diferencial ordinaria del tipo Lotka-Volterra generalizada como la que se expone a continuación:

$$2) \quad \frac{dx_i}{dt} = x_i r_i + \sum_j A_{ij} x_i x_j$$

En donde: x_i es la magnitud de la población i ; r_i es la tasa de crecimiento de la especie i ;

A_{ij} es la matriz de interacciones²⁴, donde cada valor a_{ij} indica el efecto de la especie j sobre la especie i ; y x_j es la magnitud de la población j .

Los parámetros de la ecuación se obtuvieron de la siguiente manera:

1. Se eligió x_i aleatoriamente, con la condición de ser mayor a uno.
2. El signo de r_i se eligió de acuerdo al tipo de especie determinado por el modelo de nicho: si se trata de una especie basal (autótrofa), el signo es positivo, de lo contrario es negativo. Esto se debe a que las ecuaciones de Lotka-Volterra están hechas para modelar un crecimiento positivo de las especies basales en ausencia de sus depredadores y por el otro lado, un decremento de las demás especies en ausencia de sus presas. De este modo las poblaciones sobreviven y se regulan entre sí mediante sus interacciones. Una vez definido el signo, la magnitud de r_i se eligió aleatoriamente con las siguientes restricciones: que los valores positivos se encontraran en el intervalo (0,2.5) y los valores negativos en el intervalo (-1, 0). La razón de esto es que las r_i negativas causan un decremento muy fuerte de las poblaciones si no se constriñen en dicho intervalo, es decir, si se permite que su magnitud sea mayor o igual a la unidad. Así mismo, para evitar crecimientos desmedidos de algunas especies las tasas positivas se limitaron al intervalo (0, 2.5)²⁵.
- 3) Para poderse utilizar en la ecuación LVG, los valores en la matriz A_{ij} que se obtuvo con el modelo de nicho se modificaron de la siguiente manera:
 - Se le asignó el valor -1 a todos los elementos en la diagonal de la matriz (a_{ii}).
 - Todos los valores en la matriz se multiplicaron por números aleatorios en el intervalo (0,2). La razón de esta aleatorización de las magnitudes fue obtener una matriz más realista que permitiera efectos variados y asimétricos entre las

²⁴Es importante notar que la matriz A_{ij} permite incorporar en la ecuación interacciones tróficas (+,-), de competencia (-,-), mutualismo (+,+), etc. Sin embargo, debido a que en este trabajo se utilizó el modelo de nicho para crear las comunidades bióticas hipotéticas, y a que dicho modelo sólo caracteriza relaciones tróficas entre especies; en esta matriz sólo se incorporaron interacciones de tipo (+,-).

²⁵Se realizaron pruebas permitiendo valores en el intervalo (0,1000), (0,100), (0,10), (0,5) y (0,2.5). Para las primeras dos opciones se encontró que la mayoría de los sistemas incurría en comportamientos que no podían ser computados, mientras que con los últimos tres intervalos los resultados fueron cualitativamente similares entre sí. Se eligió el intervalo (0,2.5) para conservar cierta similitud con la escala en la que se eligieron los valores negativos.

especies. Nuevamente, se impuso el constreñimiento en el intervalo (0,2) para evitar valores desproporcionadamente elevados.

- Por último, todos los valores negativos se disminuyeron en un orden de magnitud mediante su multiplicación por el valor 0.1 Esta medida se tomó tras varios ensayos en los que se observó que las interacciones negativas ocasionaban el desplome de las poblaciones a menos de que se tomara esta medida (Figura 6).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	-0.19	1.53	0	-0.12	0	0	0	0	0	0
2	-0.07	-0.13	0	0	1.4	0	0	0	0	0
3	0	0	-0.1	-0.02	0	0	1.8	0	0	0
4	1.8	0	1.03	-0.06	-0.04	0	0	-0.14	0	0
5	0	-0.09	0	1.4	-0.11	1.09	0	0	1.07	0
6	0	0	0	0	-0.19	-0.15	0	0	0	1.8
7	0	0	-0.05	0	0	0	-0.12	-0.09	0	0
8	0	0	0	1.23	0	0	1.4	-0.17	1.03	0
9	0	0	0	0	-0.12	0	0	-0.03	-0.11	-0.15
10	0	0	0	0	0	-0.1	0	0	0.1	-0.01

Figura 6: Ejemplo de la matriz A_{ij} obtenida tras la modificación de la matriz A creada con el modelo de nicho de Williams y Martínez.

Una vez hecho lo anterior, se integra la ecuación LVG para obtener las magnitudes poblacionales de las especies a cada iteración del modelo. La integración se hace a través de un método de integración numérica²⁶.

²⁶ Este método resuelve la ecuación

$$df/dt = f(y,t)$$

mediante una interacción de algoritmos rígidos y no-rígidos. Cuando un sistema de ecuaciones diferenciales presenta inestabilidad ante ciertos métodos numéricos decimos que el sistema es rígido. El algoritmo usado para resolver el sistema de ecuaciones alterna entre métodos rígidos y no rígidos empezando por los segundos y cambiando dinámicamente a los métodos rígidos en caso de que el error o alguna otra medida sobre el comportamiento de las soluciones así lo indique. El paquete utilizado fue *scipy.integrate.odeint* de *Python*.

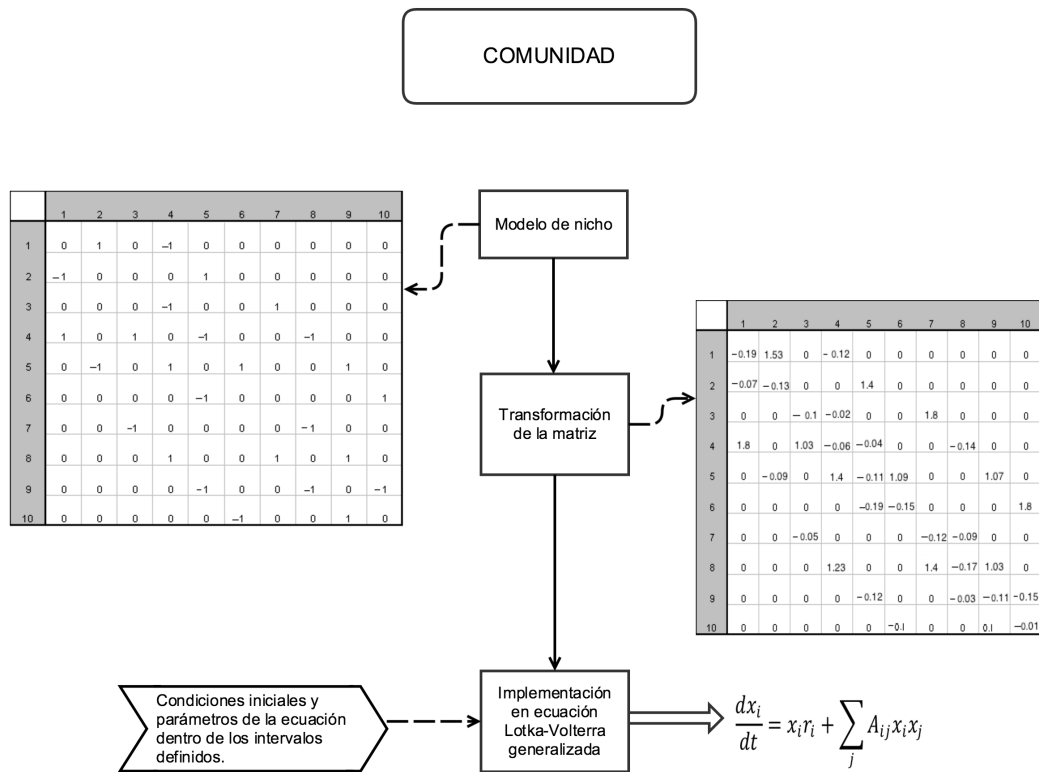


Figura 7: Diagrama de flujo del proceso para modelar las comunidades bióticas y sus interacciones tróficas.

3.1.3. El paisaje

Hasta este punto se han modelado comunidades bióticas y los cambios poblacionales que experimentan como resultado de las interacciones tróficas entre sus individuos. El siguiente paso fue insertar dichas comunidades en un espacio hipotético. Para ello, se modeló un paisaje sencillo compuesto por 10x10 celdas, como se ejemplifica a continuación.

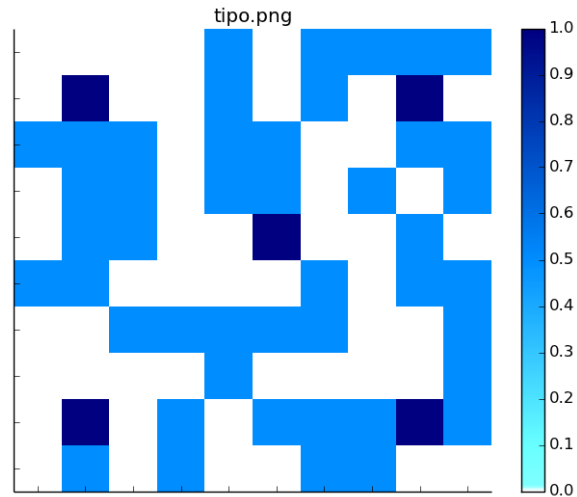


Figura 8: Ejemplo de un paisaje hipotético compuesto por 10x10 celdas cuadradas del mismo tamaño.

Como puede observarse, existen tres tipos de celdas en la cuadrícula: las azul oscuro, que representan el hábitat natural donde habita la comunidad biótica²⁷; las azul claro, que representan espacios agrícolas con un manejo agroecológico que como se ha documentado favorece la biodiversidad; y las blancas, que representan espacios agrícolas con un manejo intensivo de tipo industrial y de monocultivo (Tabla 1). Las áreas de hábitat natural se dispusieron de modo que formaran una metacomunidad, por lo que se fijaron cinco áreas de este tipo: una al centro y las cuatro restantes en las esquinas del espacio, esta disposición se mantuvo constante en todo el trabajo. Se eligió así porque el trabajo se sitúa en el contexto de los hábitats altamente fragmentados, lo cual se considera cuando éstos ocupan al rededor del 10% del espacio en un paisaje o menos (Hanski y Gaggiotti 2004). En este trabajo se realizaron experimentos con dos versiones de la disposición espacial, una donde el área cubierta por el hábitat es del 5% y otra donde es del 10%, conservando las posiciones, para tratar el efecto del tamaño de los parches.

²⁷ Se colocó la comunidad biótica en los cinco espacios partiendo de idénticas condiciones iniciales en cada uno para mantener la uniformidad en todos los experimentos.

Tabla 1: caracterización de los tipos de celdas en el paisaje modelado.

Tipo de celda	Características asociadas	Propiedades en el modelo
Hábitat natural	Fragmento de vegetación primaria donde habitan las comunidades locales.	Celdas donde la metacomunidad se establece y sus especies interactúan.
Parcela con manejo industrializado	Monocultivo intensivo con alto uso de insumos químicos tóxicos y maquinaria.	Celdas que son atravesadas por las especies y donde enfrentan una alta tasa de mortalidad (0.6).
Parcela con manejo agroecológico	Policultivo con bajo o nulo uso de insumos químicos, técnicas de conservación de suelo y agua y otras prácticas propias de la agroecología.	Celdas que son atravesadas por las especies y donde enfrentan una baja tasa de mortalidad (0.3).

Un supuesto fuerte del modelo es que las especies que conforman la comunidad sólo se establecen permanentemente en las áreas del paisaje que son del tipo “hábitat natural”, es decir, en las cinco áreas antes mencionadas. En el resto del espacio, los individuos únicamente intentan migrar. Ésta es una simplificación común en los modelos de metapoblaciones, pues consideran que la matriz que rodea a los parches de hábitat no son adecuados para la reproducción, y sólo deben ser atravesados para alcanzar otras zonas de hábitat (Hanski y Gaggiotti 2004). Si bien se trata de una simplificación, pues es verdad que algunas especies son capaces de establecerse en más de un tipo de espacio en la matriz, se consideró un supuesto apropiado para una primera aproximación. Queda como una ampliación interesante del modelo profundizar en el efecto de que otros parches en la matriz funcionen para el establecimiento fijo o temporal de algunas especies.

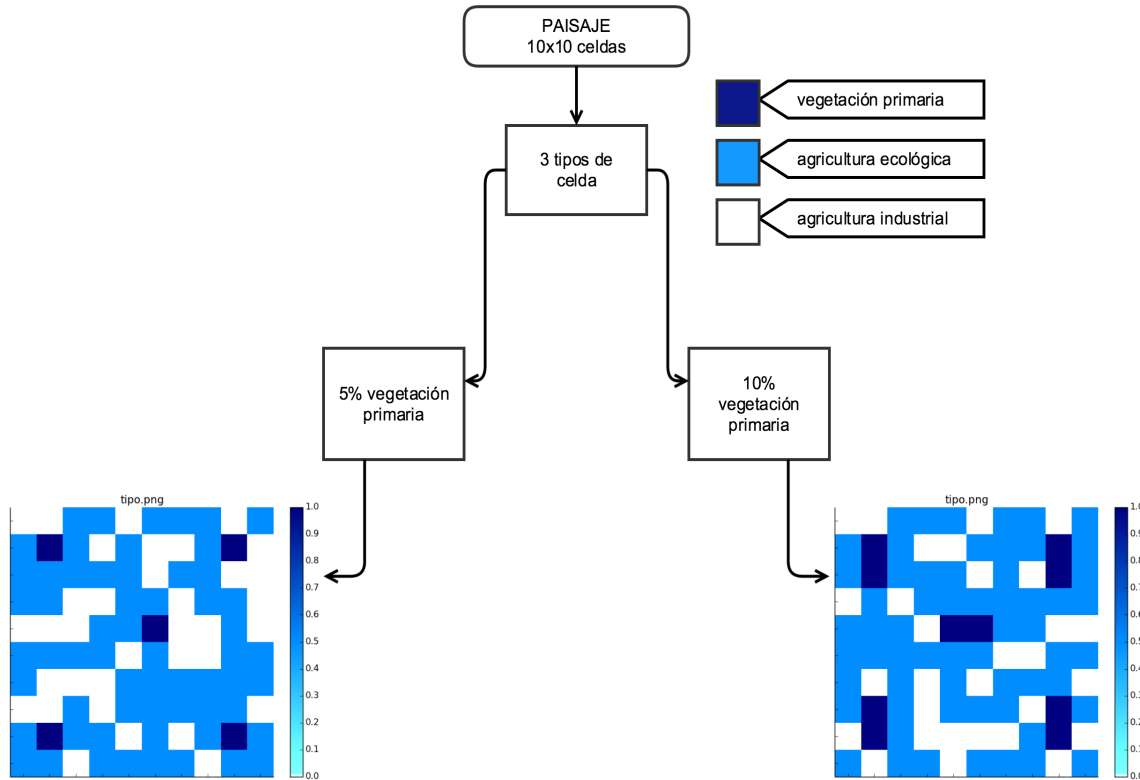


Figura 9: Diagrama de flujo del proceso de creación de los diferentes paisajes puestos a prueba.

3.1.4. La intensificación agrícola en el paisaje

Para simular la intensificación de las actividades agrícolas en el paisaje recién modelado, simplemente se elevó paulatinamente la cantidad de celdas de tipo intensivo, a costa de disminuir el número de celdas de tipo agroecológico. El cambio se modeló de cinco en cinco, elevando el número absoluto de celdas de tipo intensivo de la siguiente manera: {0, 5, 10, ..., 90, 95} y en consecuencia disminuyendo la cantidad de celdas agroecológicas en sentido contrario: {95, 90, ..., 10, 5, 0} (Figura 10). Respetando estas proporciones de tipos de manejo, la identidad de cada celda de la matriz simulada se asignó aleatoriamente. En relación a esta simulación de intensificación se midió el cambio en la biodiversidad del paisaje modelado, lo cual se detallará más adelante.

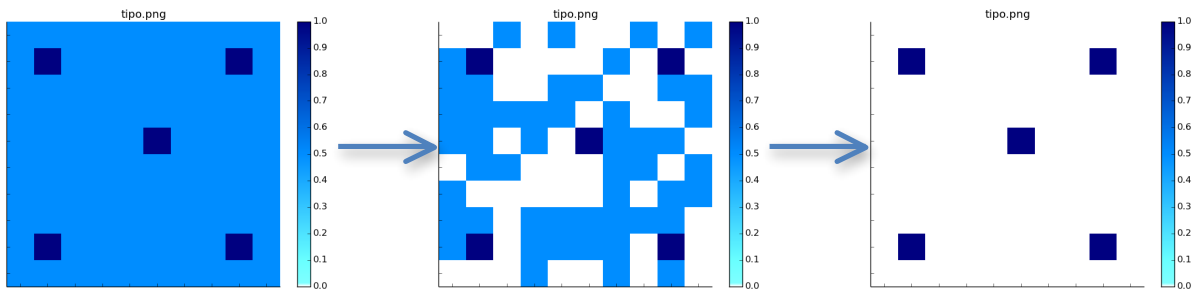


Figura 10: Ejemplo del proceso de intensificación agrícola del paisaje. En el primer paso se observa un paisaje con 5 celdas de tipo “hábitat” y 95 celdas de tipo “agroecológico”. En el paso intermedio, 5 celdas de tipo “hábitat”, 50 celdas de tipo “agroecológico” y 45 celdas de tipo “intensivo”. Finalmente observamos el paisaje en su máximo punto de intensificación, con 5 celdas de tipo “hábitat” y 95 celdas de tipo “intensivo”.

Las condiciones de frontera son periódicas, es decir, el espacio simulado puede pensarse como una superficie toroidal. Como resultado de esto, los espacios de tipo “hábitat natural” de las esquinas, que parecen estar distanciados entre sí por seis celdas, en realidad se encuentran a una distancia real de dos celdas. Esta distancia real se mantiene en las simulaciones realizadas con hábitats del doble de tamaño.

3.1.5. La migración

Para modelar los movimientos migratorios de las especies, se utilizó una simple regla donde una proporción m de la población de cada especie p_s en cada celda migra hacia sus ocho celdas vecinas, en igual proporción hacia cada una.

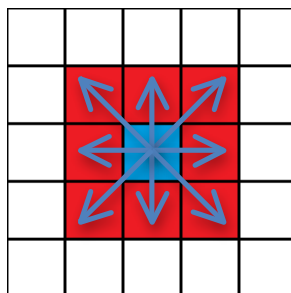


Figura 11: Diagrama de la migración de individuos en proporciones iguales a cada una de sus ocho

celdas.

Así, el número de individuos que emigra E de cada celda en cada iteración está dada por la fórmula:

$$3) \quad E = \sum_{s=1}^{s=10} mp_s$$

Y el numero de individuos que inmigra I hacia cada celda será:

$$4) \quad I = \frac{E_1}{8} + \frac{E_2}{8} + \dots + \frac{E_8}{8}$$

En donde: E_1, E_2, \dots, E_8 son el número de individuos que sale de cada una de las 8 celdas que rodean una celda.

Este proceso ocurre para cada una de las celdas en cada iteración de la migración. Esta sencilla regla supone que los individuos se dispersan radialmente hacia todos sentidos en la misma proporción. Otra importante simplificación es la denso-independencia del proceso. Es bien sabido que en la naturaleza la migración suele ser denso-dependiente, sin embargo, esta relación puede ser positiva o negativa, dependiendo de la especie y el ambiente, y en la mayoría de los casos no se conoce. Debido a esto y a que la incorporación de comportamientos sofisticados en los modelos suelen complicar mucho su interpretación, sin que quede claro hasta qué punto beneficien en algo (Hanski y Gaggiotti 2004), este modelo asume una tasa de migración independiente de la densidad de las poblaciones.

Otro supuesto importante del modelo es que m (la proporción de individuos que migra de cada celda) es mayor para las celdas de la matriz que para las celdas de tipo hábitat. Esto se debe a la suposición de que los individuos tienden a permanecer en su hábitat, mientras que cuando se encuentran en áreas no aptas para su establecimiento indefinido tienden a moverse en búsqueda de mejores condiciones. Se trata de un supuesto bastante razonable que busca darle un mayor realismo al modelo, y ha sido implementado en otros estudios como el de (With y Crist 1995).

Un tercer supuesto en el proceso migratorio de este modelo es que todas las especies tienen igual capacidad de dispersión. Posiblemente se trate de la mayor simplificación de las tres, pues se ha reconocido que las distintas capacidades dispersivas de las especies tienen efecto sobre la supervivencia diferencial de las mismas en hábitats fragmentados (Thomas 2000). Sin embargo, la falta de información para calibrar un modelo en el que se trabaja con especies tróficas hipotéticas hace de esta aproximación la más parsimoniosa. Una vía diferente podría haber sido asignar aleatoriamente distintas capacidades de dispersión a las especies, pero esto habría añadido ruido a los resultados ya que habría sido difícil discernir si la supervivencia o extinción de cada una se debiera a tasas demasiado bajas o altas de dispersión, o bien a las características de calidad de la matriz. Dado que la variable cuyo efecto queremos estudiar es la de la intensificación de la matriz, para evitar oscurecer la interpretación de los resultados se eligió fijar la dispersión de todas las especies en el valor de $m=0.3$ en las celdas de tipo hábitat y $m=1.0$ en las celdas de la matriz. Estos valores se traducen en que el 30% de la población de cada especie en las celdas de tipo hábitat salga hacia las celdas vecinas en cada iteración, mientras que en las celdas de la matriz todos los individuos de una celda transiten hacia las celdas inmediatamente vecinas en cada iteración.

3.1.6. La mortalidad

Por último, lo que permitirá medir el impacto de la calidad de la matriz sobre la metacomunidad es la probabilidad de muerte en cada tipo de celda. En los parches de hábitat los individuos nacen y mueren por las interacciones tróficas modeladas con la ecuación de tipo Lotka-Volterra generalizada, pero en los parches de la matriz, es el tipo de agricultura que se realiza lo que indica la probabilidad de morir o sobrevivir para seguir migrando. La mortalidad diferencial para distintos tipos de espacios está reconocida como pieza clave en el momento de medir la conectividad de un paisaje (Hanski 1998), por lo que es nuestro interés explorarla. La manera en que se modeló es sencilla: los individuos que migran a través de la matriz enfrentan cierta probabilidad de morir, sin embargo, ésta es mayor cuando se encuentran en celdas de tipo intensivo que cuando se hallan en las de tipo agroecológico. La probabilidad de

muerte diferencial durante la migración ha sido estudiada ampliamente en función del tamaño de los fragmentos de hábitat y de la distancia entre unos y otros, sin embargo, menos atención se ha prestado a la que surge de las distintas calidades de los fragmentos que son atravesados. Dadas las implicaciones ambientales discutidas de la agricultura industrializada y la agricultura ecológica, respectivamente, el tipo de agricultura realizada en un fragmento del paisaje impacta la probabilidad que tienen las especies de migrar con éxito a través de él o perecer en el intento. Así pues, se decidió diferenciar los tipos de celdas en el modelo por la probabilidad de muerte que enfrentarían los individuos que las atravesaran: uno alto para las celdas con agricultura industrializada y uno bajo para las celdas de tipo agroecológico. Para este trabajo se utilizó una probabilidad de muerte de 0.6 en las zonas industrializadas y una de 0.3 en las agroecológicas.

3.2. Implementación computacional

3.2.1. Modelo experimental

Una vez montadas todas las partes del modelo, se prosiguió a realizar los experimentos *in silico* (Miramontes 1992) pertinentes para analizar el efecto de la intensificación de la agricultura sobre la biodiversidad en un paisaje. Para ello, se utilizaron dos paisajes diferentes, ambos con cinco fragmentos de tipo hábitat, uno al centro y cuatro a los extremos, pero con diferentes tamaños. En el primero, los cinco hábitats cubrieron el 5% de la superficie total del paisaje, mientras que en el segundo cubrieron el 10% de la superficie total (Figura 9).

Se crearon 100 comunidades bióticas (matriz comunitaria A_{ij} , condiciones iniciales x_{i0} y tasas de crecimiento r_i) y se iteró con cada una de ellas 1000 veces la ecuación de Lotka-Volterra generalizada, sin tomar en cuenta el paisaje, es decir, únicamente se calculó el estado de las poblaciones a partir de condiciones iniciales aleatorias ($t=0$) y hasta el tiempo $t=1000$, en ausencia de la matriz espacial y los procesos migratorios. Con base en lo obtenido con este proceso, se clasificaron los resultados en las

siguientes categorías:

- 1) comunidades que alcanzaron un punto fijo, con la extinción de alguna(s) especie(s).
- 2) comunidades que entraron en un comportamiento oscilatorio, con la extinción de alguna(s) especie(s).
- 3) comunidades cuya solución numérica no pudo ser computada²⁸.

Las especies se consideraron extintas cuando su número poblacional alcanzó valores menores a 0.0001; cabe resaltar que bajo estos requerimientos ninguna comunidad mantuvo a las 10 especies.²⁹ Para cada conjunto de datos (matriz comunitaria A_{ij} , condiciones iniciales x_{i0} y tasas de crecimiento r_i) se calculó la riqueza simple de especies resultante y se tomaron las medidas de biodiversidad y de biomasa que más adelante serán explicadas. Se siguieron creando comunidades como se explicó anteriormente, hasta completar 100 conjuntos de datos para las categorías 1 y 2, respectivamente. Los datos que resultaron numéricamente irresolubles como los del grupo 3 fueron desechados.

Enseguida se realizaron unas pruebas de acoplamiento de la dinámica de las interacciones bióticas con la dinámica de migración y muerte a través de la matriz. La razón de esto es que no hay motivo para suponer que las velocidades de ambas dinámicas fueran medibles en las mismas unidades, en otras palabras, no existe forma de saber *a priori* el número de pasos de migración y muerte que corresponden a cada iteración de la ecuación LVG. Por ello, se tomaron las 200 comunidades creadas y se corrió cada una en conjunto con la dinámica migratoria elevando de uno en uno el número de pasos de migración y muerte (MM) entre cada paso de la ecuación LVG. Se observó el efecto del número de pasos MM sobre la riqueza de especies a medida que se intensificaban las actividades agrícolas del paisaje. Así, se observó que para cada comunidad existía un número de pasos MM a partir del cual se reflejaba el efecto de la

²⁸ Este tipo de comunidades se retomarán en la sección de resultados, apartado 4.1.

²⁹ Si se eliminaba este requerimiento, unas pocas comunidades mantenían a las 10 especies, pero en valores extremadamente bajos del orden de 10^{-10} o incluso menores. Así mismo, el establecimiento de este umbral en 0.0001 o en 0.001 no modificó la riqueza de especies resultante en la mayoría de los casos, por lo que la decisión por el primero se consideró indiferente.

intensificación sobre la riqueza en el paisaje. Para cada comunidad, se eligió el primer de estos valores para correr el modelo. La razón de este procedimiento es que utilizando muy pocos pasos MM, la dinámica de la ecuación resulta demasiado rápida y no alcanza a notarse el efecto de la migración. Por otro lado, con demasiados pasos MM, la dinámica migratoria adquiere toda la relevancia y altera las magnitudes poblacionales sin dar tiempo a que la ecuación LVG tenga injerencia. Así pues, se ocuparon valores que evitaran obtener resultados triviales donde sólo se notara una u otra dinámica del modelo.

Hecho todo lo anterior, se corrió el modelo para cada comunidad y se tomaron las medidas de biodiversidad descritas a continuación tras mil iteraciones. El proceso se repitió aumentando la intensificación de la agricultura en el paisaje como se explicó en la sección 3.1.4. y se comparó el cambio en la biodiversidad y la biomasa través del gradiente de intensificación. Los experimentos se realizaron para ambos tipos de paisaje (con 5% y 10% de hábitat natural).

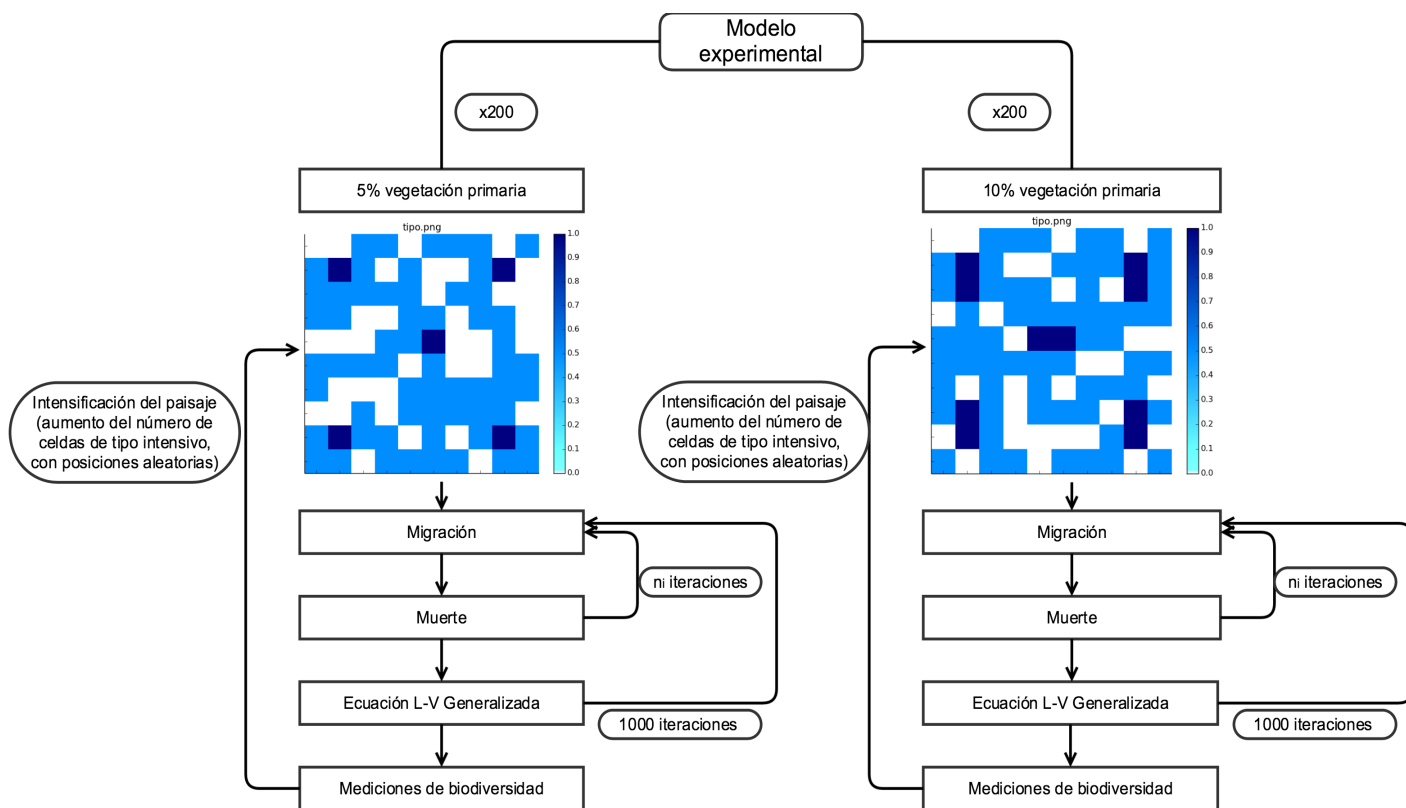


Figura 12: Diagrama de flujo del modelo experimental. El proceso se realizó con las 200 comunidades producidas, en ambos tipos de paisaje. Se parte del paisaje menos intensificado, con 0 celdas de tipo industrializado. Las n_i iteraciones del proceso de migración y muerte corresponden al primer número de pasos de este proceso a partir del cual se acopla la dinámica de la ecuación LGV con la dinámica migratoria. La dinámica global de migración-muerte-LVG se itera 1000 veces y se toman las medidas de biodiversidad correspondientes. El proceso se repite intensificando paulatinamente la agricultura del paisaje.

3.2.2. Medidas de biomasa y biodiversidad

3.2.2.1. Tres definiciones de biodiversidad

Para analizar la biodiversidad en el paisaje se utilizaron tres definiciones de la misma: la riqueza de especies, el índice de Shannon-Wiener y el número efectivo de especies.

a) Riqueza de especies: el número de especies presente en la muestra. Se trata de la

medición de biodiversidad más sencilla, pues no toma en cuenta abundancias relativas de las especies. Sin embargo, es también una medida clara cuya interpretación es directa y no se presta a equivocaciones.

b) Índice de Shannon-Wiener: Se trata de una medida de entropía originalmente propuesta en el marco de la termodinámica por Ludwig Boltzmann y Josiah Willard Gibbs (Hoffmann y Hoffmann 2006) y posteriormente desarrollada por Claude E. Shannon en la teoría de la información (Shannon 2001). Aterrizado en Ecología, este índice toma en cuenta tanto la cantidad de especies como sus abundancias relativas para cuantificar el nivel de incertidumbre que se tendría al intentar predecir a qué especie pertenecería un individuo elegido al azar del conjunto de datos de interés. Puede entenderse como una medida tanto de la cantidad de especies presentes como de qué tan parecidas son sus abundancias relativas. Se define como:

5)
$$H' = -\sum_{i=1}^R p_i \ln p_i$$

En donde: p_i es la proporción de individuos pertenecientes a la i -ésima especie y R es el número de especies en el conjunto de datos de interés.

Este índice toma valores en el intervalo $[0, \ln(R)]$. Cuando todas las especies son igualmente comunes, p_i es igual a $1/R$, por lo que el índice toma el valor de $\ln(R)$. Mientras más desiguales son las abundancias de cada especie, el índice irá tendiendo a cero. Su valor alcanza el 0 cuando sólo existe una especie en el conjunto de datos analizados. Por lo anterior, en este estudio el índice podrá tomar valores en el intervalo $[0, \ln(10)]$, que es igual a $[0, 2.30258509299]$.

c) Número efectivo de especies: Este índice, también llamado controversialmente “diversidad real”, pretende dar solución a algunos defectos propios de los índices basados en la idea de entropía, como el índice de Shannon-Wiener. Robert MacArthur (MacArthur 1965) fue el primero en utilizarlo en la Ecología y Hill lo desarrolló posteriormente (Hill 1973). Busca reflejar la diversidad de manera directa, en vez de reflejar el nivel de incertidumbre que se tendría sobre la identidad de un elemento elegido al azar del conjunto en cuestión. El valor de este índice es igual al número de

especies presentes (riqueza) ahí donde todas las especies son igualmente abundantes. Por lo tanto, lo que hace es encontrar, dada cierta comunidad y un índice de entropía, aquella comunidad con especies igualmente abundantes que tendría el mismo índice de entropía y reflejar el número de especies que ésta tendría (Jost 2006). Quizá su mayor ventaja es que crece o decrece proporcionalmente con el número de especies en la comunidad equivalente, por lo que es sencillo de interpretar. Sin embargo, se ha criticado que carece de las propiedades de aditividad y concavidad que las medidas entrópicas poseen (Hoffmann y Hoffmann 2006). Puede calcularse de distintas maneras, pero si se cuenta con el índice de Shannon-Wiener calculado, basta con sacar el exponencial de dicho valor, de la siguiente manera:

$$6) \quad NE = \exp(H')$$

Donde H' es el índice de Shannon calculado como en la ecuación 5).

Con cada una de las tres definiciones de biodiversidad se calculó la diversidad gamma (*sensu* Whittaker), es decir, la diversidad del área total estudiada como un único espacio (Figura 13). Calculada con base en la riqueza, se trata del número total de especies presentes en el paisaje. Calculada con el índice de Shannon y el número efectivo de especies, se trata de sus respectivas ecuaciones calculadas tomando en cuenta a todos los individuos de todas las especies en la retícula de celdas completa.

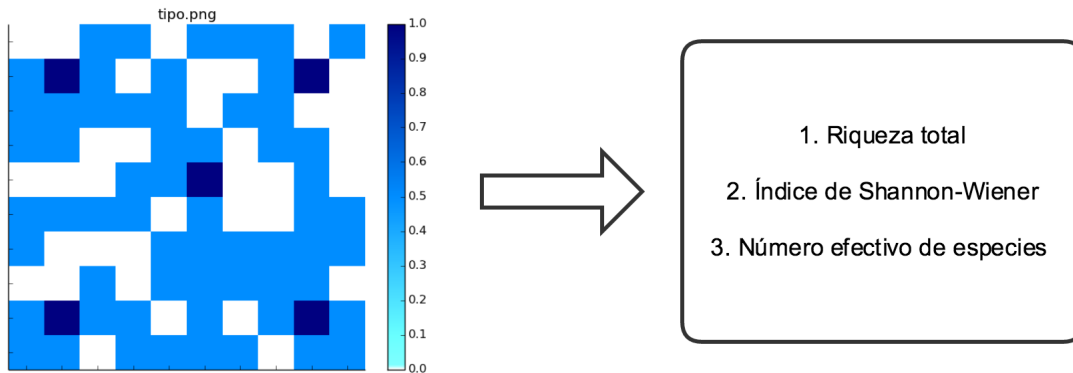


Figura 13: Esquema de los valores de diversidad gamma obtenidos para la totalidad del paisaje. 1: Con la riqueza de especies. 2: Con el índice de Shannon. 3: Con el número efectivo de especies.

Con cada una de las tres definiciones de biodiversidad se pueden calcular las medidas de diversidad espacial alfa, beta y gamma (*sensu* Whittaker). La diversidad alfa la definió Whittaker (1960; 1972) de dos maneras: como la diversidad de especies en una única subunidad y como el promedio de la diversidad de especies en una colección de subunidades. La diversidad gamma es la diversidad total del área estudiada en conjunto. En este caso, no se promediarían las medidas de biodiversidad obtenidas de cada subunidad (celda), como en la diversidad alfa; sino que se consideraría toda el área como un único espacio con base en el cual se calcularían las mismas medidas. Esta es la medida de biodiversidad espacial que se utilizó en este trabajo. Calculada con base en la riqueza, es el número total de especies presente en el paisaje. Calculada con el índice de Shannon y el número efectivo de especies, se trata de sus respectivas fórmulas aplicadas a todos los individuos de todas las especies en el área. Por último, la diversidad beta tiene varias definiciones (Tuomisto 2010). La idea general de Whittaker cuando la formuló era que la diversidad regional (γ) debería quedar determinada por dos cosas, la diversidad promedio en cada fragmento (α) y la diferenciación entre los mismos (β) (Whittaker et al. 2001). Whittaker formuló lo anterior como la suma de las diversidades alfa y beta. Sin embargo, posteriormente se definió como la multiplicación de las mismas. Cada formulación funciona mejor para

un tipo de índice de biodiversidad, lo cual es la razón de que distintas versiones de la diversidad β han sido populares en distintos tiempos (Jost 2007).

3.2.2.2. Biomasa

Finalmente, se utilizó la magnitud de las poblaciones modeladas como una medida indirecta de la biomasa. Ésta se obtuvo sumando los individuos presentes en cada celda del paisaje. Esta medida se obtuvo principalmente porque los índices de biodiversidad, con todos sus méritos, suelen ser medidas indirectas difíciles de interpretar y que no reflejan claramente un aspecto importante: el cambio en la cantidad de individuos. Todos los índices se enfocan en la cantidad de especies presentes y algunos en las relaciones proporcionales entre ellas, pero ninguno toma en cuenta la magnitud absoluta de los individuos. Por ejemplo, supongamos una comunidad que consta de 10 individuos de una especie *A* y 10 individuos de una especie *B*. Supongamos que calculamos cualquier índice de biodiversidad para esta comunidad y obtenemos el valor *X*. Si en esta comunidad, el número de individuos de ambas especies se duplica, y por ende mantiene las mismas proporciones relativas, el índice de biodiversidad calculado seguirá dando por resultado el valor *X*. Al fijarnos en el número absoluto de individuos, tratamos de dar cuenta de un aspecto que también puede ser afectado por la calidad de las matrices y que no se vería reflejado en ningún índice de biodiversidad.

3.2.2.3. Análisis estadístico

Todas las medidas obtenidas fueron sometidas a un análisis estadístico realizado con el software *R* y *Excel*. Como acercamiento descriptivo se obtuvieron los promedios y las desviaciones estándar de los datos obtenidos en cada experimento. Sobre dichos promedios, se realizó una regresión para hallar la función cuadrática que mejor ajustara al conjunto de datos. Esta regresión fue de tipo ponderado, es decir, una regresión que asigna peso a cada punto promedio dependiendo de la desviación estándar asociada al mismo (Baird 1991). Resulta de gran interés el signo del término

cuadrático de la función obtenida, ya que es éste el que nos habla de un carácter cóncavo o convexo de la curva asociada. Como se mencionó en la introducción y los objetivos, este trabajo buscó poner a prueba las dos hipótesis generales que existen sobre la forma en que decae la biodiversidad al tiempo en que aumenta la intensificación de un paisaje. Por esto, el carácter cóncavo o convexo de las curvas obtenidas en la modelación es un resultado principal de este trabajo. Por las mismas razones se calculó también el error estándar asociado a las regresiones realizadas, con el objetivo de poner a prueba que el signo del término cuadrático se conservara aún tomando en cuenta el error estándar asociado a su magnitud.

Complementariamente, se realizaron análisis de varianza de una vía para todos los experimentos, con el fin de probar que los promedios obtenidos fueran significativamente diferentes entre sí.

4. Resultados

Se presentan los resultados de todos los escenarios explicados en la sección de métodos. Como se ha dicho, todas las pruebas se realizaron con 100 comunidades del tipo uno y 100 comunidades del tipo dos, por separado.

4.1. Pruebas de control

Tras implementar el modelo de nicho (Williams y Martínez 2000) se obtuvieron comunidades de 10 especies tróficas hipotéticas, caracterizadas por su matriz de interacciones tróficas A_{ij} . Para cada comunidad se obtuvo también un vector r_i de tasas de crecimiento para cada especie i , y un vector de condiciones iniciales x_{i0} .

A modo de control, primero se estudió el comportamiento de estas comunidades al ser modeladas con la ecuación LVG. Para ello, se integró durante mil pasos la ecuación LVG partiendo de las condiciones iniciales x_{i0} , con los parámetros A_{ij} y r_i obtenidos.

Este experimento se consideró un control pues expone el comportamiento de las comunidades en ausencia de la dinámica espacial de migración.

Se crearon primero 100 comunidades bióticas y se clasificaron, según su comportamiento al modelarse con la ecuación LVG, en tres categorías:

- 1) Comunidades que alcanzaron un punto fijo, con la extinción de alguna(s) especie(s).
- 2) Comunidades que entraron en un comportamiento oscilatorio, con la extinción de alguna(s) especie(s).
- 3) Comunidades que no pudieron ser computadas.

De estas 100 primeras, 86 comunidades pertenecieron al grupo 1, 8 comunidades al grupo 2 y 6 comunidades al grupo 3.

Las comunidades del grupo 1 se caracterizaron por un periodo transitorio en el cual las magnitudes poblacionales de las especies cambiaban, llegando de manera relativamente rápida a un punto fijo a partir del cual las magnitudes poblacionales de todas las especies permanecieron fijas (Figura 14). El periodo transitorio generalmente terminó antes de las primeras 50-100 integraciones de la ecuación.

Las comunidades del grupo 2 se caracterizaron por poblaciones que no alcanzaron un punto fijo, sino que se mantuvieron oscilando durante las 1000 integraciones del sistema³⁰ (Figura 14). En algunos casos todas las especies de la comunidad oscilaron, mientras que en otros, algunas especies oscilaron y otras alcanzaron un punto fijo.

³⁰ Se fijó en 1000 el número de integraciones de la ecuación LVG utilizado en todo el trabajo debido a que para este punto, en todos los casos se había alcanzado un estado del sistema que se mantendría cualitativamente semejante de integrarse miles de veces más.

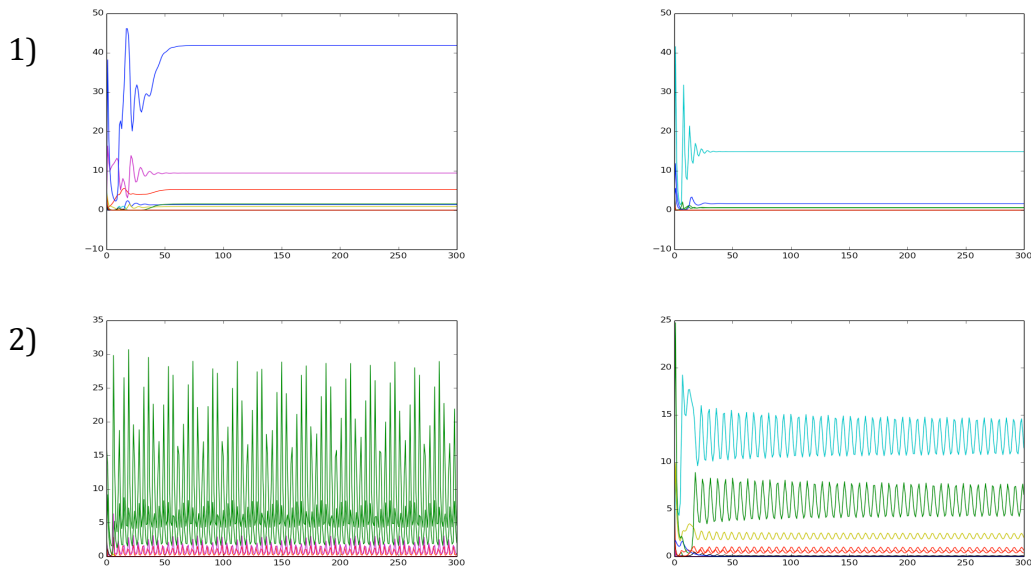


Figura 14: Ejemplos del comportamiento de los sistemas obtenidos. Grupo 1: Comunidades en que todas las especies alcanzaron un punto fijo. Grupo 2: Comunidades en que algunas o todas las especies mantuvieron un comportamiento oscilatorio a lo largo de las 1000 iteraciones del sistema.

En vista de los diferentes comportamientos encontrados, se decidió continuar creando comunidades hasta completar 100 del grupo 1 y 100 del grupo 2, desechando todas las del grupo 3. El primer grupo de comunidades fue el más común, apareciendo con una frecuencia de 87.24%, mientras que las comunidades del segundo grupo aparecieron con una frecuencia de 5.94% y las del tercer grupo con una frecuencia de 6.8%.

En primer lugar, cabe destacar que después de las 1000 integraciones del sistema en ningún caso se mantuvieron las 10 especies iniciales que se crearon con el modelo de nicho. Como se mencionó en los métodos, esto se debe en parte a la restricción que se impuso para considerar una especie “viva” en el sistema, la cual fue tener una magnitud poblacional mayor a 0.0001. Sin embargo, incluso si esta laxa restricción era eliminada, la cantidad de comunidades que conservaban a las 10 especies resultaba mínima, por debajo del 5%. En la Tabla 2 se muestran los promedios de la riqueza, el índice de Shannon-Wiener, el número efectivo de especies y la suma de individuos de

las comunidades obtenidas de los grupos uno y dos:

Tabla 2: Riqueza, índice de Shannon-Wiener, número efectivo de especies y suma de individuos para las 100 comunidades del grupo 1 y las 100 comunidades del grupo 2 en el experimento control. Desv.est. = desviación estándar

	Grupo 1	Grupo 2
Riqueza promedio	4.35 (desv. est. 1.13)	5.12 (desv. est. 1.53)
Índice de Shannon-Wiener	0.72 (desv. est. 0.34)	0.76 (desv. est. 0.34)
Número efectivo de especies	2.17 (desv. est. 0.75)	2.275 (desv. est. 0.75)
Suma de individuos	235.39 (desv. est. 415.62)	65.06 (desv. est. 115.87)

Como se ha dicho, con una frecuencia aproximada de 6.8% apareció un tercer grupo de sistemas en los que la integración de la ecuación LVG no pudo ser computada. Esto se debe a problemas en la resolución numérica, sin embargo la causa específica se desconoce. Una posibilidad es que se trate de sistemas caóticos en los que las magnitudes cambien de manera demasiado drástica o bien, que se obtengan indeterminaciones debidas a números demasiado pequeños que la computadora maneja como ceros (valores subnormales).

4.2. Pruebas de acoplamiento de los sistemas a la dinámica espacial

Una vez obtenidas las 200 comunidades con que se trabajaría, el siguiente paso fue realizar las pruebas para el correcto acoplamiento de la dinámica de la ecuación LVG con la dinámica espacial de migración. El objetivo fue saber, para cada comunidad, el número de pasos de la dinámica migratoria necesario entre cada paso de integración de la ecuación LVG para que ésta mostrara algún impacto sobre la supervivencia de las especies. Esto se debe a que utilizando muy pocos pasos de migración, la dinámica de la ecuación resulta demasiado rápida y no alcanza a notarse el efecto de la

migración. Por otro lado, con demasiados pasos de migración, esta otra dinámica adquiere toda la relevancia y altera las magnitudes poblacionales excesivamente sin dar tiempo a que la ecuación LVG tenga injerencia. Se tomaron las 200 comunidades y se corrió el modelo completo, partiendo de un paso de migración por cada paso de la ecuación LVG y se midió la riqueza en relación a la intensificación del paisaje. Después se incrementó en uno el número de pasos de la dinámica migratoria, corriendo el programa con dos pasos de migración por cada paso de la ecuación LVG y se volvió a medir la riqueza en relación a la intensificación. El proceso se continuó hasta llegar a probar 9 pasos de migración por cada uno de integración de la ecuación LVG y se anotaron aquellos valores en que la riqueza de especies mostró cambios en relación al cambio en la intensificación del paisaje.

Para cada comunidad se encontraron varios valores que lograban acoplar las dos dinámicas en cuestión. Por lo tanto, el criterio de elección fue utilizar el primero de estos valores que lograra el acoplamiento en cada caso. Así pues, si en la comunidad *X* se encontró un efecto de los cambios en el paisaje sobre la riqueza de especies para 3, 5 y 7 pasos de migración entre cada paso de integración de la ecuación LVG, se eligió el valor de 3 para hacer los experimentos. En casos muy escasos ningún número de pasos de migración lograba que la riqueza cambiara de acuerdo al cambio en la intensificación del paisaje, únicamente en estos casos se tomó aquél número de pasos que maximizara el número de especies vivas en la modelación.

Se tuvo que elegir un valor particular para cada comunidad ya que no se encontró ningún patrón claro en el número de pasos necesarios. En otras palabras, aunque algunos valores estuvieron más representados que otros (véase Tabla 3), ningún valor único serviría para todas las comunidades. Esta prueba tuvo que realizarse tanto para el escenario en que el hábitat natural cubría el 5% de espacio como para el escenario en que cubría el doble, pues la misma comunidad requería de un número distinto de pasos de migración dependiendo del paisaje en que se encontrara. A continuación se resumen los valores utilizados en cada caso.

Tabla 3: Frecuencia (porcentaje de ocasiones) con que se utilizó determinado número de pasos de migración entre cada paso de integración de la ecuación LVG. En negritas se resalta el número con la frecuencia más alta en cada caso.

5% hábitat				10% hábitat			
Comunidades del grupo 1		Comunidades del grupo 2		Comunidades del grupo 1		Comunidades del grupo 2	
número de pasos	frecuencia (%)	número de pasos	frecuencia (%)	número de pasos	frecuencia (%)	número de pasos	frecuencia (%)
1	5.26	1	13.13	1	8.16	1	24.24
2	15.79	2	12.12	2	9.18	2	14.14
3	20.00	3	23.23	3	23.47	3	18.18
4	18.95	4	19.19	4	16.33	4	12.12
5	18.95	5	13.13	5	14.29	5	11.11
6	14.74	6	13.13	6	15.31	6	7.07
7	5.26	7	6.06	7	7.14	7	8.08
8	1.05			8	3.06	8	3.03
				9	3.06	9	2.02

4.3. Cambio en la biodiversidad en relación a la intensificación del paisaje. Escenario con 5% de hábitat.

A continuación se presentan los resultados de las simulaciones en un paisaje con 5% de hábitat. Se presenta el cambio medido en la riqueza de especies, la biomasa (cantidad de individuos), el índice de Shannon y el número efectivo de especies. A través de todo el trabajo, la calidad de la matriz se calcula como el número de celdas de tipo agroecológico entre la suma del número de celdas de tipo agroecológico y el número de celdas de tipo intensivo.

4.3.1. Riqueza de especies promedio

En la Figura 15 y 16 se muestra el cambio en la riqueza de especies promedio de todas las comunidades del grupo uno y del grupo dos, respectivamente, en función del descenso en la calidad de la matriz agroecológica simulada.

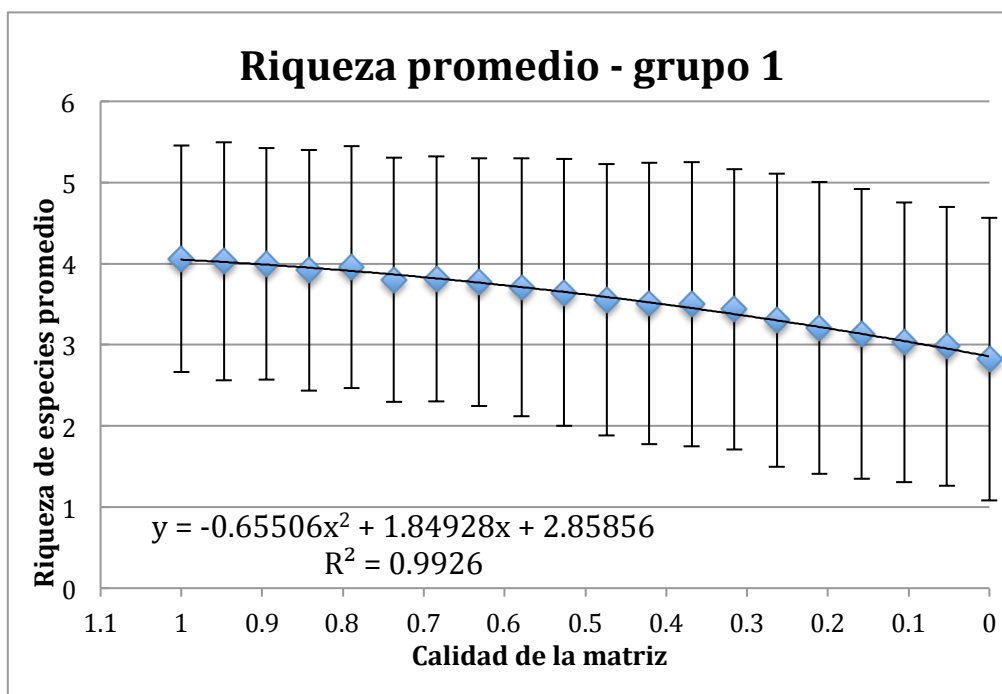


Figura 15: Gráfica del descenso en la riqueza promedio de las 100 comunidades del grupo 1 en relación al deterioro de la calidad de la matriz agroecológica. La calidad de la matriz se calcula como el número de celdas de tipo agroecológico entre la suma del número de celdas de tipo agroecológico y el número de celdas de tipo intensivo.

Se realizó una regresión lineal ponderada respecto a la desviación estándar de cada punto, encontrando el mejor ajuste ($R^2=0.9926$) con la siguiente función polinomial descendente de segundo orden:

7)
$$y = -0.65506x^2 + 1.84928x + 2.85856$$

El término cuadrático de la ecuación determina la concavidad o convexidad de la curva, que es un interés primordial del presente trabajo. Al ser negativo, se dice que la curva es cóncava. Como se trata de un análisis cualitativo, no interesa estudiar la magnitud exacta del término cuadrático, pero sí interesa su signo. Debido a esto, se calculó el error asociado al término cuadrático de esta regresión, que fue de 0.08679. Se puede decir con seguridad que la curva es cóncava:

$$8) \quad \text{término cuadrático} + \text{error estándar} < 0$$

Como $-0.65506 + 0.08679 = -0.56827 < 0$, concluimos que la curva de los promedios de los datos en efecto es cóncava.

Complementariamente a este análisis, se realizó un análisis de varianza de una vía para los puntos graficados para probar la hipótesis nula $H_0: \mu_1 = \mu_2 = \mu_n$. El valor del estadístico F fue de 5.131 y el valor de P fue de $3.49e-12$. Debido al bajo valor del estadístico P se rechaza la hipótesis nula, es decir, se puede afirmar que los promedios de cada tratamiento (donde el tratamiento es la calidad de la matriz) sí difieren significativamente entre sí, con un intervalo de confianza que puede ser incluso menor a 0.05.

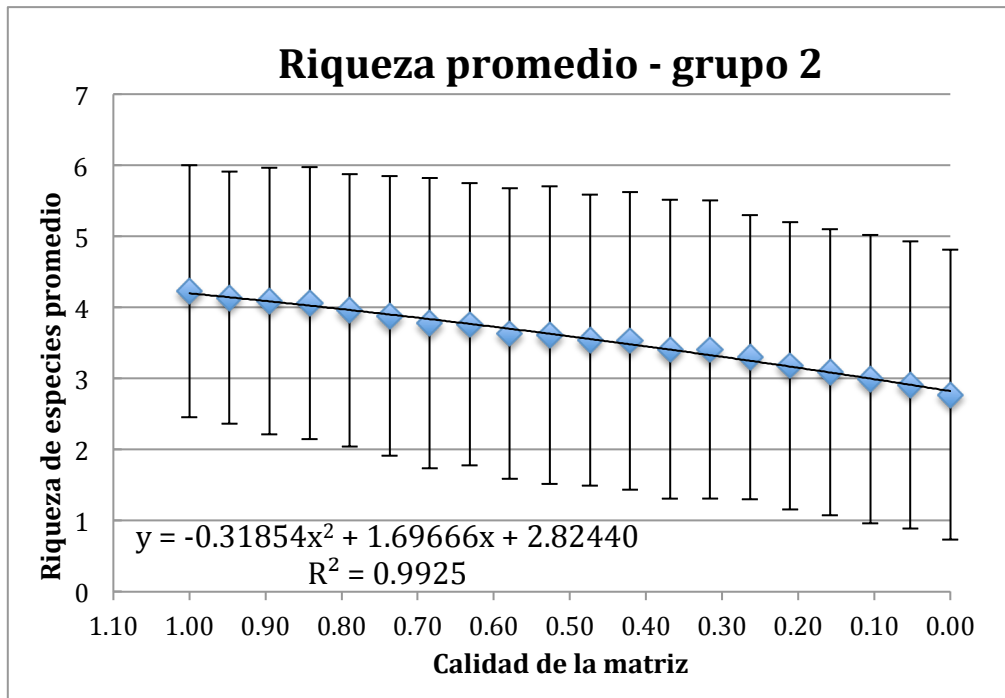


Figura 16: Gráfica del descenso en la riqueza promedio de las 100 comunidades del grupo 2 en relación al deterioro de la calidad de la matriz agroecológica.

Se realizó el mismo proceso para las comunidades del grupo 2, es decir, aquellas con un comportamiento oscilante y se encontró el mejor ajuste ($R^2=0.9925$) con la siguiente función polinomial de segundo orden:

9)
$$y = -0.31854x^2 + 1.69666x + 2.82440$$

El error estándar del término cuadrático de la regresión fue de 0.1025. Por lo tanto:

10)
$$-0.31854 + 0.1025 = -0.21604 < 0$$

Así se concluye nuevamente que la curva es cóncava.

El análisis de varianza realizado arrojó un valor de 4.659 para el estadístico F y un valor de P de $1.13e-10$. Por lo tanto, se concluye también que los promedios

analizados sí varían significativamente entre sí, con un intervalo de confianza menor a 0.05.

4.3.2. Gráficas del cambio en el número de comunidades con determinada riqueza absoluta

A continuación, se graficó el número de comunidades existentes con 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 9 especies a través del gradiente de intensificación de la matriz agroecológica.

Para las 100 comunidades del grupo 1 se obtuvo lo siguiente:



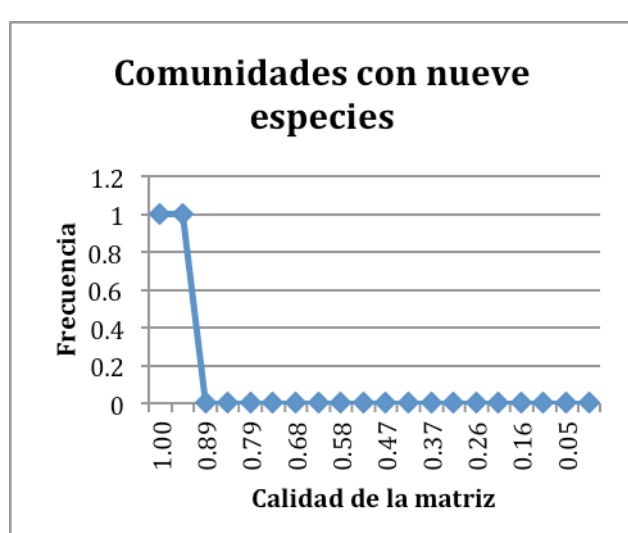
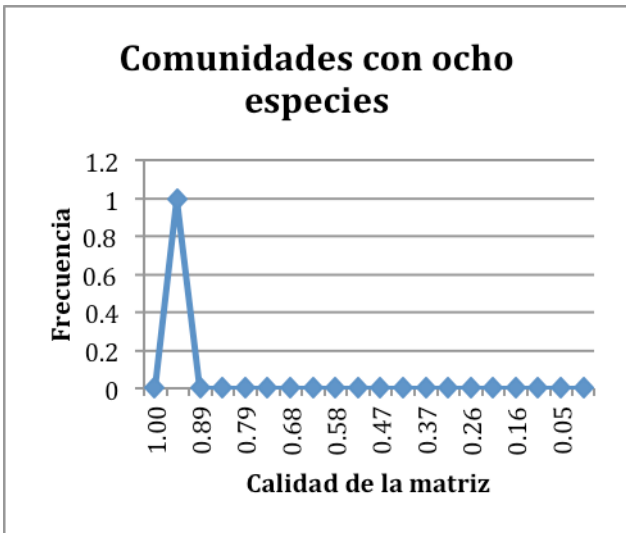
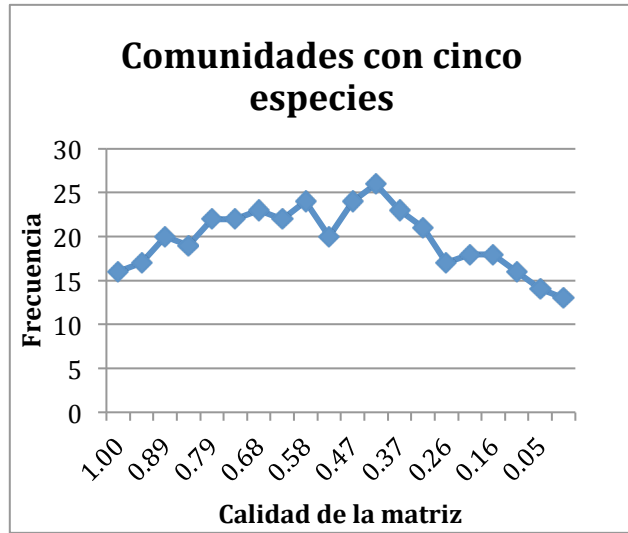
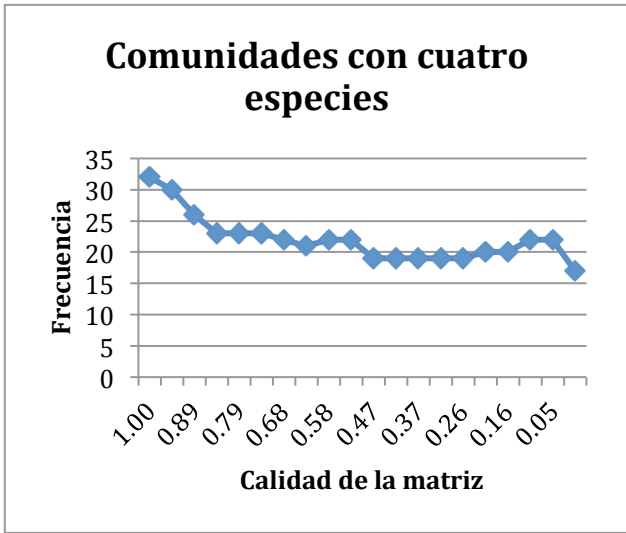
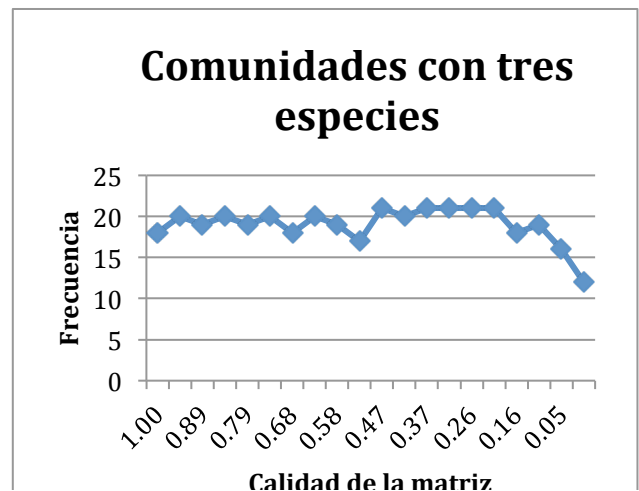


Figura 17: Cambio en la cantidad de comunidades del grupo 1 con determinada riqueza a través del gradiente de intensificación de la agricultura en el paisaje (descenso en la calidad de la matriz).

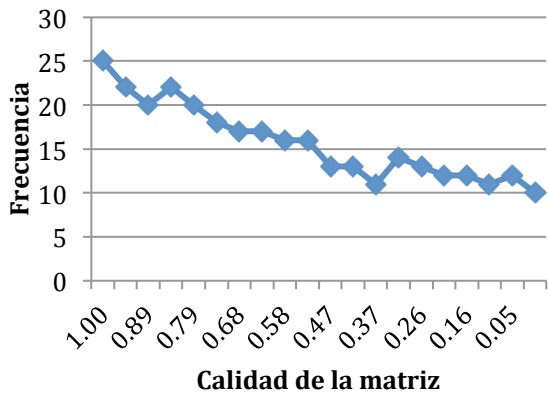
Nótese que la escala del eje Y difiere entre las gráficas, para una mejor visualización de cada una, sin embargo esto debe tomarse en cuenta al interpretar sus pendientes.

Resulta notable que el número de comunidades con una baja riqueza de especies (0, 1 y 2 especies) aumenta claramente con la intensificación del paisaje; la comunidades con una riqueza media (3, 4 y 5 especies) se mantiene relativamente constante, aunque descendiendo un poco las de 4 y 5; y las comunidades con una alta riqueza (6, 8 y 9) descienden rápidamente. Sólo el caso de las comunidades con 7 especies sale del patrón encontrado, ya que su frecuencia aumenta con la intensificación del paisaje y luego desciende un poco pero no lo suficiente para quedar por debajo de su punto inicial.

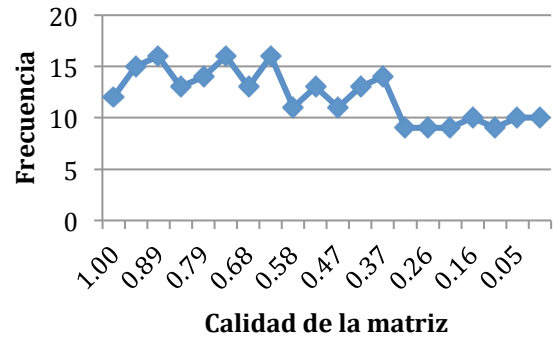
El mismo análisis se realizó con las 100 comunidades del grupo 2 y se obtuvo lo siguiente:



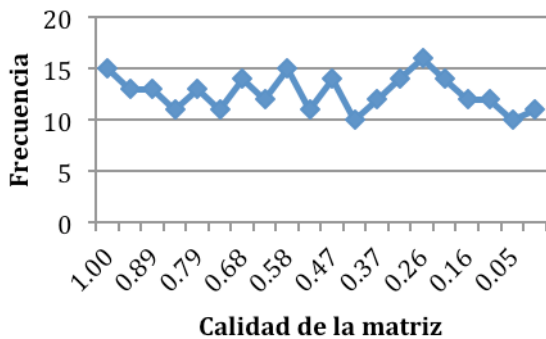
Comunidades con cuatro especies



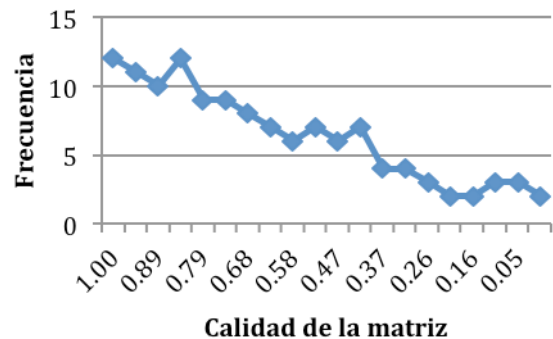
Comunidades con cinco especies



Comunidades con seis especies



Comunidades con siete especies



Comunidades con ocho especies

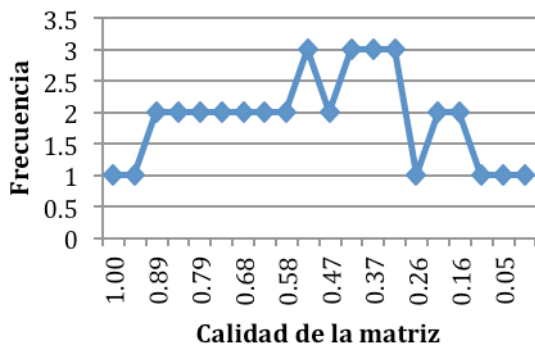


Figura18: Cambio en la cantidad de comunidades del grupo 2 con determinada riqueza a través del gradiente de intensificación de la agricultura en el paisaje (descenso en la calidad de la matriz).

Las comunidades con una baja riqueza de especies (0, 1 y 2 especies) mantienen un patrón parecido a las del grupo 1, ascendiendo acaso de manera más marcada que en el otro caso. Las comunidades intermedias (3, 4, 5 y 6) se mantienen relativamente constantes, aunque descendiendo (el descenso más marcado se ve con cuatro especies). Finalmente, las comunidades con riqueza alta tienen comportamientos distintos a las del grupo 1: esta vez las comunidades con 7 especies descienden claramente y las de 8 especies empiezan por elevarse para después volver a bajar a su frecuencia original. A grandes rasgos, se mantiene un patrón entre los dos grupos de comunidades: con la intensificación del paisaje, las comunidades con pocas especies incrementan su frecuencia y el resto disminuyen, siendo este descenso más marcado en las comunidades con una alta riqueza. Esto se debe a que conforme va descendiendo la calidad de la matriz, las comunidades van perdiendo especies debido a la extinción. Esto hace que las comunidades que tenían una alta riqueza pasen a ser de riqueza media, y luego de riqueza baja. Así mismo, las comunidades con riqueza media pasan a ser de riqueza baja. Por esto, mientras que las comunidades con alta riqueza van desapareciendo, el descenso en la frecuencia de comunidades de media y baja riqueza se ve amortiguado por las comunidades que se les van sumando al perder especies y bajar de nivel.

Para ver de otro modo este mismo fenómeno, se agrupó a las comunidades en categorías de baja, media y alta riqueza y se graficaron las frecuencias de estos grupos a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje. A continuación se presentan los resultados:

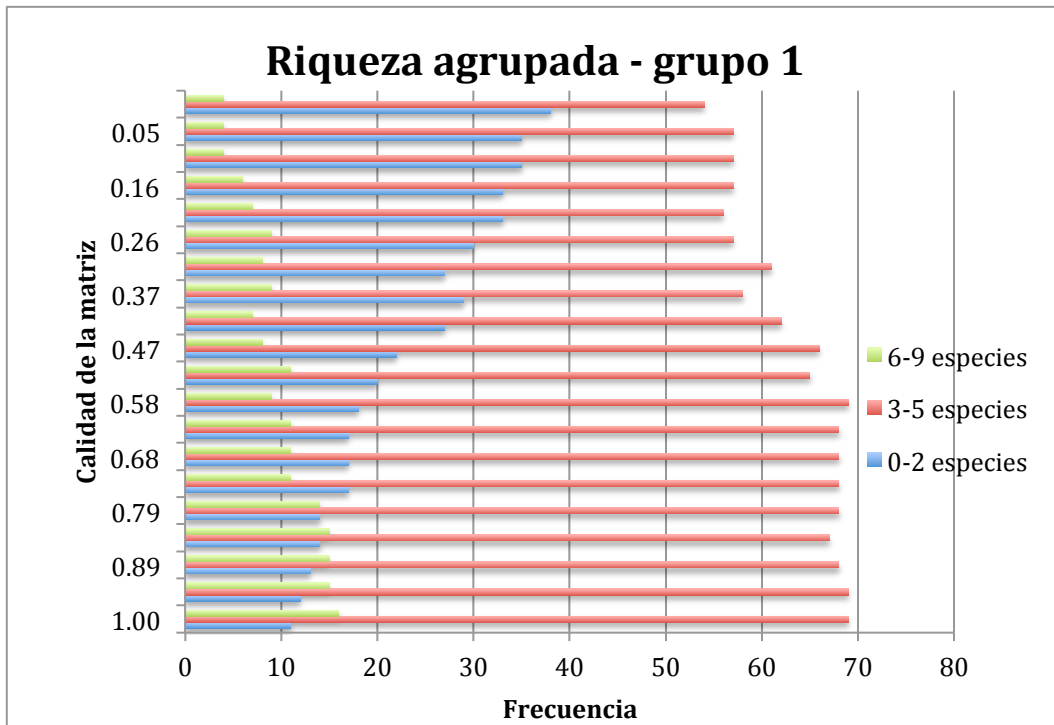


Figura 19: Riqueza de las comunidades del tipo 1 agrupada en tres categorías: baja (0-2 especies), media (3-5 especies) y alta (6-9 especies); a través del gradiente de intensificación de la matriz agrícola.

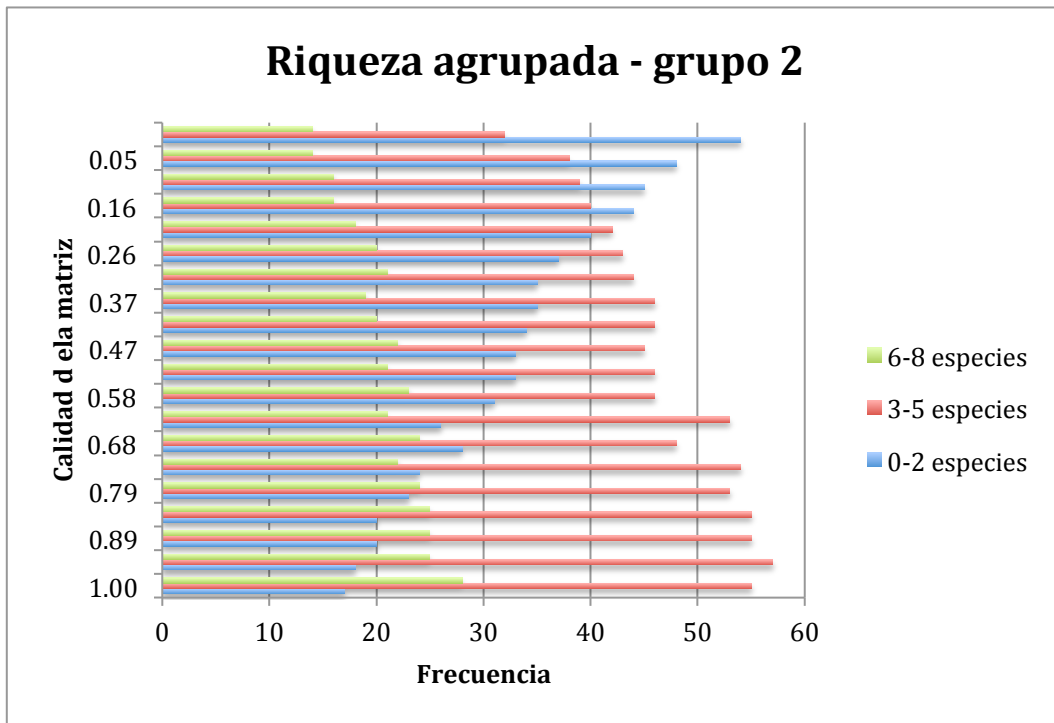


Figura 20: Riqueza de las comunidades del tipo 2 agrupada en tres categorías: baja (0-2 especies), media (3-5 especies) y alta (6-8 especies); a través del gradiente de intensificación de la matriz agrícola.

Con esta aproximación resulta más claro el ascenso de las comunidades con baja riqueza, el descenso suave de las comunidades con riqueza intermedia y el descenso más marcado de las comunidades con riqueza alta a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje.

4.3.3. Cambios en el número efectivo de especies y el índice de Shannon

Ninguno de los dos índices de biodiversidad utilizados mostró un patrón en el cambio en su magnitud. En ningún escenario, con ningún tipo de índice y con ningún grupo de comunidades se encontró una tendencia significativa en relación a la intensificación agrícola del paisaje simulado. Por esta razón, no se condujeron más análisis con los índices de biodiversidad.

4.3.4. Cambio en el número de individuos (biomasa)

Para analizar el cambio en el número de individuos que experimentaron las comunidades a través del gradiente de intensificación agrícola en el paisaje, primero se tuvo que normalizar sus magnitudes dentro del intervalo [0,1]. Esto es porque cada comunidad modelada es independiente del resto, por lo que tiene diferentes parámetros de crecimiento poblacional, diferentes condiciones iniciales y diferentes tasas de depredación. Esto resultó en que cada comunidad alcance máximos y mínimos poblacionales en escalas distintas a las del resto, y que por lo tanto una comparación entre estas cantidades absolutas fuera poco o nada informativa.

Así pues, la número de individuos en cada experimento se calculó como la suma de individuos de todas las especies en todas las celdas del paisaje. Ésta se midió con respecto al descenso en la calidad de la matriz como ya se ha explicado en los métodos. Una vez obtenida esta cifra para cada comunidad, se normalizaron las magnitudes con la siguiente fórmula:

11)

$$z_i = (x_i - \min(x)) / (\max(x) - \min(x))$$

donde: z_i es la nueva magnitud normalizada, x_i es la cantidad de individuos sin normalizar, $\min(x)$ es el valor mínimo que alcanza el número de individuos en el experimento en cuestión y $\max(x)$ es el valor máximo que alcanza el número de individuos en el mismo.

Así, se analizó el cambio en z_i para todas las comunidades de cada grupo a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje. Para ello, se calculó el promedio de las distintas comunidades a cada paso de intensificación de la matriz agroecológica y se calculó la línea de tendencia que mejor le ajustaba.

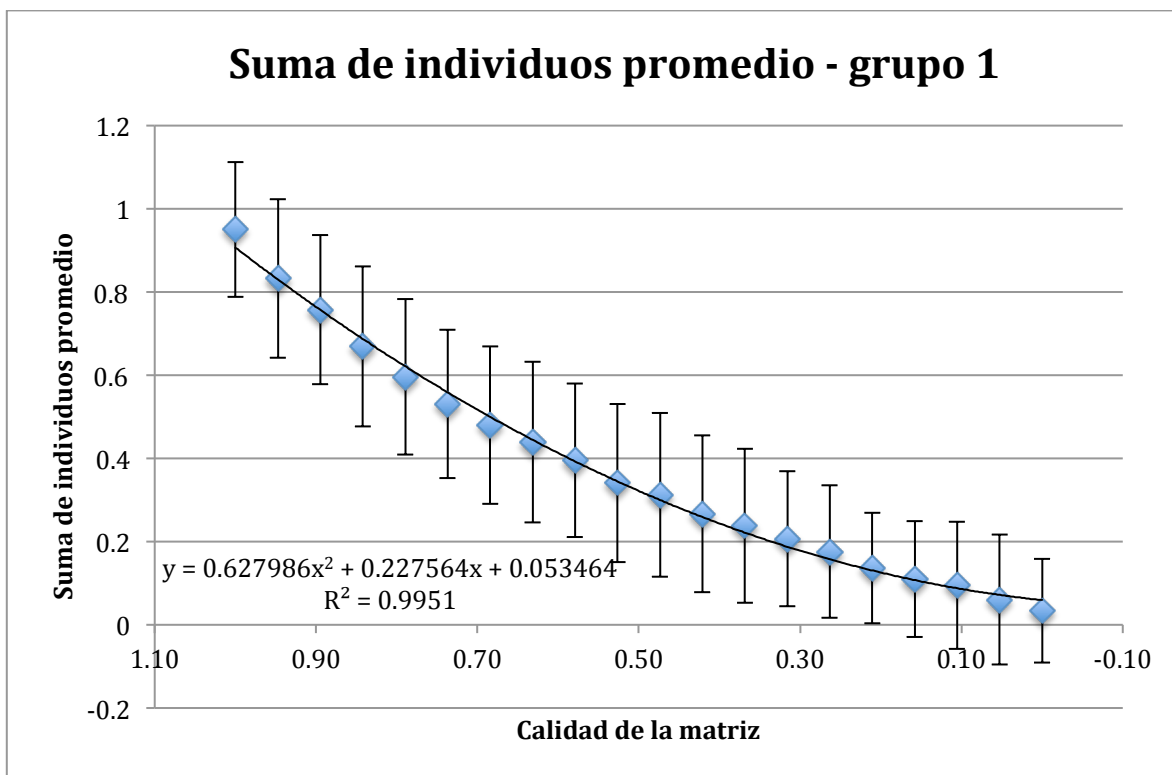


Figura 21: Promedio de la suma de individuos de las 100 comunidades del grupo uno a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje.

La función polinomial de segundo orden que mejor ajustó ($R^2=0.9951$) a los datos fue la siguiente:

$$12) \quad y = 0.627986x^2 + 0.227564x + 0.053464$$

En esta ocasión se encontró una curva convexa. Para probar que esta forma es confiable, se calculó el error estándar del término cuadrático como anteriormente, a excepción de que ahora la prueba para afirmar que la curva es convexa fue la siguiente:

$$13) \quad \text{término cuadrático} - \text{error estándar} > 0$$

El error estándar del término cuadrático fue de 0.051616, por lo que:

$$14) \quad 0.627986 - 0.051616 = 0.57637 > 0$$

Así, se concluye que la forma de la curva que describe los promedios de la suma de individuos a través del gradiente de intensificación del paisaje simulado es convexa.

El análisis de varianza realizado dio un valor del estadístico F de 230 y un estadístico $P < 2e-16$, por lo que nuevamente se rechaza la hipótesis nula de que los promedios a cada paso de intensificación fueran estadísticamente iguales.

Finalmente se condujo el mismo análisis para las comunidades del grupo 2 y se obtuvo lo que se muestra a continuación:

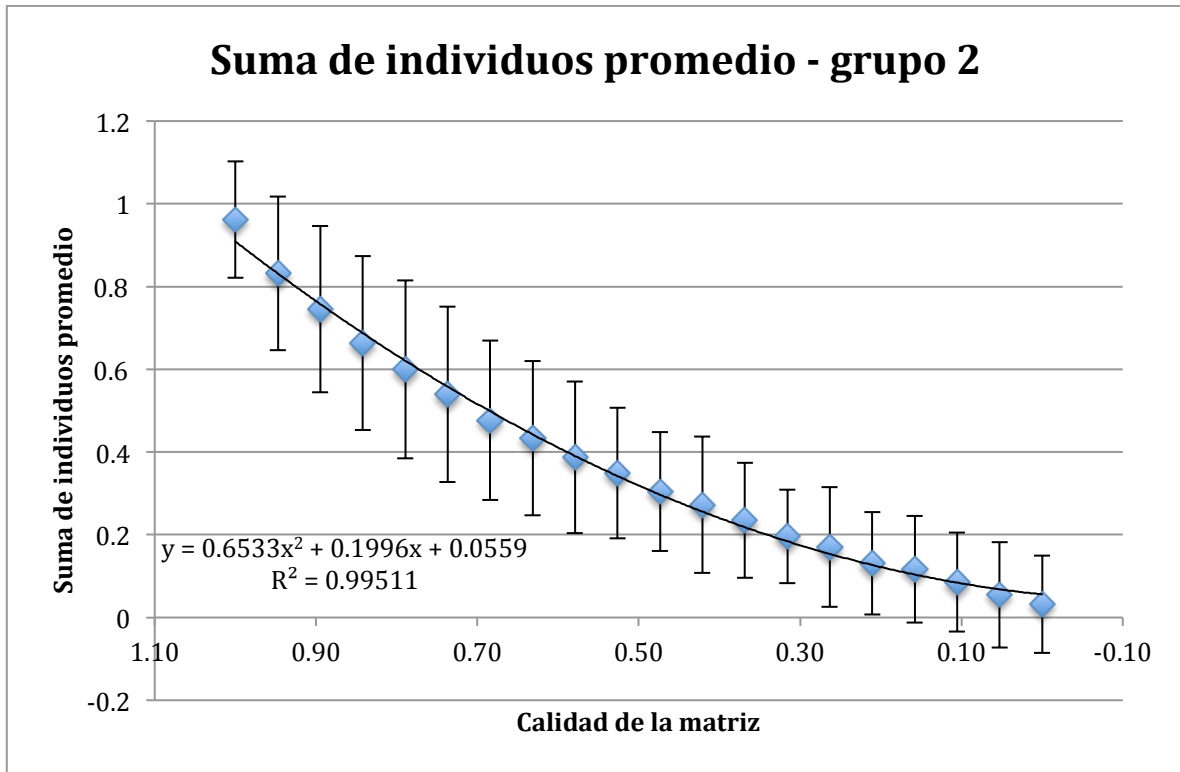


Figura 22: Promedio de la suma de individuos de las 100 comunidades del grupo dos a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje.

La línea de tendencia que mejor ajustó ($R^2=0.9951$) sigue la siguiente ecuación polinomial de segundo orden:

15)
$$y = 0.638339x^2 + 0.230395x + 0.049971$$

Con un error estándar del término cuadrático de 0.049009 se concluye que la curva del grupo 2 también es convexa:

16)
$$0.638339 - 0.049009 = 0.58933 > 0$$

El análisis de varianza indicó de nuevo que los valores promedio analizados son significativamente diferentes, con un estadístico F de 272.2 y un valor de $P < 2e-16$.

4.4. Cambio en la biodiversidad en relación a la intensificación del paisaje. Escenario con 10% de hábitat.

Se realizaron los mismos análisis que en la sección 4.3 pero esta vez partiendo del paisaje virtual en el que el hábitat natural ocupa 10% del territorio total, como se explicó en la sección de métodos. A continuación se presentan los resultados.

4.4.1. Riqueza de especies promedio

En las Figuras 23 y 24 se muestra cómo descendió la riqueza de especies promedio de todas las comunidades del grupo uno y del grupo dos, respectivamente.

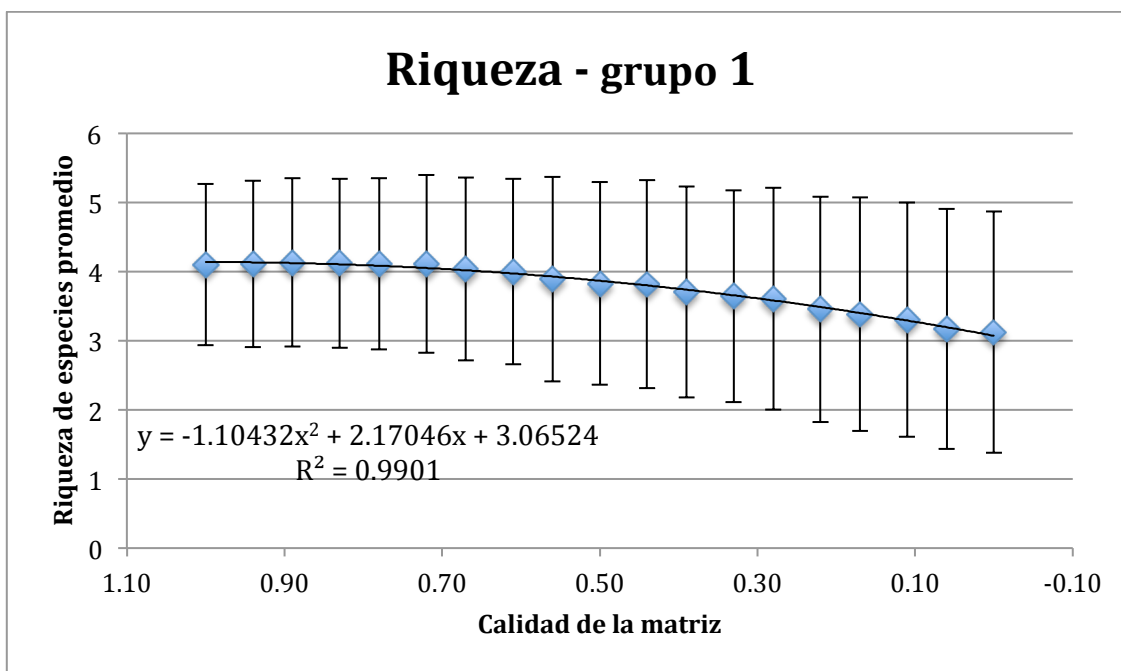


Figura 23: Gráfica del descenso en la riqueza promedio de las 100 comunidades del grupo 1 en relación al deterioro de la calidad de la matriz agroecológica.

El mejor ajuste ($R^2=0.9901$) se consiguió con la siguiente función polinomial descendente de segundo orden:

17)
$$y = -1.10432x^2 + 2.17046x + 3.06524$$

El error estándar del término cuadrático fue de 0.0907, por lo que se puede afirmar que se trata de una curva cóncava, como en el caso de los experimentos de riqueza con menor área de hábitat. Esto queda demostrado por:

$$18) \quad -1.10432 + 0.0907 = -1.01362 < 0$$

El análisis de varianza de una vía realizado tuvo un valor de 5.506 para el estadístico F y un valor de P de $7.9e-13$, por lo que nuevamente se rechaza la hipótesis nula de que los valores promedio analizados fueran estadísticamente iguales entre sí.

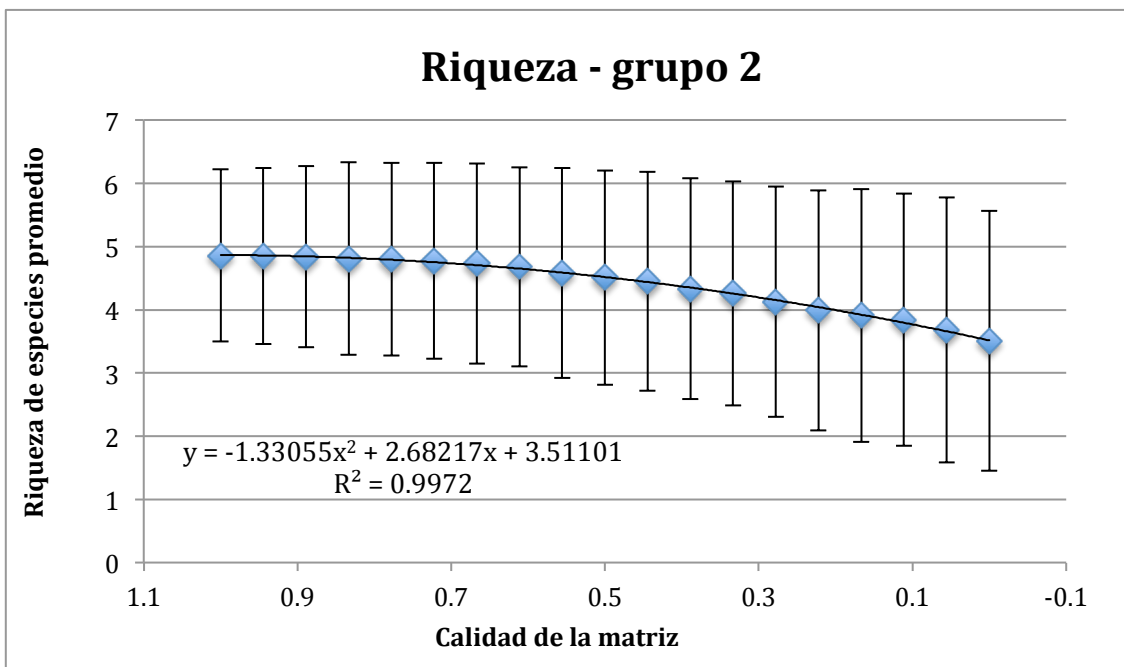


Figura 24: Gráfica del descenso en la riqueza promedio de las 100 comunidades del grupo 2 en relación al deterioro de la calidad de la matriz agroecológica.

Se realizó el mismo proceso para las comunidades del grupo 2, es decir, aquellas con un comportamiento oscilante y se encontró el mejor ajuste ($R^2=0.9972$) con la siguiente función polinomial de segundo orden:

$$19) \quad y = -1.33055x^2 + 2.68217x + 3.51101$$

El error estándar del término cuadrático de la regresión fue de 0.06007, por lo que se concluye que se trata nuevamente de una curva cóncava debido a que:

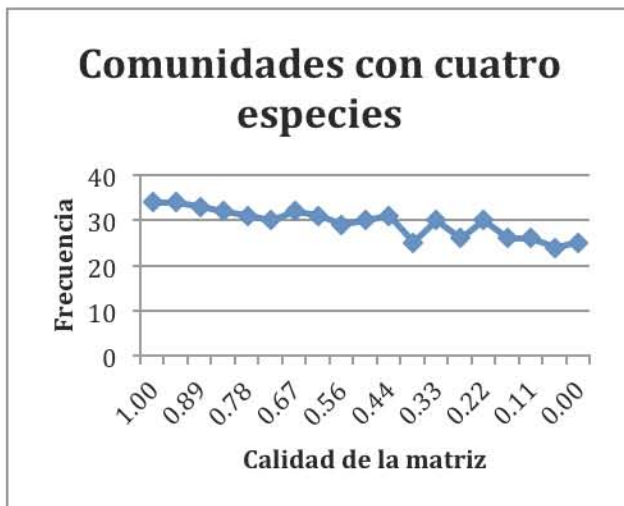
$$20) \quad -1.33055 + 0.06007 = -1.27043 < 0$$

El análisis de varianza de una vía realizado tuvo un valor de 6.448 para el estadístico F y una valor de P de $8.28e-16$, por lo que se rechaza la hipótesis nula de que los promedios analizados fueran estadísticamente iguales, con un intervalo de confianza menos a 0.05.

4.4.2. Gráficas del cambio en el número de comunidades con determinada riqueza absoluta

A continuación, se graficó el número de comunidades existentes con 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8 especies a través del gradiente de intensificación de la matriz agroecológica.

Para las 100 comunidades del grupo 1 se obtuvo lo siguiente:



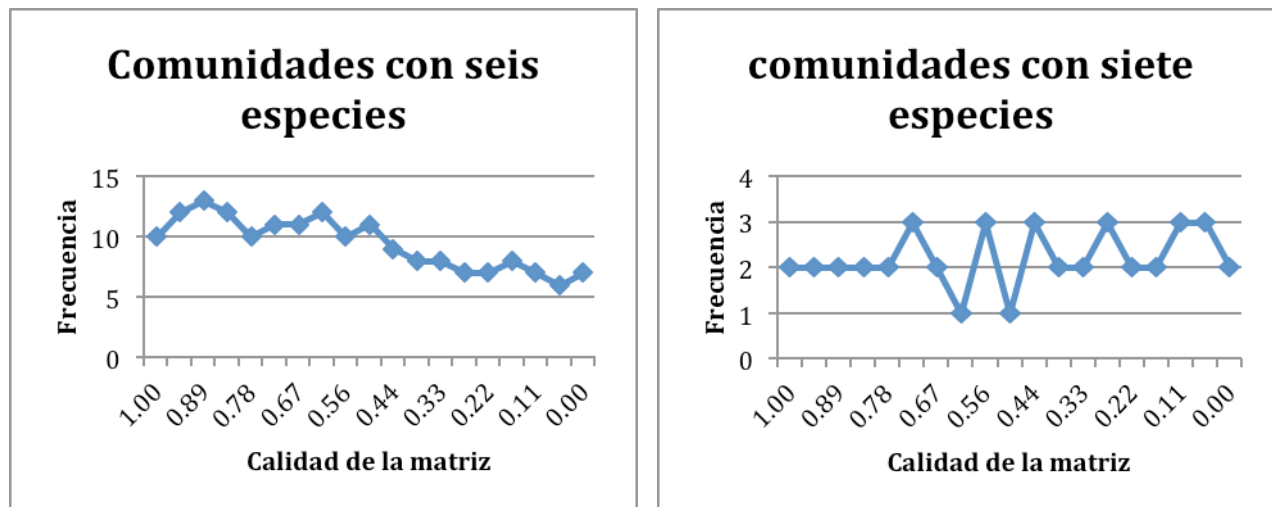
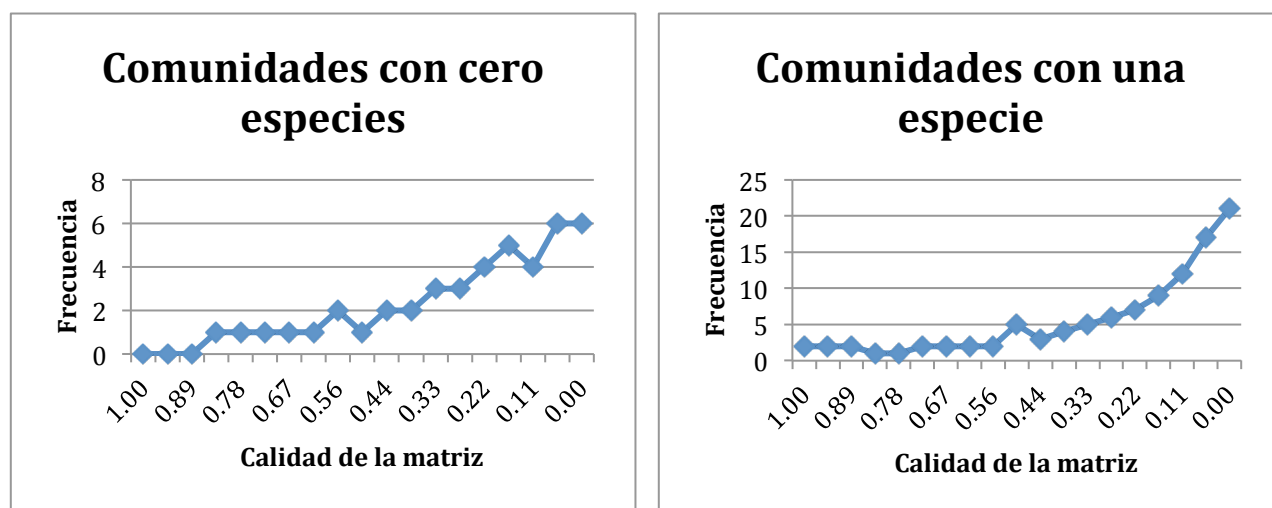


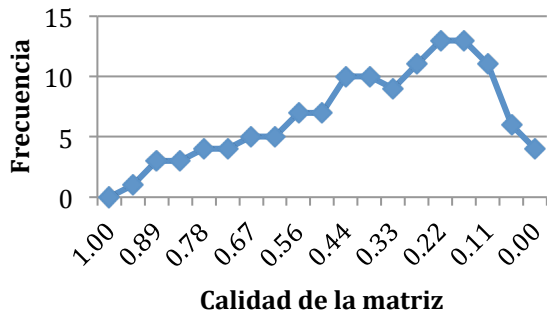
Figura 25: Cambio en la cantidad de comunidades del grupo 1 con determinada riqueza a través del gradiente de intensificación de la agricultura en el paisaje (descenso en la calidad de la matriz).

Como en el caso de los experimentos con 5% de área cubierta por hábitat, el número de comunidades con una baja riqueza de especies (0, 1 y 2) aumenta visiblemente con la intensificación agrícola del paisaje simulado. Las especies con una riqueza que va de 3 a 6 especies disminuyen, siendo el caso más marcado el de las comunidades con 5 especies. Las comunidades más ricas, las de siete 7 especies, oscilan hasta llegar al mismo valor con que empezaron.

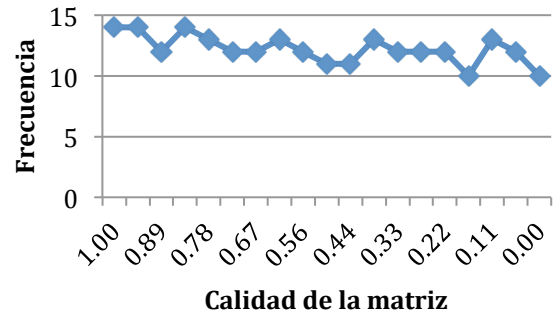
Con las comunidades del grupo 2 se obtuvo lo siguiente:



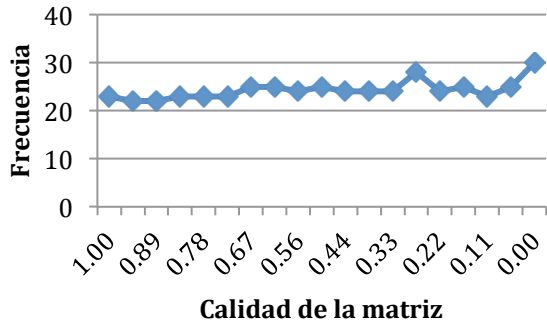
Comunidades con dos especies



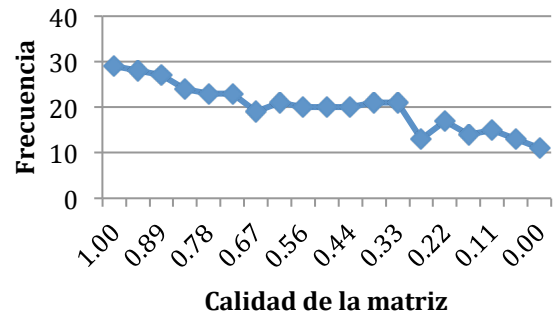
Comunidades con tres especies



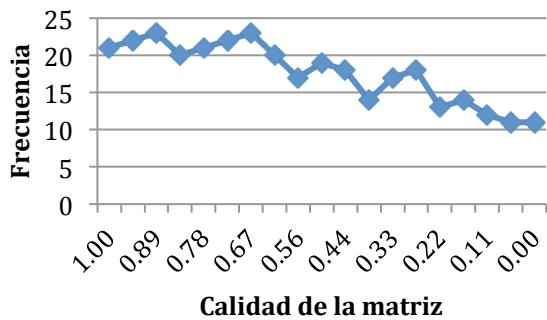
Comunidades con cuatro especies



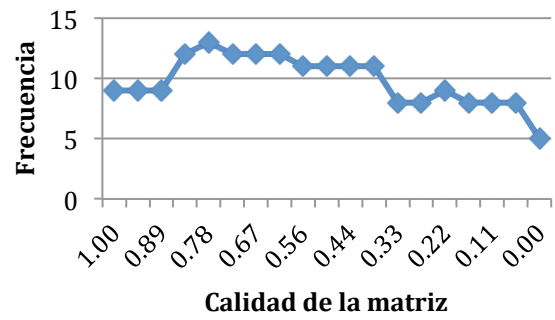
Comunidades con cinco especies



Comunidades con seis especies



Comunidades con siete especies



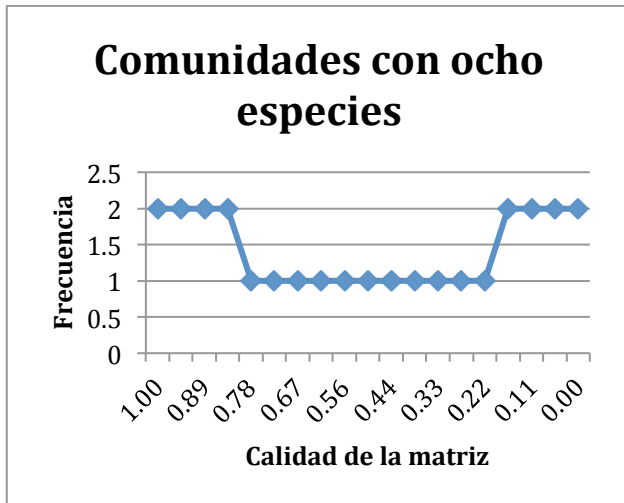


Figura 26: Cambio en la cantidad de comunidades del grupo 2 con determinada riqueza a través del gradiente de intensificación de la agricultura en el paisaje (descenso en la calidad de la matriz).

Las comunidades con 0 y 1 especie aumentan su número, siendo el segundo el caso más dramático. Las comunidades con 2 especies también aumentan en términos absolutos, pero con una curva que empieza ascendiendo rápidamente para después descender. Las comunidades con 3 especies descienden ligeramente. Las de 4 especies aumentan su número. El número de comunidades con 5, 6 y 7 especies desciende, siendo el caso más marcado el primero. Por último, de las dos comunidades con 8 especies se pierde una a medida que se alcanza un grado de intensificación intermedio, pero después ésta se recupera con mayores niveles de intensificación. Esta situación, aunque excepcional, refleja la complejidad de comportamientos que este tipo de sistemas pueden mostrar.

Aunque con algunas variantes, volvió a encontrarse el patrón hallado en los experimentos con el 5% de área de hábitat: las comunidades con pocas especies aumentan y el resto descienden conforme se intensifica la actividad agrícola del paisaje virtual.

De nuevo se agrupó a las comunidades en categorías de baja, media y alta riqueza y se agruparon las frecuencias de estos grupos a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje modelado. A continuación de presentan los resultados:

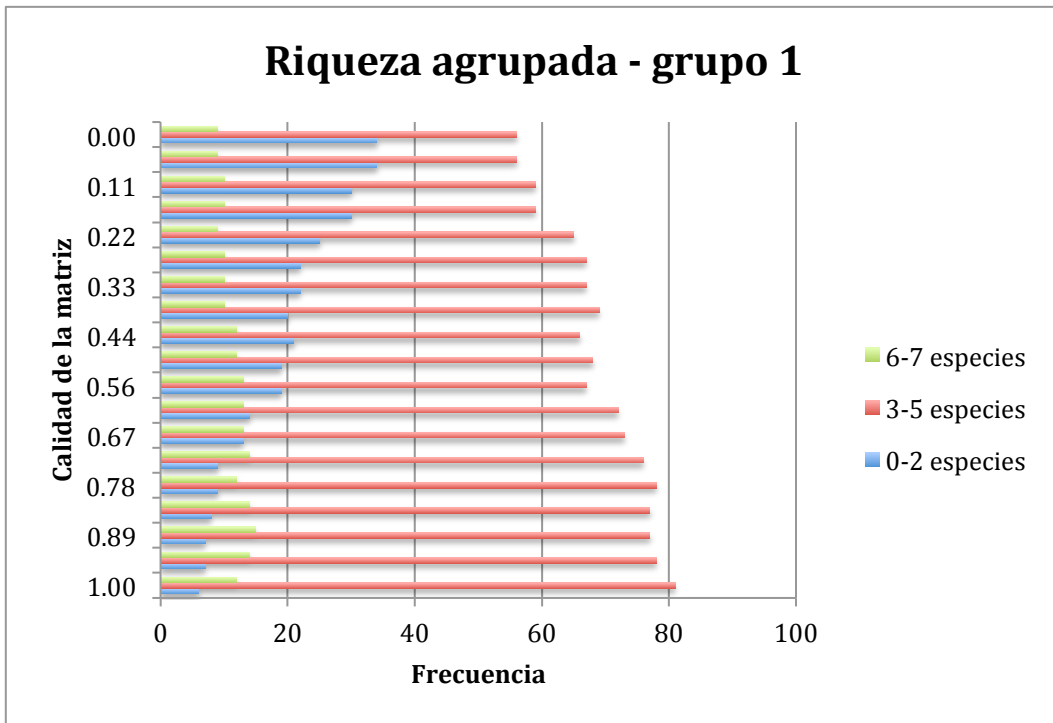


Figura 27: Riqueza de las comunidades del tipo 1 agrupada en tres categorías: baja (0-2 especies), media (3-5 especies) y alta (6-7 especies); a través del gradiente de intensificación de la matriz agrícola.

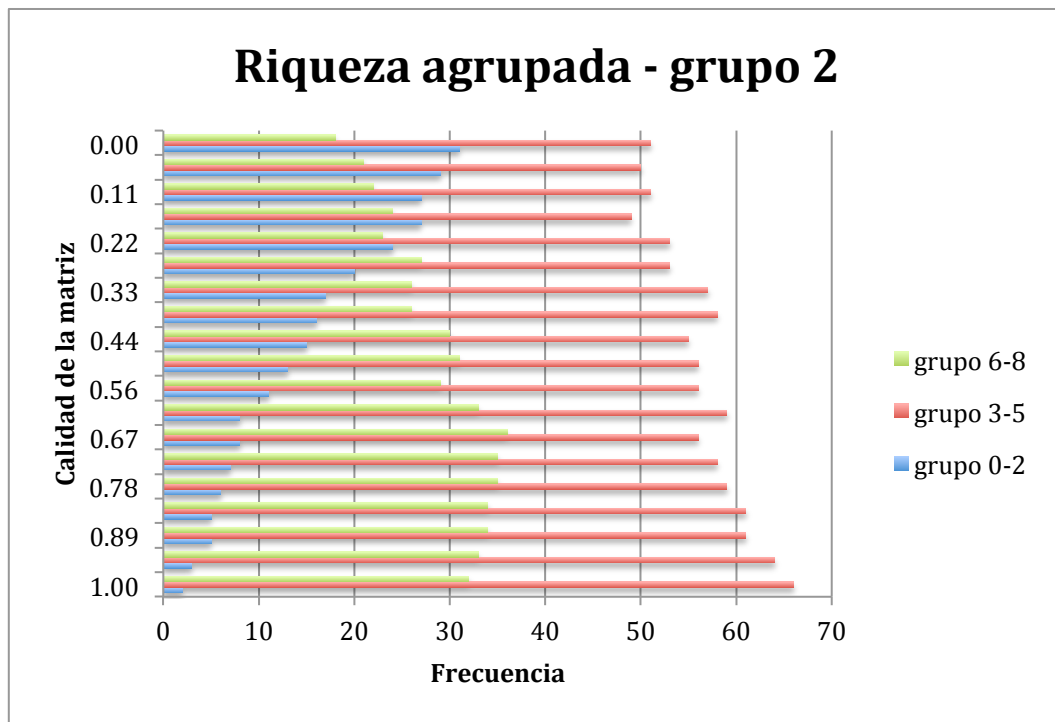


Figura 28: Riqueza de las comunidades del tipo 2 agrupada en tres categorías: baja (0-2 especies), media (3-5 especies) y alta (6-8 especies); a través del gradiente de intensificación de la matriz agrícola.

Como en los experimentos con 5% de hábitat en el paisaje modelado, la cantidad de comunidades con riqueza baja aumenta y el resto disminuyen. Sin embargo, a diferencia de los experimentos mencionados, en el caso de los experimentos con 10% de hábitat el grupo de comunidades con una alta riqueza no desciende de manera dramática en comparación con el grupo de comunidades con riqueza media, sino que ambos disminuyen relativamente a la par.

4.4.3. Cambio en el número de individuos (biomasa)

Se realizó el mismo proceso de normalización al intervalo [0,1] que se explicó en el apartado 4.3.4. De este modo, se analizó el cambio en el número normalizado de individuos en el paisaje para todas las comunidades de los grupos 1 y 2 a través del gradiente de intensificación agrícola simulado. Para ello, se calculó el promedio de las distintas comunidades a cada paso de intensificación de la matriz agroecológica y se calculó la línea de tendencia que mejor le ajustó.

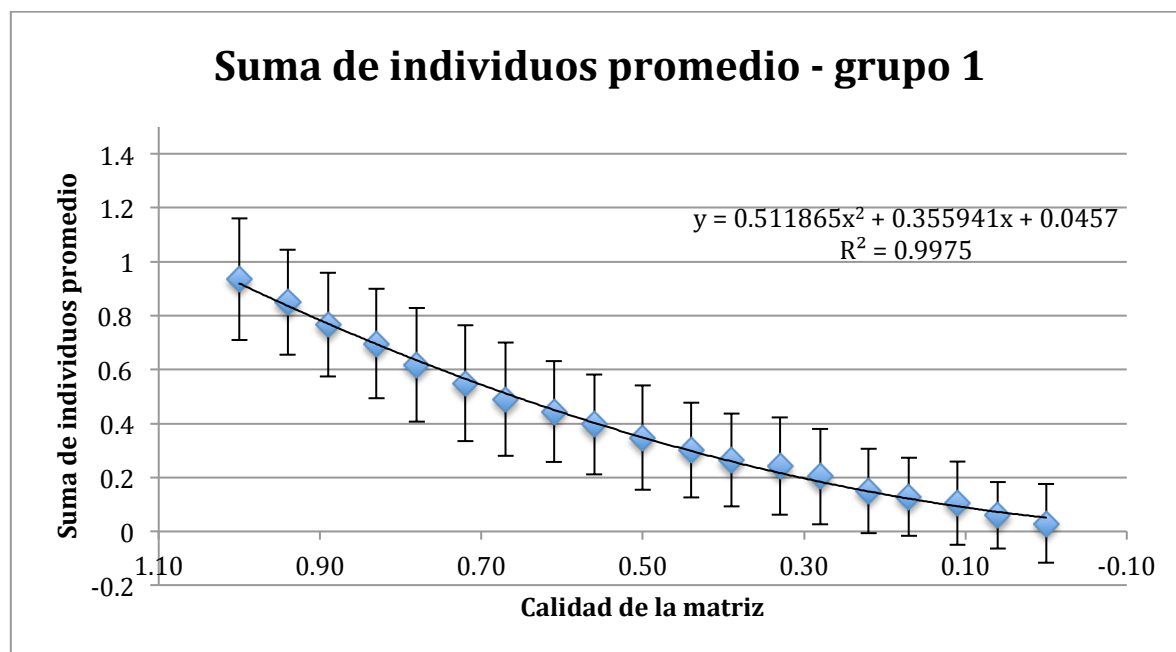


Figura 29: Promedio de la suma de individuos de las 100 comunidades del grupo uno a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje.

El mejor ajuste ($R^2=0.9975$) se obtuvo con la siguiente función polinomial descendente de segundo orden:

$$21) \quad y = 0.511865x^2 + 0.355941x + 0.0457$$

El error estándar del término cuadrático fue de 0.037378, por lo que se puede concluir que se trata de una curva convexa, como en el caso de los otros experimentos con la suma de individuos para un área menor de hábitat natural en el paisaje simulado. Esto se concluye, como en los otros casos, debido a que:

$$22) \quad 0.511865 - 0.0355941 = 0.4762709 > 0$$

El análisis de varianzas de una vía resultó en un estadístico F de 222.3 y un valor de $P < 2e-16$, por lo que se rechaza nuevamente la hipótesis nula de que los promedios estudiados fueran estadísticamente iguales.

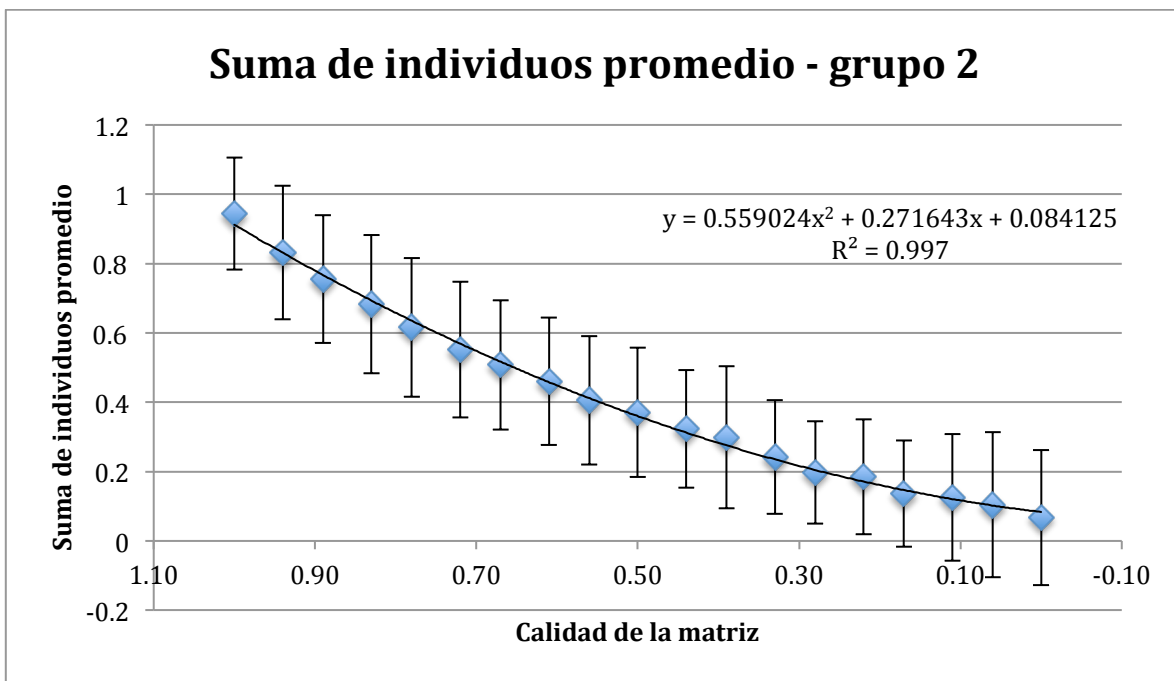


Figura 30: Promedio de la suma de individuos de las 100 comunidades del grupo dos a través del gradiente de intensificación agrícola del paisaje.

En el caso de las comunidades del segundo grupo, la regresión ponderada resultó en una curva con la siguiente fórmula y con una $R^2=0.997$.

$$23) \quad y = 0.559024x^2 + 0.271643x + 0.084125$$

El error estándar del término cuadrático de la regresión fue de 0.040909, lo cual indica que se trata de una curva convexa, ya que:

$$24) \quad 0.559024 - 0.040909 = 0.518115 > 0$$

El análisis de varianza de una vía tuvo un estadístico F de 205.6 y un valor de $P < 2e-16$, por lo que una vez más se rechaza la hipótesis nula de que los promedios estudiados no fueran significativamente diferentes entre sí, con un intervalo de confianza menos 0.05.

4.5 Resumen de las funciones ajustadas de cambio en la riqueza y la biomasa

Con el fin de visualizar de manera más clara los resultados principales, a continuación se presentan en conjunto las ecuaciones resultantes de las regresiones lineales realizadas para el cambio en la riqueza de especies y el cambio en el número de individuos:

Riqueza de especies promedio:

$$7) \quad y = -0.65506x^2 + 1.84928x + 2.85856 \quad (R^2=0.9926) \quad \text{grupo 1, 5\% hábitat}$$

$$9) \quad y = -0.31854x^2 + 1.69666x + 2.82440 \quad (R^2=0.9925) \quad \text{grupo 2, 5\% hábitat}$$

$$17) \quad y = -1.10432x^2 + 2.17046x + 3.06524 \quad (R^2=0.9901) \quad \text{grupo 1, 10\% hábitat}$$

19) $y = -1.33055x^2 + 2.68217x + 3.51101$ ($R^2=0.9972$) grupo 2, 10% hábitat

Suma de individuos promedio:

12) $y = 0.627986x^2 + 0.227564x + 0.053464$ ($R^2=0.9951$) grupo 1, 5% hábitat

15) $y = 0.638339x^2 + 0.230395x + 0.049971$ ($R^2=0.9951$) grupo 2, 5% hábitat

21) $y = 0.511865x^2 + 0.355941x + 0.0457$ ($R^2=0.9975$) grupo 1, 10% hábitat

23) $y = 0.559024x^2 + 0.271643x + 0.084125$ ($R^2=0.9970$) grupo 2, 10% hábitat

La suma o resta del error estándar asociado al término cuadrático de las funciones en ningún caso modificó el signo de las funciones obtenidas, por lo que se puede hablar con seguridad del carácter cóncavo de las curvas de riqueza y el carácter convexo de las curvas de la suma de individuos.

4.6 Pruebas de robustez

Se realizaron pruebas para medir la robustez de los resultados del modelo ante cambios en las tasas de mortalidad y de migración elegidas. Todas las pruebas se realizaron con conjuntos de 20 comunidades del grupo 1 y del grupo 2, respectivamente.

En primer lugar se modificó la probabilidad de muerte de las celdas de la matriz agrícola. Las probabilidades elegidas en el trabajo fueron de 0.3 para las celdas de tipo agroecológico y de 0.6 para las celdas de tipo industrializado. La primera prueba se realizó distanciando más estas probabilidades, eligiendo los valores de 0.2 para las primeras y 0.7 para las segundas. En este caso se mantuvieron las tendencias en la riqueza de especies y el número de individuos, aunque se encontró que el grupo 2 de comunidades, es decir, aquellas con comportamiento oscilatorio, fue el más sensible al cambio realizado, ya que su curva se tornó prácticamente una línea recta. La siguiente prueba se realizó disminuyendo las diferencias entre las celdas de tipo agroecológico e industrial, volviendo muy parecidas sus probabilidades de muerte asociadas. Esto se

realizó eligiendo 0.4 para la mortalidad en las primeras y 0.5 para las segundas. Al hacerse ambos tipos de manejo parecidos, se provocó que la intensificación de la matriz tuviera muy pocos efectos sobre la biodiversidad y la biomasa del paisaje (ya que dicha intensificación en realidad representó un cambio muy ligero en el paisaje). La tendencia cóncava del decaimiento en la riqueza se mantuvo para las comunidades del grupo 2, aunque la curva se volvió casi una recta; por otro lado, las comunidades del grupo 1 trazaron una línea que estadísticamente no pudo diferenciarse de una recta debido al error asociado a su término cuadrático. Para el caso de la biomasa, se mantuvo la convexidad en las comunidades del grupo 1, mientras que las del grupo 2 trazaron una curva cóncava cercana a la recta.

Las siguientes pruebas se enfocaron en variar las tasas de migración utilizadas. Como se ha especificado, se eligió una tasa migratoria de 0.3 para las celdas de tipo hábitat natural y de 1.0 para las celdas de la matriz agrícola. La primera prueba consistió en disminuir a 0.1 la tasa de migración de las celdas de tipo hábitat. Los resultados del cambio en la biomasa mantuvieron las tendencias encontradas, es decir, dicho cambio continuó trazando curvas convexas. Por otra parte, esta disminución en la tasa de migración provocó que no se viera ningún cambio en la riqueza de especies, ya que las comunidades de ambos grupos trazaron líneas rectas horizontales. Esto indica que es necesario cierto nivel basal de migración para que los cambios en la calidad de la matriz modifiquen la riqueza de especies en el paisaje, nivel por debajo del cual no se observa ningún efecto. Por último, se realizaron pruebas manteniendo la tasa de migración original de 0.3 en las celdas de tipo hábitat y disminuyendo a 0.5 la tasa en las celdas de la matriz agrícola. En este caso, se mantuvieron las tendencias encontradas en el resto del trabajo, pues la riqueza de especies continuó trazando curvas cóncavas y la biomasa, curvas convexas.

En resumen, se encontró que la tasa de migración a partir de las áreas de hábitat natural es muy importante para la dinámica general, ya que de no rebasarse cierto nivel, los cambios en la matriz que les rodea no tienen efectos significativos sobre la biodiversidad. Por otro lado, las tendencias de cambio encontradas en el resto del

trabajo se mantuvieron, aunque de manera más marcada para la biomasa. Los resultados más sensibles a cambios en las tasas fueron los de riqueza de especies en el conjunto de comunidades con comportamiento oscilatorio. Por último queda mencionar que el haber realizado estas pruebas con conjuntos de 20 comunidades (en vez de 100 como en el resto del trabajo) resultó en una desviación estándar más considerable en los resultados, por lo que las tendencias encontradas probablemente serían más concluyentes de realizarse con una muestra más grande.

5. Discusión

5.1. Discusión de los principales resultados del modelo

A continuación se resumen y analizan los resultados más importantes del presente trabajo para una mejor comprensión de su significado.

5.1.1. Comparación con el experimento control

A continuación se muestra la Tabla 4, que compara los resultados para la riqueza en los experimentos control y aquellos con la dinámica espacial. Como puede observarse, los valores de riqueza alcanzados en las pruebas control fueron más altos que los obtenidos al incorporar la dinámica espacial, lo cual es comprensible ya que en los segundos existe un elemento de pérdida de individuos asociado a la migración que no está presente en el control. Esto no quiere decir que en ningún caso alguna comunidad alcanzara una riqueza más alta tomando en cuenta la dinámica migratoria en comparación a la prueba control, pero esto no se refleja en los valores promedio debido a la baja frecuencia de estas situaciones.

Tabla 4: Comparación de la riqueza promedio en los experimentos control y aquellos con la dinámica espacial.

*Como en los experimentos con la dinámica espacial se cuenta con un valor de riqueza para cada valor de calidad de la matriz probado, para esta comparación se utilizó el valor de riqueza en las condiciones de mejor calidad de la matriz y en las de peor calidad de la matriz.

Riqueza promedio		
	Grupo 1	Grupo 2
Prueba control	4.35 (desv. est. 1.13)	5.12 (desv. est. 1.53)
5% hábitat (*calidad matriz =1)	4.06 (desv. est. 1.40)	4.23 (desv. est. 1.77)
10% hábitat (*calidad matriz =1)	4.10 (desv. est. 1.16)	4.86 (desv. est. 1.36)
5% hábitat (*calidad matriz =0)	2.82 (desv. est. 1.74)	2.77 (desv. est. 2.04)
10% hábitat (*calidad matriz =0)	3.12 (desv. est. 1.74)	3.51 (desv. est. 2.06)

5.1.2 Dinámica cualitativa de las comunidades modeladas con la ecuación de Lotka-Volterra generalizada (LVG).

Tras crear las comunidades con la metodología del modelo de nicho (Williams y Martínez 2000) y modelar su dinámica con la ecuación de Lotka-Volterra generalizada (1), se encontraron tres tipos de comportamiento cualitativo:

- 1) Comunidades que alcanzan un punto fijo
- 2) Comunidades en que alguna(s) o todas las especies se mantienen oscilando
- 3) Comunidades que no pueden ser computadas debido a problemas en su resolución numérica

No fue objetivo de este trabajo hacer un análisis formal de estos tres tipos de comportamiento, sin embargo, se considera pertinente mencionar que los resultados obtenidos evocan a un trabajo de May y Leonard (1975) sobre los aspectos no lineales de las ecuaciones de tipo LVG. En dicho trabajo, se analizan los posibles comportamientos de las ecuaciones LVG de competencia, que se diferencian de la ecuación 1) en que todas las interacciones son negativas, es decir, que A_{ij} y A_{ji} siempre

tienen el mismo signo, pues la especie i y la especie j compiten entre sí causándose mutuo daño. Los principales hallazgos de este análisis son los siguientes:

En los sistemas de dos especies, existe sólo una posible solución asintótica: la convergencia hacia 4 posibles puntos fijos (la coexistencia de ambas especies, la extinción de la especie a , la extinción de la especie b o la extinción de ambas). Con sistemas de tres especies, sin embargo, existen tres posibles comportamientos: la convergencia hacia alguno de 8 posibles puntos fijos; ciclos límite estables; o bien, oscilaciones no periódicas cuyo tiempo de oscilación aumenta infinitamente. La ocurrencia de alguna de estas tres opciones depende de los valores que se asignen a los parámetros de la ecuación. Lo interesante del presente trabajo en relación al análisis de May es que partiendo de 10 especies se encuentran también: el comportamiento en que se alcanza un punto fijo, el comportamiento oscilante (aunque no se probó si su periodicidad es estable) y un tercer comportamiento que por alguna razón causa problemas en la resolución numérica. Es posible especular entonces que este tercer comportamiento se deba a fenómenos cíclicos aperiódicos producidos por la no linealidad del sistema.

5.1.3. Acoplamiento de la dinámica de las interacciones bióticas con la dinámica de migración a través de la matriz.

Cada comunidad requirió de un número particular de pasos de migración por cada integración de la ecuación LVG para que se acoplara la dinámica de las interacciones bióticas con la dinámica espacial de migración (Tabla 3). Por acoplamiento se hace referencia a que ambas dinámicas tuvieran un impacto sobre las poblaciones de las comunidades, ya que de otro modo sólo una de ellas se hace visible. A saber, si se realiza un paso de migración por cada integración de la ecuación LVG, la segunda obtiene todo el protagonismo y define las magnitudes poblacionales antes de que alcance a notarse algún impacto de la migración. Por otro lado, si se establecen demasiados pasos de migración por cada integración de la ecuación LVG, la

mortalidad durante la misma causa pérdidas demasiado rápidas en las poblaciones, lo cual elimina todo el impacto de las interacciones bióticas sobre los resultados.

Que no se encontrara un patrón común para este acoplamiento en todas las comunidades hace complicada su modelación, pues es necesario realizar pruebas exhaustivas con cada comunidad antes de poder realizar los experimentos completos. Aunque en general el número de pasos más utilizados fue de 3, este valor acoplaba menos de la cuarta parte de las comunidades en cada experimento. Otro aspecto notable es que para cada comunidad existen varios valores para el número de pasos de migración que logran un diálogo entre ambas dinámicas. En este trabajo se utilizó el primero para cada caso, pero puede decirse en general que cada número subsecuente asigna más peso relativo a la migración y por lo tanto causa un efecto más marcado de las condiciones del paisaje simulado. Este fenómeno, por un lado, apoya la evidencia de que la capacidad migratoria de las especies tiene un efecto decisivo sobre el nivel de impacto que las condiciones de la matriz pueden tener sobre su dinámica. Además de esto, los resultados sugieren que la velocidad con que cambian las magnitudes poblacionales de las diferentes especies también juega un papel crucial, determinando el nivel de impacto que el éxito migratorio puede tener sobre su supervivencia.

5.1.4. Cambio de la riqueza y la suma de individuos en relación a la calidad del paisaje.

Quizá el resultado más importante de este trabajo es la forma en que la riqueza y la suma de individuos en general decayó con el descenso en la calidad del paisaje modelado. Como se planteó en la introducción y los objetivos, interesaba la naturaleza de esta relación, en particular la forma de la curva que la describiera. El énfasis en este punto se debe a las dos hipótesis reinantes en el imaginario científico en cuanto a la relación entre la agricultura y la conservación de la biodiversidad. Ambas hipótesis se ilustraron en la Figura 3, que se vuelve a mostrar a continuación.

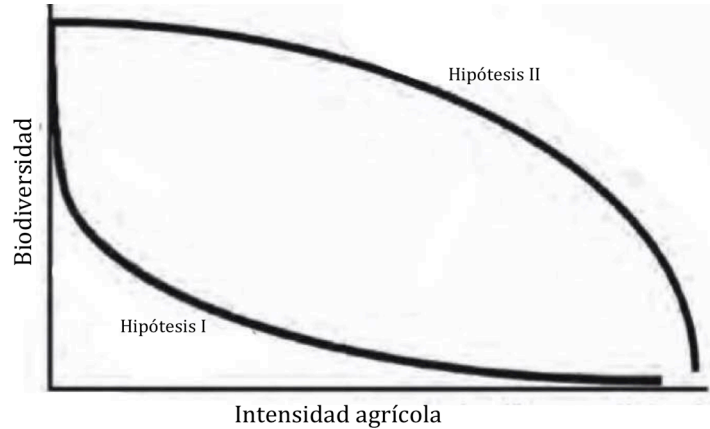


Figura 3: Representación gráfica de las dos hipótesis a comparar. Hipótesis I: Curva convexa - decaimiento rápido en la biodiversidad desde las primeras etapas de la intensificación agrícola. Hipótesis II: Curva cóncava - decaimiento lento en la biodiversidad en las primeras etapas de intensificación agrícola. Tomada de Perfecto et al. 2009.

La primera hipótesis coincide con el *land-sparing*, que sostiene que la biodiversidad decae abruptamente desde los primeros niveles de intensificación agrícola. La segunda hipótesis está asociada a las ideas de *land-sharing*, que sostienen que la intensificación en la actividad agrícola tiene un impacto lento sobre la biodiversidad, volviéndose grave sólo en niveles muy altos de intensificación. Lejos de permanecer como una cuestión meramente teórica, las repercusiones prácticas de ambas ideas se pueden observar en las distintas políticas conservacionistas y de desarrollo agrario que se han adoptado a través del tiempo. Los simpatizantes de la segunda hipótesis abogan por abordar en conjunto ambas problemáticas, trabajando en la realización de un tipo de agricultura que permita el mantenimiento de la biodiversidad al mismo tiempo que la satisfacción de las necesidades alimentarias, con un enfoque espacial que se caracteriza por ser distribuido y a escala local. Los simpatizantes de la primera hipótesis abogan por separar física e ideológicamente ambas problemáticas, intensificando al máximo la actividad agrícola de un lado para conservar naturaleza supuestamente prístina del otro. Ecológicamente, la propuesta del *land-sparing* supone comunidades no resilientes (Holling 1973), incapaces de resistir perturbaciones sin alterar significativamente su diversidad, estructura y/o sus

funciones. En contraste, la propuesta del *land-sharing* supone cierta resiliencia en las comunidades, las cuales serán capaces de coexistir con cierto nivel de perturbaciones provenientes de la actividad agrícola, asimilando los cambios y conservando al menos buena parte de su biodiversidad. Este segundo punto de vista no supone una resiliencia ilimitada, pero sí la suficiente para coexistir con ciertos tipos de manejo ecológicamente orientados. A la luz de las fuertes y contrastantes implicaciones de ambas ideas, sorprende que no se haya dedicado más investigación a tratar de esclarecer la validez de una, ambas o ninguna de las hipótesis en cuestión. Por ello, ese fue el principal objetivo de este trabajo. No se pretendió dar una respuesta universal a la pregunta, pero sí brindar evidencia cualitativa y de carácter general alrededor del asunto. Debido al carácter general del presente análisis, nos limitamos a distinguir la forma de las curvas por su carácter cóncavo o convexo, el cual se refleja en el signo del término cuadrático de la función que mejor se ajustó a los datos.

A continuación se resumen los resultados para el cambio en la riqueza (Figura 31) y en la suma de individuos (Figura 32) a través el gradiente de intensificación agrícola del paisaje modelado, para todos los experimentos realizados.

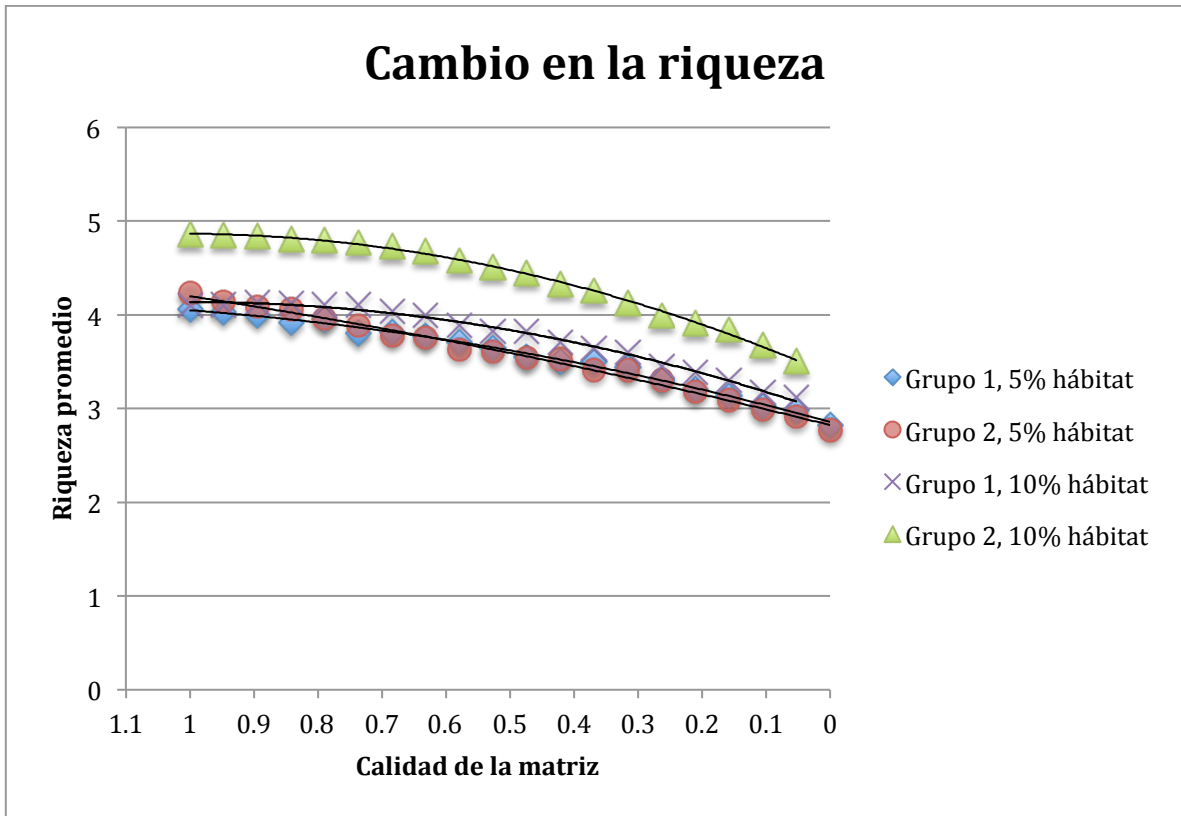


Figura 31: Cambio en la riqueza promedio a través del gradiente de intensificación de la matriz modelada para los experimentos con ambos grupos de comunidades en ambos tipos de paisaje.

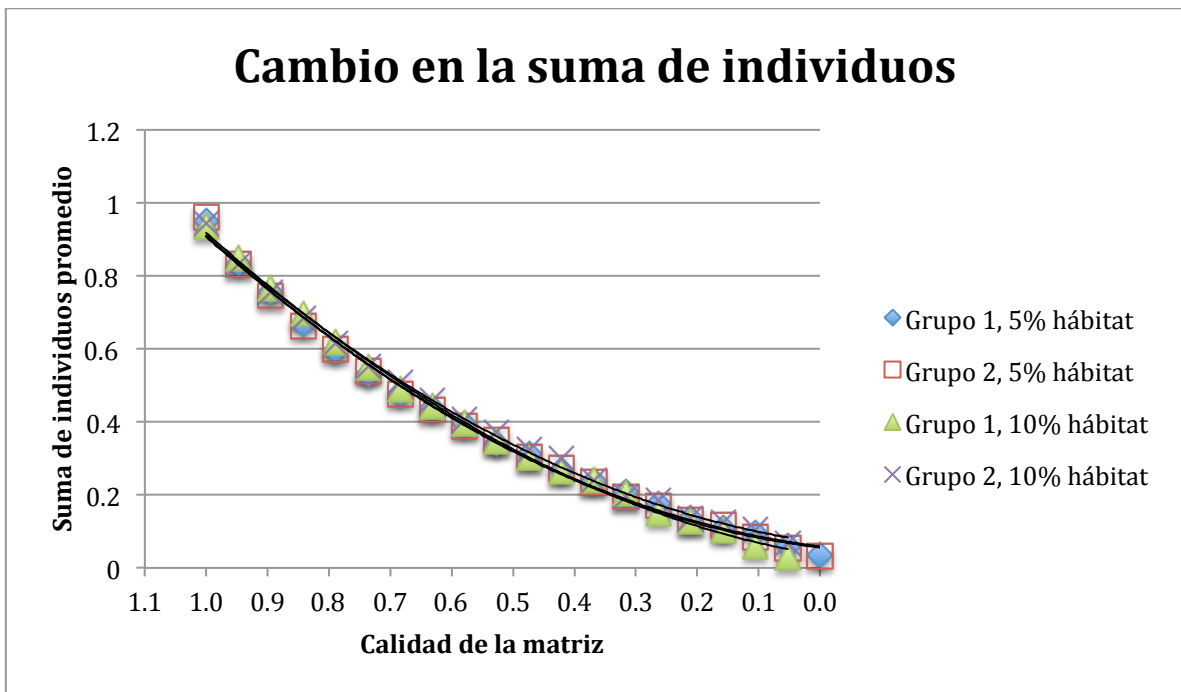


Figura 32: Cambio en la suma de individuos promedio a través del gradiente de intensificación de la matriz modelada para los experimentos con ambos grupos de comunidades en ambos tipos de paisaje.

El comportamiento de la riqueza de especies y el de la suma de individuos son cualitativamente distintos entre sí. En relación a lo discutido sobre las hipótesis de *land-sharing* y *land-sparing*, destaca que el cambio en la biodiversidad medida como riqueza de especies traza una curva cóncava, la cual va de acuerdo a la hipótesis de *land-sharing*. Por otro lado, la biomasa entendida como suma de individuos, que no es de por sí una medida de biodiversidad, traza una curva convexa, conforme a la hipótesis de *land-sparing*. Esto es un resultado crucial, ya que el decaimiento cóncavo de la biodiversidad apoya la posibilidad de llevar a cabo actividades agrícolas que no necesariamente se contrapongan a la conservación de la naturaleza. Una curva cóncava implica que pueden practicarse toda una serie de manejos, localizados en la zona baja del gradiente de intensificación, que no pongan en peligro la supervivencia de las especies presentes en la región. Además, debe considerarse que en este trabajo no se pusieron a prueba distintos patrones de distribución de las actividades agrícolas, sin embargo se sabe que éstos también influyen la calidad de la matriz. Por ello, puede pensarse en manejos agrícolas de baja intensidad aunados a patrones de distribución planificados para fomentar una buena calidad de la matriz, lo cual resultaría en actividades agrícolas que fomentasen la conservación de la biodiversidad en el paisaje.

Para todos los experimentos realizados, las funciones de las regresiones lineales que describen el cambio en la riqueza de especies promedio tuvieron signos negativos en el término cuadrático, lo cual significa que se trató de curvas cóncavas (ecuaciones 9, 11, 19 y 21). Por otro lado, las funciones de las regresiones lineales que describen el cambio en la suma de individuos promedio en todos los casos tuvieron signos positivos en el término cuadrático, lo cual significa que se trató de curvas convexas (ecuaciones 14, 17, 23 y 25).

La suma o resta del error estándar asociado al término cuadrático de las funciones en ningún caso modificó el signo de las funciones obtenidas, por lo que se puede hablar

con seguridad del carácter cóncavo de las curvas de riqueza y el carácter convexo de las curvas de la suma de individuos.

Por otra parte, llama la atención que mientras las curvas de la suma de individuos en los 4 experimentos fueron muy parecidas, las curvas de riqueza se diferenciaron más en el caso de los experimentos con el 10% de hábitat en el paisaje modelado. Por ello, puede decirse que en esta investigación, el papel del tamaño de los fragmentos de hábitat natural sólo tuvo repercusiones notables sobre el cambio en la riqueza, permitiendo que las comunidades conservaran niveles más altos de la misma en los experimentos realizados con el doble del área de hábitat; y causando también que las curvas de las comunidades del grupo 1 y 2 se diferenciaran un poco más entre sí, con las comunidades del grupo 2 alcanzando riquezas promedio considerablemente más altas que las del grupo 1. Se esperaba observar este impacto del tamaño del hábitat sobre los resultados, sobre todo dado que el análisis se sitúa en un contexto de hábitat altamente fragmentado (menos del 10% o el 5% del área total en el paisaje) y que la teoría ecológica indica que el tamaño del hábitat se vuelve más importante mientras más escasea en una región (Kremen 2005). De hecho, es posible que dicho impacto se encuentre subestimado en este trabajo debido a una restricción implícita de los sistemas modelados, ya que como vimos en la Tabla 4, los sistemas en las pruebas control tuvieron una riqueza promedio apenas un poco mayor a la del resto de los experimentos, lo cual probablemente marca una capacidad de carga inherente a los sistemas modelados con este tipo de ecuación y que no puede ser superada aunque el tamaño del hábitat aumente indefinidamente. En la sección 5.2.1. se retomará este aspecto. Por lo demás, nótese que aunque subió la riqueza promedio, la forma de la curva se conservó.

Finalmente, todas las curvas son claramente descendientes, pero esto no quiere decir que en ningún caso se experimentaran incrementos en la riqueza de especies o en la suma total de individuos con la intensificación de paisaje modelado, pues estas situaciones sí ocurrieron. Sin embargo, su ocurrencia fue poco frecuente, lo suficiente para no verse reflejada en los promedios ni en la significancia de los mismos. Estos

casos excepcionales recuerdan la Hipótesis de Perturbación Intermedia (Connell 1978), que establece que algunas veces las perturbaciones locales repetidas pueden crear condiciones óptimas para una máxima biodiversidad, ya que eliminan algunas especies de ciertas áreas, permitiendo que sobrevivan otras que morirían por exclusión competitiva, sin llegar a eliminar a las primeras por completo del paisaje. Habría que estudiar más a fondo las comunidades que presentaron este comportamiento para precisar qué mecanismos permiten el incremento de la riqueza o la biomasa con las perturbaciones del paisaje.

Por otro lado, en las gráficas resumidas a continuación (ya presentadas en la sección de Resultados), en que se agrupó a las comunidades en categorías de riqueza baja, media y alta; se pueden observar las siguientes tendencias generales: Con la intensificación del paisaje modelado, las comunidades con alta riqueza decaen, las comunidades con riqueza baja aumentan y aquellas con riqueza media decaen pero de manera proporcionalmente menos marcada. Como ya se mencionó, esto se debe a que conforme desciende la calidad de la matriz, las comunidades van perdiendo especies debido a la extinción. Esto hace que el conjunto de comunidades con una alta riqueza se vea disminuido. Por otro lado, el conjunto de comunidades de riqueza media pierde elementos de una parte, debido a la extinción de especies en sus comunidades, pero de otra parte gana elementos debido a las comunidades de alta riqueza que pasan a ser de media. Por último, el conjunto de comunidades con baja riqueza crece, pues se ve alimentado por las comunidades de los otros dos grupos que pierden especies y pasan a formar parte de él. Por otro lado, debe notarse que en ambos tipos de experimentos (5% y 10% de hábitat natural modelado), el grupo 2 tiene una mayor cantidad de comunidades con riqueza alta que el grupo 1.

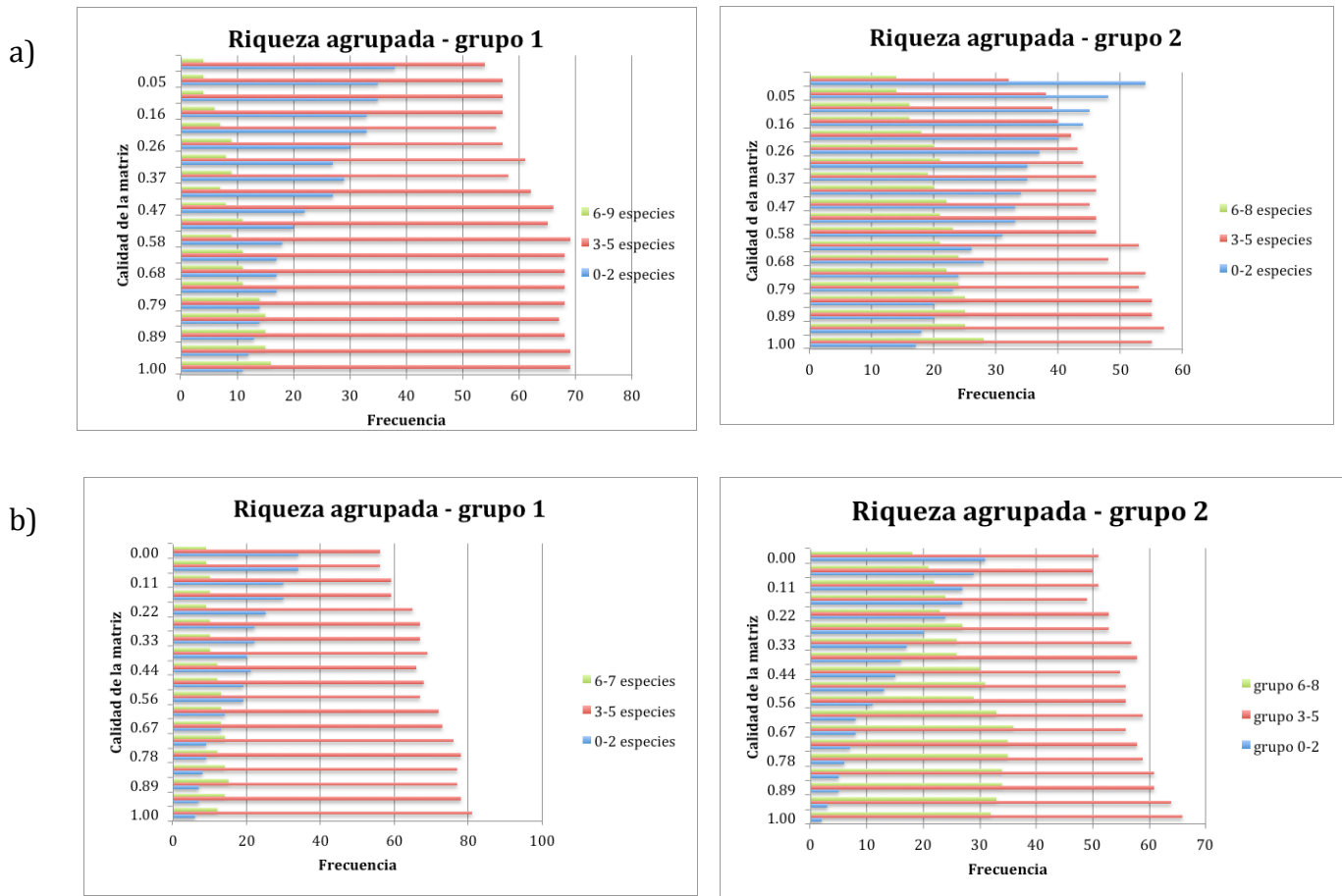


Figura 33: Resumen de las gráficas de riqueza agrupada presentadas en la sección de resultados. a) experimentos con el 5% del hábitat y b) experimentos con el 10% del hábitat.

5.1.5. Limitaciones de los índices de biodiversidad

En la sección de métodos se explicó por qué se eligieron el índice de Shannon-Wiener y el número efectivo de especies para complementar los análisis realizados. Sorprendió entonces que con ninguno de los dos se obtuviera información relevante, ya que la disparidad de los valores obtenidos con cada comunidad nubló todo intento de encontrar alguna tendencia. Sobre las ventajas y limitaciones de los distintos índices de biodiversidad se ha escrito en abundancia y los biólogos muestran actitudes contrastantes hacia ellos: desde aquellos resignados a pensar que sólo la

riqueza de especies es un indicador confiable hasta los que calculan índices al por mayor sin reparar mucho en su significado (Jost 2006). Esta situación hace difícil tomar una posición al respecto. Lo cierto es que cada índice está diseñado para capturar cierto aspecto de la diversidad, y que ninguno por sí mismo puede jactarse de ser la verdadera y absoluta definición de diversidad (Hoffmann y Hoffmann 2006). Aceptado esto, queda entonces la labor para el científico de precisar exactamente qué aspecto de la diversidad busca abordar en su estudio y elegir entonces el índice apropiado. Sin embargo, no siempre es fácil, y queda la duda de si es siquiera posible en algunos casos encontrar el índice adecuado entre la lista de medidas existentes y comúnmente aceptadas por la comunidad científica. Esto es porque todos estos índices se derivan de la idea física de entropía, por lo que toman sus valores extremos en los casos de máxima y mínima entropía. Esto en términos biológicos, digamos en el estudio de una comunidad con n especies, se traduce en que los índices toman sus valores extremos cuando todas las especies tienen exactamente la misma abundancia de individuos, o bien cuando una sola especie existe y por lo tanto domina. Se trata entonces de un supuesto implícito que establece que una comunidad será más diversa cuando las abundancias relativas de todas las especies sean iguales. Sin embargo, creemos que esto no refleja una realidad biológica. Esto puede entenderse en términos de flujo de energía, por ejemplo, ya que las especies basales (productoras) siempre serán más abundantes que las intermedias (consumidores primarios) y estas a su vez serán más abundantes que las especies tope (consumidores secundarios, etc.); ya que se disipan grandes cantidades de energía en el paso de un nivel a otro. En términos distintos, puede entenderse pensando en las historias de vida de especies distintas, ya que algunas se reproducen por cantidades enormes mientras que otras tienden a tener pocas crías y mantener poblaciones de escasos individuos. Estos son sólo algunos ejemplos que ayudan a entender por qué el supuesto de máxima entropía puede ser engañoso al momento de pretender medir la biodiversidad. Es útil para entender cómo cambian las abundancias relativas, pero esto no siempre es lo que interesa saber en un estudio; y sobre todo, no hay razones biológicas para pensar que la máxima diversidad ni la más deseable se alcanza cuando éstas son iguales para todas las especies. Otro problema surge cuando se busca comparar diversas

comunidades entre sí, ya que los cambios en las abundancias relativas de especies en comunidades independientes pueden seguir trayectorias extremadamente distintas cuando son sometidas al mismo tratamiento o experimento. En el presente trabajo, por ejemplo, las distintas comunidades experimentaron cambios en todas direcciones cuando se midió su biodiversidad con el índice de Shannon y el número efectivo de especies, mientras que al medir su riqueza y su biomasa sí se obtuvieron tendencias claras en todos los experimentos. Así pues, concluimos que además del cuidado que hay que tener para elegir el índice más apropiado para cada estudio, es importante destacar que no hay razones *a priori* para pensar que es deseable que una comunidad alcance el valor máximo que un índice puede adquirir, ni que medir su biodiversidad en términos de entropía pueda decir algo útil acerca de lo que se esté estudiando.

Ninguno de los índices de biodiversidad existentes ha sido creado pensando en el caso de la agricultura. En los agroecosistemas el ser humano constituye un agente que define, mediante la toma de decisiones, la finalidad del sistema (Altieri 1995). En ellos existe un sujeto que regula conscientemente y en cierta medida la presencia de especies y las interacciones entre ellas. Esto resulta en una estructura, dinámica y función que son intrínsecamente diferentes a las del resto de los ecosistemas. Por ello, es necesario pensar en medidas propias para estos sistemas que se adecúen a sus características ecológicas y también, de manera importante, a los objetivos que se busca cumplir con ellos. Hoy en día se utiliza el concepto de diversidad funcional para referirse a “aquellos componentes de la biodiversidad que influyen sobre la manera en que un ecosistema opera o funciona” (Tilman 2001). Según la teoría, un aumento en la biodiversidad funcional elevará la funcionalidad del sistema debido a una mayor complementariedad en el uso de los recursos por parte de las especies presentes (Hooper 1998; Petchey 2003). Así, una diversidad funcional elevada implicaría el aprovechamiento de una gran cantidad de sinergismos entre las distintas especies, factor clave en la planeación de agroecosistemas. Existen diversas formas de medir la biodiversidad funcional, las cuales en general están basadas en la complementariedad fisiológica, morfológica o de estrategia de vida entre las especies, entre otras cosas (Petchey et al. 2004). Sin embargo, no hay un consenso alrededor de la manera de

definir las diferencias interespecíficas que resultan más significativas. Esto se debe en buena parte a que dicha significancia depende de los objetivos que se persiguen en cada sistema y por lo tanto es específica de su contexto. En el marco de los agroecosistemas, hoy en día continúa siendo un reto para la comunidad científica encontrar maneras de analizar la diversidad funcional tomando en cuenta objetivos como la autosostenibilidad, la producción y el valor cultural de lo producido. Como acción encaminada a esto, la experimentación local por parte de campesinos y académicos, con base en el conocimiento ya existente, puede ayudar a encontrar asociaciones entre especies que potencien la funcionalidad de los sistemas en sus respectivos contextos ecológicos y culturales.

5.2. Limitaciones del estudio

El presente trabajo intentó hacer un análisis general y cualitativo, mediante un modelo computacional, de la manera en que las actividades agrícolas en un paisaje pueden influenciar la dinámica de las metacomunidades que viven en el mismo. Sin embargo, modelar esta serie de fenómenos y sus interrelaciones es una tarea altamente compleja que no ha sido abordada aún lo suficiente (Olden 2003; Simpson et al. 2010). Las preguntas de esta investigación requirieron de un modelo espacialmente explícito con componentes que suceden a diferentes escalas espacio-temporales, lo cual representó un gran reto. A continuación se discuten las principales limitaciones de la aproximación utilizada y algunas perspectivas para mejorar el desempeño del modelo.

5.2.1. Modelado de la comunidad con la ecuación de Lotka-Volterra generalizada

Uno de los componentes más importantes del modelo fue la ecuación utilizada para modelar las interacciones bióticas. Por lo general, los modelos de metapoblaciones no son explícitos en cuanto a las magnitudes poblacionales, sino que asignan probabilidades de migración, extinción o colonización en función de ciertos aspectos

del paisaje (Hanski y Gaggiotti 2004). Sin embargo, al dar el salto hacia las metacomunidades se consideró necesario abordar el papel de las interacciones entre las especies sobre la demografía de las poblaciones, y por lo tanto sobre el resto de las dinámicas estudiadas. Para tratar dichas interacciones, el método clásico son las ecuaciones de tipo Lotka-Volterra, ya sea de competencia o de depredación. Estas ecuaciones funcionan con una lógica sencilla que describe la dinámica de dos o más especies que interactúan, promoviendo o frenando mutuamente su crecimiento poblacional. El comportamiento que surge de ellas ha sido reconocida por los ecólogos como cualitativamente plausible y útil para el estudio de estos sistemas (Berryman 1992), sin embargo, resulta extremadamente difícil encontrar literatura sobre su uso con más de dos o tres especies. Existen extensos formalismos matemáticos alrededor de estas ecuaciones, su naturaleza no lineal y a veces caótica es bien conocida, pero su aplicación concreta a los sistemas biológicos parece desaparecer tras la frontera de las tres especies. Por eso, la primera dificultad con que se topó este trabajo fue la de crear sistemas con 10 especies interactuantes. Como se dijo en los resultados, aunque todos los sistemas empezaron a integrarse con 10 especies iniciales, prácticamente en ningún caso se logró mantenerlas, siendo 4.35 y 5.12 el promedio de la riqueza en los sistemas del grupo 1 y del grupo 2, respectivamente. En contados casos, sobre todo en las comunidades con comportamiento oscilatorio (grupo 2), sobrevivieron las 10 especies, pero con magnitudes inferiores a 0.0001 para algunas de ellas. Se considera que esto es una importante traba para el estudio, ya que reduce considerablemente el espacio de variación posible en la riqueza de las comunidades modeladas. Queda la pregunta de si es posible encontrar parámetros que permitan la coexistencia de más especies; y de ser así, qué significado biológico podrían o no tener. En este trabajo no se realizó un barrido exhaustivo de los parámetros, ya que las posibles combinaciones con 10 especies son muy numerosas. Sin embargo, se encontró que la supervivencia de más especies se lograba si todas las interacciones negativas (elementos negativos de la matriz A_{ij}) se atenuaban, multiplicándolas por 0.1 para volverlas un orden de magnitud menores que las interacciones positivas. Con la misma lógica, se limitaron las tasas de crecimiento negativas al intervalo $(-1,0)$, para evitar que las poblaciones cayeran demasiado rápido. Con estas medidas se lograron las riquezas promedio ya

mencionadas, pero sigue sin conseguirse el modelado de comunidades mayores. La necesidad de atenuar las interacciones negativas resulta interesante si se piensa en términos de comunidades reales, pues sugiere la importancia de interacciones positivas fuertes para evitar el colapso de las poblaciones. No debe olvidarse que en este modelo únicamente se tomaron en cuenta relaciones tróficas (+,-), cuando en realidad las comunidades exhiben una gran variedad de interacciones (mutualismo, competencia, amensalismo, etc.). Es posible que de incorporarse más tipos de interacciones, especialmente aquellas con componentes positivos (+,+) y (+,0), fueran éstas las que atenuaran las relaciones negativas, contribuyendo a la permanencia de las especies en los sistemas.

5.2.2. Parámetros de difusión y probabilidad de muerte

Otra simplificación importante del modelo fue la decisión de establecer la misma tasa de difusión para todas las especies. Como se dijo en la sección de métodos, esto se hizo con el objeto de observar mejor los de la muerte diferencial con base en el paisaje, sin que estos se vieran nublados por los efectos de la difusión diferencial. Sin embargo, es evidente que en la realidad ambos factores se mezclan. Se sabe de hecho que la capacidad de dispersión de las distintas especies es un factor que afecta su supervivencia en los fenómenos a nivel de paisaje, y que por lo tanto la fragmentación de los hábitats resulta en una extinción no aleatoria de las especies caracterizadas por su capacidad de dispersión, aunque la tendencia específica depende de los taxa, sus dinámicas genéticas y demográficas, los hábitats y los paisajes en cuestión (Thomas 2000; Johst et al. 2002). Por lo tanto, una posible extensión de este modelo es el estudio de cómo esta otra dimensión afectaría los resultados.

Por otro lado, se eligieron los valores 0.3 y 0.6 para las probabilidades de muerte en los fragmentos agroecológicos y los industrializados, respectivamente. La lógica detrás de esto fue la de usar los valores que dividieran el intervalo (0,1) en tres partes iguales (truncando la fila infinita de decimales), para así tener una valor “bajo” y uno

“alto” proporcionales. Sin embargo, como se dijo en la sección 4.6., se probaron otras combinaciones para poner a prueba la robustez del modelo y se encontró que las tendencias generales se conservaron. Como extensión al presente trabajo, sería interesante hacer estudios con más de dos tipos de celdas, caracterizados por un gradiente diverso de valores de mortalidad.

5.2.3. No establecimiento de especies en la matriz agrícola

Es importante considerar que esta investigación subestima la capacidad de los fragmentos agroecológicos del paisaje para albergar biodiversidad. Se sabe que más del 50% de la tierra firme está cubierta con algún ecosistema manejado por el ser humano (McNeely y Scherr 2003; Pimentel et al. 1992) y que los cultivos agroecológicos, entendidos como policultivos de baja tecnificación, son repositorios muy ricos de biodiversidad (Perfecto et al. 2009). El manejo humano de las áreas bajo cultivo muchas veces significa un incremento en los recursos como biomasa vegetal y frutos que hacen de estos sitios atractivos para muchos seres vivos (Tscharntke 2005; Söderström et al. 2001). Así pues, los agroecosistemas no son simplemente áreas que deben ser atravesadas por las especies para migrar hacia otros sitios más aptos, sino que en realidad pueden servir para el establecimiento temporal o permanente de muchas especies. Esto es un factor que no fue tomado en cuenta en el modelo, ya que en las celdas de tipo agrícola las especies no pueden establecerse. Esto debe resultar en una sobreestimación del daño a la biodiversidad causado por los fragmentos de tipo agroecológico, aspecto que sería interesante corregir en una futura aproximación.

5.3. Comparación de las tendencias con otras investigaciones

Pocos estudios han analizado directamente la relación entre la intensificación agrícola y la pérdida de biodiversidad, tanto de manera empírica como con modelado teórico.

A continuación se contrastan los resultados de esta investigación con algunos de los pocos resultados disponibles de otros estudios.

En un estudio empírico de Roschewitz y sus colaboradores (2005) se analiza la respuesta de la vegetación ruderal, los bancos de semillas y la lluvia de semillas en relación al porcentaje de área agrícola del paisaje; comparando esta respuesta entre sitios donde la agricultura es orgánica y convencional. Aunque en este caso la variable independiente es la cantidad de área cultivada en el paisaje, mientras que en el presente trabajo esa cantidad se mantiene constante, siendo el tipo de manejo el que varía; podemos hacer dialogar los resultados entre sí. A continuación se presenta una gráfica tomada de dicho estudio:

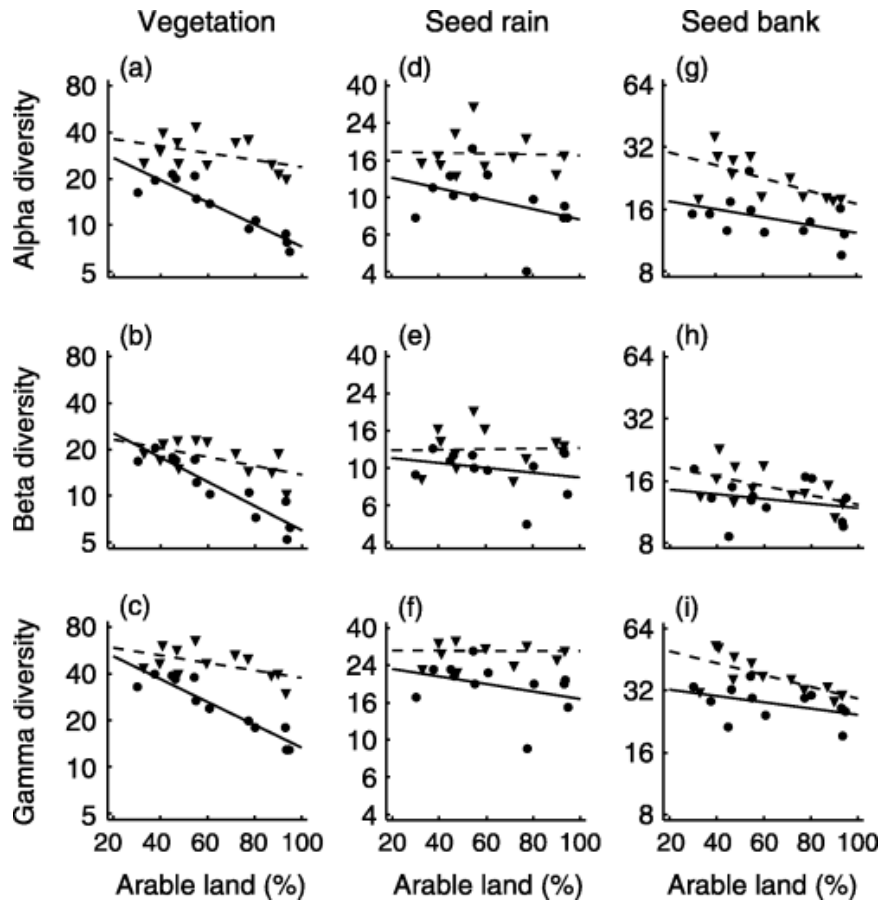


Figura 34: Tomada de (Roschewitz et al.2005). Diversidad alfa, beta y gamma de la vegetación ruderal (a,b,c), lluvia de semillas (d,e,f) y los bancos de semilla (g,h,i) en relación al porcentaje de tierra arada y el tipo de agricultura (orgánico vs. convencional). Los campos orgánicos se presentan con triángulos y líneas de regresión punteadas; los campos convencionales con puntos y líneas de regresión sólidas.

Destaca que en todos los casos el manejo orgánico tuvo diversidades más altas, pero también que el descenso de la diversidad en relación al aumento en tierras aradas (pérdida de hábitat natural) es más marcado para el sistema convencional. Esto concuerda con los resultados de la presente investigación en el sentido de que ejemplifica cómo la biodiversidad no decae abruptamente con el incremento del manejo humano, sino que la pendiente de su descenso depende fuertemente del manejo llevado a cabo.

En otro estudio, también empírico, de Chamberlain y colaboradores (2000) se analiza la relación entre el declive de las poblaciones de ciertas aves en relación a la

intensificación agrícola durante 33 años. La intensificación agrícola se calcula a partir de una serie de variables que incluyen el uso de agroquímicos, la producción y el área bajo cultivo; mientras que el efecto sobre las aves se obtiene a partir de conteos anuales de individuos de cada especie. Las correlaciones se realizaron con análisis de componentes principales. Con el fin de discutirlos a la luz del presente trabajo, a continuación se presentan algunos resultados de dicho estudio:

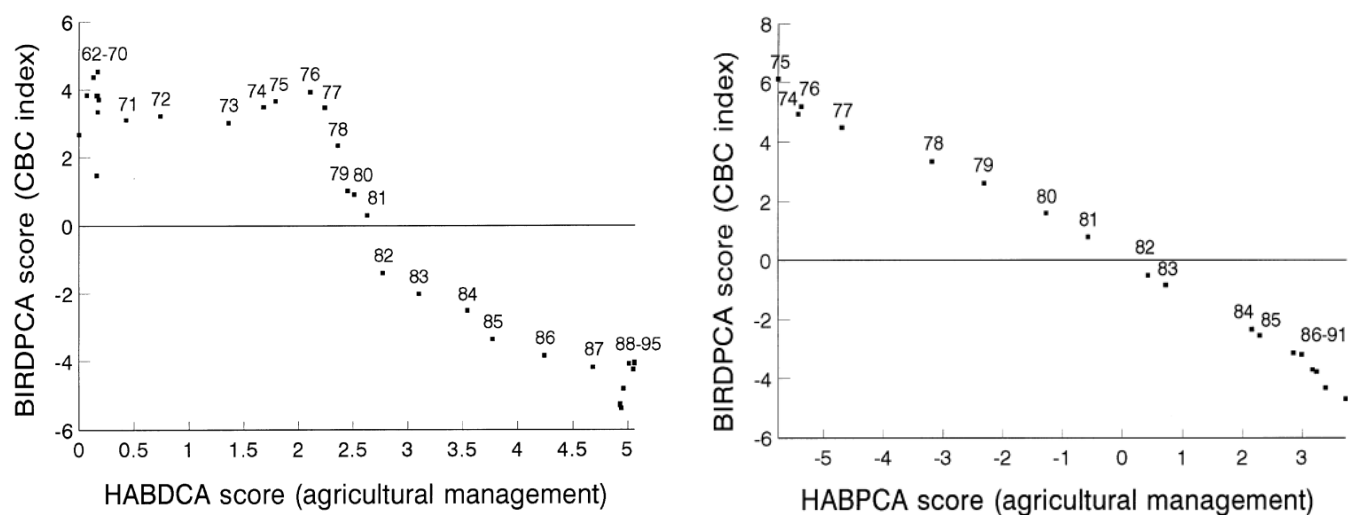


Figura 35: Tomada de (Chamberlain et al. 2000). Relación entre el puntaje obtenido con el censo de aves (BIRDPCA) y la intensificación agrícola. Izquierda: intensificación agrícola medida tomando en cuenta una gran cantidad de variables entre los años 1962-1995 (HABDCA). Derecha: intensificación agrícola medida tomando en cuenta menos variables a través de menos años, pero medidas de manera más exacta (HABPCA).

En este estudio destaca que la diversidad de aves en relación a la intensificación agrícola decayó con una forma cóncava cuando se midió con uno de los índices de intensificación, y con una curva cóncava casi recta con el otro índice. Dado que está construido con definiciones, índices y métodos ajenos a los de nuestro trabajo, resulta interesante que se hayan obtenido curvas cóncavas, pues esto refuerza que la hipótesis de decaimiento de la biodiversidad detrás del *land-sparing* está lejos de ser una realidad generalizada. Por desgracia, no existen muchos más ejemplos de estudios como los anteriores, y menos aún en el continente americano.

Por último, un estudio teórico muy reciente de Chaplin-Kramer y colaboradores (2015) aplica un modelo espacialmente explícito para analizar los efectos de distintos patrones de expansión agrícola sobre la biodiversidad y la biomasa, esta última medida indirectamente mediante la tasa de secuestro de carbono. Llama la atención que dicho análisis mida las mismas variables de respuesta que el presente trabajo. Por desgracia, el estudio no especifica el método con que se mide el cambio en la biodiversidad ni en la biomasa, declarando únicamente que se utilizó el software *GLOBIO* para dichos efectos³¹. A continuación se presentan los resultados sobre la biodiversidad (abundancia media de especies) y el carbono secuestrado (tonelada de reservas de carbono) de tres patrones de expansión agrícola: desde el centro del hábitat, desde las orillas del hábitat y en aquellos sitios que maximizan la fragmentación total del hábitat.

³¹ GLOBIO es un software realizado por un consorcio que involucra a la *PBL Netherlands Environmental Assessment Agency* y a dos centros de las Naciones Unidas (*UNEP-GRID Arendal* y *UNEP-WCMC*). Según su página de internet (<http://www.globio.info/what-is-globio/how-it-works/cause-effect-relationships>) está basado en relaciones causa-efecto sistematizadas a partir de aproximadamente 200 referencias revisadas a pares, de las cuales se obtienen regresiones lineales que vinculan la intensidad de las causas con la magnitud de los efectos para una serie de factores clave en la modificación humana de la naturaleza. La documentación formal del modelo, sin embargo, no ha sido publicada a pesar de haber sido formalmente solicitada (Leemans et al. 2007).

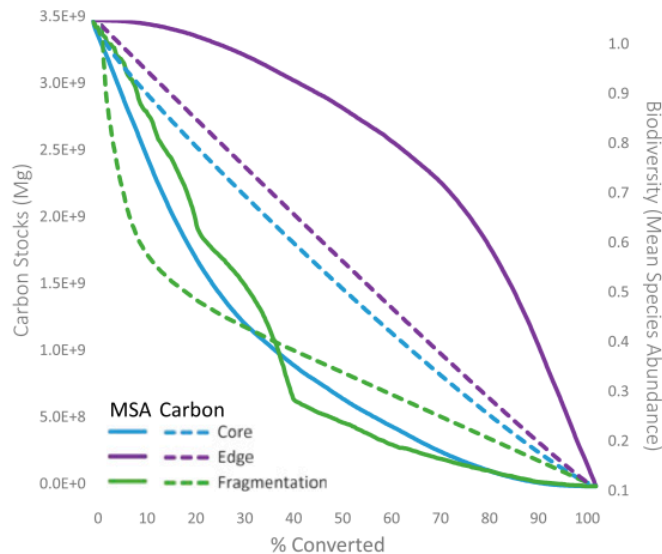


Figura 36: Tomada de (Chaplin-Kramer et al. 2015). Impacto de la expansión agrícola simulada en un paisaje teórico (un solo fragmento continuo de bosque). El cambio en las reservas de carbono (toneladas en el eje izquierdo) y la biodiversidad (abundancia media de especies en el eje derecho) se muestran para la expansión agrícola desde el núcleo del bosque (azul), desde las orillas del bosque (morado) y con el patrón que causa la máxima fragmentación del bosque (verde). Las líneas sólidas muestran la respuesta de la biodiversidad y las líneas punteadas la respuesta del secuestro de carbono.

Como se observa, se obtuvo una curva cóncava para el cambio en la biodiversidad cuando la expansión agrícola se realiza desde las orillas del bosque, y curvas convexas para los casos de máxima fragmentación y expansión desde el núcleo del hábitat. Estos resultados contrastan con los obtenidos en el presente trabajo; sin embargo, dicha investigación no mide un cambio en la calidad de la matriz debido al tipo de manejo agrícola, sino únicamente un cambio en los distintos patrones con que se puede fragmentar el paisaje. Esto, sumado a la metodología utilizada por el software *GLOBIO*, debe ser responsable de las diferencias en los resultados. Aunque no es posible discutir mucho más al respecto sin antes conocer el método de modelado que utiliza *GLOBIO*, resulta curioso que a partir de esto los autores salten a concluir que la política de *land-sharing* sea la más propicia cuando la expansión agrícola pueda realizarse desde las orillas de los bosques, y que el *land-sparing* sea mejor cuando ésta vaya a realizarse desde el núcleo o en sitios que fragmenten el hábitat. A los autores escapa aquí que la diferencia principal entre *land-sharing* y *land-sparing* no radica en la cantidad de hábitat que es transformado, sino en el manejo que se da a estos sitios, es decir en el *tipo* de agroecosistema con que se trata y por lo tanto su tendencia a propiciar o suprimir la biodiversidad del medio. El estudio no pone a prueba el efecto

de diversos manejos, sino únicamente el de la conectividad de los parches. Queda entonces por saber qué tipo de manejo y qué nivel de impacto asociado definieron para la actividad agrícola que modelaron, y cómo sus resultados cambiarían en función de esto.

5.4. Importancia de los resultados obtenidos en el marco del desarrollo agrícola y la conservación de la biodiversidad

En esta sección se retoman las cuestiones abordadas en la introducción a la luz de los resultados obtenidos en este trabajo.

El objetivo principal del presente estudio fue desarrollar un modelo dinámico y espacialmente explícito para analizar el impacto de la intensificación de las actividades agrícolas sobre la biodiversidad a nivel de paisaje. El interés en esto responde a dos graves problemas que el mundo enfrenta actualmente: la pérdida de biodiversidad y la crisis alimentaria. Como se expuso a lo largo del trabajo, la opinión científica y las acciones políticas que han tratado de abordar ambas problemáticas se han polarizado, resultando en la controversia conocida como *land-sharing vs. land-sparing* que hoy en día continúa sin resolverse (Fischer et al. 2014; Grau y Macchi 2013; Fischer et al. 2008; Egan y Mortensen 2012). Sin embargo, aunque se ha escrito en abundancia al respecto, sorprende la falta de estudios tanto teóricos como empíricos que contrasten explícitamente los efectos de ambas estrategias sobre la biodiversidad. Es precisamente en este punto que la presente investigación resulta pertinente, poniendo a prueba las distintas hipótesis sobre el decaimiento de la biodiversidad que respaldan ambas posturas.

Así pues, el interés de este estudio fue poner a prueba las dos hipótesis en cuestión (Figura 3), aportando evidencia teórica sobre la cual sustentar la discusión en torno a la actividad agrícola y la conservación de la biodiversidad. Los resultados principales fueron la forma cóncava de las curvas que describen el cambio en la riqueza y la forma

convexa de las curvas que describen el cambio en el número de individuos de las comunidades a través del gradiente de intensificación agrícola. Esto es importante, primero, porque cuando se habla de biodiversidad se suelen entender diferentes cosas en cada estudio: a veces riqueza de especies, a veces abundancias relativas o incluso conceptos no bien definidos. Por otro lado, indicadores como la biomasa también se han utilizado para medir cambios en los ecosistemas. Implícitamente se asume que estas medidas cambian en el mismo sentido y de la misma forma, por lo que se puede hablar indiscriminadamente de unas o de otras. Este estudio revela que no siempre es así. Los resultados de este análisis son cuando menos una excepción a ese supuesto, lo cual lógicamente nos debe servir para adoptar una actitud cuidadosa ante las generalizaciones que comúnmente se hacen y especificar con rigor a qué aspecto de la biodiversidad se hace referencia. Precisamente en este espíritu se desea aclarar que no se pretende afirmar que los resultados de este estudio sean de una naturaleza absoluta y aplicable a cualquier caso, pues se está consciente de que se trata de un modelo y que, como todos los modelos, no es un retrato exacto de la realidad. Lejos de esto, con este modelo solamente se puede hacer afirmaciones sobre el comportamiento de sistemas de ecuaciones del tipo Lotka-Volterra generalizado, con un componente de difusión. Sin embargo, la utilidad de estos sistemas para modelar interacciones bióticas se ha reconocido y constituye al menos una buena herramienta teórica para poner a prueba hipótesis cualitativas del mundo biológico (Levins 2009). Teniendo esto claro, se puede afirmar que los resultados de esta investigación apoyan la idea de un descenso ligero de la riqueza de especies en un paisaje para niveles bajos de intensificación agrícola (curva cóncava), con un descenso más abrupto en su número de individuos (curva convexa). Por lo tanto, los resultados sostienen la idea de que es viable realizar actividades agrícolas en un paisaje sin alterar gravemente su riqueza de especies, siempre y cuando se realicen prácticas poco intensivas como las del tipo agroecológico. La actividad humana sobre los ecosistemas no parece entonces una condena de muerte, sino una coexistencia que sólo se torna agresiva cuando se rebasan ciertos niveles de intensidad.

5.5. Conclusión

En este trabajo se presentó un modelo teórico para poner a prueba dos hipótesis sobre el decaimiento de la biodiversidad a través de un gradiente de intensificación agrícola. La primera de éstas propone un decaimiento abrupto de la biodiversidad en el paisaje, aún desde las primeras etapas de intensificación en el manejo agrícola. Este escenario llevaría entonces a pensar en estrategias de tipo *land-sparing*, en las cuales se busca salvaguardar tierras prístinas para la conservación de la biodiversidad, mediante la intensificación al máximo de la actividad agrícola en otros sitios. El decaimiento de la biodiversidad en los experimentos aquí presentados no apoya dicha hipótesis. La segunda, en cambio, plantea un escenario en el cual el decaimiento de la biodiversidad es ligero para niveles bajos de intensificación agrícola, solamente agravándose tras superar ciertos niveles de la misma. Esta hipótesis está detrás de la propuesta de *land-sharing*, en la cual no se pretende hacer una separación tajante de las actividades agrícolas y el resto de los ecosistemas, produciendo de manera no centralizada y con técnicas de baja tecnificación en el sentido agroindustrial. Los resultados del decaimiento de la biodiversidad en el presente trabajo respaldan esta segunda hipótesis. Por otra parte, se descubrieron tendencias contrastantes en el decaimiento de la biodiversidad y el decaimiento de la biomasa aquí simulados. Como se ha señalado, el decaimiento de la biodiversidad trazó una curva cóncava a través del gradiente de intensificación agrícola, mientras que el decaimiento de la biomasa trazó una curva convexa. Estos resultados resaltan la utilidad de los análisis cualitativos, que aunque no buscan cuantificar de manera específica el cambio en los fenómenos biológicos, pueden aportar mucho sobre su comportamiento general. El estudio realizado es una implementación computacional de un formalismo matemático útil para analizar los procesos aquí descritos de manera cualitativa y general. Por ende, los resultados obtenidos deben tratarse como tales. Éstos pueden utilizarse para orientar experimentos y estudios empíricos, los cuales a su vez pueden ayudar a calibrar y extender el modelo a realidades más concretas. La complejidad del mundo en que vivimos llama a un intercambio constante entre las aproximaciones teóricas y prácticas.

Por otro lado, aquí se trató de aportar conocimiento desde la ecología a un fuerte debate, pero no deben olvidarse los aspectos culturales, económicos y políticos que también lo rodean y lo determinan, tanto o más que su biología. La enorme diversidad de prácticas agrícolas y los ecosistemas en los que éstas se reproducen constituyen buena parte de la riqueza no sólo biológica, sino también cultural del mundo en que vivimos. El interés en poner a prueba las hipótesis detrás del debate *land-sparing vs. land-sharing* supera las preocupaciones sobre la conservación de la biodiversidad en abstracto, pues en ellas se pone en juego más que un inventario de especies. Este debate es, a fin de cuentas, un debate sobre los modos de producción que son posibles y deseables. En él se discute todo un sistema de valores y una manera de entender la posición del ser humano en la naturaleza, o ante ella. Asociada a la agricultura existe una esfera cultural que es específica de cada grupo que la realiza. Así, alrededor del proceso agrícola los seres humanos han construido una enorme diversidad de costumbres, creencias, gustos y maneras de comprender al mundo. De igual forma, es a través de este proceso que se ha ido forjando la enorme diversidad de plantas cultivadas que hoy existen y que se encuentran adaptadas a un sin fin de condiciones locales. Es desde esta amplia perspectiva que deben juzgarse las implicaciones de las propuestas de *land-sparing* y *land-sharing*. La tendencia a la homogeneización, la centralización y la priorización del incremento en la productividad que caracterizan a la estrategia de *land-sparing* dejan de lado los aspectos culturales, ecológicos y evolutivos asociados a la agricultura. El enfoque del *land-sharing* en la escala local brinda un marco capaz de integrar la diversidad biológica y social, atendiendo a necesidades más allá de la mera maximización de la productividad.

6. Literatura citada

Allesina, S., Alonso, D., y Pascual, M. (2008). A general model for food web structure. *science*, 320(5876), 658-661.

Altieri, M. A. (1995). El agroecosistema: Determinantes, Recursos, Procesos y Sustentabilidad. En: Agroecología: Bases Científicas para una agricultura sustentable. 2da Ed, *CLADES*, 22-31.

Altieri, M. A. (2000). Agroecology: principles and strategies for designing sustainable farming systems. *Agroecological Innovations*, 40-46.

Altieri, M. A. (2009). Agroecology, small farms, and food sovereignty. *Monthly review*, 61(3), 102-113.

Altieri, M. A., y Nicholls, C. I. (1999). Biodiversity, ecosystem function, and insect pest management in agricultural systems.

Altieri, M. A., y Toledo, V. M. (2011). The agroecological revolution in Latin America: rescuing nature, ensuring food sovereignty and empowering peasants. *Journal of Peasant Studies*, 38(3), 587-612.

Alvarez-Buylla, E.R., Piñeiro-Nelson, A. (coords) (2014). *El maíz en peligro ante los transgénicos. Un análisis integral sobre el caso de México*. Editado por: Unión de Científicos Comprometidos con la Sociedad, CEIICH-UNAM, Universidad Veracruzana, Cieco-UNAM, IB-UNAM, IE-UNAM, PUMA-UNAM, Facultad de Ciencias-UNAM.

Baird, D. C. (1991). *Experimentación: Una Introducción a la teoría de mediciones y al diseño de experimentos*. Prentice-Hall Hispanoamericana.

Bascompte, J., y Solé, R. V. (1996). Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, 465-473.

Benítez, M., y Fornoni, J. (2014). La milpa como modelo en agroecología: nuevas perspectivas hacia la seguridad alimentaria y el desarrollo sostenible. *Oikos*, Junio. Disponible en <http://web.ecologia.unam.mx/oikos3.0/index.php/oikos-historico/numeros-antteriores/52-agroecologia>

Berryman, A. A. (1992). The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology*, 1530-1535.

Blanco Rosas, J. L. (2006). Erosion de la Agrodiversidad en la Milpa de los Zoque Popoluca de Soteapan: Xutuchincon y Aktevet. *Mexico DF: Universidad Iberoamericana*.

Boege Schmidt, E. (2008). El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México. Hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agro-diversidad en los territorios indígenas. *Instituto Nacional de Antropología e Historia/Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas, México*, 344.

Brenner, L. (2010). Gobernanza ambiental, actores sociales y conflictos en las Áreas Naturales Protegidas mexicanas. *Revista mexicana de sociología*, 72(2), 283-310.

Carson, R. (2002). *Silent spring*. Houghton Mifflin Harcourt.

Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G. H., Duckworth, J. C., y Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of applied ecology*, 37(5), 771-788.

Chaplin-Kramer, R., Sharp, R. P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., ... y Kareiva, P. M. (2015). Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(24), 7402-7407.

Chappell, M. J., Vandermeer, J., Badgley, C., & Perfecto, I. (2009). Wildlife-friendly farming vs land sparing. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(4), 183-184.

Chappell, M. J., Wittman, H., Bacon, C. M., Ferguson, B. G., Barrios, L. G., Barrios, R. G., ... y Perfecto, I. (2013). Food sovereignty: an alternative paradigm for poverty reduction and biodiversity conservation in Latin America. *F1000Research*, 2.

Cohen, J. O. E. L., Briand, F., y Newman, C. (2012). *Community food webs: data and theory* (Vol. 20). Springer Science y Business Media.

Collier, G. A., Quaratiello, E. L., y Rosset, P. M. (1994). *Basta!: Land and the Zapatista rebellion in Chiapas* (p. 143). Oakland: Institute for Food and Development Policy.

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.

Dawkins, K. (2011). *Gene wars: The politics of biotechnology*. Seven Stories Press. p.31.

Dunne, J. A., y Williams, R. J. (2009). Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1711-1723.

Egan, J. F., y Mortensen, D. A. (2012). A comparison of land-sharing and land-sparing strategies for plant richness conservation in agricultural landscapes. *Ecological applications*, 22(2), 459-471.

ETC Group. (2013). *Who Owns Nature?: Corporate Power and the Final Frontier in the Commodification of Life*. ETC Group.

ETC Group (2013b). *Putting the Cartel before the Horse ...and Farm, Seeds, Soil, Peasants, etc. Who Will Control Agricultural Inputs?* ETC Group.

ETC Group (2013c). *With Climate Chaos, Who Will Feed Us? The Industrial Food Chain or the Peasant Food Web?* ETC Group. El documento completo puede ser descargado de <http://www.etcgroup.org/>

FAO (1993). *1992 FAO Production Yearbook*, vol. 46

FAO (1996) *1995 FAO Production Yearbook*, vol. 49

FASE (1996). Exporting Risk: Pesticide Exports from U.S. Ports, 1992-1994, FASE Research Report, Spring 1996, *Foundation for Advancements in Science and Education (FASE)*.

FAO (2013). *FAO Statistical Yearbook 2013*, disponible en <http://www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e02.pdf>

FAO. (2014). *Simposio: International Symposium on Agroecology for Food Security and Nutrition*, FAO, Roma. Disponible en <http://www.fao.org/about/meetings/afns/en/>

Ferraz, G., Russell, G. J., Stouffer, P. C., Bierregaard, R. O., Pimm, S. L., y Lovejoy, T. E. (2003). Rates of species loss from Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(24), 14069-14073.

Fischer, J., Brosi, B., Daily, G. C., Ehrlich, P. R., Goldman, R., Goldstein, J., ... y Tallis, H. (2008). Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 380-385.

Fischer, J., Batáry, P., Bawa, K. S., Brussaard, L., Chappell, M. J., Clough, Y., ... & Von Wehrden, H. (2011). Conservation: limits of land sparing. *Science (New York, NY)*, 334(6056), 593-author.

Fischer, J., Abson, D. J., Butsic, V., Chappell, M. J., Ekroos, J., Hanspach, J., ... y Wehrden, H. (2014). Land sparing versus land sharing: moving forward. *Conservation Letters*, 7(3), 149-157.

Foufopoulos, J., y Ives, A. R. (1999). Reptile extinctions on land-bridge islands: life-history attributes and vulnerability to extinction. *The American Naturalist*, 153(1), 1-25.

Fox, T., y Fimeche, C. (2013). Global food: waste not, want not. *Institute of Mechanical Engineers, London, Jan.*

Foyer, J. (2008). *Diversité naturelle et culturelle face aux défis des biotechnologies: enjeux et controverses au Mexique* (Doctoral dissertation, Université de la Sorbonne nouvelle-Paris III).

Freebairn, D. K. (1995). Did the Green Revolution concentrate incomes? A quantitative study of research reports. *World Development*, 23(2), 265-279.

Gardner, R. H., Milne, B. T., Turnei, M. G., y O'Neill, R. V. (1987). Neutral models for the analysis of broad-scale landscape pattern. *Landscape ecology*, 1(1), 19-28.

Gilpin, M. y Hanski, I. (Ed.) (2012). *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press.

Gliessman, S. R. (2015). *Agroecology: the ecology of sustainable food systems*. CRC Press.

Grau, R., Kuemmerle, T., y Macchi, L. (2013). Beyond 'land sparing versus land sharing': environmental heterogeneity, globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5(5), 477-483.

Grube, J., Donaldson, D., Kiely, T., y Wu, L. (2011). Pesticides industry sales and usage-2006 and 2007 market estimates. US Environmental Protection Agency. *There is no corresponding record for this reference.*

Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41-49.

Hanski, I. A., y Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Academic Press.

Hanski, I., and Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. In "Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution," (I.A. Hanski and M.E. Gilpin, eds.), pp. 5-26. Academic Press, London.

Hewitt, C. (1992). Introducción: Reestructuración económica y subsistencia rural. *Cynthia Hewitt de Alcántara (comp.) Reestructuración económica y subsistencia rural. El maíz y la crisis de los ochenta. El Colegio de México-Instituto de Investigaciones de las Naciones Unidas para el Desarrollo Social, México.*

Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.

Hobbelink, H. (1991). *Biotechnology and the future of world agriculture: the fourth resource.* Zed books.

Hoffmann, S., y Hoffmann, A. (2006). *True diversities: A comment on Lou Jost's "Entropy and diversity"*. Working Paper, Otto-von-Guericke-University Magdeburg, available at: [http://www.ww.ovgu.de/vwl3/02 people/03 research/content 008. htm](http://www.ww.ovgu.de/vwl3/02%20people/03%20research/content%20008.htm).

Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*, 1-23.

Hooper, D. U. (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79(2), 704-719.

Jardón Barbolla, L., Benítez, M. *La comunidad agroecológica como unidad ecológica, de domesticación y de conservación.* Artículo en revisión.

Johst, K., Brandl, R., y Eber, S. (2002). Metapopulation persistence in dynamic landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos*, 98(2), 263-270.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427-2439.

Jules, P. N. (1995). *Regenerating Agriculture: Policies and Practices for Sustainability and Self-Reliance*, Earthscan Pub. Limited, London.

Kass, D. C. (1996). Agroecology: The science of sustainable agriculture. *Agroforestry Systems*, 35(1), 111-115.

Konradsen, F. (2007). Acute pesticide poisoning—a global public health problem. *Danish medical bulletin*, 1, 58-9.

Kremen, C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?. *Ecology letters*, 8(5), 468-479.

- Lande, R. (1987). Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, 624-635.
- Langevelde, F. (2000). Scale of habitat connectivity and colonization in fragmented nuthatch populations. *Ecography*, 23(5), 614-622.
- Lappé, F. M., Collin, J., y Rosset, P. (1998). *World hunger: 12 myths*. Grove Press.
- Layton, L. (2010). Use of potentially harmful chemicals kept secret under law. *Washington Post*, January, 4.
- Leemans, R., Gaston, K. J., van Jaarsveld, A. S., Dixon, J., Harrison, J., Cheatle, M. E., y Alkemade, R. (2007). International review of the GLOBIO model version 3. *Netherlands Environmental Assessment Agency (MNP). Bilthoven, the Netherlands*.
- Léonard, E., y Velazquez, E. (2007). La producción local de la regulación agraria: del reparto agrario al Procede: autonomía local y resignificación del cambio legal en una micro-región indígena del Istmo veracruzano. *Ulua. Revista de Historia, Sociedad y Cultura*, 5(9), 155-194.
- Levins, R. (1969) 'Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control', *Bulletin of the Entomological Society of America*, vol 15, pp237-240
- Levins, R. (2009). Qualitative Mathematics for Understanding, Prediction, and Intervention in Complex Ecosystems. In *Ecosystem Health: Principles and Practice*. John Wiley y Sons.
- Liebman, J. (1997). *Rising toxic tide: pesticide use in California, 1991-1995*. CPR, Californians for Pesticide Reform.
- MacArthur, R. H. (1965). Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40(4), 510-533.
- Magdoff, F., y Foster, J. B. (2010). What every environmentalist needs to know about capitalism. *Monthly Review*, 61(10), 1-30.
- Marx, K. (1967). Maquinaria y gran industria. In *El Capital* (3a ed., Tomo. 1). México: Fondo de Cultura Económica.
- Masood, E. (1999). Compromise sought on 'Terminator' Seed Technology. *Nature*, 399(6738), 721-721.
- May, R. M., y Leonard, W. J. (1975). Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 29(2), 243-253.
- McIntyre, B. D. (2009). International assessment of agricultural knowledge, science and technology for development (IAASTD): global report.
- McNeely, J. A., y Scherr, S. J. (2003). *Ecoagriculture: strategies to feed the world and save wild biodiversity*. Island Press.

Meissner, F., Morrison, N., Young, R. H., MacCormac, C. W., Salaverry Llosa, J., Prager, M., ... y Farías, V. (1991). *Agricultural biotechnology: the next Green revolution?* (No. PROG IV-A50 B213ag GTZ-292). Banco Mundial, Washington, DC (EUA).

Mercer, K. L., y Perales, H. R. (2010). Evolutionary response of landraces to climate change in centers of crop diversity. *Evolutionary applications*, 3(5-6), 480-493.

Mercer, K. L., Perales, H. R., y Wainwright, J. D. (2012). Climate change and the transgenic adaptation strategy: Smallholder livelihoods, climate justice, and maize landraces in Mexico. *Global Environmental Change*, 22(2), 495-504.

Miramontes, P. (1992). *Un modelo de autómatas celular para la evolución de los ácidos nucleicos [A cellular automaton model for the evolution of nucleic acids]* (Doctoral dissertation, Tesis de doctorado en matemáticas. UNAM).

Mitchell, D. O., Ingco, M. D., Coeymans, J. E., Mundal, Y., Rubén, R., Hewitt de Alcántara, C., ... y Jarpa-Grasses, J. (1993). *The world food outlook* (No. E10 M681w). Banco Mundial, Washington, DC (EUA).

Newmark, W. D. (1995). Extinction of mammal populations in western North American national parks. *Conservation Biology*, 512-526.

Olden, J. D. (2003). A Species-Specific Approach to Modeling Biological Communities and Its Potential for Conservation. *Conservation Biology*, 17(3), 854-863.

Ortiz-Avila, T., y Cerutti, O. R. M. (2013). Subsidios y estrategias de producción campesina: el caso de Casas Blancas, México. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica*, 7.

Pendleton, C. N. (2004). The Peculiar Case of " Terminator" Technology: Agricultural Biotechnology and Intellectual Property Protection at the Crossroads of the Third Green Revolution. *Biotechnology Law Report*, 23(1), 1-29.

Perfecto, I., Vandermeer, J., y Wright, A. (2009). *Nature's matrix: linking agriculture, conservation and food sovereignty*. Earthscan.

Petchey, O. L. (2003). Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning. *Oikos*, 101(2), 323-330.

Petchey, O. L., Hector, A., y Gaston, K. J. (2004). How do different measures of functional diversity perform?. *Ecology*, 85(3), 847-857.

Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., & Green, R. E. (2011). Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science*, 333(6047), 1289-1291.

Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D. A., Brubaker, H. W., Dumas, A. R., Meaney, J. J., ... y Corzilius, D. B. (1992). Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. *BioScience*, 354-362.

Polanyi, K. (1944). *The great transformation: The political and economic origins of our time*. Beacon Press.

Prescott-Allen, C., y Prescott-Allen, R. (1986). *The first resource. Wild species in the North American economy*. Yale University Press

Prescott-Allen, R., y Prescott-Allen, C. (1982). *What's wildlife worth? Economic contributions of wild plants and animals to developing countries*. Earthscan.

RAPAM (2007). 2,4-D, Respuestas a preguntas frecuentes-Razones para su prohibición mundial. *Red de Acción sobre Plaguicidas y Alternativas en México*.

Ricketts, T. H. (2001). The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist*, 158(1), 87-99.

Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., y Thies, C. (2005). The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology*, 42(5), 873-882.

Rosset, P. (2011b). Preventing hunger: change economic policy. *Nature*, 479(7374), 472-473.

SAGARPA (2011). *Productividad y competitividad de granos en México*. Disponible en <http://www.sagarpa.gob.mx>

Schumm, S. A. (1998). *To Interpret the Earth: Ten ways to be wrong*. Cambridge University Press.

Shannon, C. E. (2001). A mathematical theory of communication. *ACM SIGMOBILE Mobile Computing and Communications Review*, 5(1), 3-55.

Siebert, C. (2011). Food ark. *National Geographic*, 220(1), 108-131.

Simpson, S. J., Raubenheimer, D., Charleston, M. A., y Clissold, F. J. (2010). Modelling nutritional interactions: from individuals to communities. *Trends in Ecology y Evolution*, 25(1), 53-60.

Smith, L.C. (1997). *The FAO Measure of Chronic Undernourishment: What Is It Really Measuring?* Agency for International Development, Office of Population, Health and Human Development.

Söderström, B. O., Svensson, B., Vessby, K., y Glimskär, A. (2001). Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity y Conservation*, 10(11), 1839-1863.

Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimera, R., Ng, C. A., y Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology*, 86(5), 1301-1311.

Thomas, C. D. (2000). Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1439), 139-145.

Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), 109-120.

- Timberlake, L. (Ed.). (2013). *Africa in crisis: The causes and cures of environmental bankruptcy*. Routledge.
- Tittonell, P. (2014). Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8, 53-61.
- Toledo, V. M. (1990). Ecología e indianidad: dos frentes de resistencia al desarrollo del capitalismo en México. *México Indígena*. (13), Octubre: 16-21
- Toledo, V. M. (2005). Repensar la conservación: ¿ áreas naturales protegidas o estrategia bioregional?. *Gaceta ecológica*, (77), 67-83.
- Toledo, V. M., y Barrera-Bassols, N. (2008). *La memoria biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales* (Vol. 3). Icaria Editorial.
- Torres, F. (2002). Aspectos regionales de la seguridad alimentaria en México. *Revista de información y análisis*, 22.
- TPP. (2014). *Sentencia de la audiencia final del Capítulo México del TPP*. Tribunal Permanente de los Pueblos, México. Disponible en <http://www.tppmexico.org/sentencia-de-la-audiencia-final-del-capitulo-mexico-del-tpp/>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., y Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology letters*, 8(8), 857-874.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), 2-22.
- UN. (2011). Report of the Special Rapporteur on the right to food on his mission to Mexico (13-20 June). *United Nations, General Assembly*, 17 January 2012.
- Urban, D., y Keitt, T. (2001). Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 1205-1218.
- Ureta, C., Martínez-Meyer, E., Perales, H. R., y Álvarez-Buylla, E. R. (2012). Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico. *Global Change Biology*, 18(3), 1073-1082.
- Vandermeer, J. (1995). The ecological basis of alternative agriculture. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 201-224.
- Velázquez Hernández, E. (2006). Territorios fragmentados. Estado y comunidad indígena en el istmo veracruzano. *México: CIESAS, Colegio de Michoacán*.
- Von Bertrab Tamm, A. I. (2010). Conflicto social alrededor de la conservación en la reserva de la biosfera de los Tuxtlas: un análisis de intereses, posturas y consecuencias. *Nueva antropología*, 23(72), 55-80.

WCED (1987). Food 2000: Global Policies for Sustainable Agriculture-Report of the Advisory Panel on Food Security, Agriculture, Forestry, and the Environment to the World Commission on Environment and Development, *Zed Books*, p.62.

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs*, 30(3), 279-338.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 213-251.

Whittaker, R. J., Willis, K. J., y Field, R. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28(4), 453-470.

Wittman, H. (Ed.). (2011). *Food sovereignty: reconnecting food, nature & community*. Pambazuka Press.

Wiens, J. A., y Milne, B. T. (1989). Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape ecology*, 3(2), 87-96.

Williams, R. J., y Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404(6774), 180-183.

Williams, R. J., y Martinez, N. D. (2008). Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology*, 77(3), 512-519.

Williams, R. J., y Purves, D. W. (2011). The probabilistic niche model reveals substantial variation in the niche structure of empirical food webs. *Ecology*, 92(9), 1849-1857.

With, K. A. (1997). The application of neutral landscape models in conservation biology. *Conservation Biology*, 1069-1080.

With, K. A. (2002). Using percolation theory to assess landscape connectivity and effects of habitat fragmentation. *Applying landscape ecology in biological conservation*, 105-130.

With, K. A., y Crist, T. O. (1995). Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology*, 76(8), 2446-2459.

With, K. A., y King, A. W. (1997). The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos*, 219-229.

With, K. A., Gardner, R. H., y Turner, M. G. (1997). Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 151-169.

Wright, A. (2005). *The Death of Ramón González* (Revised ed.). Texas: University of Texas Press.

Zarley, M. (2008) *Minding Ag's Business*. DTN Progressive Farmer.