



## EFEITO DE LA SELECCIÓN HUMANA SOBRE RASGOS SELECCIONADOS Y CORRELACIONADOS EN *ANODA CRISTATA* (L.) SCHLTDL. (MALVACEAE)

## HUMAN SELECTION EFFECTS ON SELECTED AND CORRELATED TRAITS IN *ANODA CRISTATA* (L.) SCHLTDL. (MALVACEAE)

LUIS ALBERTO BERNAL-RAMÍREZ<sup>1</sup>, DAVID BRAVO-ÁVILEZ<sup>1,2</sup>, JUAN FORNONI<sup>3</sup>,  
 PEDRO LUIS VALVERDE<sup>1</sup> Y BEATRIZ RENDÓN-AGUILAR<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Ciudad de México, México.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, México.

<sup>3</sup> Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

\*Autor para la correspondencia: [bra@xanum.uam.mx](mailto:bra@xanum.uam.mx)

### Resumen

**Antecedentes:** La selección humana favorece rasgos de interés, pero también implica cambios en otros correlacionados. En especies con domesticación incipiente, la variación en la intensidad de selección genera una diferenciación entre sus poblaciones que permite analizar estos cambios.

**Pregunta:** ¿Cómo son los cambios entre rasgos seleccionados y correlacionados en poblaciones con diferente forma de manejo de *A. cristata*?

**Especie de estudio:** *Anoda cristata* es una especie con domesticación incipiente, aprovechada como quelite en la región centro-sur de México.

**Sitio y años de estudio:** Región Montaña de Guerrero entre 2008 y 2009.

**Métodos:** Se estableció un jardín común con plantas de tres poblaciones: arvense fomentada, arvense agreste y ruderal. Se realizaron cuatro censos para registrar cambios en los rasgos seleccionados y correlacionados.

**Resultados:** La mayoría de las correlaciones fenotípicas entre rasgos a nivel de especie fueron significativas. Para las poblaciones arvenses existen trade-offs entre área foliar–densidad de tricomas y reproducción. Las estructuras sexuales reproductivas aparecieron primero en la población ruderal. La especie muestra una tendencia de resistencia a la herbivoría a través de la cantidad de tricomas. La población arvense agreste tiene una estrategia de tolerancia ante la defoliación. El análisis bromatológico indica que existe variación en la composición nutrimental.

**Conclusión:** Los resultados sugieren que la intensidad de selección ha generado divergencia entre poblaciones. Las correlaciones y los síndromes de domesticación observados parecen estar asociados con compromisos de asignación de recursos, a través de las diferentes formas de manejo e intensidades de selección que ejerce la gente.

**Palabras clave:** arvense, defensa, domesticación, formas de manejo, reproducción, ruderal.

### Abstract

**Background:** Human selection favors traits of interest, but also implies changes in other correlated traits. In species with incipient domestication, variation in selection intensity generates differentiation between populations that allows to analyze these changes.

**Questions:** How are the changes between selected and correlated traits within populations with different plant management practices in *A. cristata*?

**Studied species:** *Anoda cristata* is an incipient domesticated species, people in Mexican central-south region often use it as a “quelite”.

**Study site and dates:** The study was carried out in the Región Montaña de Guerrero in 2008 and 2009.

**Methods:** In a common garden experiment, individuals of three populations: promoted, agrestal, and ruderal, were planted. Four censuses were made to count and record the changes in selected and correlated traits.

**Results:** Most of the phenotypic correlations between selected and correlated traits were significant at the species level. In promoted and agrestal populations, trade-offs between leaf area–trichome density and reproduction were recorded. Reproductive structures always appeared first in ruderal population. The species shows a tendency to resistance through the trichome density. Agrestal population tends towards a tolerant strategy probably related with human defoliation. Qualitative bromatological results indicate that there is variation in the nutritional composition among populations.

**Conclusions:** The results suggest that selection intensity has generated divergence between promoted-agrestal and ruderal populations. The correlations effects and observed domestication syndromes seems to be associated with resource allocation trade-offs through different plant management practices and selection intensities that people exert on the species.

**Keywords:** agrestal, defense, domestication, management forms, reproduction, ruderal.



La domesticación es un proceso evolutivo que ocurre a través de la manipulación de la variación fenotípica de diferentes organismos mediante la selección artificial ([Darwin 1859](#)), entendiendo a ésta como evolución dirigida por los grupos humanos ([Conner 2003](#)). Es así que durante este proceso ocurren cambios morfofisiológicos, genéticos y de historia de vida, generados a través del manejo continuo ([Casas & Caballero 1995](#), [Casas \*et al.\* 1996](#), [Rendón & Núñez-Farfán 1998](#), [Pickersgill 2007](#), [Purugganan & Fuller 2009](#)).

La selección artificial implica un cambio relativamente rápido en los rasgos seleccionados y en la proporción de los fenotipos de la población que los portan, en comparación con lo que ocurre en condiciones naturales por la acción de la selección natural ([Schwanitz 1966](#), [Harlan 1975](#), [Rindos 1984](#)). Durante el proceso de selección humana, generalmente se favorecen muchos rasgos que bajo condiciones naturales no podrían ser mantenidos dentro de las poblaciones ([Harlan 1975](#)).

Los cambios en los rasgos seleccionados, sin embargo, no ocurren de manera independiente ya que el fenotipo guarda una compleja relación entre grupos de rasgos que describen módulos morfológicos y funcionales ([Pigliucci & Preston 2004](#)), posiblemente debido a la presencia de genes con efectos pleiotrópicos o por ligamiento genético ([Murren 2002](#)), evolucionando en conjunto a pesar de no ser intencionalmente favorecidos (*i.e.*, selección inconsciente, [Heiser 1988](#), [Mauricio 2001](#), [Burke \*et al.\* 2002](#), [Gepts 2004](#), [Futuyma 2005](#)). Estos conjuntos de rasgos pueden identificarse en la medida en que expresen mayor correlación entre ellos que con otros grupos de rasgos dentro del organismo ([Klingenberg 2008](#)). Por lo tanto, la evolución de un rasgo en las plantas puede no ser completamente independiente de la evolución de otros, en particular cuando estos forman parte del mismo módulo. Durante la historia de la domesticación, tanto de plantas como de animales, se han seleccionado artificialmente grupos de rasgos de manera dirigida (*i.e.*, selección consciente, [Schwanitz 1966](#), [Harlan 1975](#), [Rindos 1984](#)) y con ello, también los rasgos correlacionados que pueden afectar positiva o negativamente la expresión de los rasgos seleccionados ([Mauricio 2001](#), [Burke \*et al.\* 2002](#), [Conner 2003](#), [Ross-Ibarra \*et al.\* 2007](#)). Estos rasgos, en conjunto, constituyen los síndromes de domesticación ([Schwanitz 1966](#), [Harlan 1975](#), [Rindos \*et al.\* 1980](#), [Rindos 1984](#), [Gepts 2004](#), [Pickersgill 2007](#)), los cuales se han caracterizado para las especies más importantes a nivel mundial (v.g., gramíneas y legumbres). Uno de los síndromes más evidente es el gigantismo, en el cual se promueve un

incremento alométrico del rasgo seleccionado en los cultivos, en comparación con los parientes silvestres. Esto se puede apreciar claramente en los frutos del aguacate (*Persea americana* Mill.), la calabaza (*Cucurbita argyrosperma* K. Koch), el jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.), entre otros. Sin embargo, los rasgos correlacionados, como la disminución de los metabolitos secundarios, pueden acarrear un aumento en la susceptibilidad a patógenos o herbívoros. Al respecto, algunas especies domesticadas evidencian este patrón, tal es el caso del algodón (*Gossypium hirsutum* L.), el chile (*Capsicum annuum* L.) o la papa (*Solanum tuberosum* L.) ([Sepúlveda-Jiménez \*et al.\* 2003](#)). Precisamente como los síndromes dependen de las especies, el enfoque de integración fenotípica permite entender cómo evolucionan este conjunto de rasgos entre poblaciones sujetas a diferentes formas de manejo y con diferentes intensidades de selección.

La evolución bajo selección artificial de estos módulos morfológicos y funcionales dependerá entonces de la intencionalidad, pero también de la intensidad. En algunos casos, la intensidad de selección es baja y los pequeños cambios en el fenotipo podrían estar encubiertos por las condiciones microambientales, por lo que gran parte de la variación fenotípica estará determinada por factores ambientales, más que genéticos ([Bye 1998](#), [Rendón & Núñez-Farfán 1998](#), [Rendón 2000](#)) o también puede resultar del balance entre la intensidad de selección artificial y la magnitud del flujo genético entre las poblaciones silvestres y manejadas ([Casas \*et al.\* 2007](#)). Se esperaría entonces, que en poblaciones sujetas a una gran intensidad de selección artificial y/o amplio aislamiento entre las poblaciones con mayor y menor manejo, ocurriría una mayor diferenciación fenotípica y genética entre las poblaciones reflejándose en un gradiente entre poblaciones de silvestres a domesticadas ([Rindos 1984](#), [Casas \*et al.\* 1994, 2007](#), [González-Insuasti & Caballero 2007](#), [Blancas \*et al.\* 2010](#), [Parra \*et al.\* 2010](#)).

El análisis del cambio en los rasgos blanco de selección artificial, así como de los rasgos correlacionados, ha sido poco abordado en los estudios de evolución bajo domesticación. Generalmente se analizan las diferencias en aquellos rasgos sujetos a selección artificial consciente entre poblaciones también sujetas a diferentes formas de manejo. Es común que en los análisis se incluyan diversos rasgos que no necesariamente son blanco de la selección artificial, pero son parte de la caracterización del proceso de domesticación ([Harlan 1975](#), [Rindos \*et al.\* 1980](#), [Rindos 1984](#), [Gepts 2004](#), [Pickersgill 2007](#)).

Para entender cómo cambia este grupo de rasgos en especies sujetas a domesticación, un sistema ideal sería

aquel que involucre la coexistencia en simpatría de poblaciones sujetas a diferentes formas de manejo e intensidades de selección artificial y, por tanto, con diferentes grados de domesticación. En este sentido, *Anoda cristata* (L.) Schltdl. representa uno de esos sistemas de estudio adecuados ya que es una especie con domesticación incipiente y se encuentra distribuida ampliamente en nuestro país ([Rendón et al. 2001](#), [Bernal-Ramírez et al. 2011](#)), pero es en la región centro-sur donde se reporta el uso comestible como quelite de las hojas, tallos y botones tiernos ([Casas et al. 1994, 1996](#), [Rendón et al. 2001](#), [Rendón & Núñez-Farfán 2001](#)). Particularmente en el Estado de México, Guerrero y Puebla se ha observado su mayor aprovechamiento e incluso comercialización y debido a las diversas formas de manejo que se ejercen sobre sus poblaciones, que ocurren en simpatría, se considera en proceso activo de domesticación.

En un estudio previo de [Rendón & Núñez-Farfán \(2001\)](#) en poblaciones rurales y arvenses de *A. cristata* en el Estado de México, se encontró poca variación fenotípica a consecuencia de una baja intensidad de selección artificial. Sin embargo, también se reportaron cambios en los mecanismos de defensa en la respuesta al ataque por herbívoros y variación genética en rasgos reproductivos debidos a la poda, que es una práctica asociada al corte de los tallos tiernos para su consumo como quelite. A partir de estos resultados se sugirió un potencial evolutivo hacia los rasgos de interés de los seres humanos, siempre y cuando aumente la intensidad de la selección artificial.

Los estudios de [Casas & Caballero \(1995\)](#), [Casas et al. \(1996, 2007\)](#) y [Bernal-Ramírez et al. \(2011\)](#), reportaron una mayor intensidad de selección artificial en las poblaciones de *A. cristata* en el estado de Guerrero, lo que ha producido una divergencia morfológica evidente entre diversas poblaciones de la especie. En el municipio de Alcozauca, [Casas et al. \(1994, 1996\)](#) reportaron el uso y manejo diferencial de las poblaciones de *A. cristata* a través de la eliminación de individuos indeseados y el mantenimiento de individuos con los rasgos más deseables (*i.e.*, hojas anchas, delgadas, con poco o nada de tricomas), dando como resultado el cambio en la frecuencia de los fenotipos en las poblaciones dentro de agrohabitats. La ocurrencia de un gradiente de domesticación permite examinar el efecto de dicho proceso no sólo sobre los rasgos de interés, sino también sobre aquellos rasgos correlacionados que explicarían la ocurrencia de síndromes de domesticación.

En el presente estudio se analizaron los cambios en rasgos blanco de selección humana (*i.e.*, número de hojas, presencia de tricomas y tamaño de la lámina foliar), y su

relación con algunos rasgos correlacionados como la defensa contra herbívoros, susceptibilidad al daño y el éxito reproductivo, entre otros, en poblaciones sujetas a distintas formas de manejo de *A. cristata* en la región de La Montaña de Guerrero. Debido a que la selección humana está dirigida al uso de la especie como quelite, se espera que las poblaciones con mayor intensidad de selección humana presenten una mayor cantidad de hojas anchas y con menor pubescencia. En cuanto a los rasgos correlacionados, se espera que entre mayor sea la intensidad de manejo, menor será la capacidad de defensa y adecuación individual, debido al costo asociado con una mayor inversión de biomasa foliar. Con el propósito de estimar el efecto de la selección humana en ambos grupos de rasgos, se utilizó el diseño experimental del jardín común, para eliminar los posibles efectos de los ambientes naturales a los que están expuestas las poblaciones consideradas en el presente estudio ([Colunga-García Marín 1998](#), [Rendón & Núñez-Farfán 2001](#), [Valverde et al. 2001](#), [Sánchez-Peña et al. 2006](#), [Nuismér & Gandon 2008](#)). Si la selección artificial ha provocado cambios en los rasgos blanco de selección en poblaciones sujetas a manipulación humana, ¿existen cambios en los rasgos correlacionados como son la defensa, susceptibilidad al daño (por herbívoros) y el éxito reproductivo entre poblaciones con diferente forma de manejo?, ¿los cambios en estos rasgos correlacionados corresponden al efecto esperado por la selección humana y consecuentemente, a los síndromes de domesticación?

## Materiales y métodos

*Especie de estudio.* *Anoda cristata* (L.) Schltdl. Es una malvácea distribuida en todo México, conocida comúnmente como “alache” o “amapolita” ([Rendón et al. 2001](#), [Rzedowski & Rzedowski 2001](#), [Bernal-Ramírez et al. 2011](#)). Es una hierba anual o bianual, tiene hojas astadas, flores hermafroditas de pétalos lila a morados y raras veces son blancos ([Rzedowski & Rzedowski 2001](#)). Generalmente habita ambientes de vegetación secundaria o perturbada como ruderale y en agrohabitats como arvense ([Rendón & Núñez-Farfán 2001](#)). A pesar de su amplia distribución, sólo se reportan su uso alimenticio y medicinal, primordialmente, en el centro y sur del país ([Rendón 2000](#), [Rendón et al. 2001](#), [Díaz-Guillén 2009](#), [Bernal-Ramírez et al. 2011](#)), siendo su consumo como quelite el principal. En la región de La Montaña de Guerrero el manejo de las poblaciones es intenso, al punto en el que la gente reconoce dos fenotipos: variante “hembra” y variante “macho” ([Casas et al. 1994, 1996, 2007](#), [Bernal-Ramírez et al.](#)

2011). El fundamento de esta categorización radica en las características apreciadas para su consumo como quelite, es decir con hojas anchas, glabras y suaves, típicas de la variante “hembra”. En contraste, la variante “macho” presenta hojas astadas, gruesas y una gran pubescencia.

*Sitio de estudio.* El trabajo de campo se realizó en la Región de La Montaña de Guerrero, dentro de los municipios de Copanatoyac y Tlapa de Comonfort (Figura 1), a una altitud de 1,300 m snm, en donde predomina un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano. El rango de precipitación oscila entre los 700 a 1,500 mm y la temperatura de 18 a 26 °C (INEGI 2009), siendo la selva baja caducifolia el tipo de vegetación circundante.

Se definieron tres tipos de poblaciones, con base en la forma de manejo y la intensidad de selección artificial que ejercen los habitantes de la región de La Montaña sobre la especie: AF: arvenses fomentadas, plantas propagadas por semilla en pequeñas camas de cultivo a manera de hortaliza; AA: arvenses agrestes (*i.e.*, arvenses toleradas), plantas no promovidas ni cultivadas pero que se les permite establecerse y desarrollarse para su aprovechamiento dentro del terreno donde se cultiva maíz; y R: ruderales,

plantas que crecen silvestres a las orillas de los caminos, en vegetación perturbada y de las cuales sólo se recogen los individuos con fenotipos cercanos a las plantas arvenses. Estas tres poblaciones son el reflejo de las formas de manejo en la región y representan un gradiente de domesticación de mayor a menor intensidad (*i.e.*, fomentadas > agrestes > ruderales).

*Diseño experimental.* Se colectaron semillas de individuos pertenecientes a los tres tipos de poblaciones en el invierno del año 2008 ( $N = 15\text{-}20$  individuos por población y entre 20-40 semillas por individuo). Las semillas fueron lavadas con una solución de hipoclorito de sodio al 5 %, escarificadas mecánicamente y sembradas en semilleros de poliestireno con suelo comercial (*i.e.*, tierra preparada marca Vigoro), manteniéndolas separadas según su población de procedencia. La germinación de las semillas se dio al final de la temporada seca (*i.e.*, mayo de 2009), bajo una malla sombra y aplicando riego cada tercer día dentro de la misma localidad del jardín común. Un mes después de la siembra (junio), cuando todas las plántulas habían producido el segundo par de hojas verdaderas se trasplantaron a una parcela experimental en Atlama-

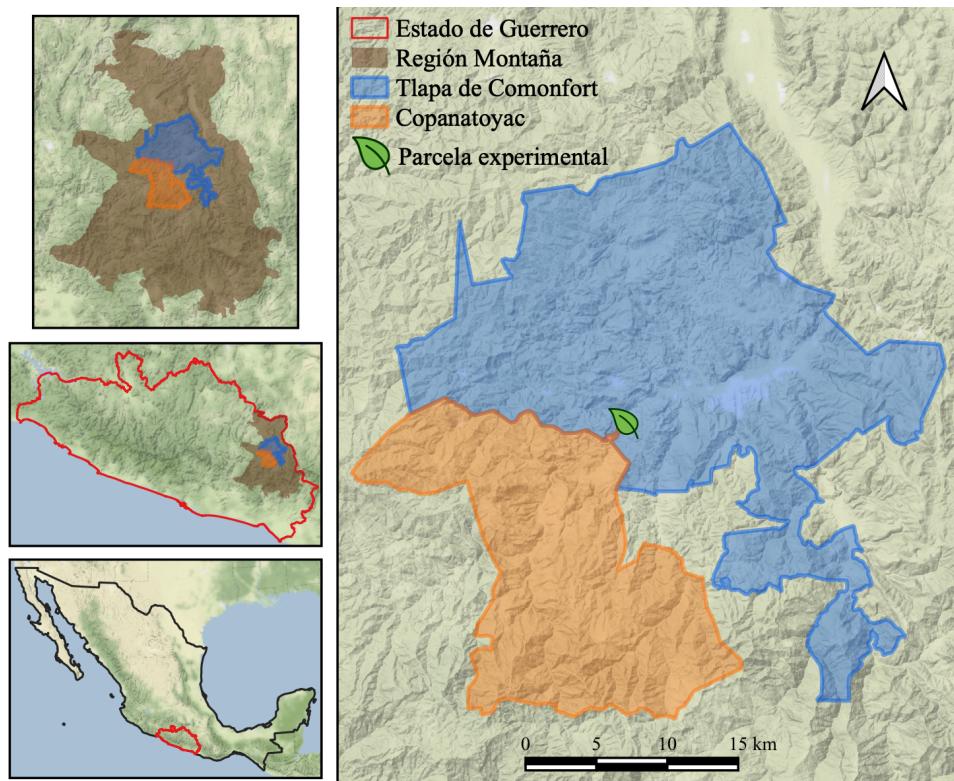


Figura 1. Localización del sitio de estudio y parcela experimental en la región de La Montaña de Guerrero, México.

jalcingo del Río, municipio de Tlapa, en la temporada de lluvias del año 2009 ([Figura 1](#)), siguiendo la metodología de un jardín común con el fin de reducir la variación ambiental exponiendo a los individuos de las diferentes poblaciones en un mismo ambiente ([Colunga-García Marín 1998](#), [Rendón & Núñez-Farfán 2001](#), [Valverde et al. 2001](#), [Sánchez-Peña et al. 2006](#), [Nuismer & Gandon 2008](#)). El diseño general de la parcela constó de 50 bloques, cada uno con tres plantas de cada población, ubicadas aleatoriamente y con una separación de un metro entre plantas ( $N = 450 = 50$  bloques  $\times$  3 repeticiones  $\times$  3 poblaciones). Se realizaron deshierbes manuales con el fin de eliminar competidores y no se aplicó ningún control de plagas.

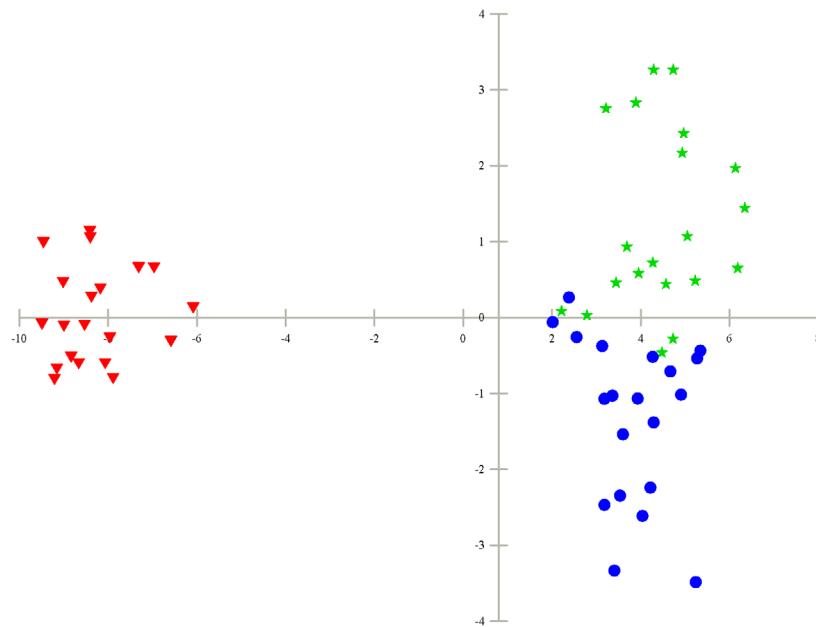
A lo largo del crecimiento de las plantas, entre julio y septiembre, se realizaron cuatro censos a los 14 ( $C_1$ ), 28 ( $C_2$ ), 52 ( $C_{III}$ ) y 64 ( $C_{IV}$ ) días después del trasplante para contabilizar y registrar los rasgos fenotípicos. A partir de lo reportado por [Casas et al. \(1994, 1996, 2007\)](#), [Casas & Caballero \(1995\)](#) y [Bernal-Ramírez et al. \(2011\)](#), se identificaron los rasgos

blanco de la selección artificial: el área foliar, la densidad de tricomas y el número de hojas. Por otra parte, los resultados de los trabajos previos de [Rendón \(2000\)](#) y [Díaz-Guillén \(2009\)](#), permiten considerar al resto de los rasgos fenotípicos como los posibles rasgos correlacionados.

Rasgos blanco de la selección artificial.- Durante cada censo, se contabilizó el número de hojas y se estableció una marca de color para continuar el conteo en censos posteriores. Al final del experimento, se colectaron 25 hojas de las ramas primarias de cada individuo y se obtuvo su área foliar directamente con un sistema analizador de imágenes de video (WinFOLIA® PRO, Québec, Canadá). La densidad de tricomas se estimó a partir de una muestra de 900 hojas (*i.e.*, 15 hojas  $\times$  20 individuos  $\times$  3 poblaciones). En cada una se establecieron cinco campos de observación de 0.6 cm<sup>2</sup>, relativizando la densidad como la proporción promedio de tricomas de las cinco observaciones en el área del campo visual ([Valverde et al. 2001](#)).

**Tabla 1.** Rasgos biológicos fenotípicos considerados en este trabajo. Se muestra la media y el error estándar de los rasgos en cada población ( $\bar{x} \pm e.e.$ ). Los diferentes grupos revelados por los resultados de la prueba de Tukey están indicados para cada población (<sup>A, B, C</sup>).

Rasgo	Ruderal	Arvense agreste	Arvense fomentada	N
<b>Blanco de selección artificial</b>				
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	165.381 $\pm$ 7.865 <sup>B</sup>	225.125 $\pm$ 9.831 <sup>A</sup>	224.013 $\pm$ 14.809 <sup>A</sup>	293
Densidad de tricomas (cm <sup>-2</sup> )	13.170 $\pm$ 1.093 <sup>A</sup>	9.380 $\pm$ 0.610 <sup>B</sup>	9.353 $\pm$ 0.610 <sup>B</sup>	87
Número de hojas	138.242 $\pm$ 4.235 <sup>C</sup>	181.109 $\pm$ 6.022 <sup>B</sup>	227.262 $\pm$ 5.789 <sup>A</sup>	411
<b>Correlacionados</b>				
Adecuación relativa	1.079 $\pm$ 0.057 <sup>A</sup>	1.169 $\pm$ 0.101 <sup>A</sup>	0.768 $\pm$ 0.051 <sup>B</sup>	411
Altura (cm)	84.015 $\pm$ 3.122 <sup>B</sup>	100.326 $\pm$ 2.485 <sup>A</sup>	81.745 $\pm$ 1.502 <sup>B</sup>	411
Biomasa aérea (gr)	150.583 $\pm$ 18.661	264.977 $\pm$ 42.882	176.114 $\pm$ 16.241	60
Biomasa radicular (gr)	6.441 $\pm$ 1.142 <sup>C</sup>	21.812 $\pm$ 3.131 <sup>A</sup>	13.793 $\pm$ 1.440 <sup>B</sup>	60
Herbivoría (cm <sup>2</sup> )	1.867 $\pm$ 0.290 <sup>C</sup>	4.873 $\pm$ 0.461 <sup>B</sup>	6.769 $\pm$ 0.831 <sup>A</sup>	293
Número de botones	32.429 $\pm$ 2.191 <sup>A</sup>	14.406 $\pm$ 1.111 <sup>B</sup>	7.648 $\pm$ 0.729 <sup>C</sup>	411
Número de flores	9.211 $\pm$ 0.773 <sup>A</sup>	6.761 $\pm$ 0.783 <sup>B</sup>	2.014 $\pm$ 0.339 <sup>C</sup>	411
Número de frutos	268.367 $\pm$ 14.236 <sup>A</sup>	290.594 $\pm$ 25.037 <sup>B</sup>	190.917 $\pm$ 12.552 <sup>B</sup>	411
Resistencia	0.988 $\pm$ 0.001 <sup>A</sup>	0.979 $\pm$ 0.002 <sup>B</sup>	0.969 $\pm$ 0.003 <sup>C</sup>	293
Tamaño de la flor (cm <sup>2</sup> )	2.353 $\pm$ 0.117 <sup>B</sup>	10.528 $\pm$ 0.413 <sup>A</sup>	10.038 $\pm$ 0.359 <sup>A</sup>	60
Tamaño de la semilla (mgr)	6.614 $\pm$ 0.194 <sup>A</sup>	2.525 $\pm$ 0.098 <sup>B</sup>	2.816 $\pm$ 0.084 <sup>B</sup>	86
TRI	0.067 $\pm$ 0.001 <sup>B</sup>	0.067 $\pm$ 0.001 <sup>B</sup>	0.069 $\pm$ 0.000 <sup>A</sup>	411



**Figura 2.** Diagrama de ordenación de los individuos de las tres poblaciones a partir del Análisis Discriminante en relación con los rasgos fenotípicos de *Anoda cristata*. Puntos azules: arvenses fomentadas, estrellas verdes: arvenses agrestes y triángulos rojos: rurales.

Rasgos correlacionados.- La altura fue medida desde el nivel del suelo hasta el ápice central de cada individuo. Al término del experimento, se cosecharon 20 plantas de cada población para obtener la biomasa aérea que se estimó como el peso seco de la región donde se tomó la altura, mientras que la biomasa radicular fue el peso seco de la raíz de cada planta. También, para cada individuo se obtuvieron los siguientes componentes de la adecuación: número de botones, flores y frutos, tamaño promedio de las semillas y tamaño promedio de las flores. El tamaño de la semilla se estimó como el cociente del peso total de las semillas entre el número total de semillas sólo en los frutos maduros. El tamaño de las flores se estimó a partir de muestras de 300 pétalos (*i.e.*, 5 pétalos  $\times$  20 individuos  $\times$  3 poblaciones), con el programa SigmaScan PRO 5 (Systat Software, San Jose, California) se obtuvo directamente el área total, el largo y ancho de cada pétalo. Se realizaron regresiones lineales entre el largo y ancho de los pétalos con el fin de establecer las relaciones entre éstos y el área del pétalo. Dado que todas las regresiones fueron significativas ( $F_{1,58} = 975.5$ ;  $R^2 > 0.95$ ;  $P < 0.001$ ), el área floral de cada individuo fue considerada como el producto del promedio del área de los cinco pétalos muestreados por cinco flores. La adecuación relativa ( $w_i$ ) se estimó como  $w_i = W_i/\bar{W}$ , donde  $W_i$  es el número de frutos por planta y  $\bar{W}$  es la media de frutos de la población total ([Valverde \*et al.\* 2003](#)).

[2003](#)). Complementariamente a estas mediciones, durante cada censo se registró la aparición de estructuras reproductivas para detectar posibles variaciones en la fenología a consecuencia del manejo diferencial de las tres poblaciones.

Debido a que la forma de manejo y la intensidad de selección artificial pueden generar un aumento en la susceptibilidad a patógenos o herbívoros, de acuerdo con los síndromes de domesticación propuestos, de entre los rasgos correlacionados se consideraron aquellos asociados a los mecanismos de defensa. Actualmente, se reconocen dos estrategias o mecanismos de defensa en plantas: la resistencia y la tolerancia ([Núñez-Farfán \*et al.\* 2007](#)). La resistencia está asociada con aquellas características físicas y químicas que evitan o reducen el daño o infección ([Medel \*et al.\* 2002](#), [Vivanco \*et al.\* 2005](#), [Núñez-Farfán \*et al.\* 2007](#)). Mientras que la tolerancia es la respuesta asociada con la reducción de los efectos negativos en el éxito reproductivo una vez que el daño ha ocurrido ([Fornoni \*et al.\* 2004b](#), [Fortes \*et al.\* 2004](#), [Núñez-Farfán \*et al.\* 2007](#)). Por consiguiente, para el estudio de la resistencia se estimó el daño foliar (*i.e.*, herbivoría) directamente a partir de una muestra de 3,150 hojas (*i.e.*, 15 hojas  $\times$  70 individuos  $\times$  3 poblaciones) con un sistema analizador de imágenes de video (WinFOLIA® PRO, Québec, Canada). Este sistema mide el total de área foliar consumida o infectada ( $AF_H$ ) y el área foliar total ( $AF_T$ ) ([Valverde \*et al.\* 2003](#)). El daño relativo (DR) de un indivi-

duo es igual a:  $DR = AF_H/AF_T$ . Así, el daño relativo de cada planta es el valor correspondiente al área dañada acumulada entre el área total acumulada por individuo expresado en términos relativos. La resistencia general por individuo se calculó como  $1 - DR$  ([Fornoni et al. 2004b](#)). En el caso de la tolerancia, existen diferentes respuestas que dependen del tipo e intensidad de daño (v.g., subcompensación, compensación y sobrecompensación), por lo que existen diferentes componentes de la tolerancia. En el presente estudio, se consideró como componente de la tolerancia a la Tasa Relativa de Incremento (TRI) de las hojas, calculada como  $(\log C_{IV} - \log C_I)/(t_1 - t_0)$ , donde  $C_I$  y  $C_{IV}$  representan el número de hojas del primer y último censos, respectivamente ([Pearcy et al. 1989](#)).

Al concluir el experimento, en el mes de octubre (después de la producción de semillas), se colectaron hojas de todas las plantas vivas ( $N = 411$ ) para realizar un análisis bromatológico por separado para cada población con el propósito de medir algunos de los componentes químicos de las hojas siguiendo la metodología estándar según [Tejada \(1992\)](#).

**Análisis estadísticos.** Para probar la existencia de diferencias en los rasgos blanco de selección y aquellos rasgos correlacionados entre las tres poblaciones con diferente

forma de manejo, se efectuaron análisis de varianza univariados (factor fijo con tres niveles). De resultar significativo para alguno de los rasgos, se aplicaron pruebas de Tukey para encontrar qué poblaciones eran significativamente diferentes ([Zar 1999](#)). Previamente, para cada una de las variables medidas se aplicaron transformaciones para cumplir con los supuestos de normalidad ([Zar 1999](#)). Además, se evaluó la categorización entre las tres poblaciones y se identificó a los rasgos biológicos que definen las diferencias entre ellas a través de un Análisis Discriminante (AD).

A fin de entender cómo interaccionan los cambios en los rasgos blanco de selección artificial con los rasgos correlacionados, se construyó una matriz de correlación fenotípica a nivel de especie y para cada una de las poblaciones que están sometidas a distinta intensidad de selección humana. De manera complementaria, se obtuvieron las correlaciones entre los rasgos correlacionados que no son blanco de selección artificial.

Asimismo, como parte de los cambios en rasgos biológicos correlacionados, se estimó la variación en la fenología de las poblaciones, mediante pruebas de bondad de ajuste nominal de la producción de estructuras reproductivas, contrastando las diferencias con pruebas de Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) en una matriz de incidencia

**Tabla 2.** Resultados de las pruebas de bondad de ajuste por pares de poblaciones en la aparición de estructuras sexuales reproductivas de *A. cristata*. Se muestran los parámetros estadísticos Chi-cuadrado de Pearson ( $\chi^2$ ) y el coeficiente de correlación de Mathews ( $\varphi$ ) para una tabla de contingencia de  $2 \times 2$ , a partir del segundo censo ya que durante el primero no se registró presencia de ninguna estructura. Para todos los casos g.l. = 1,  $P < 0.05$ .

Pares de poblaciones	$C_{II}$ (28 días)	$C_{III}$ (52 días)	$C_{IV}$ (64 días)	N
<b>Botones</b>				
Ruderal–Agreste	$\chi^2 = 35.091, \varphi = -0.363$	$\chi^2 = 25.852, \varphi = -0.312$	$\chi^2 = 19.682, \varphi = -0.272$	266
Ruderal–Fomentada	$\chi^2 = 36.756, \varphi = -0.367$	$\chi^2 = 95.649, \varphi = -0.592$	$\chi^2 = 30.334, \varphi = -0.333$	273
Agreste–Fomentada	–	$\chi^2 = 27.038, \varphi = -0.309$	no significativo	283
<b>Flores</b>				
Ruderal–Agreste	$\chi^2 = 5.494, \varphi = -0.144$	$\chi^2 = 27.329, \varphi = -0.321$	no significativo	266
Ruderal–Fomentada	$\chi^2 = 5.770, \varphi = -0.145$	$\chi^2 = 81.119, \varphi = -0.545$	$\chi^2 = 39.910, \varphi = -0.342$	273
Agreste–Fomentada	–	$\chi^2 = 20.475, \varphi = -0.269$	$\chi^2 = 15.683, \varphi = -0.235$	283
<b>Frutos</b>				
Ruderal–Agreste	$\chi^2 = 6.618, \varphi = -0.158$	$\chi^2 = 56.082, \varphi = -0.471$	$\chi^2 = 37.107, \varphi = -0.373$	266
Ruderal–Fomentada	$\chi^2 = 6.950, \varphi = -0.160$	$\chi^2 = 125.935, \varphi = -0.679$	$\chi^2 = 67.172, \varphi = -0.496$	273
Agreste–Fomentada	–	$\chi^2 = 25.064, \varphi = -0.298$	$\chi^2 = 6.527, \varphi = -0.152$	283

**Tabla 3.** Parámetros estadísticos del análisis de covarianza fenotípico para la adecuación relativa. En negritas se señalan los valores estadísticamente significativos ( $P < 0.05$ )

Fuente de variación	<i>g.l.</i>	<i>SC</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Población	2	15.844	10.681	< 0.001
TRI	1	5.149	6.943	<b>0.009</b>
Resistencia general	1	0.427	0.576	0.448
Población × TRI	2	7.107	4.791	<b>0.009</b>
Población × resistencia general	2	1.108	0.747	0.475
Error	283	209.893		
Total	291	237.645		

(presencia-ausencia) a partir de los cuatro censos realizados ([Zar 1999](#)).

Por último, con el propósito de evaluar cuál es la estrategia de defensa de *A. cristata* bajo diferentes formas de manejo en La Montaña de Guerrero, se compararon los patrones de selección entre poblaciones a nivel fenotípico. Para comprobar si la selección en el crecimiento (*i.e.*, TRI como componente de la tolerancia) y la resistencia general difieren entre poblaciones, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) con la adecuación relativa ( $w_i$ ) como variable de respuesta. En este análisis, el crecimiento y la resistencia general fueron incluidos como covariables y la población con tres niveles fue considerada como factor fijo. Una interacción Población × TRI y/o Población × resistencia general significativa, indicaría que los patrones de selección sobre el crecimiento y/o la resistencia difieren entre poblaciones ([Valverde 2001](#), [Valverde et al. 2003](#)). Subsecuentemente se elaboraron ANCOVAs para comparar pares de poblaciones para los gradientes de selección significativos detectados. Las variables resistencia y TRI fueron estandarizadas con el fin de obtener los resultados en unidades de desviación estándar ([Zar 1999](#)). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa SPSS Statistics (IBM, Charlotte, North Carolina).

## Resultados

*Diferenciación fenotípica entre poblaciones en rasgos seleccionados.* Los resultados de los análisis de varianza mostraron la existencia de diferencias significativas entre los rasgos analizados ([Tabla 1](#)). Las dos poblaciones arvenses presentaron mayor área foliar ( $F_{2,290} = 14.61$ ,  $R^2 = 0.085$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)) y baja densidad de tricomas ( $F_{2,84} = 6.42$ ,  $R^2 = 0.112$ ,  $P = 0.002$ , [Tabla 1](#)). Mientras que el número de hojas tuvo un valor decreciente de la población arvense fomentada a la ruderal ( $F_{2,408} = 58.33$ ,  $R^2 = 0.218$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)).

*Diferenciación fenotípica entre poblaciones en rasgos correlacionados.* La población arvense fomentada presentó los niveles más altos de herbivoría, seguida por la arvense agreste y en menor medida la ruderal ( $F_{2,290} = 43.71$ ,  $R^2 = 0.226$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)). En cuanto a los rasgos asociados a los mecanismos de defensa, la población arvense fomentada mostró la mayor TRI ( $F_{2,408} = 3.13$ ,  $R^2 = 0.01$ ,  $P = 0.04$ , [Tabla 1](#)) y la menor resistencia general ( $F_{2,290} = 31.21$ ,  $R^2 = 0.171$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)). Para los componentes de la adecuación, la población ruderal exhibió los niveles más altos de botones ( $F_{2,408} = 73.6$ ,  $R^2 = 0.261$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)), flores ( $F_{2,408} = 51.03$ ,  $R^2 = 0.196$ ,  $p < 0.0001$ , [Tabla 1](#)), frutos ( $F_{2,408} = 8.37$ ,  $R^2 = 0.035$ ,  $P = 0.0003$ , [Tabla 1](#)), tamaño de la semilla ( $F_{2,83} = 227.7$ ,  $R^2 = 0.842$ ,  $p < 0.0001$ , [Tabla 1](#)) y adecuación relativa ( $F_{2,408} = 8.585$ ,  $R^2 = 0.036$ ,  $P = 0.0002$ , [Tabla 1](#)). Ambas poblaciones arvenses presentaron el mayor tamaño de flores ( $F_{2,57} = 414.13$ ,  $R^2 = 0.933$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)). Respecto a otros rasgos relacionados con la arquitectura, la población arvense agreste presentó la mayor altura ( $F_{2,408} = 14.01$ ,  $R^2 = 0.06$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)) y biomasa radicular ( $F_{2,57} = 13.31$ ,  $R^2 = 0.294$ ,  $P < 0.0001$ , [Tabla 1](#)).

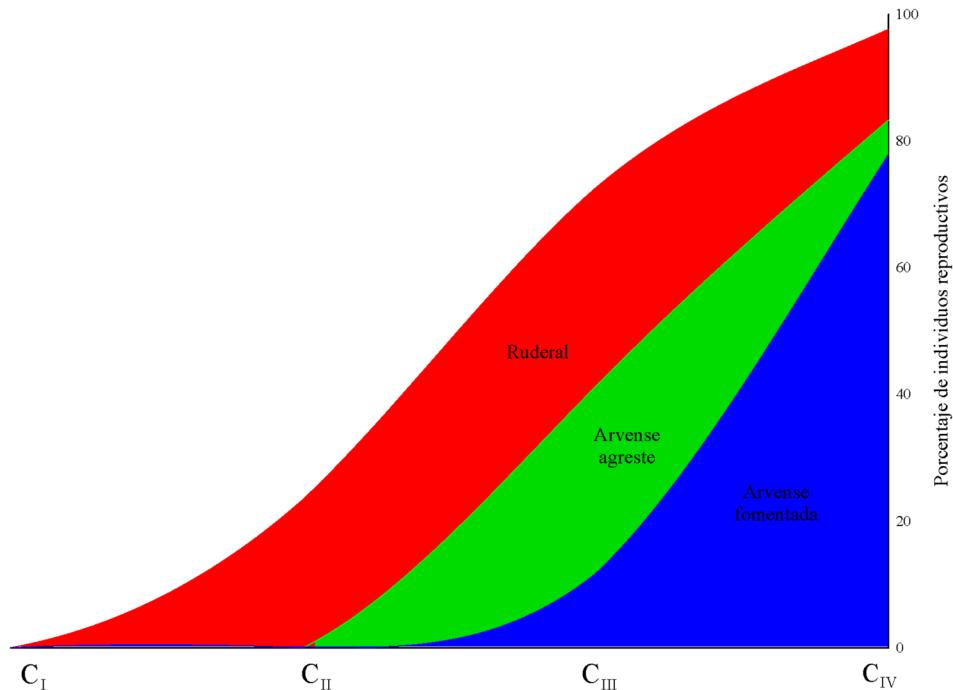
El análisis discriminante con base en todos los rasgos fenotípicos mostró tres grupos estadísticamente diferentes con respecto a la forma de manejo e intensidad de selección artificial (Lambda [ $\lambda$ ] de Wilks = 0.013,  $\chi^2 = 218.9$ ,  $g.l. = 30$ ,  $P < 0.001$ ). El primer eje discriminó todas las plantas ruderales de las demás (97 % de varianza, corr. canónica = 0.986), siendo los rasgos correlacionados como la herbivoría y la resistencia general, así como el tamaño de la flor y de la semilla, los más relevantes para la discriminación. En el segundo eje, se separaron los individuos arvenses en agrestes y fomentados (3 % de varianza, corr. canónica = 0.731), explicado por las variables TRI, número de flores, altura y biomasa de la raíz. En general, el 93 % de las plantas fueron correctamente clasificadas. No hubo errores de clasificación para las po-

blaciones ruderal y arvense fomentada, mientras que cuatro individuos arvense agreste no pertenecieron al grupo predicho ([Figura 2](#)).

**Matriz de correlación fenotípica.** La mayoría de las correlaciones fenotípicas entre los rasgos blanco de selección artificial y los rasgos correlacionados a nivel de especie fueron significativas. La comparación entre poblaciones mostró cambios en los patrones de integración y sólo algunas correlaciones se mantuvieron, como la relación entre área foliar-herbivoría y el número de hojas-biomasa aérea ([Apéndice 1](#)). Algunas correlaciones significativas a nivel de especie se mantienen sólo en una de las poblaciones (v.g., área foliar-número de botones, especie:  $r = -0.554$ ,  $P < 0.001$ ; arvense fomentada:  $r = -0.713$ ,  $P < 0.001$ ). Por el contrario, algunas correlaciones significativas a nivel de especie se pierden cuando se prueban a nivel de población (v.g., número de hojas-herbivoría, especie:  $r = 0.3$ ,  $P = 0.02$ ; no significativo para ninguna población) ([Apéndice 1](#)). Asimismo, hay correlaciones exclusivas para una población, pero no para la especie, estas son las de área foliar-adecuación relativa ( $r = -0.461$ ,  $P = 0.041$ ) y área foliar-número de frutos ( $r = -0.494$ ,  $P = 0.027$ ) para la población arvense fomentada, el número de hojas-altura en la población arvense agreste ( $r = 0.643$ ,  $P =$

0.002) y el número de hojas-número de frutos en la población ruderal ( $r = 0.589$ ,  $P = 0.006$ ). Los coeficientes de correlación entre otros rasgos morfológicos que no son considerados blanco de selección o correlacionados, también fueron significativos para una gran proporción de éstos e, incluso, una mayor proporción de ellas se mantuvieron entre las poblaciones con diferente forma de manejo ([Apéndice 1](#)).

**Variación en la fenología.** Durante el primer censo ( $C_I$ ; 14 días), no se registró presencia de ninguna estructura sexual. La prueba de bondad de ajuste mostró que existen diferencias significativas en la aparición de estructuras sexuales reproductivas después del primer censo entre las poblaciones ( $C_{II}$ ,  $C_{III}$  y  $C_{IV}$ :  $N = 411$ , g.l. = 2,  $P < 0.01$ ) y todas las estructuras aparecieron primero en la población ruderal ([Figura 3](#), [Tabla 2](#)). El resultado por censo y para cada estructura se presenta a continuación:  $C_{II}$  (28 días): botones ( $\chi^2 = 68.985$ ,  $C = 0.379$ ), flores ( $\chi^2 = 11.191$ ,  $C = 0.163$ ) y frutos ( $\chi^2 = 13.462$ ,  $C = 0.178$ ).  $C_{III}$  (52 días): botones ( $\chi^2 = 95.784$ ,  $C = 0.435$ ), flores ( $\chi^2 = 86.848$ ,  $C = 0.418$ ) y frutos ( $\chi^2 = 148.069$ ,  $C = 0.515$ ).  $C_{IV}$  (64 días): botones ( $\chi^2 = 29.411$ ,  $C = 0.258$ ), flores ( $\chi^2 = 35.128$ ,  $C = 0.281$ ) y frutos ( $\chi^2 = 65.949$ ,  $C = 0.372$ ). Adicionalmente, los resultados para



**Figura 3.** Variación de los porcentajes de aparición de estructuras reproductivas de las tres poblaciones con distinta intensidad de selección artificial en La Montaña de Guerrero. Las diferencias entre pares de poblaciones por cada estructura se muestran en la [Tabla 2](#).

conocer dónde están las diferencias entre pares de poblaciones se muestran en la [Tabla 2](#).

*Estrategias de defensa.* A nivel fenotípico, se detectó un patrón de selección positivo sólo en el crecimiento (TRI) en las tres poblaciones ([Tabla 3](#)). Para este carácter, el ANCOVA reveló diferencias significativas en los patrones de selección entre poblaciones (Población × TRI:  $F_{2,283} = 4.791; P = 0.009$ ), mientras que no se detectó selección sobre la resistencia general (Población × resistencia:  $F_{2,283} = 0.7473; P = 0.474$ ) y tampoco diferencias en el efecto de la resistencia sobre la adecuación relativa. La comparación de los patrones de selección entre pares de poblaciones para el crecimiento indica que la población ruderaria difiere de la arvense agreste ( $F_{1,185} = 4.704; P = 0.031$ ), pero no de la arvense fomentada ( $F_{1,189} = 0.503; P = 0.479$ ). Finalmente, se encontró que la población arvense agreste difiere de la arvense fomentada ( $F_{1,198} = 6.304; P = 0.013$ ). Para ambos casos, el patrón fue mayor en la población arvense agreste.

*Contenido nutricional.* Los resultados cualitativos obtenidos a partir del análisis bromatológico indican que existe variación de la composición nutrimental en las poblaciones de *A. cristata*. A pesar de que los resultados obtenidos son el promedio de dos muestras analizadas por población, se puede apreciar que el porcentaje de celulosa, lignina, y sílice son los componentes con mayor variación entre las tres poblaciones ([Tabla 4](#)). Si bien los datos no pudieron incorporarse al análisis de los coeficientes de correlación, se consideran un rasgo correlacionado al no haber una selección artificial directa sobre el contenido nutricional de las poblaciones.

## Discusión

El uso tradicional y el manejo de las poblaciones de *Anoda cristata* que la gente realiza en la región de La Montaña de Guerrero, ha derivado en una diferenciación morfológica de las mismas ([Figura 4](#)). Los reportes previos ([Casas et al. 1994, 1996, 2007, Casas & Caballero 1995](#)), así como la existencia de cambios estadísticamente significativos tanto en los rasgos blanco de selección artificial, como en los rasgos correlacionados obtenidos en el presente estudio sustentan esta premisa. En este sentido, la categorización de las plantas en el análisis discriminante corroboró la existencia de tres poblaciones diferentes ([Figura 2](#)). Si bien las variables de separación estuvieron primordialmente dictadas por rasgos correlacionados, esto podría deberse a que existe una compleja relación entre

grupos de rasgos seleccionados y correlacionados que evolucionan en conjunto al formar módulos morfológicos y funcionales ([Pigliucci & Preston 2004, Armbruster et al. 2014](#)). Así, estos grupos de rasgos tienen un rol en el desempeño ecológico de los individuos en su hábitat correspondiente, pero la expresión fenotípica observada dentro del jardín común muestra el efecto que la selección artificial ha tenido para favorecer los rasgos de interés con una base genética ([Rosenthal & Dirzo 1997, de Villeme-reuil et al. 2016](#)).

[Mondolot et al. \(2008\)](#) señalan que la producción de hojas es un componente importante en la asignación de recursos cuando ocurre selección humana, esta tendencia y el manejo que ejerce la gente en *A. cristata* pudieran estar facilitando el incremento del número de hojas en la población arvense fomentada, al ser el rasgo que se consume ([Mapes et al. 1996, 1997, 1998, Rendón et al. 2001, Blanckaert 2007, Casas et al. 2007](#)). Sin embargo, nuestros datos indican que no hay ninguna correlación negativa con algún otro rasgo ([Apéndice 1](#)), por lo que no existen costos directos asociados al aumento de la cantidad de hojas. No obstante de que no existen *trade-offs* para el número de hojas, el aumento del área foliar (*i.e.*, hojas anchas) tiene asociado un costo en la reproducción ( $r = -0.461$ ), por lo que la disminución en la producción de estructuras reproductivas en ambas poblaciones arvenses (*i.e.*, agreste y fomentada) respecto a la población ruderaria, podría deberse a una inversión de energía a la parte vegetativa más que a la reproductiva ([Mapes et al. 1996, 1997, 1998, Rosenthal & Dirzo 1997](#)). Al respecto, [Rendón & Núñez-Farfán \(2001\)](#) encontraron mayores respuestas plásticas para rasgos vegetativos y reproductivos dentro del agrohabitat en comparación con un ambiente ruderario, por lo que la producción de hojas y la disminución de estructuras reproductivas en las poblaciones arvenses podrían estar ligadas al ambiente en el que crecen. La heterogeneidad del agrohabitado (v.g., pendiente, concentración de abonos, humedad del suelo) puede favorecer o limitar la expresión de la variación genética ([Hermanutz & Weaver 1996, Leiss & Müller-Schäfer 2001, Rendón & Núñez-Farfán 2001](#)). Sin embargo, nuestros resultados dentro del jardín común sugieren que es más importante el papel que ha jugado la selección humana en la diferenciación de las poblaciones.

A nivel de especie existe una fuerte correlación entre el área foliar y la herbivoría ( $r = 0.7$ ), es decir, la asignación de una mayor cantidad de recursos a la producción de biomasa vegetativa (*i.e.*, hojas anchas) probablemente a expensas de los metabolitos secundarios y/o tricomas ([Massee & Hartley 2000](#)), resulta en un mayor ataque por insectos herbívoros. Esto concuerda con la correlación

parcial negativa entre la densidad de tricomas y la herbivoría ( $r = -0.587$ ). Entonces, podemos inferir que, si la intensidad de selección artificial continúa aumentando, las plantas arvenses fomentadas podrían llegar a un punto de dependencia para su protección y cuidado brindados por la gente, tal como ocurre en las especies cultivadas ([Rindos et al. 1980](#), [Rindos 1984](#), [Pickersgill 2007](#)).

Dentro de los rasgos correlacionados, la mayor altura en la población arvense agreste podría relacionarse con una mayor competencia por recursos (v.g., agua, minerales, luz, espacio) tanto con la especie cultivada (v.g., maíz, chile, frijol, calabaza, camote), como con otras especies de arvenses que pueden ser o no aprovechadas por la gente dentro de los sistemas agrícolas. Bajo condiciones de competencia, [Hickman \(1975\)](#) sugiere que una mayor asignación de recursos a producción de brotes de hojas y tallos es ventajosa para interceptar más luz, lo que provoca un decremento en las estructuras reproductivas ([Weiner 2004](#)). En efecto, la correlación positiva entre la altura y el número de hojas registrada para la población arvense agreste se ajusta muy bien a este modelo de competencia ([Apéndice 1](#)). También se registró la tendencia al aumento de la adecuación con altura y biomasa aérea mayores ( $r = 0.576$  y  $0.652$ , respectivamente). Estos patrones podrían confirmar que las arvenses tienen una mejor eficiencia en el uso de los nutrientes disponibles y por ende que se desempeñan mejor en ambientes distintos aun cuando exista competencia ([Li & Watkinson 2000](#)).

Por otro lado, puesto que diferentes patrones de asignación son reflejo de distintas estrategias, resultado de

diferentes presiones selectivas ([Weiner 2004](#)), inferimos que los sistemas radiculares podrían fungir como mecanismo reproductivo alterno a través de la propagación vegetativa a partir de las raíces. Esto debido a que los individuos de ambas poblaciones arvenses (*i.e.*, agrestes y fomentadas) de *A. cristata* están sometidos a constantes podas para el consumo de la región apical, viéndose afectada la producción de estructuras reproductivas sexuales. [Díaz-Guillén \(2009\)](#) y [Rendón \(2000\)](#) mostraron que la mayor biomasa asignada a los sistemas radiculares podría estar sirviendo como mecanismo de tolerancia en las poblaciones arvenses de *A. cristata* en el Estado de México. Es decir, una compensación a través de raíces grandes a la reducción de reproducción sexual. Lo anterior concuerda con los reportes previos de [Casas et al. \(2007\)](#) sobre la propagación vegetativa de la especie a través de trozos de raíces durante el barbecho y con los patrones de correlación encontrados en este trabajo entre la biomasa radicular y la adecuación ([Apéndice 1](#)).

La variación en la fenología observada dentro del jardín común podría ser el resultado del manejo diferencial de las poblaciones en La Montaña de Guerrero ([Figura 3](#)). [Burgess et al. \(2007\)](#) encontraron que el tiempo de floración es una respuesta correlacionada a la selección artificial en *Campanulastrum americanum* (L.) Small, ya que plantas de floración tardía tuvieron más biomasa aérea que las plantas con floración temprana, tal como ocurre entre las poblaciones arvenses y la ruderaria de *A. cristata* ([Tabla 1](#)). Adicionalmente, el ambiente en el que habitan las poblaciones también influye en los cambios fenológicos. Al

**Tabla 4.** Composición bromatológica de las tres poblaciones de *Anoda cristata* con distinta intensidad de selección artificial en la región de La Montaña de Guerrero.

Componente (%)	Ruderal	Agreste	Fomentado
Celulosa	22.36	4.38	4.92
Cenizas	13.7	7.37	16.42
Contenido celular	58.66	60.46	53.53
Extracto libre de nitrógeno	49.2	53.47	40.14
FDA	31.67	13.43	14.39
FDN	41.34	39.54	46.46
Fibra cruda	10.78	9.11	9.26
Grasa cruda	3	3.67	4.34
Hemicelulosa	9.67	26.10	32.06
Lignina	21.91	8.24	8.82
Materia seca	1.21	1.68	1.49
Nitrógeno	3.54	3.95	4.53
Proteína cruda	22.11	24.71	28.32
Sílice	2.13	0.81	0.65

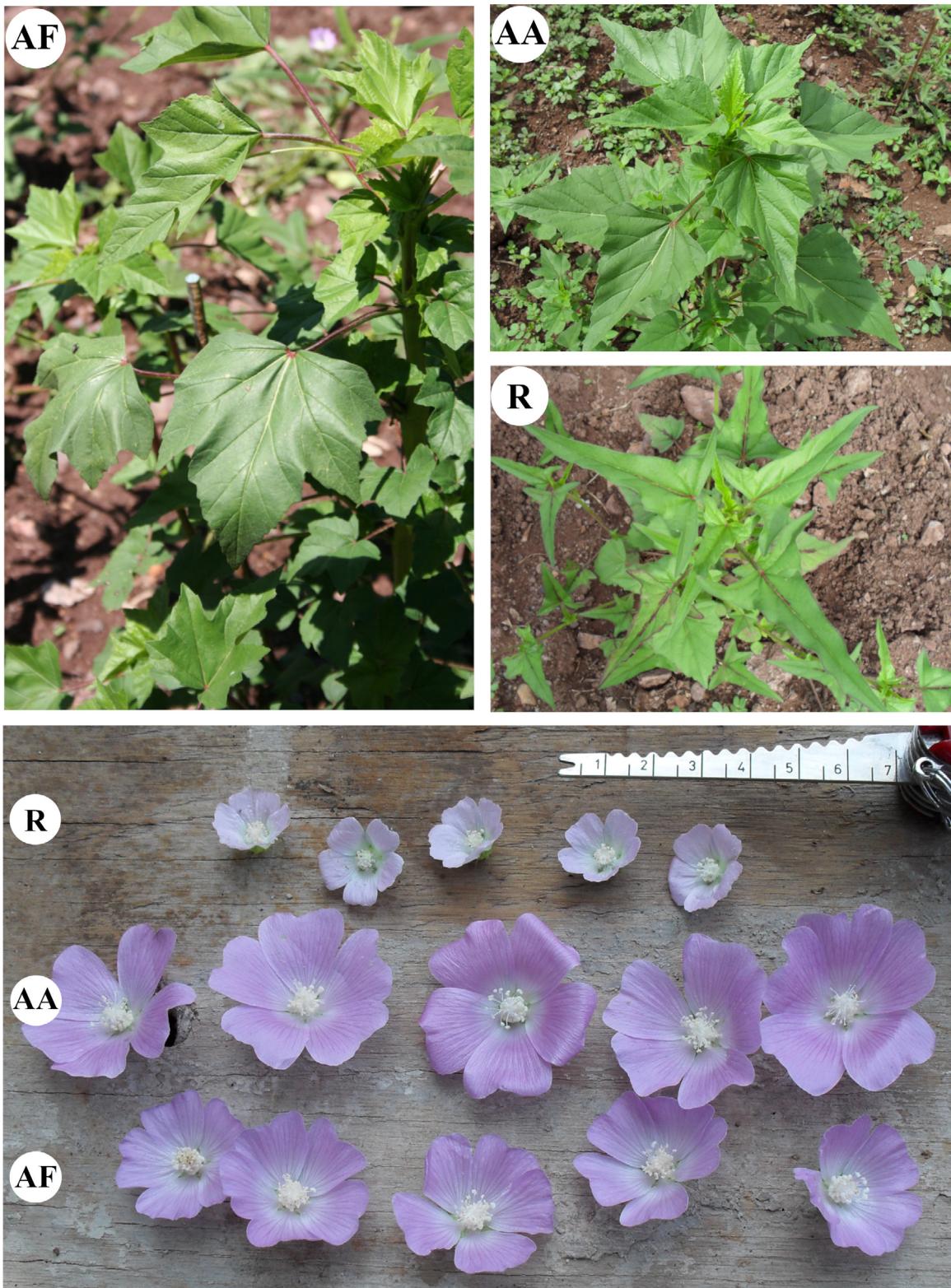
encontrarse en agro hábitats, las plantas arvenses tienen mayor disponibilidad de recursos y desarrollan estrategias de almacenamiento en la asignación de biomasa vegetativa durante etapas tempranas del desarrollo, y esto genera un retraso en la producción de sus estructuras reproductivas ([Mondolot \*et al.\* 2008, Figura 3](#)). En contraste, en la población ruderaria la producción temprana de flores sería la expresión de una adaptación local contenida a nivel genético ([Nuismér & Gandon 2008](#)), ya que al encontrarse históricamente en ambientes menos favorables que los agro hábitats ([Leiss & Müller-Schärer 2001, Rendón & Núñez-Farfán 2001](#)), existe una presión hacia la reproducción precoz para disminuir el tiempo en el que la planta es susceptible al daño por herbívoros ([Rindos \*et al.\* 1980](#)).

El tamaño de las flores también se consideró un rasgo correlacionado debido a que en ningún estudio previo se menciona como parte de los rasgos de selección humana, a diferencia de las especies domesticadas más importantes a nivel mundial y otras a nivel regional o local en las que se menciona un incremento en el tamaño de algunos componentes florales debido a la selección del fruto o semilla ([Lush & Evans 1981, Bretting 1986, Casas & Caballero 1996, Gepts & Papa 2002, Alonso-Blanco \*et al.\* 2005, Casas \*et al.\* 2007, Blancas \*et al.\* 2009, Ortiz \*et al.\* 2010](#)). Sin embargo, nuestros resultados concuerdan con el patrón encontrado en *Campanulastrum americanum*, donde plantas seleccionadas para una floración tardía produjeron flores más grandes que las plantas con floración temprana ([Burgess \*et al.\* 2007](#)). En el caso de *A. cristata*, son las plantas arvenses las que muestran flores menos abundantes, pero más grandes ([Figura 4, Tabla 1](#)). Estas diferencias probablemente se deban a que, una vez iniciada la etapa reproductiva, las plantas cambiarían su asignación a la producción de estructuras para la reproducción sexual ([Mapes \*et al.\* 1997](#)). Así, aunque la floración sea tardía, la asignación a flores más grandes permitiría atraer a polinizadores eficientes y elevar el éxito reproductivo ([Vogel 1996](#)). Incluso, otra posible explicación es que dentro del agro hábitat, los polinizadores han seleccionado flores más grandes. Además, el manejo diferencial de las poblaciones estaría acentuando la separación en los tiempos fenológicos, debido a que en las poblaciones arvenses es importante ampliar el tiempo de disponibilidad de hojas, reduciendo la probabilidad de entrecruzamiento. Sin embargo, se requieren estudios de la biología reproductiva para confirmar estas hipótesis.

Las mediciones del tamaño de las semillas en diversas especies de hortalizas muestran que la masa de las semillas ha aumentado durante la domesticación ([Kluyver \*et al.\* 2017](#)), a pesar de que este rasgo no es un determinante directo del rendimiento de los rasgos de interés (*i.e.*, hojas, tallos o raíces comestibles). En las poblaciones de *A. cristata*, nuestros resultados muestran que las plantas ruderarias presentaron semillas más grandes que las plantas arvenses ([Tabla 1](#)). En contraste, [Rendón & Núñez-Farfán \(2001\)](#) encontraron semillas mayores en las poblaciones arvenses en comparación con las ruderarias del Estado de México. Estas discrepancias en el tamaño de la semilla podrían ser reflejo de varias razones no excluyentes. Primero, como resultado de una mayor asignación de recursos a las semillas dentro de entornos antropocéntricos en comparación con aquellas de ambientes ruderales ([Leiss & Müller-Schärer 2001](#)). Así, los beneficios indirectos brindados por el agro hábitat (*v.g.*, abono, humedad, remoción de competidores) probablemente se observan en semillas grandes. Segundo, podría deberse al efecto pleiotrópico o un vínculo genético con la selección de plantas u órganos más grandes ([Kluyver \*et al.\* 2017](#)). Por ejemplo, plantas con hojas más anchas y numerosas (*i.e.*, área foliar y número de hojas) tienen un costo en el tamaño de las semillas ( $r = -0.514$  y  $r = -0.408$ , respectivamente). Tercero, puede ser la manifestación fenotípica de variedades locales originadas por las diferencias en la intensidad de selección artificial ejercida en distintas regiones geográficas. Al respecto, cuando el proceso de domesticación es incipiente, las poblaciones tienden a presentar estrategias muy cercanas con sus parientes silvestres ([Harlan 1975, Rindos \*et al.\* 1980, Rindos 1984, Rosenthal & Dirzo 1997, Rendón & Núñez-Farfán 2001, Pickersgill 2007](#)). Por lo que, si la tendencia de las poblaciones ruderales es una elevada asignación de recursos a la reproducción sexual y en las poblaciones arvenses el proceso de selección humana es tenue, el patrón se cumple para las poblaciones ruderales de *A. cristata* en La Montaña de Guerrero y para las arvenses en el Estado de México.

Los resultados encontrados en los rasgos correlacionados asociados a los mecanismos de defensa en *A. cristata* coinciden con la tendencia a su disminución en las poblaciones con un grado avanzado de domesticación ([Schwanitz 1966, Harlan 1975, Rindos \*et al.\* 1980, Rindos 1984, Gepts 2004, Pickersgill 2007](#)). De hecho, nuestros resultados sugieren que la disminución en la densidad de tricomas está relacionada con mayores áreas foliares y aumento de herbivoría en la población arvense fomentada ( $r = -0.508$  y  $r = -0.541$ , respectivamente). Acorde a esto, diversos estudios muestran que una menor cantidad de tricomas genera susceptibilidad a la herbivoría o daño en las poblaciones con mayor intensidad de selección artificial

Rasgos seleccionados y correlacionados en *Anoda cristata*



**Figura 4.** Divergencia fenotípica entre poblaciones de *Anoda cristata* en la región de La Montaña de Guerrero. En la sección superior de la imagen se observan individuos de las tres poblaciones dentro del jardín común, mientras que en la parte inferior se muestra la variación en el tamaño de las flores de cada población. AF: arvense fomentada, AA: arvense agreste y R: ruderal.

(Sánchez-Peña *et al.* 2006, Alvarez 2007, Díaz-Guillén 2009). Sin embargo, es importante señalar que los niveles de herbivoría registrados en este trabajo son muy bajos. En contraste, Díaz-Guillén (2009) reporta niveles mayores de herbivoría en *A. cristata* en el Estado de México. En este sentido, Valverde (2001) registró niveles de herbivoría contrastantes entre poblaciones de *Datura stramonium* L. procedentes de sitios distintos en un experimento de trasplantes recíprocos y señala que estas diferencias se deben a adaptaciones locales. Así, los diferentes niveles de herbivoría registrados en *A. cristata* para el Estado de México y para Guerrero podrían estar originadas por las diferencias en la intensidad de selección artificial ejercida entre distintas regiones geográficas, acentuando las adaptaciones locales de la especie.

Las revisiones y estudios recientes indican que una misma especie vegetal generalmente expresa una estrategia mixta para la defensa (Valverde *et al.* 2003, Fornoni *et al.* 2004a, b, Restif & Koella 2004, Núñez-Farfán *et al.* 2007). Así, las diferencias en la estrategia seguida por cada población están dadas por la respuesta a cambios en los parámetros que afectan la inversión en la defensa en diferentes ambientes (Restif & Koella 2004). Los resultados de este trabajo sugieren que el manejo de las poblaciones de *A. cristata* en La Montaña de Guerrero es uno de los factores que ha llevado a la adopción de diferentes estrategias de defensa para cada población, ya que no solo la presencia de herbívoros da dirección a uno u otro mecanismo defensivo, sino también condiciones que generen estrés en el ambiente (Valverde *et al.* 2003, Fornoni *et al.* 2004b), en este caso es el ser humano a través de las podas. Además, la selección artificial altera la forma en que las plantas se defienden de los herbívoros (Turcotte *et al.* 2014), de modo que en *A. cristata* difiere en la respuesta como especie, ya que muestra una tendencia a la resistencia a través de una correlación positiva con una mayor cantidad de tricomas ( $r = 0.537$ ). Análogamente, en *Datura stramonium* se ha demostrado que este rasgo es un componente de resistencia hereditario, pues en poblaciones silvestres la selección favorece a los individuos con altos niveles de tricomas foliares (Valverde *et al.* 2001, Kariño-Betancourt & Núñez-Farfán, 2015).

Por otra parte, la población arvense agreste tiende a un mayor crecimiento (TRI) asociado con una mayor adecuación, a pesar de la herbivoría y las podas intencionales de la gente. Esta estrategia de tolerancia ante la defoliación parece deberse a diferentes patrones de asignación de biomasa en distintos ambientes (v.g., agrohabitad y ruderale, Messina *et al.* 2002, Stevens *et al.* 2007, 2008), y, como

ya se discutió en párrafos previos, podría ser resultado de patrones de competencia (v.g., mayores alturas, producción de tallos y hojas). Como consecuencia, nuestros resultados sugieren que los patrones detectados para el crecimiento pueden contribuir a diferencias en reproducción entre poblaciones, en respuesta a la selección artificial de este rasgo. Sin embargo, debido a que las diferencias en el crecimiento entre poblaciones son pequeñas (pero significativas), es preciso tomar con cautela los resultados observados con respecto a la tolerancia. Sería importante realizar nuevos estudios que profundicen en las diferencias con respecto a las estrategias para de defensa en plantas en proceso activo de domesticación.

Finalmente, si bien los resultados del análisis bromatológico son cualitativos, estas restricciones son parte de la metodología para su obtención. A pesar de ello, se observan evidencias en el incremento del contenido nutricional dentro de las poblaciones con mayor intensidad de selección artificial de la especie. Los compuestos relacionados con mayor aporte de energía y valor nutricional en la dieta (*i.e.*, cantidad de cenizas, proteínas, nitrógeno y grasa), se registraron en la población arvense fomentada (Tabla 4). Aunque es complicado establecer una relación directa entre los rasgos seleccionados y el perfil bromatológico, Bernal-Ramírez *et al.* (2011) reportan que existen propiedades organolépticas más apreciadas para el consumo como quelite y éstas son propias de las poblaciones arvenses de la especie de estudio. Inclusive, se ha comprobado que el consumo de *A. cristata* es eficaz para mejorar una condición hiperglucémica, lo que representa un valioso fitoterapéutico para el tratamiento de la diabetes mellitus tipo 2 (Juárez-Reyes *et al.* 2015). En contraste, la población ruderale obtuvo el mayor porcentaje de componentes que dan estructura, soporte y protección física a las plantas: celulosa, lignina y sílice (Tabla 4). De modo que, hojas con gran cantidad de estos elementos sugieren una mayor dureza, pues conforman tanto las paredes celulares como los tricomas, y junto con el bajo contenido de compuestos nitrogenados, representan un sustrato poco nutritivo, menos digestible e indeseable para el consumo humano y para los herbívoros (Damman 1987, Sagers 1992, González *et al.* 2001, Lill & Marquis 2001).

Una comparación del contenido bromatológico de la población arvense fomentada con otras especies, tanto cultivadas como domesticadas, muestra que el aporte nutricional de *A. cristata* como complemento a la dieta humana es importante (Apéndice 2). Los datos obtenidos en este trabajo son similares a los reportados por Casas *et al.* (1994) y mayores a los encontrados por Rendón *et*

*al. (2001)*. Sin embargo, estudios comparativos del valor nutricional de especies con diferentes formas de manejo son escasos, lo cual nos permitiría confirmar el efecto de la selección humana en la diferenciación del contenido nutricional.

En conclusión, nuestros resultados sustentan el papel de la selección humana en la divergencia fenotípica entre poblaciones de *Anoda cristata*. El presente estudio destaca la utilidad de las estimaciones de las correlaciones entre rasgos para predecir la respuesta de la selección artificial a nivel fenotípico y demuestran cómo el manejo influye ecológicamente en las poblaciones de una misma especie. También contribuyen con la detección de cambios correlacionados (v.g., en la fenología, las estrategias para la defensa y las propiedades nutrimentales), ya que las correlaciones parciales permiten el análisis de una correlación entre dos rasgos manteniendo constantes a los demás, por lo que, si dos rasgos se correlacionan, se están considerando los efectos directos y también los indirectos. Todo esto, ayuda a entender el efecto que tiene el cambio en un rasgo blanco de selección con otros rasgos correlacionados y su influencia en los síndromes de domesticación. Así, el efecto de las correlaciones y los síndromes de domesticación observados (*i.e.*, aumento en el tamaño y número de las hojas, menor capacidad de defensa), parecen estar asociados con compromisos de asignación de recursos, a través de las diferentes formas de manejo e intensidades de selección que ejerce la gente sobre las poblaciones de la especie. Asimismo, muestran que las plantas arvenses tienen un rol importante dentro de los agroecosistemas, tanto para las comunidades rurales que las manejan, usan y aprovechan, como para la comunidad científica que puede encontrar en ellas sistemas de estudio ideales para responder y probar teorías en cuanto a adaptaciones locales, genética cuantitativa, heredabilidad, *trade-offs* entre rasgos y adecuación, entre otras muchas interrogantes en la ecología evolutiva de especies sujetas a domesticación.

### Agradecimientos

Los autores agradecemos a Juan Saavedra Díaz por los cuidados ofrecidos a la parcela experimental: renta, preparación, deshierbes y regado; así como por ser el informante clave y por la transmisión de sus conocimientos de La Montaña de Guerrero. A Consuelo Aragón, Lourdes Luna, Mireya Hernández, Anaitzi Rivero, Fermín Díaz, Miguel Sánchez y Asmaveth Solís por su ayuda en el trabajo de campo. A Rubén Pérez Ishiwara, Irma Acosta Calixto y Graciela García por su asesoría en el uso de los medidores

digitales de área. A Lizbeth Cruz López por su asesoría durante el análisis bromatológico. A la UAM Iztapalapa por el apoyo logístico para la realización del proyecto. Los resultados de este trabajo forman parte de la tesis de maestría del primer autor y se agradece al CONACyT por la beca otorgada (28227). Este trabajo fue financiado gracias al apoyo del CONACyT a través del proyecto “Evolución de la defensa en plantas contra enemigos naturales” (81490), a cargo de J. Núñez-Farfán.

### Literatura citada

- Akpanyung E, Udoh A, Akpan E. 1995. Chemical composition of the edible leaves of *Pterocarpus mildbraedii*. *Plant Foods for Human Nutrition* **48**: 209-215. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01088442>
- Alonso-Blanco C, Mendez-Vigo B, Koornneef M. 2005. From phenotypic to molecular polymorphisms involved in naturally occurring variation of plant development. *International Journal of Developmental Biology* **49**: 717-732. DOI: <https://doi.org/10.1387/ijdb.051994ca>
- Alvarez AE. 2007. *Resistance mechanisms of Solanum species to Myzus persicae*. PhD Thesis. Wageningen University.
- Armbuster WS, Pélabon C, Bolstad GH, Hansen TF. 2014. Integrated phenotypes: understanding trait co-variation in plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **369**: 20130245. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0245>
- Bernal-Ramírez LA, Bravo-Avilez D, Fornoni J, Valverde PL, Rendón B. 2011. Variación morfológica en *Anoda cristata* en La Montaña de Guerrero. In: Mera LM, Castro D, Bye R, comp. *Especies Vegetales Poco Valoradas: Una Alternativa para la Seguridad Alimentaria*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 115-124. ISBN: 978-6-07022-589-5
- Blancas J, Casas A, Lira R, Caballero J. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Economic Botany* **63**: 375-387. DOI: <http://doi.org/10.1007/s12231-009-9095-2>
- Blancas J, Casas A, Rangel-Landa S, Moreno-Calles A, Torres I, Pérez-Negrón E, Solís L, Delgado-Lemus A, Parra F, Arellanes Y, Caballero J, Cortés L, Lira R, Dávila P. 2010. Plant management in the Tehuacan-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* **64**: 287-302. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12231-010-9133-0>
- Blanckaert I. 2007. *Etnobotánica, ecología y posibles*

- procesos de domesticación de malezas útiles en diferentes agroecosistemas en Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México.* PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bourges H, Morales J, Camacho ME, Escobedo G. 1996. *Tablas de composición de alimentos.* México D.F. Isntituto Nacional de la Nutrición Salvador Zubirán. ISBN: 968-6499-29-6
- Bretting PK. 1986. Changes in fruit shape in *Proboscidea parviflora* ssp. *parviflora* (Martyniaceae) with domestication. *Economic Botany* **40**: 170-176. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02859139>
- Burgess KS, Etterson JR, Galloway LF. 2007. Artificial selection shifts flowering phenology and other correlated traits in an autotetraploid herb. *Heredity* **99**: 641-648. DOI: <http://doi.org/10.1038/sj.hdy.6801043>
- Burke J, Tang S, Knapp S, Rieseberg L. 2002. Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* **161**: 1257-1267.
- Bye R. 1998. La intervención del hombre en la diversificación de las plantas en México. In: Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J, comp. *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* México D. F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 689-713. ISBN: 968-366-5888
- Casas A, Caballero J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* **40**: 36-45.
- Casas A, Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* **50**: 167-181. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02861449>
- Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A. 2007. *In situ Management and Domestication of Plants in Mesoamerica.* *Annals of Botany* **100**: 1101-1115. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm126>
- Casas A, Vázquez MC, Viveros JL, Caballero J. 1996. Plant management among the Nahua and the Mixtec from the Balsas River Basin: an ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology* **24**: 455-478. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02168862>
- Casas A, Viveros JL, Caballero J. 1994. *Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en la Montaña de Guerreo.* México: Instituto Nacional Indigenista-Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. ISBN: 9682964210
- Colunga-García Marín P. 1998. Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**: 109-128. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscli.1555>
- Conner JK. 2003. Artificial selection: a powerful tool for ecologists. *Ecology* **84**: 1650-1660. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1650:ASAPTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[1650:ASAPTF]2.0.CO;2)
- Damman H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* **68**: 88-97. DOI: <https://doi.org/10.2307/1938808>
- Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life.* London: John Murray.
- De Villemereuil P, Gaggiotti OE, Mouterde M, Till-Bottraud I. 2016. Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities. *Heredity* **116**: 249-254. DOI: <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.93>
- Díaz-Guillén F. 2009. Variación en las defensas contra enemigos naturales entre poblaciones rurales y arvenses de la maleza anual *Anoda cristata* (Malvaceae). MSc. Thesis, Universidad Autónoma Metropolitana.
- Fornoni J, Núñez-Farfán J, Valverde PL, Rausher M. 2004a. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* **58**: 1685-1695. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00454.x>
- Fornoni J, Valverde PL, Núñez-Farfán J. 2004b. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* **58**: 1696-1704. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb00455.x>
- Fortes D, Herrera RS, González S. 2004. Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* **38**: 111-119.
- Futuyma D. 2005. *Evolution.* Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. ISBN: 0-87893-187-2.
- Gepts P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. In: Janick J, ed. *Plant Breeding Reviews Volume 24. Part 2: Long-term Selection: Crops, Animal, and Bacteria.* Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, pp. 1-44. ISBN: 0-471-46892-4.
- Gepts P, Papa R. 2002. *Evolution during domestication.* Encyclopedia of life sciences, London Nature Publishing Group, pp 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1038/npg.els.0003071>
- González W, Gianoli E, Niemeyer H. 2001. Plant quality vs. risk of parasitism: within-plant distribution and performance of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum mai-*

- dis. Agricultural and Forest Entomology* **3**: 29-33. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2001.00084.x>
- González-Insuasti M, Caballero J. 2007. Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology* **35**: 303-314. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10745-006-9063-8>
- Harlan JR. 1975. *Crops and Man*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy-Crop Science Society of America. ISBN: 978-089-1181071
- Heiser C. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* **37**: 77-88. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00037227>
- Hermanutz L, Weaver S. 1996. Agroecotypes or phenotypic plasticity? comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia* **105**: 271-280. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00328557>
- Hickman J. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (Polygonaceae). *Journal of Ecology* **63**: 689-701. DOI: <https://doi.org/10.2307/2258745>
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía] 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Guerrero. [http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/12/12029.pdf](http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/12/12029.pdf) (accessed October 30, 2020).
- Juárez-Reyes K, Brindis F, Medina-Campos ON, Pedraza-Chaverri J, Bye R, Linares E, Mata R. 2015. Hypoglycemic, antihyperglycemic, and antioxidant effect of the edible plant *Anoda cristata*. *Journal of Ethnopharmacology* **161**: 36-45. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jep.2014.11.052>
- Kariñho-Betancourt E, Núñez-Farfán J. 2015. Evolution of resistance and tolerance to herbivores: testing the trade-off hypothesis. *PeerJ* **3**: e798. DOI: <http://doi.org/10.7717/peerj.789>
- Klingenberg CP. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**: 115-32. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110054>
- Kluyver TA, Jones G, Pujol B, Bennett C, Mockford E, Charles M, Rees M, Osborne CP. 2017. Unconscious selection drive seed enlargement in vegetable crops. *Evolution Letters* **1-2**: 64-72. DOI: <https://doi.org/10.1002/evl3.6>
- Leiss K, Müller-Schärer H. 2001. Adaptation of *Senecio vulgaris* (Asteraceae) to ruderal and agricultural habitats. *American Journal of Botany* **88**: 1593-1599. DOI: <https://doi.org/10.2307/3558403>
- Li B, Watkinson A. 2000. Competition along a nutrient gradient: A case study with *Daucus carota* and *Chenopodium album*. *Ecological Research* **15**: 293-306. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2000.00349.x>
- Lill J, Marquis R. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* **126**: 418-428. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420000557>
- Lush W, Evans T. 1981. The domestication and improvement of cowpeas (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Euphytica* **30**: 579-587. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00038783>
- Mapes C, Basurto F, Bye R. 1997. Ethnobotany of quintonil: knowledge, use and management of edible greens *Amaranthus* spp. (Amaranthaceae) in the Sierra Norte de Puebla, Mexico. *Economic Botany* **51**: 293-306. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02862099>
- Mapes C, Basurto F, Caballero J, Bye R. 1998. Tendencias evolutivas en amaranto (*Amaranthus* spp.) bajo selección humana en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **62**: 91-107. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1554>
- Mapes C, Caballero J, Espatia E, Bye R. 1996. Morphophysiological variation in some Mexican species of vegetable *Amaranthus*: evolutionary tendencies under domestication. *Genetics Resources and Crop Evolution* **43**: 283-290. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00123280>
- Massei G, Hartley S. 2000. Disarmed by domestication? Induced responses to browsing in wild and cultivated olive. *Oecologia* **122**: 225-231. DOI: <https://doi.org/10.1007/PL00008850>
- Mauricio R. 2001. Mapping quantitative trait loci in plants: uses and caveats for evolutionary biology. *Nature Reviews Genetics* **2**: 370-381. DOI: <https://doi.org/10.1038/35072085>
- Medel R, Bottó-Mahan C, Smith-Ramírez C, Méndez M, Ossa C, Caputo L, González W. 2002. Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix*-cactáceas en Chile semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural* **75**: 127-140. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-078X2002000100012>
- Messina FJ, Durham SL, Richards JH, McArthur ED. 2002. Trade-off between plant growth and defence? A comparison of sagebrush populations. *Oecologia* **131**: 43-51. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-001-0859-3>
- Mohamed A, Hussein A. 1994. Chemical composition of purslane (*Portulaca oleracea*). *Plant Foods for Hu-*

- man Nutrition* **45**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf01091224>
- Mondolot L, Marlas A, Barbeau D, Gargadennec A, Pujol B, McKey D. 2008. Domestication and defence: Foliar tannins and C/N ratios in cassava and close wild relatives. *Acta Oecologica* **34**: 147-154. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.009>
- Murren CJ. 2002. Phenotypic integration in plants. *Plant Species Biology* **17**: 89-99. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2002.00079.x>
- Nuismier SL, Gandon S. 2008. Moving beyond Common-Garden and Transplant Designs: Insight into the Local Adaptation in Species Interactions. *The American Naturalist* **171**: 658-668. DOI: <https://doi.org/10.1086/587077>
- Núñez-Farfán J, Fornoni J, Valverde PL. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**: 541-566. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095822>
- Odhav B, Beekrum S, Akula U, Baijnath H. 2007. Preliminary assessment of nutritional value of traditional leafy vegetables in KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Food Composition and Analysis* **20**: 430-435. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2006.04.015>
- Ortiz F, Stoner K, Pérez-Negrón E, Casas A. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Environments* **74**: 897-904. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.01.009>
- Parra F, Casas A, Peñaloza-Ramírez J, Cortés-Palomec A, Rocha-Ramírez V, González-Rodríguez A. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany* **106**: 483-496. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq143>
- Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney HA, Rundel PW. 1989. *Plant physiological ecology*. New York: Chapman and Hall. ISBN: 9780412232305
- Pickersgill B. 2007. Domestication of Plants in the Americas: Insights from Mendelian and Molecular Genetics. *Annals of Botany* **100**: 925-940. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm193>
- Pigliucci M, Preston K. 2004. *Phenotypic integration. Studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. New York: Oxford University Press. ISBN: 978-0195160437
- Purugganan MD, Fuller DQ. 2009. The nature of selection during plant domestication. *Nature* **457**: 843-848. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature07895>
- Rendón B. 2000. *Diferenciación genética e interacción genotipo ambiente en Anoda cristata: su importancia en el contexto de la domesticación incipiente*. PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rendón B, Bye R, Núñez-Farfán J. 2001. Ethnobotany of *Anoda cristata* (L.) Schl. (Malvaceae) in central Mexico: uses, management and population differentiation in the community of Santiago Mamalhuzuca, Ozumba, State of Mexico. *Economic Botany* **55**: 545-554. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02871717>
- Rendón B, Núñez-Farfán J. 1998. Genética evolutiva del proceso de domesticación en plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **63**: 131-151. DOI: <https://doi.org/10.17129/botscl.1573>
- Rendón B, Núñez-Farfán J. 2001. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecology* **156**: 205-213. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1012657730991>
- Restif O, Koella J. 2004. Concurrent evolution of resistance and tolerance to pathogens. *The American Naturalist* **164**: 90-102. DOI: <https://doi.org/10.1086/423713>
- Rindos D, Aschmann H, Bellwood P, Ceci L, Cohen MN, Hutchinson J, Santley RS, Shaffer JG, Shaw T. 1980. Symbiosis, instability, and the origins and spread of agriculture: A New Model. *Current Anthropology* **21**: 751-772. DOI: <https://doi.org/10.1086/202569>
- Rindos D. 1984. *The Origins of Agriculture: an evolutionary perspective*. Orlando, Florida: Academic Press. ISBN: 978-0125892810
- Rosenthal JP, Dirzo R. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* **11**: 337-355. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1018420504439>
- Ross-Ibarra J, Morrell P, Gaut B. 2007. Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**: 8641-8648. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0700643104>
- Rzedowski GC, Rzedowski J. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología AC-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. ISBN: 970-9000-17-9
- Sagers C. 1992. Manipulation of host plant quality: her-

- bivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology* **6**: 741-743. DOI: <https://doi.org/10.2307/2389971>
- Sánchez-Peña P, Oyama K, Núñez-Farfán J, Fornoni J, Hernández-Verdugo S, Márquez-Guzmán J, Garzón-Tiznado JA. 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) spooner G.J. Anderson et R.K. Jansen in Northwestern Mexico. *Genetics Resources and Crop Evolution* **53**: 711-719. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-004-3943-9>
- Schwanitz F. 1966. *The origin of cultivated plants*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. ISBN: 978-0674644250.
- Sena L, Vanderjagt D, Rivera C, Tsin A, Muhamadu I, Millson M, Pastuszyn A, Glew R. 1998. Analysis of nutritional components of eight famine foods of the Republic of Niger. *Plant Foods for Human Nutrition* **52**:17-30. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1008010009170>
- Sepúlveda-Jiménez G, Porta-Ducoing H, Rocha-Sosa M. 2003. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa en plantas. *Revista Mexicana de Fitopatología* **21**: 355-363.
- Stevens M, Kruger E, Lindroth R. 2008. Variation in tolerance to herbivory is mediated by differences in biomass allocation in aspen. *Functional Ecology* **22**: 40-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01356.x>
- Stevens M, Waller D, Lindroth R. 2007. Resistance and tolerance in *Populus tremuloides*: genetic variation, costs, and environmental dependency. *Evolutionary Ecology* **21**: 829-847. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10682-006-9154-4>
- Tejada I. 1992. *Control de calidad y análisis de alimentos para animales*. México D. F.: Sistema de educación continua en producción animal A.C.
- Turcotte MM, Turley NE, Johnson MTJ. 2014. The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist* **204**: 671-681. DOI: <http://doi.org/10.1111/nph.12935>
- Valverde PL. 2001. Dinámica evolutiva de la resistencia a insectos herbívoros en *Datura stramonium*. PhD Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valverde PL, Fornoni J, Núñez-Farfán J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* **14**: 424-432. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00295.x>
- Valverde PL, Fornoni J, Núñez-Farfán J. 2003. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: equal plant fitness benefits of growth and resistance against herbivory. *Journal of Evolutionary Biology* **16**: 127-137. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00482.x>
- Vázquez RMC. 1991. Tendencias en el proceso de domesticación del pálaloquelite (*Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. subsp. *macrocephalum* (DC.) R. R. Johnson. ASTERACEAE). MSc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Velázquez-Ibarra AM, Covarrubias-Prieto J, Ramírez-Pimentel JG, Aguirre-Mancilla CL, Iturriaga G, Raya-Pérez JC. 2016. Calidad nutrimental de quelites mexicanos. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria* **4**: 1-9.
- Vivianco J, Cosio E, Loyola-Vargas V, Flores H. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia* **68**-75.
- Vogel S. 1996. Christian Konrad Sprengel's Theory of the Flower: The Cradle of Floral Ecology. In: Lloyd D, Barrett S, eds. *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. New York: Chapman and Hall, pp. 44-62. ISBN: 978-1-4613-1165-2
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 207-215. DOI: <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00083>
- Zar JH. 1999. *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, New Jersey: Prentice Hall.

**Editor de sección:** Enrique Jurado

**Contribución de autores:** LABR, realizó el trabajo de campo y redactó el manuscrito bajo la supervisión de BRA; DBA, colaboró en el trabajo de campo y en la revisión del manuscrito final; JF y PLV, asesoraron y diseñaron el experimento de jardín común, así como la medición de los rasgos biológicos y los análisis estadísticos; BRA, dirigió y asesoró todo el proyecto, colaboró en el trabajo de campo y en la revisión del manuscrito final.

**Apéndice 1.** Coeficientes de correlación de Pearson de los rasgos blanco de selección artificial con los rasgos correlacionados. Se muestran los coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) y el nivel de significancia ( $P$ ) entre los rasgos biológicos fenotípicos a nivel de especie y para cada una de las poblaciones de la matriz de correlación fenotípica ( $N = 60$ ). En negritas se señalan los resultados significativos y el asterisco (\*) indica las correlaciones exclusivas para cada población. En la segunda parte de la tabla, se presentan los coeficientes de correlación de otros rasgos morfológicos correlacionados.

Rasgos blanco de selección artificial	Rasgos correlacionados	<i>Anoda cristata</i>		Ruderal		Arvense agreste		Arvense fomentada	
		<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Área foliar	Adecuación relativa	-0.206	0.114	-0.097	0.685	0.040	0.866	<b>-0.461*</b>	<b>0.041*</b>
Área foliar	Biomasa aérea	<b>0.262</b>	<b>0.043</b>	0.430	0.058	0.122	0.607	0.000	0.999
Área foliar	Biomasa radicular	<b>0.261</b>	<b>0.044</b>	0.159	0.502	0.235	0.319	-0.209	0.376
Área foliar	Densidad de tricomas	<b>-0.563</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.857</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.039	0.870	<b>-0.508</b>	<b>0.022</b>
<b>Área foliar</b>	<b>Herbivoría</b>	<b>0.700</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.446</b>	<b>0.049</b>	<b>0.524</b>	<b>0.018</b>	<b>0.642</b>	<b>0.002</b>
Área foliar	Número de botones	<b>-0.554</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.344	0.137	-0.142	0.550	<b>-0.713</b>	<b>&lt;0.001</b>
Área foliar	Número de flores	<b>-0.441</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.030	0.901	-0.289	0.217	-0.382	0.097
Área foliar	Número de frutos	-0.198	0.129	-0.116	0.627	0.081	0.735	<b>-0.494*</b>	<b>0.027*</b>
Área foliar	Resistencia	<b>-0.490</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.332	0.153	0.063	0.792	-0.401	0.080
Área foliar	Tamaño de la flor	<b>0.488</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.030	0.902	-0.288	0.218	-0.157	0.510
Área foliar	Tamaño de la semilla	<b>-0.514</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.153	0.520	-0.021	0.931	-0.076	0.749
Densidad de tricomas	Altura	<b>0.412</b>	<b>0.001</b>	0.036	0.880	0.402	0.079	<b>0.478</b>	<b>0.033</b>
Densidad de tricomas	Herbivoría	<b>-0.587</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.494</b>	<b>0.027</b>	-0.137	0.564	<b>-0.541</b>	<b>0.014</b>
Densidad de tricomas	Número de botones	<b>0.355</b>	<b>0.005</b>	0.148	0.534	-0.118	0.619	0.391	0.089
Densidad de tricomas	Número de flores	<b>0.349</b>	<b>0.006</b>	0.052	0.828	0.070	0.769	0.443	0.050
Densidad de tricomas	Resistencia	<b>0.537</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.415	0.069	0.155	0.515	<b>0.462</b>	<b>0.040</b>
Densidad de tricomas	Tamaño de la flor	<b>-0.418</b>	<b>0.001</b>	0.089	0.710	0.299	0.200	0.105	0.659
Densidad de tricomas	Tamaño de la semilla	<b>0.399</b>	<b>0.002</b>	-0.140	0.557	-0.054	0.820	-0.189	0.425
Número de hojas	Adecuación relativa	<b>0.318</b>	<b>0.013</b>	<b>0.596</b>	<b>0.006</b>	<b>0.713</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.286	0.221
Número de hojas	Altura	0.021	0.871	0.439	0.053	<b>0.643*</b>	<b>0.002*</b>	-0.246	0.296
<b>Número de hojas</b>	<b>Biomasa aérea</b>	<b>0.762</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.842</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.826</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.775</b>	<b>&lt;0.001</b>
Número de hojas	Biomasa radicular	<b>0.396</b>	<b>0.002</b>	<b>0.476</b>	<b>0.034</b>	<b>0.503</b>	<b>0.024</b>	-0.032	0.894
Número de hojas	Herbivoría	<b>0.300</b>	<b>0.020</b>	0.133	0.577	-0.273	0.244	-0.173	-0.032
Número de hojas	Número de botones	-0.017	0.900	<b>0.505</b>	<b>0.023</b>	<b>0.659</b>	<b>0.002</b>	0.165	0.486
Número de hojas	Número de flores	0.119	0.366	<b>0.736</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.763</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.012	0.959
Número de hojas	Número de frutos	0.103	0.434	<b>0.589*</b>	<b>0.006*</b>	0.382	0.097	0.355	0.124
Número de hojas	Resistencia	<b>-0.273</b>	<b>0.035</b>	-0.156	0.512	0.166	0.485	0.156	0.512
Número de hojas	Tamaño de la flor	<b>0.476</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.240	0.309	0.051	0.831	-0.129	0.589
Número de hojas	Tamaño de la semilla	<b>-0.408</b>	<b>0.001</b>	-0.350	0.130	0.329	0.156	0.295	0.208

Otros rasgos correlacionados sin selección artificial									
$X_1$	$X_2$	<i>Anoda cristata</i>		Ruderal		Arvense agreste		Arvense fomentada	
		<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Altura	Adecuación relativa	<b>0.479</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.617</b>	<b>0.004</b>	<b>0.576</b>	<b>0.008</b>	0.213	0.367
Altura	Biomasa aérea	<b>0.257</b>	<b>0.048</b>	0.330	0.155	<b>0.749</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.264	0.260
Altura	Biomasa radicular	<b>0.321</b>	<b>0.012</b>	0.068	0.776	<b>0.612</b>	<b>0.004</b>	<b>0.477</b>	<b>0.034</b>
Altura	Número de botones	<b>0.511</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.218	0.356	<b>0.524</b>	<b>0.018</b>	0.417	0.067
Altura	Número de flores	<b>0.599</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.475</b>	<b>0.035</b>	<b>0.643</b>	<b>0.002</b>	0.441	0.051

Rasgos seleccionados y correlacionados en *Anoda cristata*

Otros rasgos correlacionados sin selección artificial									
<i>X<sub>1</sub></i>	<i>X<sub>2</sub></i>	<i>Anoda cristata</i>		Ruderal		Arvense agreste		Arvense fomentada	
		<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Altura	Número de frutos	<b>0.319</b>	<b>0.013</b>	<b>0.582</b>	<b>0.007</b>	<b>0.545</b>	<b>0.013</b>	0.355	0.603
Biomasa aérea	Adecuación relativa	<b>0.473</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.433	0.056	<b>0.652</b>	<b>0.002</b>	0.421	0.064
Biomasa aérea	Biomasa radicular	<b>0.494</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.638</b>	<b>0.002</b>	<b>0.732</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.024	0.920
Biomasa aérea	Número de botones	0.170	0.193	0.300	0.199	<b>0.562*</b>	<b>0.010*</b>	0.084	0.725
Biomasa aérea	Número de flores	<b>0.354</b>	<b>0.005</b>	<b>0.606</b>	<b>0.005</b>	<b>0.638</b>	<b>0.002</b>	0.075	0.753
Biomasa aérea	Número de frutos	0.176	0.179	0.438	0.053	0.349	0.131	<b>0.487</b>	<b>0.029</b>
Biomasa aérea	Tamaño de la semilla	-0.161	0.219	-0.204	0.388	0.160	0.501	<b>0.615*</b>	<b>0.004*</b>
Biomasa radicular	Adecuación relativa	0.234	0.072	<b>0.459</b>	<b>0.042</b>	<b>0.551</b>	<b>0.012</b>	0.331	0.155
Biomasa radicular	Número de frutos	-0.053	0.687	<b>0.509*</b>	<b>0.022*</b>	0.362	0.117	0.223	0.346
Herbivoría	Adecuación relativa	<b>-0.319</b>	<b>0.013</b>	-0.227	0.335	-0.072	0.762	<b>-0.490</b>	<b>0.028</b>
Herbivoría	Número de botones	<b>-0.585</b>	<b>&lt;0.001</b>	-0.099	0.678	-0.091	0.704	<b>-0.557</b>	<b>0.011</b>
Herbivoría	Número de flores	<b>-0.500</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.233	0.322	-0.367	0.111	<b>-0.481</b>	<b>0.032</b>
Herbivoría	Número de frutos	<b>-0.332</b>	<b>0.010</b>	-0.208	0.379	-0.127	0.592	<b>-0.556</b>	<b>0.011</b>
Número de botones	Adecuación relativa	<b>0.591</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.185	0.435	<b>0.644</b>	<b>0.002</b>	<b>0.639</b>	<b>0.002</b>
<b>Número de botones</b>	<b>Número de flores</b>	<b>0.827</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.550</b>	<b>0.012</b>	<b>0.859</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.748</b>	<b>&lt;0.001</b>
Número de botones	Número de frutos	<b>0.389</b>	<b>0.002</b>	0.227	0.336	0.276	0.239	<b>0.583</b>	<b>0.007</b>
Número de flores	Adecuación relativa	<b>0.675</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.424	0.062	<b>0.736</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.532</b>	<b>0.016</b>
Número de flores	Número de frutos	<b>0.389</b>	<b>0.002</b>	0.369	0.109	0.426	0.061	<b>0.489</b>	<b>0.029</b>
<b>Número de frutos</b>	<b>Adecuación relativa</b>	<b>0.728</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.971</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.776</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.954</b>	<b>&lt;0.001</b>
Número de frutos	Tamaño de la semilla	<b>0.385</b>	<b>0.002</b>	-0.384	0.095	0.036	0.880	<b>0.545</b>	<b>0.013</b>
<b>Resistencia</b>	<b>Herbivoría</b>	<b>-0.949</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.975</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.808</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>-0.948</b>	<b>&lt;0.001</b>
Tamaño de la semilla	Adecuación relativa	<b>0.268</b>	<b>0.038</b>	-0.438	0.053	0.198	0.402	<b>0.549</b>	<b>0.012</b>
TRI	Número de botones	0.018	0.889	<b>0.671*</b>	<b>0.001*</b>	-0.111	0.642	0.261	0.267
TRI	Número de flores	-0.039	0.765	<b>0.47*2</b>	<b>0.036*</b>	-0.150	0.527	0.264	0.261

**Apéndice 2.** Comparación del contenido nutricional de algunos quelites y hortalizas. Se muestra una comparación del porcentaje de compuestos nutricionales en las hojas de diferentes especies con aporte a la dieta.

Especie	Proteína	Fibra	Cenizas	Grasa	Carbohidratos	Referencia
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schleidl.	<b>28.32</b>	<b>9.26</b>	<b>16.42</b>	<b>4.34</b>	<b>4.92</b>	Este trabajo
<i>Allium cepa</i> L.	1.87	1	1.2	—	—	<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	31.9	9.80	15.1	3.7	—	<a href="#">Akpanyung <i>et al.</i> 1995</a>
<i>A. dubius</i> Mart. ex Thell.	4	2.87	3.42	0.2	7.86	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>A. viridis</i> L.	24	—	—	9	—	<a href="#">Sena <i>et al.</i> 1998</a>
<i>A. hybridus</i> L.	27.03	11.4	17.20	4.8	51	<a href="#">Akpanyung <i>et al.</i> 1995</a>
<i>A. cristata</i>	30.94	9.12	12.97	5.8	—	<a href="#">Casas <i>et al.</i> 1994</a>
<i>A. cristata</i>	4.1	1.1	2.5	—	—	<a href="#">Rendón <i>et al.</i> 2001</a>
<i>Beta vulgaris</i> L.	3.25	0.9	—	—	—	<a href="#">Vázquez 1991</a>
<i>Bidens pilosa</i> L.	5	2.92	2.82	0.6	3.72	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>Calandrinia micrantha</i> Schleidl.	25.9	16.8	—	—	—	<a href="#">Velázquez-Ibarra <i>et al.</i> 2016</a>
<i>Chenopodium album</i> L.	5	1.92	2.94	0.8	8.34	<a href="#">Odhav <i>et al.</i>, 2007</a>
<i>C. berlandieri</i> Moq.	4.80	1	3.7	—	—	<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>Cynanchum jaliscanum</i> (Vail) Woodson	22.45	11.98	12.11	7.83	—	<a href="#">Casas <i>et al.</i> 1994</a>
<i>Crotalaria longirostrata</i> Hook. & Arn.	5.75	2.72	—	—	—	<a href="#">Vázquez 1991</a>
<i>Euphorbia graminea</i> Jacq.	20.97	15.14	14.29	5.72	—	<a href="#">Casas <i>et al.</i> 1994</a>
<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.	22.8	—	—	15	—	<a href="#">Sena <i>et al.</i> 1998</a>
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	18.2	14	—	—	—	<a href="#">Velázquez-Ibarra <i>et al.</i> 2016</a>
<i>Lactuca sativa</i> L.	1.3	0.57	—	—	—	<a href="#">Vázquez 1991</a>
<i>Malva parviflora</i> L.	5.37	0.88	2	—	—	<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>M. neglecta</i> Wallr.	15.01	20	—	—	—	<a href="#">Velázquez-Ibarra <i>et al.</i> 2016</a>
<i>Melothria pringlei</i> (S. Watson) Mart. Crov.	18.6	9.62	13.17	3.31	—	<a href="#">Casas <i>et al.</i> 1994</a>
<i>Momordica balsamina</i> L.	5	2.75	2.07	0.5	6.82	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	21.15	15	—	—	—	<a href="#">Velázquez-Ibarra <i>et al.</i> 2016</a>
<i>Physalis viscosa</i> L.	6	1.97	2.25	0.8	9.81	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>Porophyllum ruderale</i> subsp.	1.8	—	—	—	—	<a href="#">Vázquez 1991</a>
<i>macrocephalum</i> (DC.) R.R. Johnson						
<i>Portulaca oleracea</i> L.	44.35	2.4	18.98	—	—	<a href="#">Mohamed &amp; Hussein 1994</a>
						<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>Pterocarpus mildbraedii</i> Harms.	25.84	7.56	6.44	5.23	54.92	<a href="#">Akpanyung <i>et al.</i> 1995</a>
<i>Rumex crispus</i> L.	1.9	0.9	1.2	—	—	<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link.	7	2.58	4.23	2.2	9.37	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>Solanum nodiflorum</i> Jacq.	3	2.42	2.24	0.6	9.03	<a href="#">Odhav <i>et al.</i> 2007</a>
<i>Spinacia oleracea</i> L.	2.12	0.45	1.6	—	—	<a href="#">Bourges <i>et al.</i> 1996</a>
<i>Taraxacum officinale</i> F. H. Wigg.	14.3	0.29	—	—	—	<a href="#">Velázquez-Ibarra <i>et al.</i> 2016</a>