



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

*El papel de la plasticidad fenotípica en la dinámica y el desempeño
de los policultivos anuales*

T E S I S

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

PRESENTA:

Luis Guillermo García Jácome

TUTORA:

Dra. Mariana Benítez Keinrad

Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Julieta A. Rosell García

Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla

Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

*El papel de la plasticidad fenotípica en la dinámica y el desempeño
de los policultivos anuales*

T E S I S

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

PRESENTA:

Luis Guillermo García Jácome

TUTORA:

Dra. Mariana Benítez Keinrad

Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Julieta A. Rosell García

Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Instituto de Ecología, UNAM

Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla

Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Ciencias y Humanidades, UNAM

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE, 2023

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/ IE /0890/2023
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que el Comité Académico, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día **11 de septiembre de 2023**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de (**Ecología**) del estudiante **GARCÍA JÁCOME LUIS GUILLERMO** con número de cuenta **312666918** con la tesis titulada: "**EL PAPEL DE LA PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN LA DINÁMICA Y EL DESEMPEÑO DE LOS POLICULTIVOS ANUALES**", bajo la dirección de la **DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD**, Tutor Principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Vocal: DR. ÉRICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
Vocal: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO
Vocal: DR. CARLOS ARTURO ESPINOSA SOTO
Secretario: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de noviembre de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/ERR/EARR/err



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Laboratorio La Parcela por las becas otorgadas para realizar los estudios de maestría.

Al Laboratorio La Parcela por el apoyo para asistir al VIII Congreso Mexicano de Ecología en Oaxaca.

A la Dra. Mariana Benítez Keinrad por la dirección de este trabajo, y a los miembros del Comité Tutor, la Dra. Julieta A. Rosell García y el Dr. Lev Orlando Jardón Barbolla por el apoyo y las valiosas aportaciones al trabajo.

Agradecimientos personales

A los miembros del jurado, la Dra. Karina Boege Paré, el Dr. Érick de la Barrera Montpellier, la Dra. Ana Laura Wegier Briuolo, el Dr. Carlos Arturo Espinosa Soto y la Dra. Julieta A. Rosell García, por los comentarios y aportaciones al trabajo.

A todxs en el laboratorio de La Parcela por todo su apoyo y por ser tan chidxs: Aimé, Alo, Cecilia, Celic, César, Cris, Diana, Emilio, Ilse, Jonno, Karla, Luis B, Mariana, Nat y Vero.

A mi familia: mamá, papá, Ana, Cai, Andrés, Pap y Chachito.

Índice general

| | |
|--|------------|
| Índice general | VII |
| Índice de cuadros | IX |
| Índice de figuras | XI |
| Resumen | 1 |
| Abstract | 3 |
| 1 Introducción | 5 |
| 1.1. Los policultivos como un medio para la intensificación ecológica | 5 |
| 1.2. El papel de la variación en la dinámica y desempeño de los policultivos | 5 |
| 1.3. Papel de la plasticidad fenotípica en los ecosistemas | 7 |
| 1.4. Papel de la plasticidad fenotípica en los agroecosistemas | 7 |
| 1.5. Objetivos y motivaciones | 8 |
| 1.6. Organización del texto | 8 |
| 2 Inducción de la plasticidad | 11 |
| 2.1. Ecología del desarrollo | 11 |
| 2.2. Plasticidad fenotípica | 12 |
| 2.2.1. Plasticidad fenotípica en la evolución en ambientes heterogéneos | 13 |
| 2.2.2. Plasticidad adaptativa y respuestas inevitables del desarrollo | 15 |
| 2.3. Sistemas de estímulo y respuesta | 16 |
| 2.4. Ejemplos de sistemas de estímulo y respuesta en plantas cultivadas | 18 |
| 2.4.1. Defensas ante la herbivoría | 19 |
| 2.4.2. Evitación de la sombra | 23 |
| 2.4.3. Respuestas a la disponibilidad y distribución de nutrientes | 26 |
| 3 Efectos de la plasticidad | 29 |
| 3.1. Ecología, rasgos funcionales y agroecología | 29 |
| 3.2. Desempeño de los policultivos | 31 |
| 3.2.1. Diversidad de policultivos | 31 |
| 3.2.2. Indicadores de desempeño de los policultivos | 32 |
| 3.2.3. Mecanismos de desempeño en los policultivos | 39 |
| 3.3. Modelo para interpretar el papel de la plasticidad fenotípica | 42 |

| | | |
|----------|---|-----------|
| 3.3.1. | ¿Cómo la plasticidad fenotípica afecta las interacciones? | 42 |
| 3.3.2. | ¿Cómo la plasticidad fenotípica afecta el desempeño? | 45 |
| 3.4. | Efectos de la plasticidad fenotípica en la dinámica y desempeño de los policultivos | 47 |
| 3.4.1. | Plasticidad en la captura de luz | 49 |
| 3.4.2. | Plasticidad en la captura de recursos del suelo | 55 |
| 3.4.3. | Plasticidad en la movilización de recursos | 62 |
| 3.4.4. | Plasticidad en la fijación de N | 63 |
| 3.4.5. | Plasticidad en la interacción con la microbiota del suelo | 64 |
| 3.4.6. | Plasticidad en las defensas ante la herbivoría | 66 |
| 4 | Perspectivas y Conclusiones | 69 |
| 4.1. | Perspectivas | 69 |
| 4.2. | Conclusiones | 75 |
| | Referencias | 77 |
| | Anexo | 97 |

Índice de cuadros

| | |
|---|----|
| 2.1. Conceptos utilizados para caracterizar a las respuestas plásticas | 14 |
| 2.2. Estímulos y mecanismos de señalización en tres respuestas plásticas adaptativas en plantas | 20 |
| A1. Estudios de caso revisados | 98 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| 1.1. Plasticidad fenotípica, dinámica y desempeño de los agroecosistemas | 10 |
| 2.1. Sistemas de estímulo y respuesta | 18 |
| 3.1. Relación entre ecología de comunidades, ecología de funciones ecosistémicas y agroecología | 31 |
| 3.2. Representación gráfica del LER | 35 |
| 3.3. Integración del LER y los efectos de biodiversidad | 38 |
| 3.4. Efecto de la plasticidad fenotípica en las interacciones planta-planta | 46 |
| 3.5. Efecto de la plasticidad y de la estructura en el desempeño de los policultivos | 48 |
| 3.6. Rasgos funcionales, funciones de la planta, mecanismos de desempeño y funciones agroecosistémicas | 50 |
| 3.7. La plasticidad fenotípica permite aprovechar mejor la partición temporal en la captura de luz | 52 |
| 3.8. Las respuestas de evitación de la sombra son insuficientes para compensar la reducción de luz | 54 |
| 3.9. La plasticidad fenotípica permite aprovechar mejor la partición espacial en la captura de nutrientes | 57 |
| 3.10. La plasticidad fenotípica incrementa la captacidad competitiva en la captura de nutrientes | 58 |
| 3.11. La plasticidad fenotípica permite aprovechar mejor la partición temporal en la captura de nutrientes | 59 |
| 3.12. La plasticidad en la producción de exudados incrementa la movilización de fósforo | 63 |
| 3.13. La plasticidad en la fijación de N puede incrementar la partición de recursos y los efectos de facilitación | 65 |
| 3.14. La plasticidad en la producción defensas directas e indirectas puede reducir los efectos de la herbivoría | 67 |

Resumen

Ante los retos que enfrentan nuestros sistemas agroalimentarios, basados fuertemente en el monocultivo y el uso intensivo de insumos externos, existe la necesidad de adoptar prácticas agrícolas más sostenibles. Los policultivos son una forma de intensificación ecológica que ha demostrado tener múltiples beneficios con respecto a los monocultivos. Estos beneficios generalmente se entienden como resultado de la variación interespecífica de rasgos funcionales. Sin embargo, la variación intraespecífica, particularmente aquella mediada por la plasticidad fenotípica, también puede afectar la diversidad de rasgos funcionales. El objetivo de este trabajo fue caracterizar la diversidad de respuestas plásticas que se dan en los policultivos y entender sus efectos sobre la dinámica ecológica y el desempeño agrícola. Para ello se realizó una revisión bibliográfica y se desarrolló un marco conceptual integrando resultados, herramientas y propuestas de la ecología evolutiva del desarrollo, la ecología de comunidades y la agroecología.

Las plantas cultivadas responden a sus condiciones ambientales reflejando simultáneamente aspectos adaptativos y limitaciones del desarrollo. La expresión de la plasticidad como en las defensas ante la herbivoría, la evitación de la sombra y la modificación del sistema radical, depende de procesos genéticos, moleculares y celulares que determinan la percepción de estímulos ambientales, la transducción y señalización y la regulación de la expresión fenotípica. Las respuestas plásticas, al afectar la relación del organismo con su ambiente, pueden tener efectos sobre procesos a escala de la agrocomunidad y del agroecosistema. La plasticidad fenotípica puede afectar la expresión de rasgos asociados a la captura de recursos, a las defensas a la herbivoría y de rasgos que median la interacción con la biota del suelo. Por lo tanto, dependiendo de su sentido y fuerza, la plasticidad puede aumentar o disminuir los efectos de la competencia, la partición de recursos, la facilitación abiótica y las retroalimentaciones bióticas, mecanismos que subyacen el desempeño de los policultivos.

La evidencia integrada en este trabajo ilustra la importancia de la plasticidad fenotípica en la funcionalidad de los agroecosistemas y sugiere que ésta debe ser considerada de forma más sistemática en el estudio, manejo y diseño de agroecosistemas. En particular, hace falta estudiar la plasticidad fenotípica en una mayor diversidad de sistemas, cuantificar experimentalmente sus efectos, caracterizar sus consecuencias sobre múltiples funciones ecosistémicas y entender su papel en la adaptación al cambio climático y en el mejoramiento de cultivos. Así mismo existe un gran potencial para la aplicación de métodos de modelación y metaanálisis.

Abstract

Our agricultural systems, strongly based on monocultures and the intensive use of external inputs, are facing important sustainability challenges. So there is a need to adopt more sustainable practices. Intercropping is a form of ecological intensification that has been shown to have multiple benefits over monocultures. These benefits are generally understood as a consequence of interespecific variability in functional traits. However, intraespecific variability, particularly that mediated by phenotypic plasticity, can also affect functional trait diversity. The objective of this thesis was to characterize the diversity of plastic responses that occur in intercropping systems and understand their effects on ecological dynamics and agronomic performance. For this, we carried out a literature review and developed a theoretical framework integrating results, tools and proposals from ecological evolutionary developmental biology, community ecology and agroecology.

Cultivated plants respond to their environmental conditions reflecting simultaneously adaptive aspects and developmental constraints. The expression of plasticity such as herbivory defenses, shade avoidance and root system plasticity depend on genetic, molecular and cellular processes that underlay the perception of environmental cues, transduction and signaling and regulation of phenotype expression. Phenotypic plasticity, by affecting the relationship of the organism with its environment, can have effects on agrocommunity and agroecosystem level processes. Phenotypic plasticity can affect the expression of traits associated with resource capture, defenses against herbivory and of traits that mediate the interaction with soil's biota. Thus, depending on its direction and strength, plasticity can increase or decrease the effects of competition, resource partitioning, abiotic facilitation and biotic feedbacks, mechanisms that underlay the performance of intercropping systems.

The evidence integrated in this review highlights the important role of phenotypic plasticity in the functionality of agroecosystems and suggests that it should be considered more systematically in the study, management and design of agroecosystems. In particular, it is necessary to experimentally quantify the effects of phenotypic plasticity, to study plastic responses in a greater diversity of intercropping systems, to characterize its consequences over multiple ecosystem functions and to understand its role in adaptation to climate change and in crop breeding. Additionally there is a great potential for the application of modelling and meta-analysis methods.

Introducción

1.1. *Los policultivos como un medio para la intensificación ecológica*

Los policultivos, intercultivos, cultivos asociados o cultivos intercalados son sistemas agrícolas en los que se cultivan dos o más especies en un mismo campo de tal forma que interactúen temporal y espacialmente (Vandermeer 1992). Estas son prácticas muy antiguas y en muchas regiones del mundo, como en América Latina, África y Asia, representa una de las principales formas de agricultura, especialmente para los pequeños agricultores (Altieri 2009; FAO 2023, July 6; Lithourgidis et al. 2011; Moreno-Calles et al. 2013). Diversos estudios han demostrado los beneficios que estos sistemas pueden tener con respecto a los monocultivos. Por ejemplo, se ha mostrado que pueden incrementar la producción y eficiencia de uso de recursos (Bedoussac et al. 2015; Ebel et al. 2017; Himmelstein et al. 2017; Li et al. 2020a,b; Martin-Guay et al. 2018; Xu et al. 2020), mejorar el control biológico de herbívoros, enfermedades y hierbas (Zhang et al. 2019; Stomph et al. 2020; Iverson et al. 2014; He et al. 2019; Gu et al. 2021; Bedoussac et al. 2015; Casanova-Lugo et al. 2023; Rakotomalala et al. 2023), mejorar la calidad del suelo (Curtright y Tiemann 2021; Chen et al. 2019), favorecer el secuestro de carbón en el suelo (Cong et al. 2015; Makumba et al. 2007), incrementar la estabilidad temporal de la producción (Raseduzzaman y Jensen 2017; Reiss y Drinkwater 2018), reducir el uso de insumos externos (Jensen et al. 2020), incrementar la calidad nutricional de la dieta (Bedoussac et al. 2015; Lopez-Ridaura et al. 2021), favorecer la reproducción de la diversidad biocultural, formas de vida y conocimientos locales (Moreno-Calles et al. 2016, 2013; Min y He 2014; Patel et al. 2020), entre otros beneficios. Por lo tanto, los policultivos han sido propuestos como una forma viable para abordar algunos de los retos que enfrentan los sistemas agroalimentarios, basados en el monocultivo y el uso intensivo de insumos externos (Martin-Guay et al. 2018; Brooker et al. 2015). Cabe señalar que los policultivos también presentan algunas desventajas con respecto a los monocultivos. Por ejemplo, los policultivos son sistemas que requieren altas cantidades de trabajo humano ya que son difíciles de mecanizar (Vandermeer 1992; Hong et al. 2017). Este es uno de los principales desafíos para su mantenimiento, adopción y expansión en varias regiones del mundo (Feike et al. 2012).

1.2. *El papel de la variación en la dinámica y desempeño de los policultivos*

Los policultivos son una forma de intensificación ecológica, es decir, son una forma de producción basada en el uso intensivo de las funciones de la biodiversidad y los

ecosistemas (Tittonell 2014). Por lo tanto, el diseño y manejo de estos sistemas requiere un entendimiento detallado de la ecología de las plantas manejadas. Algunos mecanismos que generalmente se utilizan para explicar los beneficios de estos sistemas son (1) la complementariedad, (2) la facilitación y (3) el control biológico (Vandermeer 1992; Li et al. 2013; Barry et al. 2019). Estos mecanismos a su vez dependen de la existencia de variación en los rasgos funcionales de las plantas. Por ejemplo, la partición espacial de nutrientes depende de que existan diferencias en la arquitectura de las raíces de las especies cultivadas (Zhang et al. 2014; Miyazawa et al. 2010); la facilitación por fósforo depende de la capacidad de la planta facilitadora de exudar compuestos químicos que movilicen el nutriente, así como de la capacidad de la planta facilitada de responder a estos cambios (Yu et al. 2020; Yu et al. 2021); y la capacidad de reducir las plagas puede depender de que la planta asociada emita sustancias químicas que repelen a los herbívoros y/o atraigan enemigos naturales (Khan et al. 2010; Pickett et al. 2014). Dada esta relación mecanística entre los rasgos funcionales y el desempeño de los organismos, ha habido un creciente interés por entender cómo la variación fenotípica puede influir sobre procesos ecológicos a diferentes escalas (Gibert et al. 2015). En particular, se ha enfatizado la relevancia de la diversidad interespecífica. Por ejemplo, un principio ampliamente reconocido para el diseño de policultivos es que se deben seleccionar especies con rasgos complementarios que reduzcan su competencia y maximicen la partición de recursos y los efectos de facilitación (Barot et al. 2017; Brooker et al. 2015). Sin embargo, el papel que juega la variación intraespecífica, particularmente aquella mediada por la plasticidad fenotípica, en la dinámica y desempeño de los agroecosistemas ha sido menos discutido.

La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para expresar diferentes fenotipos en su interacción con diferentes factores ambientales (Sultan 2021). Los organismos pueden detectar cambios en el estado de su entorno, como cambios en la temperatura, luz, disponibilidad de nutrientes, presencia de competidores y herbívoros, que informan la expresión de sus fenotipos (Sultan 2015). Las plantas son organismos sésiles y modulares cuya principal forma de responder al cambio ambiental es a través de la modificación continua de sus fenotipos. Se ha documentado su plasticidad para varios rasgos ecológicamente relevantes que incluyen propiedades morfológicas, fisiológicas, anatómicas, fenológicas, del desarrollo y de historias de vida (Sultan 2000). Algunos ejemplos de las respuestas plásticas en plantas son: la alteración del crecimiento y estructura de las raíces en respuesta a concentraciones heterogéneas de nutrientes (Giehl y von Wirén 2014; Hodge 2004); la elongación del tallo en respuesta a la sombra y a la presencia de competidores (Ballaré y Pierik 2017; Ballaré et al. 1990); los cambios en la determinación sexual en respuesta al estrés ambiental (Adam et al. 2011; Golenberg y West 2013); y la inducción de defensas químicas y físicas en respuesta a la herbivoría (Barton 2016; Erb y Reymond 2019). A pesar de que las consecuencias evolutivas de la plasticidad fenotípica han si-

do objeto de amplia discusión (e.g. Sultan 2015; Pigliucci 2001; Forsman 2015; Bradshaw 1965; Pfennig et al. 2010), sus consecuencias en escalas ecológicas han sido discutidas en mucha menor medida (Miner et al. 2005), y menos aún en comunidades de plantas cultivadas.

1.3. *Papel de la plasticidad fenotípica en los ecosistemas*

Las respuestas plásticas, al modificar la interacción de los individuos con su ambiente, pueden tener consecuencias ecológicas (Miner et al. 2005). Por ejemplo, se ha mostrado cómo la plasticidad puede alterar tanto la fuerza como la dirección de las interacciones de los organismos con su ambiente biótico y abiótico (revisado en Callaway et al. 2003). Estas modificaciones individuales a su vez pueden tener efectos sobre la dinámica y persistencia de las comunidades a través de las interacciones mediadas por rasgos («trait-mediated interactions»; Bolker et al. 2003). Además, también se ha mostrado el papel relevante que la plasticidad puede tener en la coexistencia al afectar las diferencias de nicho o las capacidades competitivas de las especies competidoras (Turcotte y Levine 2016; Pérez-Ramos et al. 2019; Ashton et al. 2010; Hess et al. 2022). Asimismo se ha sugerido que la capacidad de responder plásticamente juega un papel central en mediar la interacción entre plantas facilitadas y facilitadoras (Yu et al. 2020; Yu et al. 2021). Por otro lado, también se ha empezado a explorar el papel que la plasticidad juega en mediar las funciones ecosistémicas (Niklaus et al. 2017; Barry et al. 2019). De igual manera se ha investigado el papel de la plasticidad fenotípica en la persistencia de las comunidad ecológicas ante el cambio climático (Henn et al. 2018; Lajoie y Vellend 2018; Stotz et al. 2021). En resumen, en la ecología existe un creciente reconocimiento de la multiplicidad de formas en las que la plasticidad fenotípica puede manifestarse y modular las interacciones en las comunidades ecológicas. Sin embargo, dada la dificultad de estudiar empírica y teóricamente este fenómeno, aún resta mucho por entenderse para que la plasticidad sea integrada de forma más general en la ecología de comunidades (Turcotte y Levine 2016; Bolker et al. 2003).

1.4. *Papel de la plasticidad fenotípica en los agroecosistemas*

Por otro lado, en la investigación agrícola y agroecológica también ha habido un creciente interés por entender el papel que juega la plasticidad fenotípica en el desempeño de los policultivos. Por ejemplo, a través de aproximaciones teóricas y experimentales se ha mostrado que cuando las respuestas plásticas de los cultivos contribuyen al uso complementario de recursos o al aumento de la capacidad competitiva pueden favorecer un incremento en la producción (Zhu et al. 2015; Liu et al. 2015; Li et al. 2013). Sin embargo, también se ha mostrado que las respuestas plásticas pueden ser insuficientes

para generar incrementos significativos en la producción (Li et al. 2020c). También se han estudiado ampliamente las interacciones subterráneas entre plantas cultivadas (Yu et al. 2022) y se han caracterizado una gran diversidad de respuestas plásticas en rasgos de la raíz (revisado en Homulle et al. 2022). Adicionalmente la selección de la plasticidad para el mejoramiento de cultivos (Brooker et al. 2022; Schneider y Lynch 2020; Yu et al. 2014b) y para la adaptación al cambio climático que estamos experimentando (Mercer y Perales 2010; Nicotra et al. 2010) son temas de creciente interés. Además, existe una gran cantidad de estudios en agronomía y agroecología, que si bien no tienen como objetivo el estudio de respuestas plásticas, aportan resultados relevantes para entender el papel que juega en estos sistemas. Sin embargo, aún no existe un marco que integre la diversidad de formas en que la plasticidad fenotípica afecta a, y es afectada por, los procesos y propiedades de los agroecosistemas.

1.5. Objetivos y motivaciones

El objetivo de esta revisión es caracterizar el papel que juega la plasticidad fenotípica en la dinámica agroecológica y el desempeño de los policultivos anuales. Este trabajo pretende dar una visión completa de cómo se manifiesta la plasticidad fenotípica en estos sistemas a través de integrar estudios, conceptos y teorías de diversas disciplinas y líneas de investigación como la biología ecológica del desarrollo, la agronomía, la agroecología y la ecología (Benitez 2018). En este trabajo nos enfocamos específicamente en respuestas plásticas que se dan en plantas cultivadas anuales en un contexto de policultivo. Esto implica que no consideramos la amplia literatura de interacciones genotipo-ambiente que suelen realizarse en un contexto de monocultivo. Esperamos que este trabajo aporte en dos sentidos. Primero, buscamos proveer un marco general para entender la multiplicidad de formas como la plasticidad fenotípica afecta las interacciones ecológicas en los policultivos, y así aportar a la discusión sobre sus consecuencias para el diseño y manejo de agroecosistemas sostenibles. En segundo lugar, al discutir algunos estudios agronómicos a la luz de conceptos y teorías ecológicas, esperamos contribuir al entendimiento general de los efectos de la plasticidad fenotípica en la dinámica y propiedades de los ecosistemas.

1.6. Organización del texto

En este trabajo se pretenden trazar las relaciones entre tres fenómenos que ocurren en diferentes escalas de organización: (1) la plasticidad fenotípica, misma que ocurre en escala del organismo; (2) las interacciones ecológicas, fenómenos a escala de la agrocomunidad; y (3) el desempeño de los policultivos, caracterizado por propiedades agroecosistémicas como la productividad y la eficiencia del uso de recursos (Figura 1.1). La

discusión de estos fenómenos se divide entre las causas y las consecuencias de las respuestas plásticas. Primero, en el capítulo 2, se discuten algunos aspectos conceptuales sobre la plasticidad fenotípica y la *inducción* de respuestas plásticas. Además, se discuten los mecanismos que subyacen a tres ejemplos de respuestas plásticas en plantas cultivadas. Posteriormente, en el capítulo 3, se presenta un modelo conceptual para entender los *efectos* de las respuestas plásticas sobre las interacciones ecológicas y las propiedades agroecosistémicas. Así mismo se revisan y sintetizan múltiples estudios de caso en policultivos anuales que ilustran la diversidad de formas como la plasticidad puede mediar la dinámica y desempeño de estos sistemas. Finalmente, en el capítulo 4 se discuten posibles vías futuras de investigación teórica, empírica y de síntesis para avanzar el entendimiento y aprovechamiento de la plasticidad en agroecosistemas.

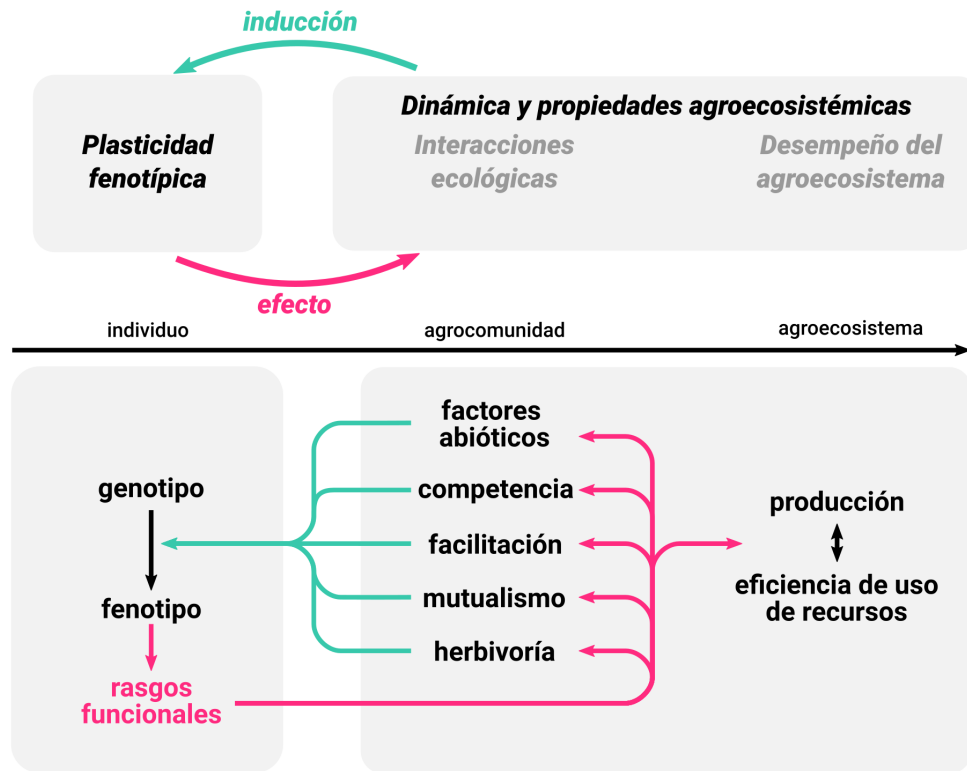


Figura 1.1: Plasticidad fenotípica, dinámica y desempeño de los agroecosistemas. Diversos factores abióticos y proceso bióticos de los agroecosistemas pueden inducir respuestas plásticas en los individuos (flechas verdes; Capítulo 2). Al responder plásticamente los individuos modifican sus rasgos funcionales. Estas modificaciones pueden tener efecto sobre las propiedades de los agroecosistemas, como la producción y la eficiencia de uso de recursos, o sobre a las interacciones ecológicas (flechas rosas; Capítulo 3).

Inducción de la plasticidad

El desarrollo de los organismos es un proceso dependiente del contexto ambiental. Así, un mismo genotipo puede producir distintos fenotipos al interactuar con diferentes ambientes. Esto se debe a que los organismos han evolucionado mecanismos que les permiten percibir su ambiente e integrar esta información en su desarrollo. En este capítulo se discute la inducción de respuestas plásticas, o más bien la dependencia contextual del desarrollo. Primero se describen brevemente el origen y algunas de las principales ideas de la ecología del desarrollo. En segundo lugar se discuten algunos aspectos generales sobre la plasticidad fenotípica y sobre su relevancia evolutiva. En tercer lugar se discuten los «sistemas de estímulo y respuesta» que subyacen a las respuestas plásticas. Y finalmente se desarrollan tres ejemplos de los sistemas de estímulo y respuesta en plantas cultivadas.

2.1. Ecología del desarrollo

Muchos embriólogos del siglo XIX se interesaron en estudiar la relación entre el desarrollo y el ambiente de los organismos (Gilbert 2001). Sin embargo, en el siglo XX, con el surgimiento de la embriología experimental y el desarrollo de la genética y genética molecular, se dio un cambio de paradigma (Gilbert 2001). La atención de la investigación se volcó principalmente sobre los procesos genéticos y moleculares que intervienen el desarrollo dejando de lado la pregunta de cómo el ambiente puede regular el desarrollo. Así, el desarrollo de los organismos pasó a estudiarse exclusivamente en condiciones de laboratorio y en unos cuantos organismos modelo. Estos estudios en condiciones fuertemente controladas han mejorado profundamente nuestro entendimiento del proceso de desarrollo. No obstante, no son representativos del proceso de desarrollo en condiciones reales (Gilbert 2001; Rivera-Yoshida et al. 2020) ni en organismos no modelo (Bolker 1995). Con el paso del tiempo estos sesgos en el estudio del desarrollo se han hecho evidentes y ha renacido el interés por estudiar la relación del ambiente con el desarrollo, como se ve con el surgimiento de la eco-devo (Gilbert 2001; Rivera-Yoshida et al. 2020; Sultan 2007).

La ecología del desarrollo (eco-devo) es un enfoque que propone estudiar el desarrollo de los organismos en ambientes realistas (en contraste con su estudio en condiciones controladas de laboratorio) o en poblaciones silvestres (Gilbert 2001; Sultan 2007). Previo al surgimiento de esta disciplina, surgió otra línea de investigación en la ecología evolutiva que también se interesó en estudiar las respuestas plásticas que se dan cuando los organismos se desarrollan en diferentes ambientes (e.g., Bradshaw 1965; Schneider 2022; Auld et al. 2010). Sin embargo, los estudios en esta línea de investigación se han centrado

en estudiar las implicaciones evolutivas de la plasticidad (e.g., los costos y límites de la evolución de la plasticidad). En contraste, la eco-devo se caracteriza por hacer énfasis en los mecanismos genéticos, moleculares y celulares que subyacen la percepción ambiental y la regulación del desarrollo: los sistemas de estímulo y respuesta. Así, la eco-devo considera que todos los fenotipos o rasgos, ya sean canalizados (fijos entre ambientes) o plásticos, son resultado del mismo tipo de redes de señalización que reciben información tanto de fuentes internas (e.g., fuentes genéticas, celulares, moleculares) como de fuentes externas (i.e., ambientales) (Sultan 2007). Bajo esta visión lo que evoluciona no son solamente los rasgos o los genes de los organismos, sino que las redes de señalización y regularización que controlan la expresión de los rasgos también son entendidas como el resultado de procesos evolutivos (Sultan 2015). En consecuencia, a diferencia de la visión genética del desarrollo, el ambiente no es considerado como «ruido» que solamente genera desviaciones de un plan organizmático determinado genéticamente. Al contrario, el ambiente es entendido como un elemento creativo del desarrollo, de tal manera que el desarrollo debe entenderse siempre en su contexto ambiental.

El marco conceptual propuesto por la eco-devo es útil también para estudiar procesos que generalmente no suelen asociarse al desarrollo. El entender los rasgos de los organismos como resultado de sistemas de percepción y respuesta no es solamente útil para analizar rasgos «clásicos» del desarrollo (i.e., morfológicos, anatómicos, arquitectónicos). Esta idea también es aplicable para rasgos del comportamiento, fisiológicos y de historias de vida que generalmente no son considerados como rasgos del desarrollo (Sultan 2007). Esto ha permitido abrir líneas de diálogo entre disciplinas (véase Miner et al. 2005 para rasgos del comportamiento y Agrawal 1999a para rasgos fisiológicos y bioquímicos). Por otro lado, el marco de la eco-devo se expande también a tratar de entender las consecuencias ecológicas (ver siguiente Capítulo) y evolutivas del desarrollo. En particular el enfoque de la eco-devo propone que el desarrollo representa una forma de construcción de nicho (Sultan 2007, 2015), es decir, un proceso donde los organismos activamente modifican su ambiente y el de otros organismos y así alteran las presiones selectivas que actúan sobre ellos (Laland et al. 2016).

2.2. *Plasticidad fenotípica*

La plasticidad fenotípica suele definirse como la capacidad de un genotipo de expresar diferentes fenotipos en diferentes ambientes (Pigliucci 2001). Esta se suele caracterizar determinando la norma de reacción de un rasgo de interés (ver Tabla 2.1). Esto se realiza midiendo los rasgos fenotípicos de organismos con el mismo genotipo (o de cruza endogámicas) pero que crecen en diferentes condiciones ambientales. Nótese que las vías de expresión de los rasgos han evolucionado sensibilidades distintas al ambiente (Sul-

tan 2015). Por lo tanto, ciertos rasgos pueden estar canalizados, es decir, ser estables o fijos en cierto intervalo ambiental (i.e., tener normas de reacción planas), mientras que otros rasgos pueden ser plásticos y variar en función del estado ambiental. Así mismo, las respuestas plásticas pueden darse en cualquier nivel fenotípico y escala temporal. Éstas pueden comprender desde cambios inmediatos y a corto plazo (e.g., cambios en la síntesis de proteínas o en las tasas metabólicas), hasta cambios de largo plazo y que se expresen con cierto retraso (e.g., cambios morfológicos y arquitectónicos) (Sultan 2015). Así, la plasticidad de organismos modulares como las plantas puede entenderse mejor como la suma e interacción de las respuestas al ambiente de los diferentes módulos que conforman a un organismo (De Kroon et al. 2005).

Dada la generalidad del concepto de plasticidad y la diversidad de formas como esta puede manifestarse en los seres vivos se han desarrollado múltiples conceptos para caracterizar las respuestas plásticas. Algunos de éstos se presentan en la Tabla 2.1.

2.2.1. *Plasticidad fenotípica en la evolución en ambientes heterogéneos*

Evolutivamente suele considerarse que existen dos formas de responder a la heterogeneidad ambiental: (1) a través de la adaptación local por vía de la selección natural o (2) a través de la plasticidad fenotípica (Acasuso-Rivero et al. 2019). La selección natural favorece los valores de un rasgo que maximizan la supervivencia, crecimiento y reproducción de los organismos en un ambiente determinado. Así, bajo la visión evolutiva de la síntesis moderna, en ambientes heterogéneos espacial y/o temporalmente se requiere que los organismos mantengan una «correspondencia» entre sus valores de rasgo y las condiciones ambientales locales. La primera forma de mantener esta correspondencia es mediante adaptaciones locales vía diferenciación genética específica a cada ambiente (Savolainen et al. 2013). La segunda forma es por plasticidad fenotípica: los organismos al alterar su desarrollo pueden ajustar sus fenotipos a las condiciones ambientales locales (Pfennig 2021). Esto es especialmente relevante para las plantas que son organismos sésiles con un constante desarrollo post-embriionario. Además, la plasticidad fenotípica puede ocurrir tanto intra- como transgeneracionalmente (Herman y Sultan 2011) y se ha sugerido que puede preceder y facilitar la evolución adaptativa (Levis y Pfennig 2016). Dadas estas características se considera que juega un papel muy importante en la adaptación a cambios ambientales rápidos (Nicotra et al. 2010; Pfennig 2021).

No obstante, la plasticidad fenotípica no solamente debe interpretarse como una forma pasiva de los organismos de «corresponder» a su ambiente externo. El fenómeno de la plasticidad fenotípica desafía la visión genocéntrica al revelar que el ambiente tiene un efecto sobre el desarrollo de los organismos. Sin embargo, este solo es un sentido de la interacción entre el organismo y el ambiente (Sultan 2015). Los organismos también

Cuadro 2.1: Conceptos utilizados para caracterizar a las respuestas plásticas. Tomado y modificado de Schneider (2022).

| Concepto | Definición |
|-------------------------------|---|
| Norma de reacción | Conjunto de fenotipos producidos por un genotipo en un intervalo ambiental específico; suelen expresarse como gráficas donde para cada genotipo se marca el estado fenotípico (eje y) asociado a cada condición ambiental (eje x) |
| Rasgo plástico | Rasgo que varía en función de un factor ambiental |
| Rasgo canalizado | Rasgo fijo o estable en un intervalo ambiental |
| Plasticidad adaptativa | Respuesta plástica que aumenta la adecuación del individuo |
| Plasticidad no adaptativa | Respuesta plástica que disminuye (maladaptativa) o que no tiene un efecto (neutra) sobre la adecuación del individuo |
| Plasticidad reversible | Respuesta plástica que una vez inducida puede revertirse al exponer al organismo a un ambiente no inductor; también se le conoce como «flexibilidad fenotípica» |
| Plasticidad irreversible | Respuesta plástica que una vez inducida y expresada permanece fija sin importar que posteriormente se exponga al organismo a un ambiente no inductor; también se le conoce como «plasticidad del desarrollo» |
| Plasticidad intrageneracional | Plasticidad que se da cuando el ambiente experimentado por un individuo afecta su propio desarrollo fenotípico |
| Plasticidad transgeneracional | Plasticidad que se da cuando el ambiente experimentado por los padres afecta el desarrollo fenotípico de su descendencia |
| Plasticidad continua | Respuesta plástica donde la expresión de rasgos fenotípicos varía continuamente en función de la fuerza y/o duración del estímulo ambiental |
| Plasticidad discreta | Respuesta plástica donde los rasgos fenotípicos se expresan en dos o más estados discretos alternativos; a estas respuestas también se les conoce como «polifenismos» |

pueden tener un efecto sobre el ambiente y afectar así las presiones selectivas. A este proceso donde los organismos tienen un papel activo en su evolución al modificar su ambiente se le denomina construcción de nicho (Laland et al. 2016). Por lo tanto, una interpretación evolutiva más completa de la plasticidad fenotípica es considerar también su papel en la construcción de nicho (Barbolla 2021). Por un lado, las respuestas plásticas pueden resultar en la modificación directa del ambiente externo. Por ejemplo, algunas plantas al crecer en ambientes con poca disponibilidad de fósforo responden fisiológicamente, incrementando sus tasas de exudación de ácidos carboxílicos o fosfatasa ácida, y/o morfológicamente desarrollando «clusters» de raíces (estructuras especializadas con muchos pelos que liberan ácidos carboxílicos) (Lambers 2022). De esta forma movilizan el recurso y alteran su disponibilidad para ellas mismas y para otros organismos. Por otro lado, la plasticidad fenotípica también puede resultar en construcción de nicho incluso cuando no hay una alteración directa de un factor ambiental externo. Esto se debe a que los organismos al responder plásticamente modifican cómo *experimentan* su ambiente y en consecuencia alteran su relación con él (Sultan 2015). Por ejemplo, ante la deficiencia de fósforo algunas plantas responden desarrollando sistemas radiculares más superficiales donde la disponibilidad de este recurso suele ser mayor (Motte et al. 2019). De esta forma una planta incrementa su exposición a este recurso (con respecto a un fenotipo no plástico para este rasgo) experimentando así de hecho un ambiente más favorable.

2.2.2. *Plasticidad adaptativa y respuestas inevitables del desarrollo*

La plasticidad fenotípica es adaptativa cuando favorece la supervivencia, crecimiento y reproducción de un individuo (rasgos asociados a la adecuación) en la condición ambiental que la induce (Nettle y Bateson 2015). Algunos ejemplos de respuestas plásticas adaptativas son la evitación de la sombra, la inducción de defensas a la herbivoría y la modificación de la arquitectura del sistema radical ante la disponibilidad heterogénea de recursos (Van Kleunen y Fischer 2005; ver sección 2.4). Generalmente se considera que existe selección natural a favor de la plasticidad cuando (Pfennig 2021): (1) los organismos viven en un ambiente variable; (2) no hay un único rasgo fijo que confiera la mayor adecuación en todas las condiciones ambientales; (3) existen pistas confiables del estado ambiental que pueden utilizar los organismos para informar sus respuestas plásticas; (4) los beneficios de ser plástico superan sus costos; y (5) existe variación heredable de la plasticidad. En contraste la canalización se favorece cuando es más beneficioso producir un valor fenotípico óptimo de forma independiente a la intensidad de un estímulo ambiental (Waddington 1942). A pesar de que la plasticidad fenotípica generalmente es considerada como una estrategia adaptativa para lidiar con la heterogeneidad ambiental, diversos metaanálisis han encontrado solamente asociaciones débiles entre plasticidad y

adecuación (Acasuso-Rivero et al. 2019; Davidson et al. 2011; Palacio-López et al. 2015; Van Buskirk y Steiner 2009).

Por otro lado, algunas respuestas plásticas reflejan en mayor medida aspectos inevitables del desarrollo. Por ejemplo, los organismos que crecen en ambientes subóptimos generalmente crecen menos y producen menos descendencia (Sultan 2021). Este tipo de respuestas suelen considerarse como un resultado inevitable de las condiciones ambientales estresantes (e.g., limitación de recursos, temperaturas extremas, anoxia, toxinas) que alteran los procesos físicos y químicos que subyacen el desarrollo (Whitman y Agrawal 2009). No obstante, las respuestas inevitables del desarrollo también tienen componentes adaptativos compensatorios (Sultan 2015). Por ejemplo, las plantas que crecen en ambientes con mucha sombra producen hojas más pequeñas y delgadas que aquellas que crecen en condiciones con mayor disponibilidad de luz (Sultan y Bazzaz 1993). La disminución en el tamaño de las hojas es una consecuencia inevitable de la reducción de la actividad fotosintética dada la limitada disponibilidad de fotones en el ambiente. Sin embargo, esta respuesta también tiene componentes adaptativos ya que las hojas delgadas desarrolladas en ambientes con sombra son también una forma de maximizar el área de captura de luz por unidad de masa de tejido de la hoja (Sultan y Bazzaz 1993).

Por otra parte, los aspectos inevitables y adaptativos de la plasticidad fenotípica pueden evolucionar para estar integrados y regularse en el desarrollo (Sultan 2015; ver hipótesis del estado somático en Nettle y Bateson 2015). Por ejemplo, en las plantas que crecen en ambientes pobres en nutrientes algunos productos del metabolismo del nitrógeno y fósforo (factores «inevitables») funcionan como moléculas señalizadoras que regulan respuestas plásticas adaptativas compensatorias en la arquitectura de la raíz (Chiou y Lin 2011; Liu et al. 2020a). Por lo tanto, como las vías de expresión de rasgos son resultado tanto de restricciones filogenéticas y del desarrollo como de la selección natural, los patrones de expresión fenotípica de un organismo, es decir, su norma de reacción, refleja simultáneamente aspectos inevitables y adaptativos (Sultan 2021; Sultan y Stearns 2005).

2.3. Sistemas de estímulo y respuesta

Los mecanismos que subyacen a las respuestas plásticas son los «sistemas de estímulo y respuesta». Estos se definen como ajustes fisiológicos y del desarrollo que ocurren cuando los organismos perciben algún aspecto de su ambiente que les da información sobre él (estímulos ambientales) y responden a través de distintos efectos fenotípicos (Sultan 2015; Figura 2.1).

Los estímulos ambientales a los que responden los organismos pueden ser de naturaleza muy distinta. Por ejemplo, en el caso de las plantas pueden ser estímulos físicos (e.g., calidad y cantidad de luz, temperatura, corriente eléctrica), mecánicos (e.g., tacto,

sonido), químicos (e.g., concentración de nutrientes, pH) y bioquímicos (e.g., metabolitos secundarios, hormonas, compuestos volátiles) (Ballaré y Pierik 2017; Bilas et al. 2021; Wang et al. 2021b y referencias en sección 2.4). La mayoría de los estudios sobre respuestas plásticas analizan los patrones de expresión de rasgos ante la variación de un único factor ambiental. No obstante, los ambientes varían multidimensionalmente por lo que el desarrollo de los organismos es informado por múltiples estímulos ambientales simultáneamente (Westneat et al. 2019). Por ejemplo, en plantas los ciclos circadianos son regulados simultáneamente por la temperatura y por estímulos asociados a la luz (Creux y Harmer 2019).

Los estímulos ambientales pueden ser percibidos a través de dos vías: (1) directamente del ambiente externo o (2) indirectamente a través de retroalimentaciones internas (Aphalo y Ballaré 1995; Sultan 2015; Forde y Lorenzo 2001; Figura 2.1). En el primer caso la percepción de las condiciones ambientales se da a través de receptores que detectan directamente algún estímulo ambiental. Por ejemplo, los fotorreceptores son moléculas especializadas con la capacidad de detectar cambios en la calidad lumínica externa e iniciar distintas vías de señalización (Ballaré y Pierik 2017). En el segundo caso, la incorporación de información sobre de las condiciones ambientales se da a través de retroalimentaciones internas que informan sobre el estado del organismo. Por ejemplo, la plasticidad de la arquitectura de la raíz en condiciones pobres en recursos puede ser desencadenada de forma indirecta por señales sistémicas que indican el estado nutricional de toda la planta (Bellegarde et al. 2017; Forde y Lorenzo 2001).

Una vez que el estímulo es recibido éste debe ser procesado y desencadenar mecanismos de respuesta. Este procesamiento generalmente implica la amplificación de la señal y la activación de redes de señalización y transducción de señales (Taiz et al. 2015). En estas redes de señalización participan múltiples mensajeros secundarios como hormonas, proteínas, metabolitos secundarios, iones, entre varios otros componentes. Estas redes de transducción pueden generar directamente respuestas fisiológicas o pueden resultar en cambios en la expresión genética, a través de la regulación de factores de transcripción, que desencadenan la reorganización de las funciones celulares (Sultan 2015). Cabe resaltar que las respuestas plásticas también pueden ser multivariadas, es decir, implicar la variación en dos o más rasgos fenotípicos (Westneat et al. 2019). En estos casos la respuesta en cada uno de los rasgos puede estar controlada directamente por sistemas de percepción, transducción y señalización, o pueden estar regulados de manera indirecta y ser un resultado secundario de la variación conjunta entre rasgos, es decir de la integración fenotípica (Pigliucci 2003).

El ambiente, además de regular los «procesos genéticos» y bioquímicos del desarrollo, también puede regular diversos procesos físicos implicados en el desarrollo («procesos genéricos» *sensu* Newman y Comper 1990). Por ejemplo, la presión de turgencia y las

fuerzas mecánicas de compresión y tensión juegan un papel importante en la regulación del desarrollo de las plantas (Hernández-Hernández et al. 2014, 2020). Estos procesos físicos responden a diversos factores ambientales (Nijhout 2003). Por lo tanto, al responder al ambiente potencialmente podrían modificar directamente o indirectamente el desarrollo. Sin embargo, la investigación se ha centrado en estudiar los mecanismos genéticos que regulan a la plasticidad, por lo que aún resta mucho por entender sobre el papel que tienen los procesos físicos del desarrollo en mediar las respuestas plásticas.

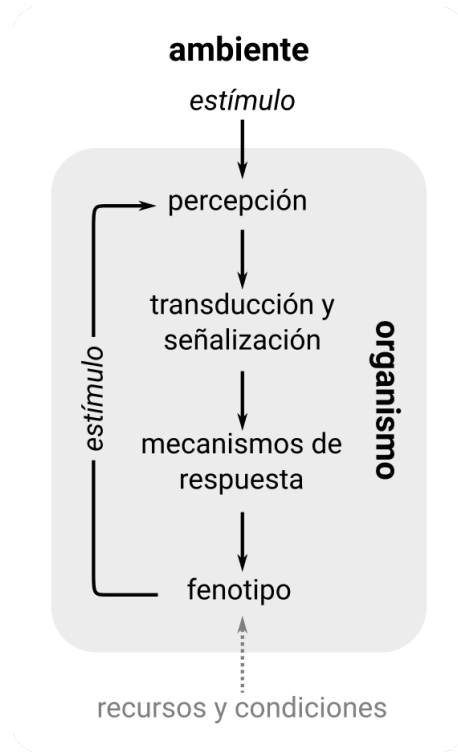


Figura 2.1: Sistemas de estímulo y respuesta. Los organismos pueden detectar directamente o indirectamente (a través de retroalimentaciones internas) distintos estímulos ambientales que informan la expresión de sus fenotipos. Estos estímulos son percibidos y procesados por distintos mecanismos celulares, moleculares y genéticos de respuesta.

2.4. Ejemplos de sistemas de estímulo y respuesta en plantas cultivadas

En esta sección se describen los estímulos y mecanismos de señalización y respuesta de tres ejemplos de respuestas plásticas adaptativas en las plantas: las defensas a la herbivoría, la evitación de la sombra y la plasticidad de la raíz a la disponibilidad y distribución

de nutrientes. Cada una de éstas constituye una línea de investigación extensa y multidisciplinaria, así que aquí se revisan de forma general y con ejemplos en plantas cultivadas, particularmente del maíz. Cabe aclarar que por tratarse de una presentación general y simplificada cada ejemplo se desarrolla como si fuera un proceso lineal, siguiendo la cadena descrita en la Figura 2.1. No obstante, los mecanismos descritos en esta sección son más bien parte de procesos y redes de regulación mucho más complejas, en las que, por ejemplo, es común que se den retroalimentaciones o que ocurra la regulación cruzada.

2.4.1. Defensas ante la herbivoría

Una de las áreas que más ha avanzado en el entendimiento de los mecanismos moleculares que subyacen a las respuestas plásticas es la investigación en la inducción de defensas en las plantas. Este tipo de respuestas generalmente no suelen asociarse al desarrollo. No obstante, representan uno de los ejemplos más claros y mejor conocidos de modificaciones fenotípicas rápidas de los organismos a estímulos ambientales bióticos. La investigación acerca de las defensas inducidas en las plantas ha generado un marco conceptual que distingue claramente entre estímulos, mecanismos de percepción y sistemas de transducción de señales. Por lo tanto, representa un ejemplo de las posibilidades y dificultades que existen en la caracterización de los mecanismos que explican las respuestas plásticas.

Al ser constantemente afectadas por los herbívoros las plantas han evolucionado diferentes formas de defensa y tolerancia. En primer lugar, para responder las plantas deben reconocer la presencia del herbívoro. Existen dos posibles formas, no excluyentes entre sí, a través de las cuales las plantas detectan a los herbívoros: (1) percepción del herbívoro y (2) percepción del daño (generado por el herbívoro) (revisado en Erb y Reymond 2019; Abdul Malik et al. 2020). En el primer caso los compuestos moleculares que son detectados, es decir, los estímulos ambientales, son metabolitos y proteínas derivados de los herbívoros («patrones moleculares asociados a la herbivoría») (Erb y Reymond 2019). Por ejemplo, el maíz puede detectar y responder a la volicitina, un conjugado de ácido graso en las secreciones orales de *Spodoptera exigua* (Alborn et al. 1997). Además, algunos estudios también han demostrado que diversas variedades locales de maíz (pero no las variedades híbridas comerciales) pueden responder a la oviposición por *Chilo partellus* (Tamiru et al. 2011, 2012). Sin embargo, aún no se conocen las moléculas específicas en los fluidos de la oviposición que son detectadas por el maíz (Tamiru et al. 2011). Por otro lado, las plantas también pueden percibir el daño por los herbívoros. En este caso lo que desencadena la respuesta son moléculas intracelulares o fragmentos de pared celular que son liberados al espacio extracelular después el daño a los tejidos («patrones moleculares asociados al daño») (Erb y Reymond 2019). Por ejemplo, se ha demostrado que el DNA

Cuadro 2.2: Estímulos y mecanismos de señalización en tres respuestas plásticas adaptativas en plantas. Referencias en texto.

| | Defensas ante la herbivoría | Evitación de la sombra | Plasticidad de la raíz |
|-----------------------------|---|---|---|
| Fenómenos inductores | Ataque u oviposición por herbivoro; ataque u oviposición en plantas vecinas conspecíficas o heteroespecíficas | Sombra, crecimiento con vecinos | Disponibilidad y distribución de recursos |
| Estímulos ambientales | Moléculas asociadas a las secreciones orales de herbivoros; moléculas asociadas a fluidos de la oviposición; compuestos volátiles orgánicos; moléculas intracelulares en espacio extracelular | Proporción de luz rojo/rojo lejano, cantidad de luz azul, radiación UV-B, contacto con vecinos, compuestos volátiles orgánicos | Nitrato, fósforo inorgánico, microRNA, hormonas, azúcares |
| Receptores | Receptores de membrana; receptores intracelulares | Fotorreceptores | Transcriptores |
| Transducción y señalización | Cambios de potencial de membrana, producción de especies reactivas de oxígeno, la vía del MAPK, vía del jasmonato ácido, vía del ácido salicílico | Regulación de PIF por los fotorreceptores; vía hormonal de la auxina, giberelinas y etileno | Calcio, vía de auxina, vía de las estrigolactonas |
| Respuesta | Producción de metabolitos secundarios, proteínas de defensa y/o compuestos orgánicos volátiles | Elongación de hipocótilo, peciolos y tallos, hiponastia de las hojas, restricción de la ramificación; inhibición de producción de macollos, aceleración de la floración, etc. | Modificación de elongación de raíces, desarrollo de raíces laterales, producción de pelos de raíz |

extracelular puede desencadenar respuestas de defensa en el maíz (Barbero et al. 2016; Quintana-Rodríguez et al. 2018).

También se ha demostrado que las plantas pueden responder a otro tipo de señales no asociadas a un daño directo por un herbívoro. Por ejemplo, se ha demostrado que las plantas sanas de maíz pueden responder a compuestos volátiles emitidos por plantas vecinas conespecíficas infectadas (Skoczek et al. 2017; Ton et al. 2006). Esta respuesta se ha propuesto que es mediada por el indol, un compuesto aromático (Erb et al. 2015). También se ha demostrado las plantas de maíz pueden responder a compuestos volátiles emitidos por plantas vecinas heteroespecíficas (Tolosa et al. 2019; Magara et al. 2020). Finalmente, otro estímulo ambiental que puede desencadenar respuestas de defensa en el maíz y en el frijol es la estimulación mecánica a través del tacto con cepillos (Markovic et al. 2014).

Las moléculas inductoras («patrones moleculares») son detectadas principalmente por receptores en la superficie celular («receptores de reconocimiento de patrones») (Erb y Reymond 2019). Solamente se han identificado muy pocos de estos receptores (Qi et al. 2018; Reymond 2021). Uno de los pocos ejemplos en plantas cultivadas es el INR, un receptor específico de algunas leguminosas como *Vigna unguiculata* que se enlaza con la inceptina de las secreciones orales de lepidópteros (Steinbrenner et al. 2020). En el maíz, se ha demostrado que existe un receptor de membrana al que se enlaza la volicitina de las secreciones orales de *S. exigua* aunque esta proteína aún no se ha identificado (Reymond 2021; Truitt et al. 2004). Además, también se han propuesto posibles candidatos de receptores en el maíz responsables de detectar compuestos de la oviposición (Tamiru et al. 2020). Por otro lado, también se han propuesto algunas posibles rutas de percepción de los estímulos mecánicos en las plantas que favorecen la producción de defensas (Ghosh et al. 2021).

Después de reconocer al herbívoro la planta desencadena una serie de redes de transducción de señales que generan la reorganización de algunas funciones celulares y la expresión de rasgos de defensa. Al poco tiempo de la inducción suele haber algunas señales primarias de amplificación como la despolarización del potencial de membrana, el aumento de iones de calcio en el citosol, la producción de especies reactivas de oxígeno y la actividad de la vía MAPK (proteínas cinasas activadas por mitógenos, una vía muy conservada en eucariontes que regula muchas respuestas celulares) (Erb y Reymond 2019). Posteriormente suelen activarse distintas vías de señalización fitohormonal como aquellas mediadas por el ácido jasmónico, el ácido salicílico o el etileno que activan la producción de compuestos de defensa (Qi et al. 2018). Además de activarse las defensas en los órganos dañados también pueden generarse respuestas sistémicas, es decir, pueden activarse las defensas en áreas no dañadas de la planta (Taiz et al. 2015). Esta señalización de larga distancia en las plantas puede darse por vías internas, como en el transporte de

hormonas por tejidos vasculares, o por vías externas, a través de compuestos volátiles producidos en órganos lejanos de la misma planta (Heil y Ton 2008).

Los rasgos de defensa se suelen clasificar en defensas químicas y en defensas físicas. Un primer grupo de rasgos bioquímicos de defensa son los metabolitos secundarios. Estos pueden ser compuestos con efectos adversos sobre la fisiología (e.g., toxicidad) y el comportamiento (e.g., repelentes) de los insectos (Divekar et al. 2022). Por ejemplo, en el maíz se ha demostrado que el benzoxazinoide DIMBOA altera la digestión de *Ostrinia nubilalis* reduciendo su crecimiento y aumentando su mortalidad (Klun et al. 1967; Housman et al. 1992). Un segundo grupo de rasgos bioquímicos de defensa son las proteínas de defensa. Un ejemplo en el maíz es la cisteína-proteasa Mir1-CP que degrada algunas estructuras del sistema digestivo de los insectos afectando así su crecimiento (Lopez et al. 2007). Finalmente, otro grupo de rasgos bioquímicos de respuesta son los compuestos volátiles orgánicos. La función de estos compuestos es atraer enemigos naturales o defender directamente a la planta (e.g., repeler insectos) (Erb y Reymond 2019). Los compuestos volátiles liberados por una planta son múltiples y de distintos tipos. En el maíz se han caracterizado varios compuestos como el indol, el salicato de metilo o el (E)- β -cariofileno entre muchos otros (Qi et al. 2018; Skoczek et al. 2017). Por otro lado, las defensas físicas inducidas incluyen diversas respuestas en rasgos estructurales y morfológicos como el desarrollo de tricomas, espinas y aguijones, la lignificación, la formación de cutículas cerosas, el aumento del grosor de la pared celular, entre otras (Barton 2016; War et al. 2012). Por ejemplo, en el rábano (*Raphanus raphanistrum*) se ha documentado cómo se incrementa la densidad y número de tricomas en las hojas nuevas que se forman después del daño por insectos (Agrawal 1999b).

La capacidad de expresar rasgos de defensa puede variar dependiendo de la ontogenia (trayectorias ontogenéticas), edad y órgano (Barton y Boege 2017; Boege y Marquis 2005). Por ejemplo, en el maíz se ha visto cómo el perfil y la cantidad de compuestos volátiles producidos así como la transcripción de proteasas inhibitoras son distintas entre la etapa de plántula (V1) y de juvenil (V3) en las plantas infectadas por *S. exigua* (Bosak et al. 2013). Y se ha sugerido que mientras que las plantas juveniles pueden recaer más en defensas inducidas indirectas, las plántulas dependen más de las defensas inducidas directas y defensas constitutivas (Bosak et al. 2013). No obstante, otros estudios han mostrado que dentro de la etapa vegetativa (V2 a V6) la capacidad de inducir algunos metabolitos secundarios (benzoxazinoides) es mayor en etapas más jóvenes que en etapas avanzadas (Köhler et al. 2015). Así mismo, se ha demostrado que la concentración de metabolitos secundarios cambia con la edad de la hoja. Por un lado, la inducción de metabolitos secundarios suele ser mayor en hojas jóvenes y, por otro lado, los metabolitos secundarios constitutivos suelen ser mayores en las hojas viejas (Köhler et al. 2015). Estos estudios muestran cómo las respuestas a la herbivoría son afectadas de forma no lineal por la edad

y estado de desarrollo de todo el organismo y de los órganos individuales, agregando un mayor nivel de complejidad a la caracterización de estas respuestas plásticas.

2.4.2. *Evitación de la sombra*

La luz es el principal recurso limitante en la parte aérea de las plantas por lo que éstas han evolucionado múltiples formas de lidiar con su baja disponibilidad. Generalmente se considera que existen dos estrategias de las plantas ante la limitación de luz: (1) tolerancia a la sombra y (2) evitación de la sombra. Las plantas tolerantes a la sombra se caracterizan por tener rasgos como bajos puntos de compensación de luz, bajas tasas de respiración oscura, baja densidad de estomas, entre otros, que les permiten minimizar los impactos negativos de crecer en ambientes con baja disponibilidad de luz (Valladares y Niinemets 2008). Estas plantas generalmente presentan baja plasticidad fenotípica en la mayoría de sus rasgos (Valladares y Niinemets 2008). Por otro lado, las plantas con estrategia de evitación de la sombra se caracterizan por tener la capacidad de modificar sus rasgos en respuesta a la sombra para minimizar su exposición a este estrés (Casal 2013). Algunas respuestas clásicas de evitación de la sombra son la elongación del hipocótilo, tallo y peciolos, hiponastia de las hojas (levantamiento de hojas), restricción de la ramificación, inhibición de producción de macollos, aceleración de la floración, entre otras respuestas (Casal 2013; Smith y Whitelam 1997; Whipple et al. 2011). A este conjunto de respuestas a la sombra se les suele llamar síndrome de evitación de la sombra.

El estímulo ambiental más estudiado mediante el cual las plantas detectan la sombra es la proporción entre luz roja y luz roja lejana (rojo/rojo lejano) (Ballaré y Pierik 2017). Las plantas absorben con mucha eficiencia la luz roja y casi no absorben nada de las longitudes de onda del rojo lejano. Por lo tanto, los rayos de luz que atraviesan una hoja son filtrados y se reduce su proporción rojo/rojo lejano. Además, la proporción rojo/rojo lejano también se reduce en la luz reflejada por las plantas. Esto permite que sea utilizada para detectar vecinos y así anticipar ambientes con sombra (Ballaré et al. 1990). Debido a que esta tasa casi no es afectada por otras condiciones ambientales resulta ser un estímulo muy eficiente indicador de sombra (Casal 2013). Adicionalmente la luz transmitida y reflejada por las plantas también es reducida en longitudes de onda azules y UV-B, por lo que estos también son estímulos que las plantas utilizan para detectar la sombra (Ballaré y Pierik 2017; Sessa et al. 2018). Por ejemplo, la luz azul es fundamental en el fototropismo y su reducción también genera respuestas de evitación (Pedmale et al. 2016). También se ha sugerido que existen otros estímulos no asociados a la luz que las plantas pueden utilizar para responder a la sombra. Por ejemplo, el contacto con hojas vecinas (de Wit et al. 2012) y la emisión de compuestos volátiles orgánicos (Pierik y de Wit 2014). La visión actual es que todos estos diferentes tipos de estímulos se integran e interactúan para

controlar las respuestas del síndrome de evitación de la sombra (Pierik y de Wit 2014).

La percepción de los estímulos ambientales asociados a la luz se realiza a través de fotorreceptores. Los fotorreceptores son macromoléculas muy conservadas que están formadas por una proteína y un cromóforo. Existen tres principales grupos de fotorreceptores: los fitocromos, los criptocromos y las fototropinas. En la percepción de la proporción de luz rojo/rojo lejano el principal fotorreceptor es fitocromo B. Este puede estar en un estado configuracional desactivado que absorbe luz roja (Pr) o uno activado que absorbe luz rojo lejano (Pfr) (Casal 2013). Así la luz roja cambia el estado de este fitocromo del estado inactivo (Pr) al activo, mientras que la luz rojo lejano o la oscuridad lo inactiva (Ballaré y Pierik 2017). Por otro lado, la percepción de la luz azul y las regiones UV del espectro se lleva a cabo por los criptocromos, fototropinas, receptores tipo ZTL y receptores UVR8 (Casal 2013; Taiz et al. 2015). A diferencia de lo mucho que se sabe de los receptores de luz, se sabe muy poco de cómo las plantas perciben los estímulos ambientales no asociadas a la luz (Ballaré y Pierik 2017).

Las redes de regulación que se desencadenan después de la percepción de la sombra han sido ampliamente estudiadas (revisado en Casal 2013; Sessa et al. 2018). Uno de los mecanismos de señalización que más se conocen son en las que participa el fitocromo B. El fitocromo B es sintetizado en su forma desactivada (Pr) y en su forma activa (Pfr) puede pasar del citosol al núcleo donde interactúa con diversos factores de transcripción principalmente de la familia de los PIF («phytocrome interacting factors») (Casal 2013). Estos factores de transcripción regulan positivamente las respuestas de evitación de la sombra debido a que activan genes asociados al desarrollo en la oscuridad («skotomorfogénesis») y/o inhiben la expresión de genes asociados al desarrollo en la luz (fotomorfogénesis) (Taiz et al. 2015). Una vez en el núcleo, el fitocromo B en su forma activa (Pfr) desencadena la degradación de estos factores de transcripción (Sessa et al. 2018). Así, en una planta estimulada por la sombra o por bajas tasas de rojo/rojo lejano aumenta la proporción de fitocromo B en su forma inactiva (Pr) por lo que no ocurre esta degradación. En consecuencia la concentración de estos factores de transcripción aumenta y se favorece la expresión de genes asociados a la sombra. Además de la vía de señalización del fitocromo B también se han estudiado (aunque en menor medida) las vías en las que participan otros fotorreceptores y las complejas interacciones entre ellos (Pedmale et al. 2016; Sessa et al. 2018).

Las vías de señalización en las que participan los fitocromos producen una serie de modificaciones en la expresión genética que desencadenan la biosíntesis de fitohormonas y la activación de mecanismos de respuesta. Las principales hormonas implicadas en estas respuestas son las auxinas (Tao et al. 2008), pero también se ha observado que en respuesta a la sombra se sintetizan otras hormonas del crecimiento como el etileno y las giberelinas (Casal 2013). Por otro lado, el mecanismo de respuesta a la sombra que más

se ha estudiado es la expansión celular que controla la elongación (Ballaré y Pierik 2017). Para que esta expansión ocurra se requiere que las paredes celulares se «aflojen» y de esta forma pueden ceder a la presión de turgencia de sus vacuolas (Sasidharan et al. 2014). Se han identificado diversas proteínas asociadas a esta modificación de las paredes celulares. Por ejemplo las proteínas XTH y los microtubulos corticales son proteínas reguladas por las auxinas que controlan aspectos de la estructura de las paredes celulares y el citoesqueleto, respectivamente, y que rigen las respuestas a la sombra (Sasidharan et al. 2014). Otro mecanismo de respuesta que se ha estudiado es la inhibición del macollamiento en cereales como el maíz y el sorgo (Whipple et al. 2011).

Las vías de señalización, regulación y mecanismos de respuesta a la sombra han sido estudiadas principalmente en *A. thaliana*, sin embargo, ha habido importantes avances en su caracterización en algunas plantas cultivadas. Por ejemplo, usando el maíz se ha demostrado que varios de los factores de transcripción implicados en estas respuestas están funcionalmente conservados entre grupos de plantas (Shi et al. 2018; Wu et al. 2019). No obstante, también se han identificado importantes diferencias en las respuestas de las plantas cultivadas. Por ejemplo, en el maíz y el arroz se ha observado una menor inducción de las auxinas en la elongación (Liu et al. 2016a; Wang et al. 2016b), lo que sugiere diferencias en las respuestas entre monocotiledóneas y dicotiledóneas (Sessa et al. 2018) o una consecuencia de un proceso de selección en contra del síndrome de evitación durante la domesticación de estas plantas (Wang et al. 2016b). Cabe resaltar que mucha de la investigación sobre las respuestas de evitación de la sombra en el maíz ha girado en torno a cómo minimizarlas (e.g., Carriedo et al. 2016; Kebrom y Brutnell 2007; Wang et al. 2016b; Whipple et al. 2011; Wu et al. 2019; Zhao et al. 2022). Esto se debe a que cuando las plantas responden con el síndrome de evitación invierten más en tejidos vegetativos como el tallo y menos en tejidos de almacenamiento como los granos.

De igual manera el alargamiento del tallo puede aumentar el «acame» (doblez o inclinación del tallo por acción del viento) afectando la producción. Por lo tanto la evitación a la sombra suele considerarse como un rasgo poco deseable para plantas cultivadas (pero ver Maddonni et al. 2002) y se considera que ha estado sujeto a un proceso de selección en contra durante en el mejoramiento de cultivos sembrados en altas densidades (Carriedo et al. 2016; Kebrom y Brutnell 2007). En contraste los rasgos de tolerancia a la sombra se han sugerido como relevantes para el mejoramiento (Gommers et al. 2013). Dada la gran diversidad de vías y mecanismos de respuesta a la sombra que se han caracterizado (muchas específicas de cada especie), las diferentes condiciones de crecimiento de diferentes plantas y el interés agronómico de diferentes rasgos en diferentes cultivos, se ha resaltado la necesidad de ir más allá del estudio de la planta modelo *A. thaliana* y algunas otras y estudiar las respuestas a la sombra en una mayor diversidad de plantas (Carriedo et al. 2016; Gommers et al. 2013).

2.4.3. Respuestas a la disponibilidad y distribución de nutrientes

La captura de nutrientes por parte de las plantas depende de su disponibilidad y movilidad en el suelo (Postma et al. 2014). Por ejemplo, mientras que los nutrientes poco móviles en la columna de suelo, como el fosfato, tienden a ser más abundante en las capas superiores, los nutrientes más móviles, como el nitrato, tienden a ser más abundante en las capas profundas del suelo. De acuerdo con esto se ha demostrado a través de simulaciones y experimentos que en el maíz los fenotipos con sistemas radicales más superficiales, con alta densidad de raíces laterales y con raíces laterales cortas son más eficientes en la adquisición de fósforo en suelos con baja disponibilidad de este recurso (Jia et al. 2018; Postma et al. 2014). Mientras que los fenotipos de maíz con sistemas radicales profundos, con bajas densidades de raíces laterales y con raíces laterales largas son más eficientes para la captura del nitrato en suelos con baja disponibilidad de este recurso (Postma et al. 2014; Zhan y Lynch 2015). Así, dada la heterogeneidad de la distribución de recursos en el suelo las plantas han evolucionado la capacidad de modificar la morfología y fisiología de sus sistemas radicales y así optimizarlos a diferentes condiciones (Giehl y von Wirén 2014; Hodge 2004).

Se han estudiado ampliamente las respuestas plásticas de las raíces ante la disponibilidad y distribución de recursos (e.g., Yu et al. 2014b, 2016; Péret et al. 2014; Giehl y von Wirén 2014). En estos estudios suelen explorarse uno de dos tipos de respuestas: (1) las respuestas sistémicas, que se inducen cuando en el experimento la disponibilidad del recurso es homogénea en el sustrato (i.e., deficiencia o exceso total del recurso), o (2) las respuestas locales, cuando se tiene una distribución heterogénea del recurso (i.e., parches ricos y parches pobres del recurso). Mientras que las respuestas sistémicas suelen variar dependiendo de la especie, el estado de desarrollo y el nutriente, localmente las raíces de las plantas tienden a proliferar más en parches ricos en nutrientes, fenómeno que suele llamar se «colocación selectiva de raíces» (Hodge 2004; in 't Zandt et al. 2015). En el maíz se ha observado que la deficiencia sistémica de N incrementa el peso seco de la raíz, aumenta la longitud promedio de raíces de la corona, aumenta la densidad de raíces laterales, disminuye la producción de pelos, entre varias otras respuestas (Gaudin et al. 2011; Yu et al. 2014b). En cambio, el exceso de N inhibe el crecimiento de las raíces primarias y favorece la elongación de raíces laterales (Wang et al. 2005). A nivel local, en parches ricos de N el maíz aumenta la longitud y densidad de raíces laterales (in 't Zandt et al. 2015; Yu et al. 2014a). Por otro lado, la deficiencia sistémica de fósforo en el maíz reduce el número de raíces laterales y aumenta la longitud de la raíz primaria, una respuesta totalmente opuesta a la de *A. thaliana* (Li et al. 2012). En el caso de parches ricos en P se ha observado que el maíz aumenta la longitud y la longitud específica de la raíz (Yano y Kume 2005).

Las respuestas de la raíz a la disponibilidad de nitrógeno y fósforo dependen tanto

de vías de señalización locales como sistémicas (Bellegarde et al. 2017; Chiou y Lin 2011; Forde y Lorenzo 2001; Liu et al. 2020a). Por un lado, la señalización local depende de la disponibilidad local de nitrato y fósforo. Así los nitratos y los fosfatos juegan simultáneamente el papel de recursos y de estímulos ambientales (Chiou y Lin 2011; Liu et al. 2020a). La percepción de estos recursos puede darse por transceptores (moléculas que sirven simultáneamente de transportadores de membrana y de receptores) como CHL1 y NRT2.1 para el nitrato (Ho y Tsay 2010). Además también se ha propuesto que las plantas podrían percibir los nutrientes a través de receptores en el citosol y vacuolas (Ho y Tsay 2010). Por otro lado, las vías de señalización sistémicas son aquellas que informan sobre el estado nutricional interno del recurso en la planta (Bellegarde et al. 2017; Chiou y Lin 2011; Giehl y von Wirén 2014). Estas pueden dar información a una raíz sobre la limitación o el enriquecimiento que experimentan otras raíces y así coordinar el desarrollo (Liu et al. 2020a). Algunos ejemplos de moléculas que sirven como señales sistémicas internas son los micro RNAs, hormonas, azúcares y péptidos (Chiou y Lin 2011; Liu et al. 2020a).

Las vías de transducción de señales y mecanismos de respuesta que subyacen la plasticidad ante la disponibilidad y distribución de recursos están empezando a entenderse (revisado en Liu et al. 2020a; Péret et al. 2014). Por ejemplo, se sabe el nitrato puede ser un regulador directo de la expresión genética (Wang et al. 2007) y que como respuestas primeras pueden activarse tanto vías dependientes como independientes del calcio (Liu et al. 2020a). Asimismo se ha identificado que en estas respuestas plásticas participan múltiples factores de transcripción que regulan genes asociados al transporte y biosíntesis de las auxinas y de las estirgolactonas (Péret et al. 2014; Yu et al. 2019). Sumado a esto se ha demostrado que estas vías de señalización implican comunicación de larga distancia bidireccional entre el vástago y las raíces (Liu et al. 2020a). Por otro lado, algunos de los mecanismos de respuesta que más se conocen son el desarrollo de raíces laterales, la elongación de raíces y el desarrollo de pelos (revisado en Yu et al. 2016; Giehl y von Wirén 2014).

Efectos de la plasticidad

Al alterar sus fenotipos los organismos cambian su relación con su ambiente. En particular, al responder plásticamente los cultivos pueden alterar sus interacciones con otros organismos y de esta forma alterar procesos a escala de la agrocomunidad y el agroecosistema. En este capítulo se discuten los efectos que las respuestas plásticas por parte de las plantas pueden tener sobre la dinámica y el desempeño de los policultivos. En primer lugar, se discute brevemente la relación entre las distintas disciplinas sobre cuyos resultados, conceptos y teorías se basa la discusión de este capítulo. En segundo lugar, se discuten algunos aspectos generales sobre el desempeño de los policultivos que son la base del modelo/marco conceptual que se presenta en la tercera sección. Finalmente, en la cuarta sección, a partir de la revisión de estudios de caso se discuten diversos ejemplos de cómo la plasticidad fenotípica puede alterar los procesos ecológicos que subyacen el funcionamiento de los agroecosistemas.

3.1. Ecología, rasgos funcionales y agroecología

La ecología como ciencia ha crecido enormemente desde sus orígenes a finales del siglo XIX e inicios del XX. A lo largo de este tiempo la ecología se ha segregado en múltiples subdisciplinas cada una especializada en estudiar distintos aspectos de los ecosistemas (Loreau 2010). Durante gran parte del siglo XX el enfoque de la investigación fue en tratar de entender las *causas* o mecanismos que determinan los patrones de diversidad de especies (Figura 3.1). Así subdisciplinas como la ecología de comunidades y de poblaciones se enfocaron en entender la generación, mantenimiento y dinámica de los componentes bióticos de los ecosistemas (Loreau y Hector 2001). Simultáneamente surgió la ecología de ecosistemas, la cual enfatizaba el estudio de los flujos de energía y materia que se dan en los sistemas ecológicos. No obstante, el desarrollo de estas subdisciplinas se dio de forma relativamente independiente. Esto cambiaría a finales del siglo XX cuando con el incremento de conciencia y evidencia sobre la crisis de pérdida de biodiversidad surgió un fuerte interés por entender las *consecuencias* de la pérdida de diversidad sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman et al. 2014; Figura 3.1). Así, esta línea de investigación, generalmente llamada «biodiversidad y funcionamiento ecosistémico», empezó a explorar las relaciones entre conceptos, teorías y métodos de la ecología de comunidades y de la ecología de ecosistemas (Loreau 2010; Naeem et al. 2002).

Otros esfuerzos importantes de integración en la ecología se han logrado desde la ecología funcional. Ésta es una aproximación de estudio que propone enfocarse en el estudio de los procesos o funciones de los organismos (en contraposición a la aproxima-

ción de tomar taxa como unidades de estudio; Garnier et al. 2016). Más recientemente, la ecología funcional se ha basado en el uso de rasgos funcionales, los cuales se definen como cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica que repercute indirectamente en la adecuación al afectar el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de los individuos (Violle et al. 2007). Así, los rasgos funcionales, al estar relacionados con la adecuación, pueden ser utilizados para estudiar procesos ecológicos que ocurren en diferentes niveles de organización (Figura 3.1). Por ejemplo, aquellos rasgos de las plantas que varían en respuesta a la variación ambiental (rasgos de respuesta) son centrales para entender los procesos y mecanismos del ensamblaje de comunidades (Lavorel y Garnier 2002). Por otro lado, aquellos rasgos que reflejan el efecto de una planta sobre sus condiciones ambientales (rasgos de efecto) son centrales en el entendimiento de los mecanismos que subyacen a las funciones ecosistémicas (Lavorel y Garnier 2002).

Por otro lado, la agroecología también representa una aproximación integrativa en la búsqueda de construir una agricultura más sostenible y justa social, cultural y económicamente. El término agroecología hace referencia simultáneamente a una ciencia, a un conjunto de prácticas y a un movimiento social (Wezel et al. 2009; Wezel et al. 2020). En su dimensión como ciencia suele definirse como la aplicación de conceptos y principio ecológicos al diseño y manejo de agroecosistemas (Altieri 2000; Figura 3.1). Así, la agroecología entiende a los sistemas agrícolas como ecosistemas complejos y heterogéneos en contraposición a la visión dominante promovida por la agroindustria que históricamente ha buscado simplificar y homogeneizar estos sistemas (Gliessman 2007; Vandermeer 2011). La agroecología basa el diseño de sistemas agrícolas más sostenibles en diversos principios que incluyen (Altieri et al. 2015; Wezel et al. 2020): (1) favorecer el reciclaje de biomasa para optimizar la descomposición y ciclaje de nutrientes; (2) reducir o eliminar la dependencia de insumos externos y favorecer la auto-suficiencia del sistema; (3) promover la salud y funcionamiento de los suelos; (4) mantener, promover y aprovechar la biodiversidad del agroecosistema; y (5) favorecer las interacciones ecológicas positivas y las sinergias entre los elementos del agroecosistema. En particular los policultivos son una práctica relacionada principalmente a los dos últimos principios (Altieri et al. 2015).

En este trabajo integramos distintos enfoques que se han desarrollado en estos tres campos de estudio. En primer lugar, adoptamos la aproximación de la agroecología de considerar a los sistemas agrícolas como sistemas ecológicos complejos. En este sentido, para entender la dinámica y funcionamiento de los policultivos nos basamos principalmente en los conceptos y teorías desarrolladas desde la ecología de comunidades y la investigación sobre «biodiversidad y funcionamiento ecosistémico». A su vez, para vincular los procesos agroecológicos con los procesos del desarrollo que regulan la expresión de la plasticidad fenotípica, adoptamos el enfoque propuesto por la ecología funcional de basarse en el estudio de rasgos funcionales. Así, si entendemos cómo el ambiente influye

en la expresión de los rasgos funcionales (vía los procesos estudiados por la ecología del desarrollo que se discuten en el capítulo 2), y entendemos como los rasgos funcionales se relacionan a distintos procesos ecológicos (gracias a la teoría desarrollada en varios campos de la ecología), entonces podemos intentar explicar cuáles son los efectos de la plasticidad fenotípica sobre los procesos que rigen la dinámica y el desempeño de los policultivos (Figura 3.1).

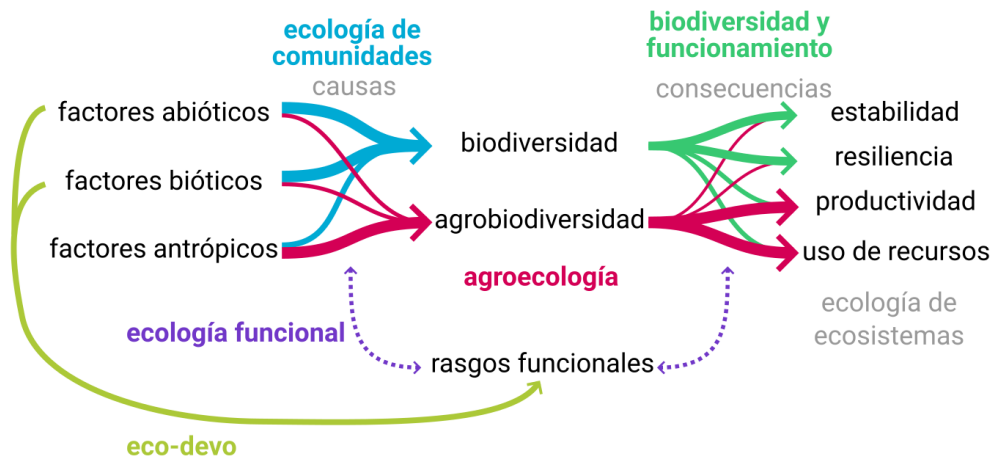


Figura 3.1: Relación entre ecología de comunidades, ecología de funciones ecosistémicas y agroecología. La ecología de comunidades se centra en entender las *causas* de los patrones de biodiversidad (flechas azules), mientras que la investigación de los efectos de biodiversidad estudia las consecuencias de la biodiversidad sobre las funciones ecosistémicas (flechas verdes). La ecología funcional es una aproximación que a través del uso de los rasgos funcionales de los organismos permite estudiar procesos que ocurren en diferentes niveles de organización (flechas modradas). La agroecología se centran en estudiar la agrobiodiversidad, los procesos que la mantienen y sus efectos (flechas rojas). Finalmente la ecología del desarrollo (eco-devo) estudia como el desarrollo fenotípico es dependiente del contexto ambiental (flechas amarillas; discutido en el capítulo 2).

3.2. Desempeño de los policultivos

3.2.1. Diversidad de policultivos

Los policultivos son un conjunto sistemas agrícolas que se caracterizan por que en ellos se cultivan dos o más especies de tal forma que éstas interactúan temporal y/o espacialmente (Vandermeer 1992). Las interacciones que experimenta una planta en un policultivo dependen principalmente del arreglo espacio-temporal del sistema (Gaudio et al.

2019). De acuerdo a su arreglo espacial los policultivos suelen clasificarse en (Andrews y Kassam 1976): (1) policultivos por franjas, donde una franja está formada por múltiples surcos sembrados con el mismo cultivo (de tal forma que las interacciones interespecíficas sólo se dan en los surcos del borde de las franjas), (2) policultivos por surcos, donde en cada surco se siembra un cultivo distinto, o (3) mezclados, donde en un mismo surco se siembran diferentes cultivos. Temporalmente, de acuerdo a los ciclos de vida de las plantas y a las prácticas de siembra, los cultivos pueden crecer juntos durante todo su ciclo de vida o solo durante parte de él. En particular, a los sistemas donde hay un periodo de crecimiento en solitario de un primer cultivo, seguido de un periodo de «crecimiento conjunto» al sembrar un segundo cultivo, y posteriormente un nuevo periodo de crecimiento en solitario después de cosechar el primer cultivo, se les conoce como policultivos de relevo (Andrews y Kassam 1976). Este tipo de sistemas pueden realizarse con cualquier arreglo espacial, sin embargo, generalmente se practican por franjas.

Adicionalmente, cuando se hace una comparación del desempeño de un policultivo contra un monocultivo, es importante considerar el tipo de diseño del policultivo. Éste puede ser de dos tipos: (1) de sustitución, cuando cierta proporción de plantas de un cultivo en monocultivo es remplazada por los otros cultivos, (2) o aditivo, cuando cada uno de los cultivos se siembra en densidades idénticas a las que tienen cuando están en monocultivo (como resultado la densidad de siembra total en el policultivo aumenta; Vandermeer 1992). En la práctica no siempre se hacen comparaciones entre monocultivos y policultivos totalmente de sustitución o totalmente aditivos. Lo que suele hacerse es comparar sistemas diseñados de acuerdo a las prácticas locales de una región y/o de acuerdo a las densidades óptimas recomendadas. Todas estas posibilidades de arreglo y diseño definen un continuo de condiciones que una planta puede experimentar, que van desde ambientes temporales y espaciales relativamente simples y homogéneos (e.g., una planta en un surco interno en un policultivo por franjas) hasta ambientes complejos y altamente heterogéneos (e.g., una planta en un sistema mixto) (Gaudio et al. 2019).

3.2.2. *Indicadores de desempeño de los policultivos*

El estudio y diseño de policultivos requiere de: (1) caracterizar los efectos (beneficios o desventajas) de estos sistemas y (2) entender los mecanismos que determinan los efectos que observemos. Se han demostrado múltiples beneficios de los policultivos con respecto a los monocultivos (ver referencias en sección 1.1). Sin embargo, este trabajo consideramos únicamente los efectos que los policultivos tienen sobre la productividad y la eficiencia de uso de recursos. La caracterización de los efectos de los policultivos se realiza a través de diversos indicadores de desempeño (revisados en Bedoussac y Justes 2011; Weigelt y Jolliffe 2003; Williams y McCarthy 2001). Estos indicadores cuantifican

las diferencias en las propiedades agroecosistémicas de crecer cultivos en condiciones de monocultivo y policultivo. En esta sección se presentan tres indicadores de desempeño comúnmente utilizados en agronomía y ecología.

LER

La tasa equivalente de superficie (LER, por las siglas en inglés de «land equivalent ratio») o la producción relativa total («relative yield total», como es conocida en estudios ecológicos) es uno de los criterios que más se utiliza para comparar los policultivos y monocultivos. Este valor representa la superficie relativa requerida de monocultivo para obtener la misma producción que en policultivo (Mead y Willey 1980) y está definida como:

$$\text{LER} = \sum_i^n RY_i = \sum_i^n \frac{Y_i}{M_i}$$

donde RY_i es la producción relativa del cultivo i y está dada por el cociente de su producción en policultivo (Y_i) entre su producción en monocultivo (M_i).

Un LER >1 indica que con el policultivo se reduce la superficie cultivada necesaria. Por ejemplo, si en una hectárea se producen en monocultivo $M_1 = 10$ unidades de frijol y $M_2 = 15$ unidades de maíz, y en una hectárea de policultivo se producen conjuntamente $Y_1 = 7$ unidades de frijol y $Y_2 = 9$ unidades de maíz, entonces tenemos que $\text{LER} = \frac{Y_1}{M_1} + \frac{Y_2}{M_2} = \frac{7}{10} + \frac{9}{15} = 1.3$. Esto indica que se requiere un 30 % más de superficie cultivada de monocultivo para obtener la misma producción que en policultivo, por lo que el policultivo utiliza la superficie disponible de forma más eficiente. En contraste un LER <1 indica que el monocultivo utiliza la superficie disponible de forma más eficiente. Por ejemplo, un LER igual a 0.9 indica que se requiere un 10 % menos de superficie cultivada de monocultivo para obtener la misma producción que en policultivo. Cabe aclarar que aunque el LER suele usarse como un criterio únicamente para comparar el desempeño entre monocultivo y policultivo, también puede usarse como un criterio para comparar sistemas de policultivo y orientar el diseño de estos sistemas. Por ejemplo, si se tienen dos distintos diseños de policultivo (e.g., con distintas densidades relativas o arreglos) y los monocultivos correspondientes más óptimos, entonces el policultivo que mejor se desempeña es aquel que de un valor mayor de LER.

El LER tiene una representación gráfica que nos será útil posteriormente en la discusión sobre los mecanismos que subyacen el desempeño de los policultivos. En el caso de dos especies tenemos que la eficiencia del monocultivo y el policultivo es igual para todos los valores de Y_1 y Y_2 que satisfagan la siguiente ecuación $\frac{Y_1}{M_1} + \frac{Y_2}{M_2} = 1$. Si de esta ecuación despejamos Y_2 obtenemos la ecuación lineal $Y_2 = M_2 - \frac{M_2}{M_1}Y_1$ que define dos regiones en el

plano (Figura 3.2.A). La primera es la región por arriba de la línea que representa diferentes combinaciones de valores de Y_1 y Y_2 que producen un $LER > 1$. La segunda es la región debajo de la línea que representa combinaciones de valores de Y_1 y Y_2 que producen un $LER < 1$ (Figura 3.2.B). Esta representación gráfica puede ser muy informativa ya que nos muestra los cambios individuales en la producción de cada cultivo (el LER parcial de cada cultivo), lo que nos puede dar pistas sobre el tipo de interacciones que operan en el sistema (Bedoussac et al. 2015; Williams y McCarthy 2001; Justes et al. 2021; Figura 3.2.C).

Algunas limitaciones del LER que deben ser tomadas en cuenta al interpretarlo son que: (1) no refleja necesariamente beneficios en la producción (i.e., puede obtenerse un $LER > 1$ con una producción total en policultivo menor a la producción de los monocultivos; Figura 3.2.C); (2) no refleja necesariamente beneficios cuando se tienen requerimientos específicos de producción (e.g., cuando solamente se tiene interés en uno de los cultivos); (3) no considera el valor monetario ni los costos de producción por lo que no refleja necesariamente los beneficios en el ingreso económico (e.g., el cultivo que más se beneficia del policultivo puede no ser el más redituable económicamente); y (4) no considera la cantidad de trabajo humano o mecanizado que requiere cada uno de los sistemas de cultivos (e.g., el policultivo requiere de mucho trabajo humano y es difícil de mecanizar) (Vandermeer 1992; Hector 1998; Andrews y Kassam 1976; Mead y Willey 1980).

Efecto neto

Una medida complementaria al LER es el efecto neto (NE , por sus siglas en inglés; Loreau y Hector 2001). Esta es una métrica que nos puede ayudar a comparar el efecto de tratamientos con distintos grados de biodiversidad sobre la productividad (u otra función ecosistémica). El efecto neto se define como la diferencia entre la producción observada en policultivo, Y_O , y la producción esperada, Y_E :

$$NE = Y_O - Y_E = \sum_i^n Y_i - \sum_i^n RY_{E,i} \cdot M_i$$

donde Y_i y M_i son las producciones observadas del cultivo i en policultivo y monocultivo respectivamente, y $RY_{E,i}$ es la producción relativa esperada del cultivo i y está dada por la proporción de plantas sembradas en policultivo con respecto al monocultivo. Por ejemplo, si en una unidad de superficie de monocultivo se producen $M_1 = 10$ unidades de frijol y $M_2 = 15$ de maíz, entonces si se siembra una unidad de área de policultivo con la mitad de frijol, $RY_{E,1} = 0.5$, y la mitad de maíz, $RY_{E,2} = 0.5$, la producción esperada en policultivo es $Y_E = RY_{E,1} \cdot M_1 + RY_{E,2} \cdot M_2 = 0.5 \cdot 10 + 0.5 \cdot 15 = 12.5$. Y si después del ciclo agrícola se obtiene una producción en policultivo de $Y_1 = 6$ unidades de frijol y $Y_2 = 10$

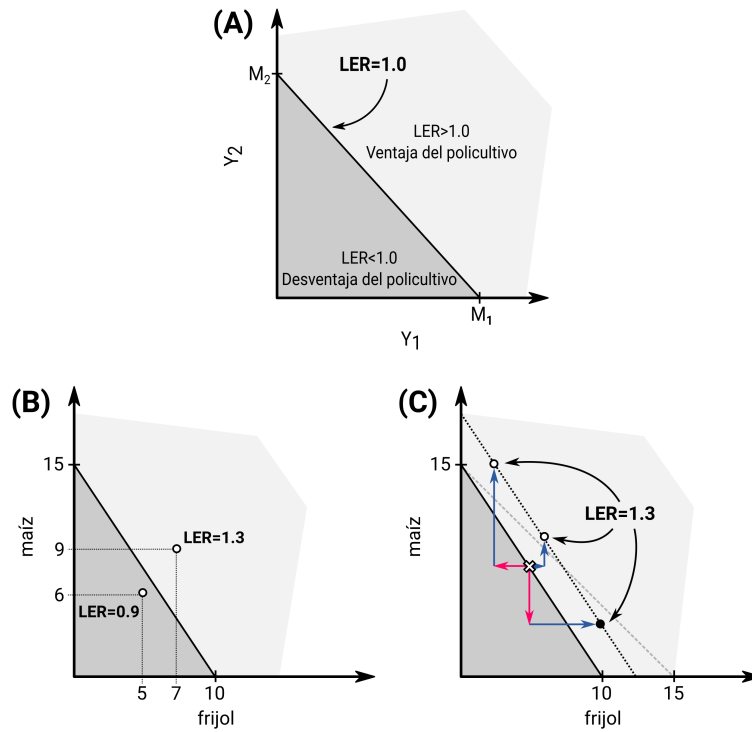


Figura 3.2: Representación gráfica del LER. (A) En el caso de dos cultivos, tenemos que la eficiencia del monocultivo y el policultivo es la misma cuando $LER = 1$, es decir, cuando $\frac{Y_1}{M_1} + \frac{Y_2}{M_2} = 1$. Si se despeja Y_2 de esta expresión obtenemos $Y_2 = M_2 - \frac{M_2}{M_1} Y_1$ que en un plano (donde el eje de las x es la producción del cultivo 1 y el eje de las y es la producción del cultivo 2) describe una línea que une las producciones en monocultivo de los cultivos M_1 y M_2 . (B) Todos los puntos arriba de la línea representan combinaciones de valores de Y_1 (frijol) y Y_2 (maíz) que dan un $LER > 1$, mientras que los puntos debajo de la línea representan combinaciones de valores que dan un $LER < 1$. (C) Un mismo valor de LER puede obtenerse de escenarios muy distintos. Por ejemplo, si en el policultivo se siembran los cultivos en una proporción 50:50 esperaríamos que sus producciones fueran la mitad que en monocultivo (tache sobre la línea de $LER=1$). Si obtenemos un valor de $LER=1.3$ este podría obtenerse de un aumento en la producción de ambos cultivos sobre su producción sobre la esperada (flechas azules). Pero también podría ser resultado de que un cultivo disminuya su producción (flechas rojas) pero el otro la aumente. Además nótese que los escenarios con $LER > 1$ pueden resultar en sobreproducción transgresiva (puntos sobre la línea blanca punteada) o no (punto debajo de la línea blanca punteada). Basado en Vandermeer (2011) y Williams y McCarthy (2001).

unidades de maíz entonces se tiene una producción total observada de $Y_O = 6 + 10 = 16$ unidades. Por lo que se tendría un efecto neto igual a $NE = Y_O - Y_E = 16 - 12.5 = 3.5$ unidades (nótese que a diferencia del LER que es una cantidad sin unidades, el efecto neto tiene las mismas unidades con las que se mide la producción e.g., kg ha^{-1}). Por lo tanto, el efecto neto indica el aumento (o disminución, si es negativo) por unidad de área en la producción absoluta que se obtiene en policultivo con respecto a la producción esperada calculada a partir de la producción en monocultivo. Cuando se tiene que la producción total observada en policultivo es mayor a la del monocultivo más productivo (como en el ejemplo descrito en este párrafo) se dice que hay sobreproducción transgresiva («transgressive overproduction»), lo cual suele usarse como un indicador inequívoco de que el policultivo se desempeña mejor que el monocultivo.

Efectos de selección y complementariedad

Desde la década de 1990 surgió mucho interés por entender la relación de la biodiversidad con distintas funciones ecosistémicas como la productividad, estabilidad y eficiencia de uso de recursos. En este contexto varios experimentos empezaron a documentar una correlación positiva entre la biodiversidad y la productividad. Con el objetivo de ayudar a resolver debates sobre la validez de estos experimentos y de dilucidar los mecanismos que determinan esta correlación, Loreau y Hector (2001) desarrollaron una aproximación para cuantificar el efecto que diferentes procesos ecológicos tienen sobre la productividad, llamada partición aditiva de los efectos de la biodiversidad (Loreau 1998; Hector 1998). Esta aproximación, basada en la ecuación de Price (aunque no totalmente equivalente, Fox 2005), divide el efecto neto en dos magnitudes: los efectos de complementariedad y los efectos de selección. La ecuación de esta aproximación está dada por:

$$NE = N \cdot \overline{\Delta RY} \cdot \overline{M} + N \cdot \text{cov}(\Delta RY, M)$$

donde N es el número de especies en el policultivo, M es la producción en monocultivo y RY es la producción relativa observada.

El primer término de la ecuación ($N \cdot \overline{\Delta RY} \cdot \overline{M}$) cuantifica los efectos de la complementariedad y es proporcional al promedio de las desviaciones de las producciones de las especies de sus valores esperados (con respecto a su producción en monocultivo y a sus abundancias en la mezcla). Por lo tanto, si en promedio los cultivos producen más de lo que se espera entonces los efectos de complementariedad son positivos, sugiriendo que podrían estar actuando la diferenciación de nicho y la facilitación (ver sección siguiente). En cambio, valores negativos indican que los cultivos producen menos de lo esperado, sugiriendo que opera la competencia interespecífica por interferencia o procesos con efectos similares (Loreau y Hector 2001).

El segundo término ($N \cdot \text{cov}(\Delta RY, M)$) cuantifica los efectos de selección e indica qué tanto covarían las producciones en monocultivo con los cambios relativos en su producción en policultivo. Cuando este valor es positivo indica que al crecer en policultivo el cultivo que es más productivo en monocultivo incrementa su productividad a expensas de una disminución proporcional en la productividad de los otros cultivos (pero ver Fox 2005 para una interpretación más cuidadosa de este término). Es decir, en el crecimiento en policultivo se da una «selección a favor» (en términos estadísticos y no evolutivos) de los cultivos más productivos en monocultivo (Loreau y Hector 2001). Lo cual sugiere que éstos tienen una mayor capacidad competitiva por lo que se benefician de la competencia interespecífica (ver sección siguiente). En cambio, valores negativos indican que los cultivos que no son los más productivos en monocultivo aumentan su producción en policultivo provocando una disminución proporcional en los cultivos que eran más productivos en monocultivo.

Los elementos de la partición aditiva de los efectos de biodiversidad pueden integrarse con la representación gráfica del LER. En este caso el eje perpendicular a la línea de LER=1.0 corresponde a la magnitud del efecto de complementariedad y un eje aproximadamente paralelo a la línea LER=1.0 corresponde a la magnitud del efecto de selección (Figura 3.3). Por lo tanto, las producciones en policultivo cercanas a la línea de LER=1.0 representan casos donde los efectos de complementariedad son cero. Es decir, donde la producción promedio observada de los policultivos no es distinta a la esperada. En cambio, los valores sobre la línea corresponden a policultivos donde los efectos de complementariedad son positivos, mientras que los valores debajo de la línea corresponden a policultivos con efectos de complementariedad negativos. Por otro lado, en el caso de los efectos de selección la dirección del eje depende de cual es la especie más productiva en policultivo. Así, mientras más se desplace la producción observada (a partir del punto correspondiente a la producción esperada) hacia el punto correspondiente a la producción en monocultivo del cultivo más productivo, más positivo serán los efectos de selección. Mientras que si el desplazamiento es en el sentido de la especie menos productiva los efectos de selección serán más negativos. Nótese que una misma producción y LER se podrían obtener a partir de escenarios con efectos de selección y de complementariedad muy distintos (Figura 3.3) lo que indica que diversos procesos ecológicos podrían estar operando simultáneamente.

La contribución de los efectos de selección y complementariedad puede variar dependiendo de las condiciones del sistema y el tiempo. Por un lado, tanto en pastizales como en sistemas de policultivo se ha observado que lo que más contribuye al efecto neto es el efecto de complementariedad (Li et al. 2020a; Loreau y Hector 2001). Sin embargo, algunos estudios han mostrado como la contribución del efecto de selección aumenta y la del de complementariedad disminuye conforme aumenta la adición de nutrientes por

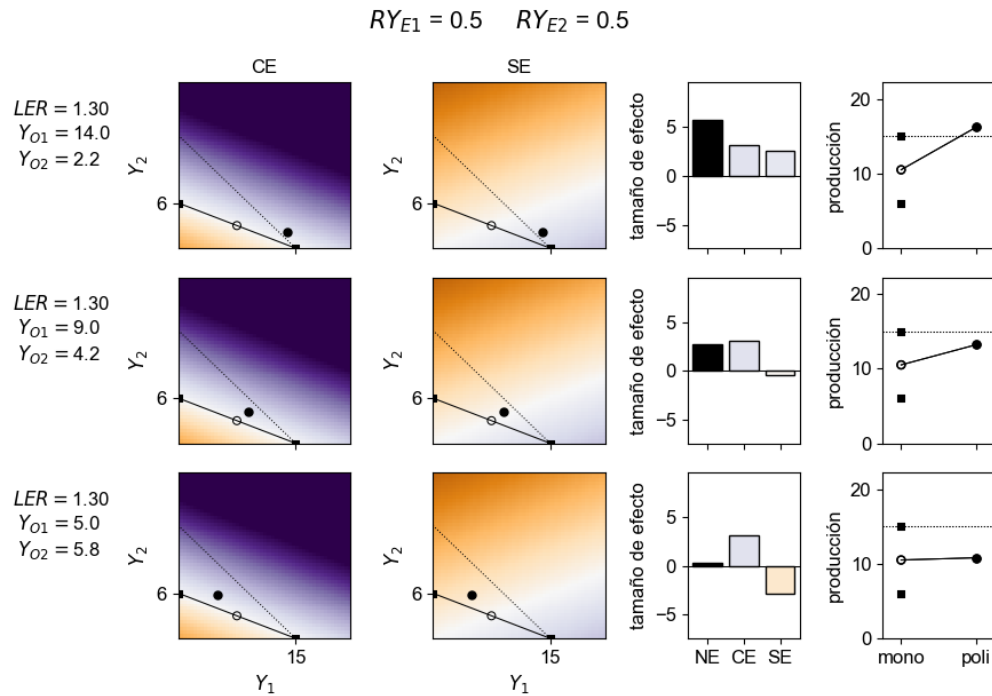


Figura 3.3: Integración del LER y los efectos de biodiversidad. En la primera y segunda columna se grafica la representación gráfica del LER (ver descripción en Figura 3.2) y en el fondo se mapean la intensidad del efecto de complementariedad (CE) y de selección (SE) correspondientes a distintas combinaciones de producción de los cultivos (Y_1 y Y_2) sembrados en una proporción 50:50 (i.e., $RY_{E1} = RY_{E2} = 0.5$) y con $M_1 = 15$ y $M_2 = 6$. En la tercera y cuarta columna se grafica el tamaño de los efectos de biodiversidad y la producción, respectivamente, para diferentes ejemplos de producción observada. Los ejemplos de producciones observadas (filas) corresponden todos a casos donde se obtiene un $LER=1.3$. Nótese que el mismo valor de LER puede obtenerse para distintas combinaciones de efectos de biodiversidad. Así mismo solamente el ejemplo de la primera fila corresponde a un caso de «sobreproducción transgresiva» [donde la producción observada (punto circular negro) se encuentra por encima de la producción del monocultivo más productivo (línea punteada)]. Código de la figura disponible en <https://github.com/b3m3bi/particionAditivaEfectosBiodiversidad>

vía de la fertilización (Zhang et al. 2021b; Zhu et al. 2023). Es decir, que las interacciones positivas tienden a dominar en ambientes estresantes y las negativas en ambientes benignos, lo que concuerda con la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994). Por otro lado, al considerar la dimensión temporal, algunos experimentos de largo plazo han mostrado cómo el efecto de complementariedad aumenta mientras que el de selección disminuye conforme pasa el tiempo (Fargione et al. 2007). De igual manera también se han hecho estudios que documentan cambios en la contribución de los efectos de biodiversidad el periodo de un ciclo agrícola. Por ejemplo, se ha observado cómo en policultivos de leguminosas con no leguminosas ambos tipos de efectos aumentan durante el ciclo de crecimiento, mientras que en mezclas que no contienen leguminosas sólo aumenta significativamente el efecto de selección (Engbersen et al. 2022).

3.2.3. *Mecanismos de desempeño en los policultivos*

Los indicadores de desempeño son medidas estadísticas que permiten evaluar los efectos o *consecuencias* de los policultivos, sin embargo, no nos explican los mecanismos o *causas* que subyacen dichos efectos. Para explicar los beneficios de los policultivos se han desarrollado distintos marcos conceptuales que se basan en los mecanismos de coexistencia y en las interacciones bióticas. Por ejemplo, Vandermeer (1981, 1992) propone entender el desempeño de los policultivos como resultado de dos principios: el «principio de producción competitiva» y el «principio de producción por facilitación». El primero hace referencia a la «reducción de la competencia» resultado de la diferenciación de nicho entre especies, y el segundo hace referencia a cuando un cultivo altera de forma positiva del ambiente para otra. Otro marco es el desarrollado por Barry y col. (2019) que proponen entender los beneficios de los policultivos como resultado de 3 tipos de diferencias: (1) diferencias en cómo las especies usan sus recursos, (2) diferencias en cómo las especies pueden modificar el ambiente abiótico de forma beneficiosa para las otras y (3) diferencias en las interacciones de las especies con organismos de otros niveles tróficos. Así estos tipos de diferencias pueden resultar en partición de recursos, facilitación abiótica y retroalimentaciones bióticas, respectivamente. Por otro lado, recientemente Justes y col. (2021) propusieron la *aproximación de las 4C*, un marco que propone entender los beneficios de los policultivos como resultado de los siguientes 4 procesos: la competencia, la complementariedad, la cooperación (facilitación) y la compensación (cuando un cultivo amortigua el fracaso de otro debido a que éstos responden diferente al estrés).

Basado en estos marcos conceptuales, en este trabajo consideraremos el desempeño de los policultivos como resultante de cuatro mecanismos: (1) la asimetría competitiva, (2) la partición de recursos, (3) la facilitación abiótica y (4) las retroalimentaciones bióticas. Siguiendo a Barry y col. (2019) definimos la asimetría competitiva como un tipo adicional

de diferencias operando en los policultivos que resultan de las «diferencias en la habilidad de las especies de competir por un recurso común». Así, la asimetría competitiva es el principal mecanismo que explica el efecto de selección, mientras que los otros tres mecanismos son aquellos que explican al efecto de complementariedad positivo (revisados en Homulle et al. 2022; Barry et al. 2019).

Asimetría competitiva

La competencia puede entenderse como el resultado del balance entre la diferenciación de nicho y las diferencias en capacidad competitivas de los organismos (Chesson 2000). Cuando las diferencias de nicho entre las especies son grandes (e.g., hay partición de recursos) entonces la competencia entre las especies es poca. En cambio, si hay poca diferenciación de nicho entre las especies (e.g., las especies usan el mismo «pool» de recursos en el tiempo y el espacio) la competencia será fuerte y la dinámica competitiva dependerá de las diferencias en las habilidades competitivas de las especies. Si la asimetría competitiva es grande entonces la planta que sea mejor competidora podrá incrementar su crecimiento a expensas de las peores competidoras. En este escenario se esperaría que dominara el efecto de selección (Montazeaud et al. 2018). En casos donde la diferenciación de nicho es poca y la asimetría competitiva también es poca, entonces los efectos de la competencia son muy fuertes sobre todos los cultivos por lo que todos disminuyen su crecimiento. En este escenario se esperaría que dominara el efecto de complementariedad negativo. Un ejemplo de esto ocurre en la interferencia alelopática entre las plantas.

Partición de recursos

La partición de recursos ocurre cuando las especies que crecen en un mismo sitio usan porciones diferentes de los recursos disponibles (Barry et al. 2019). Así, las especies, al crecer junto a plantas heteroespecíficas, se ven beneficiadas mutuamente por una «reducción de la competencia» con respecto a cuando crecen junto a plantas conespecíficas que tienen los mismos requerimientos que ellas. Una consecuencia de este proceso es que los recursos son usados de forma más completa en comparación al monocultivo. La partición de recursos puede ocurrir en el espacio, en el tiempo o por forma química.

Partición espacial La partición espacial de recursos es resultado de diferencias en la arquitectura aérea y subterránea de los organismos que les permiten acceder a diferentes porciones de un mismo recurso. En sistemas agrícolas un ejemplo de partición espacial de recursos del suelo se da en sistemas agroforestales donde los árboles en general desarrollan raíces profundas y los cultivos anuales desarrollan raíces superficiales (Homulle et al. 2022).

Partición temporal La partición temporal de recursos se da cuando distintas especies utilizan el mismo recurso en diferentes periodos de tiempo. Este puede ser resultado de diferencias en la fenología de los cultivos que provocan que maduren en diferentes momentos (Homulle et al. 2022). Por ejemplo, dos cultivos podrían tener distintas demandas de agua en distintos periodos de su crecimiento (Zhang et al. 2022). Así mismo la partición temporal puede ser resultado de la manipulación de las fechas de siembra de los cultivos como se da en los sistemas de relevo.

Partición de forma química La partición química de recursos se da cuando las plantas utilizan distintas formas químicas de un mismo recurso. Así, aunque las plantas tienen esencialmente los mismos requerimientos de nutrientes, éstas pueden tener diferentes preferencias por distintas formas químicas de los recursos. Por ejemplo, el N en un agroecosistema puede estar en forma de nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+) o N atmosférico (N_2). Las leguminosas al poder fijar el N atmosférico reducen su demanda de otras formas químicas y en consecuencia incrementan su disponibilidad para las no leguminosas. A su vez, las no leguminosas también pueden tener distintas preferencias y/o cambiar su consumo de amonio y nitrato al crecer con otras especies (Ashton et al. 2010; Liu et al. 2020b).

Facilitación abiótica

La facilitación abiótica se da cuando una especie modifica de forma positiva el ambiente abiótico para otra (Barry et al. 2019). La facilitación abiótica puede ocurrir a través del enriquecimiento de recursos o por el amortiguamiento del estrés físico. El enriquecimiento de recursos se da cuando una planta hace disponible a otra un recurso que previamente no estaba disponible. Por ejemplo, las especies movilizadoras de P pueden secretar ácidos orgánicos, enzimas y protones que solubilizan y hacen disponible el P que se encontraba en formas inmóviles en el suelo (Homulle et al. 2022). Así, las plantas que crecen cerca pueden acceder al P movilizado e incrementar su captura de P. Así mismo la fijación de N también puede resultar en facilitación ya que el N fijado puede ser transferido a otras plantas a través de compuestos exudados con N, por la descomposición de tejido de la raíz y/o por redes comunes de micorrizas (Thilakarathna et al. 2016). Por otro lado, un ejemplo de amortiguamiento del estrés físico es la reducción del estrés hídrico. Los dosel más densos y complejos de los policultivos contribuyen a reducir la evaporación del suelo, a favorecer la humidificación del aire y a reducir la demanda y pérdida de agua en las hojas (Brooker et al. 2021; Yin et al. 2020).

Retroalimentaciones bióticas

Las retroalimentaciones bióticas (facilitación biótica o facilitación indirecta) ocurren cuando una planta heteroespecífica altera las interacciones de otra planta con organismos de otros niveles tróficos (Barry et al. 2019). Estas retroalimentaciones pueden ser positivas o negativas. Las negativas se dan cuando las especies difieren en sus enemigos (e.g., herbívoros, patógenos). Así cuando plantas de especies diferentes crecen juntas pueden reducirse los efectos de estas interacciones negativas (i.e., se reduce la denso-dependencia negativa). Por ejemplo, una franja de un cultivo puede funcionar como una «barrera» que reduzca la dispersión de los herbívoros o patógenos del otro cultivo (Yang et al. 2014b). Así mismo algunas plantas pueden producir compuestos de defensa que afecten a los patógenos o herbívoros de otras plantas (Homulle et al. 2022). Por otro lado, las retroalimentaciones positivas se dan cuando las especies difieren en sus mutualistas (e.g., bacterias promotoras del crecimiento, micorrizas, polinizadores) y otros organismos benéficos (e.g., enemigos naturales). Si los mutualistas de una especie también benefician a otras especies, entonces al aumentar la diversidad de plantas los efectos positivos sobre las plantas del sistema también pueden incrementar. Por ejemplo, se ha observado cómo algunos sistemas de policultivo aumentan la polinización (Pereira et al. 2015) y la microbiota benéfica (Wang et al. 2021a).

Nótese que todos estos mecanismos operan simultáneamente en un sistema. Por ejemplo, mientras que en la parte aérea podría haber una fuerte competencia por la luz entre dos cultivos, en la parte subterránea podrían estar ocurriendo simultáneamente efectos de facilitación por movilización de recursos. En consecuencia, el desempeño del sistema estaría dado por el balance y la fuerza relativa de cada uno de estos procesos. Así mismo la distinción entre estos mecanismos no es tan clara, ya que un mismo fenómeno puede afectar múltiples mecanismos (Brooker et al. 2021). Por ejemplo, la fijación de N en leguminosas es un proceso que puede resultar en partición química de recursos y en facilitación abiótica, y que al ser un proceso mediado por microorganismos del suelo podría también ser afectado por las retroalimentaciones bióticas (Figura 3.6). Así mismo la movilización de P además de favorecer a la facilitación también puede representar una forma de partición química de recursos.

3.3. Modelo para interpretar el papel de la plasticidad fenotípica

3.3.1. ¿Cómo la plasticidad fenotípica afecta las interacciones?

Los organismos y su ambiente están en mutua determinación, es decir, el ambiente y el organismo se afectan y transforman uno al otro. Así, los organismos *responden* a su ambiente y a su vez tienen un *efecto* sobre él (Vandermeer 1992). Un primer tipo de

respuestas y efectos son todos aquellos procesos mediados por los recursos. Por ejemplo, la disponibilidad de recursos (e.g., nitrógeno, agua y luz) determina el crecimiento de los cultivos, es decir, los cultivos *responden* a sus condiciones ambientales. Mientras que por otro lado, los organismos al utilizar los recursos los agotan por lo que ya no quedan disponibles para otros individuos. En consecuencia, al consumir los individuos tienen un *efecto* sobre su ambiente. Estas interacciones organismo-ambiente mediadas por los recursos son las que suelen enfatizarse en los modelos ecológicos. Así, la interacción entre dos individuos promedio y su ambiente puede modelarse de la siguiente forma (Figura 3.4.1, 2, 3):

$$\frac{dB_1}{dt} = f_1(A) \quad (1)$$

$$\frac{dB_2}{dt} = f_2(A) \quad (2)$$

$$\frac{dA}{dt} = g(B_1, B_2) \quad (3)$$

donde B_i es la biomasa de un individuo del cultivo i , A es una magnitud que representa el estado ambiental (recursos y condiciones) y f_1 , f_2 y g son funciones. Nótese que en esta primera aproximación la biomasa de los individuos únicamente depende del estado ambiental (i.e., las funciones f_1 y f_2 solo dependen de A). No obstante, el desempeño de los individuos (e.g., su eficiencia en adquirir recursos) depende también de sus rasgos funcionales (Violle et al. 2007). Por ejemplo, la acumulación de biomasa en un cultivo depende de su captura de luz, la cual a su vez depende de rasgos funcionales como el área foliar y la tasa fotosintética de saturación de luz. Los modelos de ecología de comunidades suelen resumir estas diferencias entre los rasgos de los organismos utilizando parámetros poblacionales (e.g., tasas intrínsecas de crecimiento, coeficientes de competencia, capacidades de carga). En nuestro marco el papel que juegan los rasgos funcionales sobre el desempeño de los individuos se podría incorporar explícitamente de la siguiente manera (en las ecuaciones 1 y 2; Figura 3.4.4, 5):

$$\frac{dB_1}{dt} = f_1(A, \vec{R}_1) \quad (4)$$

$$\frac{dB_2}{dt} = f_2(A, \vec{R}_2) \quad (5)$$

donde $\vec{R}_i = (R_{i1}, R_{i2}, \dots, R_{im})$ es un vector, donde cada entrada R_{ij} representa el valor del rasgo funcional j del individuo i . La incorporación de los rasgos funcionales al modelo permite resaltar el hecho de que el efecto de los organismos sobre su ambiente no se

reduce únicamente a su consumo de recursos, sino que dependiendo de sus rasgos funcionales los organismos pueden tener distintos efectos sobre su ambiente. Por ejemplo, las plantas que forman simbiosis con bacterias nitrificantes pueden enriquecer de nitrógeno su ambiente; una planta tolerante a la sequía puede mejorar las condiciones de humedad y favorecer el establecimiento de otras; y una planta que emita muchos compuestos alelopáticos puede hacer inaccesibles ciertos volúmenes de suelo a otras. Por lo tanto, el efecto de los organismos sobre su ambiente (ecuación 3) se podría reescribir como (Figura 3.4.6):

$$\frac{dA}{dt} = g(B_1, B_2, \vec{R}_1, \vec{R}_2) \quad (6)$$

Nótese que los rasgos que reflejan el efecto de los organismos sobre el ambiente (aquellos relevante en la ecuación 6) no necesariamente son los mismos que son relevantes para entender la respuesta al ambiente (aquellos relevantes en las ecuaciones 4 y 5). Ahora, si suponemos que los rasgos funcionales de los organismos son fijos entonces el valor del rasgo j del individuo i sería únicamente una función de su genotipo (Figura 3.4.7):

$$\frac{dR_{ij}}{dt} = h(G_i) \quad (7)$$

donde G_i es el genotipo del individuo i (que es una constante en escalas del desarrollo) y h es la función que mapea la relación promedio del genotipo con el fenotipo. Sin embargo, si consideramos cómo los organismos en su desarrollo *responden* al ambiente, es decir, si consideramos la plasticidad fenotípica de los rasgos funcionales, entonces la expresión fenotípica también depende de los estímulos ambientales asociados al estado ambiental A , por lo que la ecuación 7 se podría reescribir como (Figura 3.4.8):

$$\frac{dR_{ij}}{dt} = h(G_i, A) \quad (8)$$

No obstante, la alteración del desarrollo de los individuos en *respuesta* al ambiente no solamente se da a través de la detección de estímulos ambientales externos, sino que la expresión fenotípica también depende del estado interno (aquí representado por la biomasa) que puede reflejar restricciones en el desarrollo y/o efectos indirectos del ambiente (ver; sección 2.3). Por ejemplo, la capacidad de poder desarrollar un valor de rasgo específico en respuesta a un estímulo ambiental depende de que haya disponibilidad suficiente de recursos internos que el organismo pueda invertir para reorganizar su desarrollo. Por lo

tanto, el valor promedio de rasgo de un organismo (ecuación 8) puede reescribirse como (Figura 3.4.9):

$$\frac{dR_{ij}}{dt} = h(G_i, A, B_i) \quad (9)$$

Resumiendo, tendríamos que la biomasa de un organismo promedio i (B_i), el valor de su rasgo funcional j (R_{ij}) y el estado ambiental (A) se podrían representar a través del siguiente sistema:

$$\begin{aligned} \frac{dB_i}{dt} &= f_i(A, \vec{R}_i) \\ \frac{dR_{ji}}{dt} &= h(G_i, A, B_i) \\ \frac{dA}{dt} &= g(B_1, B_2, \vec{R}_1, \vec{R}_2) \end{aligned}$$

Este modelo refleja únicamente las potenciales interacciones entre plantas. También se podrían representar las interacciones con otros organismos como herbívoros o simbioses. Al incorporar estas interacciones al modelo lo relevante sería resaltar el papel que juegan los rasgos funcionales y cómo la plasticidad fenotípica de éstos puede alterarlas.

3.3.2. ¿Cómo la plasticidad fenotípica afecta el desempeño?

Los cambios en las propiedades ecosistémicas están dados por funciones de integración (*sensu* Violle et al. 2007). Estas funciones de integración permiten escalar lo que ocurre a nivel de los individuos con lo que ocurre en la escala del ecosistema. Por ejemplo, si pudiéramos medir la biomasa B_i de cada uno de los individuos en una unidad de área determinada, entonces una función de integración sencilla para calcular la producción consistiría sólo en la suma de las biomásas de los individuos: $Y = \sum_{i=1}^n B_i$. Por lo tanto, la producción total depende de n , el número de individuos en la unidad de área y B_i , las biomásas de los individuos. Así, los cambios en una función ecosistémica en un policultivo con respecto a un monocultivo puede deberse a dos procesos (Barry et al. 2019): (1) al aumento de la densidad de los individuos en policultivo sin que haya cambios en el desempeño individual (i.e., aumentamos n y dejamos B_i fijo), y (2) al aumento del desempeño individual de los organismos (i.e., aumentamos B_i y n se queda fijo). En sistemas reales los beneficios de los policultivos se deben a la operación conjunta de estos dos procesos.

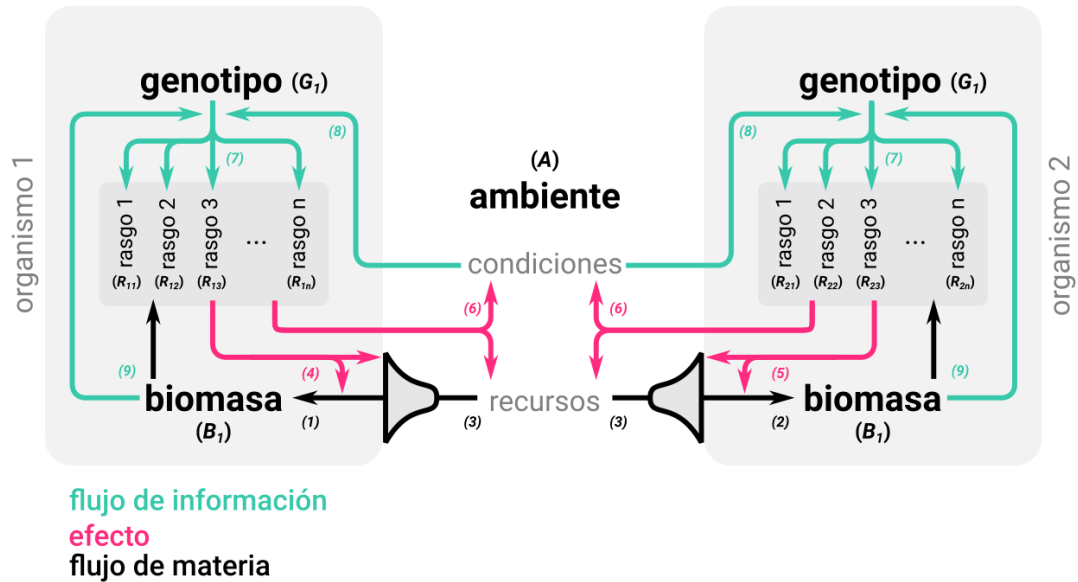


Figura 3.4: Efecto de la plasticidad fenotípica en las interacciones planta-planta. En este modelo un organismo está formado por un genotipo (G_i), su biomasa (B_i) y un conjunto de rasgos funcionales (R_{ij}). La interacción entre dos organismos está mediada por el ambiente (A). Los organismos interactúan con su ambiente a través de consumir recursos (1,2,3). La forma cómo los organismos consumen recursos está determinada por sus rasgos funcionales (4,5). A su vez el efecto que los organismos tienen sobre las condiciones y sobre suministro de recursos en el ambiente depende también de sus rasgos funcionales (6). La expresión de rasgos fenotípicos en los organismos depende del genotipo (7) así como del contexto ambiental (8) y de las retroalimentaciones internas (9).

Teóricamente los cambios en el desempeño de un cultivo entre un policultivo y un monocultivo, es decir, efectos netos de la especie i : ΔY_i , pueden dividirse en dos tipos de efectos (Zhu et al. 2015; Figura 3.5): (1) efectos de la estructura ($\Delta Y_{\text{estructura},i}$) y (2) efectos de la plasticidad ($\Delta Y_{\text{plasticidad},i}$):

$$\Delta Y_i = \Delta Y_{\text{estructura},i} + \Delta Y_{\text{plasticidad},i}$$

Los efectos de la estructura incluyen dos cosas. En primer lugar, incluyen todos los efectos de la distribución espacial del policultivo (Zhu et al. 2015). Es decir, los efectos que son resultado de alterar la densidad y abundancia relativa de las especies en el policultivo (i.e., los efectos de alterar n en la función de integración descrita en el párrafo anterior). En segundo lugar, incluyen todos aquellos efectos en el desempeño que son

resultado de las diferencias intrínsecas (genéticas) de las especies (Zhu et al. 2015). Es decir, aquí se incluyen los efectos que surgen de los mecanismos de desempeño sin que los organismos alteren su fenotipo al crecen en policultivo. Por ejemplo, supongamos que en monocultivo un cultivo A desarrolla un sistema radical profundo y que un cultivo B desarrolla un sistema radical superficial. Entonces cuando estos cultivos crecen juntos, con este mismo fenotipo de monocultivo, emerge un proceso de partición de recursos que puede contribuir positivamente al desempeño.

Por otro lado, los efectos de la plasticidad incluyen todos aquellos cambios en el desempeño que pueden atribuirse a la capacidad de las plantas de responder plásticamente (Zhu et al. 2015). Es decir, aquí se incluyen todas las «modificaciones» (o nuevos procesos) que las respuestas plásticas generan sobre los mecanismos de desempeño. Por ejemplo, retomando el ejemplo anterior, si al crecer en policultivo el cultivo A en lugar de desarrollar un sistema radical profundo responde desarrollando un sistema radical superficial, entonces se podría reducir la partición de recursos esperada por sus fenotipos en monocultivo y se aumentaría la competencia entre cultivos. Nótese que tanto los efectos de la estructura como los de la plasticidad pueden estar asociados a los mecanismos de desempeño de los policultivos descritos en la sección anterior. Por lo tanto, estos dos efectos a su vez pueden contribuir tanto a los efectos de selección como a los de complementariedad del sistema (Figura 3.5).

3.4. *Efectos de la plasticidad fenotípica en la dinámica y desempeño de los policultivos*

Para caracterizar las diferentes formas como la plasticidad fenotípica altera la dinámica y el desempeño de los policultivos anuales se realizó una revisión bibliográfica. Para ello se realizaron búsquedas no sistemáticas a través de herramientas como Google Scholar, Semantic Scholar, Web Of Science, CAB direct, SciELO y Research Rabbit. En particular se buscaron estudios que cumplieran los siguientes dos criterios: (1) que el sistema de estudiado fuera un policultivo basado en maíz y (2) que se estudiara algún rasgo funcional entre diferentes tratamientos. Se decidió centrar la revisión principalmente en los policultivos basados en el maíz por diferentes razones: (i) por la amplia cantidad de estudios que se han hecho sobre estos sistemas; (ii) como una forma de acotar los estudios potencialmente relevantes para revisar; y (iii) por la importancia de los policultivos basados en maíz en la agricultura mundial y en particular en México.

En total se sistematizaron 56 estudios (ver Anexo). El periodo de publicación de los estudios sistematizados va de 2000 a 2023, donde la gran mayoría data de los últimos 10 años. Así mismo la gran mayoría son estudios realizados en China (aproximadamente el 70 %). Los principales sistemas de policultivo estudiado son los sistemas trigo-maíz,

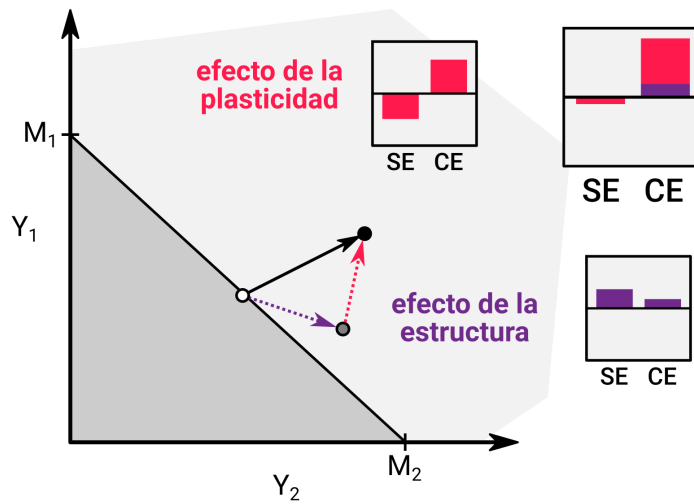


Figura 3.5: Efecto de la plasticidad y de la estructura en el desempeño de los policultivos. La desviación de la producción observada en un policultivo (flecha negra) de la esperada con base en la producción en monocultivo (punto blanco) teóricamente podría deberse a dos tipos de efectos. El efecto de la estructura (flecha morada) incluye todos los efectos que se le puedan atribuir al arreglo espacial del sistema y a las diferencias intrínsecas entre los cultivos. Por otro lado, el efecto de la plasticidad (flecha rosa) incluye todos los efectos que se deben a la capacidad de los cultivos de alterar su desarrollo al crecer en policultivo con respecto a cuando crece en monocultivo. Si los organismos no respondieran plásticamente al crecer en policultivo entonces solo operaría el efecto de la estructura (punto gris). Dependiendo del mecanismo ecológico al que estén asociados estos dos tipos de efecto pueden contribuir al efecto de complementariedad y de selección en diferentes medidas.

maíz-soya y maíz-haba practicados en franjas. En la parte aérea los principales rasgos funcionales estudiados son rasgos asociados a la captura de luz como el área de la hoja, la altura de la planta, el área específica foliar y el contenido de clorofila. En la parte subterránea los principales rasgos estudiados son la densidad de longitud de la raíz, la distribución horizontal y vertical de la raíz y la longitud total de la raíz.

Cabe señalar que en regiones como África y América Latina, donde los sistemas de policultivo son una práctica común, podría haber muchos más estudios relevantes que contribuyan a entender el papel de la plasticidad fenotípica en los policultivos. Sin embargo, esta revisión se limitó principalmente a revisar la literatura primaria en inglés accesible por los motores de búsqueda más populares. Mucha de la investigación agronómica en estas regiones es publicada en lenguas distintas al inglés en revistas nacionales y regionales, muchas de las cuales no son indexadas en los motores de búsqueda que se

utilizaron en este trabajo. Así mismo muchos trabajos no son publicados en revistas (e.g., tesis) por lo que ubicarlos y acceder a ellos es más difícil. Por lo tanto, en esta revisión se excluyeron muchos estudios potencialmente relevantes producidos en estas geografías.

La discusión de los estudios revisados se organiza de acuerdo a las funciones de las plantas (Figura 3.6). Así en las siguientes subsecciones se discute cómo la plasticidad en rasgos asociados a distintas funciones de la planta (captura de luz, captura de nutrientes, movilización de nutrientes, fijación de N, interacciones con microbiota y defensas contra la herbivoría) afecta a los distintos mecanismos de desempeño de los policultivos y a su productividad.

3.4.1. Plasticidad en la captura de luz

Cuando un cultivo crece en policultivo la expresión de sus rasgos asociados a la captura de luz depende de: (1) la partición espacio-temporal y (2) la asimetría competitiva. Así, si los cultivos difieren en la estructura de sus doseles o en sus periodos de crecimiento, entonces puede emerger una partición espacio-temporal por la luz y todos los cultivos podrán experimentar mejores condiciones de luz que cuando crecen en monocultivo. Sin embargo, si los cultivos difieren fuertemente en rasgos asociados a la capacidad competitiva (e.g., altura), entonces al crecer en policultivo uno experimentará mejores condiciones de luz y otro peores con respecto a cuando crecen en monocultivo. Las plantas que como resultado de estos dos procesos logran interceptar más luz suelen responder plásticamente favoreciendo incluso más su captura de luz. En cambio, las plantas que experimentan una reducción de la luz suelen responder «retrasando» y/o disminuyendo su crecimiento o alteran su desarrollo para incrementar su exposición a la luz y disminuir el estrés por la poca disponibilidad de luz.

La plasticidad en la captura de luz permite aprovechar mejor la partición temporal

En los sistemas de relevo las diferentes fechas de siembra y periodos de crecimiento de los cultivos genera una partición temporal de recursos. Este proceso es central en los sistemas de policultivo basados en la competencia como en el sistema trigo-maíz (Yu et al. 2022). Diversos estudios han demostrado los beneficios que este sistema tiene en términos de la productividad y eficiencia de uso de la superficie con respecto a sus monocultivos (Gao et al. 2009; Gou et al. 2016; Zhu et al. 2016). Los beneficios en este sistema suelen explicarse como resultado del «principio de producción competencia-recuperación» (Li et al. 2001; Liu et al. 2020c; Zhang y Li 2003). Este principio describe un proceso donde el cultivo dominante (i.e., el mejor competidor) se beneficia de la competencia y aumenta su producción generando una reducción en el crecimiento del cultivo subordinado (Zhang et al. 2015). Sin embargo, cuando el cultivo dominante es cosechado, el cultivo subordinado

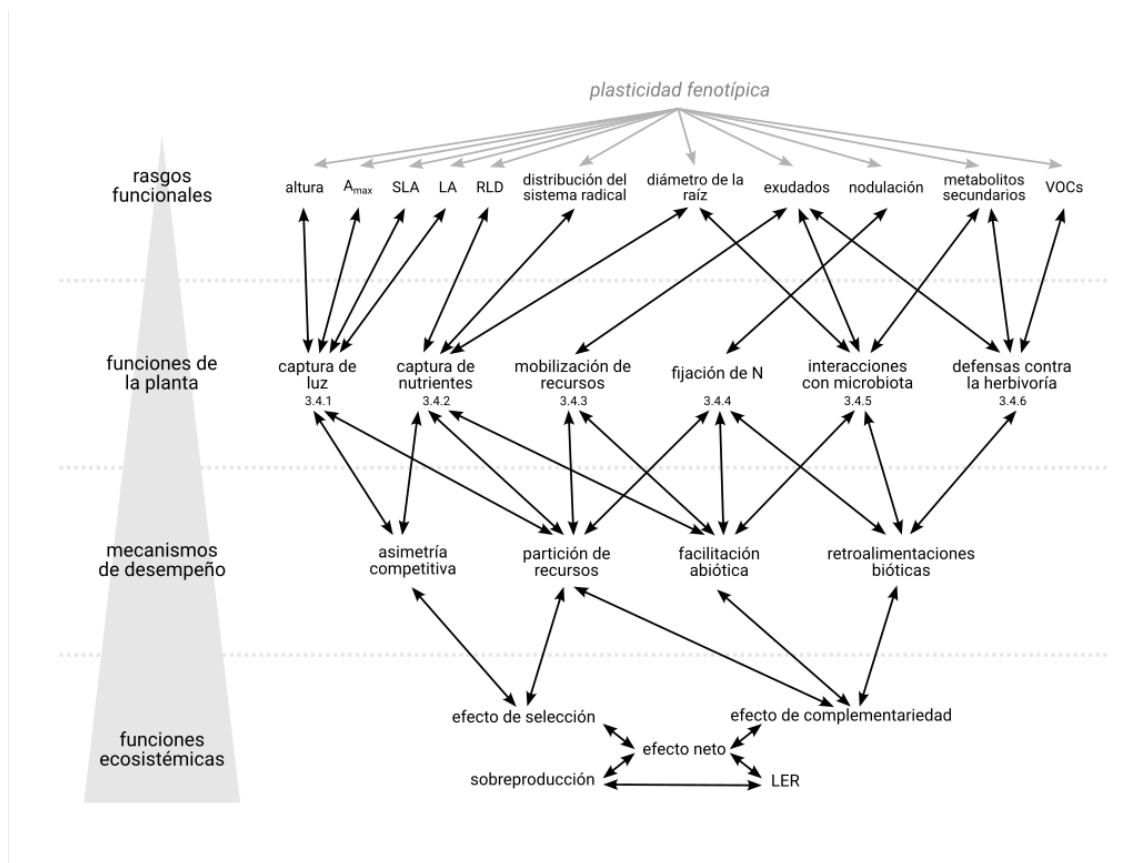


Figura 3.6: Rasgos funcionales, funciones de la planta, mecanismos de desempeño y funciones agroecosistémicas. La plasticidad fenotípica puede modificar los rasgos funcionales de los organismos. Cada rasgo funcional puede estar asociado a diversas funciones de una planta y afectar a los mecanismos de desempeño en los policultivos. Los números indican en que subsección se discuten los efectos de la plasticidad de rasgos funcionales asociados a distintas funciones de las plantas. A_{max} tasa fotosintética de saturación de luz; SLA: área específica foliar; LA: área de la hoja; RLD: densidad de longitud de la raíz; VOCs: compuestos volátiles orgánicos.

responde acelerando su crecimiento y recuperando (o incluso superando) la producción que tiene en monocultivo (Zhang et al. 2015). En este proceso la plasticidad juega un papel central en favorecer el efecto benéfico de la competencia sobre la especie dominante y también en facilitar la recuperación del cultivo subordinado (ver sección 3.4.2).

El sistema de policultivo de trigo-maíz de relevo se caracteriza por generar condiciones de luz dinámicas en el tiempo y heterogéneas espacialmente (Zhu et al. 2015). Esto se debe a que el trigo es sembrado primero en franjas separadas y cuando éste alcanza la etapa de macollamiento se siembra el maíz en las franjas intermedias. Después de la cosecha del trigo el maíz continúa creciendo solo. Así, durante las primeras etapas de su desarrollo, las plantas de trigo, sobre todo aquellas en los bordes de las franjas, experimentan condiciones favorables de luz con respecto a cuando crecen en monocultivo. En contraste, el maíz, al ser sembrado después del trigo, experimenta un ambiente de mayor competencia por luz durante las primeras etapas de su desarrollo (Zhu et al. 2014).

Las plantas de trigo responden a estas condiciones de crecimiento incrementando su número de macollos, aumentando su área foliar, cambiando el ángulo de inclinación de sus hojas y aumentando el contenido de clorofila en sus hojas (Zhu et al. 2016). A través de modelación computacional se ha mostrado que estas respuestas plásticas (en particular el incremento en el número de macollos) pueden contribuir de manera importante a incrementar la captura de luz (Zhu et al. 2015). En particular, Zhu y col. (2015) mostraron como al crecer en policultivo se incrementa un 23 % la captura de luz del trigo y que un 64 % de este aumento es atribuible a la plasticidad fenotípica (el 36 % restante es atribuible a mecanismos no dependientes de la plasticidad fenotípica). Por lo tanto, si las plantas de trigo no respondieran plásticamente, aunque sí habría beneficios en el sistema, no se aprovecharía una importante porción de los recursos disponibles. Este caso ilustra cómo la plasticidad fenotípica le puede permitir a las plantas aprovechar mejor los beneficios de la partición temporal de recursos asociados a la práctica del relevo y así posiblemente contribuir al efecto de complementariedad en el sistema (Figura 3.7). Sin embargo, durante el periodo de crecimiento conjunto estas mismas respuestas también contribuyen a incrementar la capacidad competitiva del trigo y a reducir la disponibilidad de luz para el maíz. Por lo tanto, estas respuestas también podrían contribuir simultáneamente al efecto de selección del sistema.

La plasticidad en la captura de luz permite incrementar la capacidad competitiva

En sistemas de policultivo simultáneo también se han observado respuestas plásticas que incrementan la captura de luz, la fotosíntesis y el desempeño. Por ejemplo, en los sistemas simultáneos de maíz-soya (Li et al. 2021), maíz-cacahuete (Zhang et al. 2023) y maíz-alfalfa (Nasar et al. 2020), el maíz, dada su mayor altura, experimenta condiciones

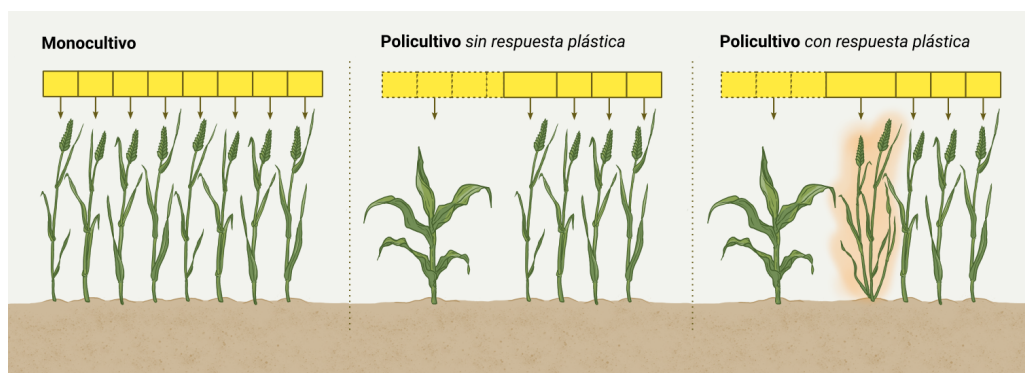


Figura 3.7: En el sistema trigo-maíz de relevo, la plasticidad fenotípica del trigo en el número de macollos favorece la captura de luz.

favorables de luz. Ante estas condiciones el maíz responde desarrollando una mayor área foliar, incrementando el contenido de clorofila en las hojas, la tasa fotosintética y la conductancia de los estomas (Li et al. 2021; Nasar et al. 2020), lo que en conjunto incrementa su captura de luz y su desempeño. Debido a que estas respuestas plásticas en un cultivo generalmente vienen acompañadas por una disminución en el desempeño de los cultivos acompañantes, entonces potencialmente contribuyen a incrementar la asimetría competitiva y el efecto de selección en el sistema. Nótese que estas respuestas plásticas en la parte aérea están asociadas y reflejan las interacciones en la parte subterránea. Por ejemplo, la capacidad del maíz de incrementar el contenido de clorofila en sus hojas cuando crece en policultivo con la alfalfa es posible gracias al incremento en la captura de N que experimenta dadas las interacciones en la parte subterránea (Nasar et al. 2020).

La plasticidad a la sombra genera retrasos en el desarrollo

Por otro lado, la plasticidad fenotípica en respuesta a los cambios en las condiciones de luz también puede estar asociada a disminuciones en el desempeño. Un ejemplo de esto son las respuestas de las plantas ante la sombra. La gran mayoría de las plantas suele responder a ambientes con poca luz con respuestas características del «síndrome de evitación de la sombra» como: mayor elongación de entre nodos, reducción de la ramificación, retraso en el desarrollo de las hojas, aceleración de la floración, entre otras (Smith y Whitelam 1997; Casal 2013). Estas respuestas teóricamente contribuyen a incrementar la captura de luz y a aumentar la capacidad competitiva de las plantas (Bongers et al. 2018; Smith y Whitelam 1997). El grado en que una planta cultivada exhibe rasgos de este síndrome varía dependiendo su especie, la intensidad y duración del estrés lumínico y del momento de su desarrollo cuando experimenta la sombra. Por ejemplo, la soya es

una planta altamente sensible a la sombra que al crecer en policultivo con maíz suele expresar de forma muy fuerte rasgos del síndrome de evitación de la sombra (Wu et al. 2017; Zhang et al. 2023). En cambio, el cacahuete exhibe estos rasgos en menor medida y su fenotipo al crecer en policultivo con maíz, en lugar de reflejar una estrategia activa de evitación de la sombra, refleja en mayor medida las consecuencias inevitables de crecer en un ambiente con poca disponibilidad de luz (Zhang et al. 2023).

En los sistemas de relevo trigo-maíz, a diferencia del trigo, la plasticidad fenotípica en el maíz contribuye de manera negativa a su captura de luz (Zhu et al. 2015). Esta reducción en la captura de luz explica en parte la menor productividad que el maíz suele tener en este sistema con respecto a su monocultivo (Li et al. 2001; Gou et al. 2016). En particular, se ha demostrado cómo las plantas de trigo, que en el momento de la siembra del segundo cultivo poseen ya una altura considerable, reducen la proporción de luz rojo/rojo lejano y la radiación fotosintéticamente activa disponible para las plántulas de maíz (Zhu et al. 2014). Estos cambios en el ambiente lumínico generan en el maíz una disminución de las tasas de aparición de las hojas, cambios en la longitud de las hojas, aumento de la duración de elongación de las hojas, incremento del área específica foliar, disminución del contenido de N y de clorofila de la hoja, entre otras modificaciones (Gou et al. 2018; Zhu et al. 2014). Así, los efectos de la sombra en el desarrollo temprano tienen efectos en el desarrollo subsecuente de toda la planta (Gou et al. 2018; Zhu et al. 2014). Zhu y col. (2015) mostraron cómo en condiciones de policultivo este fenotipo con desarrollo «retrasado» es menos eficiente para la captura de luz que el fenotipo característico de monocultivo. En resumen, el maíz disminuye su capacidad competitiva con respecto a la que tendría si no respondiera plásticamente. Así, en este caso la respuesta plástica actúa incrementando la asimetría competitiva por lo que podría contribuir al «efecto de selección». Otros casos donde también se han descrito respuestas de «retraso» inducidas en el desarrollo temprano con consecuencias negativas en el desempeño son: la respuesta del maíz a la sombra de la papa (Mushagalusa et al. 2008) y las respuestas del maíz (Liu et al. 2009; Page et al. 2009) y el frijol (McKenzie-Gopsill et al. 2020) a la sombra de las hierbas.

La plasticidad a la sombra es insuficiente para compensar la reducción de luz

En sistemas de policultivo donde las diferencias en altura entre cultivos son muy grandes pueden darse fuertes respuestas a la sombra. Por ejemplo, en el sistema maíz-soya por franjas generalmente se obtienen beneficios en la eficiencia de uso de la superficie y en la producción neta del sistema (Zhang et al. 2022; Zhang et al. 2023; Li et al. 2020c). Estos beneficios generalmente son resultado de un incremento del desempeño del maíz a expensas de una reducción del desempeño de la soya. En este sistema las diferencias de

altura son muy grandes por lo que el maíz genera sombra sobre la soya durante la mayor parte de su crecimiento lo que genera una disminución en la radiación fotosintéticamente activa y en la proporción de luz rojo/rojo lejano que recibe (Liu et al. 2017; Yang et al. 2014a). La soya responde ante la sombra del maíz con rasgos del síndrome de evitación de la sombra como: aumento de su altura, aumento de la longitud de entre nodos, cambios los ángulos de inclinación de sus hojas, reducción del área foliar, incremento del área específica foliar, entre varias otras respuestas (Fan et al. 2018; Gong et al. 2015; Li et al. 2021; Liu et al. 2017; Pelech et al. 2023; Shen et al. 2021; Wu et al. 2022; Yang et al. 2014a). El grado de expresión de estas respuestas incrementa conforme disminuye el ancho de las franjas y/o el número de surcos de la franja (Fan et al. 2018; Li et al. 2020c; Liu et al. 2017; Pelech et al. 2023). No obstante, en contraste con los beneficios esperados, el fenotipo plástico de soya disminuye su captura de luz con respecto a un fenotipo no plástico (principalmente por la reducción en el área foliar; Li et al. 2021; Liu et al. 2017). Este ejemplo ilustra como en ciertos sistemas de policultivo las respuestas de evitación de la sombra pueden ser insuficientes para compensar la reducción de la luz (Liu et al. 2017; Li et al. 2021; Zhang et al. 2023; Cheng et al. 2022) (Figura 3.8). Estas respuestas, dados sus costos en el desempeño, podrían incrementar la asimetría competitiva entre cultivos y contribuir al «efecto de selección».

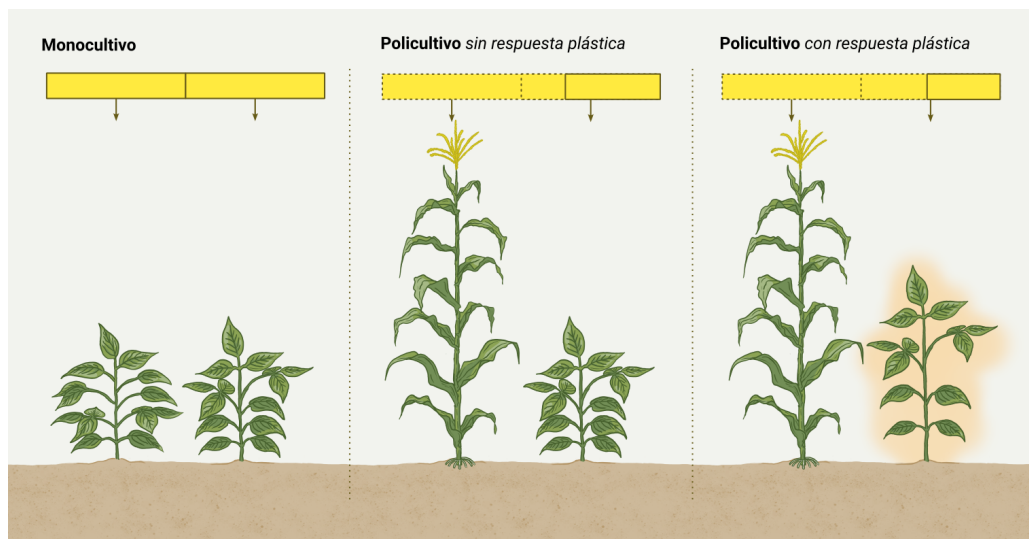


Figura 3.8: En el sistema maíz-soya la soya responde a la sombra del maíz con rasgos del síndrome de evitación de la sombra. No obstante esta respuesta es insuficiente para compensar la reducción de luz que genera el maíz y genera una reducción en la captura de luz de la soya.

La plasticidad a la sombra genera disyuntivas en la asignación de recursos

Las respuestas plásticas a la sombra también generan importantes cambios en cómo las plantas particionan su biomasa entre órganos. Por ejemplo, en el sistema maíz-frijol se ha demostrado cómo el frijol, a pesar de la sombra que le genera el maíz, logra hacer un uso más eficiente de la luz que cuando crece en monocultivo (Tsubo y Walker 2004). Sin embargo, incrementa su asignación de biomasa a las hojas y al tallo a expensas de una reducción en la asignación de recursos al grano afectando así negativamente a la producción (Tsubo y Walker 2004; Vélez Vargas et al. 2011). De la misma manera las respuestas del síndrome de evitación de la sombra también incrementan el acame (riesgo de daño por doblez) en las plantas, lo cual puede generar importantes pérdidas en la producción (Raza et al. 2020). Dados estos costos, los rasgos del síndrome de evitación de la sombra suelen considerarse como poco deseables en sistemas agrícolas (Page et al. 2009; Raza et al. 2020). Por ejemplo, se ha sugerido que en el sistema maíz-soya se deberían seleccionar plantas de soya menos plásticas en su morfología y arquitectura y en su lugar favorecer la plasticidad en rasgos fisiológicos que le confieran una mayor tolerancia a la sombra (Gong et al. 2015; Li et al. 2020c, 2021; Pelech et al. 2023; Wu et al. 2022).

3.4.2. Plasticidad en la captura de recursos del suelo

La captura de recursos del suelo depende principalmente de la arquitectura y morfología del sistema radical de los cultivos y de sus tasas fisiológicas. La expresión fenotípica de estos rasgos depende de: (1) la partición espacio-temporal de recursos, (2) la asimetría competitiva y (3) los efectos de facilitación que se den entre los cultivos. En el primer caso, si los cultivos difieren mucho en la arquitectura de su sistema radical y/o en sus periodos de crecimiento, entonces cuando crecen juntos emerge una partición espacio-temporal de recursos y las raíces podrán responder con una mayor proliferación. En el segundo caso, si existe una alta asimetría competitiva en la captura de recursos entre los cultivos entonces el mejor competidor podrá proliferar más sus raíces generando una disminución del crecimiento de los peores competidores. Y en el tercer caso, si un cultivo enriquece de recursos el ambiente para otro entonces éste último podrá beneficiarse y proliferar más sus raíces. La fuerza relativa de estos tres procesos determina las respuestas que vemos en la raíz al comparar el crecimiento entre monocultivo y policultivo. Por ejemplo, en sistemas de policultivo basados en la competencia (Yu et al. 2022), como los sistemas cereal-cereal, los principales procesos que determinan el desarrollo de las raíces son la asimetría competitiva y la partición temporal de recursos. En cambio, en sistemas basados en la facilitación (Yu et al. 2022), como los sistemas cereal-leguminosa, los tres procesos pueden darse: las arquitecturas de la raíz tienden a diferir; los cereales generalmente son mejores competidores que las leguminosas; y las leguminosas pueden

enriquece el ambiente de recursos por su fijación de N y la movilización de P. Por lo tanto, la fuerza relativa de estos tres procesos determina la plasticidad que observamos en el sistema radical.

La plasticidad en las raíces refleja y favorece la partición espacial de recursos

En sistemas de milpa de maíz-frijol-calabaza se han observado beneficios en la productividad y en eficiencia de uso de la superficie debidos principalmente al efecto de complementariedad (Zhang et al. 2014). Así mismo se ha observado cómo los tres cultivos aumentan su densidad de raíces laterales al crecer en policultivo (Zhang et al. 2014). Esta respuesta puede entenderse como una consecuencia de la reducción de la competencia que experimentan los cultivos gracias a las diferencias en la arquitectura y distribución vertical de sus raíces. En particular se ha observado que el frijol desarrolla un sistema radical más superficial que el maíz por lo que el maíz puede expandirse debajo de él (Albino-Garduño et al. 2015). Y a su vez la calabaza tiene un sistema radical muy profundo que le permite crecer debajo del maíz (Postma y Lynch 2012). Por lo tanto, estas diferencias interespecíficas les permiten a los cultivos tener más recursos disponibles al crecer en policultivo, lo cual a su vez podría desencadenar la mayor proliferación de las raíces (Albino-Garduño et al. 2015; Zhang et al. 2014).

Otro ejemplo se da en el sistema maíz-haba, donde el haba, al tener un sistema radical muy superficial, permite que el sistema radical del maíz se desarrolle debajo del suyo, lo que se ve reflejado en un incremento de la distribución horizontal y de la densidad de longitud de la raíz (Li et al. 2006; Zhang et al. 2012). En el caso del sistema alfalfa-maíz también se ha sugerido que la proliferación y aumento en expansión de las raíces de ambos cultivos se debe a la partición espacial de recursos. La alfalfa es un cultivo perenne que desarrolla una raíz que a lo largo de los años va aumentando su profundidad en el suelo permitiendo así que el maíz prolifere en las capas más superficiales del suelo (Zhang et al. 2013). De forma similar Yang y col. (2022) encontraron que en los sistemas de maíz-soya y maíz-cacahuete la variación en la profundidad promedio de la raíz esta correlacionada al efecto de complementariedad en condiciones de deficiencia de N. Sin embargo, en condiciones de fertilización con N está asociado al efecto de selección (Yang et al. 2022). Esto sugiere que en ciertas condiciones la plasticidad en la profundidad de la raíz podría favorecer la partición espacial de recursos pero en otras condiciones la plasticidad podría ser insuficiente para reducir los efectos negativos de la competencia. En general estos casos ilustran cómo la plasticidad en rasgos morfológicos y arquitectónicos de la raíz puede reflejar las consecuencias de la partición espacial de recursos entre cultivos y a su vez permitir un mejor aprovechamiento de los recursos disponibles (con respecto a si no respondiera plásticamente; Figura 3.9).

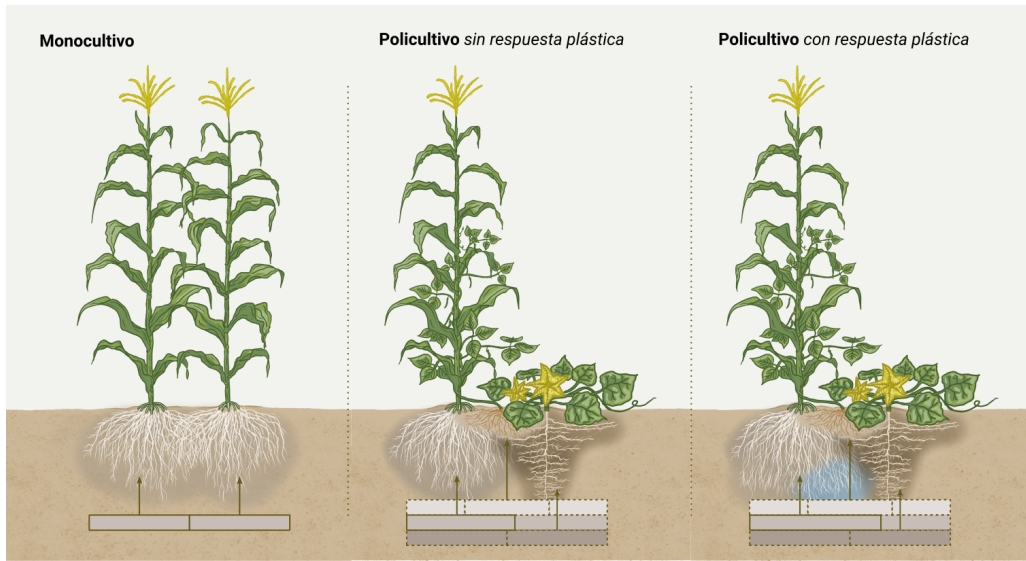


Figura 3.9: En el sistema milpa de maíz-frijol-calabaza dadas las diferencias en la arquitectura de las raíces de los cultivos se da una partición de los recursos del suelo. Ante estas condiciones el maíz responde proliferando más sus raíces, lo que contribuye a favorecer su captura de nutrientes.

La plasticidad en las raíces incrementa la capacidad competitiva

La plasticidad en rasgos fisiológicos y morfológicos de las raíces generalmente se asocia a una alta capacidad competitiva (Casper y Jackson 1997). En el caso de rasgos fisiológicos, se ha observado cómo el trigo cuando crece en policultivo con el maíz aumenta su tasa de captura de N por longitud de la raíz y genera una disminución en la tasa de captura del maíz (Liu et al. 2015). En el caso de rasgos morfológicos, una respuesta plástica común en policultivos es que el cultivo dominante (i.e., el mejor competidor) aumente la distribución horizontal y vertical de sus raíces con respecto a cuando crece en monocultivo. Este patrón es sobre todo evidente en sistemas de relevo, como en el policultivo trigo-maíz y alfalfa-maíz (donde dominan el trigo y la alfalfa), donde la partición temporal de recursos también favorece el mayor crecimiento de las raíces de los cultivos dominantes (Li et al. 2006; Liu et al. 2015; Sun et al. 2019; Wang et al. 2018; Zhang et al. 2012). No obstante, este patrón también se ha observado en sistemas simultáneos maíz-leguminosa, como en los policultivos de maíz-soya, maíz-cacahuete y maíz-frijol, sistemas donde domina el maíz (Yang et al. 2022; Zhang et al. 2022; Shen et al. 2021; Gao et al. 2010; Ren et al. 2017; Albino-Garduño et al. 2015; Zhang et al. 2012; Zheng et al. 2022). Así para los cultivos dominantes la plasticidad en la raíz favorece el crecimiento

ya que les permite acceder a mayores volúmenes de nutrientes del suelo (Casper y Jackson 1997). En general estos ejemplos ilustran que cuando no hay suficientes diferencias en los sistemas radicales de los cultivos, la plasticidad de rasgos morfológicos y fisiológicos de la raíz puede incrementar la asimetría competitiva (lo que se podría reflejar en un aumento en métricas de disimilaridad de rasgos; Yang et al. 2022) y así contribuir a un aumento de los efectos de selección positivos (Figura 3.10).

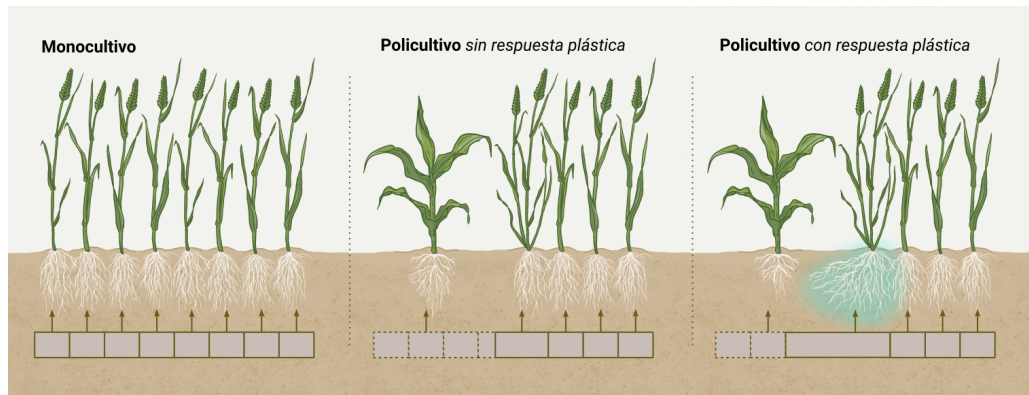


Figura 3.10: En el sistema trigo-maíz de relevo, el trigo responde incrementando la proliferación de sus raíces y aumentando sus tasas fisiológicas de captura de N generando a su vez una reducción en el crecimiento de raíces del maíz (representado por la reducción en su sistema radical).

La plasticidad en las raíces favorece la partición temporal de recursos

La plasticidad fenotípica también puede favorecer la partición temporal de los recursos del suelo. Por ejemplo, en los sistemas de relevo trigo-maíz y cebada-maíz, como resultado de las distintas fechas de siembra y de la dinámica competitiva, emerge una partición temporal de recursos, donde el maíz reduce sus tasas de captura de nutrientes durante la etapa de crecimiento conjunto, pero las aumenta después de la cosecha del trigo o la cebada (Zhang et al. 2017). La plasticidad fenotípica en rasgos morfológicos y fisiológicos del maíz es central en favorecer esta partición temporal de recursos y promover el «efecto de recuperación» (Liu et al. 2020c; Ma et al. 2020; Wang et al. 2018).

En particular, se ha observado que en el periodo después de la cosecha del trigo el maíz aumenta las tasas de captura de N por longitud de la raíz así como la densidad de longitud de la raíz, la expansión vertical y horizontal del sistema radical y el tiempo de vida de las raíces (Li et al. 2011; Liu et al. 2020c; Ma et al. 2019; Wang et al. 2018). Estas respuestas le permiten al maíz acceder y aprovechar los recursos en el volumen de suelo donde el trigo estaba creciendo previamente (Li et al. 2011; Liu et al. 2020c). Se ha sugerido

que esta recuperación del sistema radical es a su vez precursora del mejoramiento de procesos fisiológicos en la parte aérea (e.g., incremento de tasa fotosintética y contenido de clorofila) y de la recuperación de la producción (Ma et al. 2020).

Este fenómeno de recuperación también se ha observado en sistemas de relevo maíz-leguminosa y maíz-rábano (*Brassica campestris* L.) (Xia et al. 2013). En estos sistemas el maíz es sembrado cuando las leguminosas ya alcanzaron cierto grado de madurez por lo que, a pesar de ser mejor competidor que las leguminosas, experimenta una desventaja competitiva durante su desarrollo temprano (Xia et al. 2013). Esto genera que disminuya la longitud y distribución espacial de sus raíces con respecto a cuando crece en monocultivo. Sin embargo, cuando las leguminosas son cosechadas recupera el crecimiento de sus raíces llegando incluso a superar su crecimiento en monocultivo (Xia et al. 2013). Por lo tanto, estos ejemplos ilustran cómo la plasticidad fenotípica le puede permitir a los cultivos aprovechar mejor la partición temporal de recursos asociada a la práctica de relevo y contribuir así al efecto de complementariedad y/o a reducir el efecto de selección (Figura 3.11).

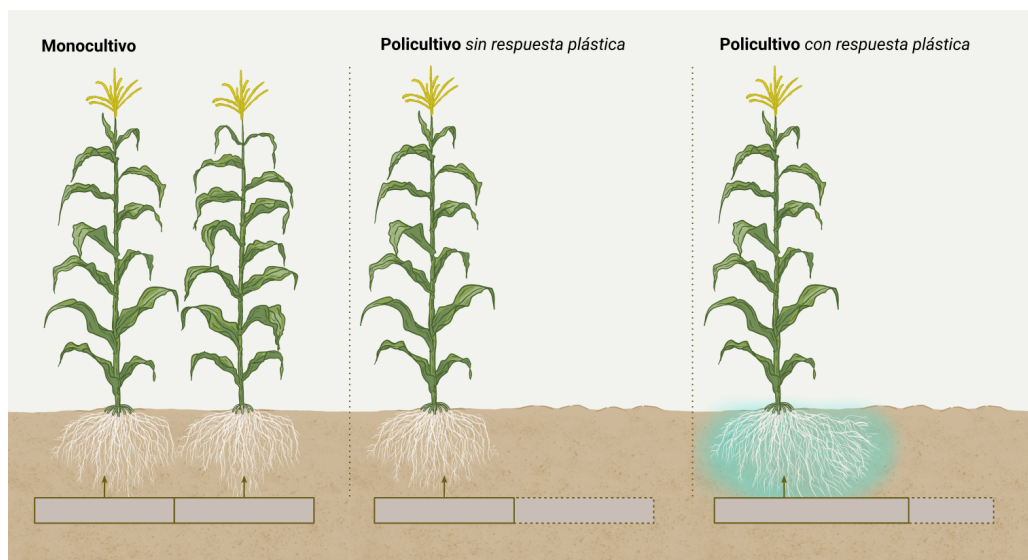


Figura 3.11: En el sistema trigo-maíz de relevo, la plasticidad fenotípica en las raíces del maíz le permiten recuperar su crecimiento después de la cosecha del trigo. Los casos de policultivo en esta figura corresponden al periodo de crecimiento en solitario del maíz después de la cosecha del trigo (i.e., son temporalmente posteriores a los casos descritos en la figura 3.10).

La plasticidad refleja y retroalimenta los efectos de la facilitación

La plasticidad morfológica de la raíz también le permite a las plantas aprovechar mejor los efectos de facilitación por movilización de recursos del suelo. Por ejemplo, la plasticidad de la raíz del maíz en el sistema maíz-haba también puede asociarse a la facilitación por movilización de P. Algunos experimentos con invernaderos han mostrado cómo cuando el maíz crece con plantas vecinas conespecíficas exhibe «evitación de raíces» (i.e., sus raíces se alejan entre sí reduciendo su superposición) y una alta proliferación de raíces en parches ricos de P (Zhang et al. 2020a). En contraste, cuando crecen junto a plantas de haba la superposición entre raíces vecinas aumenta y la proliferación de raíces en parches ricos en P disminuye (Zhang et al. 2020a). Esto sugiere que al crecer en policultivo el maíz cambia su estrategia de captura de P de una que depende principalmente del forrajeo en parches ricos en P a una que aprovecha más los recursos movilizados por el haba (Li et al. 2007; Zhang et al. 2020a). Se han visto resultados similares en otros sistemas. Por ejemplo, en el sistema maíz-garbanzo (*Cicer arietinum* L.) el maíz responde a la presencia del garbanzo con una mayor proliferación y superposición de raíces, lo que le permite aprovechar más el P movilizado por el garbanzo y así contribuye a su mayor captura de P (Li et al. 2004).

De la misma forma las respuestas plásticas también pueden reflejar y retroalimentar el efecto positivo de la fijación y transferencia de N. Por ejemplo, en el sistema alfalfa-maíz, a pesar de que existe partición de recursos por las diferencias en sus sistemas radicales, se ha observado que el maíz desarrolla más sus raíces de forma que incrementa también la superposición con las raíces de la alfalfa (Zhang et al. 2013). En específico, se ha demostrado como la masa seca, superficie y volumen de la raíz así como la ramificación de raíces laterales del maíz están correlacionados positivamente con una mayor transferencia de N (Shao et al. 2021). Estos ejemplos ilustran cómo la plasticidad en las raíces puede reflejar y retroalimentar los efectos de la facilitación y contribuir así al efecto de complementariedad. A partir de algunos sistemas naturales se ha sugerido que estas respuestas que retroalimentan la facilitación podrían ser específica por especies (Yu et al. 2020). Por lo tanto, la facilitación requiere que las plantas facilitadas tengan la capacidad de responder a los rasgos de las especies facilitadoras (Yu et al. 2021; Yu et al. 2020).

La disponibilidad de recursos puede modular las respuestas plásticas

La expresión de respuestas plásticas ante las condiciones de policultivo puede cambiar dependiendo de la disponibilidad de recursos como el nitrógeno, el fósforo y el agua. En el caso del suministro de nitrógeno en el sistema trigo-maíz se ha observado cómo la plasticidad en la distribución espacial de las raíces y en la densidad de longitud de la raíz desaparece tanto en el maíz como en el trigo en tratamientos con exceso de nitrógeno

(Liu et al. 2015, 2020c). Por lo tanto, la plasticidad contribuye en mucha menor medida al incremento de la capacidad competitiva del trigo y a favorecer la recuperación del maíz. Así mismo la fertilización con nitrógeno también tiene un fuerte efecto inhibitor sobre la fijación de nitrógeno (Fan et al. 2006; Li et al. 2009; Shao et al. 2021). Lo que implica que cuando hay una alta disponibilidad de nitrógeno la partición química y el efecto de facilitación asociados a la fijación de nitrógeno se reducen.

La disponibilidad del fósforo también puede modular el grado de las respuestas plásticas en los policultivos. Por ejemplo, en el sistema maíz-haba, se ha visto cómo el aumento del suministro de fósforo aumenta la plasticidad morfológica de la raíz del maíz y altera la producción de exudados del haba (Zhang et al. 2016). Así, estas respuestas podrían modular la fuerza relativa de la competencia y facilitación. De modo similar en el sistema alfalfa-maíz también se ha observado que en condiciones de deficiencia de fósforo la alfalfa responde aumentando su producción de exudados, su longitud específica de la raíz y su proporción de raíces finas (Wang et al. 2020a). Por lo tanto, el efecto facilitador de la alfalfa sobre el maíz aumenta en condiciones de deficiencia de fósforo.

El suministro de agua también puede alterar la fuerza de las interacciones en los policultivos. En el sistema trigo-maíz se ha observado cómo la expansión espacial de raíces del trigo es mayor en sistemas sin riego, mientras para el maíz es menor (Ma et al. 2019). Estos cambios en las respuestas plásticas incrementan la capacidad competitiva del trigo durante el periodo de crecimiento conjunto y reducen el efecto de recuperación en el maíz (Ma et al. 2019, 2020; Wang et al. 2015). Por otro lado, en el sistema maíz-frijol caupí (*Vigna unguiculata*) se ha observado como ambos cultivos disminuyen la longitud y la superposición entre sus raíces en condiciones de estrés hídrico (Adiku et al. 2001). Por lo tanto, el estrés hídrico reduce la fuerza de los mecanismos de desempeño que operan en la parte subterránea. Finalmente, en el sistema maíz-soya de temporal también se ha observado cómo en años húmedos el maíz prolifera mucho sus raíces, mientras que en años secos desarrolla un sistema radical más reducido (Zhang et al. 2021a). Esta respuesta plástica a su vez puede ser amortiguada por prácticas como el acolchado. En particular se ha observado como el acolchado favorece el crecimiento de la raíz en condiciones de sequía mientras que reduce la sobre-proliferación en condiciones de humedad (Zhang et al. 2021a).

En general, como predice la hipótesis del gradiente de estrés (Bertness y Callaway 1994; Brooker et al. 2021), las interacciones negativas (competencia) en los policultivos suelen ser más fuertes conforme aumenta la disponibilidad de recursos y las positivas (facilitación) suelen dominar cuando los recursos son más limitados. Por lo tanto, el efecto de plasticidad en el desempeño del policultivo varía dependiendo del contexto ambiental. En un contexto con una alta disponibilidad recursos las respuestas plásticas que alteran la asimetría competitiva y la partición de recursos son más relevantes, mientras que en

ambientes más estresantes las respuestas plásticas que afectan la facilitación son más importantes.

Así mismo, el aumento en la intensidad de la plasticidad que los organismos suelen expresar al crecer en condiciones de estrés concuerda con lo que predice la ley de Schmalhausen. Esta ley postula que cuando los organismos crecen en ambientes extremos su desarrollo y sus respuestas fisiológicas son más sensibles a las perturbaciones ambientales (y a las diferencias genéticas que existan entre individuos; Lewontin y Levins 2000). En otras palabras esta ley predice que en condiciones extremas las respuestas plásticas de los organismos son más fuertes que en condiciones normales. Por lo tanto, como ilustran varios de los ejemplos descritos en esta subsección, las diferencias entre el fenotipo de monocultivo y de policultivo suelen ser más grandes entre sistemas en condiciones de estrés que entre sistemas en condiciones normales.

La plasticidad en la raíz genera disyuntivas en la asignación de recursos

Las respuestas plásticas en la raíz también implican ajustes en cómo los organismos asignan su biomasa. Así, en el sistema maíz-soya se ha sugerido que la plasticidad en la densidad de longitud de la raíz de la soya contribuye a la partición espacio-temporal en el consumo de agua (Zhang et al. 2022). No obstante, esta respuesta plástica viene acompañada de un incremento de hasta el 76 % en la tasa raíz/vástago (Zhang et al. 2022). Es decir, que en condiciones de policultivo la soya invierte mucho más biomasa en la raíz que en el vástago, por lo que hay una reducción en los órganos de interés para la producción.

3.4.3. Plasticidad en la movilización de recursos

La capacidad de las leguminosas de movilizar fósforo suele considerarse como uno de los mecanismos que explica los beneficios de los sistemas de policultivo de cereal-leguminosa. Algunas leguminosas al crecer en policultivo responden plásticamente incrementando su secreción de exudados de la raíz favoreciendo así la movilización de fósforo. Por ejemplo, se ha demostrado que la presencia del maíz incrementa la secreción de ácidos carboxílicos y fosfatasas ácidas en la alfalfa incrementando así su movilización de fósforo (Wang et al. 2020a). Este incremento en la movilización de fósforo a su vez puede favorecer la captura de este mismo nutriente por parte del maíz ya sea por que éste también puede acceder al fósforo movilizado por la alfalfa (facilitación abiótica) o por que la alfalfa disminuye su consumo de otras formas químicas de este recurso (partición química de recursos).

En contraste con la idea de que la movilización de recursos en policultivos cereal-leguminosa se debe principalmente a la acción de las leguminosas, diversos estudios han

mostrado que los cereales también pueden incrementar su producción de exudados al crecer en policultivo. Por ejemplo, Sun y col. (2020) mostraron que la concentración de aniones orgánicos y la actividad de fosfatasas ácidas también aumentan en la rizósfera del maíz cuando crece con la alfalfa. De forma interesante los autores mostraron que en la alfalfa la movilización de fósforo sólo contribuye de forma marginal a mejorar su captura de dicho recurso (lo que más contribuye es la plasticidad en el volumen lateral de las raíces; Sun et al. 2019, 2020). En cambio, encontraron que en el maíz la movilización sí contribuye de forma importante a incrementar la captura de fósforo, sin embargo, la reducción en el número de raíces laterales y en el área de superficie de la raíz limitan su efecto (Sun et al. 2019, 2020) (Figura 3.12). También se ha demostrado que el maíz aumenta su secreción de exudados y su captura de fósforo al crecer en policultivo con lupino (Schwerdtner et al. 2022). Esta respuesta plástica en el maíz podría ser desencadenada por diversas condiciones. Podría ser resultado de las mejores condiciones de crecimiento que le permiten una mayor inversión en la síntesis de exudados; o podría ser una respuesta a la competencia por fósforo y hierro (ya que el lupino captura mucho de estos recursos); o también podría ser una respuesta específica de la especie inducida por los exudados del lupino (Schwerdtner et al. 2022).

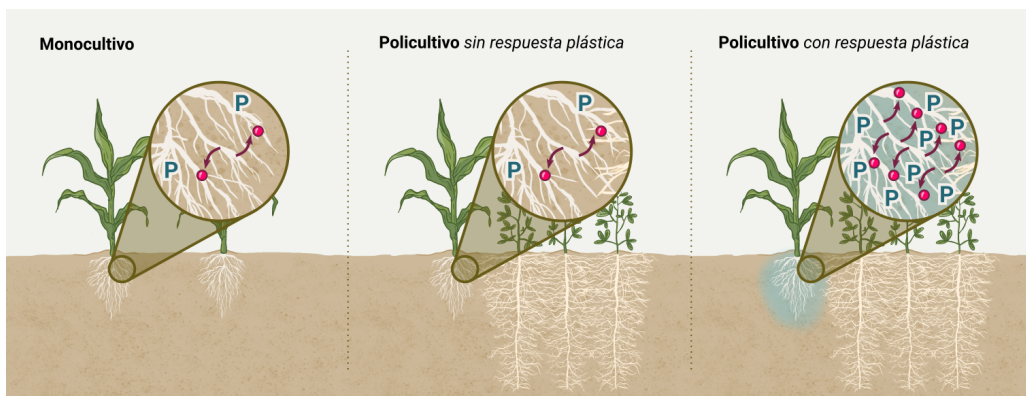


Figura 3.12: En el sistema alfalfa-maíz, el maíz puede responder plásticamente a las condiciones de policultivo incrementando su secreción de distintos compuestos que mobilizan el fósforo en la rizósfera.

3.4.4. Plasticidad en la fijación de N

Múltiples estudios han documentado cómo en condiciones de policultivo las leguminosas tienden a aumentar la nodulación y sus tasas fisiológicas de fijación de nitrógeno [en sistema maíz-haba (Fan et al. 2006; Li et al. 2009); en sistema maíz-soya (Zheng et

al. 2022); en sistema maíz-cacahuate (Jiang et al. 2022; pero ver Zheng et al. 2022); en sistema alfalfa-maíz (Shao et al. 2021)]. Por lo tanto, las leguminosas pasan a depender más del nitrógeno atmosférico y menos de sus formas minerales favoreciendo así la partición química de recursos (Figura 3.13). A su vez parte del nitrógeno fijado puede ser transferido a la planta acompañante favoreciéndose también la facilitación (Li et al. 2007; Thilakarathna et al. 2016).

Esta alteración en el grado de nodulación y fijación de nitrógeno en las leguminosas puede ser entendida como una respuesta ante la limitación del nitrógeno (Fan et al. 2006; Li et al. 2016). Esta idea es apoyada por la observación de que la fertilización con nitrógeno inhibe la nodulación y la fijación (Fan et al. 2006; Li et al. 2009; Shao et al. 2021). No obstante, otras posibles explicaciones de esta respuesta son: (i) que la planta vecina induce directamente esta respuesta con sus exudados (Li et al. 2016) o (ii) que esta modificación es una consecuencia de una mayor actividad de los microorganismos en la rizósfera favorecida por las plantas vecinas (Hu et al. 2021). La plasticidad fenotípica es especialmente relevante en el primer caso. Por ejemplo, se ha demostrado que los exudados del maíz, pero no los del trigo ni los de la cebada, regulan positivamente la expresión de distintos genes del haba asociados a la nodulación y fijación de nitrógeno (Li et al. 2016). En el sistema maíz-cacahuate se ha propuesto un mecanismo similar donde los exudados del maíz favorecen la nodulación del cacahuate (Jiang et al. 2022). Estos casos ilustran cómo los beneficios en los sistemas de cereal-leguminosa no sólo son resultado de la partición química y transferencia de recursos asociados a la fijación de nitrógeno de la leguminosa, sino que en ciertas combinaciones de cultivos también puede darse un efecto facilitador del cereal sobre la leguminosa que retroalimenta positivamente la fijación de nitrógeno (Li et al. 2016).

3.4.5. *Plasticidad en la interacción con la microbiota del suelo*

La plasticidad fenotípica en rasgos morfológicos y/o fisiológicos de la raíz también pueden modular las interacciones de las plantas con la microbiota del suelo. Por ejemplo, en el sistema maíz-frijol de palo se ha observado cómo la composición de exudados cambia entre monocultivo y policultivo (Vora et al. 2021). Esta alteración en la exudación a su vez se ha asociado a cambios en el grado de colonización de la raíces por distintas bacterias promotoras del crecimiento con respecto a la colonización en monocultivo (Vora et al. 2021). Por lo tanto, la plasticidad en la producción de exudados de los cultivos al crecer en policultivos puede modular las interacciones de las plantas con las bacterias del suelo.

La plasticidad en la raíz también podría afectar las interacciones con micorrizas. En policultivos, como en el sistema maíz-soya, se han observado incrementos en la riqueza

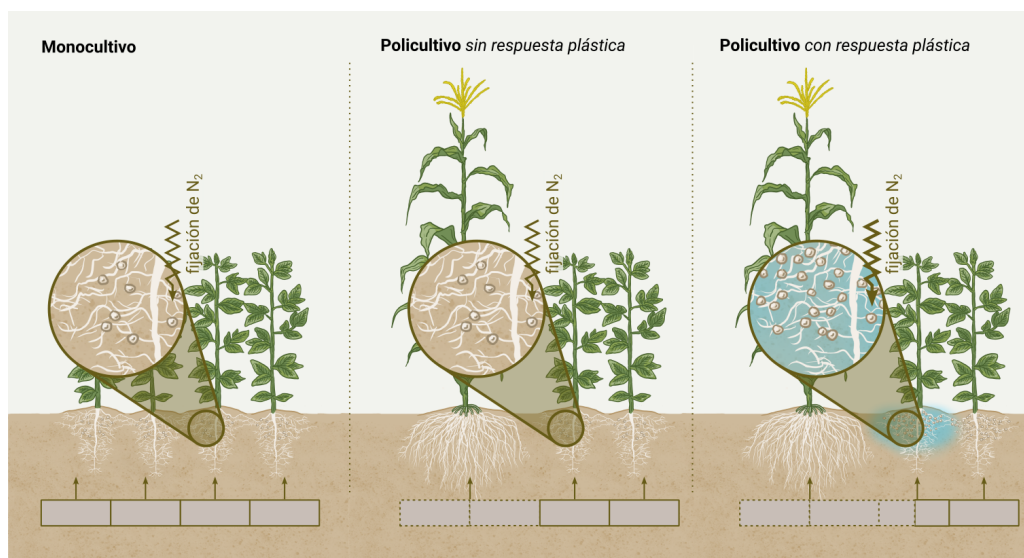


Figura 3.13: En el sistema maíz-haba, el haba puede responder plásticamente a las condiciones de policultivo incrementando su nodulación y fijación de nitrógeno, favoreciendo así la partición de recursos y la facilitación.

y abundancia de micorrizas arbusculares en las rizósferas de los cultivos con respecto a cuando crecen en monocultivo (Zhang et al. 2020b). Las micorrizas arbusculares pueden jugar un papel central en los policultivos a través de procesos como la adquisición de fósforo, la transferencia de recursos entre plantas vía redes de micorrizas comunes, entre otros procesos (Li et al. 2022). En el caso de la adquisición de fósforo, la capacidad de los cultivos de responder adecuadamente a la disponibilidad de este recurso y a la presencia de micorrizas podría ser importante para aprovechar el incremento de diversidad de micorrizas que se da en los policultivos. Experimentalmente se ha visto que en condiciones de deficiencia de fósforo y en ausencia de pelos de la raíz, el maíz responde aumentando el diámetro de su raíz (Kumar et al. 2019). Esta respuesta favorece una mayor colonización por micorrizas arbusculares lo que contribuye a incrementar su captura de fósforo (Kumar et al. 2019). Así mismo se ha observado que la presencia de micorrizas arbusculares reduce la plasticidad en rasgos como la longitud y masa seca de la raíz, pero aumenta la plasticidad en rasgos como la proporción de raíces finas del maíz a lo largo de un gradiente de fósforo (Wang et al. 2020b). Este resultado sugiere que a lo largo del gradiente las micorrizas van remplazando la función de adquisición de fósforo que cumplen las raíces finas en el maíz (Wang et al. 2020b). En particular en condiciones de alta disponibilidad de fósforo una alta colonización por micorrizas arbusculares podría resultar en reducciones del crecimiento, mientras que en condiciones de deficiencia de fósforo los efectos de la

colonización sobre el crecimiento podrían ser positivos (Raya-Hernández et al. 2020).

Las respuestas plásticas que modulan la interacción con micorrizas también podrían afectar la competencia y facilitación entre plantas. Por ejemplo, Hu y col. (2019) mostraron que la mayor colonización por micorrizas en el pimiento lo hace mejor competidor por P que el maíz. Esto sugiere en ciertos cultivos la plasticidad que module a la colonización por micorrizas arbusculares podría también contribuir a alterar la dinámica competitiva entre plantas. Así mismo Wang y col. (2016a) mostraron cómo cuando se forman redes de micorrizas comunes entre el maíz y la soya el maíz se beneficia a expensas de la soya. Esto se debe a que el maíz invierte menos carbono en mantener las redes de micorrizas y a su vez es el principal beneficiado de estas redes ya que el flujo de la transferencia de nitrógeno en este sistema se da principalmente desde la soya al maíz. En general, estos estudios sugieren que la plasticidad en ciertos rasgos de la raíz podría afectar las retroalimentaciones bióticas en los policultivos y alterar las interacciones entre plantas.

3.4.6. Plasticidad en las defensas ante la herbivoría

Plasticidad en las defensas a la herbivoría mediada por las interacciones en la parte aérea

Las defensas a la herbivoría son el tipo de respuestas plásticas que más ampliamente se han investigado. Estas suelen clasificarse en defensas directas, aquellas que tienen un efecto inmediatamente sobre el herbívoro o defensas indirectas, aquellas que atraen a enemigos naturales del mismo. En el contexto de las interacciones planta-planta un fenómeno relevante es la plasticidad en la inducción de defensas, también llamado «anticipación del daño» (*priming*). Este fenómeno se da cuando una planta que no ha sido dañada por un herbívoro responde a señales emitidas por plantas vecinas dañadas. La respuesta generalmente implica cambios en la expresión de distintos rasgos bioquímicos que facilitan una respuesta más rápida y vigorosa al ser atacadas (Kim y Felton 2013). Así, una planta que responde plásticamente «anticipando el daño» puede disminuir su vulnerabilidad a la herbivoría con respecto a una planta que no lo anticipa.

La anticipación del daño se ha estudiado sobre todo en el contexto de plantas conespecíficas (e.g., Skoczek et al. 2017; Ton et al. 2006; Mutyambai et al. 2016), sin embargo, las plantas también pueden responder a compuestos emitidos por plantas heteroespecíficas. Por ejemplo, se ha observado que algunas variedades locales de maíz (pero no las comerciales híbridas) pueden responder a los compuestos volátiles constitutivos emitidos por *Melinis minutiflora* (Tolosa et al. 2019) (Figura 3.14) o a compuestos volátiles inducidos emitidos por plantas de *Brachiaria brizantha* infectadas por huevos de *C. partellus* (Magara et al. 2020; Magara et al. 2015). En particular el maíz responde aumentando y cambiando el perfil de emisión de compuestos volátiles, lo que favorece las defensas di-

rectas (e.g., reducción del tamaño de puesta, reducción de la atracción del herbívoro) e indirectas (e.g., aumento de la atracción de enemigos naturales; Magara et al. 2020; Tolosa et al. 2019; Magara et al. 2015).

Se ha sugerido que este mecanismo de «anticipación del daño» puede retroalimentar los beneficios del sistema «push-pull» o «atracción-repulsión» (Magara et al. 2020; Tolosa et al. 2019). Este es un sistema de policultivo donde una planta de interés (e.g., maíz) se asocia a una planta con propiedades repelentes a los herbívoros (e.g., *M. minutiflora*) y con una planta atractiva para los herbívoros (e.g., *B. brizantha*) (Pickett et al. 2014). Así, la planta repelente, al emitir altas cantidades de compuestos volátiles y atraer enemigos naturales, «empuja» a los herbívoros evitando que pongan sus huevos en el cultivo de interés. Mientras que la planta atractiva «jala» a los herbívoros y funciona como una trampa. Por lo tanto, cuando el «efecto repelente» y el «efecto trampa» de las plantas asociadas no es suficiente para reducir la herbivoría la «anticipación del daño» en el cultivo de interés podría funcionar como una barrera secundaria de defensas.

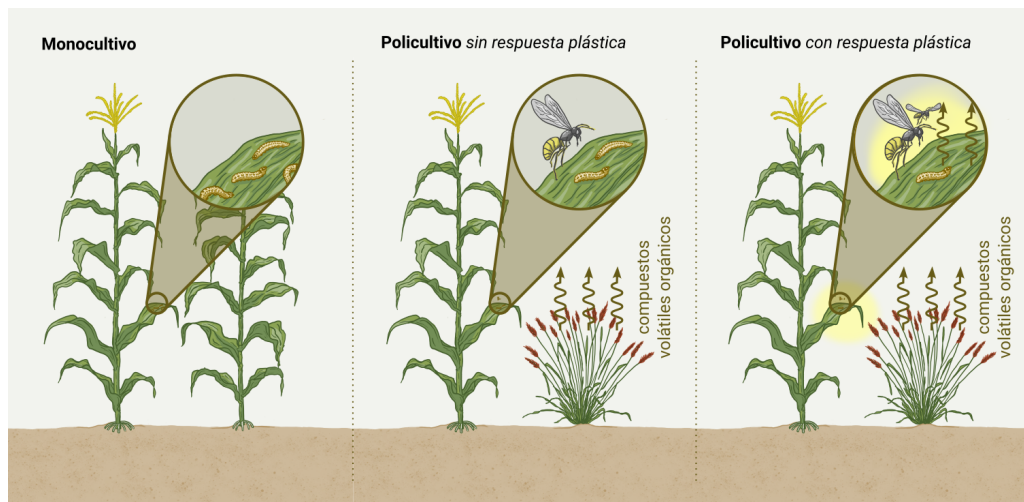


Figura 3.14: Algunas variedades locales de maíz puede responder plásticamente a los compuestos volátiles constitutivos emitidos por plantas de *Melinis minutiflora*. Estas respuestas facilitan la producción de compuestos de defensa cuando el maíz es atacado por herbívoros por lo que representa una forma de «anticipación» del daño.

Plasticidad en las defensas a la herbivoría mediada por las interacciones en la parte subterránea

También se han observado cambios en la expresión de rasgos de defensa mediados por las interacciones en de la parte subterránea. Por ejemplo, se ha observado cómo el maíz

puede reducir el daño que hace el hongo *Phytophthora capsici* en el pimiento (*Capsicum* sp.; Yang et al. 2014b). Esta reducción del daño se debe a que el maíz forma un «muro físico de raíces» que limita la dispersión del hongo patógeno. Además, el maíz secreta distintos compuestos de defensa que tienen un efecto antimicrobiano sobre *P. capsici* (Yang et al. 2014b). Un aspecto interesante en este sistema es que el grado de secreción y acumulación en la rizósfera de estos compuestos depende de la distancia entre plantas de maíz. En particular las plantas de maíz que crecen más cerca entre sí (cuando sus raíces interactúan más entre sí) secretan más exudados de defensa que aquellas que crecen más lejos entre sí (Yang et al. 2014b). Por lo tanto, el arreglo espacial específico del policultivo puede favorecer la secreción de compuestos de defensa en el maíz y así retroalimentar su efecto negativo sobre los patógenos del pimiento (i.e., favorecer las retroalimentaciones bióticas negativas). En este sistema también se ha mostrado que el pimiento puede tener un efecto positivo sobre las defensas del maíz. Por ejemplo, Ding y col. (2015) encontraron que la expresión de benzoxazinoides y otros genes de defensa incrementa en las raíces y el vástago de plantas de maíz tratadas con exudados de la raíz del pimiento y con esporas de *P. capsici*. Este aumento en la expresión de rasgos de defensa generó una disminución del daño por el hongo *Bipolaris maydis* en las hojas.

Las interacciones en el tiempo también pueden afectar la producción de defensas y el desempeño de los cultivos vía las retroalimentaciones planta-suelo. Por ejemplo, se ha mostrado cómo cuando el maíz crece en suelos donde se practicaba el sistema «push-pull» sus tasas de crecimiento y su producción de compuestos de defensa son mayores que cuando crece en suelos de monocultivos (Mutiyambai et al. 2019). Estos cambios contribuyen a reducir el daño que generan los herbívoros por lo que son un mecanismo adicional que explica los beneficios del sistema «push-pull» en el control de plagas (Mutiyambai et al. 2019). También se ha observado cómo cuando el maíz crece en suelos donde se usó rábano como cultivo de cobertura hay un mayor daño, atracción y crecimiento del herbívoro *Spodoptera frugiperda* (Davidson-Lowe et al. 2021). En cambio, cuando se usa triticale (una cruce de trigo y centeno) la atracción, daño y crecimiento del herbívoro disminuyen (Davidson-Lowe et al. 2021). Estos cambios en el desempeño del herbívoro están relacionados a cambios en la expresión de genes asociados a las defensas en el maíz (Davidson-Lowe et al. 2021). Mecánicamente, los cambios en la expresión de defensas podrían estar asociados a los efectos que los cultivos de cobertura tienen sobre la colonización por micorrizas arbusculares en los cultivos que se siembran después de ellos. Por ejemplo, se ha observado que tiende a haber un menor daño por herbívoros conforme aumenta la colonización por micorrizas arbusculares (Davidson-Lowe et al. 2021; Murrell et al. 2020). En general, estos ejemplos ilustran cómo la capacidad de las plantas de responder a las propiedades específicas del suelo son un rasgo central para aprovechar las retroalimentaciones positivas planta-suelo que resultan de diversas prácticas agrícolas.

Perspectivas y Conclusiones

4.1. Perspectivas

Manipular la plasticidad

Nuestra revisión sugiere que la plasticidad fenotípica puede tener múltiples efectos sobre la dinámica y el desempeño de los policultivos. Sin embargo, nuestro entendimiento sobre este fenómeno continúa siendo muy limitado. Un aspecto central para avanzar nuestra comprensión del papel de la plasticidad en estos sistemas es cuantificar sus efectos. Durante la revisión solamente ubicamos dos estudios (ambos sobre modelación; Zhu et al. 2015; Li et al. 2021) que cuantificaran y dieran una evaluación más completa de los efectos de la plasticidad. Idealmente los efectos de la plasticidad deberían poder separarse de los efectos de procesos que no implican respuestas plásticas (diferencias intrínsecas de las especies, configuración espacio-temporal). Sin embargo, esto presenta múltiples complicaciones, en particular: (i) es difícil separar un fenotipo del ambiente que lo induce, (ii) es difícil separar los efectos de la plasticidad de los efectos de los tratamientos usados para caracterizar la plasticidad y (iii) es difícil evaluar las consecuencias de la plasticidad ya que la plasticidad misma hace que las plantas continúen cambiando después de ser manipuladas (Callaway et al. 2003). Para lidiar con estos problemas existen principalmente dos aproximaciones: (1) manipular experimentalmente la plasticidad y (2) usar modelos y simulaciones computacionales.

Experimentalmente se han propuesto diferentes formas para manipular la plasticidad. Una primera forma es a través de inducir los fenotipos usando estímulos ambientales. Por ejemplo, Dudley y Schmitt (1996) manipularon la proporción de luz rojo/rojo lejano simulando la presencia de competidores para inducir respuestas del síndrome de evitación de la sombra sin afectar otras variables como la radiación fotosintéticamente activa. En casos en los que los estímulos ambientales inductores de plasticidad no están bien caracterizados, la respuesta plástica se podría inducir exponiendo a los organismos a una condición ambiental y luego transplantarlos a otra condición. Por ejemplo, Hess y col. (2022) trabajando con plantas acuáticas indujeron fenotipos característicos de ambientes dominados por plantas conespecíficas o por plantas heteroespecíficas. Posteriormente crearon «arenas competitivas» donde colocaron a los individuos en ambientes iguales o distintos a los usados para inducir plasticidad. Otra forma que se ha propuesto para manipular la plasticidad es a través de manipulación genética, interferencia de la expresión o de la selección de organismos con diferentes grados de plasticidad (aunque nótese que todos estos métodos pueden tener efectos pleiotrópicos sobre otros rasgos; Turcotte y Levine 2016). En el caso de plantas cultivadas comparar variedades con diferentes grados

de plasticidad es una aproximación que se podría usar para cuantificar empíricamente los efectos de la plasticidad. En particular se ha sugerido que en los programas de mejoramiento se ha favorecido la reducción de la plasticidad (Moreira et al. 2018; Grossman y Rice 2012). En cambio, las variedades locales podrían exhibir mayor plasticidad. Esto se ha visto, por ejemplo, en la inducción de defensas ante la herbivoría. Donde las variedades mejoradas no suelen responder a los compuestos emitidos por plantas vecinas mientras que las variedades locales sí (Tolosa et al. 2019; Magara et al. 2015; Magara et al. 2020).

Modelar la plasticidad

Por otro lado, la modelación también ha sido una herramienta muy útil para explorar el papel de la plasticidad en los policultivos. La modelación es una aproximación complementaria a la experimentación que puede ser muy útil para entender y predecir el funcionamiento de los policultivos (Gaudio et al. 2019). Un tipo particular de modelo que ha mostrado ser muy útil para estudiar policultivos son los «modelos basados en agentes» o «basados en individuos». Estos son un tipo de modelos donde cada individuo de una población se representa como una entidad autónoma que interactúa con otros individuos y con su ambiente. El grado de realismo con que se representa a los individuos puede variar desde ser muy abstracto a muy preciso (Gaudio et al. 2019). Por ejemplo, García-Barrios (2001) construyó un modelo basado en agentes para explorar el efecto del arreglo espacial y temporal en el crecimiento de los cultivos. En este modelo cada planta es representada de forma abstracta como una ecuación que describe su tasa crecimiento relativo. Este tipo de modelos, poco realistas pero muy generales, podrían expandirse para explorar el papel de respuestas plásticas genéricas sobre la dinámica y desempeño ecológicos (sin necesariamente tener que representar con detalle los mecanismos que subyacen a la plasticidad).

Por otro lado, un tipo de «modelos de basados en agentes» más precisos y realistas son los que se basan en «modelos de planta función-estructura» (Evers et al. 2019). Los «modelos de planta función-estructura» son modelos de plantas virtuales que se caracterizan por representar explícitamente el desarrollo de la estructura tridimensional de las plantas y su interacción con procesos fisiológicos (e.g., fotosíntesis, captura de nutrientes) (Vos et al. 2010). Estos son modelos muy versátiles que permiten representar con diferentes grados de detalle cómo el fenotipo es resultado simultáneamente de procesos internos (e.g., genéticos, celulares) y externos (e.g., factores abióticos, estímulos, señales) (Louarn y Song 2020), y cómo la interacción del fenotipo con el ambiente afecta los procesos fisiológicos de los individuos. Así, al poner a interactuar a múltiples plantas de diferentes especies modeladas con esta aproximación pueden simularse las condiciones de policul-

tivo y estudiar la relación entre el fenotipo y el funcionamiento de los agroecosistemas. Estos modelos han demostrado ser muy útiles para identificar rasgos de las plantas relevantes para el desempeño agrícola en policultivos (Postma y Lynch 2012; Postma et al. 2014) y para cuantificar la contribución de la plasticidad fenotípica en el funcionamiento de estos sistemas (Li et al. 2021; Zhu et al. 2015). En particular, este tipo de modelos nos podrían ayudar a explorar: (i) cómo la plasticidad de distintos rasgos funcionales afecta el desempeño de los policultivos, (ii) cuáles son las disyuntivas y limitaciones de las respuestas plásticas, (iii) cómo interactúan las respuestas plásticas inducidas por múltiples fenómenos simultáneamente, entre otras preguntas.

Estudiar una mayor diversidad de sistemas de policultivo

Existe una gran diversidad de sistemas de policultivo, sin embargo, la mayoría de los estudios identificados en este trabajo son estudios realizados en China, en sistemas de policultivo por franjas y con un uso medio o alto de insumos. Por lo tanto, existe una necesidad de estudiar el papel de la plasticidad en sistemas con otros arreglos-espacio temporales, con otras combinaciones de cultivos, en sistemas de agricultura a pequeña escala, con bajo uso de insumos y en otras regiones del mundo.

Cabe señalar que se hicieron algunas búsquedas en motores de búsqueda en español y consultas en revistas regionales de México. Sin embargo, se identificaron muy pocos trabajos que se enfocaran en los mecanismos de interacción planta-planta y que estudiaran rasgos funcionales de los cultivos. En general estos trabajos no reportaban el tipo de resultados y mecanismos que se querían enfatizar en esta revisión. Acorde con esto, Fonteyne y col. (2023) a través de una revisión cualitativa encontraron que los estudios agronómicos sobre el sistema milpa son muy pocos. Además, el énfasis de los estudios que encontraron los autores es principalmente sobre el manejo, las variedades cultivadas y los efectos en la productividad. En cambio, los autores identificaron que existe muy poco conocimiento científico sobre los mecanismos y procesos agroecológicos que operan estos sistemas. Por lo tanto, hay una gran oportunidad de estudiar el sistema milpa con nuevas herramientas, enfoques y perspectivas.

Estudiar el papel de la plasticidad en otras funciones ecosistémicas

Se ha demostrado que los policultivos favorecen muchas funciones ecosistémicas como la productividad, la fertilidad del suelo, el ciclaje de nutrientes, la fijación de carbono, el control biológico (de plagas, malezas y enfermedades), la polinización, entre otras (Beilouin et al. 2021; Tamburini et al. 2020; Yu et al. 2022). No obstante, en esta revisión nos centramos exclusivamente en los efectos de la plasticidad sobre la productividad. Dado que pueden existir disyuntivas y retroalimentaciones entre funciones ecosistémicas

(Tamburini et al. 2020), es relevante entender cómo otras funciones ecosistémicas podrían verse afectadas por la plasticidad fenotípica. Por ejemplo, la mayor proliferación de raíces que varios cultivos expresan al crecer en policultivo además estar asociada a una mayor productividad es un mecanismo que podría favorecer la fijación de carbono, el ciclaje de nutrientes y la fertilidad del suelo. Por lo tanto, nuestro entendimiento sobre el papel de la plasticidad fenotípica en los policultivos se enriquecería si se estudiaran simultáneamente los efectos sobre múltiples funciones ecosistémicas.

Estudiar el papel de la plasticidad en la adaptación al cambio climático

La plasticidad fenotípica es un rasgo que puede ser aprovechado para favorecer la resiliencia de los sistemas agrícolas frente al cambio climático (Aspinwall et al. 2015; Nicotra et al. 2010). Ante el cambio ambiental la primera forma como los organismos responden es a través de la plasticidad. En términos de la funcionalidad de los (agro)ecosistemas la aclimatación de las plantas vía la plasticidad puede representar un mecanismo para «amortiguar el estrés» y favorecer la estabilidad y resiliencia en ambientes heterogéneos (Brooker et al. 2022; Nicotra et al. 2010). Por ejemplo, la capacidad de las plantas de ajustar el desarrollo de su sistema radical durante periodos de sequía y de recuperarse posteriormente puede contribuir a la resiliencia de la producción (Zheng et al. 2023). Cabe resaltar que en este trabajo se discutieron principalmente respuestas plásticas caracterizadas al comparar el crecimiento de las plantas en policultivo y monocultivo. No obstante, las respuestas plásticas que más relevancia tienen frente al cambio climático son aquellas que se dan ante condiciones de estrés hídrico y cambios de temperatura y concentración de CO₂ (Aspinwall et al. 2015). Se ha realizado mucha investigación que resalta el papel de la plasticidad principalmente ante condiciones de sequía (Zheng et al. 2023). Sin embargo, estos estudios suelen hacerse en condiciones de monocultivo. Por lo tanto, futuros estudios deberían enfocarse en estudiar las respuestas plásticas de las plantas ante el estrés cuando crecen en condiciones de policultivo. Una hipótesis que se podría probar es que en los policultivos las respuestas plásticas de las plantas ante el estrés son menores que en monocultivos ya que en los policultivos podrían estar operando simultáneamente otros mecanismos de «amortiguamiento» resultado de la facilitación y complementariedad entre cultivos.

Así mismo, otro fenómeno que ha ganado mucha relevancia en el contexto del cambio climático es la plasticidad transgeneracional (Donelson et al. 2018; Herman y Sultan 2011). La plasticidad transgeneracional se da cuando el ambiente experimentado por los padres afecta el desarrollo fenotípico de su descendencia (Bell y Hellmann 2019). Por ejemplo, en el arroz (*Oryza sativa* L.) se han observado que los cambios plásticos frente a condiciones de salinidad y alcalinidad (Feng et al. 2012) y ante condiciones de deficiencia de nitrógeno

(Kou et al. 2011) pueden ser transmitidos a las generaciones siguientes favoreciendo su tolerancia al estrés. Así, esta plasticidad transgeneracional podría ser aprovechada como una forma de aclimatación rápida de los cultivos ante el cambio ambiental. No obstante, la plasticidad transgeneracional también puede tener efectos neutros e incluso negativos sobre la adecuación de la descendencia (Donelson et al. 2018). Evolutivamente la plasticidad (tanto la transgeneracional como la intrageneracional) podrían favorecer la evolución adaptativa «dando tiempo» para que ocurran los cambios genéticos necesarios (Vinton et al. 2022) y mostrando la variación genética críptica («hipótesis de plasticidad primero» Levis y Pfennig 2016). Sin embargo, también se ha sugerido que la plasticidad puede retrasar y limitar la evolución adaptativa al ocultar la variación genética (Vinton et al. 2022). Y también se ha señalado que el cambio climático puede afectar la correlación entre estímulos inductores y el ambiente reduciendo así su confianza y posibilitando respuestas plásticas maladaptativas (Schneider 2022). Por lo tanto, aún queda mucho por entender sobre cual es el papel de la plasticidad fenotípica intra- y transgeneracional en la adaptación al cambio climático, y sobre cuáles son sus potenciales aplicaciones en la agricultura.

Estudiar el papel de la plasticidad en el mejoramiento de cultivos

Se ha sugerido que la domesticación y el mejoramiento de cultivos han reducido la plasticidad fenotípica en plantas cultivadas (Moreira et al. 2018; Grossman y Rice 2012; Aspinwall et al. 2015). Sin embargo, sus potenciales beneficios ante el cambio climático han hecho que su valor en el mejoramiento vuelva a ser considerado (Aspinwall et al. 2015; Brooker et al. 2022; Nicotra et al. 2010; Schneider y Lynch 2020). No obstante, aún existen muchas dudas sobre los contextos en los que la plasticidad contribuye positivamente al desempeño. Por ejemplo, Schneider y Lynch (2020) han sugerido que la plasticidad en la arquitectura de la raíz es un rasgo beneficioso en sistemas agrícolas que usan pocos insumos y donde hay una alta heterogeneidad espacio-temporal. Mientras que en sistemas con un manejo más intensivo donde se reducen la heterogeneidad espacio-temporal el papel de la plasticidad es menos claro. Así mismo se sabe muy poco de las bases genéticas de la plasticidad ya que puede ser un rasgo poligénico y presentar efectos pleiotrópicos (Schneider y Lynch 2020; Schneider et al. 2020). Por lo tanto, la plasticidad es un fenómeno complejo difícil de conceptualizar y medir que presenta múltiples retos para el mejoramiento de cultivos (Brooker et al. 2022).

No obstante, los importantes esfuerzos que se están haciendo en el mejoramiento de cultivos en un contexto de policultivo (Barot et al. 2017; Bourke et al. 2021; Homulle et al. 2022) tienen mucho que aportar a nuestro entendimiento sobre cómo puede aprovecharse la plasticidad en las plantas cultivadas. Hasta ahora el mejoramiento de cultivos se ha rea-

lizado en un contexto de monocultivo y enfocado en rasgos asociados a la productividad (Barot et al. 2017). Por lo tanto, este mejoramiento se ha hecho mayormente sin considerar los mecanismos ecológicos y la diversidad de funciones agroecosistémicas que se dan en los policultivos (Barot et al. 2017; Bourke et al. 2021). En particular, como sugiere esta revisión y otras (e.g., Homulle et al. 2022), la plasticidad fenotípica es un rasgo central en la dinámica y desempeño los policultivos. Por lo tanto, en el mejoramiento de cultivos en un contexto de policultivos la plasticidad en diversos rasgos funcionales se seleccionará directa (a través del mejoramiento «basado en rasgos» o en ideotipos) o indirectamente (a través del mejoramiento «mejoramiento ciego» o «basado en productos»). Esto nos enseñará mucho sobre las bases genéticas y potenciales aplicaciones de la plasticidad en diversos contextos.

Realizar estudios de síntesis y metaanálisis

Un paso central para poder aprovechar la plasticidad en el diseño de agroecosistemas es identificar los principales rasgos plásticos que contribuyen a mejorar la funcionalidad. Se ha sugerido que la plasticidad de ciertos rasgos, como la distribución de la raíz y la preferencia de forma química de captura de nutrientes (Homulle et al. 2022), deberían favorecerse para optimizar las interacciones planta-planta que se dan en los policultivos. Sin embargo, aún quedan múltiples preguntas por abordarse como: ¿para cuáles rasgos existe correlación entre plasticidad y productividad?, ¿para qué combinaciones específicas de cultivos la plasticidad de rasgos aporta a mejorar el desempeño?, ¿en qué contextos ambientales específicos la plasticidad contribuyen positivamente a mejorar el desempeño?, ¿cómo se correlaciona la plasticidad en rasgos con los efectos de selección y complementariedad?, ¿qué tanto se ha reducido o incrementado la plasticidad fenotípica de distintos rasgos en los programas de mejoramiento de cultivos? Las revisiones sistematizadas y metaanálisis son herramientas que tienen mucho que aportar para abordar estas cuestiones. Diversos estudios ya han utilizado esta herramienta para evaluar el «tamaño de efecto» de la plasticidad en diversos fenómenos (e.g., Liu et al. 2016b; Stotz et al. 2021).

A lo largo de esta revisión se identificaron diversos estudios que potencialmente podrían utilizarse en un metaanálisis para explorar la relación de la plasticidad en rasgos funcionales con el desempeño. Los estudios de caso que potencialmente podrían usarse deben cumplir criterios como: (1) cuantificar la productividad en monocultivo y en policultivo (e.g., lo que permitiría calcular los efectos de biodiversidad y el desempeño) y (2) cuantificar los valores de un rasgo al crecer en condiciones de monocultivo y en condiciones de policultivo. El primer criterio es cumplido por casi todos los estudios que estudian policultivos. Con respecto al segundo criterio existe amplia información sobre algunos rasgos principalmente de la parte aérea (e.g., área foliar específica, área de la hoja, altura

de la planta, entre otros). En el caso de rasgos subterráneos, a pesar de la gran cantidad de estudios que existen, la información es más limitada y difícil de reutilizar. Por ejemplo, la distribución espacial de la raíz es uno de los rasgos más estudiados, sin embargo, este es un rasgo compuesto que se caracteriza a través de múltiples mediciones de la densidad de longitud de la raíz y dado que es muy laborioso no suelen hacerse réplicas de estas mediciones. Dadas estas limitaciones, el estudio de rasgos funcionales en sistemas de policultivo puede beneficiarse enormemente de los métodos y herramientas que se han desarrollado desde la ecología funcional (Garnier y Navas 2012; Martin e Isaac 2015). En particular los esfuerzos por generar protocolos estandarizados (Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Cornelissen et al. 2003; Freschet et al. 2021) y facilitar el acceso a la información a través de bases de datos (Guerrero-Ramírez et al. 2021; Kattge et al. 2011) han sido una parte central en facilitar el desarrollo de metaanálisis en ecología (para plantas cultivadas también existen bases de datos y protocolos, e.g., (McFarland et al. 2020), sin embargo, los datos que estas bases contienen están basados en experimentos de monocultivos y el tipo de datos que contienen son menos informativos en el contexto de policultivos).

4.2. Conclusiones

Durante mucho tiempo la plasticidad fenotípica se consideró como «ruido ambiental» que ocultaba las características genéticas de los organismos (Sultan 2000). Así mismo, la variación intraespecífica de rasgos se solía considerar irrelevante en las dinámicas ecológicas (Bolnick et al. 2011). No obstante, estas visiones están cambiando. Una visión más completa reconoce que los organismos y su ambiente están en mutua determinación, por lo que el ambiente condiciona el desarrollo de los organismos y a su vez los procesos del desarrollo determinan cómo los organismos influyen y experimentan su ambiente. Este trabajo, a través de sintetizar e incorporar resultados, conceptos e ideas de diversas disciplinas (ecología evolutiva del desarrollo, ecología de comunidades, ecofisiología, agronomía y agroecología), contribuye a esta visión emergente. En particular, mostramos como la plasticidad es un fenómeno ubicuo en las plantas que puede afectar la dinámica y el desempeño de los policultivos. Por lo tanto, la capacidad de responder plásticamente es un rasgo que puede ser aprovechado en el diseño de agroecosistemas más sostenibles. Sin embargo, aún resta mucho por entenderse sobre el papel que la plasticidad fenotípica juega en los ecosistemas.

Referencias

- Abdul Malik, N. A., Kumar, I. S., y Nadarajah, K. (2020). «Elicitor and Receptor Molecules: Orchestrators of Plant Defense and Immunity». *International Journal of Molecular Sciences*, 21(3), 963.
- Acasuso-Rivero, C., Murren, C. J., Schlichting, C. D., y Steiner, U. K. (2019). «Adaptive Phenotypic Plasticity for Life-History and Less Fitness-Related Traits». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1904), 20190653.
- Adam, H., Collin, M., Richaud, F., Beulé, T., Cros, D., Omoré, A., Nodichao, L., Nouy, B., y Tregear, J. W. (2011). «Environmental regulation of sex determination in oil palm: Current knowledge and insights from other species». *Annals of Botany*, 108(8), 1529-1537.
- Adiku, S. G., Ozier-Lafontaine, H., y Bajazet, T. (2001). «Patterns of root growth and water uptake of a maize-cowpea mixture grown under greenhouse conditions». *Plant and Soil*, 235(1), 85-94.
- Agrawal, A. A. (1999a). Induced Plant Defense: Evolution of Induction and Adaptive Phenotypic Plasticity. En A. A. Agrawal, S. Tuzun y L. Bent (Eds.), *Inducible Plant Defenses against Pathogens and Herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture* (pp. 251-268). American Phytopathological Society Press.
- Agrawal, A. A. (1999b). «INDUCED RESPONSES TO HERBIVORY IN WILD RADISH: EFFECTS ON SEVERAL HERBIVORES AND PLANT FITNESS». 80(5).
- Albino-Garduño, R., Turrent-Fernández, A., Cortés-Flores, J. I., Livera-Muñoz, M., y Mendoza-Castillo, M. C. (2015). «Distribución de raíces y de radiación solar en el dosel de maíz y frijol intercalados». *Agrociencia*, 49(5), 513-531.
- Alborn, H. T., Turlings, T. C. J., Jones, T. H., Stenhagen, G., Loughrin, J. H., y Tumlinson, J. H. (1997). «An Elicitor of Plant Volatiles from Beet Armyworm Oral Secretion». *Science*, 276(5314), 945-949.
- Altieri, M. A. (2000). «Agroecology: Principles and strategies for designing sustainable farming systems». *Agroecology in Action*.
- Altieri, M. A. (2009). «Agroecology, Small Farms, and Food Sovereignty». *Monthly Review*, 61(3), 102.
- Altieri, M. A., Nicholls, C. I., Henao, A., y Lana, M. A. (2015). «Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems». *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 869-890.
- Andrews, D. J., y Kassam, A. H. (1976). The Importance of Multiple Cropping in Increasing World Food Supplies. En R. Papendick, P. Sanchez y G. Triplett (Eds.), *ASA Special Publications* (pp. 1-10). American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America.
- Aphalo, P. J., y Ballare, C. L. (1995). «On the Importance of Information-Acquiring Systems in Plant-Plant Interactions». *Functional Ecology*, 9(1), 5.
- Ashton, I. W., Miller, A. E., Bowman, W. D., y Suding, K. N. (2010). «Niche complementarity due to plasticity in resource use: Plant partitioning of chemical N forms». 91(11), 9.
- Aspinwall, M. J., Loik, M. E., Resco De Dios, V., Tjoelker, M. G., Payton, P. R., y Tissue, D. T. (2015). «Utilizing intraspecific variation in phenotypic plasticity to bolster agricultural and forest productivity under climate change: Phenotypic plasticity in agriculture and forestry». *Plant, Cell & Environment*, 38(9), 1752-1764.
- Auld, J. R., Agrawal, A. A., y Relyea, R. A. (2010). «Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1681), 503-511.
- Ballaré, C. L., y Pierik, R. (2017). «The shade-avoidance syndrome: Multiple signals and ecological consequences: Neighbour detection and shade avoidance». *Plant, Cell & Environment*, 40(11), 2530-2543.
- Ballaré, C. L., Scopel, A. L., y Sánchez, R. A. (1990). «Far-Red Radiation Reflected from Adjacent Leaves: An Early Signal of Competition in Plant Canopies». *Science*, 247(4904), 329-332.

- Barbero, F., Guglielmotto, M., Capuzzo, A., y Maffei, M. E. (2016). «Extracellular Self-DNA (esDNA), but Not Heterologous Plant or Insect DNA (etDNA), Induces Plasma Membrane Depolarization and Calcium Signaling in Lima Bean (*Phaseolus lunatus*) and Maize (*Zea mays*)». *International Journal of Molecular Sciences*, 17(10), 1659.
- Barbolla, L. J. (2021). Construcción de nicho y causalidad: algunas implicaciones en el estudio de la agrobiodiversidad desde la praxis. En A. Barahona, M. Casanueva y F. Vergara-Silva (Eds.), *Biofilosofías para el antropoceno. La teoría de construcción de nicho desde la filosofía de la biología y la bioética*. Programa Universitario de Bioética (UNAM)- Fondo de Cultura económica.
- Barot, S., Allard, V., Cantarel, A., Enjalbert, J., Gauffreteau, A., Goldringer, I., Lata, J.-C., Le Roux, X., Niboyet, A., y Porcher, E. (2017). «Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2), 13.
- Barry, K. E., Mommer, L., van Ruijven, J., Wirth, C., Wright, A. J., Bai, Y., Connolly, J., De Deyn, G. B., de Kroon, H., Isbell, F., Milcu, A., Roscher, C., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., y Weigelt, A. (2019). «The Future of Complementarity: Disentangling Causes from Consequences». *Trends in Ecology & Evolution*, 34(2), 167-180.
- Barton, K. E. (2016). «Tougher and thornier: General patterns in the induction of physical defence traits» (S. Rasmann, Ed.). *Functional Ecology*, 30(2), 181-187.
- Barton, K. E., y Boege, K. (2017). «Future directions in the ontogeny of plant defence: Understanding the evolutionary causes and consequences» (T. Turlings, Ed.). *Ecology Letters*, 20(4), 403-411.
- Bedoussac, L., Journet, E.-P., Hauggaard-Nielsen, H., Naudin, C., Corre-Hellou, G., Jensen, E. S., Prieur, L., y Justes, E. (2015). «Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 911-935.
- Bedoussac, L., y Justes, E. (2011). «A comparison of commonly used indices for evaluating species interactions and intercrop efficiency: Application to durum wheat–winter pea intercrops». *Field Crops Research*, 124(1), 25-36.
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Malézieux, E., Seufert, V., y Makowski, D. (2021). «Positive but variable effects of crop diversification on biodiversity and ecosystem services». *Global Change Biology*, 27(19), 4697-4710.
- Bell, A. M., y Hellmann, J. K. (2019). «An Integrative Framework for Understanding the Mechanisms and Multigenerational Consequences of Transgenerational Plasticity». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 50(1), 97-118.
- Bellegarde, F., Gojon, A., y Martin, A. (2017). «Signals and Players in the Transcriptional Regulation of Root Responses by Local and Systemic N Signaling in *Arabidopsis Thaliana*». *Journal of Experimental Botany*, 68(10), 2553-2565.
- Benitez, M. (2018). «Ecological evolutionary developmental biology in dialogue with agroecology: The Milpa as model system». *INTERdisciplina*, 6(14), 69-87.
- Bertness, M. D., y Callaway, R. (1994). «Positive interactions in communities». *Trends in Ecology & Evolution*, 9(5), 191-193.
- Bilas, R. D., Bretman, A., y Bennett, T. (2021). «Friends, neighbours and enemies: An overview of the communal and social biology of plants». *Plant, Cell & Environment*, 44(4), 997-1013.
- Boege, K., y Marquis, R. J. (2005). «Facing herbivory as you grow up: The ontogeny of resistance in plants». *Trends in Ecology & Evolution*, 20(8), 441-448.
- Bolker, B., Holyoak, M., Křivan, V., Rowe, L., y Schmitz, O. (2003). «Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions». *Ecology*, 84(5), 1101-1114.
- Bolker, J. A. (1995). «Model systems in developmental biology». *BioEssays*, 17(5), 451-455.

- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H., Schreiber, S. J., Urban, M. C., y Vasseur, D. A. (2011). «Why intraspecific trait variation matters in community ecology». *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4), 183-192.
- Bongers, F. J., Pierik, R., Anten, N. P. R., y Evers, J. B. (2018). «Subtle Variation in Shade Avoidance Responses May Have Profound Consequences for Plant Competitiveness». *Annals of Botany*, 121(5), 863-873.
- Bosak, E. J., Seidl-Adams, I. H., Zhu, J., y Tumlinson, J. H. (2013). «Maize Developmental Stage Affects Indirect and Direct Defense Expression». *Environmental Entomology*, 42(6), 1309-1321.
- Bourke, P. M., Evers, J. B., Bijma, P., van Apeldoorn, D. F., Smulders, M. J. M., Kuyper, T. W., Mommer, L., y Bonnema, G. (2021). «Breeding Beyond Monoculture: Putting the “Intercrop” Into Crops». *Frontiers in Plant Science*, 12.
- Bradshaw, A. (1965). Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. En E. W. Caspari y J. M. Thoday (Eds.), *Advances in Genetics* (pp. 115-155, Vol. 13). Academic Press.
- Brooker, R., Brown, L. K., George, T. S., Pakeman, R. J., Palmer, S., Ramsay, L., Schöb, C., Schurch, N., y Wilkinson, M. J. (2022). «Active and adaptive plasticity in a changing climate». *Trends in Plant Science*, 27(7), 717-728.
- Brooker, R. W., Bennett, A. E., Cong, W.-F., Daniell, T. J., George, T. S., Hallett, P. D., Hawes, C., Iannetta, P. P. M., Jones, H. G., Karley, A. J., Li, L., McKenzie, B. M., Pakeman, R. J., Paterson, E., Schöb, C., Shen, J., Squire, G., Watson, C. A., Zhang, C., ... y White, P. J. (2015). «Improving intercropping: A synthesis of research in agronomy, plant physiology and ecology». *New Phytologist*, 206(1), 107-117.
- Brooker, R. W., George, T. S., Homulle, Z., Karley, A. J., Newton, A. C., Pakeman, R. J., y Schöb, C. (2021). «Facilitation and biodiversity–ecosystem function relationships in crop production systems and their role in sustainable farming». *Journal of Ecology*, 109(5), 2054-2067.
- Callaway, R. M., Pennings, S. C., y Richards, C. L. (2003). «Phenotypic Plasticity and Interactions Among Plants». *Ecology*, 84(5), 1115-1128.
- Carriedo, L. G., Maloof, J. N., y Brady, S. M. (2016). «Molecular control of crop shade avoidance». *Current Opinion in Plant Biology*, 30, 151-158.
- Casal, J. J. (2013). «Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade». *Annual Review of Plant Biology*, 64(1), 403-427.
- Casanova-Lugo, F., Lara-Pérez, L. A., Dzib-Castillo, B., Caamal-Maldonado, J. A., Ramírez-Barajas, P. J., Cetzal-Ix, W. R., y Estrada-Medina, H. (2023). «Alley cropping agroforestry systems change weed community composition and reduce dominant weed species associated with corn in southern Mexico». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 350, 108471.
- Casper, B. B., y Jackson, R. B. (1997). «Plant Competition Underground». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 545-570.
- Chen, C., Chen, H. Y. H., Chen, X., y Huang, Z. (2019). «Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration». *Nature Communications*, 10(1), 1332.
- Cheng, B., Wang, L., Liu, R., Wang, W., Yu, R., Zhou, T., Ahmad, I., Raza, A., Jiang, S., Xu, M., Liu, C., Yu, L., Wang, W., Jing, S., Liu, W., y Yang, W. (2022). «Shade-Tolerant Soybean Reduces Yield Loss by Regulating Its Canopy Structure and Stem Characteristics in the Maize–Soybean Strip Intercropping System». *Frontiers in Plant Science*, 13, 848893.
- Chesson, P. (2000). «Mechanisms of Maintenance of Species Diversity». *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Chiou, T.-J., y Lin, S.-I. (2011). «Signaling Network in Sensing Phosphate Availability in Plants». *Annual Review of Plant Biology*, 62(1), 185-206.
- Cong, W.-F., Hoffland, E., Li, L., Six, J., Sun, J.-H., Bao, X.-G., Zhang, F.-S., y Werf, W. V. D. (2015). «Intercropping enhances soil carbon and nitrogen». *Global Change Biology*, 21(4), 1715-1726.

- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H. ter, Morgan, H. D., Heijden, M. G. A. van der, Pausas, J. G., y Poorter, H. (2003). «A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide». *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335.
- Creux, N., y Harmer, S. (2019). «Circadian Rhythms in Plants». *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 11(9), a034611.
- Curtright, A. J., y Tiemann, L. K. (2021). «Intercropping increases soil extracellular enzyme activity: A meta-analysis». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 319, 107489.
- Davidson, A. M., Jennions, M., y Nicotra, A. B. (2011). «Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis». *Ecology Letters*, 14(4), 419-431.
- Davidson-Lowe, E., Ray, S., Murrell, E., Kaye, J., y Ali, J. G. (2021). «Cover Crop Soil Legacies Alter Phytochemistry and Resistance to Fall Armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in Maize». *Environmental Entomology*, 50(4), 958-967.
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., y Van Groenendael, J. M. (2005). «A modular concept of phenotypic plasticity in plants». *New Phytologist*, 166(1), 73-82.
- de Wit, M., Kegge, W., Evers, J. B., Vergeer-van Eijk, M. H., Gankema, P., Voesenek, L. A. C. J., y Pierik, R. (2012). «Plant Neighbor Detection through Touching Leaf Tips Precedes Phytochrome Signals». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(36), 14705-14710.
- Ding, X., Yang, M., Huang, H., Chuan, Y., He, X., Li, C., Zhu, Y., y Zhu, S. (2015). «Priming Maize Resistance by Its Neighbors: Activating 1,4-Benzoxazine-3-Ones Synthesis and Defense Gene Expression to Alleviate Leaf Disease». *Frontiers in Plant Science*, 6.
- Divekar, P. A., Narayana, S., Divekar, B. A., Kumar, R., Gadratagi, B. G., Ray, A., Singh, A. K., Rani, V., Singh, V., Singh, A. K., Kumar, A., Singh, R. P., Meena, R. S., y Behera, T. K. (2022). «Plant Secondary Metabolites as Defense Tools against Herbivores for Sustainable Crop Protection». *International Journal of Molecular Sciences*, 23(5), 2690.
- Donelson, J. M., Salinas, S., Munday, P. L., y Shama, L. N. S. (2018). «Transgenerational plasticity and climate change experiments: Where do we go from here?». *Global Change Biology*, 24(1), 13-34.
- Dudley, S. A., y Schmitt, J. (1996). «Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens Capensis*». *The American Naturalist*, 147(3), 445-465.
- Ebel, R., Pozas Cárdenas, J. G., Soria Miranda, F., y Cruz González, J. (2017). «Manejo orgánico de la milpa: rendimiento de maíz, frijol y calabaza en monocultivo y policultivo». *REVISTA TERRA LATINOAMERICANA*, 35(2), 149.
- Engbersen, N., Stefan, L., Brooker, R. W., y Schöb, C. (2022). «Temporal dynamics of biodiversity effects and light-use-related traits in two intercropping systems». *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 1(1), 54-65.
- Erb, M., y Reymond, P. (2019). «Molecular Interactions Between Plants and Insect Herbivores». *Annual Review of Plant Biology*, 70(1), 527-557.
- Erb, M., Veyrat, N., Robert, C. A. M., Xu, H., Frey, M., Ton, J., y Turlings, T. C. J. (2015). «Indole is an essential herbivore-induced volatile priming signal in maize». *Nature Communications*, 6(1), 6273.
- Evers, J. B., van der Werf, W., Stomph, T. J., Bastiaans, L., y Anten, N. P. R. (2019). «Understanding and optimizing species mixtures using functional-structural plant modelling». *Journal of Experimental Botany*, 70(9), 2381-2388.
- Fan, F., Zhang, F., Song, Y., Sun, J., Bao, X., Guo, T., y Li, L. (2006). «Nitrogen Fixation of Faba Bean (*Vicia faba* L.) Interacting with a Non-legume in Two Contrasting Intercropping Systems». *Plant and Soil*, 283(1), 275-286.

- Fan, Y., Chen, J., Cheng, Y., Raza, M. A., Wu, X., Wang, Z., Liu, Q., Wang, R., Wang, X., Yong, T., Liu, W., Liu, J., Du, J., Shu, K., Yang, W., y Yang, F. (2018). «Effect of shading and light recovery on the growth, leaf structure, and photosynthetic performance of soybean in a maize-soybean relay-strip intercropping system». *PLOS ONE*, 13(5), e0198159.
- FAO. (2023, July 6). *Full List of GIAHS*. Globally Important Agricultural Heritage Systems (GIAHS). Consultado 2023, desde <https://www.fao.org/giahs/giahsaroundtheworld/designated-sites/full-list-of-giahs/en/>
- Fargione, J., Tilman, D., Dybzinski, R., Lambers, J. H. R., Clark, C., Harpole, W. S., Knops, J. M., Reich, P. B., y Loreau, M. (2007). «From selection to complementarity: Shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1611), 871-876.
- Feike, T., Doluschitz, R., Chen, Q., Graeff-Hönninger, S., y Claupein, W. (2012). «How to Overcome the Slow Death of Intercropping in the North China Plain». *Sustainability*, 4(10), 2550-2565.
- Feng, Q., Yang, C., Lin, X., Wang, J., Ou, X., Zhang, C., Chen, Y., y Liu, B. (2012). «Salt and Alkaline Stress Induced Transgenerational Alteration in DNA Methylation of Rice ('Oryza Sativa')». *Australian Journal of Crop Science*, 6(5), 877-883.
- Fonteyne, S., Castillo Caamal, J. B., Lopez-Ridaura, S., Van Loon, J., Espidio Balbuena, J., Osorio Alcalá, L., Martínez Hernández, F., Odjo, S., y Verhulst, N. (2023). «Review of Agronomic Research on the Milpa, the Traditional Polyculture System of Mesoamerica». *Frontiers in Agronomy*, 5.
- Forde, B., y Lorenzo, H. (2001). «The nutritional control of root development». *Plant and Soil*, 232(1), 51-68.
- Forsman, A. (2015). «Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species». *Heredity*, 115(4), 276-284.
- Fox, J. W. (2005). «Interpreting the 'selection effect' of biodiversity on ecosystem function». *Ecology Letters*, 8(8), 846-856.
- Freschet, G. T., Pagès, L., Iversen, C. M., Comas, L. H., Rewald, B., Roumet, C., Klimesová, J., Zadworny, M., Poorter, H., Postma, J. A., Adams, T. S., Bagniewska-Zadworna, A., Bengough, A. G., Blancaflor, E. B., Brunner, I., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Gessler, A., Hobbie, S. E., ... y McCormack, M. L. (2021). «A starting guide to root ecology: Strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements». *New Phytologist*, 232(3), 973-1122.
- Gao, Y., Duan, A., Qiu, X., Liu, Z., Sun, J., Zhang, J., y Wang, H. (2010). «Distribution of roots and root length density in a maize/soybean strip intercropping system». *Agricultural Water Management*, 98(1), 199-212.
- Gao, Y., Duan, A., Sun, J., Li, F., Liu, Z., Liu, H., y Liu, Z. (2009). «Crop coefficient and water-use efficiency of winter wheat/spring maize strip intercropping». *Field Crops Research*, 111(1-2), 65-73.
- García-Barríos, L. (2001). «Development and Validation of a Spatially Explicit Individual-based Mixed Crop Growth Model». *Bulletin of Mathematical Biology*, 63(3), 507-526.
- Garnier, E., y Navas, M.-L. (2012). «A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365-399.
- Garnier, E., Navas, M.-L., y Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties* (First edition). Oxford University Press.
- Gaudin, A. C. M., Mcclymont, S. A., Holmes, B. M., Lyons, E., y Raizada, M. N. (2011). «Novel temporal, fine-scale and growth variation phenotypes in roots of adult-stage maize (*Zea mays* L.) in response to low nitrogen stress». *Plant, Cell & Environment*, 34(12), 2122-2137.
- Gaudio, N., Escobar-Gutiérrez, A. J., Casadebaig, P., Evers, J. B., Gérard, F., Louarn, G., Colbach, N., Munz, S., Launay, M., Marrou, H., Barillot, R., Hinsinger, P., Bergez, J.-E., Combes, D., Durand, J.-L., Frak,

- E., Pagès, L., Pradal, C., Saint-Jean, S., ... y Justes, E. (2019). «Current knowledge and future research opportunities for modeling annual crop mixtures. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 39(2), 20.
- Ghosh, R., Barbacci, A., y Leblanc-Fournier, N. (2021). «Mechanostimulation: A promising alternative for sustainable agriculture practices» (K.-J. Dietz, Ed.). *Journal of Experimental Botany*, 72(8), 2877-2888.
- Gibert, J. P., Dell, A. I., DeLong, J. P., y Pawar, S. (2015). Chapter One - Scaling-up Trait Variation from Individuals to Ecosystems. En S. Pawar, G. Woodward y A. I. Dell (Eds.), *Advances in Ecological Research* (pp. 1-17, Vol. 52). Academic Press.
- Giehl, R. F., y von Wirén, N. (2014). «Root Nutrient Foraging». *Plant Physiology*, 166(2), 509-517.
- Gilbert, S. F. (2001). «Ecological Developmental Biology: Developmental Biology Meets the Real World». *Developmental Biology*, 233(1), 1-12.
- Gliessman, S. R. (2007). *Agroecology: The Ecology of Sustainable Food Systems*. CRC Press.
- Golenberg, E. M., y West, N. W. (2013). «Hormonal interactions and gene regulation can link monoecy and environmental plasticity to the evolution of dioecy in plants». *American Journal of Botany*, 100(6), 1022-1037.
- Gommers, C. M. M., Visser, E. J. W., Onge, K. R. S., Voesenek, L. A. C. J., y Pierik, R. (2013). «Shade tolerance: When growing tall is not an option». *Trends in Plant Science*, 18(2), 65-71.
- Gong, W. Z., Jiang, C. D., Wu, Y. S., Chen, H. H., Liu, W. Y., y Yang, W. Y. (2015). «Tolerance vs. avoidance: Two strategies of soybean (*Glycine max*) seedlings in response to shade in intercropping». *Photosynthetic*, 53(2), 259-268.
- Gou, F., van Ittersum, M. K., Couëdel, A., Zhang, Y., Wang, Y., van der Putten, P. E. L., Zhang, L., y van der Werf, W. (2018). «Intercropping with Wheat Lowers Nutrient Uptake and Biomass Accumulation of Maize, but Increases Photosynthetic Rate of the Ear Leaf». *AoB PLANTS*, 10(1), ply010.
- Gou, F., van Ittersum, M. K., Wang, G., van der Putten, P. E. L., y van der Werf, W. (2016). «Yield and yield components of wheat and maize in wheat–maize intercropping in the Netherlands». *European Journal of Agronomy*, 76, 17-27.
- Grossman, J. D., y Rice, K. J. (2012). «Evolution of root plasticity responses to variation in soil nutrient distribution and concentration». *Evolutionary Applications*, 5(8), 850-857.
- Gu, C., Bastiaans, L., Anten, N. P. R., Makowski, D., y van der Werf, W. (2021). «Annual intercropping suppresses weeds: A meta-analysis». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 322, 107658.
- Guerrero-Ramírez, N. R., Mommer, L., Freschet, G. T., Iversen, C. M., McCormack, M. L., Kattge, J., Poorter, H., van der Plas, F., Bergmann, J., Kuyper, T. W., York, L. M., Bruelheide, H., Laughlin, D. C., Meier, I. C., Roumet, C., Semchenko, M., Sweeney, C. J., van Ruijven, J., Valverde-Barrantes, O. J., ... y Weigelt, A. (2021). «Global root traits (GRooT) database». *Global Ecology and Biogeography*, 30(1), 25-37.
- He, H.-m., Liu, L.-n., Munir, S., Bashir, N. H., Wang, Y., Yang, J., y Li, C.-y. (2019). «Crop diversity and pest management in sustainable agriculture». *Journal of Integrative Agriculture*, 18(9), 1945-1952.
- Hector, A. (1998). «The Effect of Diversity on Productivity: Detecting the Role of Species Complementarity». *Oikos*, 82(3), 597.
- Heil, M., y Ton, J. (2008). «Long-distance signalling in plant defence». *Trends in Plant Science*, 13(6), 264-272.
- Henn, J. J., Buzzard, V., Enquist, B. J., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Maitner, B. S., Michaletz, S. T., Pötsch, C., Seltzer, L., Telford, R. J., Yang, Y., Zhang, L., y Vandvik, V. (2018). «Intraspecific Trait Variation and Phenotypic Plasticity Mediate Alpine Plant Species Response to Climate Change». *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Herman, J. J., y Sultan, S. E. (2011). «Adaptive Transgenerational Plasticity in Plants: Case Studies, Mechanisms, and Implications for Natural Populations». *Frontiers in Plant Science*, 2.

- Hernández-Hernández, V., Benítez, M., y Boudaoud, A. (2020). «Interplay between Turgor Pressure and Plasmodesmata during Plant Development». *Journal of Experimental Botany*, 71(3), 768-777.
- Hernández-Hernández, V., Rueda, D., Caballero, L., Alvarez-Buylla, E. R., y Benítez, M. (2014). «Mechanical Forces as Information: An Integrated Approach to Plant and Animal Development». *Frontiers in Plant Science*, 5.
- Hess, C., Levine, J. M., Turcotte, M. M., y Hart, S. P. (2022). «Phenotypic plasticity promotes species coexistence». *Nature Ecology & Evolution*, 1-6.
- Himmelstein, J., Ares, A., Gallagher, D., y Myers, J. (2017). «A meta-analysis of intercropping in Africa: Impacts on crop yield, farmer income, and integrated pest management effects». *International Journal of Agricultural Sustainability*, 15(1), 1-10.
- Ho, C.-H., y Tsay, Y.-F. (2010). «Nitrate, ammonium, and potassium sensing and signaling». *Current Opinion in Plant Biology*, 13(5), 604-610.
- Hodge, A. (2004). «The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients». *New Phytologist*, 16.
- Homulle, Z., George, T. S., y Karley, A. J. (2022). «Root traits with team benefits: Understanding below-ground interactions in intercropping systems». *Plant and Soil*, 471(1), 1-26.
- Hong, Y., Heerink, N., Jin, S., Berentsen, P., Zhang, L., y Van Der Werf, W. (2017). «Intercropping and agroforestry in China – Current state and trends». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 244, 52-61.
- Houseman, J. G., Campos, F., Morand, P., y ARNASON, J. T. (1992). «Effect of the Maize-Derived Compounds DIMBOA and MBOA on Growth and Digestive Processes of European Com Borer (Lepidoptera: Pyralidae)». *JOURNAL OF ECONOMIC ENTOMOLOGY*, 85(3), 6.
- Hu, H.-Y., Li, H., Hao, M.-M., Ren, Y.-N., Zhang, M.-K., Liu, R.-Y., Zhang, Y., Li, G., Chen, J.-S., Ning, T.-Y., y Kuzyakov, Y. (2021). «Nitrogen fixation and crop productivity enhancements co-driven by intercrop root exudates and key rhizosphere bacteria». *Journal of Applied Ecology*, 58(10), 2243-2255.
- Hu, J., Li, M., Liu, H., Zhao, Q., y Lin, X. (2019). «Intercropping with sweet corn (*Zea mays* L. var. *rugosa* Bonaf.) expands P acquisition channels of chili pepper (*Capsicum annuum* L.) via arbuscular mycorrhizal hyphal networks». *Journal of Soils and Sediments*, 19(4), 1632-1639.
- in 't Zandt, D., Le Marié, C., Kirchgessner, N., Visser, E. J. W., y Hund, A. (2015). «High-resolution quantification of root dynamics in split-nutrient rhizoslides reveals rapid and strong proliferation of maize roots in response to local high nitrogen». *Journal of Experimental Botany*, 66(18), 5507-5517.
- Iverson, A. L., Marín, L. E., Ennis, K. K., Gonthier, D. J., Connor-Barrie, B. T., Remfert, J. L., Cardinale, B. J., y Perfecto, I. (2014). «REVIEW: Do polycultures promote win-wins or trade-offs in agricultural ecosystem services? A meta-analysis». *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1593-1602.
- Jensen, E. S., Carlsson, G., y Hauggaard-Nielsen, H. (2020). «Intercropping of grain legumes and cereals improves the use of soil N resources and reduces the requirement for synthetic fertilizer N: A global-scale analysis». *Agronomy for Sustainable Development*, 40(1), 5.
- Jia, X., Liu, P., y Lynch, J. P. (2018). «Greater Lateral Root Branching Density in Maize Improves Phosphorus Acquisition from Low Phosphorus Soil». *Journal of Experimental Botany*, 69(20), 4961-4970.
- Jiang, Y., Khan, M. U., Lin, X., Lin, Z., Lin, S., y Lin, W. (2022). «Evaluation of maize/peanut intercropping effects on microbial assembly, root exudates and peanut nitrogen uptake». *Plant Physiology and Biochemistry*, 171, 75-83.
- Justes, E., Bedoussac, L., Dordas, C., Frak, E., Louarn, G., Boudsocq, S., Journet, E.-P., Lithourgidis, A., Pankou, C., Zhang, C., Carlsson, G., Jensen, E. S., Watson, C. A., y Li, L. (2021). «The 4C approach as a way to understand species interactions determining intercropping productivity». *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 0(0), 387-399.

- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönišch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Van BODEGOM, P. M., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., ... y Wirth, C. (2011). «TRY – a global database of plant traits». *Global Change Biology*, 17(9), 2905-2935.
- Kebrom, T. H., y Brutnell, T. P. (2007). «The Molecular Analysis of the Shade Avoidance Syndrome in the Grasses Has Begun». *Journal of Experimental Botany*, 58(12), 3079-3089.
- Khan, Z. R., Midega, C. A. O., Bruce, T. J. A., Hooper, A. M., y Pickett, J. A. (2010). «Exploiting Phytochemicals for Developing a ‘Push–Pull’ Crop Protection Strategy for Cereal Farmers in Africa». *Journal of Experimental Botany*, 61(15), 4185-4196.
- Kim, J., y Felton, G. W. (2013). «Priming of antiherbivore defensive responses in plants: Priming of anti-herbivore defense». *Insect Science*, 20(3), 273-285.
- Klun, J. A., Tipton, C. L., y Brindley, T. A. (1967). «2,4-Dihydroxy-7-methoxy-1,4-Benzoxazin-3-One (DIM-BOA), an Active Agent in the Resistance of Maize to the European Corn Borer¹²³». *Journal of Economic Entomology*, 60(6), 1529-1533.
- Köhler, A., Maag, D., Veyrat, N., Glauser, G., Wolfender, J.-L., Turlings, T. C. J., y Erb, M. (2015). «Within-plant distribution of 1,4-benzoxazin-3-ones contributes to herbivore niche differentiation in maize». *Plant, Cell & Environment*, 38(6), 1081-1093.
- Kou, H. P., Li, Y., Song, X. X., Ou, X. F., Xing, S. C., Ma, J., Von Wettstein, D., y Liu, B. (2011). «Heritable alteration in DNA methylation induced by nitrogen-deficiency stress accompanies enhanced tolerance by progenies to the stress in rice (*Oryza sativa* L.)». *Journal of Plant Physiology*, 168(14), 1685-1693.
- Kumar, A., Shahbaz, M., Koirala, M., Blagodatskaya, E., Seidel, S. J., Kuzyakov, Y., y Pausch, J. (2019). «Root trait plasticity and plant nutrient acquisition in phosphorus limited soil». *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 182(6), 945-952.
- Lajoie, G., y Vellend, M. (2018). «Characterizing the contribution of plasticity and genetic differentiation to community-level trait responses to environmental change». *Ecology and Evolution*, 8(8), 3895-3907.
- Laland, K., Matthews, B., y Feldman, M. W. (2016). «An introduction to niche construction theory». *Evolutionary Ecology*, 30(2), 191-202.
- Lambers, H. (2022). «Phosphorus Acquisition and Utilization in Plants». *Annual Review of Plant Biology*, 73(1), 17-42.
- Lavorel, S., y Garnier, E. (2002). «Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail: *Plant response and effect groups*». *Functional Ecology*, 16(5), 545-556.
- Levis, N. A., y Pfennig, D. W. (2016). «Evaluating ‘Plasticity-First’ Evolution in Nature: Key Criteria and Empirical Approaches». *Trends in Ecology & Evolution*, 31(7), 563-574.
- Lewontin, R., y Levins, R. (2000). «Schmalhausen’s law». *Capitalism Nature Socialism*, 11(4), 103-108.
- Li, B., Li, Y.-Y., Wu, H.-M., Zhang, F.-F., Li, C.-J., Li, X.-X., Lambers, H., y Li, L. (2016). «Root Exudates Drive Interspecific Facilitation by Enhancing Nodulation and N₂ Fixation». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(23), 6496-6501.
- Li, C., Hoffland, E., Kuyper, T. W., Yu, Y., Li, H., Zhang, C., Zhang, F., y van der Werf, W. (2020a). «Yield gain, complementarity and competitive dominance in intercropping in China: A meta-analysis of drivers of yield gain using additive partitioning». *European Journal of Agronomy*, 113, 125987.
- Li, C., Hoffland, E., Kuyper, T. W., Yu, Y., Zhang, C., Li, H., Zhang, F., y van der Werf, W. (2020b). «Syndromes of production in intercropping impact yield gains». *Nature Plants*, 6(6), 653-660.
- Li, L., Li, S.-M., Sun, J.-H., Zhou, L.-L., Bao, X.-G., Zhang, H.-G., y Zhang, F.-S. (2007). «Diversity Enhances Agricultural Productivity via Rhizosphere Phosphorus Facilitation on Phosphorus-Deficient Soils». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(27), 11192-11196.

- Li, L., Sun, J., y Zhang, F. (2011). «Intercropping with wheat leads to greater root weight density and larger below-ground space of irrigated maize at late growth stages». *Soil Science and Plant Nutrition*, 57(1), 61-67.
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Guo, T., Bao, X., Smith, F. A., y Smith, S. E. (2006). «Root distribution and interactions between intercropped species». *Oecologia*, 147(2), 280-290.
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Li, X., Rengel, Z., y Yang, S. (2001). «Wheat/maize or wheat/soybean strip intercropping: II. Recovery or compensation of maize and soybean after wheat harvesting». *Field Crops Research*, 71(3), 173-181.
- Li, L., Zhang, L., y Zhang, F. (2013). Crop Mixtures and the Mechanisms of Overyielding. En *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 382-395). Elsevier.
- Li, M., Hu, J., y Lin, X. (2022). «The roles and performance of arbuscular mycorrhizal fungi in intercropping systems». *Soil Ecology Letters*, 4(4), 319-327.
- Li, S. M., Li, L., Zhang, F. S., y Tang, C. (2004). «Acid Phosphatase Role in Chickpea/Maize Intercropping». *Annals of Botany*, 94(2), 297-303.
- Li, S., Evers, J. B., van der Werf, W., Wang, R., Xu, Z., Guo, Y., Li, B., y Ma, Y. (2020c). «Plant architectural responses in simultaneous maize/soybean strip intercropping do not lead to a yield advantage». *Annals of Applied Biology*, 177(2), 195-210.
- Li, S., van der Werf, W., Zhu, J., Guo, Y., Li, B., Ma, Y., y Evers, J. B. (2021). «Estimating the contribution of plant traits to light partitioning in simultaneous maize/soybean intercropping» (H. Küpper, Ed.). *Journal of Experimental Botany*, 72(10), 3630-3646.
- Li, Y.-Y., Yu, C.-B., Cheng, X., Li, C.-J., Sun, J.-H., Zhang, F.-S., Lambers, H., y Li, L. (2009). «Intercropping alleviates the inhibitory effect of N fertilization on nodulation and symbiotic N₂ fixation of faba bean». *Plant and Soil*, 323(1-2), 295-308.
- Li, Z., Xu, C., Li, K., Yan, S., Qu, X., y Zhang, J. (2012). «Phosphate starvation of maize inhibits lateral root formation and alters gene expression in the lateral root primordium zone». *BMC Plant Biology*, 12(1), 89.
- Lithourgidis, A. S., Dordas, C. A., Damalas, C. A., y Vlachostergios, D. N. (2011). «Annual intercrops: An alternative pathway for sustainable agriculture», 16.
- Liu, B., Wu, J., Yang, S., Schiefelbein, J., y Gan, Y. (2020a). «Nitrate Regulation of Lateral Root and Root Hair Development in Plants». *Journal of Experimental Botany*, 71(15), 4405-4414.
- Liu, H., Yang, C., y Li, L. (2016a). «Shade-induced stem elongation in rice seedlings: Implication of tissue-specific phytohormone regulation». *Journal of Integrative Plant Biology*, 58(7), 614-617.
- Liu, J. G., Mahoney, K. J., Sikkema, P. H., y Swanton, C. J. (2009). «The importance of light quality in crop-weed competition: Light quality and crop competition». *Weed Research*, 49(2), 217-224.
- Liu, M., Li, H., Song, J., Song, M., Qiao, N., Tian, Y., Liu, Y., y Niu, H. (2020b). «Interactions between intercropped *Avena sativa* and *Agropyron cristatum* for nitrogen uptake». *Plant and Soil*, 447(1), 611-621.
- Liu, X., Rahman, T., Song, C., Su, B., Yang, F., Yong, T., Wu, Y., Zhang, C., y Yang, W. (2017). «Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems». *Field Crops Research*, 200, 38-46.
- Liu, Y., Dawson, W., Prati, D., Haeuser, E., Feng, Y., y van Kleunen, M. (2016b). «Does Greater Specific Leaf Area Plasticity Help Plants to Maintain a High Performance When Shaded?» *Annals of Botany*, 118(7), 1329-1336.
- Liu, Y.-X., Sun, J.-H., Zhang, F.-F., y Li, L. (2020c). «The plasticity of root distribution and nitrogen uptake contributes to recovery of maize growth at late growth stages in wheat/maize intercropping». *Plant and Soil*, 447(1), 39-53.

- Liu, Y.-X., Zhang, W.-P., Sun, J.-H., Li, X.-F., Christie, P., y Li, L. (2015). «High morphological and physiological plasticity of wheat roots is conducive to higher competitive ability of wheat than maize in intercropping systems». *Plant and Soil*, 397(1-2), 387-399.
- Lopez, L., Camas, A., Shivaji, R., Ankala, A., Williams, P., y Luthe, D. (2007). «Mir1-CP, a novel defense cysteine protease accumulates in maize vascular tissues in response to herbivory». *Planta*, 226(2), 517-527.
- Lopez-Ridaura, S., Barba-Escoto, L., Reyna-Ramirez, C. A., Sum, C., Palacios-Rojas, N., y Gerard, B. (2021). «Maize intercropping in the milpa system. Diversity, extent and importance for nutritional security in the Western Highlands of Guatemala». *Scientific Reports*, 11(1), 3696.
- Loreau, M. (1998). «Separating Sampling and Other Effects in Biodiversity Experiments». *Oikos*, 82(3), 600.
- Loreau, M. (2010). *From populations to ecosystems: Theoretical foundations for a new ecological synthesis*. Princeton University Press.
- Loreau, M., y Hector, A. (2001). «Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments». *Nature*, 412(6842), 72-76.
- Louarn, G., y Song, Y. (2020). «Two Decades of Functional-Structural Plant Modelling: Now Addressing Fundamental Questions in Systems Biology and Predictive Ecology». *Annals of Botany*, 126(4), 501-509.
- Ma, L., Li, Y., Wu, P., Zhao, X., Chen, X., y Gao, X. (2019). «Effects of varied water regimes on root development and its relations with soil water under wheat/maize intercropping system». *Plant and Soil*, 439(1), 113-130.
- Ma, L., Li, Y., Wu, P., Zhao, X., Gao, X., y Chen, X. (2020). «Recovery growth and water use of intercropped maize following wheat harvest in wheat/maize relay strip intercropping». *Field Crops Research*, 256, 107924.
- Maddonni, G. A., Otegui, M. E., Andrieu, B., Chelle, M., y Casal, J. J. (2002). «Maize Leaves Turn Away from Neighbors». *Plant Physiology*, 130(3), 1181-1189.
- Magara, H. J., Mutyambai, D. M., Charles, M. A., Otieno, S. A., Nyaga, T. M., Niassy, S., y Khan, Z. R. (2020). «Responses of stemborer *Chilo partellus* to volatiles emitted by maize landraces exposed to signal grass (*Brachiaria brizantha*)». *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 345-357.
- Magara, H. J. O., Midega, C. A. O., y Otieno, S. A. (2015). «Signal Grass (*Brachiaria brizantha*) Oviposited by Stemborer (*Chilo partellus*) Emits Herbivore-Induced Plant Volatiles That Induce Neighbouring Local Maize (*Zea mays*) Varieties to Recruit Cereal Stemborer Larval Parasitoid *Cotessia sesamiae*». *International Journal of Sciences*, 19(1).
- Makumba, W., Akinnifesi, F. K., Janssen, B., y Oenema, O. (2007). «Long-term impact of a gliricidia-maize intercropping system on carbon sequestration in southern Malawi». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1), 237-243.
- Markovic, D., Glinwood, R., Olsson, U., y Ninkovic, V. (2014). «Plant response to touch affects the behaviour of aphids and ladybirds». *Arthropod-Plant Interactions*, 8(3), 171-181.
- Martin, A. R., e Isaac, M. E. (2015). «Plant functional traits in agroecosystems: A blueprint for research» (P. Manning, Ed.). *Journal of Applied Ecology*, 52(6), 1425-1435.
- Martin-Guay, M.-O., Paquette, A., Dupras, J., y Rivest, D. (2018). «The new Green Revolution: Sustainable intensification of agriculture by intercropping». *Science of The Total Environment*, 615, 767-772.
- McFarland, B. A., AlKhalifah, N., Bohn, M., Bubert, J., Buckler, E. S., Ciampitti, I., Edwards, J., Ertl, D., Gage, J. L., Falcon, C. M., Flint-Garcia, S., Gore, M. A., Graham, C., Hirsch, C. N., Holland, J. B., Hood, E., Hooker, D., Jarquin, D., Kaeppeler, S. M., ... y de Leon, N. (2020). «Maize genomes to fields (G2F): 2014–2017 field seasons: Genotype, phenotype, climatic, soil, and inbred ear image datasets». *BMC Research Notes*, 13(1), 1-6.

- McKenzie-Gopsill, A. G., Amirsadeghi, S., Fillmore, S., y Swanton, C. J. (2020). «Duration of Weed Presence Influences the Recovery of Photosynthetic Efficiency and Yield in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.)» *Frontiers in Agronomy*, 2, 593570.
- Mead, R., y Willey, R. W. (1980). «The Concept of a 'Land Equivalent Ratio' and Advantages in Yields from Intercropping». *Experimental Agriculture*, 16(3), 217-228.
- Mercer, K. L., y Perales, H. R. (2010). «Evolutionary response of landraces to climate change in centers of crop diversity». *Evolutionary Applications*, 3(5-6), 480-493.
- Min, Q., y He, L. (2014). Agro-cultural Landscapes in China: Types and Significances. En S.-K. Hong, J. Bogaert y Q. Min (Eds.), *Biocultural Landscapes: Diversity, Functions and Values* (pp. 9-23). Springer Netherlands.
- Miner, B. G., Sultan, S. E., Morgan, S. G., Padilla, D. K., y Relyea, R. A. (2005). «Ecological consequences of phenotypic plasticity». *Trends in Ecology & Evolution*, 20(12), 685-692.
- Miyazawa, K., Murakami, T., Takeda, M., y Murayama, T. (2010). «Intercropping green manure crops—effects on rooting patterns». *Plant and Soil*, 331(1-2), 231-239.
- Montazeaud, G., Violle, C., Fréville, H., Luquet, D., Ahmadi, N., Courtois, B., Bouhaba, I., y Fort, F. (2018). «Crop mixtures: Does niche complementarity hold for belowground resources? An experimental test using rice genotypic pairs». *Plant and Soil*, 424(1-2), 187-202.
- Moreira, X., Abdala-Roberts, L., Gols, R., y Francisco, M. (2018). «Plant domestication decreases both constitutive and induced chemical defences by direct selection against defensive traits». *Scientific Reports*, 8(1), 12678.
- Moreno-Calles, A. I., Casas, A., Rivero-Romero, A. D., Romero-Bautista, Y. A., Rangel-Landa, S., Fisher-Ortiz, R. A., Alvarado-Ramos, F., Vallejo-Ramos, M., y Santos-Fita, D. (2016). «Ethnoagroforestry: Integration of biocultural diversity for food sovereignty in Mexico». *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 12(1), 54.
- Moreno-Calles, A. I., Toledo, V. M., y Casas, A. (2013). «Los sistemas agroforestales tradicionales de México: Una aproximación biocultural». *Botanical Sciences*, 91(4), 375-398.
- Motte, H., Vanneste, S., y Beeckman, T. (2019). «Molecular and Environmental Regulation of Root Development». *Annual Review of Plant Biology*, 70(1), 465-488.
- Murrell, E. G., Ray, S., Lemmon, M. E., Luthe, D. S., y Kaye, J. P. (2020). «Cover crop species affect mycorrhizae-mediated nutrient uptake and pest resistance in maize». *Renewable Agriculture and Food Systems*, 35(5), 467-474.
- Mushagalusa, G. N., Ledent, J.-F., y Draye, X. (2008). «Shoot and root competition in potato/maize intercropping: Effects on growth and yield». *Environmental and Experimental Botany*, 64(2), 180-188.
- Mutyambai, D. M., Bass, E., Luttermoser, T., Poveda, K., Midega, C. A. O., Khan, Z. R., y Kessler, A. (2019). «More Than "Push" and "Pull"? Plant-Soil Feedbacks of Maize Companion Cropping Increase Chemical Plant Defenses Against Herbivores». *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7.
- Mutyambai, D. M., Bruce, T. J. A., Berg, J. van den, Midega, C. A. O., Pickett, J. A., y Khan, Z. R. (2016). «An Indirect Defence Trait Mediated through Egg-Induced Maize Volatiles from Neighbouring Plants». *PLOS ONE*, 11(7), e0158744.
- Naeem, S., Loreau, M., e Inchausti, P. (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: The emergence of a synthetic ecological framework. En S. Naeem, M. Loreau y P. Inchausti (Eds.), *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives* (pp. 3-11). Oxford University Press.
- Nasar, J., Shao, Z., Arshad, A., Jones, F. G., Liu, S., Li, C., Khan, M. Z., Khan, T., Banda, J. S. K., Zhou, X., y Gao, Q. (2020). «The effect of maize-alfalfa intercropping on the physiological characteristics, nitrogen uptake and yield of maize» (R. Leegood, Ed.). *Plant Biology*, 22(6), 1140-1149.

- Nettle, D., y Bateson, M. (2015). «Adaptive Developmental Plasticity: What Is It, How Can We Recognize It and When Can It Evolve?» *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1812), 20151005.
- Newman, S., y Comper, W. (1990). «'Generic' Physical Mechanisms of Morphogenesis and Pattern Formation». *Development*, 110(1), 1-18.
- Nicotra, A., Atkin, O., Bonser, S., Davidson, A., Finnegan, E., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M., Richards, C., Valladares, F., y van Kleunen, M. (2010). «Plant phenotypic plasticity in a changing climate». *Trends in Plant Science*, 15(12), 684-692.
- Nijhout, H. F. (2003). «Development and evolution of adaptive polyphenisms». *Evolution and Development*, 5(1), 9-18.
- Niklaus, P. A., Baruffol, M., He, J.-S., Ma, K., y Schmid, B. (2017). «Can niche plasticity promote biodiversity-productivity relationships through increased complementarity?» *Ecology*, 98(4), 1104-1116.
- Page, E. R., Tollenaar, M., Lee, E. A., Lukens, L., y Swanton, C. J. (2009). «Does the shade avoidance response contribute to the critical period for weed control in maize (*Zea mays*)?» *Weed Research*, 49(6), 563-571.
- Palacio-López, K., Beckage, B., Scheiner, S., y Molofsky, J. (2015). «The ubiquity of phenotypic plasticity in plants: A synthesis». *Ecology and Evolution*, 5(16), 3389-3400.
- Patel, S. K., Sharma, A., y Singh, G. S. (2020). «Traditional agricultural practices in India: An approach for environmental sustainability and food security». *Energy, Ecology and Environment*, 5(4), 253-271.
- Pedmale, U. V., Huang, S.-s. C., Zander, M., Cole, B. J., Hetzel, J., Ljung, K., Reis, P. A. B., Sridevi, P., Nito, K., Nery, J. R., Ecker, J. R., y Chory, J. (2016). «Cryptochromes Interact Directly with PIFs to Control Plant Growth in Limiting Blue Light». *Cell*, 164(1), 233-245.
- Pelech, E. A., Evers, J. B., Pederson, T. L., Drag, D. W., Fu, P., y Bernacchi, C. J. (2023). «Leaf, plant, to canopy: A mechanistic study on aboveground plasticity and plant density within a maize-soybean intercrop system for the Midwest, USA». *Plant, Cell & Environment*, 46(2), 405-421.
- Pereira, A. L. C., Taques, T. C., Valim, J. O. S., Madureira, A. P., y Campos, W. G. (2015). «The management of bee communities by intercropping with flowering basil (*Ocimum basilicum*) enhances pollination and yield of bell pepper (*Capsicum annuum*)». *Journal of Insect Conservation*, 19(3), 479-486.
- Péret, B., Desnos, T., Jost, R., Kanno, S., Berkowitz, O., y Nussaume, L. (2014). «Root Architecture Responses: In Search of Phosphate». *Plant Physiology*, 166(4), 1713-1723.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., ... y Cornelissen, J. H. C. (2013). «New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide». *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167.
- Pérez-Ramos, I. M., Matías, L., Gómez-Aparicio, L., y Godoy, Ó. (2019). «Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions». *Nature Communications*, 10(1), 2555.
- Pfennig, D. W. (2021). Key Questions about Phenotypic Plasticity. En D. W. Pfennig (Ed.), *Phenotypic Plasticity & Evolution* (1.ª ed., pp. 55-88). CRC Press.
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D., y Moczek, A. P. (2010). «Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation». *Trends in Ecology & Evolution*, 25(8), 459-467.
- Pickett, J. A., Woodcock, C. M., Midega, C. A., y Khan, Z. R. (2014). «Push-pull farming systems». *Current Opinion in Biotechnology*, 26, 125-132.
- Pierik, R., y de Wit, M. (2014). «Shade Avoidance: Phytochrome Signalling and Other Aboveground Neighbour Detection Cues». *Journal of Experimental Botany*, 65(11), 2815-2824.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins University Press.

- Pigliucci, M. (2003). «Phenotypic integration: Studying the ecology and evolution of complex phenotypes». *Ecology Letters*, 6(3), 265-272.
- Postma, J. A., y Lynch, J. P. (2012). «Complementarity in Root Architecture for Nutrient Uptake in Ancient Maize/Bean and Maize/Bean/Squash Polycultures». *Annals of Botany*, 110(2), 521-534.
- Postma, J. A., Dathe, A., y Lynch, J. P. (2014). «The Optimal Lateral Root Branching Density for Maize Depends on Nitrogen and Phosphorus Availability». *Plant Physiology*, 166(2), 590-602.
- Qi, J., Malook, S. ul, Shen, G., Gao, L., Zhang, C., Li, J., Zhang, J., Wang, L., y Wu, J. (2018). «Current understanding of maize and rice defense against insect herbivores». *Plant Diversity*, 40(4), 189-195.
- Quintana-Rodriguez, E., Duran-Flores, D., Heil, M., y Camacho-Coronel, X. (2018). «Damage-associated molecular patterns (DAMPs) as future plant vaccines that protect crops from pests». *Scientia Horticulturae*, 237, 207-220.
- Rakotomalala, A. A. N. A., Ficiçyan, A. M., y Tschardtke, T. (2023). «Intercropping enhances beneficial arthropods and controls pests: A systematic review and meta-analysis». *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 356, 108617.
- Raseduzzaman, Md., y Jensen, E. S. (2017). «Does intercropping enhance yield stability in arable crop production? A meta-analysis». *European Journal of Agronomy*, 91, 25-33.
- Raya-Hernández, A. I., Jaramillo-López, P. F., López-Carmona, D. A., Díaz, T., Carrera-Valtierra, J. A., y Larsen, J. (2020). «Field evidence for maize-mycorrhiza interactions in agroecosystems with low and high P soils under mineral and organic fertilization». *Applied Soil Ecology*, 149, 103511.
- Raza, A., Asghar, M. A., Ahmad, B., Bin, C., Iftikhar Hussain, M., Li, W., Iqbal, T., Yaseen, M., Shafiq, I., Yi, Z., Ahmad, I., Yang, W., y Weiguo, L. (2020). «Agro-Techniques for Lodging Stress Management in Maize-Soybean Intercropping System—A Review». *Plants*, 9(11), 1592.
- Reiss, E. R., y Drinkwater, L. E. (2018). «Cultivar mixtures: A meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield». *Ecological Applications*, 28(1), 62-77.
- Ren, Y. Y., Wang, X. L., Zhang, S. Q., Palta, J. A., y Chen, Y. L. (2017). «Influence of spatial arrangement in maize-soybean intercropping on root growth and water use efficiency». *Plant and Soil*, 415(1), 131-144.
- Reymond, P. (2021). «Receptor kinases in plant responses to herbivory». *Current Opinion in Biotechnology*, 70, 143-150.
- Rivera-Yoshida, N., Hernández-Terán, A., Escalante, A. E., y Benítez, M. (2020). «Laboratory biases hinder Eco-Evo-Devo integration: Hints from the microbial world». *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 334(1), 14-24.
- Sasidharan, R., Keuskamp, D. H., Kooke, R., Voeselek, L. A. C. J., y Pierik, R. (2014). «Interactions between Auxin, Microtubules and XTHs Mediate Green Shade- Induced Petiole Elongation in Arabidopsis». *PLOS ONE*, 9(3), e90587.
- Savolainen, O., Lascoux, M., y Merilä, J. (2013). «Ecological genomics of local adaptation». *Nature Reviews Genetics*, 14(11), 807-820.
- Schneider, H. M. (2022). «Characterization, Costs, Cues and Future Perspectives of Phenotypic Plasticity». *Annals of Botany*, 130(2), 131-148.
- Schneider, H. M., Klein, S. P., Hanlon, M. T., Kaeppler, S., Brown, K. M., y Lynch, J. P. (2020). «Genetic control of root anatomical plasticity in maize». *The Plant Genome*, 13(1), e20003.
- Schneider, H. M., y Lynch, J. P. (2020). «Should Root Plasticity Be a Crop Breeding Target?» *Frontiers in Plant Science*, 11.
- Schwerdtner, U., Lacher, U., y Spohn, M. (2022). «Lupin causes maize to increase organic acid exudation and phosphorus concentration in intercropping». *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 1(3), 191-202.

- Sessa, G., Carabelli, M., Possenti, M., Morelli, G., y Ruberti, I. (2018). «Multiple Pathways in the Control of the Shade Avoidance Response». *Plants*, 7(4), 102.
- Shao, Z.-q., Zheng, C.-c., Postma, J. A., Lu, W.-l., Gao, Q., Gao, Y.-z., y Zhang, J.-j. (2021). «Nitrogen acquisition, fixation and transfer in maize/alfalfa intercrops are increased through root contact and morphological responses to interspecies competition». *Journal of Integrative Agriculture*, 20(8), 2240-2254.
- Shen, L., Wang, X. Y., T. Yang, T., Teng, Y. X., Liu, T. T., Li, L. H., y Zhang, W. (2021). «Effects of Different Planting Patterns on the Growth and Yield of Maize and Soybean in Northwest China». *Journal of Agricultural Science*, 13(4), 1.
- Shi, Q., Zhang, H., Song, X., Jiang, Y., Liang, R., y Li, G. (2018). «Functional Characterization of the Maize Phytochrome-Interacting Factors PIF4 and PIF5». *Frontiers in Plant Science*, 8.
- Skoczek, A., Piesik, D., Wenda-Piesik, A., Buszewski, B., Bocianowski, J., y Wawrzyniak, M. (2017). «Volatile organic compounds released by maize following herbivory or insect extract application and communication between plants». *Journal of Applied Entomology*, 141(8), 630-643.
- Smith, H., y Whitelam, G. C. (1997). «The shade avoidance syndrome: Multiple responses mediated by multiple phytochromes». *Plant, Cell & Environment*, 20(6), 840-844.
- Steinbrenner, A. D., Muñoz-Amatriain, M., Chaparro, A. F., Aguilar-Venegas, J. M., Lo, S., Okuda, S., Glau-ser, G., Dongiovanni, J., Shi, D., Hall, M., Crubaugh, D., Holton, N., Zipfel, C., Abagyan, R., Turlings, T. C. J., Close, T. J., Huffaker, A., y Schmelz, E. A. (2020). «A Receptor-like Protein Mediates Plant Immune Responses to Herbivore-Associated Molecular Patterns». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(49), 31510-31518.
- Stomph, T., Dordas, C., Baranger, A., de Rijk, J., Dong, B., Evers, J., Gu, C., Li, L., Simon, J., Jensen, E. S., Wang, Q., Wang, Y., Wang, Z., Xu, H., Zhang, C., Zhang, L., Zhang, W.-P., Bedoussac, L., y van der Werf, W. (2020). Designing intercrops for high yield, yield stability and efficient use of resources: Are there principles? En *Advances in Agronomy* (pp. 1-50, Vol. 160). Elsevier.
- Stotz, G. C., Salgado-Luarte, C., Escobedo, V. M., Valladares, F., y Gianoli, E. (2021). «Global trends in phenotypic plasticity of plants» (J. Penuelas, Ed.). *Ecology Letters*, 24(10), 2267-2281.
- Sultan, S. E., y Bazzaz, F. A. (1993). «PHENOTYPIC PLASTICITY IN POLYGONUM PERSICARIA. I. DIVERSITY AND UNIFORMITY IN GENOTYPIC NORMS OF REACTION TO LIGHT». *Evolution*, 47(4), 1009-1031.
- Sultan, S. E. (2000). «Phenotypic plasticity for plant development, function and life history». *Trends in Plant Science*, 5(12), 537-542.
- Sultan, S. E. (2007). «Development in context: The timely emergence of eco-devo». *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 575-582.
- Sultan, S. E. (2015). *Organism and Environment: Ecological Development, Niche Construction, and Adaption*. Oxford University Press.
- Sultan, S. E. (2021). Phenotypic Plasticity as an Intrinsic Property of Organisms. En *Phenotypic Plasticity & Evolution* (1.^a ed., pp. 3-24). CRC Press.
- Sultan, S. E., y Stearns, S. C. (2005). CHAPTER 14 - Environmentally Contingent Variation: Phenotypic Plasticity and Norms of Reaction. En B. Hallgrímsson y B. K. Hall (Eds.), *Variation* (pp. 303-332). Academic Press.
- Sun, B., Gao, Y., Wu, X., Ma, H., Zheng, C., Wang, X., Zhang, H., Li, Z., y Yang, H. (2020). «The relative contributions of pH, organic anions, and phosphatase to rhizosphere soil phosphorus mobilization and crop phosphorus uptake in maize/alfalfa polyculture». *Plant and Soil*, 447(1), 117-133.
- Sun, B., Gao, Y., Yang, H., Zhang, W., y Li, Z. (2019). «Performance of alfalfa rather than maize stimulates system phosphorus uptake and overyielding of maize/alfalfa intercropping via changes in soil

- water balance and root morphology and distribution in a light chernozemic soil». *Plant and Soil*, 439(1), 145-161.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. S. (Eds.). (2015). *Plant Physiology and Development* (Sixth edition). Sinauer Associates, Inc., Publishers.
- Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T. C., Kremen, C., van der Heijden, M. G. A., Liebman, M., y Hallin, S. (2020). «Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield». *Science Advances*, 6(45), eaba1715.
- Tamiru, A., Bruce, T. J. A., Midega, C. A. O., Woodcock, C. M., Birkett, M. A., Pickett, J. A., y Khan, Z. R. (2012). «Oviposition Induced Volatile Emissions from African Smallholder Farmers' Maize Varieties». *Journal of Chemical Ecology*, 38(3), 231-234.
- Tamiru, A., Bruce, T. J. A., Woodcock, C. M., Caulfield, J. C., Midega, C. A. O., Ogol, C. K. P. O., Mayon, P., Birkett, M. A., Pickett, J. A., y Khan, Z. R. (2011). «Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore: Maize landrace tritrophic interactions». *Ecology Letters*, 14(11), 1075-1083.
- Tamiru, A., Paliwal, R., Manthi, S. J., Odeny, D. A., Midega, C. A. O., Khan, Z. R., Pickett, J. A., y Bruce, T. J. A. (2020). «Genome wide association analysis of a stemborer egg induced "call-for-help" defence trait in maize». *Scientific Reports*, 10(1), 11205.
- Tao, Y., Ferrer, J.-L., Ljung, K., Pojer, F., Hong, F., Long, J. A., Li, L., Moreno, J. E., Bowman, M. E., Ivans, L. J., Cheng, Y., Lim, J., Zhao, Y., Ballaré, C. L., Sandberg, G., Noel, J. P., y Chory, J. (2008). «Rapid Synthesis of Auxin via a New Tryptophan-Dependent Pathway Is Required for Shade Avoidance in Plants». *Cell*, 133(1), 164-176.
- Thilakarathna, M. S., McElroy, M. S., Chapagain, T., Papadopoulos, Y. A., y Raizada, M. N. (2016). «Below-ground nitrogen transfer from legumes to non-legumes under managed herbaceous cropping systems. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 36(4), 58.
- Tilman, D., Isbell, F., y Cowles, J. M. (2014). «Biodiversity and Ecosystem Functioning». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 471-493.
- Tittonell, P. (2014). «Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature». *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8, 53-61.
- Tolosa, T. A., Tamiru, A., Midega, C. A. O., Van Den Berg, J., Birkett, M. A., Woodcock, C. M., Bruce, T. J. A., Kelemu, S., Pickett, J. A., y Khan, Z. R. (2019). «Molasses Grass Induces Direct and Indirect Defense Responses in Neighbouring Maize Plants». *Journal of Chemical Ecology*, 45(11-12), 982-992.
- Ton, J., D'Alessandro, M., Jourdie, V., Jakab, G., Karlen, D., Held, M., Mauch-Mani, B., y Turlings, T. C. (2006). «Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize: Protective mechanisms of VOC-induced priming». *The Plant Journal*, 49(1), 16-26.
- Truitt, C. L., Wei, H.-X., y Pareé, P. W. (2004). «A Plasma Membrane Protein from Zea Mays Binds with the Herbivore Elicitor Volicitin». *The Plant Cell*, 16(2), 523-532.
- Tsubo, M., y Walker, S. (2004). «Shade Effects on Phaseolus vulgaris L. Intercropped with Zea mays L. under Well-Watered Conditions». *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190(3), 168-176.
- Turcotte, M. M., y Levine, J. M. (2016). «Phenotypic Plasticity and Species Coexistence». *Trends in Ecology & Evolution*, 31(10), 803-813.
- Valladares, F., y Niinemets, Ü. (2008). «Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257.
- Van Buskirk, J., y Steiner, U. K. (2009). «The fitness costs of developmental canalization and plasticity». *Journal of Evolutionary Biology*, 22(4), 852-860.
- Van Kleunen, M., y Fischer, M. (2005). «Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants». *New Phytologist*, 166(1), 49-60.

- Vandermeer, J. (1981). «The Interference Production Principle: An Ecological Theory for Agriculture». *BioScience*, 31(5), 361-364.
- Vandermeer, J. (1992). *The ecology of intercropping* (1. paperback ed). Cambridge Univ. Press.
- Vandermeer, J. (2011). *The Ecology of Agroecosystems*. Jones and Bartlett Publishers.
- Vélez Vargas, L. D., Moya Muñoz, A., y Clavijo Porras, L. J. (2011). «Study Interactions of Competition between Climbing Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and Corn (*Zea mays* L.) Plants Sowed Associate». *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(2), 6065-6079.
- Vinton, A. C., Gascoigne, S. J. L., Sepil, I., y Salguero-Gómez, R. (2022). «Plasticity's role in adaptive evolution depends on environmental change components». *Trends in Ecology & Evolution*, 37(12), 1067-1078.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). «Let the concept of trait be functional!» *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Vora, S. M., Joshi, P., Belwalkar, M., y Archana, G. (2021). «Root exudates influence chemotaxis and colonization of diverse plant growth promoting rhizobacteria in the pigeon pea – maize intercropping system». *Rhizosphere*, 18, 100331.
- Vos, J., Evers, J. B., Buck-Sorlin, G. H., Andrieu, B., Chelle, M., y de Visser, P. H. B. (2010). «Functional-Structural Plant Modelling: A New Versatile Tool in Crop Science». *Journal of Experimental Botany*, 61(8), 2101-2115.
- Waddington, C. H. (1942). «CANALIZATION OF DEVELOPMENT AND THE INHERITANCE OF ACQUIRED CHARACTERS». *Nature*, 150(3811), 563-565.
- Wang, G., Bei, S., Li, J., Bao, X., Zhang, J., Schultz, P. A., Li, H., Li, L., Zhang, F., Bever, J. D., y Zhang, J. (2021a). «Soil microbial legacy drives crop diversity advantage: Linking ecological plant-soil feedback with agricultural intercropping». *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 496-506.
- Wang, G., Sheng, L., Zhao, D., Sheng, J., Wang, X., y Liao, H. (2016a). «Allocation of Nitrogen and Carbon Is Regulated by Nodulation and Mycorrhizal Networks in Soybean/Maize Intercropping System». *Frontiers in Plant Science*, 7.
- Wang, H., Wu, G., Zhao, B., Wang, B., Lang, Z., Zhang, C., y Wang, H. (2016b). «Regulatory modules controlling early shade avoidance response in maize seedlings». *BMC Genomics*, 17(1), 269.
- Wang, L., Hou, B., Zhang, D., Lyu, Y., Zhang, K., Li, H., Rengel, Z., y Shen, J. (2020a). «The niche complementarity driven by rhizosphere interactions enhances phosphorus-use efficiency in maize/alfalfa mixture». *Food and Energy Security*, 9(4), e252.
- Wang, N.-Q., Kong, C.-H., Wang, P., y Meiners, S. J. (2021b). «Root exudate signals in plant-plant interactions». *Plant, Cell & Environment*, 44(4), 1044-1058.
- Wang, R., Xing, X., y Crawford, N. (2007). «Nitrite Acts as a Transcriptome Signal at Micromolar Concentrations in Arabidopsis Roots». *Plant Physiology*, 145(4), 1735-1745.
- Wang, X.-X., Li, H., Chu, Q., Feng, G., Kuyper, T. W., y Rengel, Z. (2020b). «Mycorrhizal impacts on root trait plasticity of six maize varieties along a phosphorus supply gradient». *Plant and Soil*, 448(1), 71-86.
- Wang, Y., Mi, G., Chen, F., Zhang, J., y Zhang, F. (2005). «Response of Root Morphology to Nitrate Supply and Its Contribution to Nitrogen Accumulation in Maize». *Journal of Plant Nutrition*, 27(12), 2189-2202.
- Wang, Y., Qin, Y., Chai, Q., Feng, F., Zhao, C., y Yu, A. (2018). «Interspecies Interactions in Relation to Root Distribution Across the Rooting Profile in Wheat-Maize Intercropping Under Different Plant Densities». *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Wang, Z., Zhao, X., Wu, P., y Chen, X. (2015). «Effects of water limitation on yield advantage and water use in wheat (*Triticum aestivum* L.)/maize (*Zea mays* L.) strip intercropping». *European Journal of Agronomy*, 71, 149-159.
- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., y Sharma, H. C. (2012). «Mechanisms of plant defense against insect herbivores». *Plant Signaling & Behavior*, 7(10), 1306-1320.

- Weigelt, A., y Jolliffe, P. (2003). «Indices of plant competition». *Journal of Ecology*.
- Westneat, David. F., Potts, L. J., Sasser, K. L., y Shaffer, J. D. (2019). «Causes and Consequences of Phenotypic Plasticity in Complex Environments». *Trends in Ecology & Evolution*, 34(6), 555-568.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D., y David, C. (2009). «Agroecology as a science, a movement and a practice. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 29(4), 503-515.
- Wezel, A., Herren, B. G., Kerr, R. B., Barrios, E., Gonçalves, A. L. R., y Sinclair, F. (2020). «Agroecological principles and elements and their implications for transitioning to sustainable food systems. A review». *Agronomy for Sustainable Development*, 40(6), 40.
- Whipple, C. J., Kebrom, T. H., Weber, A. L., Yang, F., Hall, D., Meeley, R., Schmidt, R., Doebley, J., Brutnell, T. P., y Jackson, D. P. (2011). «Grassy Tillers Promotes Apical Dominance in Maize and Responds to Shade Signals in the Grasses». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(33), E506-E512.
- Whitman, D., y Agrawal, A. (2009). What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? En D. Whitman y T. Ananthakrishnan (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects*. Science Publishers.
- Williams, A. C., y McCarthy, B. C. (2001). «A new index of interspecific competition for replacement and additive designs». *Ecological Research*, 16(1), 29-40.
- Wu, G., Zhao, Y., Shen, R., Wang, B., Xie, Y., Ma, X., Zheng, Z., y Wang, H. (2019). «Characterization of Maize Phytochrome-Interacting Factors in Light Signaling and Photomorphogenesis1». *Plant Physiology*, 181(2), 789-803.
- Wu, Y., Gong, W., Yang, F., Wang, X., Yong, T., Liu, J., Pu, T., Yan, Y., y Yang, W. (2022). «Dynamic of recovery growth of intercropped soybean after maize harvest in maize–soybean relay strip intercropping system». *Food and Energy Security*, 11(1).
- Wu, Y.-s., Yang, F., Gong, W.-z., Ahmed, S., Fan, Y.-f., Wu, X.-l., Yong, T.-w., Liu, W.-g., Shu, K., Liu, J., Du, J.-b., y Yang, W.-y. (2017). «Shade adaptive response and yield analysis of different soybean genotypes in relay intercropping systems». *Journal of Integrative Agriculture*, 16(6), 1331-1340.
- Xia, H.-Y., Zhao, J.-H., Sun, J.-H., Bao, X.-G., Christie, P., Zhang, F.-S., y Li, L. (2013). «Dynamics of root length and distribution and shoot biomass of maize as affected by intercropping with different companion crops and phosphorus application rates». *Field Crops Research*, 150, 52-62.
- Xu, Z., Li, C., Zhang, C., Yu, Y., van der Werf, W., y Zhang, F. (2020). «Intercropping maize and soybean increases efficiency of land and fertilizer nitrogen use; A meta-analysis». *Field Crops Research*, 246, 107661.
- Yang, F., Huang, S., Gao, R., Liu, W., Yong, T., Wang, X., Wu, X., y Yang, W. (2014a). «Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red:far-red ratio». *Field Crops Research*, 155, 245-253.
- Yang, H., Xu, H.-S., Zhang, W.-P., Li, Z.-X., Fan, H.-X., Lambers, H., y Li, L. (2022). «Overyielding is accounted for partly by plasticity and dissimilarity of crop root traits in maize/legume intercropping systems». *Functional Ecology*, 36(9), 2163-2175.
- Yang, M., Zhang, Y., Qi, L., Mei, X., Liao, J., Ding, X., Deng, W., Fan, L., He, X., Vivanco, J. M., Li, C., Zhu, Y., y Zhu, S. (2014b). «Plant-Plant-Microbe Mechanisms Involved in Soil-Borne Disease Suppression on a Maize and Pepper Intercropping System». *PLOS ONE*, 9(12), e115052.
- Yano, K., y Kume, T. (2005). «Root Morphological Plasticity for Heterogeneous Phosphorus Supply in *Zea Mays L.*». *Plant Production Science*, 8(4), 427-432.
- Yin, W., Chai, Q., Zhao, C., Yu, A., Fan, Z., Hu, F., Fan, H., Guo, Y., y Coulter, J. A. (2020). «Water utilization in intercropping: A review». *Agricultural Water Management*, 241, 106335.
- Yu, P., Gutjahr, C., Li, C., y Hochholdinger, F. (2016). «Genetic Control of Lateral Root Formation in Cereals». *Trends in Plant Science*, 21(11), 951-961.

- Yu, P., Hochholdinger, F., y Li, C. (2019). «Plasticity of Lateral Root Branching in Maize». *Frontiers in Plant Science*, 10.
- Yu, P., Li, X., Yuan, L., y Li, C. (2014a). «A novel morphological response of maize (*Zea mays*) adult roots to heterogeneous nitrate supply revealed by a split-root experiment». *Physiologia Plantarum*, 150(1), 133-144.
- Yu, P., White, P. J., Hochholdinger, F., y Li, C. (2014b). «Phenotypic plasticity of the maize root system in response to heterogeneous nitrogen availability». *Planta*, 240(4), 667-678.
- Yu, R.-P., Lambers, H., Callaway, R. M., Wright, A. J., y Li, L. (2021). «Belowground facilitation and trait matching: Two or three to tango?». *Trends in Plant Science*, 26(12), 1227-1235.
- Yu, R.-P., Li, X.-X., Xiao, Z.-H., Lambers, H., y Li, L. (2020). «Phosphorus facilitation and covariation of root traits in steppe species». *New Phytologist*, 226(5), 1285-1298.
- Yu, R.-P., Yang, H., Xing, Y., Zhang, W.-P., Lambers, H., y Li, L. (2022). «Belowground processes and sustainability in agroecosystems with intercropping». *Plant and Soil*, 476(1), 263-288.
- Zhan, A., y Lynch, J. P. (2015). «Reduced Frequency of Lateral Root Branching Improves N Capture from Low-N Soils in Maize». *Journal of Experimental Botany*, 66(7), 2055-2065.
- Zhang, C., Dong, Y., Tang, L., Zheng, Y., Makowski, D., Yu, Y., Zhang, F., y van der Werf, W. (2019). «Intercropping cereals with faba bean reduces plant disease incidence regardless of fertilizer input; a meta-analysis». *European Journal of Plant Pathology*, 154(4), 931-942.
- Zhang, C., Postma, J. A., York, L. M., y Lynch, J. P. (2014). «Root Foraging Elicits Niche Complementarity-Dependent Yield Advantage in the Ancient 'Three Sisters' (Maize/Bean/Squash) Polyculture». *Annals of Botany*, 114(8), 1719-1733.
- Zhang, D., Lyu, Y., Li, H., Tang, X., Hu, R., Rengel, Z., Zhang, F., Whalley, W. R., Davies, W. J., Cahill Jr., J. F., y Shen, J. (2020a). «Neighbouring plants modify maize root foraging for phosphorus: Coupling nutrients and neighbours for improved nutrient-use efficiency». *New Phytologist*, 226(1), 244-253.
- Zhang, D., Zhang, C., Tang, X., Li, H., Zhang, F., Rengel, Z., Whalley, W. R., Davies, W. J., y Shen, J. (2016). «Increased soil phosphorus availability induced by faba bean root exudation stimulates root growth and phosphorus uptake in neighbouring maize». *New Phytologist*, 209(2), 823-831.
- Zhang, F., y Li, L. (2003). «Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency». *Plant and Soil*, 248(1/2), 305-312.
- Zhang, G., Zhang, C., Yang, Z., y Dong, S. (2013). «Root Distribution and N Acquisition in an Alfalfa and Corn Intercropping System». *Journal of Agricultural Science*, 5(9), p128.
- Zhang, R., Mu, Y., Li, X., Li, S., Sang, P., Wang, X., Wu, H., y Xu, N. (2020b). «Response of the arbuscular mycorrhizal fungi diversity and community in maize and soybean rhizosphere soil and roots to intercropping systems with different nitrogen application rates». *Science of The Total Environment*, 740, 139810.
- Zhang, W., Li, S., Shen, Y., y Yue, S. (2021a). «Film mulching affects root growth and function in dryland maize-soybean intercropping». *Field Crops Research*, 271, 108240.
- Zhang, W.-P., Gao, S.-N., Li, Z.-X., Xu, H.-S., Yang, H., Yang, X., Fan, H.-X., Su, Y., Fornara, D., y Li, L. (2021b). «Shifts from complementarity to selection effects maintain high productivity in maize/legume intercropping systems». *Journal of Applied Ecology*, 58(11), 2603-2613.
- Zhang, W.-P., Li, Z.-X., Gao, S.-N., Yang, H., Xu, H.-S., Yang, X., Fan, H.-X., Su, Y., Surigaogoe, Weiner, J., Fornara, D., y Li, L. (2023). «Resistance vs. surrender: Different responses of functional traits of soybean and peanut to intercropping with maize». *Field Crops Research*, 291, 108779.
- Zhang, W.-P., Liu, G.-C., Sun, J.-H., Fornara, D., Zhang, L.-Z., Zhang, F.-F., y Li, L. (2017). «Temporal dynamics of nutrient uptake by neighbouring plant species: Evidence from intercropping». *Functional Ecology*, 31(2), 469-479.

- Zhang, W.-P., Liu, G.-C., Sun, J.-H., Zhang, L.-Z., Weiner, J., y Li, L. (2015). «Growth trajectories and interspecific competitive dynamics in wheat/maize and barley/maize intercropping». *Plant and Soil*, 397(1), 227-238.
- Zhang, Y., Chen, F., Li, L., Chen, Y., Liu, B., Zhou, Y., Yuan, L., Zhang, F., y Mi, G. (2012). «The role of maize root size in phosphorus uptake and productivity of maize/faba bean and maize/wheat intercropping systems». *Science China Life Sciences*, 55(11), 993-1001.
- Zhang, Y., Sun, Z., Su, Z., Du, G., Bai, W., Wang, Q., Wang, R., Nie, J., Sun, T., Feng, C., Zhang, Z., Yang, N., Zhang, X., Evers, J. B., van der Werf, W., y Zhang, L. (2022). «Root plasticity and interspecific complementarity improve yields and water use efficiency of maize/soybean intercropping in a water-limited condition». *Field Crops Research*, 282, 108523.
- Zhao, Y.-p., Zhao, B.-b., Wu, G.-x., Ma, X.-j., Wang, B.-b., Kong, D.-x., Wei, H.-b., y Wang, H.-y. (2022). «Creation of two hyperactive variants of phytochrome B1 for attenuating shade avoidance syndrome in maize». *Journal of Integrative Agriculture*, 21(5), 1253-1265.
- Zheng, B.-c., Zhou, Y., Chen, P., Zhang, X.-n., Du, Q., Yang, H., Wang, X.-c., Yang, F., Xiao, T., Li, L., Yang, W.-y., y Yong, T.-w. (2022). «Maize–legume intercropping promote N uptake through changing the root spatial distribution, legume nodulation capacity, and soil N availability». *Journal of Integrative Agriculture*, 21(6), 1755-1771.
- Zheng, C., Bochmann, H., Liu, Z., Kant, J., Schrey, S. D., Wojciechowski, T., y Postma, J. A. (2023). «Plant root plasticity during drought and recovery: What do we know and where to go?» *Frontiers in Plant Science*, 14, 1084355.
- Zhu, J., van der Werf, W., Vos, J., Anten, N., van der Putten, P., y Evers, J. (2016). «High productivity of wheat intercropped with maize is associated with plant architectural responses: Plasticity causes overyielding in wheat intercropped with maize». *Annals of Applied Biology*, 168(3), 357-372.
- Zhu, J., Vos, J., van der Werf, W., van der Putten, P. E. L., y Evers, J. B. (2014). «Early Competition Shapes Maize Whole-Plant Development in Mixed Stands». *Journal of Experimental Botany*, 65(2), 641-653.
- Zhu, J., Werf, W., Anten, N. P. R., Vos, J., y Evers, J. B. (2015). «The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures». *New Phytologist*, 207(4), 1213-1222.
- Zhu, S.-G., Tao, H.-Y., Li, W.-B., Zhou, R., Gui, Y.-W., Zhu, L., Zhang, X.-L., Wang, W., Wang, B.-Z., Mei, F.-J., Zhu, H., y Xiong, Y.-C. (2023). «Phosphorus availability mediates plant–plant interaction and field productivity in maize-grass pea intercropping system: Field experiment and its global validation». *Agricultural Systems*, 205, 103584.

Anexo

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|---|---------|------------------|--------------------|---|---|--|---|-------------------|
| 0 <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (1) × N application (5) + sole crops (2) × N application (1) | spatial root distribution RLD NURI | <i>Triticum aestivum</i> : increased lateral root distribution and RLD in intermediate N supply treatments and decreased in deficient or excessive N treatments; increased NURI in intercrop. <i>Zea mays</i> : decreased NURI in intercrop. | <i>Triticum aestivum</i> : greater biomass and N content in intercrop than in sole crop; increase biomass and N content with greater N application. <i>Zea mays</i> : less biomass and N content in intercrop than in sole crop; increase N content with greater N application. | Liu et al. 2015 |
| 1 <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. <i>Zea mays</i> L. – <i>Arachis hypogaea</i> L. | China | field experiment | strip | (intercrop (2) + sole crop (3)) × N application (4) | total root surface SRL MRD RLD RMD spatial root distribution | <i>Zea mays</i> : increased RLD and RMD with greater N application; increased RLD, RMD, total root surface and vertical and horizontal root distribution in intercrop. <i>Arachis hypogaea</i> : greater MRD in intercrop. <i>Glycine max</i> : no significant changes | System: greater grain yield and biomass in intercrops than in sole crops; greater grain yield and biomass with greater N application. | Yang et al. 2022 |
| 2 <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (1) × N application (6) + sole crop (2) × N application (1) | RLD spatial root distribution NURI | <i>Zea mays</i> : increased spatial root distribution after wheat harvest with reduced lateral spread as N application increased; increased RLD in intercrop in treatments with intermediate N application; increased NURI in intercrop and increased further with greater N application. | System: greater land use efficiency (LER>1.0) in intercrop and with greater N application. <i>Triticum aestivum</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop; greater grain yield with increased N application. <i>Zea mays</i> : no differences in grain yield and nutrient content between intercrop and sole crop; greater grain yield and nutrient content with increased N application. | Liu et al. 2020c |
| 3 <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. | China | field experiment | strip | (intercrop (1) + sole crop (2)) × N application (2) | RLD root/shoot ratio; spatial root distribution | <i>Zea mays</i> : no differences in RLD nor root/shoot ratio; increased lateral root distribution in intercrop. <i>Glycine max</i> : increased RLD and root/shoot ratio in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0); greater water use efficiency. <i>Zea mays</i> : increased grain yield in intercrop. <i>Glycine max</i> : decreased grain yield in intercrop. | Zhang et al. 2022 |
| 4 <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. <i>Zea mays</i> L. – <i>Arachis hypogaea</i> L. | China | field experiment | strip | (intercrop (2) + sole crop (3)) × N application (2) × P application (2) | plant height stem diameter plant height/stem diameter LA SLA leaf N/SLA RLD RMD SRL MRD ear height pod height branch number | <i>Zea mays</i> : increased LA, RLD in intercrop; greater LA in intercrop with peanut than with soybean; decrease MRD in intercrop; greater LA and leaf N/SLA with increase N application. <i>Glycine max</i> : increased plant height and SLA in intercrop; decreased leaf N/SLA in intercrop. <i>Arachis hypogaea</i> : decrease branch number, LA, leaf N/SLA, RMD in intercrop; increase SRL in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0) and total plant biomass; decrease LER with greater N application. <i>Zea mays</i> : greater biomass in intercrop than sole crop; greater biomass in intercrop with peanut than with soybean; greater biomass with increased N application. <i>Glycine max</i> : decrease biomass in intercrop. <i>Arachis hypogaea</i> : decrease biomass in intercrop. | Zhang et al. 2023 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|---|---|---------|---|--------------------|--|--|---|---|-------------------------|
| 5 | <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. | China | modeling, field experiment | strip | intercrop (1) + sole crop (1) | phyllochron petiol declination angle plant height leaf length leaf width petiol length internode length internode diameter branch number | <i>Zea mays</i> : increased leaf width in intercrop; increased internode diameter at low pythomer ranks. <i>Glycine max</i> : increased phyllochron and internode length in intercrop; decreased leaf length, internode diameter and petiol declination angle in intercrop; increased petiole length in high rank pythomers in intercrop. | System: no significant changes in light capture between intercrop and expected form sole crops. <i>Zea mays</i> : greater light capture in intercrop. <i>Glycine max</i> : lower light capture in intercrop. | Li et al. 2021 |
| 6 | <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. | China | field experiment | strip | intercrop (1) × spatial arrangement (2) + sole crop (2) | phyllochron plant height internode length LA stem diameter SLA | <i>Zea mays</i> : increased LA in intercrop; greater increase in LA in border row of intercrop than in inner row. <i>Glycine max</i> : decreased LA in intercrop; increase internode length, plant height and SLA in intercrop; lower plant height in wide strips than in narrow strips. | System: slightly greater land use efficiency (LER >1.0). <i>Zea mays</i> : increased biomass and grain yield in intercrop. <i>Glycine max</i> : decrease biomass and grain yield in intercrop. | Li et al. 2020c |
| 7 | <i>Zea mays</i> L. – <i>Glycine max</i> (L.) Merr. <i>Zea mays</i> L. – <i>Lupinus angustifolius</i> L. <i>Zea mays</i> L. – <i>Sinapis alba</i> L. | Germany | greenhouse experiment | rhizobox | intercrop (3) + sole crop (4) | root exudates | <i>Zea mays</i> : increased root exudation in intercrop with lupin; changed exudate profile composition in intercrop. | <i>Zea mays</i> : no significant difference in biomass; greater P biomass in intercrop with lupin than in sole crop. | Schwerdtner et al. 2022 |
| 8 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | greenhouse experiment | pot | (intercrop (1) + sole crop (2) + single plant (1)) × P application (2) | root exudates root dry mass total root length root diameter total root surface root/shoot ratio proportion of fine roots SRL | <i>Zea mays</i> : decrease root/shoot ratio in intercrop; decrease total root length and SRL in intercrop with high P application. <i>Medicago sativa</i> : increased SRL and proportion of thin roots with P deficiency; increase root exudation in intercrop; decrease root exudation with increased P supply | <i>Zea mays</i> : greater biomass in intercrop than in sole crop or single plant in treatments with low P supply; greater P content in intercrop than in sole crop or single plant. <i>Medicago sativa</i> : greater biomass and P content in intercrop than in sole crop or single plant in treatments with high P supply, but no differences in low supply | Wang et al. 2020a |
| 9 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. <i>Hordeum vulgare</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment; greenhouse experiment | strip; pot | intercrop (1) × root barriers (2) × N application (2) intercrop (3) × root barriers (2) single plant (1) × root exudates (4) × N application | nodules dry mass Ndfa number of nodules number of deformed root hairs gene expresión patterns | <i>Vicia faba</i> : increase dry weight of nodules and Ndfa in intercrop with maize with root interactions; less increase in dry weight of nodules and Ndfa with greater N fertilization in intercrop with maize; greater increase in nodule dry mass and nodule numbers when intercropped with maize than with wheat or barley; maize exudates stimulated root hair deformation and up regulate genes involved in nodulation and N fixation. | <i>Vicia faba</i> : greater biomass and grain yield in intercrop with root interactions; greater increase in biomass and grain yield in intercrop with root interactions with no N fertilization than with fertilization. | Li et al. 2016 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|----|---|-------------|------------------|--------------------|---|--|--|---|--------------------|
| 10 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment | strip | (intercrop (1) + sole crops (2)) × N application (5) | nodules dry mass number of nodules %Ndfa Ndfa | <i>Vicia faba</i> : decrease nodule dry mass, Ndfa and %Ndfa with increase in N application; increase of nodule dry mass and Ndfa in intercrop; less reduction of nodule dry mass and Ndfa in intercrop with increase in N application in intercrop than in solecrop (some treatments with greater N application had greater nodule dry mass and Ndfa than the sole crops with less N application. | System: greater land use efficiency (LER>1.0) in intercrop. <i>Zea mays</i> : greater grain yield, biomass and N content in intercrop than in sole crop in sufficient N application treatments; greater grain yield, biomass and N content with increase of N application. <i>Vicia faba</i> : greater grain yield, biomass and N content in intercrop than in sole crop; no significant increase in grain yield, biomass and N content with N application. | Li et al. 2009 |
| 11 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (2) × N application (2) | %Ndfa Ndfa | <i>Vicia faba</i> : decreased %Ndfa and Ndfa with greater N application; less decrease in %Ndfa when intercropped with maize than with wheat; increased Ndfa when intercropped with maize but decrease when intercropped with wheat | System: greater land use efficiency (LER >1.0) in maize/faba bean intercropping but less in wheat/faba bean intercropping. <i>Vicia faba</i> : greater biomass, grain yield and N acquisition than sole crop when intercropped with maize, but less when intercropped with wheat. <i>Zea mays</i> : no significant changes in biomass and grain yield. <i>Triticum aestivum</i> : no significant changes in biomass and grain yield. | Fan et al. 2006 |
| 12 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. - <i>Cucurbita pepo</i> L. <i>Zea mays</i> L. - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. | USA | field experiment | mixed | (polyculture (2) + sole crop (3)) × (N application (2) × P application (2)) | root volume density number of lateral roots lateral root length root diameter RLD | <i>Zea mays</i> : increased density of lateral root branching in intercrop. <i>Phaseolus vulgaris</i> : increased density of lateral root branching in intercrop. <i>Cucurbita pepo</i> : increased number of lateral root branching in intercrop; increased root volume density in intercrop treatments with low P application. | System: greater land use efficiency (LER >1.0) in both polycultures; greater grain yield and biomass in polycultures; greater N and P uptake in polycultures. <i>Zea mays</i> : greater biomass in polycultures. <i>Phaseolus vulgaris</i> : decrease in biomass in polycultures. <i>Cucurbita pepo</i> : greater biomass in polycultures. | Zhang et al. 2014 |
| 13 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | USA | field experiment | strip | intercrop (1) + (sole crop (2)) × row spacing (2)) | chlorophyll content chlorophyll a/b ratio carotenoid content SLA C:N ratio internode length petiole length plant height LA A _{max} light compensation point R _{leaf} quantum yield | <i>Zea mays</i> : increased SLA in intercrop; decreased chlorophyll content, carotenoid content and LA in intercrop. <i>Glycine max</i> : increased SLA, internode length and plant height in intercrop; decreased chlorophyll a/b ratio, carotenoid content, C:N ratio, A _{max} , light compensation point and dark respiration in intercrop. | System: decrease land use efficiency (LER <1.0) in intercrop. <i>Zea mays</i> : decreased grain yield in intercrop. <i>Glycine max</i> : decreased grain yield in intercrop. | Pelech et al. 2023 |
| 14 | <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Zea mays</i> L. | Netherlands | field experiment | strip, relay | intercrop (1) + sole crop (1) | chlorophyll content leaf azimuth angle LA number of tillers number of leaves phyllchron | <i>Triticum aestivum</i> : increased number of tillers in intercrop (greater increase in border-rows than inner-rows due to greater survival rate); increased LA and chlorophyll content in border-row intercrop plants; modification of leaf azimuth angle. | System: greater land use efficiency (LER >1.0). <i>Triticum aestivum</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop. <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop. | Zhu et al. 2016 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|---|-------------|------------------|--------------------|---|---|---|--|------------------|
| 15 <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | Netherlands | modeling | strip, relay | intercrop (1) + sole crop (1) | number of tillers LA leaf azimuth angle leaf declination angle | <i>Triticum aestivum</i> : simulated increased number of tillers and LA, and changes in leaf azimuth and declination angles. <i>Zea mays</i> : simulated retarded growth. | System: greater light capture in intercrop with plastic phenotypes. <i>Triticum aestivum</i> : greater light capture in intercrop with plastic phenotype. <i>Zea mays</i> : decrease of light capture in intercrop with plastic phenotype. | Zhu et al. 2015 |
| 16 <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | Netherlands | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) × spatial arrangement (2)) + sole crop (1) | leaf appearance rate leaf elongation rate leaf elongation duration collar appearance rate sheath length blade length phyllonchro number of leaves | <i>Zea mays</i> : decrease leaf number, leaf and collar appearance rates (increased phyllonchro) in intercrop; changes in blade and sheath lengths; increased blade elongation duration in intercrop; greater magnitude of changes in narrow intercrop than wide intercrop. | ND | Zhu et al. 2014 |
| 17 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip, row | (intercrop (1) × spatial arrangement (2)) + sole crop (1) | internode length stem diameter plant height branch number LA SLA leaf elongation duration | <i>Glycine max</i> : increased internode length, plant height, SLA and leaf elongation duration in intercrop; reduced branching, LA and stem diameter in intercrop; greater changes in SLA, stem diameter in row intercropping than in strip intercropping. | <i>Glycine max</i> : decreased biomass and grain yield; greater decreases in row intercrop than in strip intercrop. | Liu et al. 2017 |
| 18 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) × sole crop (1)) × cultivar varieties (2) | LA stem length stem diameter branch number number of leaves A_{max} leaf thickness cell number per leaflet cell length palisade tissue thickness | <i>Glycine max</i> : increase stem length in intercrop; decrease LA, leaf thickness, cell number per leaflet and A_{max} in intercrop; greater shade responses in non shade tolerant cultivar; decrease number of leaves in non shade tolerant cultivar in intercrop. | <i>Glycine max</i> : decreased biomass and grain yield in intercrop (for both varieties); greater recovery effect after maize harvest of shade tolerant cultivar. | Wu et al. 2022 |
| 19 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip | intercrop (1) × sole crop (2) | RLD root volume density plant height | <i>Zea mays</i> : increased plant height, RLD and RVD in intercrop. <i>Glycine max</i> : increased plant height in intercrop; decrease RLD and RVD in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0). <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop. <i>Glycine max</i> : less grain yield in intercrop than in sole crop. | Shen et al. 2021 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|--|--------------|-----------------------|--------------------|---|--|---|--|--------------------------|
| 20 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) × sole crop (2)) × cultivar varieties (2) | LA SLA stem length internode length internode diameter hypocotyl length hypocotyl diameter A_{max} R_{leaf} light compensation point light saturation point stomatal conductance quantum yield intercellular CO_2 concentration chlorophyll content chlorophyll a/b ratio | <i>Glycine max</i> : increased stem length, SLA and chlorophyll content in intercrop; decrease stem diameter, LA, A_{max} , light saturation point, light compensation point, R_{leaf} , g_s and chlorophyll a/b rate in intercrop. | <i>Glycine max</i> : less biomass in intercrop than in sole crop. | Gong et al. 2015 |
| 21 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip, row, relay | (intercrop (1) × spatial arrangement (2)) + sole crop (1) | stem diameter plant height chlorophyll content chlorophyll a/b ratio intracellular CO_2 concentration A_{max} transpiration rate spony tissue palisade tissue leaf thickness | <i>Glycine max</i> : decrease stem diameter, chlorophyll content, chlorophyll a/b ratio, intracellular CO_2 concentration, A_{max} , transpiration rate, spony tissue, palisade tissue, leaf thickness in intercrop; increased plant height. | <i>Glycine max</i> : less biomass and grain yield in intercrop than in sole crop. | Fan et al. 2018 |
| 22 <i>Zea mays</i> L. - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. | South Africa | field experiment | row | (intercrop (1) + sole crop (1)) × row orientation (2) | leaf dry mass to total dry mass ratio stem dry mass to total dry mass ratio pod dry mass to total dry mass ratio | <i>Zea mays</i> : no changes in matter partitioning between intercrop and sole crop. <i>Phaseolus vulgaris</i> : increased leaf and stem dry mass to total dry mass ratio in intercrop; decreased pod dry mass to total dry mass ratio in intercrop. | System: greater yield and land use efficiency (LER >1.0) in intercrop. <i>Phaseolus vulgaris</i> : less biomass and grain yield in intercrop; increased radiation use efficiency <i>Zea mays</i> : no differences in yield or radiation use efficiency | Tsubo y Walker 2004 |
| 23 <i>Zea mays</i> L. - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. | Colombia | greenhouse experiment | pot | (heterospecific neighbour (1) × competition regimes (3)) + single plant (1) | root dry mass stem dry mass leaf dry mass root length stem length stem diameter LA | <i>Phaseolus vulgaris</i> : decrease stem, leaf and root dry mass, stem length and LA in intercrop. | <i>Phaseolus vulgaris</i> : less biomass in intercrop than in sole crop. | Vélez Vargas et al. 2011 |
| 24 <i>Zea mays</i> L. - <i>Solanum tuberosum</i> L. | Belgium | greenhouse experiment | row | (intercrop (1) × competition regimes (2)) + sole crop (2) | plant height LA root dry mass leaf dry mass stem dry mass | <i>Zea mays</i> : decreased LA, plant height, shoot and root dry mass in full competition intercrop. <i>Solanum tuberosum</i> : decrease LA in full competition intercrop. | <i>Zea mays</i> : less yield and biomass in intercrop than in sole crop. <i>Solanum tuberosum</i> : less tuber yield in full competition intercrop than sole crop; greater tuber yield in shoot competition intercrop than in sole crop. | Mushagalusa et al. 2008 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|----|--|---------|-----------------------|--------------------|---|---|--|---|--------------------|
| 25 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | greenhouse experiment | rizo-box | (heterospecific neighbour (1) + conspecific neighbour (1) + single plant (1)) × P distribution (2) | horizontal root distribution root length fine root length root dry mass | <i>Zea mays</i> : decreased root dry mass when grown with heterospecific; greater root dry mass with heterogenous P distribution; less root dry mass allocated in region of neighbour than in no neighbour region when grown with conspecific; increased root overlap with heterospecific neighbour; greater proliferation of fine roots in P rich patches when grown with conspecific neighbour than with heterospecific neighbour. | <i>Zea mays</i> : greater biomass and P in intercrop than in sole crop; greater biomass and P with heterogeneous P distribution. | Zhang et al. 2020a |
| 26 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | greenhouse experiment | rizo-box | (heterospecific neighbour (1) + conspecific neighbour (1) + single plant (1)) × (P distribution (2) + P supply (5)) | total root length RLD exudates | <i>Zea mays</i> : increased total root length in intercrop with increased P supply; no changes in exudate production between P supply treatments; increased RLD in rich P patches. <i>Vicia faba</i> : modified exudate production at different P supply levels. | <i>Zea mays</i> : greater biomass and P content in intercrop than in sole crop; greater biomass and P content in intercrop with heterogenous P distribution. | Zhang et al. 2016 |
| 27 | <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Zea mays</i> L. <i>Zea mays</i> L - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (2) + sole crop (3) | spatial root distribution RLD | <i>Triticum aestivum</i> : increased horizontal root distribution and RLD in intercrop. <i>Zea mays</i> : decreased horizontal root distribution in intercrop with wheat; increased RLD in intercrop with wheat; RLD and root distribution not affected significantly when grown with faba bean. <i>Vicia faba</i> : increased proportion of roots at upper soil layers in intercrop; decrease RLD. | <i>Triticum aestivum</i> : greater biomass, grain yield and N content in intercrop than in sole crop. <i>Zea mays</i> : no differences in biomass, grain yield and N/P content in intercrop with wheat; increased grain yield in intercrop with faba bean. <i>Vicia faba</i> : greater biomass and P content in intercrop than in sole crop | Li et al. 2006 |
| 28 | <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Zea mays</i> L. | China | field experiment | strip, relay | ((intercrop (1) × belowground competition regimes (3)) + sole crop (1)) × density (2) + sole crop (1) | RLD RMD vertical root distribution root surface area density | <i>Triticum aestivum</i> : decreased RLD, RMD and root surface area in intercrop; less decrease in RLD, RMD and root surface area in intercrop with full interactions than in partial and no interactions. <i>Zea mays</i> : decreased RLD, RMD and root surface area in intercrop during co-growth period; increased RLD, RMD and root surface area in intercrop after wheat harvest; increased RLD, RMD and root surface area with increased maize density. | System: greater grain yield in intercrop than sole crop; greater grain yield in intercrop with full interactions than with partial and no interactions. <i>Triticum aestivum</i> : greater grain yield in intercrop than sole crop <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than sole crop | Wang et al. 2018 |
| 29 | <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Zea mays</i> L. <i>Zea mays</i> L - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (2) + sole crop (1) | spatial root distribution RMD | <i>Zea mays</i> : increased spatial root distribution after wheat and faba bean harvest; increased root life span in intercrop; shallower rotting depth in intercrop with faba bean. | <i>Zea mays</i> : no significant difference in biomass and grain yield between intercrops and sole crop. | Li et al. 2011 |
| 30 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip, relay | intercrop (1) × spatial distribution (7) + sole crop (1) | stem diameter plant height root length root dry mass root/shoot ratio | <i>Glycine max</i> : increased plant height in intercrop; decreased stem diameter, root length, root dry mass and root/shoot ratio in intercrop. | <i>Glycine max</i> : less biomass in intercrop than in sole crop. | Yang et al. 2014a |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|----|--|-------------|------------------|--------------------|---|--|---|---|-------------------|
| 31 | <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | China | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) + sole crop (2)) × water supply (2) | spatial root distribution total root length | <i>Triticum aestivum</i> : increased lateral root distribution and total root length in intercrop; increased total root length in rainfed conditions; decreased lateral root distribution in rainfed conditions. <i>Zea mays</i> : decreased lateral root distribution and total root length in intercrop during co-growth period; increased lateral root distribution after wheat harvest; greater increase of horizontal root distribution on irrigation conditions. | System: greater land use efficiency (LER >1.0) for all water supply conditions. <i>Triticum aestivum</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop; greater grain yield in irrigated conditions than in rainfed. <i>Zea mays</i> : no changes in grain yield between intercrop and sole crop; greater grain yield in irrigated conditions than in rainfed. | Ma et al. 2019 |
| 32 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip | intercrop (1) + sole crop (2) | spatial root distribution RLD root dry mass root length | <i>Zea mays</i> : temporal changes in RLD in intercrop. <i>Glycine max</i> : increased RLD in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0) <i>Zea mays</i> : greater grain yield and N content in intercrop than in sole crop. <i>Glycine max</i> : less grain yield in intercrop than in sole crop. | Gao et al. 2010 |
| 33 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip | (intercrop (1) × spatial arrangement (3)) + sole crop (2) | transpiration RLD | <i>Zea mays</i> : changes in transpiration with changes in spatial arrangement; increased RLD in intercrop; changes in RLD with changes in spatial arrangement. <i>Glycine max</i> : changes in transpiration with changes in spatial arrangement; increased RLD in intercrop; changes in RLD with changes in spatial arrangement. | System: greater land use efficiency (LER >1.0); less water use efficiency than sole maize; greater water use efficiency than sole soybean. <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than sole crop. <i>Glycine max</i> : less grain yield in intercrop than sole crop. | Ren et al. 2017 |
| 34 | <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | Netherlands | field experiment | strip, row | (intercrop (1) × spatial arrangement (3)) + (sole crop (2) × spatial arrangement (2)) | SLA LNC chlorophyll content A _{max} stomatal conductance | <i>Zea mays</i> : increased SLA and photosynthetic rate in intercrops; decreased LNC and chlorophyll content in intercrop | <i>Zea mays</i> : less N and P content in intercrop than sole crop. | Gou et al. 2018 |
| 35 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | field experiment | strip, relay | ((intercrop (1) × spatial arrangement (2)) × sole crop (2)) × P supply (2) | root depth root branching root diameter crown root number root length root dry mass root surface area lateral root volume | <i>Zea mays</i> : decreased root dry mass, root length and crown root number in intercrop; decreased crown root number in intercrop with high P supply; greater changes in traits under P supply than in no P supply; increased root proliferation in topsoil in intercrop; greater topsoil root proliferation with increased P supply. <i>Medicago sativa</i> : increased root dry mass, root surface area, root diameter, lateral root volume and root branching in intercrop; increased root proliferation in topsoil in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0), greater P use efficiency. <i>Zea mays</i> : decreased gain yield and P content in intercrop; greater grain yield and P content with greater P supply. <i>Medicago sativa</i> : increased grain yield and P content in intercrop. | Sun et al. 2019 |
| 36 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | field experiment | strip | ((intercrop (1) × spatial arrangement (4)) + sole crop (2)) | spatial root distribution RLD | <i>Zea mays</i> : increased RLD in intercrop; proliferated more roots in topsoil and expanded laterally to alfalfa. <i>Medicago sativa</i> : increased RLD in intercrop; proliferated more in deep soil and expanded laterally to maize. | System: greater N use efficiency; increased N use efficiency with time. <i>Zea mays</i> : less N content in grain in intercrop than in sole crop; greater N content in stem in intercrop than in sole crop. <i>Medicago sativa</i> : increased N content in intercrop | Zhang et al. 2013 |

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|----|--|---------|--|--------------------|--|--|--|--|-------------------|
| 37 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Vigna unguiculata</i> L. | Guyana | greenhouse experiment | pot | intercrop (1) × water supply (4) | spatial root distribution root length | <i>Zea mays</i> : reduced root length, lateral root extent and root overlap with water stress. <i>Vigna unguiculata</i> : reduced root length, lateral root extent and root overlap with water stress; increased proportion of coarse roots and reduce proportion of fine roots in water stress | ND | Adiku et al. 2001 |
| 38 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Cicer arietinum</i> L. | China | greenhouse experiment | hydroponics, pot | (intercrop (1) + sole crop (2)) × P form (3) (heterospecific neighbour (1) × belowground competition regimes (3)) × P form (3) | root length exudates | <i>Zea mays</i> : increased root length in intercrop. <i>Cicer arietinum</i> : changes in root exudates with different P fertilization forms. | System: greater biomass in intercrop than sole crop <i>Zea mays</i> : greater biomass in intercrop with some P forms than in sole crop; greater biomass in intercrop with partial or no barrier than in intercrop with barriers; increased P content in intercrop (only with some P forms); increased P content in intercrop with increased belowground interaction strength. <i>Cicer arietinum</i> : no changes in P between intercrop and sole crop; less biomass in intercrop with partial or no barrier than in intercrop with barriers; greater P content in intercrop with barriers than no barriers. | Li et al. 2004 |
| 39 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Arachis hypogaea</i> L. | China | field experiment; greenhouse experiment | strip; pot | intercrop (1) + sole crop (2) heterospecific neighbour (1) × belowground competition regimes (2) | chlorophyll content chlorophyll a/b ratio nodule dry mass exudates | <i>Arachis hypogaea</i> : increased chlorophyll content, nodule dry weight and root exudates in intercrop. | System: greater land use efficiency (LER >1.0). <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop. <i>Arachis hypogaea</i> : greater grain yield in intercrop than in sole crop; greater N content in intercrop than in sole crop. | Jiang et al. 2022 |
| 40 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | greenhouse experiment | pot | heterospecific neighbour (1) × N supply (2) × belowground competition regimes (3) | root angle root dry mass root length root branch number number of lateral roots root diameter root surface area root volume %N _{dfa} N _{dfa} %N _{transfer} N _{transfer} | <i>Zea mays</i> : increased root dry mass, root length, root surface area, root volume root diameter and root number in without root barrier; decrease root angle without root barrier; increased crown root dry mass with whitout root barrier; increased root growth (root morphological traits) with greater N supply. <i>Medicago sativa</i> : decreased N fixation and N transfer with greater N supply; increased N fixation and N transfer without barrier; decrease root dry weight, root length, root surface, root volume, root angle and root length without root barrier. | System: greater biomass and N content without root barriers than with barriers; greater biomass and N content with greater N supply. <i>Zea mays</i> : greater biomass and N content without root barriers than with barriers; greater biomass and N content with greater N supply. <i>Medicago sativa</i> : less biomass and N content without root barriers than with barriers; greater biomass and N content with greater N supply. | Shao et al. 2021 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|--|---------|------------------|--------------------|--|--|--|--|----------------------------|
| 41 <i>Zea mays</i> L. - <i>Phaseolus vulgaris</i> L. | Mexico | field experiment | strip, row | intercrop (1) × spatial arrangement (2) + sole crop (2) | spatial root distribution LA | System: greater land use efficiency (LER >1.0) <i>Zea mays</i> : increased horizontal root expansion in intercrop. <i>Phaseolus vulgaris</i> : decreased horizontal root expansion in intercrop; greater decrease in root spatial distribution in row intercrop. | <i>Zea mays</i> : greater biomass and grain yield in intercrop than in sole crop; greater biomass and grain yield in row intercrop than in strip intercrop. <i>Phaseolus vulgaris</i> : less biomass in intercrop than in sole crop; less biomass and grain yield in row intercrop than in strip intercrop. | Albino-Garduño et al. 2015 |
| 42 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. | China | field experiment | strip | ((intercrop (1) + sole crop (1)) × mulching (2) + sole crop (1)) × rain conditions (2) | root length root surface area root volume root diameter root dry mass | <i>Zea mays</i> : increased root mass in intercrop without mulching; decreased root length, root branches and SRL in intercrop in dry year; increased root length, root branches and SRL in intercrop with no mulching in wet year (root profusion); less changes in root (profusion) with mulching in intercrop; increased root growth at topsoil with mulching in dry year; decrease root growth at topsoil with mulching in wet year; mulching buffers excessive responses to dry or wet years and increases root overlap. | System: greater land use efficiency (LER >1.0); greater grain yield in intercrop than sole crop. <i>Zea mays</i> : greater grain yield in intercrop than sole crop; greater grain yield with mulching. <i>Glycine max</i> : no changes in grain yield. | Zhang et al. 2021a |
| 43 <i>Triticum aestivum</i> L. - <i>Zea mays</i> L. <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. | China | field experiment | pot | ((heterospecific neighbour (2) + conspecific neighbour (2)) × cultivar varieties (2)) × P supply | root length root surface area root dry mass | <i>Zea mays</i> : increased root length, root surface area and root dry mass in intercrop with faba bean; decreased root length, root surface area and root dry mass in intercrop with wheat; less reduction of root growth in large rooted variety. <i>Vicia faba</i> : greater root length, root surface area and root dry mass when intercropped with maize short root variety than with large root variety. <i>Triticum aestivum</i> : increased root length, root surface area and root dry mass in intercrop with high P supply. | <i>Zea mays</i> : greater biomass in intercrop with faba bean than sole crop; less biomass in intercrop with wheat than sole crop; greater growth of large root variety in both intercrops; less reduction of growth of large root variety when intercropped with wheat. <i>Vicia faba</i> : no changes in biomass and P content; greater biomass in intercrop than in sole crop; greater increase in biomass in intercrop with short root maize variety. <i>Triticum aestivum</i> : greater biomass and P content in intercrop than in sole crop. | Zhang et al. 2012 |
| 44 <i>Zea mays</i> L. - <i>Brassica campestris</i> L. <i>Zea mays</i> L. - <i>Vicia faba</i> L. <i>Zea mays</i> L. - <i>Cicer arietinum</i> L. <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. | China | field experiment | strip, relay | ((intercrop (4) + sole crop (1)) × P supply (3) | RLD root length root surface area root volume root diameter spatial root distribution | <i>Zea mays</i> : decreased total root length and spatial distribution in intercrop with turnip, faba bean and chickpea (relay intercropping) during elongation stage; increased total root length, spatial distribution in intercrop at grain-filling stage; increased total root length with greater P supply | <i>Zea mays</i> : greater biomass in intercrop than in sole crop. | Xia et al. 2013 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|--|---------|------------------|--------------------|---|--|--|---|-------------------|
| 45 <i>Triticum aestivum</i> L. – <i>Zea mays</i> L. | China | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) + sole crop (2)) × water supply (2) | plant height root dry mass root length A_{max} chlorophyll content | <i>Triticum aestivum</i> : increased water consumption in intercrop <i>Zea mays</i> : decrease plant height and root dry mass in co-growth period; decrease root length in intercrop (mainly border row plants); increased rate of root length growth after wheat harvest in intercrop with supplementary irrigation but not in rainfed conditions; decreased chlorophyll content and A_{max} in intercrop during co-growth period; increased chlorophyll content and A_{max} in intercrop with supplementary irrigation after wheat harvest | System: greater land use efficiency (LER >1.0) <i>Triticum aestivum</i> : greater biomass and grain yield in intercrop than sole crop; greater biomass and grain yield with supplementary irrigation than in rainfed conditions. <i>Zea mays</i> : less biomass during co-growth period in intercrop than in sole crop; equal or greater biomass after wheat harvest with supplementary irrigation in intercrop an in sole crop; recovery did not compensate growth reduction under rainfed conditions; less grain yield in intercrop than sole crop in rainfed conditions; greater grain yield in intercrop than sole crop with supplementary irrigation | Ma et al. 2020 |
| 46 <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | field experiment | strip, relay | (intercrop (1) + sole crop (2)) × P supply (2) | root depth root branching root diameter crown root number root length root dry mass root surface area lateral root volume | <i>Zea mays</i> : decrease pH in intercrop rhizosphere; increased concentration of organic anions and acid phosphatase activity in intercrop; changes in crown root surface area in intercrop are associated with reduced P uptake; rhizosphere P content explains part of P uptake too. <i>Medicago sativa</i> : decrease pH in intercrop rhizosphere; increased concentration of organic anions and acid phosphatase activity in intercrop; increased lateral root volume in intercrop; variability in lateral root volume and number explained almost all P uptake (greater lateral volume and number is associated with greater P uptake) | <i>Zea mays</i> : less P uptake in intercrop than in sole crop; greater P uptake with greater P supply. <i>Medicago sativa</i> : greater P uptake in intercrop than sole crop; greater P uptake with greater P supply | Sun et al. 2020 |
| 47 <i>Zea mays</i> L. - <i>Glycine max</i> L. Merr. <i>Zea mays</i> L. - <i>Arachis hypogaea</i> L. | China | field experiment | strip | (intercrop (2) + sole crop (3)) × N application (2) | spatial root distribution RLD root surface area density nodule number nodule fresh weight soil enzymatic activity | <i>Zea mays</i> : increased vertical root distribution, RLD, root surface area density and enzymatic activity in intercrop; greater root growth in intercrop with peanut than with soybean. <i>Glycine max</i> : increased RLD, root surface area density, nodule number, nodule fresh weight and enzymatic activity in intercrop <i>Arachis hypogaea</i> : increased RLD; decrease root surface area density, nodule number, nodule fresh weight and enzymatic activity in intercrop | <i>Zea mays</i> : greater N uptake in intercrop than in sole crop <i>Glycine max</i> : greater N uptake in intercrop than in sole crop <i>Arachis hypogaea</i> : less N uptake in intercrop than in sole crop | Zheng et al. 2022 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| | Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|----|---|---------|---|--------------------|--|--|---|---|---------------------------|
| 48 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Medicago sativa</i> L. | China | greenhouse experiment | pot | (intercrop (1) + sole crop (2)) × N supply (2) | plant height stem diameter number of leaves LA chlorophyll content g _s transpiration rate intracellular CO ₂ LNC | <i>Zea mays</i> : increased stem diameter, chlorophyll content, A _{max} , g _s , transpiration rate in intercrop; greater increase of stem diameter, number of leaves, LA, A _{max} , g _s and transpiration rate with N fertilization; decreased intracellular CO ₂ in intercrop | <i>Zea mays</i> : greater biomass, grain yield N content and N uptake in intercrop than in sole crop; greater biomass, grain yield N content and N uptake with N fertilization. <i>Glycine max</i> : less biomass in intercropping than in sole crop; less reduction in biomass with N fertilization. | Nasar et al. 2020 |
| 49 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Melinis minutiflora</i> (<i>Chilo partellus</i> [herbivore], <i>Cotesia sesamiae</i> [natural enemy]) | Kenya | screen house | pot | (heterospecific neighbour (1) + conspecific neighbour (1)) × cultivar variety (4) | VOCs | <i>Zea mays</i> : changes in VOC emission in landrace cultivars exposed to <i>M. minutiflora</i> ; no changes in VOC emission in commercial hybrid cultivars. | <i>Zea mays</i> : decreased oviposition in landrace cultivars exposed to <i>M. minutiflora</i> ; increased attraction of natural enemy on landrace cultivars exposed to <i>M. minutiflora</i> ; no effects on oviposition or natural enemy attraction on commercial hybrid cultivars exposed to <i>M. minutiflora</i> | Tolosa et al. 2019 |
| 50 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Brachiaria brizantha</i> (<i>Chilo partellus</i> [herbivore]) | Kenya | screen house | pot | ((heterospecific neighbour (1) × infection with herbivore (2)) + conspecific neighbour (1)) × cultivar variety (4) | VOCs | <i>Zea mays</i> : changes in VOC emission in landrace cultivars exposed to <i>B. brizantha</i> with <i>C. partellus</i> eggs; no changes in commercial hybrid cultivars | <i>Zea mays</i> : decreased oviposition and egg batch size in landrace cultivars exposed to <i>B. brizantha</i> with herbivore's eggs; no effect on commercial cultivars; no effect in plants exposed to <i>B. brizantha</i> not infected with herbivore's eggs. | Magara et al. 2020 |
| 51 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Brachiaria brizantha</i> (<i>Chilo partellus</i> [herbivore], <i>Cotesia sesamiae</i> [natural enemy]) | Kenya | screen house | pot | ((heterospecific neighbour (1) × infection with herbivore (2)) + conspecific neighbour (1)) × cultivar variety (5) | VOCs | <i>Zea mays</i> : changes in VOC emission in landrace cultivars exposed to <i>B. brizantha</i> with <i>C. partellus</i> eggs; no changes in commercial hybrid cultivars | <i>Zea mays</i> : increased attraction of natural enemy on landrace cultivars exposed to <i>B. brizantha</i> with herbivore's eggs; no effects on commercial hybrids | Magara et al. 2015 |
| 52 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Caspicum</i> sp. (<i>Bipolaris maydis</i> (pathogen), <i>Phytophthora capsici</i> (pathogen)) | China | laboratory | climatic box | single plant (1) × elicitors (6) | secondary metabolites gene expression | <i>Zea mays</i> : increased content of secondary metabolites in root and shoot with root exudates and <i>P. capsici</i> elicitors; upregulation of genes associated with defenses in root and shoot with root exudates and <i>P. capsici</i> elicitors. | <i>Zea mays</i> : decreased damage by <i>B. maydis</i> in plants treated with pepper root exudates and <i>P. capsici</i> elicitors. | Ding et al. 2015 |
| 53 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Caspicum</i> sp. (<i>Phytophthora capsici</i> [pathogen]) | China | field experiment; greenhouse experiment | strip; strip | (intercrop (1) × spatial arrangement (4)) + sole crop (2) (intercrop (1) × spatial arrangement (6)) + sole crop (1) | secondary metabolites | <i>Zea mays</i> : increased secretion of defense secondary metabolites when maize plants are grown in proximity to each other. | System: greater land use efficiency (LER >1.0) <i>Caspicum</i> sp.: less damage of pathogens in intercropping than in sole crop; pathogens can not spread across maize rows to infect other rows of pepper; less severity of disease with less intra-row spacing. | Yang et al. 2014b |
| 54 | <i>Zea mays</i> L. - <i>Pisum sativum</i> L. <i>Zea mays</i> L. - triticale <i>Zea mays</i> L. - <i>Raphanus sativus</i> L. (<i>Spodoptera frugiperda</i> [herbivore]) | USA | greenhouse experiment | pot | cover crop soil (3) + fallow soil (1) | VOCs gene expression | <i>Zea mays</i> : increased VOC emission in maize leaves grown after pea and radish; decreased VOC emission in maize leaves grown after triticale; changes in gene expression after damage by herbivore. | <i>Zea mays</i> : decreased attraction, damage and growth of herbivores feeding on maize grown after triticale; increased attraction, damage and growth of herbivores feeding on maize grown after radish | Davidson-Lowe et al. 2021 |

Continued on next page

Cuadro A1: Estudios de caso revisados

| Intercrop system | Country | Study type | System arrangement | Treatments | Functional traits | Main plastic responses | Effects on performance | Reference |
|--|---------|-----------------|--------------------|--|--|---|---|--|
| 55 <i>Zea mays</i> L. - <i>Desmodium</i> spp. (<i>Chilo partellus</i> [herbivore]) | Kenya | screen house | pot | intercrop soil (1) + sole crop soil (1) | VOCs secondary metabilites plant height root/shoot ratio | <i>Zea mays</i> : greater VOC emission and secondary metabolites production in maize plants grown in intercrop soil than plants grown in monoculture soil; greater plant height of plant grown in intercrop soil | <i>Zea mays</i> : decreased herbivory damage by <i>C. partellus</i> ; no changes in herbivore preference. | Mutyambai et al. 2019 |