



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

Rasgos funcionales y estrategias ecológicas en las
cinco especies domesticadas de frijol

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

DIEGO EMILIO DÁVILA NAVARRO

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

LABORATORIO NACIONAL DE CIENCIAS DE LA SOSTENIBILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. ALICIA MASTRETTA YANES

COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO)

COMITÉ TUTOR: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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

Rasgos funcionales y estrategias ecológicas en las
cinco especies domesticadas de frijol

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

DIEGO EMILIO DÁVILA NAVARRO

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

LABORATORIO NACIONAL DE CIENCIAS DE LA SOSTENIBILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. ALICIA MASTRETTA YANES

COMISIÓN NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO)

COMITÉ TUTOR: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/069/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Presente

Me permito informar a usted que, que el Comité Académico, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día **31 de octubre de 2022**, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del alumno **DÁVILA NAVARRO DIEGO EMILIO**, con número de cuenta: **312579850** con la tesis titulada: **"RASGOS FUNCIONALES Y ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS EN LAS CINCO ESPECIES DOMESTICADAS DE FRIJOL"**, bajo la dirección de la **DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA**, Tutora Principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN
Vocal: DRA. MARIANA BENITEZ KEINRAD
Secretario: DRA. ALICIA MASTRETTA YANES
Vocal: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO
Vocal: DR. ALEJANDRO PONCE MENDOZA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de enero de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por haberme dado la oportunidad de estudiar un posgrado que siempre se ha distinguido por su altísima calidad y solidez, características que se reflejan en sus asignaturas, profesores, investigadores y personal administrativo.

Al CONACyT, por el todo el apoyo económico que recibí durante mis estudios de posgrado, desde su inicio en el semestre 2021-1 hasta su conclusión en el semestre 2022-2 (CVU: 1085405).

Al proyecto CONACyT PAPIIT–IN207819 que se titula: “Estudio teórico y práctico de la relación agricultura–biodiversidad en el contexto de la matriz agroecológica”, a cargo de la Dra. Mariana Benítez Keinrad, por el financiamiento otorgado a lo largo del desarrollo del presente trabajo.

A mi tutora, Dra. Julieta Rosell García, científica mexicana experta en ecología de rasgos funcionales, por ser mi mentora en dicho campo y representar una guía incalculablemente valiosa en mi formación personal y científica, a quien siempre he visto con el más alto respeto y la más grande admiración, y a quien considero un gran ejemplo a seguir, tanto por la pasión que desempeña diariamente por su trabajo científico y académico como por la calidad humana que la distingue. Gracias, Julieta.

A los miembros de mi comité tutor, el Dr. Julio Campo Alves, experto indiscutible en el estudio de los ecosistemas y sus dinámicas como el ciclaje de nutrientes, quien con su siempre atenta y amable sabiduría me ayudó a llevar por el mejor camino la presente tesis, siempre bajo una perspectiva profesional, amena y constructiva; y a la Dra. Alicia Mastretta Yanes, admirable científica mexicana experta en genética de poblaciones, biología de la conservación y agrobiodiversidad, quien con su trato siempre amable y humano jugó un papel central para el planteamiento de las ideas que definieron la ejecución de esta tesis. A ustedes agradezco su invaluable tiempo, así como sus consejos académicos y personales y el interés genuino que siempre mostraron tanto por mi trabajo como por mi persona. Muchas gracias.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los revisores de la presente tesis y miembros del jurado, Dra. Mariana Benítez Keinrad, experta en agroecología y ecología evolutiva, Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren, experta en ecología de rasgos funcionales y ecofisiología vegetal, Dr. Alejandro Ponce Mendoza, experto en ecología de rasgos funcionales, ecología numérica y agrobiodiversidad, Dra. Ana Wegier Briuolo, experta en biología evolutiva y genética de la conservación y manejo de especies mesoamericanas. Gracias a cada uno de ustedes por compartirme una pizca de su incalculable experiencia en sus respectivas áreas e impresionantes carreras. Sus observaciones y sugerencias verdaderamente enriquecieron la presente tesis y me permitieron aprender muchísimo durante el proceso.

A mis hermanos, Santiago Dávila Navarro y Arantza Dávila Navarro, por el invaluable tiempo que me compartieron, apoyándome con la más bella sonrisa y la mejor actitud trabajando en el campo, midiendo frijoles, instalando postes y cosechando plantas, aún bajo la lluvia. Sin su apoyo, hermanos, este trabajo hubiera sido sencillamente imposible. Soy muy afortunado de ser su hermano.

A Don Erasmo León y su familia: Doña Leti, Brayan, Emily, Don Erasmo hijo, Doña Vero y Ángel, por haberme dado toda su confianza y por abrirme las puertas de su casa y su parcela. Gracias por convertirse en mis amigos y por ser mis maestros en el campo.

A mi primo Mauricio Peláez y a mi amigo Isaí Alcívar, por haberme acompañando al campo para montar los postes que sirvieron como tutores para nuestros cientos de frijoles. Gracias por los inolvidables ratos que compartimos y las amenas charlas que tuvimos en la parcela y en la cabaña.

A Milton Montalvo, Ruth Percino y Azalea Guerra por su invaluable ayuda para conseguir las semillas de las variedades de frijol en Chiapas y Quintana Roo y algunas semillas silvestres, que en ese momento hubieran implicado viajes imposibles para nosotros. Gracias por su tiempo, por su amabilidad y su confianza. Ustedes hicieron de esta tesis algo factible.

Al experto indiscutible en leguminosas, Dr. Alfonso Delgado Salinas, por las interesantísimas conversaciones que tuvimos acerca de la maravilla que representan los frijoles como sistema de estudio. Gracias por haberme compartido su invaluable conocimiento sobre este fascinante sistema de estudio y por haberme apoyado con la identificación de mis muestras.

A la Dra. Mariana Benítez Keinrad, por su apoyo invaluable, cercano y directo a lo largo del desarrollo del proyecto, tanto por las facilidades que nos brindó para poder llevar a cabo este trabajo como por compartirme grandes enseñanzas sobre la agroecología a través de la pasión que tiene por todos estos temas.

Al Dr. Mark Olson, por haberme enseñado a redescubrir la pasión por la literatura y la escritura científicas, por las maravillosas charlas e increíbles diálogos en el campo, llenos de enseñanza y aprendizaje, así como por su invaluable apoyo en mi formación tanto en el aula como en el campo.

Al Ing. Socorro Muruaga y a la Dr. Patricia Vargas, por haberme abierto las puertas de su casa para conocer una muestra de su infinita experiencia y conocimiento en torno al frijol. Gracias por haber tenido la confianza de compartir conmigo algunos de sus trabajos, notas, datos y semillas que colectaron durante años de arduo y ejemplar trabajo.

Al Dr. Víctor Peña, por ser un científico sagaz, experto en suelos y ecología de la restauración. Doctor, es usted una persona de enorme calidad humana, gracias por haberme acompañado durante esas primeras salidas a la parcela donde llevaría a cabo mi proyecto de tesis y por esas excelentes caminatas acompañadas de buenas charlas a través del bosque de *Quercus* spp.

A mi madre, Alicia E. Navarro Moreno por sencillamente ser el pilar de mis bases como ser humano, y quien se aseguró de brindarme un ambiente en el que siempre fue prioritario el respeto, el cariño y la paciencia. Madre, no puedo imaginar cómo hubiera sido mi vida si no hubiera tenido la fortuna de que fueras tu quien me dio la vida. A ti debo lo mejor de mi persona. Gracias, ma.

A mi novia, Paola Giovanna Cortés Moreno, por haberse convertido en una persona que ocupa un lugar especial en mi corazón y en mi vida. Por ser mi confidente y mi apoyo emocional a lo largo del desarrollo de este trabajo. Gracias por tu paciencia en todas mis salidas a campo, por tu compañía en los recorridos por el bosque y por alimentar mi espíritu en más de una ocasión. Gracias, *amor*.

A mi querido Rubén Anzaldúa Mercado, quien siempre ha sido un padre para mí en el sentido más natural de la palabra. Gracias por todo el apoyo que me has dado durante mi formación sin que hayas estado obligado a ello, sencillamente lo has hecho “de corazón”. Nunca olvidaré eso mi querido “Rubens”.

A mi abuelo, el “inge” Agustín Navarro Herrera, por ser mucho más que mi abuelo y mi ejemplo a seguir. Abuelo, gracias por ser el mejor ejemplo de tenacidad y disciplina, características imprescindibles para jamás darse por vencido. A tus 89 años, eres un ser humano lleno de ganas de vivir ¡Cuánto debemos aprender de ti!

A mis compañeras Karen y Lupita. Karen, gracias por todas tus enseñanzas en el campo y por las increíbles experiencias que vivimos buscando plantas fascinantes desde Chamela–Cuixmala hasta los Tuxtlas, sin duda constituyen viajes que han marcado mi vida. Karen, gracias por todos tus consejos, tu apoyo, tu amabilidad y tus enseñanzas a nivel personal. Lupita, gracias también por los increíbles ratos de convivencia tanto en el laboratorio como fuera de éste. Gracias por tu amistad, tu calidad humana y por compartirme tu conocimiento acerca del fascinante sistema de estudio que representa el frijol.

A mi familia y amigos, por haberme dado siempre su apoyo y su cariño, los cuales me han permitido convertirme en la persona que soy el día de hoy. Gracias por ser esa fuente de motivación constante, de aliento y de esperanza. Los quiero mucho y atesoro todos los momentos que hemos compartidos juntos.

DEDICATORIA

En memoria de mi abuela, María de Lourdes Moreno Villagómez, quien siempre me enseñó que el valor de las acciones radica en la pasión por realizarlas y el sentido humano que las alimenta.

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	3
1. Introducción	5
2. Antecedentes	6
2.1 La ecología de rasgos funcionales en plantas y las estrategias ecológicas.....	6
2.1.1 Estrategias conservativas versus adquisitivas.....	8
2.2 La importancia de estudiar las estrategias ecológicas en los cultivos.....	11
2.3 Los frijoles: un modelo de estudio ideal para el estudio de las estrategias ecológicas en las plantas de cultivo.....	15
2.4. Perspectivas de los frijoles como modelo de estudio para la expresión de estrategias ecológicas en las plantas de cultivo.....	19
3. Objetivos e hipótesis	21
4. Metodología	23
4.1 Descripción del área de estudio y suelo.....	23
4.2 Selección de variedades de frijol.....	25
4.3 Preferencias climáticas de cada variedad de frijol.....	26
4.4 Diseño experimental.....	29
4.5 Siembra y registro de germinación.....	31
4.6.1 Cosecha y procesamiento de las plantas.....	31
4.6.2 Rasgos funcionales de tallo.....	33
4.6.3 Rasgos funcionales foliares.....	33
4.6.4 Procesamiento de raíces y obtención de rasgos funcionales radicales.....	34
4.7.1 Análisis estadísticos: comparaciones entre valores medios.....	37
4.7.2 Análisis estadísticos: relaciones entre rasgos funcionales.....	38
4.7.3 Análisis estadísticos: comparando los niveles de variación.....	38
5. Resultados	39
5.1 Variación en la germinación entre las variedades de frijol.....	39
5.2 Variación en los rasgos funcionales aéreos entre variedades.....	40
5.3 Variación de los rasgos funcionales subterráneos entre variedades.....	45
5.4 Variación en la proporción de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea entre variedades de frijol.....	51
5.5 Analizando las relaciones entre rasgos funcionales en los frijoles.....	53
5.6 Espectros económicos en las variedades de frijol.....	58
5.7 Análisis de la variación en la expresión de rasgos funcionales entre y dentro de las cinco especies domesticadas de frijol.....	61
6. Discusión	64
6.1 Las especies de frijol exhiben un amplio rango de variación en la expresión de sus rasgos funcionales fuertemente ligado con su preferencia ecológica.....	65
6.2 Los espectros económicos de hojas y raíces están presentes en las variedades cultivadas de las cinco especies de frijol.....	69
6.3. Los rasgos de hoja, tallo y raíz permiten identificar estrategias ecológicas en los frijoles.....	71
6.4. Paralelismo en la expresión de hojas y raíces en los frijoles.....	73
7. Conclusiones	75
8. Literatura citada	78

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

FIGURAS

Figura 1: Triángulo CSR.....	3
Figura 2: Esquema de las estrategias ecológicas en las plantas.....	9
Figura 3: Síndromes de domesticación.....	12
Figura 4: Cambios morfológicos en semillas de <i>Phaseolus</i> spp.	13
Figura 5: Árbol filogenético que muestra los grupos <i>Vulgaris</i> y <i>Lunatus</i>	16
Figura 6: Línea del tiempo de los eventos de domesticación en <i>Phaseolus</i> spp.	19
Figura 7: Imagen satelital del área de estudio.....	24
Figura 8: Perfil de suelo de la parcela de estudio.....	25
Figura 9: Variedades de frijol empleadas en el estudio	28
Figura 10: Diseño experimental alfa látice	30
Figura 11: Preparación del terreno y siembra de variedades	31
Figura 12: Extracción de plantas de frijol en campo	34
Figura 13: Procesamiento de plantas de frijol en el laboratorio	35
Figura 14: Porcentaje de germinación	40
Figura 15: Densidad específica del tallo	41
Figura 16: Área foliar específica	42
Figura 17: Densidad de tejido foliar	43
Figura 18: Coeficiente foliar de masa seca	44
Figura 19: Longitud radical específica	46
Figura 20: Densidad de tejido radical	48
Figura 21: Coeficiente radical de materia seca	49
Figura 22: Área radical específica	50
Figura 23: Cociente biomasa aérea : biomasa subterránea	53
Figura 24: Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales: paralelismo	57
Figura 25: Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales foliares y radicales.....	58
Figura 26: Biplot de individuos agrupados por especie para los primeros dos CPs del ACP.....	62
Figura 27: Análisis de componentes de la varianza.....	63
ANEXO	
Figura 28: Correlaciones bivariadas entre rasgos funcionales	91
Figura 28 BIS: Correlaciones bivariadas entre rasgos funcionales.....	92
Figura 28 TER: Correlaciones bivariadas entre rasgos funcionales.....	93
Figura 28 QUATER: Correlaciones bivariadas entre rasgos funcionales.....	94
Figura 29: Biplot de vectores para los primeros dos componentes del ACP	95

CUADROS

Cuadro 1: Perfil de suelo	24
Cuadro 2: Criterios de clasificación de variedades de acuerdo al clima	26
Cuadro 3: Selección de variedades de frijol para cada una de las cinco especies domesticadas.....	27
Cuadro 4: Rasgos funcionales medidos en el experimento.....	32
Cuadro 5: Tabla ANDEVA para germinación	39
Cuadro 6: Tabla ANDEVA para rasgos aéreos.....	45
Cuadro 7: Tabla ANDEVA para rasgos radicales.....	51
Cuadro 8: Tabla ANDEVA para cociente biomasa aérea : biomasa subterránea	52
Cuadro 9: Matriz de correlación de Spearman	56
Cuadro 10: Variación explicada y cargas para los componentes del ACP	60
Cuadro 11: Proporción de la varianza en los datos por rasgo y por especie	64

RESUMEN

Las plantas crecen en un amplio rango de condiciones ambientales definidas por factores como la temperatura, la precipitación y la disponibilidad de nutrientes. Esta diversidad de condiciones ambientales hace que las plantas enfrenten disyuntivas en torno a cómo invierten los recursos como el carbono (C) para construir sus tejidos. Estas disyuntivas derivan en estrategias ecológicas que pueden ser favorecidas por la selección natural según el contexto ambiental, impactando en la adecuación del individuo. Por ejemplo, en ambientes con baja disponibilidad de nutrientes, las plantas que emplean los recursos para construir tejidos más resistentes y longevos suelen mostrar una mayor adecuación (i.e., estrategia conservativa). Por el contrario, en ambientes con alta disponibilidad de nutrientes, una estrategia adquisitiva en la cual las plantas emplean los recursos para generar tejidos de construcción menos costosa, permitiendo un crecimiento más rápido y eficiente en condiciones favorables, puede tener un impacto positivo en la adecuación. El espectro adquisitivo–conservativo representa una dimensión de variación ecológica observada en las comunidades de plantas silvestres a nivel global. Dos espectros económicos en torno a la asignación de carbono han sido descritos con claridad para las plantas: el espectro económico de las hojas y el espectro económico de raíces. Pese a la importancia de estas estrategias ecológicas y los espectros económicos asociados para la adecuación de los organismos, poco se sabe acerca de la expresión de los procesos evolutivos que han moldeado estas estrategias. Las plantas cultivadas permiten estudiar el proceso de evolución bajo domesticación ocurrido desde hace miles de años hasta la actualidad. El estudio de la domesticación y su influencia en la expresión de estrategias ecológicas podría aportar una mayor comprensión en torno al funcionamiento de los agroecosistemas e incluso aportar al entendimiento de las presiones de selección detrás de las correlaciones entre rasgos funcionales y la expresión de los espectros económicos de hojas y raíces. El frijol constituye un modelo ideal para estudiar las estrategias ecológicas en las plantas de cultivo, ya que existen cinco especies utilizadas que representan cinco eventos de domesticación independientes en Mesoamérica (i.e., *Phaseolus vulgaris*, *P. lunatus*, *P. dumosus*, *P. acutifolius*, y *P. coccineus*), así como otro evento independiente en la región andina en el caso de *P. vulgaris* y *P. lunatus*. Como resultado de procesos de selección directa e indirecta en los que el ser humano ha tenido un papel importante (más no exclusivo), cada una de estas cinco especies ha dado lugar a un gran número de variedades con adaptaciones a condiciones locales. En el presente estudio se sembraron 19 variedades locales de frijol en un experimento de jardín común en Villa del Carbón,

Estado de México, y comparamos su germinación y nueve rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces. Los resultados sugieren que las correlaciones entre rasgos foliares, radicales y del tallo que reflejan las disyuntivas del espectro adquisitivo–conservativo son tan fuertes que éstas se han mantenido aún bajo el proceso de domesticación. Pese a que las relaciones entre rasgos funcionales permanecen inalteradas en las variedades estudiadas de las especies domesticadas de frijol, encontramos un cierto grado de desacoplamiento entre el espectro económico de hojas y el de raíces, respecto a las estrategias ecológicas que exhiben las plantas en órganos aéreos y subterráneos. Este resultado se ha reportado también para otras plantas de cultivo y en el caso de algunas especies silvestres. Otro aspecto que muestran nuestros resultados es que las variedades de frijol muestran diferencias en las estrategias ecológicas que exhiben. Éstas se corresponden con las preferencias ecológicas de las especies y las características ambientales de los lugares donde se cultivan. Las preferencias ecológicas de las especies de frijol se reflejan en la tendencia de agrupamiento por especie observada entre las variedades. Por otra parte, los niveles de variación en la expresión de rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces entre las especies de frijol difirieron de forma significativa, y en el caso de algunas especies como *P. acutifolius* y *P. lunatus* exhibieron rangos de variación más amplios. Los resultados obtenidos son de gran interés para guiar y reorientar los esfuerzos de mejoramiento en la búsqueda de nuevas variedades y cultivares de plantas capaces mantener una alta adecuación bajo diferentes contextos ambientales. Por otro lado, el análisis de los patrones de covariación entre rasgos en las plantas de cultivo contribuye al entendimiento de las estrategias ecológicas en las comunidades de plantas silvestres, y para identificar especies o comunidades con mayor vulnerabilidad frente a los efectos del cambio climático.

ABSTRACT

Plants thrive in a wide range of environmental conditions defined by factors such as temperature, precipitation and nutrient availability. Thus, plants must face trade-offs over how to invest resources such as carbon to build their tissues. These trade-offs translate into ecological strategies that can be favoured by natural selection depending on the environmental context, therefore having an impact on the individuals' relative fitness. For example, in environments with low nutrient availability, plants that invest resources to build more durable and long-lived tissues tend to show higher fitness (i.e., conservative strategy). On the other hand, in environments with a high nutrient availability, an acquisitive strategy in which plants invest resources into building more efficient, cheaper short-lived tissues, (i.e., allowing plants to have a higher growth rate) may show a higher fitness. This acquisitive-conservative spectrum represents a dimension of ecological variation that has been described for wild plant communities around the world. Two spectrums regarding carbon investment have been clearly described for plants: the leaf and root economic spectrums. Despite the importance of these strategies and the related economic spectrums for the fitness of plants, little is known about the evolutionary processes that have shaped them. In this regard, crops allow scientists to study the process of evolution under domestication that has occurred thousands of years before the present. The study of domestication and its influence in the ecological strategies expressed by plants may represent a major advance in disentangling agroecosystem functioning as well as the understanding of selection pressures behind functional trait correlations and the expressions of the leaf and root economic spectrums. Beans constitute an ideal model for studying these ecological strategies in crops, as they have five utilised species which represent five independent events of domestication in Mesoamerica (i.e., *Phaseolus vulgaris*, *P. lunatus*, *P. dumosus*, *P. acutifolius* and *P. coccineus*), as well as another independent domestication event in the Andean region in the case of both *P. vulgaris* and *P. lunatus*. As a result of direct and indirect selection in which humans have had a major role (whereas not exclusive), each one of these species has given birth to an outstanding number of landraces with local adaptations. In this study, 19 bean landraces were sown in a common garden experiment in Villa del Carbón, Estado de México, México. Germination and nine functional traits (leaf, shoot, and root traits) were compared between landraces and between species. Results suggest that leaf, root and shoot correlations that reflect the trade-offs of the acquisitive-conservative spectrum are so strong that these remain despite the undergoing

domestication process. Interestingly, we found a certain degree of decoupling between the leaf and root economic spectrums, regarding the ecological strategies exhibited by each. The same result has been reported for other crops and in the case of some wild species. Another aspect that our results show is that bean landraces show significant differences between them. These differences correspond to the ecological preferences of the species and the environmental conditions of the places where they are grown. Ecological preferences of the bean species reflect in the grouping tendency that landraces show. However, the levels of variation expressed by leaf, shoot, and root functional traits differed between species, with *P. acutifolius* and *P. lunatus* showing wider ranges of variation. Results from this study represent a great opportunity for guiding and redirecting plant breeding and crop improvement efforts, to obtain new varieties and cultivars capable of maintaining a high fitness under different environmental conditions. Furthermore, the analysis of covariation patterns between functional traits in crops contributes greatly to the understanding of ecological strategies in wild plants and to identify species or plant communities that may have a higher vulnerability towards the effects of climate change.

1. INTRODUCCIÓN

Los seres vivos pueden utilizar un mismo recurso de diferentes maneras, las cuales pueden tener impactos positivos o negativos en la adecuación de un organismo según el contexto ambiental. Al existir una asignación diferencial de un recurso limitado como el carbono (C), estas “decisiones” generan disyuntivas. Por ejemplo, una misma unidad de carbono no se puede asignar a una hoja y a una raíz de forma simultánea. De la misma forma, una misma unidad de carbono puede utilizarse ya sea para el crecimiento o para la producción de frutos, pero no para ambas. Las disyuntivas en las plantas silvestres representan el resultado de la interacción rasgo–ambiente y aspectos históricos que se han dado por millones de años como parte del proceso de especiación (Funk et al., 2017). El funcionamiento de los ecosistemas, la vulnerabilidad de ciertas especies frente al cambio climático e incluso la composición de las mismas comunidades están fuertemente influenciadas por esta interacción (Díaz et al., 2004; Wood et al., 2015). El estudio de las disyuntivas en asignación de recursos que definen las estrategias ecológicas en las plantas resulta crucial para una mayor comprensión del funcionamiento de los ecosistemas (Reich et al., 2003; Westoby et al., 2002). Mediante el estudio de numerosos ecosistemas alrededor del planeta, se han podido identificar ejes de variación comunes a un amplísimo número de especies silvestres (Reich, 2014). Probablemente el ejemplo más importante de estos ejes es el espectro adquisitivo–conservativo, el cual separa las especies en aquellas que generan tejidos con baja inversión de carbono (C) y de rápido crecimiento que aprovechan las condiciones favorables *versus* aquellas que generan tejidos costosos pero resistentes y duraderos, que toleran mejor condiciones adversas o limitadas (Westoby, 2017). Estas estrategias ecológicas tan distintas están definidas por disyuntivas de asignación de recursos por parte de las plantas que han sido moldeadas por la selección natural. Aunque claramente fuertes en las especies silvestres, las disyuntivas en asignación de recursos pueden encontrar una expresión aún más extrema en las plantas de cultivo. Estos sistemas han estado sometidos a procesos de domesticación que han llevado a ciertas especies cada vez más cerca del extremo rápido del espectro rápido (adquisitivo)–lento (conservativo) descrito previamente (Milla et al., 2014).

Anteriormente, la ecología de rasgos funcionales había mirado con cierto desdén el estudio de las plantas de cultivo considerando que esos sistemas exhibirían una variación demasiado limitada para examinar estrategias ecológicas. Sin embargo, estas plantas han mostrado ser sistemas ideales para poner a prueba hipótesis ecológicas y evolutivas

(Bitocchi et al., 2017; Cantarel et al., 2021; Martin y Isaac, 2015). Además, el conocimiento derivado de estas plantas tiene el potencial de contribuir significativamente al manejo sostenible de los agroecosistemas. Es precisamente en este interés creciente en las plantas de cultivo y su expresión funcional donde esta tesis se inserta.

La presente tesis se enfoca en los frijoles (*Phaseolus* spp.), un cultivo de enorme importancia biológica, nutricional y cultural tanto dentro como fuera de sus sitios de origen (León Rojas et al., 2020). Con cinco especies domesticadas de forma independiente, los frijoles ofrecen cinco instancias de selección directa e indirecta en la cual se pueden poner a prueba diferentes hipótesis ecológicas y evolutivas (Bitocchi et al., 2017). A su vez, cada una de estas especies domesticadas posee un enorme número de variedades cultivadas adaptadas a condiciones locales particulares, permitiéndonos analizar la variación en rasgos funcionales entre especies y entre variedades de una misma especie. Esta investigación, una de las pocas en el área de rasgos funcionales de plantas de cultivo y la primera enfocada en las cinco especies domesticadas de frijol.

2. ANTECEDENTES

2.1 La ecología de rasgos funcionales en plantas y las estrategias ecológicas

En el campo de la ecología, existe la necesidad de identificar patrones comunes a diversos grupos de organismos, así como de sintetizar una gran cantidad de información, en lugar de examinar hechos aislados (Westoby, 2017). Uno de los primeros esfuerzos por encontrar patrones comunes de variación entre especies corresponde a la propuesta hecha por Grime sobre la existencia de tres estrategias ecológicas principales comunes a todas las plantas (Grime, 1977). En esta propuesta, Grime planteó el modelo del triángulo CSR. Este modelo propone agrupar a cualquier planta con base en tres categorías: *C* para competitivas, *S* para las tolerantes al estrés y *R* para ruderales (ver Figura 1). Las relaciones entre las características que deben tener las plantas (i.e., tolerancia a perturbaciones, tasa de crecimiento, capacidad de dispersión, entre otras) al agruparse en alguna de estas categorías definen dimensiones de variación. Una de estas dimensiones de variación es el espectro rápido *versus* lento crecimiento definido por los estrategias *S* y *C*, respectivamente (Wilson y Lee, 2000). Aunque existen evidencias a favor y en contra de la aplicabilidad y validez de este modelo (Li y Shipley, 2017), la propuesta de Grime ha servido como base para reorientar los esfuerzos de la ecología en la búsqueda de patrones generales de

variación y estrategias comunes a diferentes especies. Uno de estos grandes esfuerzos en la actualidad está representado por la ecología de rasgos funcionales.

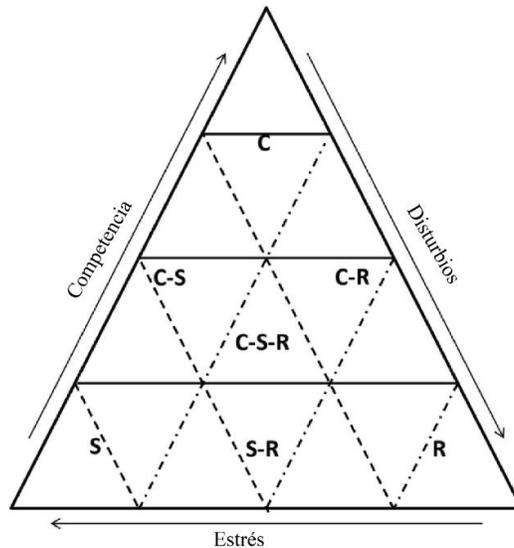


Figura 1. Versión simplificada del triángulo CSR. La dirección de la flecha indica el incremento en la importancia de cada factor. C: competitivas, S tolerantes al estrés y R ruderales. Modificado de Pulsford *et al.* (2014) y basado en Grime (1979).

La ecología de rasgos funcionales tiene como objetivo ofrecer un marco conceptual que permita sintetizar información biológica a partir de datos de fácil obtención en campo en un elevado número de especies, en la búsqueda de patrones generales de variación ecológica (Westoby *et al.*, 2002). Un rasgo funcional se define como cualquier rasgo morfológico, fisiológico y/o fenológico que tiene un impacto directo en la supervivencia y reproducción de los organismos, es decir, en su adecuación (Violle *et al.*, 2007). El impacto en la supervivencia y reproducción de los organismos los convierte en rasgos de gran relevancia para la ecología y la biología evolutiva, ya que son características de los seres vivos sobre las cuales opera la selección natural. En el caso de las plantas, el estudio de la ecología de rasgos funcionales ha permitido identificar dimensiones de la variación de algunos de éstos, como por ejemplo la dimensión definida por la longevidad de las hojas y la masa foliar por área en la que valores más altos de masa foliar se relacionan con una mayor longevidad foliar (Westoby *et al.*, 2002). La gran diversidad de hojas que observamos en un ecosistema puede ser ordenada a lo largo de esta dimensión que ubica, en un extremo, hojas longevas con alta inversión de C por superficie, mientras que, en el extremo contrario, ubica hojas efímeras con baja inversión de C por área. Estos extremos representan estrategias

opuestas que pueden resultar ventajosas o desventajosas bajo ciertas condiciones ambientales. Por ejemplo, hojas más longevas implican un mayor tiempo de residencia de nutrientes en los tejidos y un menor coste de recambio, características ventajosas en condiciones de una baja disponibilidad de nutrientes en el suelo (Wright et al., 2004). Al mismo tiempo, hojas más resistentes, costosas y duraderas implican un crecimiento lento aún bajo condiciones favorables (p.e., alta disponibilidad de nutrientes y agua).

2.1.1 Estrategias conservativas versus adquisitivas

El extremo conservativo en las hojas está caracterizado por estrategias ecológicas que implican un uso conservador de los recursos como el C y los nutrientes para construir tejidos costosos pero resistentes y longevos. Por el contrario, las estrategias adquisitivas son aquellas caracterizadas por un uso rápido de recursos disponibles para el desarrollo de hojas con tejidos relativamente baratos, menos longevos y resistentes, pero con una alta concentración de nutrientes y metabólicamente eficientes (Reich, 2014). Tanto la estrategia conservativa como la estrategia adquisitiva pueden permitir a los organismos una mayor adecuación dependiendo de las condiciones ambientales. Debido a que ambas estrategias ecológicas en las hojas están definidas por disyuntivas en torno a la manera en la que se emplea un mismo recurso (en este caso el C) el espectro resultante ha sido nombrado “espectro económico de las hojas” (Shipley et al., 2006). El espectro económico de las hojas (EEH) ha sido identificado y evaluado en comunidades de plantas silvestres alrededor del mundo, en un gran número de biomas y condiciones, independientemente de las relaciones filogenéticas entre las especies (Donovan et al., 2011; Pan et al., 2020) (Figura 2).

Estrategias ecológicas y espectros económicos en plantas

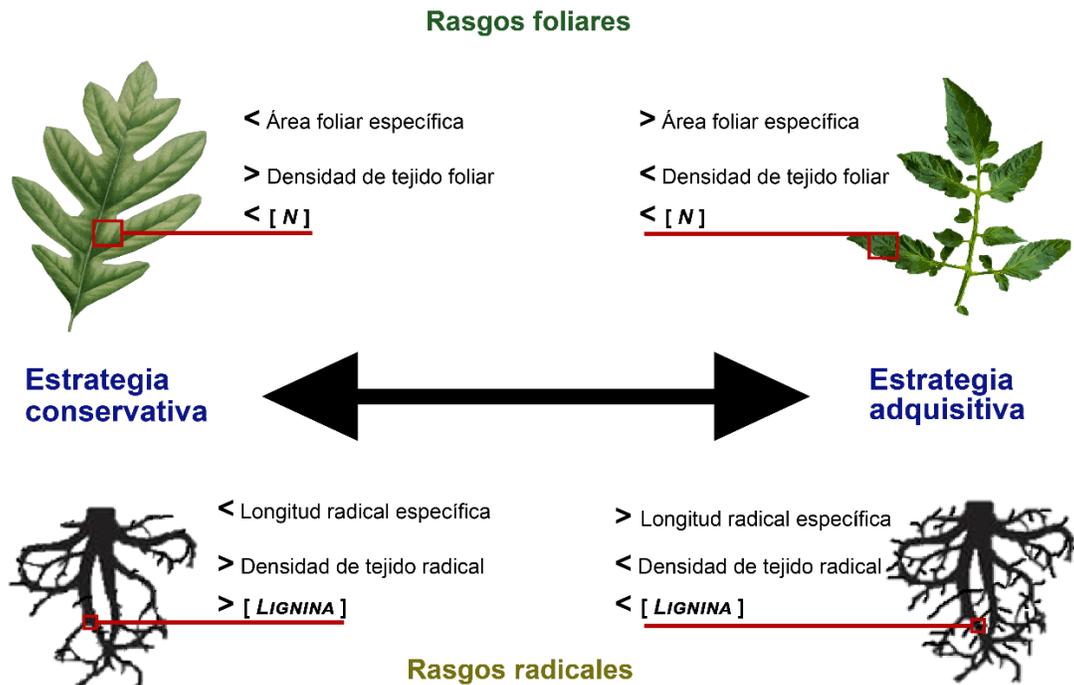


Figura 2. Esquema que representa los espectros económicos de hojas y raíces. A cada lado del espectro se ubican los extremos de las estrategias ecológicas: el extremo conservativo y el extremo adquisitivo. [N] = concentración de nitrógeno, [Lignina] = concentración de lignina.

El éxito en la identificación del EEH, en comunidades de plantas silvestres a nivel global, ha incentivado a la búsqueda de un espectro económico análogo para las raíces (Mommer y Weemstra, 2012), e incluso para el leño (Chave et al., 2009). En el caso de las raíces, se ha observado que las plantas que exhiben estrategias adquisitivas de rápido crecimiento suelen presentar raíces con valores más altos de longitud radical específica (LRE), mayor concentración de nutrientes como el nitrógeno (N) y el fósforo (P), menor concentración de lignina (i.e., C) y menor densidad de tejido radical (DTR) (Freschet et al., 2017; Roumet et al., 2016). Estas correlaciones entre rasgos exhibidos por las raíces han llevado a definir un espectro económico de la raíz (EER) (An et al., 2022; Reich, 2014; Weemstra et al., 2016, Figura 2). Sin embargo, el espectro en raíces no es tan claro como en las hojas, en parte por la complejidad del ambiente edáfico y también debido a la diversidad de funciones que las raíces desempeñan en comparación con las hojas (i.e., exploración, absorción de agua y nutrientes, anclaje y soporte, interacciones con simbiosis) (Kong et al., 2019; Schneider y Lynch, 2020).

Dado que es posible describir un espectro económico para las hojas y otro para las raíces, ha surgido la pregunta de si estos espectros son paralelos en cuanto a las variables que participan, las estrategias ecológicas exhibidas y los recursos (p.e., nutrientes) involucrados. En este sentido, existe evidencia tanto a favor como en contra para la existencia de un fuerte paralelismo entre los espectros económicos de hojas y raíces (Craine et al., 2002; de la Riva et al., 2021; Isaac et al., 2021). La *hipótesis de paralelismo* entre hojas y raíces sugiere que las plantas que exhiben rasgos acordes con estrategias adquisitivas en las hojas también lo hacen para las raíces. Por ejemplo, valores elevados de área foliar específica (AFE) en las hojas y valores elevados de longitud radical específica (LRE) en raíces, con tejidos de poca densidad en ambos órganos. Se ha teorizado que este paralelismo les provee una mayor adecuación a los individuos al hacer un uso coordinado de los recursos a nivel de toda la planta (Kramer–Walter et al., 2016; Reich, Tjoelker, et al., 1998). Si bien existe evidencia de que bajo algunas circunstancias los distintos órganos de la planta responden de forma desacoplada (Vleminckx et al., 2021), los hallazgos en torno a las correlaciones entre rasgos de hojas y raíces muestran que los espectros económicos de los diferentes órganos de las plantas podrían ser parte de un espectro económico más grande, que abarca toda la planta (Poorter et al., 2014). Este espectro económico a nivel de toda la planta corresponde con las disyuntivas en la utilización de recursos a las que se enfrenta todo el organismo, lo cual se refleja en rasgos morfológicos, anatómicos, fisiológicos y de asignación de biomasa, en tallos, hojas y raíces (Díaz et al., 2016). En el caso de los tallos, por ejemplo, se ha observado que plantas con valores más altos de AFE suelen presentar tallos de menor densidad (Méndez–Alonzo et al., 2012). Estos tejidos de baja densidad suelen estar asociados con estrategias ecológicas pioneras en diversos ecosistemas. En síntesis, la evidencia sugiere nos que existe un cierto grado de coordinación entre los espectros económicos de los tejidos aéreos y subterráneos que se refleja en la expresión de las mismas estrategias ecológicas, pero esta debe ponerse a prueba a la luz de nuevos trabajos e investigaciones.

El conocimiento de las estrategias ecológicas y la identificación de estos patrones globales de variación se ha basado en décadas de estudio de comunidades de plantas silvestres alrededor del mundo. La mayoría de estos estudios se han enfocado en la comparación interespecífica (entre especies) de valores medios en la expresión de rasgos funcionales, pero sólo recientemente se ha abordado la pregunta de qué pasa con la variación en la expresión de rasgos funcionales a nivel intraespecífico (entre individuos de la misma

especie) (Martin et al., 2017). Las plantas de cultivo constituyen una gran oportunidad de abordar la variación existente en la expresión de rasgos funcionales a nivel intraespecífico (intervarietal e intravarietal), debido al elevado número de variedades que poseen muchos de los cultivos a nivel escala global. Esta información podría ser importante para entender mejor los rangos de expresión de los rasgos funcionales en los diferentes órganos dentro de una misma planta y cómo esta variación ha sido favorecida (o no) por la selección. En este sentido, poco se sabe aún sobre cuáles han sido los procesos evolutivos y las presiones de selección que han moldeado estos espectros económicos y las correlaciones entre los distintos órganos. El estudio de las plantas de cultivo representa una oportunidad única para explorar estas interrogantes en torno a la expresión de rasgos funcionales.

2.2 La importancia de estudiar las estrategias ecológicas en los cultivos

Las plantas de cultivo son el resultado de un proceso en el que los seres humanos han participado directa e indirectamente en la selección de rasgos en las plantas que las hacen útiles para la actividad agrícola, a través del proceso de la domesticación (Gepts, 2003; Richerson et al., 2001; Weisdorf, 2005). De acuerdo con Zeder (2006) la domesticación puede considerarse una relación mutualista sostenida en la que un organismo influye en la reproducción y adecuación de otro organismo con el fin de tratar de asegurar la provisión de un recurso de interés. En el caso de los humanos, estos recursos de interés incluyen alimento y materias primas tales como las fibras vegetales o los combustibles. Algunas características de las plantas de cultivo incluyen un crecimiento más rápido bajo condiciones favorables, ciclos de vida más cortos, mayor productividad y maduración más rápida de frutos y semillas. Todos estos rasgos se asocian con estrategias adquisitivas en las plantas (Tribouillois et al., 2015).

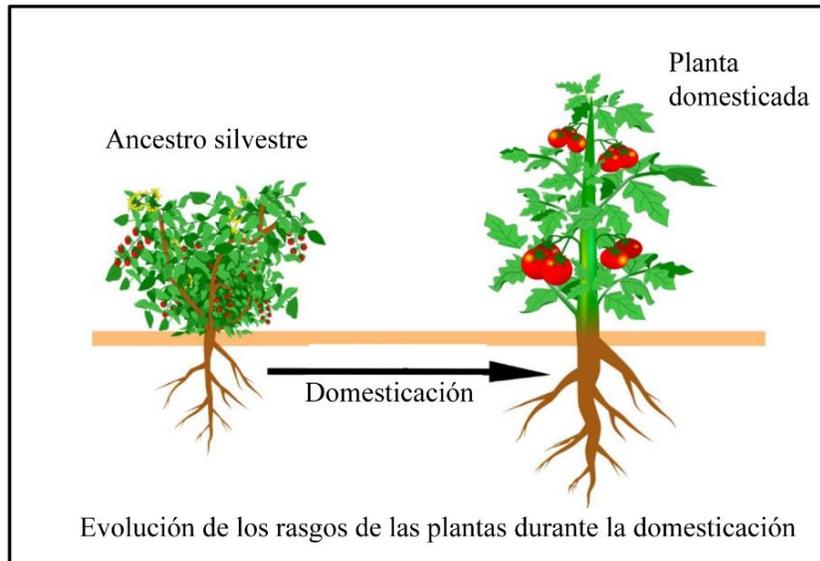


Figura 3. Cambios morfológicos durante el proceso de domesticación a partir de los ancestros silvestres en el jitomate (*Solanum lycopersicum*). Respecto de los parientes silvestres, las plantas domesticadas tienen mayor dominancia apical, un aumento del área foliar específica (AFE) y un mayor tamaño de los frutos comestibles. Modificado a partir de Martín-Robles et al. (2018).

Es probable que los ancestros silvestres de las plantas de cultivo ya exhibieran estrategias ecológicas más adquisitivas respecto a otras plantas silvestres, además de presentar otros rasgos que resultarían favorables para su posterior domesticación, como se sostiene en la hipótesis del vertedero (i.e., *Dump-heap hypothesis*) (Hawkes, 2013; Thomas, 1956). Esta sugiere que los ancestros de las plantas de cultivo presentaban características que les otorgaban una mayor adecuación en los hábitats modificados por las actividades humanas, como las zonas circundantes a los asentamientos humanos (Martín-Robles et al., 2019). Dichas áreas tenían una mayor disponibilidad de nutrientes, así como una mayor frecuencia de disturbios asociados con la actividad agrícola. Estas condiciones favorecieron a aquellos individuos y especies con rasgos adquisitivos. Por lo tanto, la hipótesis del vertedero sugiere una selección no dirigida o no intencionada de rasgos en etapas tempranas de domesticación de los parientes silvestres. Actualmente existe evidencia tanto a favor (Martín-Robles et al., 2019) como en contra (Abbo y Gopher, 2020) de este escenario. En síntesis, es probable que en un inicio se haya dado una preselección de especies de forma inconsciente, para posteriormente dar paso a una selección consciente y dirigida de rasgos deseables por parte de los agricultores (Fuller et al., 2011, 2014; Hillman y Davies, 1990).

A menudo, los procesos de evolución bajo domesticación han modificado características morfológicas, fisiológicas, ecológicas, genéticas con las que podemos diferenciar entre plantas silvestres y domesticadas (Figura 3). Estos conjuntos de rasgos han sido

nombrados como “síndromes de domesticación” (Harlan, 1992) e incluyen la reducción en los mecanismos de dispersión y dormancia de las semillas, el aumento del tamaño y la productividad de los órganos de interés (i.e., frutos, tallos, hojas), la reducción de los ciclos de vida (i.e., anualidad), y una mayor dominancia apical (Abbo et al., 2014; Figuras 3 y 4). Los rasgos asociados con los síndromes de domesticación permiten un mejor aprovechamiento de las plantas por parte de los seres humanos en los agroecosistemas, pero también traen consecuencias para la adecuación de los organismos en los hábitats silvestres. La expresión de estos rasgos en las plantas puede traer consecuencias negativas para la adecuación de los individuos en hábitats silvestres, como se ha observado en el caso de la indehiscencia de las espigas en el trigo (Charmet, 2011), o positivas, como en el caso del crecimiento rápido y la tolerancia al estrés de las supermalezas (Vercellino et al., 2023) y otras herbáceas como el girasol (K. L. Mercer et al., 2007). Los síndromes de domesticación muchas veces reflejan una relación mutualista entre las plantas de cultivo y los humanos, aunque las consecuencias de estos síndromes para la adecuación de los cultivos pueden variar dependiendo de las condiciones ambientales. En el caso de los agroecosistemas, estos rasgos suelen otorgar una mayor adecuación a las plantas de cultivo (Isaac et al., 2021).

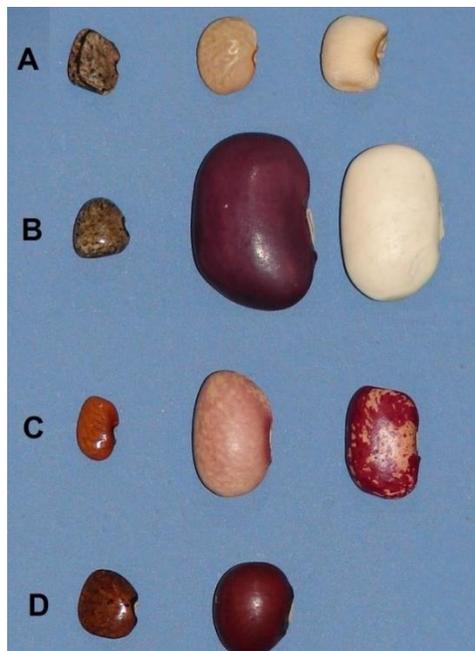


Figura. 4. Fotografía que compara los cambios morfológicos como consecuencia de la domesticación en cuatro de las cinco especies domesticadas de frijol. La primera columna de semillas de izquierda a derecha corresponde a semillas de plantas silvestres mientras que las semillas de la segunda y tercera columna corresponden con semillas de variedades cultivadas. Las filas (representadas por letras) corresponden a cuatro de las especies domesticadas de frijol. A: *P. acutifolius*; B: *P. coccineus*; C: *P. vulgaris*, D: *P. lunatus*. Fotografía de Martínez Castillo, J.; tomada de Castillo et al. (2015).

La mayoría de los rasgos exhibidos en los síndromes de domesticación pueden considerarse acordes con estrategias ecológicas adquisitivas. Por ejemplo, las plantas de cultivo tienden a exhibir hojas con mayor área foliar específica y mayor concentración de nutrientes que sus contrapartes silvestres. Hojas con mayor concentración de nutrientes suelen correlacionarse con una mayor actividad fotosintética (Reich, Ellsworth, et al., 1998), permitiendo una mayor producción de energía capaz de suplir la demanda que implica la producción de frutos más grandes y carnosos (Gregoriou et al., 2007; Simkin et al., 2020). Sin embargo, hojas menos resistentes y menos longevas, con mayor concentración de nutrientes son más susceptibles a la herbivoría (Muiruri et al., 2019; Poorter et al., 2004) y a la destrucción física por factores abióticos. En el caso del espectro económico de las raíces, no se han encontrado cambios significativos hacia estrategias más adquisitivas en plantas cultivadas respecto a sus progenitores silvestres, pero sí entre los progenitores silvestres y otras plantas silvestres (i.e., raíces más gruesas con tejidos de baja densidad y valores bajos de longitud radical específica) (Martín–Robles et al., 2019). En cultivos donde el interés principal no se ha centrado en las raíces, como es el caso de los frijoles, las raíces de las plantas de cultivo no han sido objeto de una selección directa tan intensa como sí ha ocurrido con rasgos aéreos, por lo que analizar la relación entre la expresión del EEH y el EER resulta fundamental para entender los efectos indirectos de la domesticación.

Otro efecto interesante que el proceso de domesticación ha tenido en las plantas ha sido el cambio en los patrones de asignación de biomasa (i.e., C) entre órganos aéreos y subterráneos. A partir de los estudios realizados en plantas silvestres, se ha observado que la biomasa invertida en las raíces tiene un escalamiento isométrico respecto a la biomasa invertida en los órganos aéreos (Niklas, 2004; Niklas y Enquist, 2002). Sin embargo, en las plantas de cultivo se ha reportado un aumento en la asignación de biomasa a las estructuras aéreas respecto a la inversión de biomasa en las raíces (Qin et al., 2012). Estos resultados son compatibles con una estrategia ecológica adquisitiva, ya que se ha observado que en las plantas de cultivo, los incrementos en la asignación de biomasa en órganos aéreos se relacionan con incrementos en el área foliar específica (AFE) (Milla y Matesanz, 2017). Una forma útil de reflejar esta asignación de recursos es el cociente de biomasa aérea y subterránea (Liu et al., 2021). La asignación de una mayor proporción de biomasa aérea resulta favorable en ambientes con alta disponibilidad de nutrientes y agua, como es el caso de los cultivos en los agroecosistemas (Roucou et al., 2018).

Además de la importancia del estudio de rasgos funcionales en cultivos para la biología evolutiva, entender la respuesta de las estrategias adquisitivas bajo diferentes condiciones ambientales es de gran importancia para el futuro de la agricultura bajo el cambio climático. El estudio de los espectros económicos en las plantas de cultivo permitiría identificar características que podrían dar lugar a una mayor vulnerabilidad frente a factores bióticos o abióticos, así como identificar aquellas variedades que pudiesen tener un mejor desempeño frente a condiciones adversas. Asimismo, el conocimiento más profundo de las presiones selectivas que han moldeado los espectros económicos en las plantas y la coordinación entre los órganos aéreos y subterráneos podrían proporcionar información útil respecto a la influencia de las prácticas de manejo (Wood et al., 2015).

2.3 Los frijoles: un modelo de estudio ideal para el estudio de las estrategias ecológicas en las plantas de cultivo

Los frijoles (género *Phaseolus*) es un grupo de plantas integrado por aproximadamente 70 especies (Delgado–Salinas et al., 2006). Los representantes del género se distribuyen en el continente Americano, desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina (Freytag y Debouck, 2002; Toro Chica et al., 1990). Sin embargo, la mayor diversidad se concentra en la región Mesoamericana, principalmente en México con aproximadamente 65 especies (Delgado–Salinas et al., 2006, 2019). La diversidad actual dentro del género *Phaseolus* tan sólo en el país responde a un evento de diversificación reciente (~2–4 Ma), que coincide con la actividad tectónica que dio origen a sistemas montañosos actuales como la Faja Volcánica Trans–Mexicana (Delgado–Salinas et al., 2006). Los procesos de especiación fueron favorecidos por la formación de barreras geográficas, el aislamiento poblacional y los gradientes altitudinales, y por tanto climáticos y edáficos, de los sistemas montañosos (Delgado–Salinas et al., 2006).

El frijol es la leguminosa en forma de grano más consumida mundialmente de forma directa por los humanos y constituye una fuente asequible de proteína y micronutrientes (Broughton et al., 2003). Entre las especies que integran el género *Phaseolus*, se distinguen cinco especies domesticadas: *Phaseolus vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray y *P. dumosus* Macfady. Se ha discutido que el origen de *P. dumosus* se remonta probablemente a un caso de hibridación natural entre *P. vulgaris* y *P. coccineus* (Mina–Vargas et al., 2016), aunque hay estudios en los cuales, al ejecutar análisis filogenéticos con marcadores moleculares, *P. dumosus* y *P. coccineus* se ubican como especies

hermanas (Guerra–García et al., 2017). Dentro de la filogenia, las especies *P. vulgaris*, *P. acutifolius*, *P. coccineus* y *P. dumosus* pertenecen a un mismo grupo (Vulgaris), mientras que *P. lunatus* pertenece a un grupo distinto (Delgado–Salinas et al., 2006; Figura 4). Estas cinco especies domesticadas de frijol poseen parientes silvestres que se distribuyen exclusivamente en el continente americano, así como un importante número de variedades domesticadas que se cultivan tanto dentro como fuera del continente americano (Andueza–Noh et al., 2016; Lépiz Idelfonso, 2010).

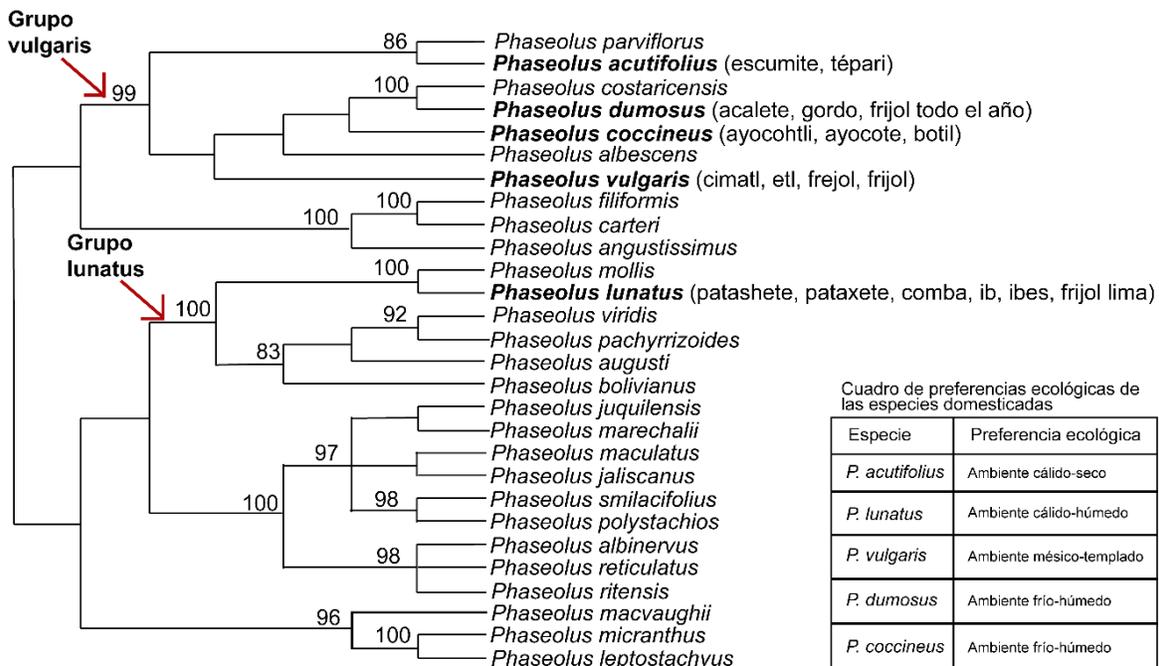


Figura 5. Árbol filogenético que muestra parte de la filogenia del género *Phaseolus* spp., haciendo énfasis en los grupos Vulgaris y Lunatus. Figura modificada a partir de la presentada por Dohle et al., (2019) y a su vez basada en la filogenia propuesta por Delgado-Salinas et al. (2006). Los valores de confianza de los nodos van de 0 a 100 y se anotan sobre algunos clados clave. Los nombres científicos de las especies domesticadas se anotan con negrillas. La información de las preferencias ecológicas está basada en la presentada por Bitocchi et al. (2017).

La cercanía filogenética entre las especies domesticadas en combinación con los procesos de especiación recientes que parecen caracterizar al género *Phaseolus* explicarían el elevado flujo génico que se ha reportado entre algunas especies (p.e., *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. dumosus*). Este flujo también se ha reportado entre poblaciones cultivadas y silvestres de una misma especie (Chacón–Sánchez, 2018; Gioia et al., 2013). La introgresión y el flujo génico ayudan a entender por qué los efectos de cuello de botella no han sido tan marcados en el caso del frijol como ocurre con otros cultivos. El fenómeno de cuello de botella es una de las consecuencias más comunes del proceso de domesticación que resulta del establecimiento de los cultivos a partir de la diversidad genética de pocos individuos en comparación con la diversidad de la población original (Hyten et al., 2006;

Kantar et al., 2017). En el caso del arroz por ejemplo, un estudio reveló una diversidad genética en orden decreciente entre siete parientes silvestres, 19 variedades locales y siete cultivares de arroz (Ram et al., 2007). Por otro lado, un estudio de domesticación reciente en Nueva Zelanda de una raíz ha revelado un drástico efecto de cuello de botella (Shepherd et al., 2016). Los efectos del cuello de botella y su papel en el proceso de domesticación están en el centro de un debate actual (Allaby et al., 2022). Estudios recientes que evalúan las consecuencias de la domesticación en algunas especies anuales como el maíz han mostrado que en muchos casos no parece haber una drástica reducción de la diversidad genética en las etapas tempranas del proceso de domesticación (Allaby et al., 2018).

Dada la importancia del frijol en el patrimonio biocultural de las áreas donde además de encontrarse mayor diversidad de parientes silvestres, continúan ocurriendo los procesos de domesticación, así como la importancia económica y nutrimental que ha adquirido en los sitios donde ha sido introducido, resulta crucial entender la expresión de rasgos funcionales en las diferentes especies domesticadas frijol. Estas especies constituyen un modelo ideal para estudiar la evolución fenotípica convergente que se refleja en los síndromes de domesticación (Chacón–Sánchez, 2018; Gepts, 2003; Koinange et al., 1996). Cada especie domesticada refleja un evento de domesticación independiente en Mesoamérica, mientras que *P. vulgaris* y *P. lunatus* poseen un proceso de domesticación adicional e independiente en Sudamérica (Bitocchi et al., 2017). Estos eventos independientes permiten evaluar las consecuencias de presiones de selección similares en especies emparentadas, aún en ambientes muchas veces contrastantes.

Las cinco especies de frijol que poseen variedades cultivadas conforman un complejo *silvestre a domesticado* de especies. Las poblaciones silvestres de dichas especies se distribuyen exclusivamente en el continente americano y presentan afinidades ecológicas diversas. Las poblaciones silvestres de *P. vulgaris* y *P. lunatus* se distribuyen tanto en Mesoamérica como Sudamérica, mientras que *P. acutifolius*, *P. coccineus* y *P. lunatus* se distribuyen exclusivamente en Mesoamérica. El frijol común (*P. vulgaris*) está adaptado a climas templados–mésicos y crece por lo general en altitudes bajas. El frijol ayocote (*P. coccineus*) se distribuye principalmente en ambientes fríos y húmedos, a altitudes mayores. Por otro lado, el frijol acalete (*P. dumosus*) se encuentra en hábitats intermedios, lo que podría estar reflejando su condición híbrida (Mina–Vargas et al., 2016). Actualmente, las poblaciones silvestres de *P. dumosus* se localizan en las tierras altas de Guatemala (altitud > 1460 msnm) (Mina–Vargas et al., 2016, p.; Schmit y Debouck, 1991) y posiblemente en

Chiapas (com. pers. Ing. Socorro Muruaga). El frijol lima (*P. lunatus*) es una especie de ambientes cálidos–húmedos y sub–húmedos de baja altitud, como las costas del Pacífico Mexicano o la Península de Yucatán. Finalmente, el frijol tépari (*P. acutifolius*) es una especie muy bien adaptada a ambientes áridos como los del norte de México y sur de los Estados Unidos (Bitocchi et al., 2017).

La domesticación de las diferentes especies parece haber ocurrido en diferentes momentos y regiones geográficas. En el caso de *P. vulgaris*, el proceso de domesticación pudo haber comenzado de 8,000 a 5,000 años antes del presente (A.P.) (Mamidi et al., 2011). Los registros más antiguos provienen de los valles peruanos (Gepts, 1998; Kaplan et al., 1973). En México, se han encontrado fragmentos de vainas que datan entre 5,000 a 2,300 años A.P. (Gepts, 1998; Kaplan y Lynch, 1999, Figura 5). Por su parte, *P. lunatus* muestra evidencias indirectas de domesticación de hasta 7,700 años A.P., aunque se han encontrado frijoles lima domesticados en Dzibilchaltún (Península de Yucatán) que datan de 1,300 años A.P. (Kaplan y Lynch, 1999). Existe también evidencia de frijol lima domesticado en los valles costeros de Perú de hace 5,600 años antes del presente (A.P.) (Kaplan y Lynch, 1999). En el caso de *P. acutifolius*, se han encontrado frijoles domesticados en el Valle de Tehuacán que datan de hace 2,500 años A.P. (Kaplan y Lynch, 1999), pero los primeros eventos de domesticación pudieron haber ocurrido en el norte de México hace 5,000 años (Mhlaba et al., 2018). Para *P. coccineus*, las muestras encontradas en el Valle de Tehuacán datan de tan sólo 480 años A.P., pero trabajos con marcadores moleculares sugieren que su domesticación pudo haberse dado mucho antes, posiblemente hace 3,950 años (Guerra–García et al., 2017; Metheny y Beaudry, 2015). Pese a que no existen fechas claras de domesticación de *P. dumosus*, su probable origen como híbrido natural y su baja diversidad genética sugieren un evento de domesticación más reciente en las montañas de Guatemala (Freytag y Debouck, 2002).

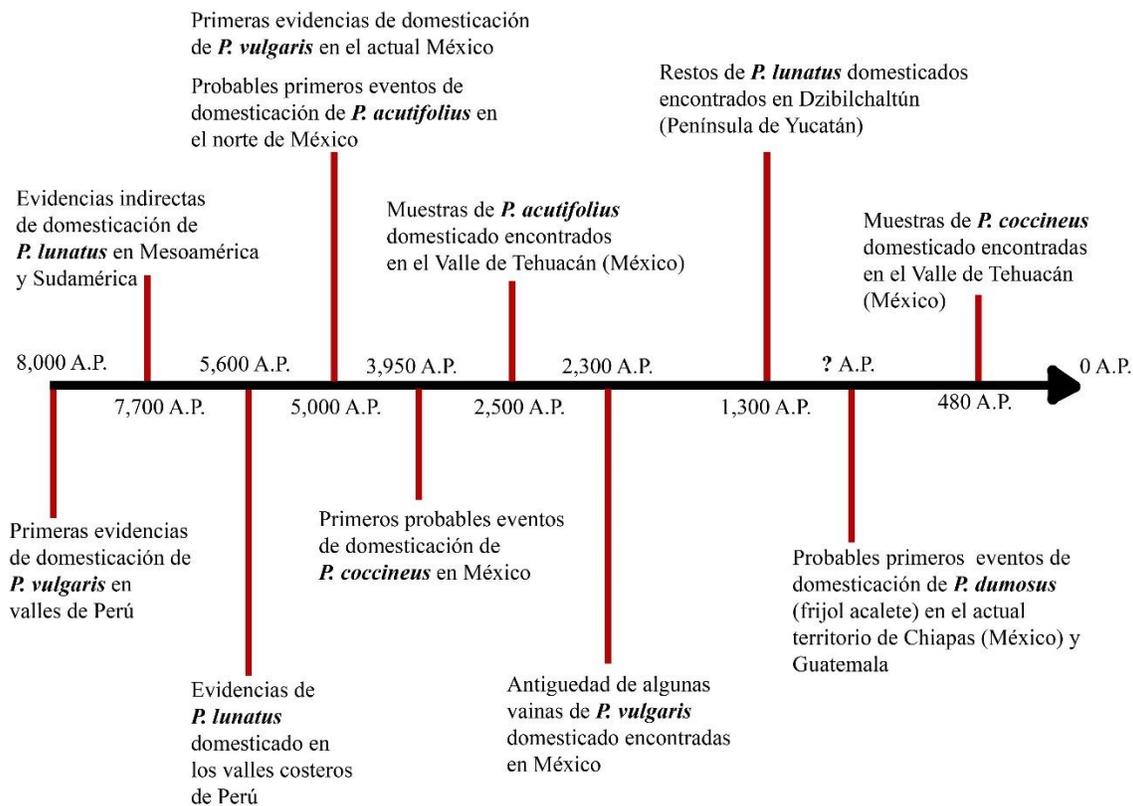


Figura 6. Principales eventos que reflejan procesos de domesticación directa e indirecta de las cinco especies domesticadas del género *Phaseolus* spp. Organizadas en orden cronológico. Los eventos no se encuentran colocados a escala entre sí, por lo que la distancia entre éstos no es informativa sino ilustrativa. A.P.: años antes del presente

2.4. Perspectivas de los frijoles como modelo de estudio para la expresión de estrategias ecológicas en las plantas de cultivo.

Los conceptos de *raza*, *variedad local* y *variedad autóctona* (*landrace* en inglés) se refieren a poblaciones dinámicas de plantas de cultivo que se encuentran adaptadas a condiciones ambientales y de manejo locales, que se suelen cultivar en sistemas de manejo tradicionales, por lo que presentan una fuerte asociación cultural (Casañas et al., 2017; Villa et al., 2005). Esta diversidad ambiental y de manejo lleva a la expresión de rasgos morfológicos, fisiológicos, fenológicos y genéticos también altamente diversos (Corrado y Rao, 2017; Hellin et al., 2014). Además, estas variedades forman parte del patrimonio biocultural de muchas comunidades en México (Blair et al., 2013; Leon Rojas et al., 2020). Tan solo para *P. vulgaris* se han reportado más de cien variedades locales en nuestro país (Blair et al., 2013) al igual que para *P. lunatus* (Heredia–Pech et al., 2022; Martínez–Castillo et al., 2012, 2016; Motta–Aldana et al., 2010). Para *P. acutifolius* se han reportado 70 variedades de frijol tépari (*P. acutifolius*) (Miklas et al., 1994), mientras que para *P. coccineus* se han reportado más de 30 para México (Rodríguez et al., 2013), y para *P.*

dumosus al menos 20 variedades locales distintas (CIAT Bean Database, 2022; Mina-Vargas et al., 2016), pero resulta importante decir que para todas las especies, esta diversidad podría estar subestimada. La diversidad expresada en las variedades cultivadas de las especies domesticadas de frijol otorga una oportunidad apropiada para el estudio de la expresión de rasgos funcionales bajo un contexto de adaptación a un amplio rango de condiciones ambientales.

La enorme diversidad de variedades locales permite examinar la expresión de rasgos funcionales a diferentes niveles. Estos niveles incluyen el intravarietal (o interindividual), intervariedad (o intraespecífico) e interespecífico. Esta aproximación novedosa nos brinda la oportunidad de establecer con mayor claridad la relación que existe entre la expresión de rasgos funcionales y las condiciones ambientales, así como las consecuencias de la domesticación en las disyuntivas que definen los espectros económicos de hojas y raíces. Esta perspectiva que proporciona la ecología funcional permite establecer bases para asociar la expresión de estrategias ecológicas bajo determinadas condiciones ambientales y de decenas de cientos de años de co-evolución con el ser humano y el hábitat que han compartido. La presente tesis plantea estudiar las diferencias en cuanto a la expresión, coordinación y dimensiones de variación de los rasgos funcionales vegetativos (i.e., hojas, tallos y raíces) y las estrategias ecológicas en las cinco especies domesticadas de frijol. Cada una de estas especies de frijol presenta afinidades ecológicas particulares, y representa una historia de domesticación independiente representada por decenas de variedades que son el resultado de procesos de adaptación local a un amplio rango de condiciones ambientales y de manejo. Por ello, el sistema frijol permite no solamente poner a prueba hipótesis novedosas respecto a la evolución de estrategias ecológicas en las plantas en general, sino también generar información con gran potencial aplicado para (i) el manejo sostenible de agroecosistemas (p.e., bajo condiciones de pocos o nulos insumos de fertilización), (ii) el desarrollo de sistemas de cultivo resilientes al cambio climático, y (iii) la conservación de la agrobiodiversidad y riqueza biocultural.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo General

Analizar la expresión de rasgos funcionales y las estrategias ecológicas asociadas en variedades cultivadas de las cinco especies domesticadas de frijol.

Objetivo 1.

- Analizar si las dimensiones de variación de rasgos funcionales identificados en especies silvestres (espectros económicos) también se expresan en las variedades cultivadas de cinco especies domesticadas de frijol.

Hipótesis:

Las disyuntivas económicas en torno a la asignación de recursos que han dado lugar a los espectros económicos en las plantas son el resultado de fuertes presiones de selección que el proceso de domesticación no ha sido capaz de eliminar.

Predicción asociada:

Esperamos observar fuertes correlaciones entre los rasgos funcionales que dan lugar a los espectros económicos en las plantas. Por ejemplo, en el caso del espectro económico de las hojas, esperamos observar una correlación negativa entre la densidad de tejido foliar (DTF) y el área foliar específica (AFE), mientras que, en el caso del espectro en la raíz, esperamos observar una correlación negativa entre la longitud de tejido radical (LRE) y la densidad de tejido radical (DTR).

Objetivo 2.

- Determinar la existencia de coordinación en la asignación de recursos entre la expresión de rasgos funcionales de hojas y raíces en las variedades cultivadas de las cinco especies domesticadas de frijol.

Hipótesis:

Existe de una coordinación en la asignación de recursos a nivel de toda la planta (entre órganos aéreos y subterráneos) que permite un uso más eficiente de los recursos, otorgando a las plantas una mayor adecuación en general.

Predicción asociada:

Esta coordinación se expresa a través del paralelismo en las estrategias ecológicas exhibidas tanto por hojas como por raíces, es decir, esperamos que los valores de rasgos funcionales, tanto en hojas como raíces de un mismo individuo, reflejen las mismas estrategias ecológicas. Por ejemplo, una estrategia adquisitiva en las hojas que se exprese a través de valores elevados de AFE y bajos valores de DTF (i.e., hojas de construcción barata) se corresponderá con una estrategia adquisitiva en el sistema radical que se expresa a través de valores elevados de LRE y bajos valores de DTR (i.e., raíces de construcción barata).

Objetivo 3.

Comparar los niveles de variación (i.e., variación intravarietal, variación intraespecífica (intervarietal) y variación interespecífica) de tres rasgos funcionales de hojas, cuatro rasgos funcionales de raíz, un rasgo funcional del tallo y la proporción de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea en variedades cultivadas de las cinco especies domesticadas de frijol.

Hipótesis:

La variación intraespecífica es menor que la variación interespecífica.

Predicción asociada:

Las cinco especies domesticadas de frijol poseen diferentes nichos ecológicos, después el proceso de domesticación sometió a estas especies a un nuevo proceso de cambio frente a condiciones ecológicas particulares (i.e., nuevos ambientes agrícolas y prácticas de manejo) que permitió una diversificación de variedades. Por lo tanto, esperamos que estas variedades expresen alta diversidad en la expresión de rasgos funcionales, pero dicha

expresión estará limitada por el rango de expresión funcional de la especie. Esto se traduciría en una variación intraespecífica menor a la variación expresada a nivel interespecífico, mientras que la variación interindividual no será significativa para los frijoles.

4. METODOLOGÍA

4.1 Descripción del área de estudio y suelo

El experimento se llevó a cabo en un terreno agrícola ubicado en la localidad de Las Vigas, municipio de Villa del Carbón, Estado de México (19°39'52.53" N, 99°30'8.43" O), a una altitud de 2,800 m (Figura 6). El clima de la región es templado con inviernos secos y lluvias en verano (clima *Cwb* de acuerdo con la clasificación climática de Köppen). La vegetación nativa predominante son los bosques templados de pino–encino que han disminuido su extensión debido a la deforestación para actividades agrícolas y aprovechamiento de recursos forestales no maderables como la tierra de monte (Com. pers. Don Erasmo León, propietario del terreno). La temperatura media anual es de 14.1 °C con una máxima de 21.2 °C y una mínima de 7.0 °C. La precipitación anual total es de 949.5 mm, alcanzando un máximo en el mes de septiembre con 471.8 mm. Estos datos climatológicos corresponden a los reportados por la estación climatológica “La Cañada” de la CONAGUA (clave 15393), ubicada en Villa del Carbón, Estado de México (coordenadas: 19° 46' 54" N, 99° 28' 21" O, altitud: 2,496 m). Los tipos de suelo predominantes en la región, de acuerdo con la clasificación de la WRB–FAO (2006), son los andosoles y luvisoles. Se realizó un perfil del primer metro del suelo (luvisol) en el terreno identificándose tres horizontes (Ap, Bw y Bt) con base en el *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en campo* (Siebe et al, 2007) (Figura 7 y Cuadro 1). El tipo de suelo corresponde con un luvisol que ha tenido manejo agrícola por al menos dos décadas (Siebe et al, 2007).

La extensión total aproximada del terreno es de 550 m², con una pendiente irregular de aproximadamente 6° de inclinación en su punto más abrupto. El propietario del terreno señaló que el conjunto de parcelas tenía una historia de uso de 20 años previos a la realización del experimento. La actividad principal esos años fue la agricultura con arado de tracción animal y siembra manual rotando anualmente el cultivo de haba (*Vicia faba*), maíz (*Zea mays*) y frijol ayocote (*P. coccineus*).



Figura 7. Imagen satelital del terreno donde se llevó a cabo el estudio, ubicado en la comunidad de Las Vigas, municipio de Villa del Carbón, Estado de México. Coordenadas: 19°39'52.53" N, 99°30'8.43" O, altitud: 2800 msnm.

Cuadro 1. Perfil de suelo en el que se describen los horizontes presentes en la parcela donde se llevó a cabo el experimento

Horizonte	Profundidad	Descripción
Ap	0–9 cm	Color café–oscuro en húmedo, textura franco–limosa, MO, pH, estructura débil de terrones y fragmentos, agregados finos y medios, pedregosidad nula o escasa (menor al 1%), con una elevada cantidad de poros intersticiales finos y medios, densidad elevada de raíces finas, límite difuso pero regular.
Bw	9–20cm	Color café oscuro en húmedo, textura franco arcillo arenosa con aparentemente mayor densidad que el horizonte anterior, estructura débil con terrones, pedregosidad escasa o nula (menor al 1%), abundancia media de poros intersticiales finos, densidad media a alta de raíces finas, límite claro pero irregular.
Bt	20–60cm	Color café rojizo en húmedo, textura franco arcillosa, estructura moderada subangular en bloques, moderada, con cutanes delgados y quebrados probablemente de arcillas y óxidos de hierro. Poros escasos en comparación con los horizontes delgados, así como una mayor compactación, pedregosidad escasa (menor al 2%), densidad baja de raíces gruesas, raíces finas escasas.

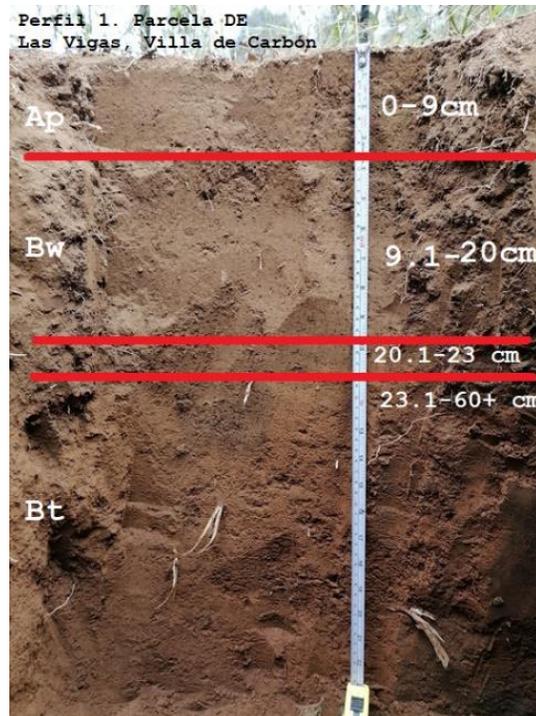


Figura 8. Perfil del suelo que ilustra los tres horizontes (Ap, Bw y Bt) ubicados en el sitio seleccionado dentro de la parcela donde se llevó a cabo el experimento.

4.2 Selección de variedades de frijol

Para abarcar la mayor variación posible respecto a condiciones ambientales y prácticas de manejo que influyen en el cultivo de frijol, realizamos una selección de un total de 20 taxa que corresponden a distintas variedades de las cinco especies domesticadas de frijol. Se eligieron seis variedades de *P. vulgaris*, cuatro de *P. coccineus*, dos de *P. dumosus*, cuatro de *P. acutifolius* y cuatro de *P. lunatus*. Para las especies *P. acutifolius*, *P. lunatus* y *P. coccineus* se procuró elegir dos variedades cultivadas en tierras altas (altitud mayor de $\geq 1,200$ metros) y dos en tierras bajas (altitud menor de < 1200 m), ya que estos ambientes suelen presentar condiciones climáticas contrastantes. De esta forma se buscaba maximizar la posible variación dentro de las especies y poner a prueba de forma más exigente la predicción del objetivo 3 (mayor variación entre especies que entre variedades). En el caso de *P. vulgaris* fue posible tener un mayor número de variedades tanto de tierras altas como bajas. Para la selección de estas variedades elegimos exclusivamente variedades locales, también conocidas como variedades criollas o *landraces*. Por otro lado, para disminuir factores de confusión en los experimentos derivados de diferentes hábitos de crecimiento, se seleccionaron exclusivamente variedades con un hábito de crecimiento tipo III o IV (i.e., hábitos de crecimiento indeterminado). Las semillas se obtuvieron de mercados locales en distintos estados de la República Mexicana. Se recabaron datos como

el nombre común, el sitio de obtención, las características de la semilla e información provista por los comerciantes. La identidad de cada una de las semillas fue corroborada con ayuda del Dr. Alfonso Delgado del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, quien es experto en el género *Phaseolus*.

4.3 Preferencias climáticas de cada variedad de frijol

Las preferencias climáticas de las variedades de frijol empleadas en el estudio provinieron de la literatura asociada a las diferentes especies y variedades y de información proporcionada por los productores o comerciantes respecto al lugar de donde fueron obtenidas las semillas. Se determinaron la temperatura media anual y la precipitación media anual de los sitios donde se obtuvieron las variedades. Por ejemplo, la variedad 'Bakalar' de *P. lunatus* fue obtenida en el mercado de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, y es sembrada por productores en esa misma región. Por lo tanto, la preferencia climática de esta variedad se estableció a partir de la temperatura media anual y precipitación media anual para Felipe Carrillo Puerto, utilizando datos de la estación meteorológica más cercana. Una vez obtenidos los valores de estas variables climáticas para cada una de las variedades, se establecieron tres categorías de temperatura: 1) frío, 2) templado y 3) cálido, y tres para la precipitación: 1) seco, 2) mésico y 3) húmedo (Cuadro 2). Las categorías de temperatura se definieron a partir de criterios modificados de la clasificación ajustada de Köppen propuesta por Enriqueta García para México (García, 2004), mientras que los datos de precipitación se delimitaron por criterios modificados a partir de la propuesta para clasificación de pastizales de Muraina (Muraina, 2020).

Cuadro 2. Criterios de clasificación de preferencias climáticas según temperatura media anual (TMA) y la precipitación media anual (PMA)

Categoría de temperatura	TMA (°C)	Categoría de precipitación	PMA (mm)
Frío	≤ 11.9	Seco	< 500
Templado	≥ 12 y ≤ 17.9	Mésico	≥ 500 y < 1000
Cálido	≥ 18	Húmedo	≥ 1000

TMA: Temperatura anual media en °C. PMA: Precipitación anual media en milímetros.

A partir de las categorías anteriores, la preferencia climática de cada una de las variedades analizadas en el estudio se definió mediante la combinación de ambas métricas del clima (Cuadro 3, Figura 9).

Cuadro 3. Selección de variedades de frijol para cada una de las cinco especies domesticadas

Código de tratamiento	Especie	Nombre de la variedad local	Preferencia climática
T01	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'Negro brillante'	Templado mésico
T02	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'Blanco'	Templado húmedo
T03	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'Negro de vara'	Templado húmedo
T04	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'Mantequilla'	Templado húmedo
T05	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'De vara'	Cálido húmedo
T06	<i>Phaseolus vulgaris</i>	'Cereza'	Templado húmedo
T07	<i>Phaseolus acutifolius</i>	'Blue speckled'	Templado seco
T08	<i>Phaseolus acutifolius</i>	'San Ignacio blanco'	Cálido seco
T09	<i>Phaseolus acutifolius</i>	'Caborca amarillo'	Cálido seco
T10	<i>Phaseolus acutifolius</i>	'Tépari negro'	Cálido seco
T11	<i>Phaseolus coccineus</i>	'Ayocote morado'	Templado húmedo
T12	<i>Phaseolus coccineus</i>	'Ayocote amarillo'	Templado húmedo
T13	<i>Phaseolus coccineus</i>	'Botil morado'	Templado húmedo
T14	<i>Phaseolus coccineus</i>	'Ayocote negro'	Templado mésico
T15	<i>Phaseolus dumosus</i>	'Isich'	Cálido mésico
T16	<i>Phaseolus dumosus</i>	'Ibes café'	Templado húmedo
T17	<i>Phaseolus lunatus</i>	'Bakalar'	Cálido húmedo
T18	<i>Phaseolus lunatus</i>	'Tziziba ib'	Cálido húmedo
T19	<i>Phaseolus lunatus</i>	'Patashete vaquita'	Templado húmedo
T20	<i>Phaseolus lunatus</i>	'Patashete rojo'	Cálido húmedo

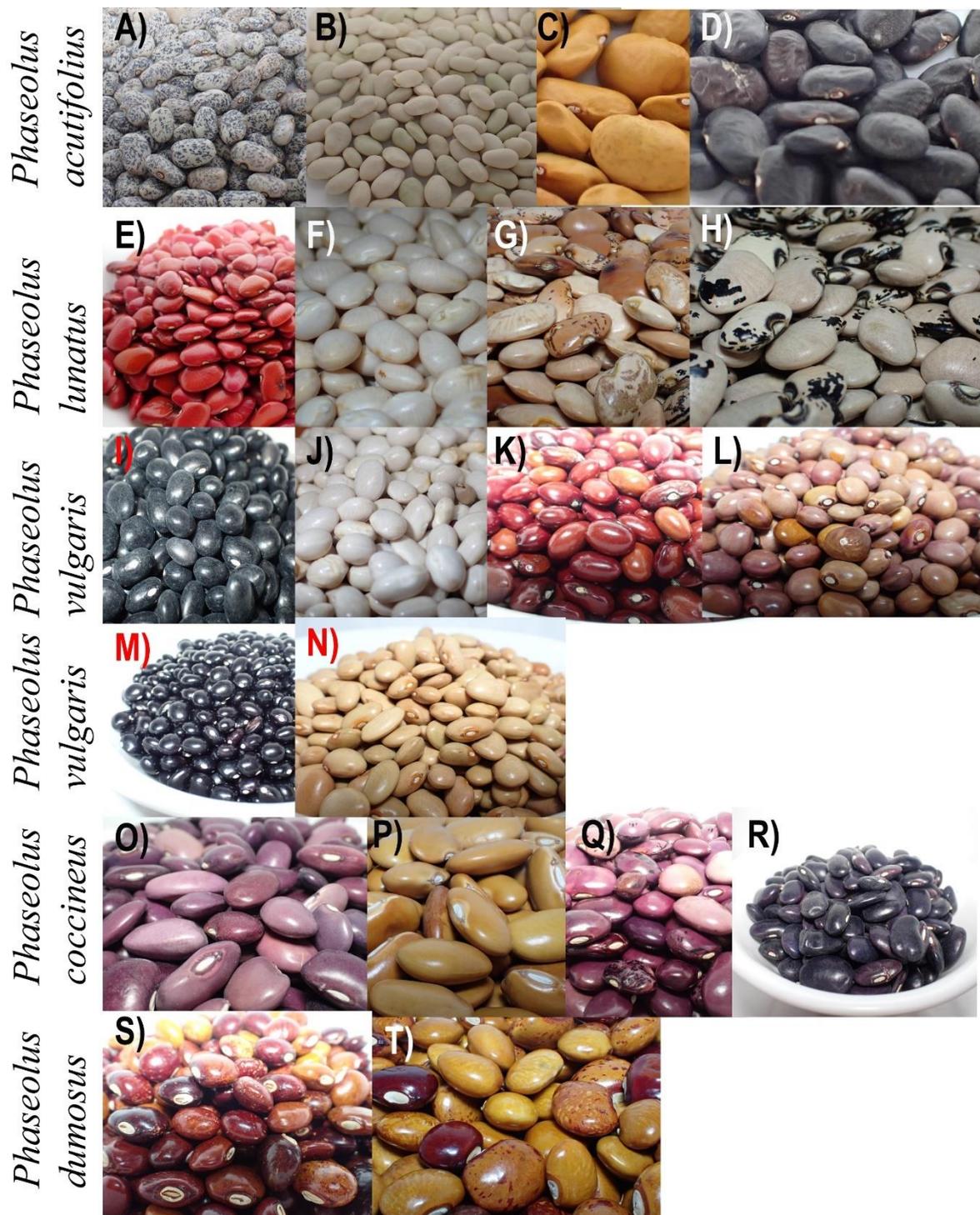


Figura 9. Variedades de frijol empleadas en el estudio, divididas por especie. A) 'Blue speckled', B) 'San Ignacio blanco', C) 'Caborca amarillo', D) 'Tépari negro', E) 'Patashete rojo', F) 'Bakalar' G) 'Tzitziba ib' H) 'Patashete vaquita', I) 'Negro brillante', J) 'Blanco', K) 'Cereza', L) 'De vara', M) 'Negro de vara', N) 'Mantequilla, O) 'Ayocote morado', P) 'Ayocote amarillo', Q) 'Botil morado', R) 'Ayocote negro', S) 'Isich', T) 'Ibes café'

4.4 Diseño experimental

Para controlar la heterogeneidad del terreno respecto a la iluminación y características del suelo, se utilizó el diseño de bloques incompletos aleatorizados conocido como alfa-látice (Kling, 2013). Este diseño es ampliamente utilizado en estudios agronómicos pues resulta altamente eficiente cuando se hacen estudios de mejoramiento y se cuenta con un gran número de genotipos (Patterson y Williams, 1976), como en el caso de este estudio donde se contaba con 20 variedades a examinar (Figura 9). El diseño alfa-látice permite definir bloques con características similares de luz y suelo. Los bloques en este diseño son incompletos permitiendo desarrollar experimentos en áreas limitadas de terrenos agrícolas. El experimento constó de dos réplicas o súper bloques ($r = 2$) que a su vez fueron divididos en cinco bloques ($s = 5$). En cada bloque se ubicaron cuatro tratamientos ($k = 4$) del total de 20 probados que correspondieron al mismo número de variedades ($t = 20$). En el diseño alfa-látice, cada tratamiento únicamente aparece una vez en cada réplica. El número y tamaño de los bloques descrito surgió de ensayos que examinaron el factor de eficiencia del diseño látice (E) variando el tamaño de bloque y el número de bloques. En general, para obtener una mayor eficiencia en un diseño alfa-látice, una regla de dedo consiste en aumentar lo más posible el tamaño del bloque manteniendo la mayor homogeneidad posible dentro del bloque. Este factor de eficiencia va de 0 a 1, siendo 1 la mayor eficiencia posible y se calcula con la siguiente fórmula:

$$E = \frac{(t - 1)(r - 1)}{(t - 1)(r - 1) + r(s - 1)}$$

En dónde t se refiere al número de tratamientos (i.e., variedades de frijol), s se refiere al número de bloques por réplica y r se refiere al número réplicas. Con los parámetros seleccionados, nuestro diseño experimental obtuvo un factor de eficiencia (E) igual a 0.70, un valor adecuado para este tipo de diseños (Kling, 2013). El diseño del *layout* y la distribución aleatorizada de los tratamientos en cada bloque y réplica se realizó mediante la función *design.alpha* que forma parte de la paquetería *agricolae* (De Mendiburu y Yaseen, 2020) del programa R (R Core Team, 2022).

B1 <i>Phaseolus vulgaris</i> 'Negro brillante'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Blanco'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Patashete vaquita'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote morado'
B2 <i>Phaseolus vulgaris</i> 'De vara'	<i>Phaseolus acutifolius</i> 'San Ignacio Blanco'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Mantequilla'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote negro'
B3 <i>Phaseolus lunatus</i> 'Tzitziba ib'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Bakalar'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Cereza'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Botil morado'
B4 <i>Phaseolus acutifolius</i> 'Bluc speckled'	<i>Phaseolus acutifolius</i> 'Caborca amarillo'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Patashete rojo'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Negro de vara'
B5 <i>Phaseolus acutifolius</i> 'Tepari negro'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote amarillo'	<i>Phaseolus dumosus</i> 'Isich'	<i>Phaseolus dumosus</i> 'Ibes café'

Réplica 1

B1 <i>Phaseolus lunatus</i> 'Bakalar'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Patashete rojo'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Mantequilla'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Blanco'
B2 <i>Phaseolus acutifolius</i> 'San Ignacio Blanco'	<i>Phaseolus acutifolius</i> 'Caborca amarillo'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote negro'	<i>Phaseolus acutifolius</i> 'Tepari negro'
B3 <i>Phaseolus dumosus</i> 'Isich'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote morado'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Negro de vara'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Negro brillante'
B4 <i>Phaseolus coccineus</i> 'Botil morado'	<i>Phaseolus coccineus</i> 'Ayocote amarillo'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Patashete vaquita'	<i>Phaseolus lunatus</i> 'Tzitziba ib'
B5 <i>Phaseolus dumosus</i> 'Ibes café'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'Cereza'	<i>Phaseolus vulgaris</i> 'De vara'	<i>Phaseolus acutifolius</i> 'Blue speckled'

Réplica 2

Figura 10. Diseño experimental alfa-látice que muestra las unidades experimentales. Los rectángulos azules corresponden a tratamientos (variedades de las especies domesticadas), los rectángulos rojos contienen los bloques y los rectángulos negros representan las réplicas (súper-bloques).



Figura 11. Preparación y siembra del terreno donde se llevó a cabo el experimento (izquierda) y montaje de los soportes para el crecimiento de los frijoles (derecha).

4.5 Siembra y registro de germinación

La siembra se realizó en el mes de mayo durante el ciclo primavera–verano (PV) del año 2022 (Figura 11). Para la preparación del terreno, se realizó un deshierbe manual con rastrillo, así como la destrucción de agregados con azadón. La parcela fue regada de forma previa a la siembra para mejorar las condiciones de humedad en el suelo. Los surcos se realizaron con arado de tracción animal, con una distancia de 0.8 m entre surcos. A lo largo del surco, se sembraron dos semillas por golpe. Para estandarizar la densidad de siembra y evitar posible competencia por espacio y nutrientes, la separación entre puntos de siembra fue de 0.5 m (SIAP, 2006; INIFAP, 2010; INIFAP 2021). Las semillas se cubrieron con una mezcla de suelo y fertilizante orgánico (gallinaza). A los 33 días desde la siembra se llevó a cabo el primer registro de germinación mediante el conteo de plántulas para cada tratamiento y réplica, utilizando un contador manual. La germinación se definió con la aparición de los cotiledones por encima del suelo. Para finalizar el registro de germinación, se llevó a cabo un segundo conteo a los 43 días desde la siembra. Este segundo registro se consideró el valor final de germinación.

4.6.1 Cosecha y procesamiento de las plantas

Para medir los rasgos funcionales seleccionamos aleatoriamente cinco plantas de cada tratamiento, descartando aquellas con daños severos provocados por herbivoría o daños mecánicos. Para poder hacer comparaciones adecuadas entre las variedades, y dada la variación en la fenología, se colectaron plantas en el punto de máximo desarrollo, es decir, antes de la aparición de los primeros botones florales en al menos el 60% de los individuos

de un tratamiento. La cosecha de las plantas se realizó de forma manual, procurando mantener intactos todos los órganos de la planta. Para la extracción del sistema radical, se cavó un cepellón de aproximadamente 20 cm de diámetro alrededor del individuo hasta los 30 cm de profundidad del suelo y se retiraron los agregados de forma manual. Los órganos fueron lavados suavemente con agua destilada. Las plantas extraídas se almacenaron en bolsas plásticas etiquetadas dentro de una hielera para su transporte al laboratorio. Una vez en el laboratorio, las muestras fueron refrigeradas hasta su procesamiento.

Para la medición de los rasgos funcionales, se siguieron protocolos estandarizados (Perez Harguindeguy et al., 2013; Cuadro 4). Los órganos de las plantas fueron separados, pesados en fresco, procesados y finalmente colocados en bolsas de papel estraza etiquetadas para su secado en un horno a 60°C hasta alcanzar peso constante para estimaciones de biomasa seca.

Cuadro 4. Rasgos funcionales medidos en el experimento

Órgano	Rasgo	Definición	Unidades	Referencias
Tallo	Densidad específica del tallo (DET)	Cociente entre la biomasa del tallo y el volumen del tallo. Valores relativamente elevados de DET se asocian con estrategias conservativas.	g cm^{-3}	(Salgado–Negret et al., 2016)
Hoja	Área Foliar Específica (AFE)	Área foliar alcanzada por unidad de biomasa invertida. Está correlacionado de forma positiva y lineal con la tasa relativa de crecimiento. Valores elevados de AFE se asocian con estrategias adquisitivas.	$\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$	(Salgado–Negret et al., 2016; Westoby et al., 2002)
Hoja	Densidad de tejido foliar (DTF)	Es el cociente entre la cantidad de biomasa foliar y el volumen en fresco. Valores más elevados de DTF se asocian con estrategias conservativas.	g cm^{-3}	(Craine y Towne, 2010; Poorter et al., 2009)
Hoja	Coefficiente foliar de materia seca (CFMS)	Proporción de la biomasa respecto a la masa foliar fresca. Valores más elevados de CFMS se asocian con estrategias conservativas.	g g^{-1}	(Fort et al., 2013; Shipley y Vu, 2002)
Raíz	Longitud radical específica (LRE)	Se refiere al valor de longitud de las raíces finas que es alcanzado por cada unidad de biomasa invertida. Valores más altos de LRE suelen asociarse con estrategias adquisitivas.	m g^{-1}	(Kramer–Walter et al., 2016; Salgado–Negret et al., 2016)
Raíz	Densidad del tejido radical (DTR)	Es el cociente entre la cantidad de biomasa de las raíces finas y su volumen en fresco. Valores elevados de DTR se asocian con estrategias conservativas.	g cm^{-3}	(Birouste et al., 2014)
Raíz	Coefficiente radical de materia seca (CRMS)	Proporción de la biomasa respecto al peso fresco de las raíces finas. Valores elevados de CRMS se asocian con estrategias conservativas en la raíz. Se considera como un rasgo análogo al CFMS para las hojas.	g g^{-1}	(Salgado–Negret et al., 2016; Shipley y Vu, 2002)
Raíz	Área radical específica (ARE)	Se refiere al área que alcanzan las raíces finas por cada unidad de biomasa invertida. Los valores elevados de ARE suelen asociarse con estrategias adquisitivas.	$\text{m}^2 \text{g}^{-1}$	(Comas et al., 2013; Fuchs et al., 2020; Himmelbauer et al., 2004)
Otro	Cociente BA:BS	Cociente entre la biomasa correspondiente a la parte aérea de la planta (hojas y tallo) y la biomasa correspondiente a la parte subterránea (sistema radical completo).	g g^{-1}	(Y. Liu et al., 2021; Tripathee y Schäfer, 2015)

4.6.2 Rasgos funcionales de tallo

El tallo de los individuos fue medido con una cinta métrica flexible desde la base hasta el meristemo apical más lejano. Posteriormente cortamos un segmento del tallo no mayor a 3 cm de largo para la medición de la densidad específica. Tanto el segmento cortado como el resto del tallo fueron pesados por separado para la obtención del peso fresco. Para obtener el volumen del segmento cortado, lo sumergimos en un contenedor con agua registrando el cambio en peso utilizando una balanza analítica y asumiendo una densidad del agua de 1 g cm^{-3} . Después, los fragmentos utilizados fueron secados en un horno a 60°C hasta obtener peso constante. La densidad específica del tallo (DET) se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$\rho_{DET} = \frac{\text{masa seca del tallo (g)}}{\text{volumen desplazado (cm}^3\text{)}}$$

4.6.3 Rasgos funcionales foliares

Para la medición de rasgos funcionales de las hojas seleccionamos tres hojas verdes maduras y no dañadas de cada planta. Una vez seleccionadas, registramos su peso fresco y el espesor utilizando un vernier digital. Para una mayor precisión, realizamos tres mediciones de espesor en tres puntos distintos de la hoja. Una vez obtenidas las mediciones en fresco, las hojas seleccionadas fueron prensadas para la posterior medición del peso seco y el área foliar. Para la obtención de área foliar, utilizamos un escáner EPSON Perfection V8000 Photo y el software WinFolia Basic 2011a (Regent Instruments Inc.). El área foliar específica (AFE) se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$AFE = \frac{\text{Área foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco (g)}}$$

Para la obtención de la densidad de tejido foliar (DTF), primero se calculó el volumen foliar (VF) de cada una de las tres hojas por planta a partir de la siguiente fórmula:

$$VF = \text{área foliar (cm}^2\text{)} \cdot \text{grosor (cm)}$$

Posteriormente, la DTF se calculó a partir de la división entre el peso seco de cada hoja entre su volumen:

$$DTF = \frac{\text{Peso seco (g)}}{VF (cm^3)}$$

Finalmente, el coeficiente foliar de materia seca (CFMS) que refleja la proporción de tejido seco por cada unidad de tejido fresco, se obtuvo mediante la siguiente fórmula:

$$CFMS = \frac{\text{Peso seco (g)}}{\text{Peso fresco (g)}}$$



Figura 12. Extracción de plantas de frijol en campo y lavado cuidadoso de órganos. Las plantas se extrajeron con sumo cuidado procurando mantener todos los órganos intactos. El sistema radical se lavó con agua y las raíces finas recuperaron con ayuda de un colador.

4.6.4 Procesamiento de raíces y obtención de rasgos funcionales radicales

El sistema radical de las plantas cosechadas fue lavado cuidadosamente con agua destilada para remover las partículas de suelo adheridas (Figura 12). Para separar las raíces finas (i.e., raíces <2 mm de diámetro), utilizamos un vernier digital y las rasuramos cuidadosamente con una navaja para obtener la totalidad de las raíces finas por planta. Una vez obtenidas las raíces finas, registramos su peso fresco (Figura 13 A y B). Posteriormente colocamos cuidadosamente las raíces en una bandeja plástica transparente de 25 cm x 20 cm para su escaneo utilizando un escáner EPSON Perfection V8000 Photo acoplado a una computadora con el software WinRhizo 2016a (Regent Instruments, Quebec, Canadá). Las imágenes se obtuvieron en escala de grises a una resolución de 400 dpi. Una vez escaneado el conjunto de raíces finas por individuo, recuperamos las raíces

con un colador y las colocamos en bolsas de papel estraza para secarlas a 60°C durante 72 hrs y obtener el peso seco (i.e., la biomasa de raíces finas por planta). Las raíces mayores a 2 mm no se utilizaron para la medición de los rasgos funcionales.

Con el software WinRhizo 2016a (Regent Instruments, Quebec, Canadá) obtuvimos datos del área, volumen y longitud del conjunto de raíces finas (Figura 13 C y D).



A)



B)



C)



D)

Figura 13. A) Separación con navaja para afeitar de las raíces finas de las plantas de frijol. B) Pesaje de la masa de raíces finas en una balanza analítica. C) Equipo para escaneo de raíces finas. Se observa el escáner acoplado a una computadora. D) Bandeja plástica con agua que contiene la masa de raíces finas dispersas extraídas de una de las plantas.

Todos los rasgos funcionales de raíz fueron calculados a partir de los datos obtenidos solamente para las raíces finas, debido a que son los componentes subterráneos que participan activamente en la absorción de nutrimentos y agua (Waisel y Eshel, 2002) y que

por lo tanto son órganos equiparables a las hojas. Para la obtención de la longitud radical específica (LRE) aplicamos la siguiente fórmula:

$$LRE = \frac{\text{Longitud radical raíces finas (m)}}{\text{Peso seco raíces finas (g)}}$$

Para la obtención de la densidad del tejido radical (DTR), utilizamos la siguiente fórmula:

$$DTR = \frac{\text{Peso seco raíces finas (g)}}{\text{Volumen de raíces finas (cm}^3\text{)}}$$

Para la obtención del coeficiente radical de materia seca (CRMS), que representa la proporción de masa seca de la raíz por cada unidad de masa fresca, reflejando la inversión de C en los tejidos (Shiple y Vu, 2002), aplicamos la siguiente ecuación:

$$CRMS = \frac{\text{Peso seco raíces finas (g)}}{\text{Peso fresco de raíces finas (g)}}$$

En el caso del área radical de específica (ARE), un rasgo que refleja la superficie alcanzada por unidad de carbono invertida, aplicamos a los datos la siguiente fórmula:

$$ARE = \frac{\text{Área de la raíz (m}^2\text{)}}{\text{Peso seco de raíces finas (g)}}$$

Finalmente, para comparar la asignación de biomasa a los órganos aéreos por cada unidad de biomasa invertida en los órganos subterráneos fisiológicamente más activos (i.e., raíces finas), calculamos el cociente de la biomasa aérea y subterránea de la siguiente forma:

$$\text{Cociente BA:BS} = \frac{\text{Biomasa aérea (g)}}{\text{Biomasa subterránea (g)}}$$

Cabe resaltar que se enfatizó la selección de rasgos que reflejaran una medición estandarizada, es decir, una medida de asignación de recursos (C) para una función ponderando por la biomasa disponible. Estos rasgos dan información mucho más clara del tipo de estrategia (adquisitiva *versus* conservativa) que tiene una planta en comparación con los rasgos expresados en valores absolutos. Rasgos con valores absolutos (p.e., biomasa total) no necesariamente reflejan decisiones de asignación hacia estructuras con mayor capacidad de adquisición de recursos o estructuras menos eficientes, pero más longevas. Es por esta razón que en esta investigación se han enfatizado los rasgos que definen mejor las disyuntivas de asignación de recursos (p.e., cociente de biomasa aérea y subterránea).

4.7.1 Análisis estadísticos: comparaciones entre valores medios

Para comparar el porcentaje de germinación y los rasgos funcionales entre las variedades de frijol, llevamos a cabo un análisis de bloques incompletos aleatorizados con modelos mixtos utilizando la función *PBIB.test* del paquete *agricolae* (De Mendiburu y Yaseen, 2020) del programa R (R Core Team, 2021). Esta paquetería es muy utilizada en estudios agronómicos y permite gran flexibilidad para analizar diseños experimentales. La función *PBIB.test* proporciona valores medios ajustados para cada una de las variedades de frijol a través de modelos mixtos que consideran tanto la variación aportada por los bloques como por las réplicas. En estos modelos, el bloque y la réplica (siendo el bloque un subconjunto de la réplica) se definen como efectos aleatorios de los modelos, mientras que la variedad de frijol corresponde a un efecto fijo. Para cada variable, verificamos los supuestos de normalidad y homocedasticidad sobre los residuos del modelo. En los casos donde no se cumplieron los supuestos, se transformaron los datos utilizando raíz cuadrada o logaritmo base 10.

A partir del modelo, obtuvimos tablas de análisis de varianza (ANDEVA, Cuadros 5 a 8). En aquellos casos en los cuales el término “variedad” fue significativo, indicando diferencias entre las variedades de frijol, se realizaron pruebas post-hoc LSD con la función *PBIB.test*. Este procedimiento se realizó para todos los rasgos funcionales. El software utilizado fue R (R Core Team, 2021; De Mendiburu y Yaseen, 2020).

Para comparar los porcentajes de germinación, estos valores fueron convertidos a proporciones con valores de 0 a 1. Posteriormente, los datos se transformaron calculando el arco seno (seno inverso) de la raíz de la proporción para obtener una distribución normal

de los datos. Una vez obtenidos los valores transformados, se ejecutó el análisis de bloques incompletos aleatorizados con la función *PBIB.test* al igual que se realizó con el resto de los rasgos funcionales.

4.7.2 Análisis estadísticos: relaciones entre rasgos funcionales

Para explorar las relaciones entre los rasgos funcionales de hojas, tallo y raíces, así como para analizar la existencia de espectros económicos, llevamos a cabo un análisis de componentes principales (ACP) utilizando la función PCA del paquete FactoMineR (Husson et al., 2010) en R (R Core Team, 2021). Debido a la gran diferencia de varianza (y escalas) entre los rasgos funcionales, las variables se estandarizaron y centraron para obtener una media de cero y una desviación estándar de uno. El ACP se basó en una matriz de correlación. Los componentes principales relevantes fueron elegidos con base en los valores de varianza explicada por cada componente. Para analizar de forma más detallada las relaciones entre pares de variables, calculamos la correlación de Spearman dado que el análisis visual de las correlaciones bivariadas mostró la mayoría de las relaciones entre rasgos no eran lineales (Wang et al., 2015).

4.7.3 Análisis estadísticos: comparando los niveles de variación

Para analizar a qué nivel se exhibía la mayor variación en la expresión de rasgos funcionales (i.e., entre individuos, entre variedades o entre especies), ajustamos un modelo mixto para la variación entre estos tres niveles de agrupamiento de los datos. Este modelo corresponde a un ANDEVA anidado de efectos aleatorios. Los individuos fueron agrupados dentro de las variedades, y las variedades dentro de las especies. El modelo fue ajustado después de normalizar las variables mediante raíz cuadrada o logaritmo base 10, utilizando la función *lme* de la librería *ape*, con un método de máxima verosimilitud restringida (REML) (Paradis y Schliep, 2019). Posteriormente, a partir del modelo ajustado para cada uno de los rasgos, llevamos a cabo un análisis de componentes de la varianza utilizando la función *varcomp* de R (2021).

5. RESULTADOS

Los análisis de germinación muestran que hubo diferencias significativas entre al menos dos variedades de frijol ($F_{(18,18)} = 2.862$, $p < 0.05$, Cuadro 5). La prueba *post-hoc* de LSD permitió distinguir los grupos homogéneos que se formaron entre las variedades de frijol (Figura 14). Los porcentajes de germinación más elevados correspondieron al frijol 'Ayocote morado' (*P. coccineus*) con más de un 95% de germinación. El frijol 'Ayocote morado' es una variedad de ambientes templados y fríos similares a las condiciones de la parcela del estudio. Pese a haber obtenido los valores más elevados de germinación, la variedad 'Ayocote morado' no fue significativamente mejor que la variedad ayocote 'Ayocote negro', que se siembra en ambientes similares, pero sí que la variedad 'Botil morado', la cual proviene de Chiapas. En el extremo contrario, con los porcentajes de germinación más bajos y menores al 50%, se agruparon las cuatro variedades de frijol *P. acutifolius*: 'Tépari negro', 'Blue speckled', 'Caborca amarillo' y 'San Ignacio'. Los frijoles tépari están adaptados a ambientes áridos, que contrastan enormemente con las condiciones de la parcela. También exhibieron valores bajos de germinación (<50%) las variedades 'Tzitziba ib' y 'Patashete vaquita' de *P. dumosus* y *P. lunatus*, respectivamente, así como también las variedades 'Cereza' (<50%) y 'Blanco' (53.6%) de *P. vulgaris*, todas variedades de ambientes húmedos pero más cálidos en comparación con las macrocondiciones de la parcela de estudio. A pesar de los diferentes resultados de germinación entre variedades y especies de frijol, al final se obtuvieron individuos suficientes en todos los casos para poder realizar la medición de rasgos funcionales.

5.1 Variación en la germinación entre las variedades de frijol

Cuadro 5. Tabla ANDEVA para el modelo que explica el porcentaje de germinación (valor transformado)

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor de F	Valor de p
Densidad específica del tallo (DET)					
Tratamiento	18	2.5181	0.139897	2.8616	$p < 0.05$
Réplica	1	0.95528	0.95528	19.5404	$P < 0.001$
Residuales	18	1239.5	0.048887	–	–

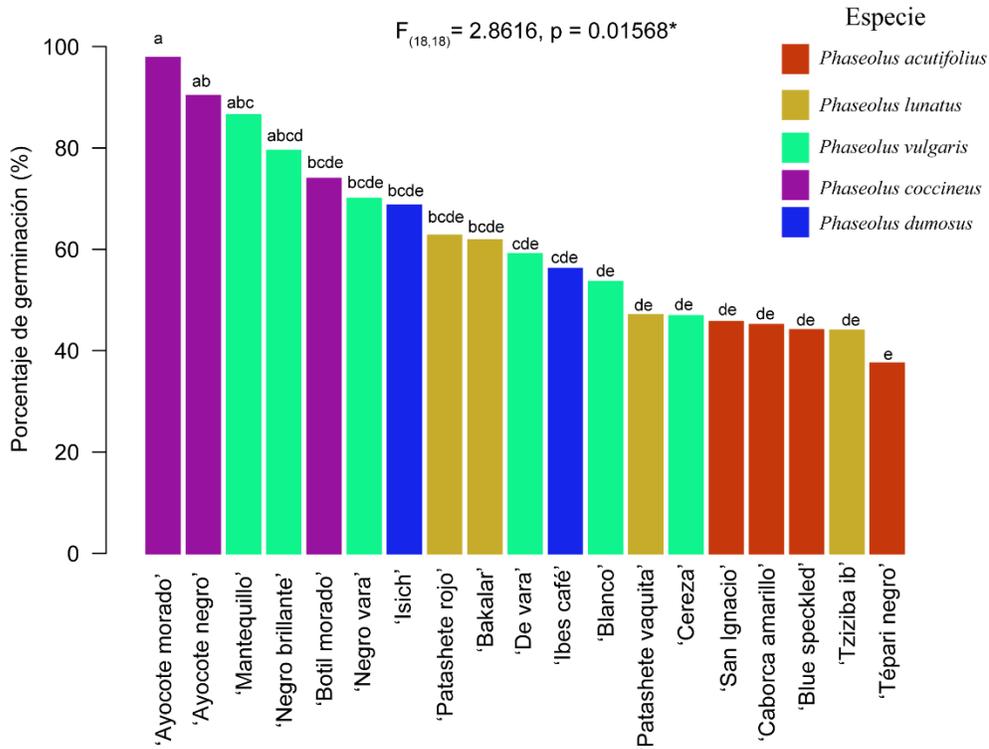


Figura 14. Porcentaje de germinación (valores transformados) para cada una de las variedades de frijol. Las letras representan los grupos homogéneos obtenidos a partir de la prueba *post-hoc*.

5.2 Variación en los rasgos funcionales aéreos entre variedades

Se detectaron diferencias en la densidad específica del tallo (DET entre las variedades de frijol ($F_{(18,147)} = 8.820$, $p < 0.001$, Cuadro 6). Los tallos significativamente más densos y costosos (i.e., acordes con una estrategia conservativa) se observaron para las variedades de *P. acutifolius*. La variedad 'Tépari negro' de esa misma especie fue un frijol de zonas secas que presentó valores $> 0.5 \text{ g cm}^{-3}$. En el extremo opuesto se ubicaron las variedades de *P. lunatus*, con los valores medios más bajos ($< 0.02 \text{ g cm}^{-3}$) que reflejan una estrategia adquisitiva por parte de las variedades 'Tziziba ib' y 'Patashete vaquita', ambas de ambientes húmedos (Figura 15).

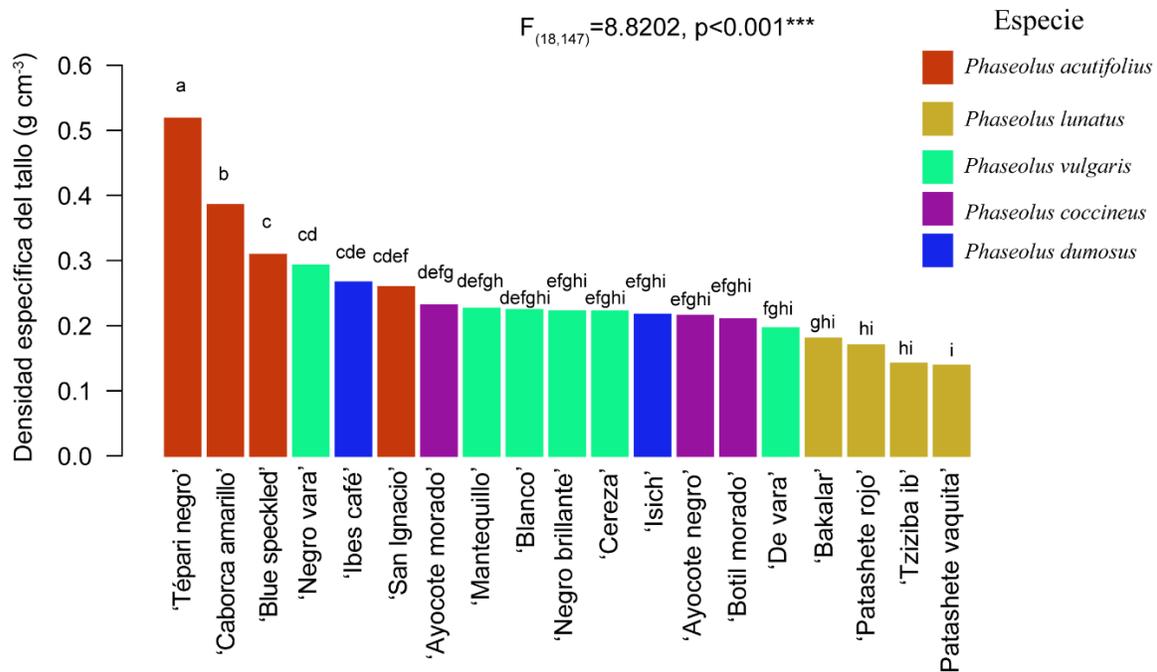


Figura 15. Valores medios de densidad específica del tallo en las diferentes variedades de frijol. Las letras representan grupos homogéneos.

En todos los rasgos foliares se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre al menos dos variedades de frijol. En el caso del AFE ($F_{(18,136)}=6.216, p<0.001$, Cuadro 6), las variedades de *P. dumosus* y algunas variedades de *P. vulgaris* como 'Cereza', 'Mantequillo', 'De vara' y 'Negro brillante' presentaron los valores de AFE más elevados ($>200 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), acorde con una estrategia adquisitiva, probablemente estimulada también por su afinidad ecológica similar a las condiciones de la parcela. En contraste, los valores más bajos de AFE corresponden a las variedades de *P. acutifolius* y *P. lunatus*. En el caso del frijol *P. lunatus*, la variedad 'Bakalar' de la Península de Yucatán, obtuvo valores significativamente mayores que la variedad 'Patashete vaquita' que suele cultivarse en zonas medias–altas. Por otra parte, a pesar de haberse cultivado en las condiciones más similares a sus afinidades ecológicas, las tres variedades de *P. coccineus* presentaron valores de AFE relativamente altos, pero que no se presentan diferencias significativas con los valores intermedios representados por las variedades restantes de frijol común y las variedades de frijol lima cultivados en ambientes cálido–húmedos de zonas bajas ('Tziziba lb y Bakalar') (Figura 16).

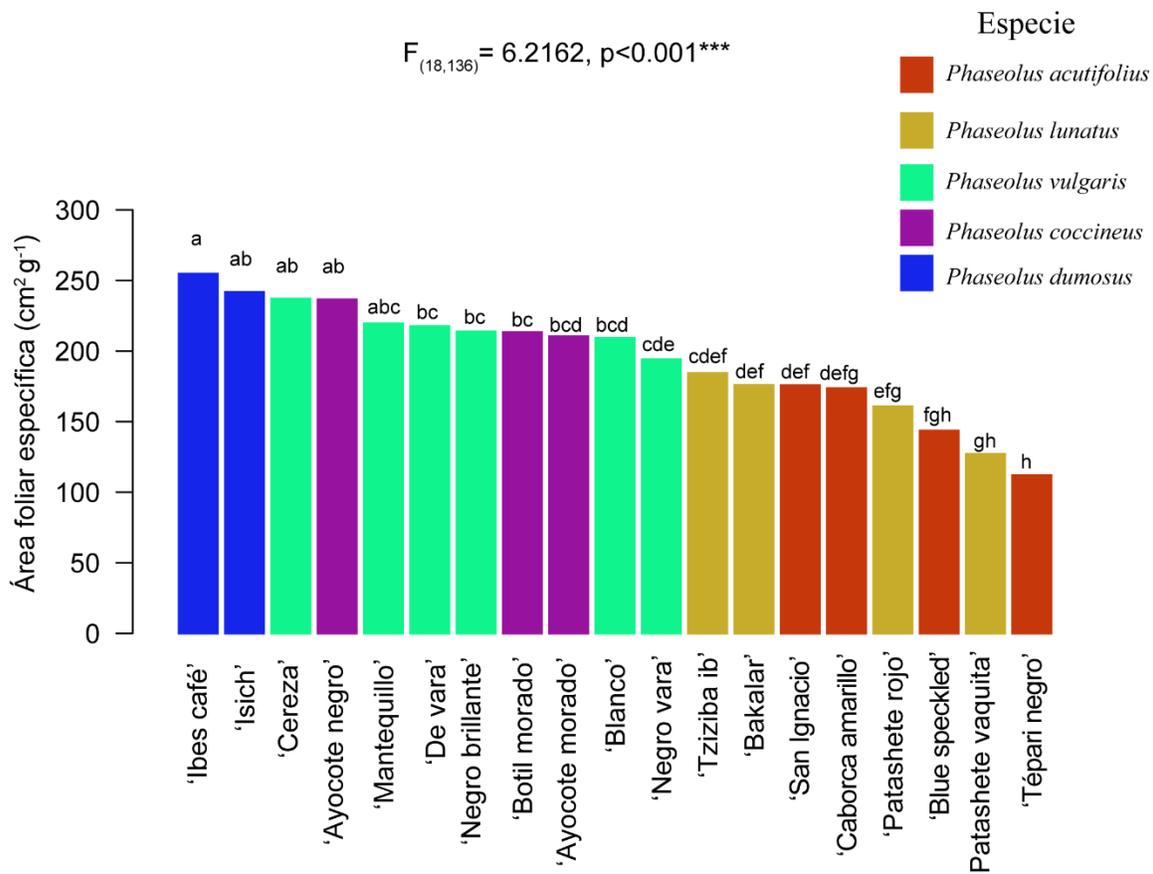


Figura 16. Valores medios de área foliar específica expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos a un nivel de significancia alfa=0.05.

La densidad de tejido foliar también presentó diferencias ($F_{(18,136)} = 6.940 p < 0.001$, Cuadro 6) y varió de acuerdo con las predicciones. Los valores más altos corresponden a todas las variedades de *P. acutifolius*, destacando el 'Tépari negro' que posee valores de densidad superiores a 0.08 g cm^{-3} . A diferencia del patrón observado en la DET, las variedades 'Bakalar', 'Tziziba ib' y 'Patashete rojo', variedades pertenecientes a *P. lunatus* de afinidad menos húmeda y de mayor temperatura, exhibieron valores más bajos de DTF que la variedad 'Patashete vaquita' que se cultiva en ambientes más frescos y húmedos. En el extremo, sugiriendo poseer hojas de construcción más barata, se ubican la mayor parte de las variedades de *P. vulgaris* y las variedades 'Ayocote morado' y 'Botil morado' de *P. coccineus*. La variedad 'Botil morado' presentó los valores más bajos ($< 0.035 \text{ g cm}^{-3}$). De acuerdo con los valores de DTF, las variedades 'Botil morado' y 'Ayocote morado' son más parecidas entre sí que con la variedad 'Ayocote negro'. Esta última variedad de *P. coccineus* se siembra en ambientes menos húmedos. Pese a estas diferencias entre variedades, es posible señalar que las variedades de *P. acutifolius* y *P. lunatus* exhiben características menos adquisitivas (o bien, más conservativas) que las variedades de *P. coccineus* y la

mayoría de las variedades de *P. vulgaris*. Por otro lado, las variedades de *P. dumosus*, exhiben valores intermedios de densidad de tejido foliar respecto al resto de las variedades, y solo presentan diferencias significativas cuando se comparan con las variedades más extremas (Figura 17).

Las tendencias en la DTF son prácticamente inversas a las observadas para el AFE, reflejando la disyuntiva en la asignación de recursos entre la superficie de una hoja y su densidad. La especie *P. acutifolius* está adaptada a ambientes cálido–secos, mismos que favorecen estrategias conservativas y contrastan con la parcela de estudio.

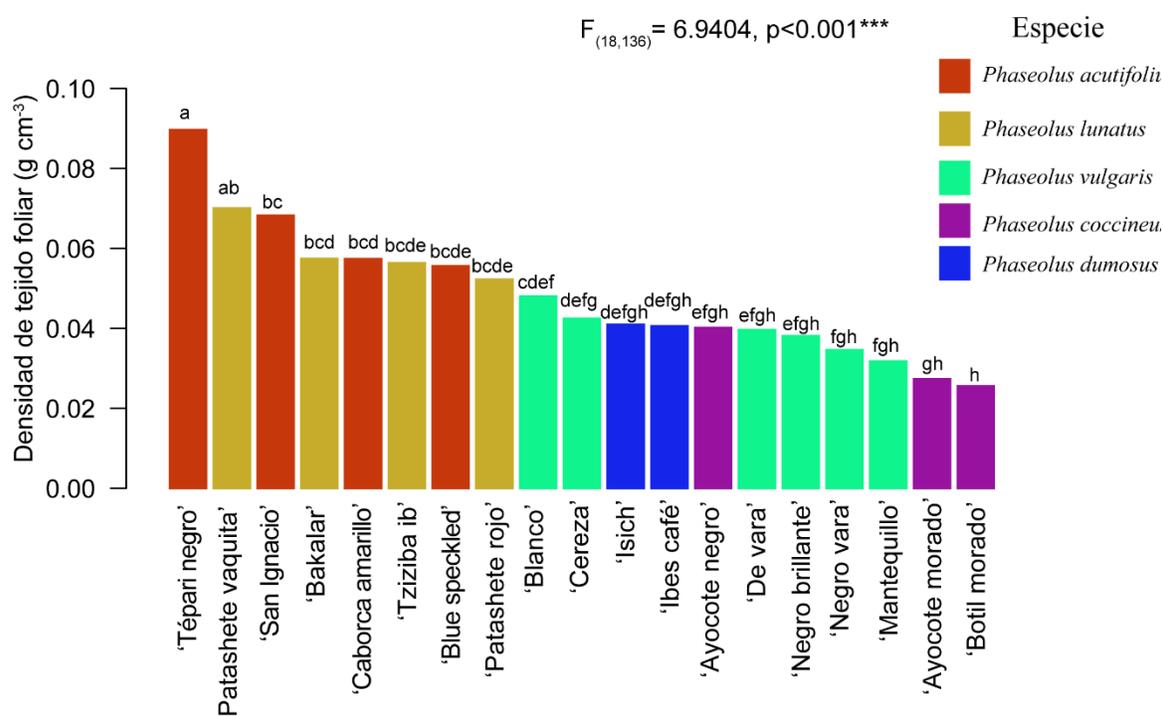


Figura 17. Valores medios de densidad de tejido foliar (DTF) expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

Otro rasgo funcional que refleja la disyuntiva de la asignación de recursos en la construcción de las hojas es el coeficiente foliar de materia seca. Este rasgo refleja cuánta biomasa se asigna por unidad de masa fresca del tejido foliar. El análisis de bloques incompletos aleatorizados ($F_{(18,139)}=1.858, p < 0.05^*$, Cuadro 6) reveló la existencia de diferencias significativas entre al menos dos variedades.

Los patrones que fueron observados al analizar los demás rasgos funcionales de hojas son menos evidentes en el caso del CFMS, pero sigue existiendo una tendencia congruente.

Se observó que las variedades que exhiben los valores medios más altos de CFMS (i.e., hojas más costosas) son las variedades de *P. acutifolius*, principalmente la variedad 'Tépari negro' (con un valor medio de 0.16 g g⁻¹) y de forma interesante la variedad 'Botil morado' de *P. coccineus*, que proviene de ambientes húmedos (Figura 18). En el extremo opuesto, los valores medios más bajos (i.e., hojas menos costosas) están exhibidos por un representante de *P. lunatus*, la variedad 'Bakalar' que se siembra en condiciones húmedas y cálidas en la Península de Yucatán (0.11 g g⁻¹) y algunas variedades de *P. vulgaris* como 'Cereza' y 'De vara' que se siembran en ambientes más parecidos a las macrocondiciones de la parcela de estudio (i.e., húmedos de zonas medias–altas). En contraste, la variedad 'Negro brillante' que se cultiva en ambientes templados–mésicos obtuvo valores más altos de CFMS. Estos resultados sugieren que, a pesar de la tendencia de agrupamiento a nivel de especie, siguen existiendo diferencias entre variedades de la misma especie.

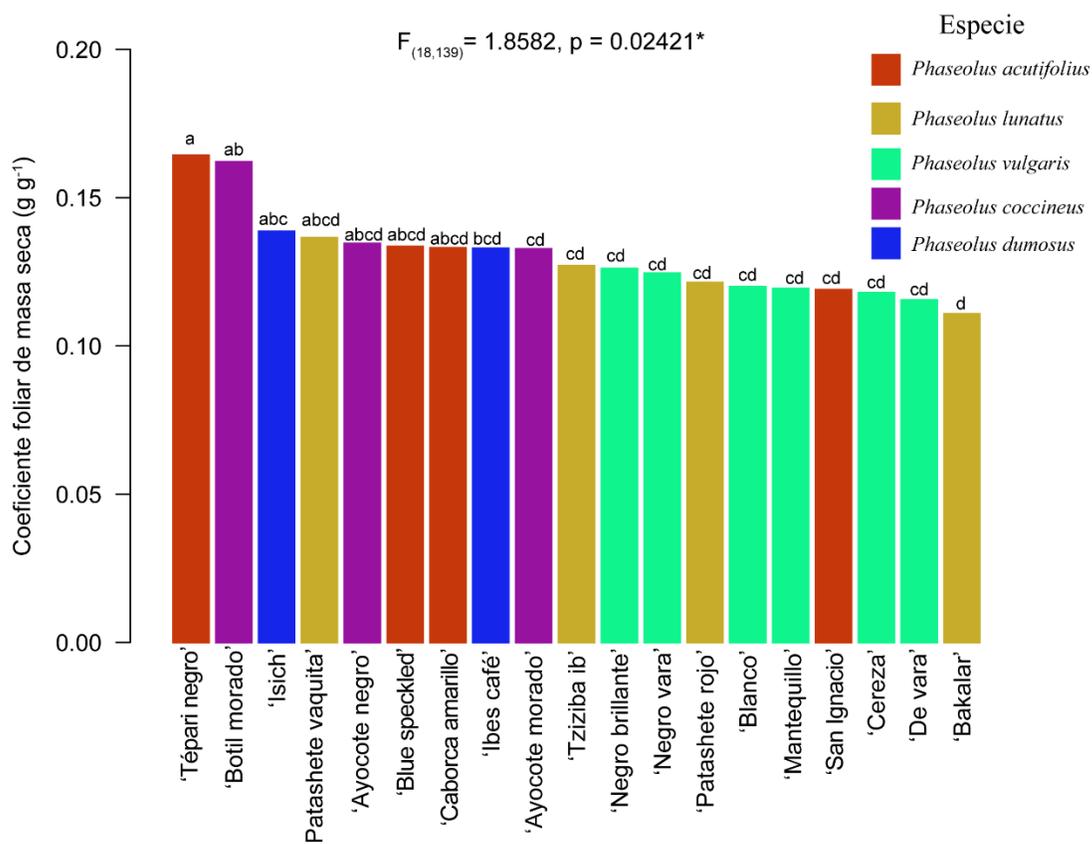


Figura 18. Valores medios de coeficiente de materia seca (CFMS) expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

En el caso de *P. coccineus*, llama la atención el valor elevado de CFMS para la variedad 'Botil morado', que obtuvo los valores más bajos de DTF. Este resultado sugiere que en el caso de la variedad 'Botil morado', si bien la proporción de masa seca de la hoja es alta

respecto a su peso fresco, el resultado nos sugiere que esta biomasa no se concentra en un volumen pequeño del tejido foliar. Por otro lado, las variedades de *P. lunatus* presentaron una alta variación en los valores de CFMS, existiendo tanto variedades con valores bajos como ‘Bakalar’, una variedad cultivada en ambientes cálidos–húmedos de zonas bajas, como variedades con valores relativamente altos como ‘Patashete vaquita’, cultivado en ambientes húmedos de zonas altas.

Cuadro 6. Tabla ANDEVA para el modelo que explica los rasgos funcionales aéreos (hojas y tallo)

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor de F	Valor de p
Densidad específica del tallo (DET)					
Tratamiento	18	0.89247	0.049582	8.8202	P<0.001
Residuales	147	0.82926	0.005641	–	–
Área foliar específica (AFE)					
Tratamiento	18	172401	9577.8	6.2162	P<0.001
Residuales	136	209548	1540.8	–	–
Densidad de tejido foliar (DTF)					
Tratamiento	18	0.027534	0.0015297	6.9404	P<0.001
Residuales	136	0.029975	0.0002204	–	–
Coefficiente foliar de materia seca (CFMS)					
Tratamiento	18	0.023778	0.00132100	1.8582	0.02421
Residuales	139	0.098817	0.00071091	–	–

5.3 Variación de los rasgos funcionales subterráneos entre variedades

La comparación de la expresión de rasgos funcionales de raíz entre las variedades de frijol analizadas en el estudio reveló diferencias significativas entre al menos dos variedades para todos los rasgos radicales (i.e., LRE, DTR, CRMS y ARE). Este resultado muestra que las variedades de frijol difieren en la forma en la que asignan recursos a las raíces y cómo se utiliza una misma unidad de biomasa para la construcción del tejido radical.

Los resultados del análisis mostraron que existen diferencias significativas en los valores de LRE de las raíces finas entre las variedades de frijol ($F_{(18,133)} = 9.874$, $p < 0.001$, Cuadro 7). Tres de las cuatro variedades de *P. acutifolius* presentaron valores medios más elevados de LRE ($> 70 \text{ m g}^{-1}$) en contraste con las dos variedades de frijol *P. dumosus*, que presentaron los valores medios más bajos ($< 20 \text{ m g}^{-1}$) (Figura 19). Las variedades de *P. acutifolius* que obtuvieron los valores más elevados de LRE tienen en común que su cultivo se realiza en ambientes áridos mientras que ambas variedades de *P. dumosus* se cultivan en ambientes templado–húmedos de media a alta altitud. Las dos variedades de *P.*

dumosus se diferenciaron significativamente de la mayor parte del resto de las variedades, con excepción de las variedades 'Botil morado' y 'Ayocote morado' de *P. coccineus* y tampoco de la variedad 'Blanco' de *P. vulgaris*. Esta última variedad de frijol común destaca debido a su preferencia por ambientes más húmedos que otras variedades de la misma especie. En síntesis, es posible señalar que las variedades de *P. acutifolius* adaptadas a ambientes cálidos y secos, presentan valores medios de LRE más altos que el resto de las variedades (i.e., estos valores altos son acordes con una estrategia adquisitiva). En contraste y contrario a lo esperado según nuestras hipótesis iniciales, las variedades de frijol mejor adaptadas a condiciones ambientales similares a las de la parcela de estudio, mostraron raíces de construcción más costosa (i.e., estrategia conservativa). Este fue el caso de las variedades 'Ibes café' e 'Isich' de *P. dumosus*, que se cultivan en zonas altas y con climas templado-húmedos (Figura 19).

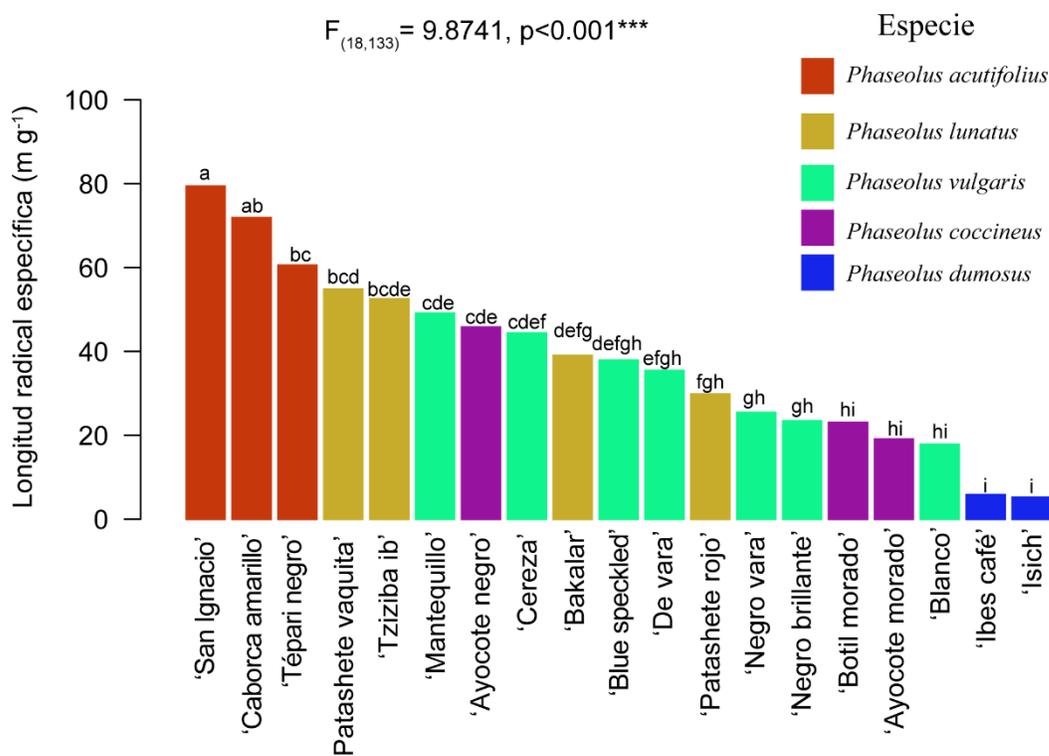


Figura 19. Valores medios de longitud radical específica (LRE) expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

Para la DTR, los resultados del análisis de bloques incompletos aleatorizados con modelos lineales mixtos revelaron que existían diferencias significativas entre al menos dos de las variedades de frijol ($F_{(18,133)} = 3.704, p < 0.001$, Cuadro 7). Los valores medios más altos de

DTR (asociados con estrategias conservativas) están reflejados en la variedad 'Isich' de *P. dumosus* con más de 0.25 g cm^{-3} , y la variedad 'Tépari negro' (*P. acutifolius*) con 0.24 g cm^{-3} , aunque según la prueba *post-hoc* LSD, estos valores no fueron significativamente distintos de algunas variedades de las especies *P. coccineus* y *P. vulgaris*. Este resultado es interesante, en tanto que las variedades 'Isich' (*P. dumosus*) y 'Negro' (*P. acutifolius*) se cultivan en ambientes contrastantes. La variedad 'Tépari negro' se cultiva en regiones con escasa precipitación, mientras que 'Isich' (*P. dumosus*) se cultiva en ambientes templado-húmedos de zonas altas. Las similitudes entre los valores de DTR que expresan estas variedades podrían deberse a otros factores. En el extremo opuesto respecto a los casos anteriores, los valores más bajos de DTR se encontraron para las variedades 'Caborca amarillo' (*P. acutifolius*) con 0.10 g cm^{-3} y 'Tziziba ib' (*P. lunatus*) con 0.11 g cm^{-3} , ambas de ambientes cálidos, pero a diferencia de 'Caborca amarillo', la variedad 'Tziziba ib' se cultiva en ambientes más húmedos. A pesar de estos valores bajos de DTR, 'Caborca amarillo' y 'Tziziba ib' no se diferenciaron significativamente de otras variedades como 'San Ignacio' de *P. acutifolius*, 'Patashete vaquita', 'Patashete rojo' y 'Bakalar' de *P. lunatus*; las variedades 'Ayocote negro' y 'Ayocote morado' de *P. coccineus* y finalmente las variedades 'Mantequillo' y 'Cereza' de *P. vulgaris* (Figura 20). Un patrón observado es que todas las variedades de *P. lunatus* presentaron valores relativamente bajos de DTR, a diferencia de las variedades de otras especies que ocuparon rangos más amplios de valores de densidad. La gran variación en la DTR que parece no correlacionarse con los patrones encontrados para otros rasgos de raíz podría deberse a otros factores no abordados que influyen en la densidad de tejido radical.

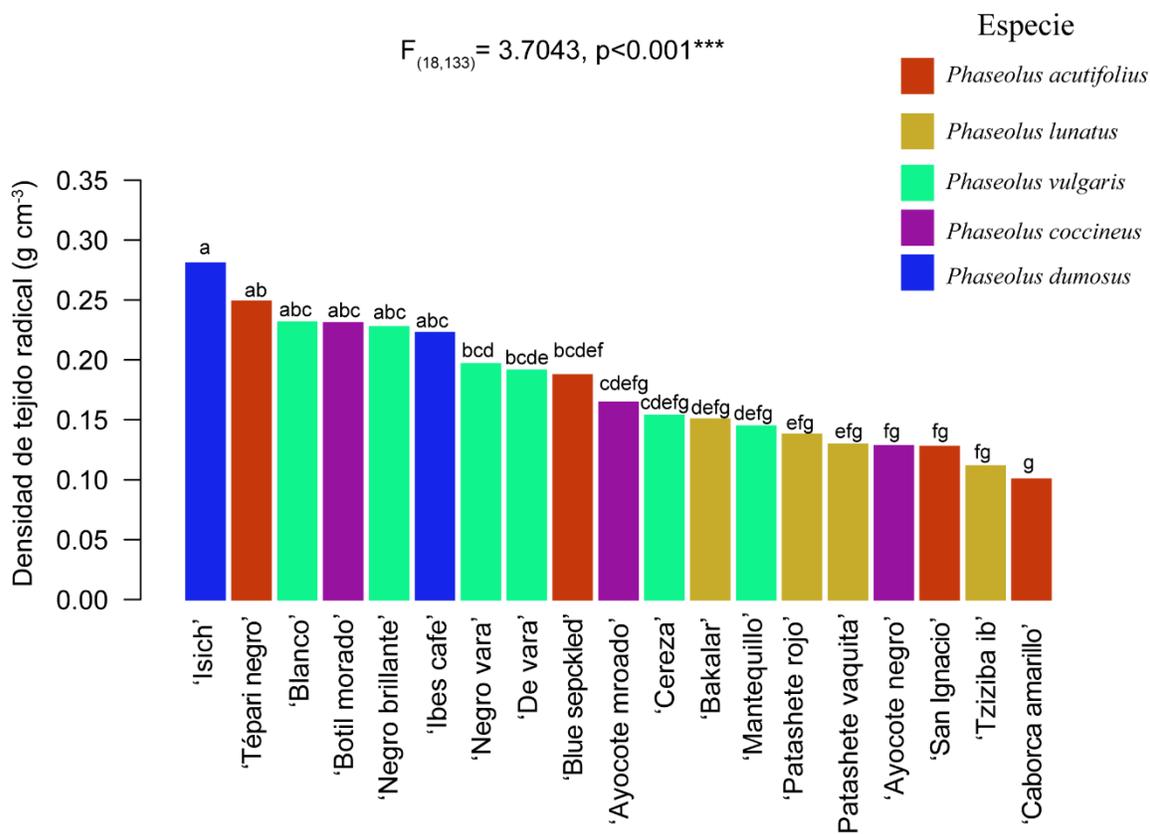


Figura 20. Valores medios de asignación de densidad de tejido radical (DTR) expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

Los resultados del análisis de bloques incompletos aleatorizados para el CRMS mostraron que existían diferencias significativas entre al menos dos variedades de frijol ($F_{(18,145)}=5.288, p < 0.001$, Cuadro 7). Los patrones observados en el CRMS son similares a los observados para la DTR, reflejando la fuerte correlación positiva que existe entre ambos rasgos ($r = 0.805, p < 0.001$). Los valores medios más altos de CRMS (i.e., raíces más costosas) fueron exhibidos por la variedad 'Tépari negro' de *P. acutifolius* e 'Isich' de *P. dumosus*, que obtuvieron 0.24 y 0.21 g g⁻¹ respectivamente, pese a que ambas variedades se cultivan en ambientes radicalmente distintos, como se mencionó anteriormente (Figura 21). Sorprendentemente, las variedades con valores medios más bajos de CRMS fueron dos variedades de *P. acutifolius*: 'San Ignacio' y 'Caborca amarillo'. Estos resultados muestran que existe gran variación en la expresión de rasgos funcionales radicales aún entre las variedades de *P. acutifolius* (siendo cultivadas bajo las mismas condiciones ambientales). Los valores de CRMS para estas variedades fueron inferiores a 0.10 g g⁻¹ (i.e., raíces baratas y por lo tanto asociadas con estrategias adquisitivas). El resto de las variedades y especies tuvieron valores intermedios que abarcan un rango que va de los 0.10 a los 0.18

g g⁻¹ (Figura 21). Tanto el CRMS y la DTR son rasgos indicativos de la cantidad de biomasa que se invierte por unidad de masa o de volumen respectivamente.

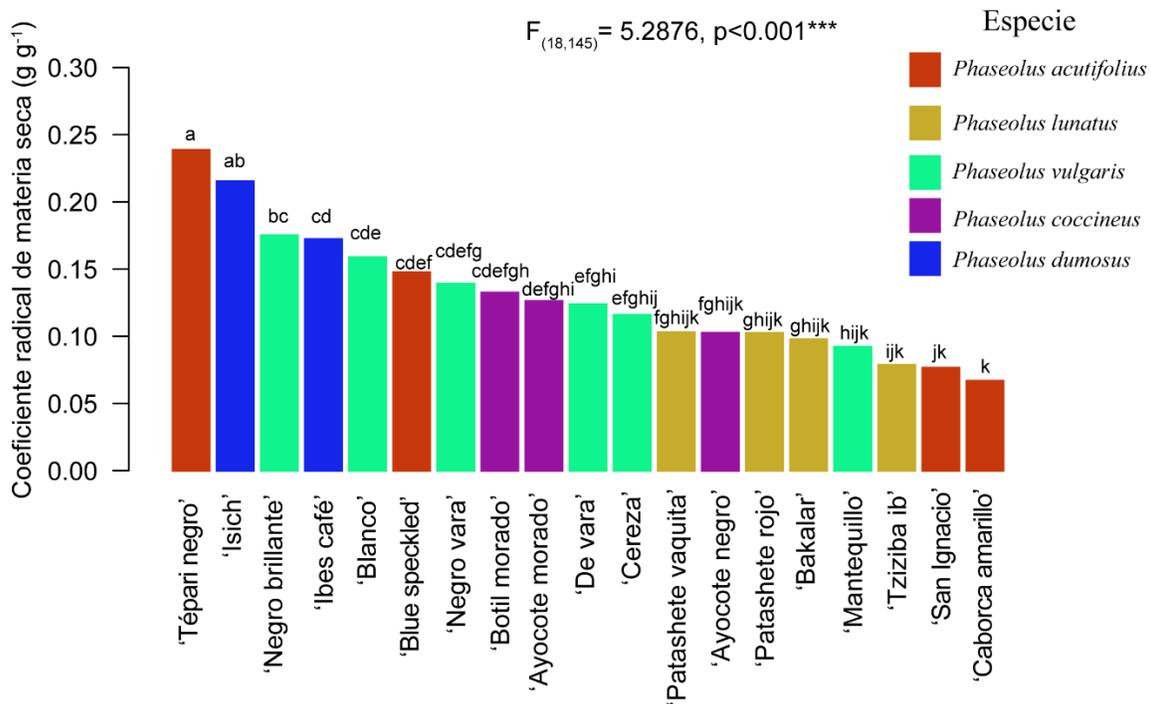


Figura 21. Valores medios de CRMS expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

Finalmente, otro de los rasgos funcionales radicales es el ARE. Este rasgo refleja cuál es el área que ocupan las raíces finas por cada unidad de biomasa invertida. El análisis de bloques incompletos aleatorizados mostró que existían diferencias significativas entre al menos dos variedades de frijol, al igual que con el resto de los rasgos radicales ($F_{(18, 133)} = 8.844, p < 0.001$, Cuadro 7). La prueba *post-hoc* reveló que los valores medios más altos de ARE fueron alcanzados por dos variedades de frijol *P. acutifolius*: 'Caborca amarillo' y 'San Ignacio' ($> 0.09 \text{ m}^2 \text{ g}^{-1}$), exactamente los patrones inversos a los observados para el CRMS y la DTR. Las variedades 'Caborca amarillo' y 'San Ignacio' se cultivan en ambientes cálidos de escasa precipitación (inferior a 400 mm anuales). Estas variedades se diferenciaron significativamente del resto de las variedades y especies, excepto por la variedad 'Tziziba ib' de *P. lunatus*, con la cual no tuvieron diferencias significativas. La variedad Tziziba ib' se cultiva en la región de la Península de Yucatán, en ambientes cálidos-subhúmedos. Por otro lado, la variedad 'San Ignacio' no se diferenció significativamente de la variedad 'Patashete vaquita' de *P. lunatus*'. En conjunción, los resultados sugieren que estas dos variedades de *P. acutifolius* ('San Ignacio' y 'Caborca amarillo'), al igual que la variedad

'Tziziba ib' de *P. lunatus* están empleando estrategias adquisitivas a nivel de suelo, contrarias a las estrategias conservativas que expresan en los rasgos aéreos (Figura 22).

En contraste, los valores medios más bajos de ARE fueron exhibidos por las dos variedades de frijol *P. dumosus*: 'Ibes café' e 'Isich', cuyos valores fueron menores a 0.025 m² g⁻¹. Estos patrones concuerdan claramente con aquellos encontrados para la LRE. Esto sugiere que las variedades de *P. dumosus* están empleando estrategias más bien conservativas a nivel de suelo. En este caso ambas variedades se cultivan en ambientes templado–húmedos de zonas altas, afines con las condiciones de la parcela de estudio. Además, las variedades de frijol acalete (*P. dumosus*) no difieren significativamente de la variedad 'Botil morado' de *P. coccineus* y 'Blanco' de *P. vulgaris*, ambas son variedades de otras especies que se cultivan en ambientes similares (templados y húmedos) (Figura 22).

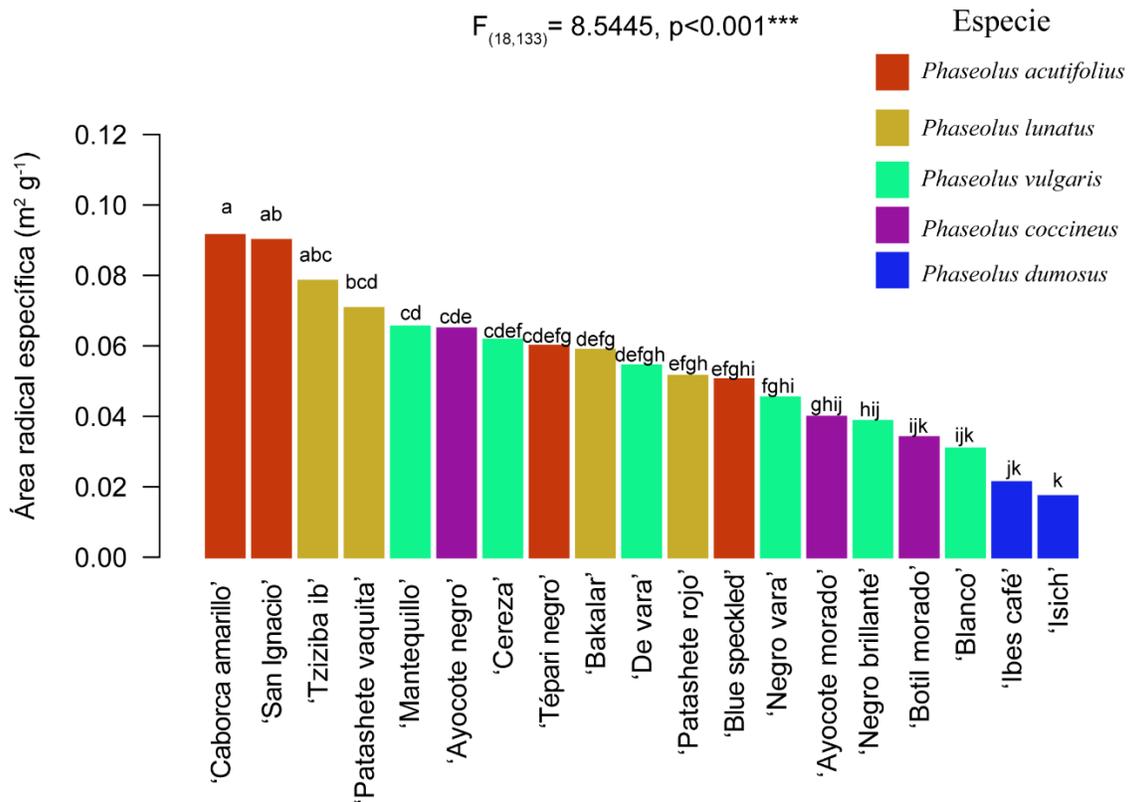


Figura 22. Valores medios del área radical específica (ARE) expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

Cuadro 7. Tabla ANDEVA para el modelo que explica los rasgos funcionales radicales

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor de F	Valor de p
Longitud radical específica (LRE)					
Tratamiento	18	33163	1842.41	9.4204	P<0.001
Residuales	133	26012	195.58	–	–
Densidad del tejido radical (DTR)					
Tratamiento	18	0.22494	0.0124969	3.7043	P<0.001
Residuales	133	0.44869	0.0033736	–	–
Coefficiente radical de materia seca (CRMS)					
Tratamiento	18	0.15241	0.0084673	5.2876	P<0.001
Residuales	145	0.23220	0.0016013	–	–
Área radical específica (ARE)					
Tratamiento	18	0.033108	0.00183933	8.5445	P<0.001
Residuales	133	0.028630	0.00021526	–	–

5.4 Variación en la proporción de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea entre variedades de frijol

La variable del cociente biomasa aérea y biomasa subterránea (cociente BA:BS) es informativa respecto a la forma en la que las plantas reparten los recursos entre los diferentes órganos. Los resultados del análisis de bloques incompletos aleatorizados realizado para el cociente BA:BS, reveló que existían diferencias significativas en la proporción de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea entre al menos dos variedades de frijol ($F_{(18, 146)}=7.517$, $p<0.001$, Cuadro 8). Los valores cercanos a cero reflejan una baja asignación de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea (reflejando una estrategia conservativa), mientras que los valores más alejados del cero reflejan una elevada asignación de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea (reflejando una estrategia adquisitiva).

Los valores más altos de asignación de biomasa aérea por unidad de biomasa subterránea corresponden a la variedad ‘Blanco’ de *Phaseolus vulgaris*, exhibiendo valores superiores a 13 unidades. Esta variedad es una de las variedades cultivadas de frijol común que se siembran en ambientes de mayor humedad y altitud media–alta. Según la prueba *post-hoc*, esta variedad resultó significativamente distinta de todas las variedades de frijol *P. acutifolius*, las cuales obtuvieron los valores más bajos del cociente BA:BS, con valores inferiores a 5 unidades (i.e., las variedades cultivadas de *P. acutifolius* asignan menos biomasa aérea por cada unidad asignada de biomasa subterránea). Los frijoles tépari (*P. acutifolius*) son plantas adaptadas a condiciones de aridez y sequía. Estos ambientes

influyen fuertemente en la forma en la que se asignan los recursos en una planta. Los ejemplos anteriores nos muestran con claridad un contraste entre *P. vulgaris* a través de la variedad 'Blanco' que está exhibiendo una estrategia adquisitiva en cuanto a la asignación de biomasa, mientras que todas las variedades de *P. acutifolius* se encuentran exhibiendo estrategias conservativas en cuanto a la disposición de biomasa en órganos aéreos y subterráneos. Asimismo, tres de las cuatro variedades de *P. lunatus*: 'Tziziba ib', 'Patashete rojo' y 'Bakalar', exhibieron valores bajos y similares de asignación de biomasa aérea por unidad de biomasa subterránea, acordes con estrategias más conservativas. Llama la atención que estas variedades se cultivan en ambientes cálidos–subhúmedos de la Península de Yucatán. En contraparte, la variedad 'Patashete vaquita' de *P. lunatus*, que se cultiva en ambientes templado–húmedos de mayor altitud, exhibe valores más altos del cociente BA:BS (Figura 23). El resto de las variedades no se diferenciaron significativamente de los extremos. Entre estas variedades con valores intermedios hay variedades de *P. coccineus* y una variedad de *P. dumosus*: 'Isich' (las cuales tendieron hacia una mayor asignación de biomasa aérea por unidad de biomasa subterránea), y la mayoría de las variedades de frijol común (*P. vulgaris*). En todos los casos, existieron tendencias de diferenciación en la exhibición de rasgos funcionales aún dentro de las especies. Variedades que se cultivan en ambientes templados y más húmedos, de zonas más altas tendieron a presentar proporciones más elevadas de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea. En contraparte, las variedades de esas mismas especies que se siembran en ambientes de zonas bajas exhibieron una menor asignación de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea. Por ejemplo, el frijol 'Blanco' (*P. vulgaris*) cultivado en San Cristóbal de las Casas, Chiapas, mostró valores medios más altos de cociente BA:BS que el frijol 'Negro brillante' cultivado en Puebla (Figura 23).

Cuadro 8. Tabla ANDEVA para el modelo que explica el cociente entre biomasa aérea y subterránea (Cociente BA:BS)

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Valor de F	Valor de P
Cociente BA:BS					
Tratamiento	18	1150.3	63.907	7.5173	<0.001
Residuales	146	1241.2	8.501	–	–

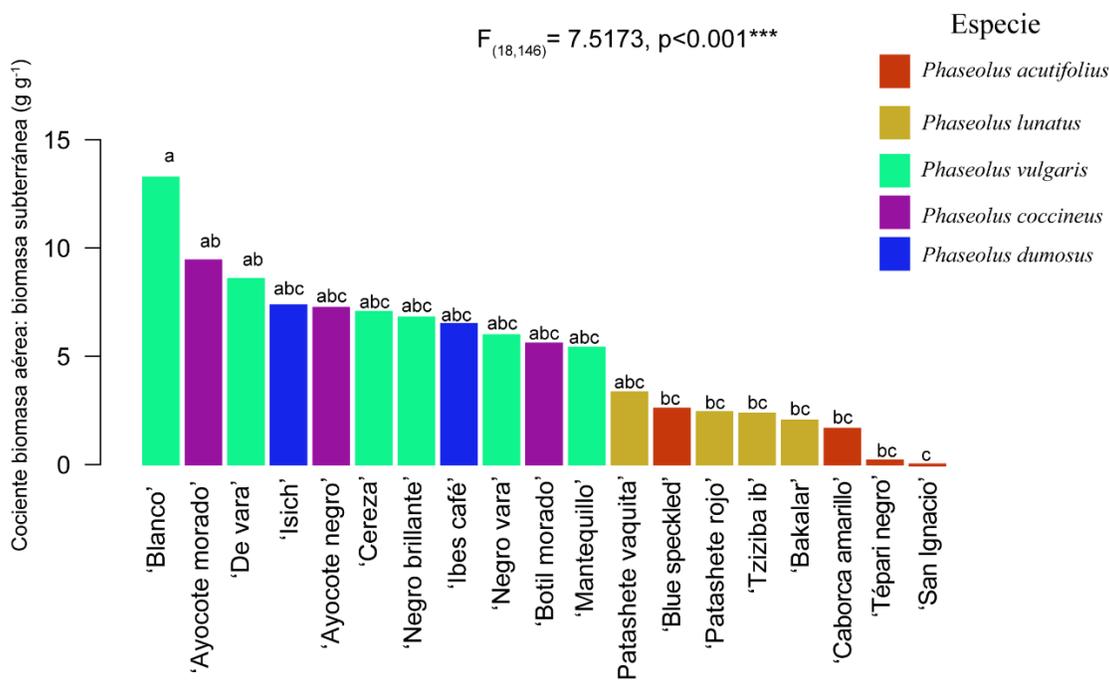


Figura 23. Valores medios de asignación de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea expresados por las diferentes variedades de frijol evaluadas en el estudio. Las letras representan grupos homogéneos.

5.5 Analizando las relaciones entre rasgos funcionales en los frijoles

Para analizar las relaciones bivariadas entre rasgos dentro de un órgano o entre órganos, calculamos la correlación de Spearman (Cuadro 9; Figuras 24 y 25; Anexo Figura 28). Este coeficiente fue muy útil dado que en numerosas parejas de variables las relaciones no son lineales. Por ejemplo, en el caso de la raíz, se observa que pequeños incrementos de la DTR (i.e., la densidad que alcanza la raíz por unidad de biomasa) conlleva grandes decrementos en el ARE (i.e., el área superficial que alcanzan la raíz por unidad de biomasa) (Figura 25).

En el caso las correlaciones entre los rasgos funcionales foliares, los resultados reflejaron las disyuntivas que definen los espectros económicos de hojas. Por ejemplo, la correlación entre el AFE y la DTF es fuertemente negativa ($r = -0.685, p < 0.001$, Figura 25 G), ilustrando la disyuntiva en la asignación de una misma unidad de carbono en la construcción de una hoja con mayor superficie *versus* una hoja con mayor densidad de tejido. Otro ejemplo es la fuerte correlación negativa entre el AFE y el CFMS ($r = -0.504, p < 0.001$, Anexo: Figura 28), que refleja la disyuntiva en cuanto a la inversión de carbono para construir hojas de mayor superficie cuyos tejidos tienen una proporción baja de carbono *versus* hojas de menor superficie por unidad de carbono invertida en los tejidos. Por otro lado, la DTF y el CFMS muestran una correlación fuertemente positiva entre sí ($r = 0.430$,

$p < 0.001$, Figura 25 H), sugiriendo que hojas con valores más altos de densidad también suelen presentar proporciones más altas de biomasa en sus tejidos.

Al analizar los rasgos funcionales radicales, es posible detectar claramente las disyuntivas que definen el espectro económico de las raíces. La variable LRE cuyos valores más elevados se asocian con estrategias adquisitivas, presenta una fuerte correlación negativa con la DTR ($r = -0.695$, $p < 0.001$, Anexo: Figura 28), cuyos valores elevados se asocian con estrategias conservativas. Se trata de la misma disyuntiva en la asignación de un mismo recurso (i.e., el carbono) que en el caso de las hojas. Esta misma disyuntiva también se refleja en la correlación fuertemente negativa entre el ARE y la DTR ($r = -0.870$, $p < 0.001$, Anexo: Figura 28). Por otra parte, de forma análoga a lo que ocurre en las hojas, en la raíz se observa una fuerte correlación positiva entre la DTR y el CRMS ($r = 0.805$, $p < 0.001$, Figura 25 J).

Pese a la expresión de las mismas disyuntivas en hojas y raíces, no encontramos evidencia sólida de paralelismo entre rasgos foliares y radicales como se esperaría de acuerdo con la hipótesis de la existencia de un espectro económico a nivel de toda la planta. Por ejemplo, el AFE y la LRE (i.e., rasgos que han sido señalados como análogos) mostraron una correlación negativa y significativa, aunque débil ($r = -0.194$, $p < 0.05$, Figura 24 A). En cambio, hubo correlación positiva entre el CRMS y el CFMS ($r = 0.281$, $p < 0.001$, Figura 24 C), pero, por el contrario, la DTF y la DTR no presentaron una correlación significativa entre sí ($r = 0.060$, $p = 0.461$, Anexo: Figura 28). Por otra parte, la DTR en las raíces y la CFMS en las hojas son rasgos cuyos aumentos se asocian con estrategias conservativas. En caso de existir paralelismo entre hojas y raíces, esperaríamos ver una fuerte correlación entre ambas, en cambio, la correlación entre ambos rasgos fue débil, aunque significativa ($r = 0.284$, $p < 0.001$, Figura 24 E). El mismo caso esperaríamos ver entre el ARE de la raíz y el AFE de las hojas, ya que valores elevados de ambos rasgos se asocian con estrategias adquisitivas. En efecto, encontramos una débil correlación entre ambas, pero estrictamente hablando, no fue significativa ($r = 0.159$, $p = 0.051$, Figura 24 B). Finalmente, en el caso del ARE de la raíz y el CFMS que describe la proporción de masa seca por masa fresca de la hoja, esperaríamos encontrar una correlación negativa, ya que valores elevados de ARE se asocian con estrategias adquisitivas, mientras que valores altos de CFMS se asocian con estrategias conservativas. Sin embargo, encontramos una débil correlación positiva entre ambos rasgos ($r = 0.235$, $p < 0.001$, Figura 24 D). En síntesis, los resultados encontrados

mediante el análisis de las correlaciones entre rasgos no aportan evidencia suficiente para asumir que existe una coordinación en la expresión entre hojas y raíces.

En el caso del tallo, hubo rasgos para los que sí se encontró una mayor evidencia de coordinación. Estos rasgos fueron la DET del tallo y los coeficientes de masa seca de hojas y raíces (i.e., CFMS, CRMS, respectivamente). Se encontró una correlación positiva moderada pero significativa entre la DET y el CFMS ($r= 0.244$, $p<0.01$, Anexo, Figura 28), la cual sugiere que variedades con mayor densidad específica del tallo (i.e., estrategia conservativa en el tallo) presentan hojas con mayor contenido de materia seca por unidad de masa (i.e., estrategia conservativa en las hojas). De la misma manera, se encontró evidencia de una correlación positiva similar entre la DET y el CRMS ($r= 0.192$, $p<0.05$, Anexo: Figura 28), la cual sostiene que variedades de frijol con tallos más densos también tienden a presentar raíces con mayor contenido de materia seca por unidad de masa (i.e., ambas estrategias conservativas).

Finalmente, en cuanto a la asignación de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea y su relación con otros rasgos, encontramos una fuerte correlación negativa entre el cociente BA:BS y la LRE de la raíz ($r = -0.533$, $p<0.001$, Anexo: Figura 28). Este resultado sugiere que en variedades con raíces finas que alcanzan longitudes mayores por una misma unidad de biomasa, la proporción de biomasa aérea respecto a cada unidad de biomasa subterránea asignada disminuye. En otras palabras, en sistemas radicales con valores elevados de LRE, hay una menor asignación de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea. Esto es interesante, porque refleja una mayor inversión de biomasa en la raíz, por parte de la planta, aunque esta inversión sea utilizada de forma acorde con una estrategia adquisitiva (i.e., aumentando la longitud de la raíz por unidad de biomasa invertida). Lo mismo se observa al analizar la correlación entre el cociente BA:BS y el ARE ($r= -0.491$, $p<0.001$, Anexo: Figura 28). Por el contrario, existe una correlación positiva moderada entre el cociente BA:BS y el AFE ($r= 0.361$, $p<0.001$, Anexo: Figura 28). Esta correlación positiva sugiere que aquellas variedades con valores más elevados de AFE, una estrategia claramente adquisitiva, invierten más biomasa en los órganos aéreos por cada unidad de biomasa subterránea. Esto puede reflejar indirectamente el aumento de la productividad como resultado de una mayor capacidad fotosintética. Finalmente, observamos también una correlación moderada positiva entre el Cociente BA:BS y la DTR ($r= 0.358$, $p<0.001$, Anexo: Figura 28). Esta correlación sugiere que plantas que invierten una mayor cantidad de biomasa aérea por cada unidad de biomasa subterránea también

suelen presentar raíces finas de mayor densidad. Se esperaría que sistemas radicales con raíces finas de mayor densidad derivaran en una mayor inversión de biomasa subterránea respecto a la biomasa invertida para los órganos aéreos en una misma planta, pero los resultados obtenidos sugieren que esto no es así.

Cuadro 9. Matriz de correlación de Spearman para rasgos funcionales medidos (n= 161–178)

	AFE	DTF	CFMS	DET	LRE	DTR	CRMS	ARE	COC. BA:BS
AFE	1								
DTF	-0.685 ***	1							
CFMS	-0.504 ***	0.430 ***	1						
DET	-0.149	0.121	0.244 **	1					
LRE	-0.194 *	0.122	- 0.176 *	0.021	1				
DTR	0.066	0.060	0.284 ***	0.221	-0.695 ***	1			
CRMS	0.032	0.134	0.281 ***	0.192 *	- 0.574 ***	0.805 ***	1		
ARE	-0.159 *	0.066	- 0.235 **	- 0.066	0.952 ***	-0.870 ***	- 0.717 ***	1	
COC. BA:BS	0.361***	- 0.364 ***	0.161 *		-0.533 ***	0.358***	0.285 ***	- 0.491 ***	1

Valores de significancia: $p < 0.001$ ***, $p < 0.01$ ** , $p < 0.05$ *. DET: Densidad específica del tallo; AFE: Área foliar específica; DTF: Densidad de tejido foliar; CFMS: Coeficiente foliar de materia seca; LRE: Longitud radical específica; DTR: Densidad de tejido radical; CRMS: Coeficiente radical de materia seca; ARE: Área radical específica; Cociente BA:BS: Cociente entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea.

Correlaciones entre rasgos aéreos y subterráneos (paralelismo)

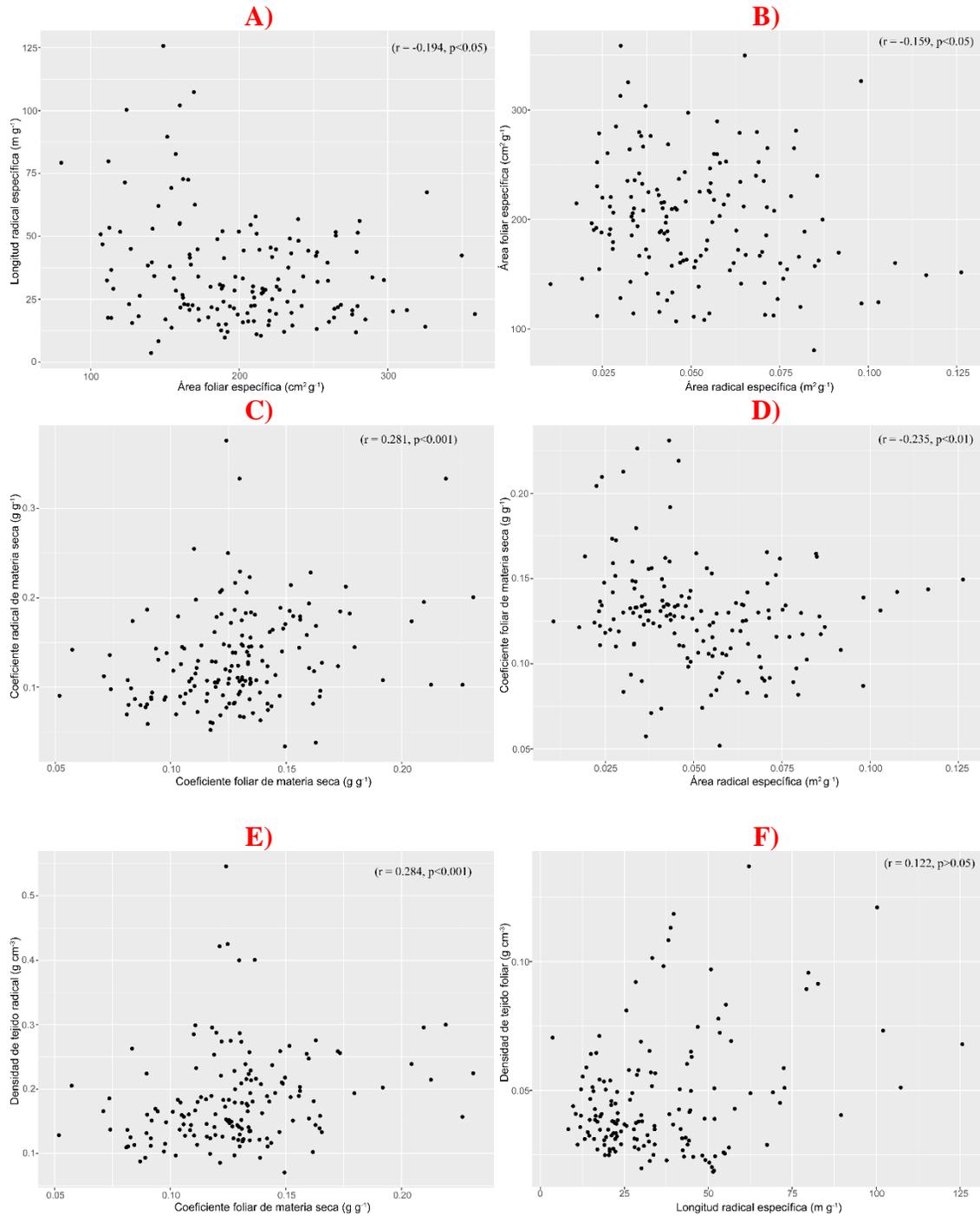
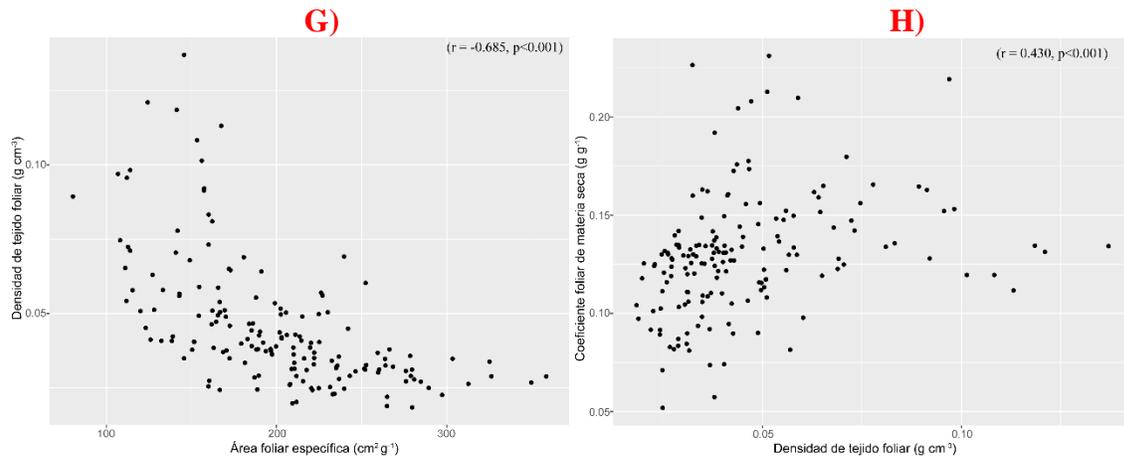


Figura 24. Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales aéreos y subterráneos. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación. **A)** AFE y LRE; **B)** ARE y AFE; **C)** CFMS y CRMS; **D)** ARE y CFMS; **E)** CFMS y DTR; **F)** LRE y DTF.

Correlaciones del espectro económico de hojas



Correlaciones del espectro económico de raíces

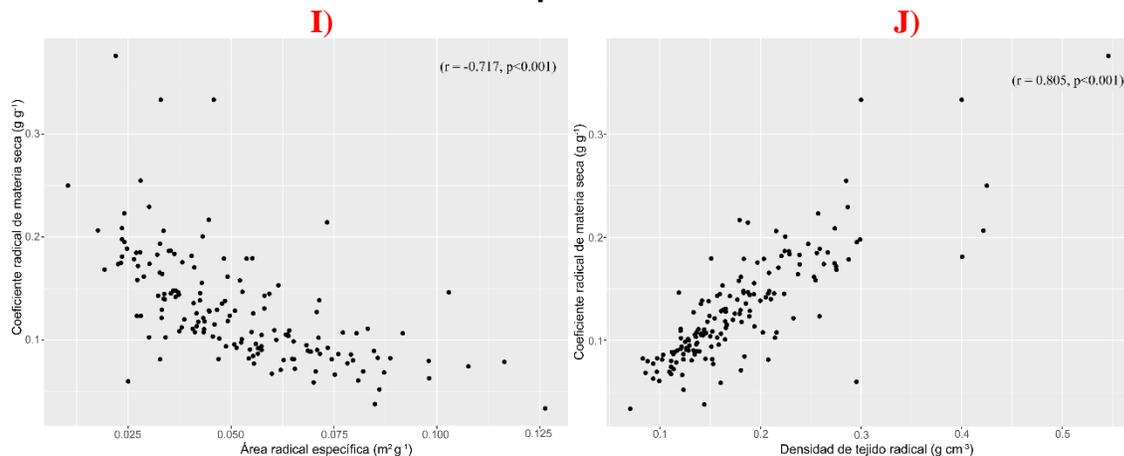


Figura 25. Correlaciones bivariadas de algunos de los rasgos funcionales que integran el EEH y el EER. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación. **G)** AFE y DTF; **H)** DTF y CFMS; **I)** ARE y CRMS; **J)** DTR y CRMS.

5.6 Espectros económicos en las variedades de frijol

El análisis de componentes principales (ACP) mostró que los primeros dos componentes explican el 55.76 % de la variación de los datos (CP1: 36.37 %, CP2: 24.43%, Cuadro 10). El espacio definido por los primeros dos componentes representa con claridad los espectros económicos de hojas y raíces (Figura 26, Anexo: Figura 29). Los rasgos funcionales de raíces muestran las cargas más fuertes en el primer componente principal, mientras que los rasgos foliares tienen cargas fuertes en el segundo componente (Cuadro 10). En el caso de los rasgos funcionales radicales, el CRMS y el DTR muestran cargas elevadas positivas

para el primer componente, mientras que la LRE y el ARE muestran fuertes cargas negativas. Las relaciones entre estos rasgos definen con claridad el espectro económico de las raíces mostrando las disyuntivas que existen en la asignación de biomasa en las raíces. Por un lado, raíces con valores más altos de CRMS y DTR serán más costosas, pero resistentes y duraderas. Por el contrario, raíces con valores más altos de LRE y ARE serán más baratas en términos de C y menos duraderas, pero posiblemente darán lugar a un sistema radical con mayor capacidad para la absorción de nutrientes. Respecto al segundo componente, los rasgos funcionales foliares DTF y CFMS presentan cargas elevadas positivas, mientras que el AFE presenta cargas elevadas negativas. Las relaciones entre estos rasgos reflejan las disyuntivas que definen el espectro económico de las hojas. En conjunto, estos resultados representan de forma clara las disyuntivas económicas en la asignación de recursos tanto para las hojas como para las raíces.

En cuanto a las relaciones entre los espectros, los rasgos de raíces y hojas se muestran relativamente desacoplados. El hecho de observar las cargas más fuertes de raíz en el CP1 y de hoja en el CP2, sugiere que los espectros económicos de hojas y raíz son ortogonales entre sí, con un cierto grado de independencia (Figura 26, Anexo: Figura 29).

El tercer componente principal, aunque explica un porcentaje menor de la variación en los datos, es importante porque este representa cerca del 11% (Cuadro 10). En este tercer componente, el cociente BA:BS tiene una carga negativa fuerte (-0.480), asociada con otra carga negativa fuerte de la variable CFMS (-0.450). En contraste, sobre este mismo componente, la variable DET tiene cargas positivas fuertes (0.481), reflejando las relaciones entre el tallo, las hojas y la asignación de biomasa aérea respecto a la biomasa subterránea.

Cuadro 10. Variación explicada por los tres primeros componentes (CP) del análisis de componentes principales (ACP) y las cargas para cada uno de los rasgos funcionales

	CP1	CP2	CP3
<i>Varianza</i>	3.273	2.198	0.99
<i>Porcentaje de la varianza explicada</i>	36.37	24.43	10.99
<i>Porcentaje acumulado de la varianza explicada</i>	36.66	60.79	71.79
Cociente biomasa aérea y biomasa subterránea (BA:BS)	0.469	-0.166	-0.480
Coefficiente foliar de materia seca (CFMS)	0.228	0.680	-0.450
Área foliar específica (AFE)	0.216	-0.790	-0.297
Densidad del tejido foliar (DTF)	-0.267	0.761	-0.032
Densidad específica del tallo (DET)	-0.023	0.499	0.481
Longitud radical específica (LRE)	-0.859	0.205	0.196
Densidad del tejido radical (DTR)	0.831	0.270	0.273
Coefficiente radical de materia seca (CRMS)	0.744	0.376	0.347
Área radical específica (ARE)	-0.949	0.020	-0.054

5.7 Análisis de la variación en la expresión de rasgos funcionales entre y dentro de las cinco especies domesticadas de frijol

Además de mostrar los espectros económicos de hojas y raíces, el ACP permitió analizar la variación en la expresión de rasgos funcionales y estrategias adquisitivas entre las especies de frijol y entre las variedades cultivadas de cada una de ellas. Al momento de graficar los individuos en el espacio definido por los dos primeros CP, podemos observar una clara agrupación de los individuos en función de la especie, lo cual está representado por las elipses de densidad de colores (Figura 26). Sin embargo, la variación para cada una de las especies es muy distinta. Mientras plantas de *P. dumosus*, *P. coccineus* y *P. vulgaris* presentan un alto traslape en cuanto a la expresión de rasgos funcionales, *P. lunatus* y *P. acutifolius* presentan rangos de variación más amplios, abarcando zonas libres del espacio definido por los CPs y no ocupadas por ninguna otra especie. El frijol tépari (*P. acutifolius*), una especie que posee adaptaciones para crecer en climas áridos presenta aparentemente el nivel de variación más grande en cuanto a la expresión de rasgos funcionales, tanto de hojas como de raíces. Por su parte, el frijol lima (*P. lunatus*), una especie cuyas poblaciones silvestres en México se distribuyen principalmente en ambientes cálidos–subhúmedos y húmedos, pero con variedades que se cultivan en ambientes tanto de zonas bajas (Península de Yucatán) como de tierras altas (San Cristóbal de las Casas, Chiapas), presentó también un alto nivel de variación, pero principalmente en los rasgos funcionales foliares.

En cuanto a las estrategias ecológicas, el espacio definido por nuestro ACP permite caracterizar la esquina del cuadrante superior izquierdo como el extremo más conservativo, y la esquina del cuadrante inferior derecho como el extremo más adquisitivo (Figura 26). En este sentido, existe variación entre especies y entre variedades en las estrategias ecológicas adoptadas por las especies de frijol. Se observa la tendencia de que, bajo las condiciones ambientales en las que se llevó a cabo el estudio, la mayoría de las plantas de las especies *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. dumosus* exhiben estrategias que convergen hacia el extremo adquisitivo, mientras que, en general, aquellas de *P. lunatus* y *P. acutifolius* tienden a estrategias más conservativas; aunque con un mayor grado de variación que el resto de las especies, especialmente *P. acutifolius*. Las preferencias climáticas de cada una de las especies, en contraste con las condiciones climáticas del jardín común, pueden ser un factor determinante en la exhibición de estas estrategias. En este sentido, y de acuerdo con nuestro análisis, la mayor variación entre variedades e intravarietal probablemente se encuentra dentro de *P. acutifolius*. Este resultado también se presentó al hacer las

comparaciones para cada uno de los rasgos funcionales evaluados, ya que en varios casos hubo variedades de *P. acutifolius* que exhibían valores muy distintos de rasgos funcionales, aun perteneciendo a la misma especie (p.e., el caso de las variedades de *P. acutifolius* para la variable CRMS, ver Figura 21).

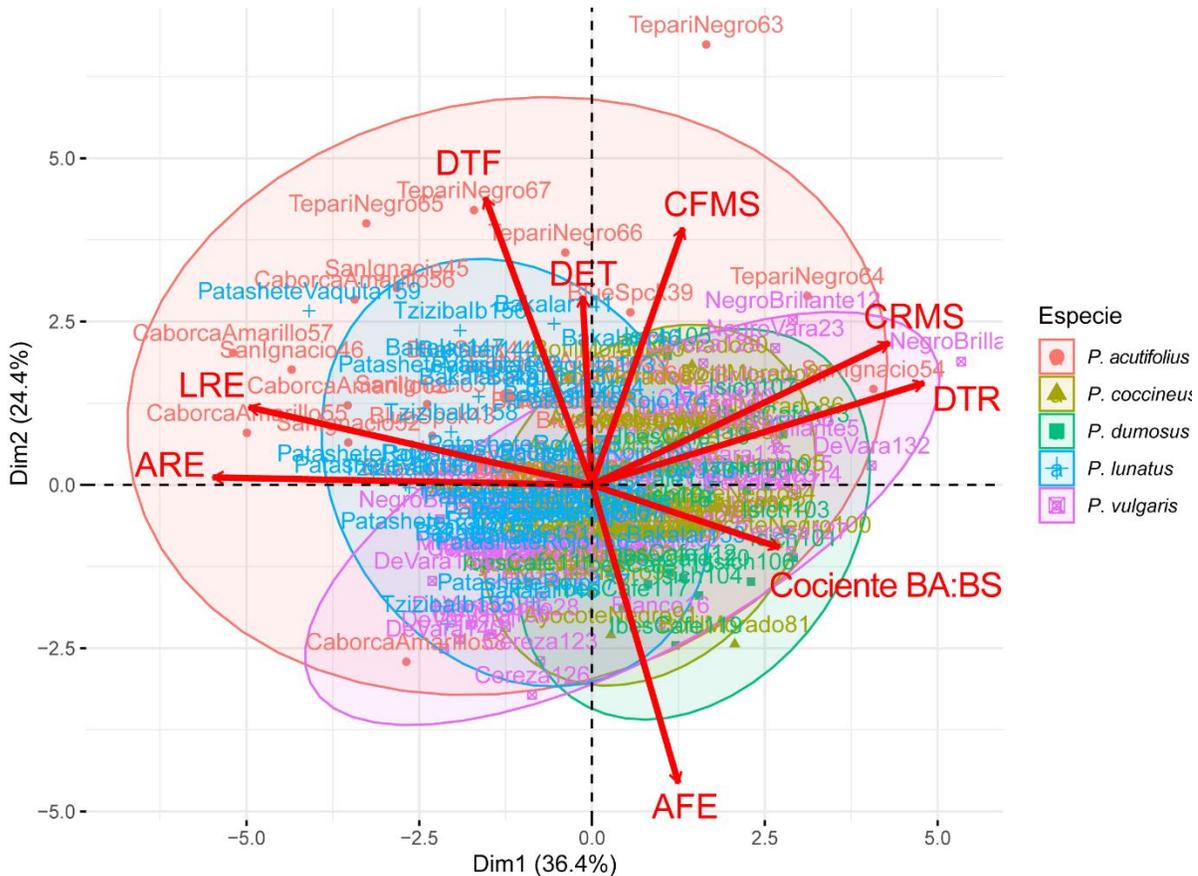


Figura 26. Biplot que muestra la distribución de los individuos pertenecientes a las diferentes variedades y especies de frijol en el espacio definido por los dos primeros componentes principales (Dim1 y Dim2). Las elipses representan la tendencia de agrupamiento de los individuos de cada especie. Estos componentes que representan los espectros económicos de raíces y hojas, respectivamente.

Para ahondar más en las fuentes de variación observadas en nuestro estudio, se realizó un análisis de componentes de la varianza el cual reveló que la mayor proporción de la variación en los datos para todos los rasgos corresponde a un nivel debajo de la variedad, es decir, el nivel intravarietal (Figura 27, Cuadro 11). Después de la variación intravarietal, la mayor proporción de la variación es interespecífica (entre especies). Este resultado sugiere que el linaje (pertenencia a la especie) es fundamental para agrupar las variedades de frijol respecto a las estrategias ecológicas que exhiben. Es claro que las necesidades ecológicas de las especies de frijol son la fuente principal de variación que observamos en la expresión de los rasgos funcionales. Finalmente, la variación entre variedades resultó

mucho menor que la variación entre especies. Por otro lado, no todos los rasgos obtuvieron el mismo grado de variación. Mientras que la variación del cociente BA:BS fue muy alta tanto a nivel interespecífico como entre variedades, el CRMS presentó valores muy bajos de variación en ambos niveles. Incluso entre los diferentes rasgos funcionales de un mismo órgano, hubo diferencias en la variación. Por ejemplo, en el caso de las raíces, la LRE fue mucho más variable a nivel interespecífico que la DTR. En el caso de las hojas, la variación a nivel interespecífico del AFE fue mucho mayor que la variación interespecífica del CFMS. Los resultados sugieren que las presiones de selección que han favorecido la variación en la expresión de rasgos funcionales son distintas entre órganos y entre rasgos de un mismo órgano. Es posible que gran parte de la variación intravarietal observada en este análisis está dada principalmente por diferencias entre las réplicas que integran el diseño alfa-látice.

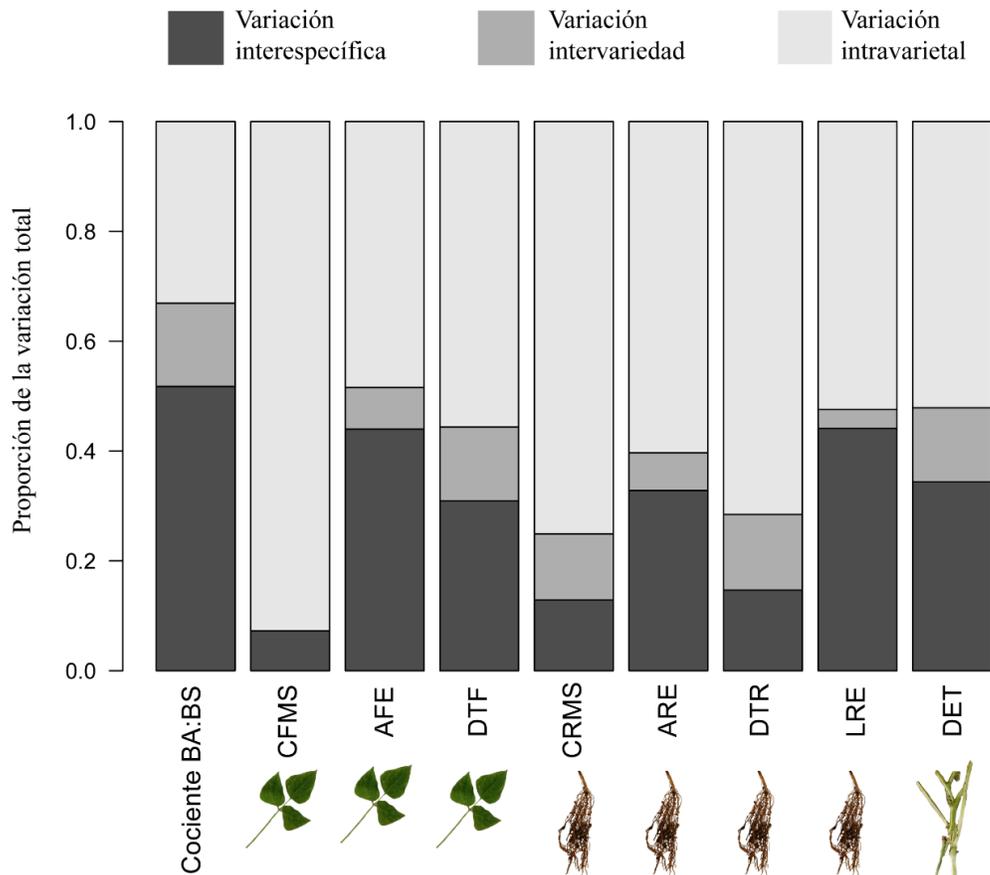


Figura 27. Niveles de variación de acuerdo con el análisis de componentes de la varianza. Los rasgos funcionales medidos en el estudio se enlistan sobre el eje “x”. Las barras de diferentes escalas de grises ilustran la proporción de la varianza explicada y el nivel de agrupamiento al que corresponde.

Cuadro 11. Proporción de la varianza en los datos por rasgo y por nivel (especie, variedad e individuos).

Rasgo	Especie	Variedad	Intravarietal
Cociente BA:BS	0.5177766	1.513800e-01	0.330843
Coefficiente foliar de materia seca (CFMS)	0.0723716	1.306596e-06	0.927627
Área foliar específica (AFE)	0.4399560	7.569826e-02	0.484346
Densidad de tejido foliar (DTF)	0.3095259	1.341460e-01	0.556328
Coefficiente radical de materia seca (CRMS)	0.1289408	1.203623e-01	0.750697
Área radical específica (ARE)	0.3282313	6.852361e-02	0.603245
Densidad de tejido radical (DTR)	0.1468182	1.377891e-01	0.715393
Longitud radical específica (LRE)	0.4413884	3.424630e-02	0.524365
Densidad específica del tallo (DET)	0.3437227	1.348595e-01	0.521418

6. DISCUSIÓN

Las estrategias ecológicas reflejan disyuntivas que las plantas enfrentan respecto a la asignación de recursos en los diferentes tejidos y órganos. Estas estrategias ecológicas se han observado en las plantas silvestres alrededor del mundo, pero sólo recientemente se ha explorado la expresión de estas estrategias en las plantas de cultivo. El estudio funcional de las plantas de cultivo representa una oportunidad para poner a prueba hipótesis sobre las causas de la covariación de rasgos en las plantas en general. Por otro lado, abordar a las plantas de cultivo bajo esta perspectiva permite comenzar a explorar la variación en la expresión de rasgos funcionales y estrategias ecológicas aún entre plantas cultivadas de una misma especie, reconociendo la importancia de las variedades locales como reservorios de agrobiodiversidad que ya existen y que podrían ser la base de futuros esfuerzos de selección. El presente trabajo es pionero en el estudio de los frijoles (*Phaseolus* spp.), un cultivo que al contar con cinco especies domesticadas nos ha permitido explorar las consecuencias de la domesticación en la expresión de estrategias

ecológicas en órganos aéreos y subterráneos, el paralelismo en la expresión de estos y los rangos de expresión funcional a nivel tanto interespecífico como entre variedades y dentro de las variedades (variación intravarietal).

6.1. Las especies de frijol exhiben un amplio rango de variación en la expresión de sus rasgos funcionales fuertemente ligado con su preferencia ecológica

Todos los rasgos funcionales, incluido el porcentaje de germinación, mostraron diferencias significativas entre las variedades de frijol. De acuerdo con nuestra hipótesis inicial, estas diferencias eran esperadas dado que las especies de frijol tienen preferencias ecológicas marcadas, a pesar de que su origen se remonta a una radiación relativamente reciente (~2 Ma) (Delgado–Salinas et al., 2006). Gran parte de la variación observada está relacionada con las muy diversas condiciones ambientales y de manejo a nivel local en las que se cultivan las variedades (Bitocchi et al., 2017; Dohle et al., 2019). Es por esta razón que al referirse a la diversidad existente de frijol se habla de un proceso de biodiversidad humanizada (Perales y Aguirre, 2008). Un ejemplo de esta variación se refleja en el área foliar específica (AFE). Los valores de AFE obtenidos variaron de 100 a 250 cm² g⁻¹ en el experimento (Figura 16). Pocos estudios han realizado comparaciones en la expresión de rasgos funcionales entre un amplio número de plantas de cultivo. El estudio llevado a cabo por Tribouillois y colaboradores (2015) evaluó la expresión de rasgos en 34 especies y dos variedades pertenecientes a seis familias botánicas (entre ellas Fabaceae) de cultivos utilizados como plantas de cobertura para el suelo, encontrando que los valores de AFE fueron de los 10 a los 700 cm² g⁻¹. En esta investigación, con un número menor de especies ($n=5$) y variedades ($n=19$), frijoles abarcaron prácticamente el 21 % de la variación para AFE del citado estudio. La amplia diversidad en la expresión de rasgos funcionales resulta sorprendente cuando se considera la disminución de la variación genética que puede provocar la domesticación (Kwak y Gepts, 2009; Parker y Gepts, 2021). Una variabilidad alta entre variedades también se ha observado en el trigo, sobre todo en rasgos como la toma de nitrato (NO₃) y amonio (NH₄) por parte de las raíces y en menor medida la longitud radical específica (LRE) y el área foliar específica (AFE) (Cantarel et al., 2021). Estos resultados muestran que la disminución en la variación genética puede no tener un efecto tan severo en la disminución de la expresión funcional, e incluso puede incrementar para algunos rasgos, como se ha observado en alfalfa al comparar las variedades cultivadas con los parientes silvestres (Robinson et al., 2021). Entender los procesos que mantienen o incluso incrementan la diversidad funcional en el frijol pese a la disminución de la diversidad

genética será un aspecto crucial para guiar futuros esfuerzos de mejoramiento en plantas de cultivo.

Aunque hay grandes rangos de variación funcional y traslape, las variedades de las cinco especies domesticadas tienden a agruparse por especie en el plano dibujado por los rasgos de hojas y raíces (Figura 26). Es decir, la variación intraespecífica (intervariabilidad) en la expresión de rasgos funcionales y estrategias ecológicas es considerablemente menor que la interespecífica. Esta menor importancia de la variación intraespecífica (intervariabilidad) se ha observado en otros cultivos como el café, el trigo y el maíz (Martin et al., 2017, 2018). En este estudio, la variación observada entre las especies de frijol está estrechamente relacionada con las preferencias ecológicas de las especies de frijol. La importancia de la especie (y sus preferencias) se ha reportado en diversos estudios cuando se compara la expresión de rasgos a lo largo de gradientes ambientales (de la Riva et al., 2016; Lang et al., 2019). Sin embargo, a pesar de que tanto en este como en otros estudios la variación interespecífica es mayor que la intervariabilidad, esta última no es despreciable en los frijoles y no es igual para todos los rasgos (Albert et al., 2010) (Figura 27). Por ejemplo, en este estudio, el porcentaje de variación interespecífica de rasgos como el AFE (44 %) en las hojas y la LRE en las raíces (44%) fue mucho mayor que el CFMS de las hojas (7 %) y el CRMS de la raíz (13 %). Resultados similares fueron obtenidos por Diaz–Burlinson y Gachet (2004), quienes observaron una alta proporción de variación intraespecífica para el AFE (36.5 %) en vegetación mediterránea, pero un porcentaje muy bajo de variación para el CFMS (9 %). Estos resultados demuestran que la variación intraespecífica puede depender fuertemente de los rasgos seleccionados. En las plantas, esta variación intraespecífica es importante para explicar la dimensionalidad del nicho ecológico que ocupan las especies de acuerdo con sus adaptaciones, y que se relaciona estrechamente con sus preferencias ecológicas (Fontaine et al., 2022; Polechová y Storch, 2019). Por otro lado, mayores niveles de variación intraespecífica pueden ser claves para que las especies puedan conquistar nuevos ambientes y estos niveles de variación intraespecífica pueden influir en el riesgo de extinción (Bolnick et al., 2011; He et al., 2021). En las plantas de cultivo se ha identificado que la variación intraespecífica para algunos rasgos puede ser particularmente elevada (Robinson et al., 2021). Mayores niveles de variación intraespecífica podrían significar una menor vulnerabilidad de los cultivos frente al cambio climático y es por ello por lo que este componente de la diversidad resulta tan importante.

La variación interespecífica para todos los rasgos fue mayor que la variación intervariedad (Figura 27). Sin embargo, los niveles de variación de los rasgos funcionales fueron distintos entre las especies. Hubo casos como *P. acutifolius* que tuvo un rango de variación considerablemente más amplio que el resto de las especies (Fig. 26). Este resultado fue inesperado al contrastarlo con el hecho de que *P. acutifolius* tiene un nicho ecológico más estrecho que el de otras especies como *P. vulgaris* (Bitocchi et al., 2017; Dohle et al., 2019). Sin embargo, es necesario considerar que las variedades de *P. acutifolius* se cultivan bajo una relativa amplia gama de condiciones de precipitación, temperatura y altitud. El muestreo utilizado para esta investigación incluyó variedades que se siembran en distintas condiciones muy distintas de altitud y precipitación (Debouck, 1999; Mwale et al., 2020; Porch et al., 2013). Otros estudios también han encontrado amplios rasgos de expresión funcional para esta especie de frijol (Suárez et al., 2022). Será necesario analizar si, bajo condiciones ambientales contrastantes a las de la parcela de estudio que sean más afines a *P. acutifolius*, ésta especie continúa exhibiendo una amplia variación en sus rangos de expresión. De igual forma, la elevada variación en la expresión de rasgos funcionales que exhibieron las variedades de *P. acutifolius* podría estar relacionada con una mayor diversidad expresada como respuesta a estímulos ambientales en condiciones más extremas (zonas áridas), quizás como consecuencia de una plasticidad fenotípica más alta (Mercer et al., 2008; Pigliucci et al., 2006; Schmalhausen, 1949). El presente estudio no permite discernir el papel de la plasticidad fenotípica en la variación observada. Sin embargo, la información recabada para *P. acutifolius* sugiere que los amplios rangos de variación que presenta esta especie podrían representar un gran potencial para el mejoramiento de variedades en el contexto del cambio climático. Una precaución importante al interpretar los resultados de este estudio es que los niveles de variación pueden depender fuertemente de la selección de variedades. Las especies domesticadas de frijol poseen cientos de variedades cultivadas (Blair et al., 2013), cada una reflejando procesos de selección y adaptación a nivel local (Vasconcelos et al., 2013). Estas adaptaciones a nivel local influyen sobre la variabilidad en la expresión de rasgos funcionales, como lo demostró nuestro muestreo que incorporó variedades cultivadas con afinidades ecológicas contrastantes dentro de las especies *P. lunatus*, *P. vulgaris*, *P. acutifolius* y *P. coccineus*. En general observamos que estas especies, para las cuales pudimos obtener variedades tanto de zonas altas como de zonas bajas, exhibieron una alta variación en la expresión de rasgos funcionales, aún pese al limitado número de variedades (n=19). Debido a las características y adaptaciones locales de las variedades de frijol, incluir

un número mayor de variedades probablemente aumentaría el rango de variación de la expresión de rasgos funcionales cada una de las cinco especies domesticadas. Como se mencionó anteriormente, en este estudio, el frijol *P. acutifolius* obtuvo un rango de variación más amplio que el resto de las especies de frijol. Para entender si esta característica de amplia variación es exclusiva de *P. acutifolius* o si es resultado del muestreo, sería recomendable realizar un estudio incluyendo un mayor número de variedades y medir la expresión de rasgos en un mayor rango de condiciones ambientales y con extremos contrastantes. Además, dado el alto nivel de variación intravarietal detectado en esta investigación, sería importante incluir un mayor número de individuos para cada variedad. De este modo sería posible discernir si el alto nivel de variación intravarietal es una característica de cada población (individuos de una misma variedad) o si se debe principalmente a las características del diseño experimental (i.e., en este caso las repeticiones del diseño alfa-látice).

Este estudio muestra que los rasgos son muy variables, pero no permite discernir entre la variación en la expresión de rasgos que se explica por la identidad de la especie (i.e., las preferencias ecológicas) y el papel del ambiente en la expresión de los valores de los rasgos funcionales (i.e., la plasticidad) (Berg y Ellers, 2010; Mercer y Perales, 2010). El estudio fue llevado a cabo en únicamente una parcela (jardín común) con un solo conjunto de macrocondiciones. Estas condiciones favorecieron más a las variedades de especies de zonas más húmedas y con menor temperatura (*P. coccineus*, *P. vulgaris* y *P. dumosus*) debido a la similitud con las condiciones de donde se distribuyen y cultivan dichas especies, que a las de zonas más secas y calientes (*P. acutifolius* y *P. lunatus*). Idealmente, este estudio se complementaría con otro experimento de jardín común en condiciones opuestas (mayor temperatura y menor humedad, reflejando ambientes áridos) que favorecieran a *P. lunatus* y a *P. acutifolius*. El diseño experimental más adecuado sería un jardín común recíproco (Lortie y Hierro, 2022). Esta propuesta nos permitiría distinguir si los valores de rasgos funcionales expresados por las variedades están condicionados por las macrocondiciones locales del jardín común o bien, a las condiciones de selección bajo las cuales se originaron las variedades (p. ej. *P. lunatus* de zonas altas y frijoles lima de zonas bajas). A pesar de esta limitación, el presente estudio ha permitido distinguir estrategias ecológicas diversas y poner a prueba todas las hipótesis planteadas.

6.2. Los espectros económicos de hojas y raíces están presentes en las variedades cultivadas de las cinco especies de frijol

Los mismos patrones de covariación de rasgos funcionales identificados en las plantas silvestres también se expresan en las cinco especies domesticadas de frijol (Díaz et al., 2016; Wright et al., 2007). Las variedades de las cinco especies de frijol exhiben estas disyuntivas a través de las correlaciones bivariadas y multivariadas entre rasgos (Figura 23). En congruencia con nuestra hipótesis, las disyuntivas entre rasgos funcionales son tan fuertes y reflejan principios de asignación de recursos tan fundamentales que la domesticación no ha sido capaz de alterar estas relaciones (Trejo et al., 2018; Wright et al., 2006), aún a pesar de los evidentes cambios observables como parte de los síndromes de domesticación (Chacón–Sánchez, 2018). Si bien las correlaciones son en muchos casos fuertes, la variación entre pares de rasgos no siempre es proporcional sugiriendo que no hay una relación isométrica entre rasgos funcionales, sino alométrica (Ackerly y Donoghue, 1998; Price y Weitz, 2012). Este fue el caso del área foliar específica (AFE), rasgo en el que pequeños incrementos del área foliar específica pueden llevar a grandes decrementos de la densidad de tejido foliar (DTF). Lo mismo ocurre con el área radical específica (ARE) y la densidad de tejido radical (DTR). Relaciones no proporcionales también se han reportado para otros rasgos como la DTR y el diámetro de la raíz (Kong et al., 2019), en algunos rasgos foliares en las plantas silvestres, sobre todo cuando se considera la variación intraespecífica (Jiang et al., 2021), y en algunos rasgos en plantas de cultivo (Tribouillois et al., 2015). Los patrones de covariación entre rasgos son cruciales para entender disyuntivas de asignación de recursos en las plantas (Wright et al., 2004, 2007) y por lo tanto para guiar futuros esfuerzos de selección entendiendo que los rasgos no pueden ser alterados de forma aislada y que las relaciones entre rasgos muchas veces no son proporcionales.

Las disyuntivas expresadas por estos patrones de covariación entre rasgos respecto a la asignación de recursos dan lugar a los espectros económicos (Poorter et al., 2014; Shipley et al., 2006). Los espectros económicos reflejan las estrategias ecológicas de las plantas de cultivo de acuerdo con el espectro adquisitivo – conservativo (Funk et al., 2017; Mommer y Weemstra, 2012; Reich, 2014). A partir del análisis de componentes principales, los datos muestran la existencia de los espectros económicos de hojas y de raíces en las cinco especies domesticadas de frijol (Figura 26, Anexo: Figura 29). La existencia de estos espectros económicos en plantas de cultivo ya ha sido descrita para otras especies como

el café (Isaac et al., 2017), maíz y trigo (Martin et al., 2018; Roucou et al., 2018) y en un amplio número de cultivos empleados comúnmente como plantas de cobertura como la col, la avena, la arveja, la alfalfa y el haba, utilizando una amplia gama de rasgos morfológicos y fisiológicos (Tribouillois et al., 2015; Zhang et al., 2022). Sin embargo, hasta el momento no se había realizado un trabajo de este tipo que empleara a los frijoles como sistema de estudio. La bondad de los frijoles como sistema es que el género *Phaseolus* con cinco especies domesticadas de forma independiente, lo que permite analizar y comparar los efectos convergentes de la domesticación en la expresión de rasgos funcionales (Bitocchi et al., 2017). Los resultados que obtuvimos muestran que los espectros económicos de hojas y raíces se expresan en las cinco especies de frijol, sugiriendo que la domesticación no ha sido capaz de alterar estos espectros. Resulta importante mencionar que esta investigación no se enfocó en el estudio de las estructuras de *Phaseolus* que han sido blancos principales de la selección asociada a la domesticación (i.e., vainas y granos). Por tanto, será interesante abordar en futuros trabajos cuáles son las relaciones de estos rasgos funcionales de hojas, tallos y raíces con la expresión de rasgos funcionales de órganos reproductivos, los cuales han sido los blancos principales de la selección por parte de los seres humanos. Entender las causas detrás de su expresión, así como los valores de rasgos y estrategias ecológicas asociadas, serán fundamentales para poder entender mejor el funcionamiento de los agroecosistemas, y desarrollar nuevas prácticas de manejo para la obtención de determinados servicios ecosistémicos (Martin y Isaac, 2015).

El espectro económico de hojas emergió de los rasgos elegidos (Cuadro 4), pese a no haber incluido rasgos químicos como la concentración de nitrógeno o fisiológicos como la tasa fotosintética (Donovan et al., 2011; Onoda et al., 2017). Por ejemplo, valores elevados de área foliar específica (AFE) se correlacionaron con valores bajos de densidad de tejido foliar (DTF) y coeficiente foliar de materia seca (CFMS), y por sí mismos fueron suficientes para definir el espectro económico de hojas (EEH) (Martin y Isaac, 2021; Pan et al., 2020; Wright et al., 2004). En el caso de la búsqueda de un espectro económico de la raíz (EER) (Mommer y Weemstra, 2012), las variedades de las cinco especies domesticadas de frijol reflejan con claridad un EER a partir de los rasgos morfológicos estandarizados que medimos en el estudio (Fig. 26). Las raíces de construcción “barata” poseen valores elevados de longitud radical específica (LRE) y área radical específica (ARE), asociados con valores bajos de densidad de tejido radical (DTR) y coeficiente radical de materia seca (CRMS). En un estudio en el que se evaluaron 320 especies leñosas y herbáceas del mediterráneo, los investigadores encontraron los mismos patrones de covariación utilizando

los mismos rasgos y sugirieron que el ARE y el CRMS son los rasgos radicales que mejor reflejaron el EER (de la Riva et al., 2021). Nuestros datos sugieren que para las variedades de las especies de frijol, el ARE también refleja muy bien el EER junto con la DTR y el CRMS. Los resultados de nuestro estudio son relevantes para la ecología de rasgos funcionales, ya que demuestran como los mismos rasgos evaluados en plantas silvestres pueden reflejar con claridad los espectros económicos en especies cultivadas. La identificación de rasgos clave, de bajo costo y de fácil medición que reflejen los espectros económicos de las plantas será crucial para el estudio de grandes bases de datos tanto de plantas silvestres y plantas de cultivo por igual.

6.3. Los rasgos de hoja, tallo y raíz permiten identificar estrategias ecológicas en los frijoles

A partir de los rasgos funcionales elegidos para el estudio emergieron los espectros económicos de hojas y raíces. Estos espectros establecen dimensiones de variación que permiten identificar estrategias ecológicas en los frijoles (Figuras 26, Anexo: Figura 29). Rasgos como el área foliar específica (AFE) y la densidad de tejido foliar (DTF), o la longitud radical específica (LRE) han sido examinadas en cultivos incluyendo al trigo, la col, la soya, el maíz, entre otros (Milla et al., 2014; Roucou et al., 2018), pero nunca antes con frijoles, un sistema de estudio que permite contar con repeticiones del proceso de domesticación. En conjunto, los resultados de este y otros estudios muestran que las plantas de cultivo son capaces de reflejar las mismas estrategias ecológicas que las plantas silvestres y estas estrategias se pueden examinar a través de la medición de los mismos rasgos (Zhang et al., 2022). Estos resultados contribuyen a apoyar la universalidad de las estrategias ecológicas en las plantas y sientan un precedente para realizar comparaciones entre frijoles silvestres y domesticados respecto a la asignación de recursos.

Las estrategias ecológicas difirieron entre las especies domesticadas de frijol. En general, las especies que tienen afinidad ecológica por las macrocondiciones de la parcela i.e., *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. dumosus* exhibieron estrategias ecológicas más adquisitivas que las especies con menor afinidad ecológica i.e., *P. acutifolius* y *P. lunatus*. Esta observación es consistente con los estudios que sostienen la importancia del linaje (pertenencia a la especie) en la expresión de rasgos funcionales, de acuerdo con las afinidades ecológicas de cada especie (Donovan et al., 2014; Roscher et al., 2018). Tomando como ejemplo los rasgos foliares, en las plantas silvestres, hojas con valores más elevados de área foliar específica (AFE) se asocian con estrategias adquisitivas, mientras que valores más elevados del coeficiente foliar de materia seca (CFMS) se asocian con estrategias

conservativas (Donovan et al., 2011; Fischer et al., 2019). En este estudio, las especies con preferencias ecológicas similares a las macrocondiciones de la parcela de estudio, i.e., *P. dumosus*, *P. vulgaris* y *P. coccineus*, exhibieron valores más elevados de AFE (Fig. 16) y valores más bajos de CFMS (Fig. 18), coincidiendo con una estrategia adquisitiva. Esta misma tendencia se observó a también a nivel intraespecífico (intervariación) en las especies mencionadas. Variedades de zonas altas y húmedas tendieron a exhibir estrategias ecológicas más adquisitivas que sus contrapartes seleccionadas en zonas bajas de menor humedad y mayor temperatura. Estas marcadas diferencias a nivel intervariedad pueden ser resultado de los procesos de adaptación y selección locales que han originado las variedades de frijol (Baughman et al., 2019) (Figuras 16 y 27). Futuras aproximaciones en las que se estudien las mismas variedades de frijol bajo diferentes condiciones ambientales permitirán discernir con claridad el papel de la filogenia y el ambiente en los rangos de expresión de rasgos funcionales y estrategias ecológicas, y analizar hasta qué punto las estrategias ecológicas pueden significar una respuesta plástica frente a las condiciones ambientales.

A pesar de haber identificado con claridad la existencia de un espectro económico de raíces (EER) (Figura 26) (Cuadro 10), interpretar las estrategias ecológicas a lo largo de este espectro resulta más complicado que en el caso de las hojas. El amplio debate alrededor de este espectro (Kramer–Walter et al., 2016; McCormack y Iversen, 2019) se debe a que el ambiente edáfico al que están expuestas las raíces es significativamente más complejo que el ambiente al que están expuestas las hojas (Freschet y Roumet, 2017). Asimismo, las raíces realizan una mayor diversidad de funciones que las hojas (anclaje, soporte, toma de nutrientes, toma de agua, micorrización, reserva y almacenamiento) (Mommer y Weemstra, 2012). Esta complejidad de funciones limita la interpretación de los rasgos. Por ejemplo, valores más elevados de densidad de tejido radical (DTR) generalmente se interpretan de forma análoga a cómo se hace para las hojas, es decir, con estrategias conservativas. Sin embargo, se ha visto que los valores elevados de DTR pueden estar influenciados por las asociaciones de las plantas con simbiontes, lo cual no necesariamente implica una estrategia conservativa por parte de las plantas (Kong et al., 2019). Generalmente, valores elevados de LRE y ARE se asocian con estrategias adquisitivas en la raíz (Figuras 19 y 22) (Fort et al., 2013; Martín–Robles et al., 2019; Tjoelker et al., 2005). En contraste con nuestras predicciones, las especies con menor afinidad entre sus preferencias ecológicas y las macrocondiciones de la parcela como *P. acutifolius* alcanzaron valores más altos de LRE y ARE (una mayor longitud y área de las raíces finas

por cada unidad de carbono invertida en su construcción), reflejando una estrategia adquisitiva. Esta aparente incongruencia puede reflejar una interpretación simplista del espectro económico de raíces o bien, ser el reflejo de las adaptaciones y preferencias ecológicas de las especies de frijol a las condiciones de suelo particulares de los ambientes de donde provienen (Shenkut y Brick, 2003). Por ejemplo, *P. acutifolius* tiene un sistema radical que penetra el suelo a mayor profundidad en comparación con *P. vulgaris*, y se ha señalado que es uno de los rasgos que le permiten tener una mayor tolerancia a la sequía (Markhart, 1985). El estudio de la expresión de rasgos funcionales de las raíces y las estrategias ecológicas asociadas será crucial para desarrollar prácticas de manejo agrícolas con el fin de obtener diversos servicios ecosistémicos que dependen de un entendimiento más profundo de la relación planta–suelo.

6.4. Paralelismo en la expresión de hojas y raíces en los frijoles

Una de las grandes interrogantes que persiste en el campo de la ecología de rasgos funcionales es si existe coordinación en la expresión de rasgos funcionales entre los distintos órganos de las plantas (Poorter et al., 2014; Vleminckx et al., 2021). Nuestra hipótesis predecía una coordinación a nivel de toda la planta reflejando un uso más eficiente de los recursos (de la Riva et al., 2016). Esta coordinación se ha observado en plantas silvestres en diferentes biomas alrededor del planeta (Ávila–Lovera et al., 2022; G. Liu et al., 2010), con algunas excepciones (Baraloto et al., 2010). Por lo tanto, esperábamos que la coordinación entre rasgos aéreos y subterráneos expresada en las plantas silvestres también se observara en los frijoles domesticados, aún a pesar de tratarse de un cultivo (Freschet et al., 2015). En cambio, las cinco especies de frijol mostraron un alto grado de independencia (ortogonalidad) entre el espectro económico de hojas y de raíces (Fig. 26). Mientras que los rasgos foliares se asociaron fuertemente con un componente, los rasgos radicales hicieron lo mismo con el segundo componente. Por lo tanto, la correlación entre rasgos foliares y radicales fue relativamente débil, reflejando este cierto grado de independencia entre el EER y el EEH (Figuras 24 y 26). Otros estudios también han reportado desacoplamiento entre espectros económicos de hojas y raíces en cultivos como el café (Isaac et al., 2017) y el trigo (Roucou et al., 2018). Se ha sugerido que este desacoplamiento se relaciona con la domesticación debido al debilitamiento de la integración fenotípica en la expresión de rasgos funcionales (Milla et al., 2014).

La fuerte independencia observada en la expresión de los rasgos aéreos y subterráneos de los frijoles podría ser ventajosa en ambientes con condiciones contrastantes sobre y bajo

el suelo (Adamchuk et al., 2010; Jeuffroy et al., 2014). Bajo este escenario, los órganos de las plantas serían capaces de mostrar diferentes estrategias ecológicas para alcanzar una mayor adecuación bajo condiciones ambientales particulares (Fortunel et al., 2012) o bajo determinadas condiciones de estrés (Silva et al., 2018). En un estudio que analizó 27 especies del género *Rhododendron*, los investigadores encontraron que la selección natural ha favorecido el desacoplamiento entre rasgos funcionales aéreos y subterráneos, permitiendo que hojas y raíces evolucionen de forma independiente (Medeiros et al., 2017). Esta variabilidad podría permitir una mayor adecuación bajo ciertas condiciones ambientales (Baraloto et al., 2010). Las condiciones edáficas heterogéneas, o bien la alta disponibilidad de recursos que caracterizan a la mayoría de los agroecosistemas podrían favorecer en las plantas de cultivo el desacoplamiento de la expresión de rasgos entre órganos aéreos y subterráneos (Milla et al., 2014). Otra posibilidad es que la coordinación entre rasgos aéreos y subterráneos sea una condición especie-específica como se ha sugerido en algunos estudios que incorporan parientes silvestres de las plantas cultivadas (Martín-Robles et al., 2019). El estudio de un sistema como el frijol podría permitir resolver estas preguntas, ya que al incorporar a los parientes silvestres de las especies domesticadas de frijol se podría discernir si el desacoplamiento observado entre rasgos aéreos y subterráneos es una condición especie-específica o un fenómeno resultado del proceso de la domesticación. Resolver esta interrogante tendría grandes implicaciones para el manejo de los agroecosistemas ya que se tendrían que considerar los efectos “desacoplados” de las condiciones sobre y bajo el suelo.

Pese al desacoplamiento entre rasgos aéreos y subterráneos, los tallos de las variedades de las especies domesticadas de frijol exhibieron una fuerte coordinación con los rasgos funcionales foliares (Cuadro 10, Anexo: Figura 28). El único rasgo funcional que fue medido para el tallo, la densidad específica del tallo (DET), mostró una importante correlación positiva con la DTF y el CFMS, así como una correlación negativa con el AFE (Anexo: Figura 28). Este resultado refleja por un lado, el fuerte grado de acoplamiento entre los órganos aéreos (de la Riva et al., 2016), y por el otro lado, refleja disyuntivas en la asignación de carbono entre hojas y tallos (Brouat et al., 1998; Olson et al., 2009). Las correlaciones entre hojas y tallos se han estudiado principalmente en plantas leñosas alrededor del mundo (Méndez-Alonzo et al., 2012; Olson et al., 2018), por lo que resulta sorprendente que en una planta herbácea domesticada como en el caso de las variedades de las especies domesticadas de frijol se observen estas mismas relaciones con tanta claridad. Nuestros resultados sugieren que, en el caso de estas variedades, la

domesticación no ha sido capaz de desacoplar la estrecha relación entre órganos aéreos (en particular la DET y el AFE). Estos resultados coinciden con lo observado en la nochebuena (*Euphorbia pulcherrima*), una planta sometida a un intenso proceso de selección artificial de más de 200 años de duración (Taylor et al., 2011). Los investigadores encontraron que, pese a los grandes cambios morfológicos en la planta, la selección artificial no ha podido romper la fuerte correlación entre el área foliar total y el volumen del tallo (Trejo et al., 2018). En conjunto, estos resultados nos invitan a pensar en los límites alcanzables mediante la selección artificial, ya que existen relaciones entre rasgos que posiblemente no puedan ser alteradas, aún bajo una intensa selección artificial. Esta información será fundamental en el contexto del cambio climático para entender, por un lado, cuáles podrían ser las limitaciones de las plantas silvestres para adaptarse a nuevas condiciones climáticas y por el otro, comprender las posibilidades y limitaciones de los esfuerzos de mejoramiento de las variedades de cultivos existentes y en la obtención de nuevas variedades.

7. CONCLUSIONES

La presente investigación explora por primera vez la expresión de rasgos funcionales y las estrategias ecológicas asociadas en variedades cultivadas de las cinco especies domesticadas de frijol, *P. vulagris*, *P. lunatus*, *P. coccineus*, *P. dumosus* y *acutifolius*, bajo la perspectiva que brinda la ecología de rasgos funcionales. Las cinco especies exhibieron marcadas diferencias a nivel interespecífico en la expresión de sus rasgos funcionales foliares, radicales y de tallo que se relacionaron con las preferencias ecológicas de cada una de las especies de frijol. Tendencias similares a las interespecíficas se observaron también entre variedades de una misma especie que son cultivadas en ambientes contrastantes. La variación intervariedad observada, aunque fue menor que la variación interespecífica, es importante porque se relaciona con los procesos de adaptación local (clima, condiciones de suelo y manejo) bajo las cuales se han seleccionado las variedades de frijol.

Este trabajo muestra que la domesticación independiente de las cinco especies de frijol no ha sido capaz de alterar la expresión de los mismos patrones de covariación de rasgos funcionales que se han reportado para las hojas, tallos y raíces en las plantas silvestres (órganos que en el caso de los frijoles, no han sido los blancos principales de la selección

artificial). Las disyuntivas en torno a la asignación de carbono por parte de las plantas silvestres y en otros cultivos también se observan en las variedades cultivadas de las cinco especies domesticadas de frijol. La presente tesis mostró que muchas de estas relaciones no son isométricas, sino alométricas. Pequeños cambios en un rasgo funcional se correlacionan con grandes cambios en otros rasgos. Tal fue el caso de rasgos como el área foliar específica (AFE) de las hojas y la densidad de tejido foliar (DTF). Estas relaciones alométricas también se observaron entre rasgos radicales. El conocimiento de estas relaciones entre rasgos es importante para entender las consecuencias de la domesticación en la expresión directa e indirecta de diversas características en las plantas. Estas relaciones alométricas son un aspecto que será de interés para abordar en estudios futuros.

Los espectros económicos de hojas y raíces identificados en las plantas silvestres emergieron con claridad a partir de los rasgos medidos en las plantas de frijol. Estos espectros reflejan las disyuntivas en torno a la asignación de carbono en los diferentes órganos de las plantas de frijol y permitieron identificar estrategias ecológicas. Aunque encontramos una fuerte correlación y acoplamiento entre el espectro económico de las hojas y el tallo, como se ha observado en plantas silvestres y cultivadas a nivel global, nuestros resultados muestran un acoplamiento débil entre el espectro económico de hojas y de raíces. Esta tesis mostró que apenas existe un bajo grado de paralelismo entre la expresión de estrategias ecológicas en hojas y raíces. Estos resultados sugieren que es posible que rasgos aéreos y subterráneos evolucionen de forma independiente en *Phaseolus*. Esta falta de coordinación entre los distintos órganos de las plantas de cultivo como en el caso de los frijoles podría resultar ventajosa bajo condiciones ambientales particulares. Este es otro de los temas que deberá tratarse en estudios futuros dada la relevancia de entender relaciones aéreas y subterráneas en el manejo de los agroecosistemas.

Los resultados de esta tesis mostraron que los rangos de expresión de rasgos no fueron iguales entre las especies de frijol. A pesar de considerarse que especies como *P. acutifolius* y *P. lunatus* tienen un nicho ecológico más estrecho (Bitocchi et al., 2017; Dohle et al., 2019), estas especies mostraron un rango de expresión más amplio. Las diferencias observadas en los rangos de expresión de las especies domesticadas de *Phaseolus* spp. son el reflejo de los valores de rasgos que exhiben las variedades de cada una de las especies. El hecho de haber encontrado una amplia variación interespecífica resalta las marcadas diferencias que existen entre las necesidades ecológicas de las especies de frijol.

A partir de nuestro análisis fue posible identificar aquellas especies de frijol que exhiben los rangos de expresión más amplios resultando de gran interés para futuros esfuerzos de mejoramiento de nuevas variedades bajo el contexto de cambio climático, por mostrar una gama más amplia de estrategias ecológicas.

La presente tesis demuestra la importancia de estudiar las plantas de cultivo bajo una perspectiva funcional para poner a prueba hipótesis que permitan generar un mejor entendimiento del funcionamiento tanto de los agroecosistemas como de los sistemas silvestres. Los resultados de este trabajo plantean y exploran los límites funcionales de la domesticación. Por un lado, se demuestra que los rasgos funcionales no se expresan de forma aislada, sino que se relacionan alométricamente con otros rasgos. Por otra parte, los rangos de expresión que son capaces de expresar las variedades de frijol están contenidas dentro de los rangos de expresión que expresan las especies. A su vez, las especies exhiben valores de rasgos y estrategias ecológicas acordes con sus preferencias ecológicas. Estas consideraciones serán cruciales para reorientar y guiar futuros esfuerzos de mejoramiento que den lugar a variedades con mayor adecuación bajo determinadas condiciones ambientales, ya que los rasgos estudiados, pese a no ser blancos principales de la selección durante el proceso de domesticación, sí juegan un papel crucial en la adecuación de los individuos.

8. LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D., y Donoghue, M. J. (1998). Leaf size, sapling allometry, and Corner's rules: Phylogeny and correlated evolution in maples (*Acer*). *The American Naturalist*, 152(6), 767-791. <https://doi.org/10.1086/286208>
- Adamchuk, V. I., Ferguson, R. B., y Hergert, G. W. (2010). Soil Heterogeneity and Crop Growth. En E.-C. Oerke, R. Gerhards, G. Menz, y R. A. Sikora (Eds.), *Precision Crop Protection—The Challenge and Use of Heterogeneity* (pp. 3-16). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9277-9_1
- Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., y Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. Interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192-1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01727.x>
- Allaby, R. G., Stevens, C. J., Kistler, L., y Fuller, D. Q. (2022). Emerging evidence of plant domestication as a landscape-level process. *Trends in Ecology y Evolution*, 37(3), 268-279. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.11.002>
- Allaby, R. G., Ware, R. L., y Kistler, L. (2018). A re-evaluation of the domestication bottleneck from archaeogenomic evidence. *Evolutionary Applications*, 12(1), 29-37. <https://doi.org/10.1111/eva.12680>
- An, N., Lu, N., Fu, B., Chen, W., Keyimu, M., y Wang, M. (2022). Evidence of Differences in Covariation Among Root Traits Across Plant Growth Forms, Mycorrhizal Types, and Biomes. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2021.785589>
- Ávila-Lovera, E., Goldsmith, G. R., Kay, K. M., y Funk, J. L. (2022). Above- and below-ground functional trait coordination in the Neotropical understory genus *Costus*. *AoB PLANTS*, 14(1), plab073. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab073>
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A.-M., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J.-C., y Chave, J. (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, 13(11), 1338-1347. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01517.x>
- Baughman, O. W., Agneray, A. C., Forister, M. L., Kilkenny, F. F., Espeland, E. K., Fiegner, R., Horning, M. E., Johnson, R. C., Kaye, T. N., Ott, J., St. Clair, J. B., y Leger, E. A. (2019). Strong patterns of intraspecific variation and local adaptation in Great Basin plants revealed through a review of 75 years of experiments. *Ecology and Evolution*, 9(11), 6259-6275. <https://doi.org/10.1002/ece3.5200>
- Berg, M. P., y Ellers, J. (2010). Trait plasticity in species interactions: A driving force of community dynamics. *Evolutionary Ecology*, 24(3), 617-629. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9347-8>
- Birouste, M., Zamora-Ledezma, E., Bossard, C., Pérez-Ramos, I. M., y Roumet, C. (2014). Measurement of fine root tissue density: A comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant and Soil*, 374(1-2), 299-313. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1874-y>

- Bitocchi, E., Rau, D., Bellucci, E., Rodriguez, M., Murgia, M. L., Gioia, T., Santo, D., Nanni, L., Attene, G., y Papa, R. (2017). Beans (*Phaseolus* ssp.) as a Model for Understanding Crop Evolution. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.00722>
- Blair, M. W., Diaz, L. M., y Acosta-Gallegos, J. A. (2013). Race Structure in the Mexican Collection of Common Bean Landraces. *Crop Science*, 53(4), 1517-1528. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.07.0442>
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C., y Vasseur, D. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology y evolution*, 26(4), 183-192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Brouat, C., Gibernau, M., Amsellem, L., y McKEY, D. (1998). Corner's rules revisited: Ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *The New Phytologist*, 139(3), 459-470. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00209.x>
- Cantarel, A. A. M., Allard, V., Andrieu, B., Barot, S., Enjalbert, J., Gervais, J., Goldringer, I., Pommier, T., Saint-Jean, S., y Le Roux, X. (2021). Plant functional trait variability and trait syndromes among wheat varieties: The footprint of artificial selection. *Journal of Experimental Botany*, 72(4), 1166-1180. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa491>
- Casañas, F., Simó, J., Casals, J., y Prohens, J. (2017). Toward an Evolved Concept of Landrace. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.00145>
- Castillo, J., Andueza, R., y Chacon, M. (2015). *Recent advances in the study of the evolution of lima bean (phaseolus lunatus l.) in mexico* (pp. 43-62).
- Chacón-Sánchez, M. I. (2018). The Domestication Syndrome in *Phaseolus* Crop Plants: A Review of Two Key Domestication Traits. En P. Pontarotti (Ed.), *Origin and Evolution of Biodiversity* (pp. 37-59). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95954-2_3
- Charmet, G. (2011). Wheat domestication: Lessons for the future. *Comptes Rendus Biologies*, 334(3), 212-220. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2010.12.013>
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- CIAT - Genetic Resources Program. (2022). Generic Resources Program. <https://genebank.ciat.cgiar.org/genebank/language.do?collection=bean>
- Comas, L., Becker, S., Cruz, V. M., Byrne, P. F., y Dierig, D. A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2013.00442>
- Craine, J. M., Tilman, D., Wedin, D., Reich, P., Tjoelker, M., y Knops, J. (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16(5), 563-574. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00660.x>
- Craine, J. M., y Towne, E. G. (2010). High leaf tissue density grassland species consistently more abundant across topographic and disturbance contrasts in a North American tallgrass prairie. *Plant and Soil*, 337(1), 193-203. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0515-y>

- de la Riva, E. G., Querejeta, J. I., Villar, R., Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T., Galán Díaz, J., de Tomás Marín, S., y Prieto, I. (2021). The Economics Spectrum Drives Root Trait Strategies in Mediterranean Vegetation. *Frontiers in Plant Science*, 12.
<https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2021.773118>
- de la Riva, E. G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I. M., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Anten, N. P. R., Marañón, T., y Villar, R. (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27(1), 187-199. <https://doi.org/10.1111/jvs.12341>
- Debouck, D. G. (1999). Diversity in Phaseolus Species in Relation to the Common Bean. En S. P. Singh (Ed.), *Common Bean Improvement in the Twenty-First Century* (pp. 25-52). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9211-6_2
- Delgado-Salinas, A., Bibler, R., y Lavin, M. (2006). Phylogeny of the Genus <I>Phaseolus</I> (Leguminosae): A Recent Diversification in an Ancient Landscape. *Systematic Botany*, 31(4), 779-791. <https://doi.org/10.1600/036364406779695960>
- Delgado-Salinas, A., Gama-López, S., Martínez-Meyer, E., y Acosta-Gallegos, J. A. (2019). *Informe final del proyecto JE014: El género Phaseolus (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) para México*. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. JE014. chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfJE014.pdf
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
<https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Dohle, S., Berny Mier y Teran, J. C., Egan, A., Kisha, T., y Khoury, C. K. (2019). Wild Beans (Phaseolus L.) of North America. En S. L. Greene, K. A. Williams, C. K. Khoury, M. B. Kantar, y L. F. Marek (Eds.), *North American Crop Wild Relatives, Volume 2: Important Species* (pp. 99-127). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-97121-6_4
- Donovan, L. A., Maherali, H., Caruso, C. M., Huber, H., y Kroon, H. de. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology y Evolution*, 26(2), 88-95.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.11.011>
- Donovan, L. A., Mason, C. M., Bowsler, A. W., Goolsby, E. W., y Ishibashi, C. D. A. (2014). Ecological and evolutionary lability of plant traits affecting carbon and nutrient cycling. *Journal of Ecology*, 102(2), 302-314. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12193>
- Felipe de Mendiburu y Muhammad Yaseen (2020). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research.R package version 1.4.0 ,
- Fischer, F. M., Bonnet, O. J. F., Cezimbra, I. M., y Pillar, V. D. (2019). Long-term effects of grazing intensity on strategies and spatial components of functional diversity in subtropical grassland. *Applied Vegetation Science*, 22(1), 39-47. <https://doi.org/10.1111/avsc.12402>

- Fontaine, N., Gauthier, P., Casazza, G., y Thompson, J. D. (2022). Niche Variation in Endemic *Lilium pomponium* on a Wide Altitudinal Gradient in the Maritime Alps. *Plants*, *11*(6), Art. 6. <https://doi.org/10.3390/plants11060833>
- Fort, F., Jouany, C., y Cruz, P. (2013). Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: Implications of differing resource-acquisition strategies. *Journal of Plant Ecology*, *6*(3), 211-219. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts034>
- Fortunel, C., Fine, P. V. A., y Baraloto, C. (2012). Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, *26*(5), 1153-1161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02020.x>
- Freschet, G. T., y Roumet, C. (2017). Sampling roots to capture plant and soil functions. *Functional Ecology*, *31*(8), 1506-1518. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12883>
- Freschet, G. T., Swart, E. M., y Cornelissen, J. H. C. (2015). Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: Key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, *206*(4), 1247-1260. <https://doi.org/10.1111/nph.13352>
- Freschet, G. T., Valverde-Barrantes, O. J., Tucker, C. M., Craine, J. M., McCormack, M. L., Violle, C., Fort, F., Blackwood, C. B., Urban-Mead, K. R., Iversen, C. M., Bonis, A., Comas, L. H., Cornelissen, J. H. C., Dong, M., Guo, D., Hobbie, S. E., Holdaway, R. J., Kembel, S. W., Makita, N., ... Roumet, C. (2017). Climate, soil and plant functional types as drivers of global fine-root trait variation. *Journal of Ecology*, *105*(5), 1182-1196. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12769>
- Freytag, G. F., y Debouck, D. G. (2002). *Taxonomy, distribution, and ecology of the genus phaseolus (Leguminosae-papilionoideae) in North America, Mexico and Central America*. Botanical Research Institute of Texas. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/54291>
- Fuchs, S., Hertel, D., Schuldt, B., y Leuschner, C. (2020). Effects of Summer Drought on the Fine Root System of Five Broadleaf Tree Species Along A Precipitation Gradient. *Forests*, *11*, 289. <https://doi.org/10.3390/f11030289>
- Fuller, D. Q., Denham, T., Arroyo-Kalin, M., Lucas, L., Stevens, C. J., Qin, L., Allaby, R. G., y Purugganan, M. D. (2014). Convergent evolution and parallelism in plant domestication revealed by an expanding archaeological record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(17), 6147-6152. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308937110>
- Fuller, D. Q., Willcox, G., y Allaby, R. G. (2011). Cultivation and domestication had multiple origins: Arguments against the core area hypothesis for the origins of agriculture in the Near East. *World Archaeology*, *43*(4), 628-652. <https://doi.org/10.1080/00438243.2011.624747>
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., y Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, *92*(2), 1156-1173. <https://doi.org/10.1111/brv.12275>
- Gepts, P. (2003). Crop Domestication as a Long-Term Selection Experiment. En *Plant Breeding Reviews* (pp. 1-44). John Wiley y Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470650288.ch1>
- Gregoriou, K., Pontikis, K., y Vemmos, S. (2007). Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). *Photosynthetica*, *45*(2), 172-181. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0029-x>

- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, *111*(982), 1169-1194.
- Guerra-García, A., Suárez-Atilano, M., Mastretta-Yanes, A., Delgado-Salinas, A., y Piñero, D. (2017). Domestication Genomics of the Open-Pollinated Scarlet Runner Bean (*Phaseolus coccineus* L.). *Frontiers in Plant Science*, *8*, 1891. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01891>
- Hawkes, J. G. (2013). The Diversity of Crop Plants. En *The Diversity of Crop Plants*. Harvard University Press. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674183551>
- He, D., Biswas, S. R., Xu, M.-S., Yang, T.-H., You, W.-H., y Yan, E.-R. (2021). The importance of intraspecific trait variability in promoting functional niche dimensionality. *Ecography*, *44*(3), 380-390. <https://doi.org/10.1111/ecog.05254>
- Heredia-Pech, M., Chávez-Pesqueira, M., Ortiz-García, M. M., Andueza-Noh, R. H., Chacón-Sánchez, M. I., y Martínez-Castillo, J. (2022). Consequences of introgression and gene flow on the genetic structure and diversity of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) in its Mesoamerican diversity area. *PeerJ*, *10*, e13690. <https://doi.org/10.7717/peerj.13690>
- Hillman, G. C., y Davies, M. S. (1990). 6. Domestication rates in wild-type wheats and barley under primitive cultivation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *39*(1), 39-78. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1990.tb01611.x>
- Himmelbauer, M., Loiskandl, W., y Kastanek. (2004). Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different Image analyses systems. *Plant and Soil*, *260*, 111-120. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000030171.28821.55>
- Isaac, M. E., Martin, A. R., de Melo Virginio Filho, E., Rapidel, B., Roupsard, O., y Van den Meersche, K. (2017). Intraspecific Trait Variation and Coordination: Root and Leaf Economics Spectra in Coffee across Environmental Gradients. *Frontiers in Plant Science*, *8*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.01196>
- Isaac, M. E., Nimmo, V., Gaudin, A. C. M., Leptin, A., Schmidt, J. E., Kallenbach, C. M., Martin, A., Entz, M., Carkner, M., Rajcan, I., Boyle, T. D., y Lu, X. (2021). Crop Domestication, Root Trait Syndromes, and Soil Nutrient Acquisition in Organic Agroecosystems: A Systematic Review. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, *5*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fsufs.2021.716480>
- Jeuffroy, M.-H., Casadebaig, P., Debaeke, P., Loyce, C., y Meynard, J.-M. (2014). Agronomic model uses to predict cultivar performance in various environments and cropping systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *34*(1), 121-137. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0170-9>
- Jiang, F., Cadotte, M. W., y Jin, G. (2021). Individual-level leaf trait variation and correlation across biological and spatial scales. *Ecology and Evolution*, *11*(10), 5344-5354. <https://doi.org/10.1002/ece3.7425>
- Kling, J. (2013). *Kling, J. (2011). Introduction to Augmented Designs. Oregon State University. National Association of Plant Breeders.* Oregon State University. National Association of Plant Breeders. <https://pbgworks.org/sites/pbgworks.org/files/AugmentedDesignsFINAL.pdf>.

- Kong, D., Wang, J., Wu, H., Valverde-Barrantes, O. J., Wang, R., Zeng, H., Kardol, P., Zhang, H., y Feng, Y. (2019). Nonlinearity of root trait relationships and the root economics spectrum. *Nature Communications*, *10*(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10245-6>
- Kramer-Walter, K. R., Bellingham, P. J., Millar, T. R., Smissen, R. D., Richardson, S. J., y Laughlin, D. C. (2016). Root traits are multidimensional: Specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, *104*(5), 1299-1310. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12562>
- Kwak, M., y Gepts, P. (2009). Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Theoretical and Applied Genetics*, *118*(5), 979-992. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0955-4>
- Lang, B., Geiger, A., Oyunbileg, M., Ahlborn, J., von Wehrden, H., Wesche, K., Oyuntsetseg, B., y Römermann, C. (2019). Intraspecific trait variation patterns along a precipitation gradient in Mongolian rangelands. *Flora*, *254*, 135-146. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.008>
- León Rojas, G. I., Rodríguez Soto, C., y Padilla Loredo, S. (2020). *La conservación in situ del frijol criollo: Construyendo soberanía alimentaria en el sureste del estado de México*. <http://ri.uaemex.mx/handle/20.500.11799/105708>
- Li, Y., y Shipley, B. (2017). An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLOS ONE*, *12*(4), e0175404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175404>
- Liu, G., Freschet, G. T., Pan, X., Cornelissen, J. H. C., Li, Y., y Dong, M. (2010). Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *New Phytologist*, *188*(2), 543-553. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03388.x>
- Liu, Y., Xu, M., Li, G., Wang, M., Li, Z., y De Boeck, H. J. (2021). Changes of Aboveground and Belowground Biomass Allocation in Four Dominant Grassland Species Across a Precipitation Gradient. *Frontiers in Plant Science*, *12*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2021.650802>
- Lortie, C. J., y Hierro, J. L. (2022). A synthesis of local adaptation to climate through reciprocal common gardens. *Journal of Ecology*, *110*(5), 1015-1021. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13664>
- Markhart, A. H. (1985). Comparative Water Relations of *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus acutifolius* Gray. *Plant Physiology*, *77*(1), 113-117.
- Martin, A. R., Hale, C. E., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Craine, J., Gough, W. A., Kattge, J., y Tirona, C. K. F. (2018). Inter- and intraspecific variation in leaf economic traits in wheat and maize. *AoB PLANTS*, *10*(1), ply006. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply006>
- Martin, A. R., y Isaac, M. E. (2015). REVIEW: Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *Journal of Applied Ecology*, *52*(6), 1425-1435. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12526>
- Martin, A. R., y Isaac, M. E. (2021). The leaf economics spectrum's morning coffee: Plant size-dependent changes in leaf traits and reproductive onset in a perennial tree crop. *Annals of Botany*, *127*(4), 483-493. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa199>
- Martin, A. R., Rapidel, B., Roupsard, O., Van den Meersche, K., de Melo Virginio Filho, E., Barrios, M., y Isaac, M. E. (2017). Intraspecific trait variation across multiple scales: The leaf

- economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*, 31(3), 604-612.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12790>
- Martínez-Castillo, J., Camacho-Pérez, L., Coello-Coello, J., y Andueza-Noh, R. (2012). Wholesale replacement of lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) landraces over the last 30 years in northeastern Campeche, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59(2), 191-204.
<https://doi.org/10.1007/s10722-011-9675-8>
- Martínez-Castillo, J., May-Pat, F., Camacho-Pérez, L., Andueza-Noh, R. H., y Dzul-Tejero, F. (2016). Genetic Erosion and In Situ Conservation of Lima Bean (*Phaseolus Lunatus* L.) Landraces in Mesoamerican Diversity Center. En M. R. Ahuja y S. M. Jain (Eds.), *Genetic Diversity and Erosion in Plants: Case Histories* (pp. 285-306). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-25954-3_8
- Martín-Robles, N., Morente-López, J., Freschet, G. T., Poorter, H., Roumet, C., y Milla, R. (2019). Root traits of herbaceous crops: Pre-adaptation to cultivation or evolution under domestication? *Functional Ecology*, 33(2), 273-285. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13231>
- McCormack, M. L., y Iversen, C. M. (2019). Physical and Functional Constraints on Viable Belowground Acquisition Strategies. *Frontiers in Plant Science*, 10.
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.01215>
- Medeiros, J. S., Burns, J. H., Nicholson, J., Rogers, L., y Valverde-Barrantes, O. (2017). Decoupled leaf and root carbon economics is a key component in the ecological diversity and evolutionary divergence of deciduous and evergreen lineages of genus *Rhododendron*. *American Journal of Botany*, 104(6), 803-816. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700051>
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz Zuluaga, R., Rosell, J. A., y Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397-2406. <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Mercer, K. L., Andow, D. A., Wyse, D. L., y Shaw, R. G. (2007). Stress and domestication traits increase the relative fitness of crop-wild hybrids in sunflower. *Ecology Letters*, 10(5), 383-393. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01029.x>
- 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.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00137.x>
- Mercer, K., Martínez-Vásquez, Á., y Perales, H. R. (2008). Asymmetrical local adaptation of maize landraces along an altitudinal gradient. *Evolutionary Applications*, 1(3), 489-500.
<https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2008.00038.x>
- Miklas, P. N., Rosas, J. C., Beaver, J. S., Telek, L., y Freytag, G. F. (1994). Field Performance of Select Tepary Bean Germplasm in the Tropics. *Crop Science*, 34(6), crops1994.0011183X003400060040x.
<https://doi.org/10.2135/crops1994.0011183X003400060040x>
- Milla, R., y Matesanz, S. (2017). Growing larger with domestication: A matter of physiology, morphology or allocation? *Plant Biology*, 19(3), 475-483.
<https://doi.org/10.1111/plb.12545>

- Milla, R., Morente-López, J., Alonso-Rodrigo, J. M., Martín-Robles, N., y Stuart Chapin, F. (2014). Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1793), 20141429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1429>
- Mina-Vargas, A. M., McKeown, P. C., Flanagan, N. S., Debouck, D. G., Kilian, A., Hodkinson, T. R., y Spillane, C. (2016). Origin of year-long bean (*Phaseolus dumosus* Macfady, Fabaceae) from reticulated hybridization events between multiple *Phaseolus* species. *Annals of Botany*, 118(5), 957-969.
- Mommer, L., y Weemstra, M. (2012). The role of roots in the resource economics spectrum. *The New Phytologist*, 195(4), 725-727. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04247.x>
- Motta-Aldana, J. R., Serrano-Serrano, M. L., Hernández-Torres, J., Castillo-Villamizar, G., Debouck, D. G., y Chacóns, M. I. (2010). Multiple Origins of Lima Bean Landraces in the Americas: Evidence from Chloroplast and Nuclear DNA Polymorphisms. *Crop Science*, 50(5), 1773-1787. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.12.0706>
- Muiruri, E. W., Barantal, S., Iason, G. R., Salminen, J.-P., Perez-Fernandez, E., y Koricheva, J. (2019). Forest diversity effects on insect herbivores: Do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221(4), 2250-2260. <https://doi.org/10.1111/nph.15558>
- Muraina, T. O. (2020). Frameworks on Patterns of Grasslands' Sensitivity to Forecast Extreme Drought. *Sustainability*, 12(19), Art. 19. <https://doi.org/10.3390/su12197837>
- Mwale, S. E., Shimelis, H., Mafongoya, P., y Mashilo, J. (2020). Breeding tepary bean (*Phaseolus acutifolius*) for drought adaptation: A review. *Plant Breeding*, 139(5), 821-833. <https://doi.org/10.1111/pbr.12806>
- Niklas, K. J. (2004). Plant allometry: Is there a grand unifying theory? *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 79(4), 871-889. <https://doi.org/10.1017/s1464793104006499>
- Niklas, K. J., y Enquist, B. J. (2002). Canonical rules for plant organ biomass partitioning and annual allocation. *American Journal of Botany*, 89(5), 812-819. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.5.812>
- Olson, M. E., Aguirre-Hernández, R., y Rosell, J. A. (2009). Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: Plasticity, biomechanics and Corner's Rules. *Ecology Letters*, 12(3), 210-219. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01275.x>
- Olson, M. E., Rosell, J. A., Zamora Muñoz, S., y Castorena, M. (2018). Carbon limitation, stem growth rate and the biomechanical cause of Corner's rules. *Annals of Botany*, 122(4), 583-592. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy089>
- Onoda, Y., Wright, I. J., Evans, J. R., Hikosaka, K., Kitajima, K., Niinemets, Ü., Poorter, H., Tosens, T., y Westoby, M. (2017). Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. *New Phytologist*, 214(4), 1447-1463. <https://doi.org/10.1111/nph.14496>
- Pan, Y., Cieraad, E., Armstrong, J., Armstrong, W., Clarkson, B. R., Colmer, T. D., Pedersen, O., Visser, E. J. W., Voisenek, L. A. C. J., y van Bodegom, P. M. (2020). Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands. *Nature Communications*, 11(1), Art. 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18354-3>

- Parker, T. A., y Gepts, P. (2021). Population Genomics of Phaseolus spp.: A Domestication Hotspot. En *Population Genomics* (pp. 1-83). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/13836_2021_89
- Patterson, H. D., y Williams, E. R. (1976). A New Class of Resolvable Incomplete Block Designs. *Biometrika*, 63(1), 83-92. <https://doi.org/10.2307/2335087>
- Paradis E, Schliep K (2019). "ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R." *Bioinformatics*, 35, 526-528.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., y Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12), 2362-2367. <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Polechová, J., y Storch, D. (2019). Ecological Niche ☆. En B. Fath (Ed.), *Encyclopedia of Ecology (Second Edition)* (pp. 72-80). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11113-3>
- Poorter, H., Lambers, H., y Evans, J. R. (2014). Trait correlation networks: A whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist*, 201(2), 378-382. <https://doi.org/10.1111/nph.12547>
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., y Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
- Poorter, L., Plassche, M. van de, Willems, S., y Boot, R. G. A. (2004). Leaf Traits and Herbivory Rates of Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Plant Biology*, 6(6), 746-754. <https://doi.org/10.1055/s-2004-821269>
- Porch, T. G., Beaver, J. S., y Brick, M. A. (2013). Registration of Tepary Germplasm with Multiple-Stress Tolerance, TARS-Tep 22 and TARS-Tep 32. *Journal of Plant Registrations*, 7(3), 358-364. <https://doi.org/10.3198/jpr2012.10.0047crg>
- Price, C. A., y Weitz, J. S. (2012). Allometric covariation: A hallmark behavior of plants and leaves. *New Phytologist*, 193(4), 882-889. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04022.x>
- Qin, X., Niklas, K. J., Qi, L., Xiong, Y., y Li, F. (2012). The effects of domestication on the scaling of below- vs. Aboveground biomass in four selected wheat (*Triticum*; Poaceae) genotypes. *American Journal of Botany*, 99(6), 1112-1117. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100366>
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Ram, S. G., Thiruvengadam, V., y Vinod, K. K. (2007). Genetic diversity among cultivars, landraces and wild relatives of rice as revealed by microsatellite markers. *Journal of Applied Genetics*, 48(4), 337-345. <https://doi.org/10.1007/BF03195230>
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., y Walters, M. B. (1998). Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: Evidence from within and across species and functional

- groups. *Functional Ecology*, 12(6), 948-958. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00274.x>
- Reich, P. B., Tjoelker, M. G., Walters, M. B., Vanderklein, D. W., y Buschena, C. (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12(3), 327-338. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00208.x>
- Richerson, P. J., Boyd, R., y Bettinger, R. L. (2001). Was Agriculture Impossible during the Pleistocene but Mandatory during the Holocene? A Climate Change Hypothesis. *American Antiquity*, 66(3), 387-411. <https://doi.org/10.2307/2694241>
- Robinson, M. L., Schillmiller, A. L., y Wetzell, W. C. (2021). *A domestic plant differs from its wild relative along multiple axes of within-plant trait variability and diversity* (p. 2020.11.14.382788). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.11.14.382788>
- Rodriguez, M., Rau, D., Angioi, S. A., Bellucci, E., Bitocchi, E., Nanni, L., Knüpffer, H., Negri, V., Papa, R., y Attene, G. (2013). European Phaseolus coccineus L. landraces: Population Structure and Adaptation, as Revealed by cpSSRs and Phenotypic Analyses. *PLOS ONE*, 8(2), e57337. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057337>
- Roscher, C., Schumacher, J., Lipowsky, A., Gubsch, M., Weigelt, A., Schmid, B., Buchmann, N., y Schulze, E.-D. (2018). Functional groups differ in trait means, but not in trait plasticity to species richness in local grassland communities. *Ecology*, 99(10), 2295-2307. <https://doi.org/10.1002/ecy.2447>
- Roucou, A., Violle, C., Fort, F., Roumet, P., Ecartot, M., y Vile, D. (2018). Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 25-37. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13029>
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K.-F., y Stokes, A. (2016). Root structure-function relationships in 74 species: Evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *The New Phytologist*, 210(3), 815-826. <https://doi.org/10.1111/nph.13828>
- Salgado-Negret, B., Pulido Rodriguez, E., Cabrera, M., Osorio, C., Paz, H., López Ordóñez, J., Stiles, F., Vergara, J., Cortés-Gómez, A., Ramirez Pinilla, M. P., Urbina-Cardona, N., Zamudio, J., Herrera Collazos, E., Ocampo, J., Donascimento, C., Gonzalez, M., Baptiste, M., Ruiz, C., y García, H. (2016). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: Protocolos y aplicaciones*.
- Schmalhausen, I. I. (1949). *Factors of evolution: The theory of stabilizing selection* (pp. xiv, 327). Blakiston.
- Schneider, H. M., y Lynch, J. P. (2020). Should Root Plasticity Be a Crop Breeding Target? *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2020.00546>
- Shenkut, A. A., y Brick, M. A. (2003). Traits associated with dry edible bean (*Phaseolus vulgaris* L.) productivity under diverse soil moisture environments. *Euphytica*, 133(3), 339-347. <https://doi.org/10.1023/A:1025774110004>
- Shepherd, L. D., Lange, P. J. de, Cox, S., McLenachan, P. A., Roskrige, N. R., y Lockhart, P. J. (2016). Evidence of a Strong Domestication Bottleneck in the Recently Cultivated New Zealand

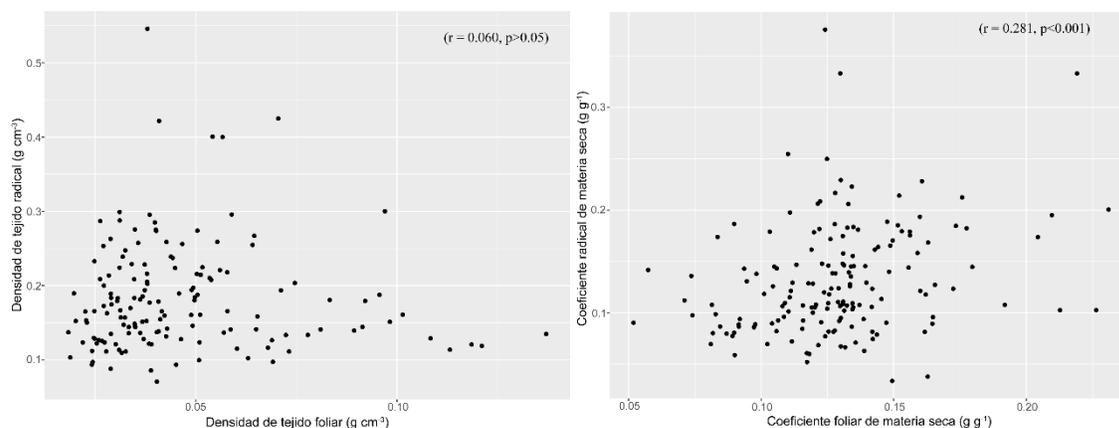
- Endemic Root Crop, *Arthropodium cirratum* (Asparagaceae). *PLOS ONE*, *11*(3), e0152455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152455>
- Shipley, B., Lechowicz, M. J., Wright, I., y Reich, P. B. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, *87*(3), 535-541. <https://doi.org/10.1890/05-1051>
- Shipley, B., y Vu, T.-T. (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, *153*(2), 359-364. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00320.x>
- Silva, J. L. A., Souza, A. F., Caliman, A., Voigt, E. L., y Lichston, J. E. (2018). Weak whole-plant trait coordination in a seasonally dry South American stressful environment. *Ecology and Evolution*, *8*(1), 4-12. <https://doi.org/10.1002/ece3.3547>
- Simkin, A. J., Faralli, M., Ramamoorthy, S., y Lawson, T. (2020). Photosynthesis in non-foliar tissues: Implications for yield. *The Plant Journal*, *101*(4), 1001-1015. <https://doi.org/10.1111/tpj.14633>
- Suárez, J. C., Contreras, A. T., Anzola, J. A., Vanegas, J. I., y Rao, I. M. (2022). Physiological Characteristics of Cultivated Tepary Bean (*Phaseolus acutifolius* A. Gray) and Its Wild Relatives Grown at High Temperature and Acid Soil Stress Conditions in the Amazon Region of Colombia. *Plants*, *11*(1), Art. 1. <https://doi.org/10.3390/plants11010116>
- Taylor, J. M., Lopez, R. G., Currey, C. J., y Janick, J. (2011). The Poinsettia: History and transformation. *Chronica Horticulturae*, *51*, 23-28.
- Thomas, W. L. (1956). *Man's Role In Changing The Face Of The Earth*. Journal of Chemical Education. <http://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.280848>
- Tjoelker, M. G., Craine, J. M., Wedin, D., Reich, P. B., y Tilman, D. (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, *167*(2), 493-508. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01428.x>
- Toro Chica, O., Tohme, J. M., y Debouck, D. G. (1990). *Wild bean (Phaseolus vulgaris L.): Description and distribution*. <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/54328>
- Trejo, L., Rosell, J. A., y Olson, M. E. (2018). Nearly 200 years of sustained selection have not overcome the leaf area-stem size relationship in the poinsettia. *Evolutionary Applications*. <https://doi.org/10.1111/eva.12634>
- Tribouillois, H., Fort, F., Cruz, P., Charles, R., Flores, O., Garnier, E., y Justes, E. (2015). A Functional Characterisation of a Wide Range of Cover Crop Species: Growth and Nitrogen Acquisition Rates, Leaf Traits and Ecological Strategies. *PLOS ONE*, *10*(3), e0122156. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122156>
- Tripathee, R., y Schäfer, K. V. R. (2015). Above- and Belowground Biomass Allocation in Four Dominant Salt Marsh Species of the Eastern United States. *Wetlands*, *35*(1), 21-30. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0589-z>
- Vasconcelos, A. C. F., Bonatti, M., Schlindwein, S. L., D'Agostini, L. R., Homem, L. R., y Nelson, R. (2013). Landraces as an adaptation strategy to climate change for smallholders in Santa Catarina, Southern Brazil. *Land Use Policy*, *34*, 250-254. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2013.03.017>

- Vercellino, R. B., Hernández, F., Pandolfo, C., Ureta, S., y Presotto, A. (2023). Agricultural weeds: The contribution of domesticated species to the origin and evolution of feral weeds. *Pest Management Science*, *n/a(n/a)*. <https://doi.org/10.1002/ps.7321>
- Villa, T. C. C., Maxted, N., Scholten, M., y Ford-Lloyd, B. (2005). Defining and identifying crop landraces. *Plant Genetic Resources*, *3*(3), 373-384. <https://doi.org/10.1079/PGR200591>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vlemincx, J., Fortunel, C., Valverde-Barrantes, O., Timothy Paine, C. E., Engel, J., Petronelli, P., Dourdain, A. K., Guevara, J., Bérroujon, S., y Baraloto, C. (2021). Resolving whole-plant economics from leaf, stem and root traits of 1467 Amazonian tree species. *Oikos*, *130*(7), 1193-1208. <https://doi.org/10.1111/oik.08284>
- Waisel, Y., y Eshel, A. (2002). Functional Diversity of Various Constituents of a Single Root System. En *Plant Roots* (3.^a ed.). CRC Press.
- Wang, Y., Li, Y., Cao, H., Xiong, M., Shugart, Y. Y., y Jin, L. (2015). Efficient test for nonlinear dependence of two continuous variables. *BMC Bioinformatics*, *16*(1), 260. <https://doi.org/10.1186/s12859-015-0697-7>
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J., y Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *New Phytologist*, *211*(4), 1159-1169. <https://doi.org/10.1111/nph.14003>
- Weisdorf, J. L. (2005). From Foraging To Farming: Explaining The Neolithic Revolution. *Journal of Economic Surveys*, *19*(4), 561-586. <https://doi.org/10.1111/j.0950-0804.2005.00259.x>
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., y Wright, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*(1), 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>
- Wilson, J. B., y Lee, W. G. (2000). C-S-R Triangle Theory: Community-Level Predictions, Tests, Evaluation of Criticisms, and Relation to Other Theories. *Oikos*, *91*(1), 77-96.
- Wood, S. A., Karp, D. S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., y Palm, C. A. (2015). Functional traits in agriculture: Agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology y Evolution*, *30*(9), 531-539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S. J., Muller-Landau, H. C., Paz, H., Pitman, N. C. A., Poorter, L., Silman, M. R., Vriesendorp, C. F., Webb, C. O., Westoby, M., y Wright, S. J. (2007). Relationships Among Ecologically Important Dimensions of Plant Trait Variation in Seven Neotropical Forests. *Annals of Botany*, *99*(5), 1003-1015. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright, I. J., Falster, D. S., Pickup, M., y Westoby, M. (2006). Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum*, *127*(3), 445-456. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00699.x>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J.,

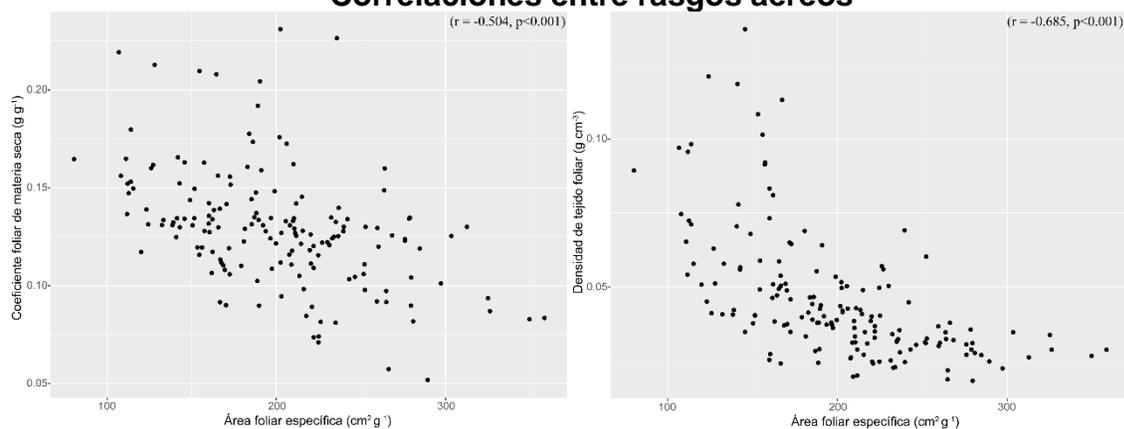
- Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*(6985), Art. 6985. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zeder, M. A. (2006). Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *15*(3), 105-117. <https://doi.org/10.1002/evan.20101>
- Zhang, C., Xue, W., Xue, J., Zhang, J., Qiu, L., Chen, X., Hu, F., Kardol, P., y Liu, M. (2022). Leveraging functional traits of cover crops to coordinate crop productivity and soil health. *Journal of Applied Ecology*, *59*(10), 2627-2641. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14264>

9. ANEXO

Correlaciones entre rasgos aéreos y subterráneos (paralelismo)



Correlaciones entre rasgos aéreos



Correlaciones entre rasgos radicales

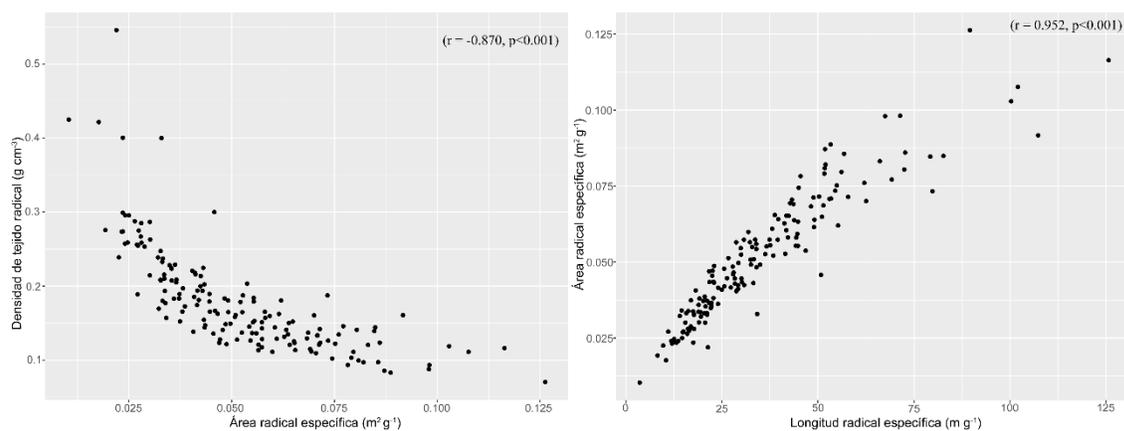
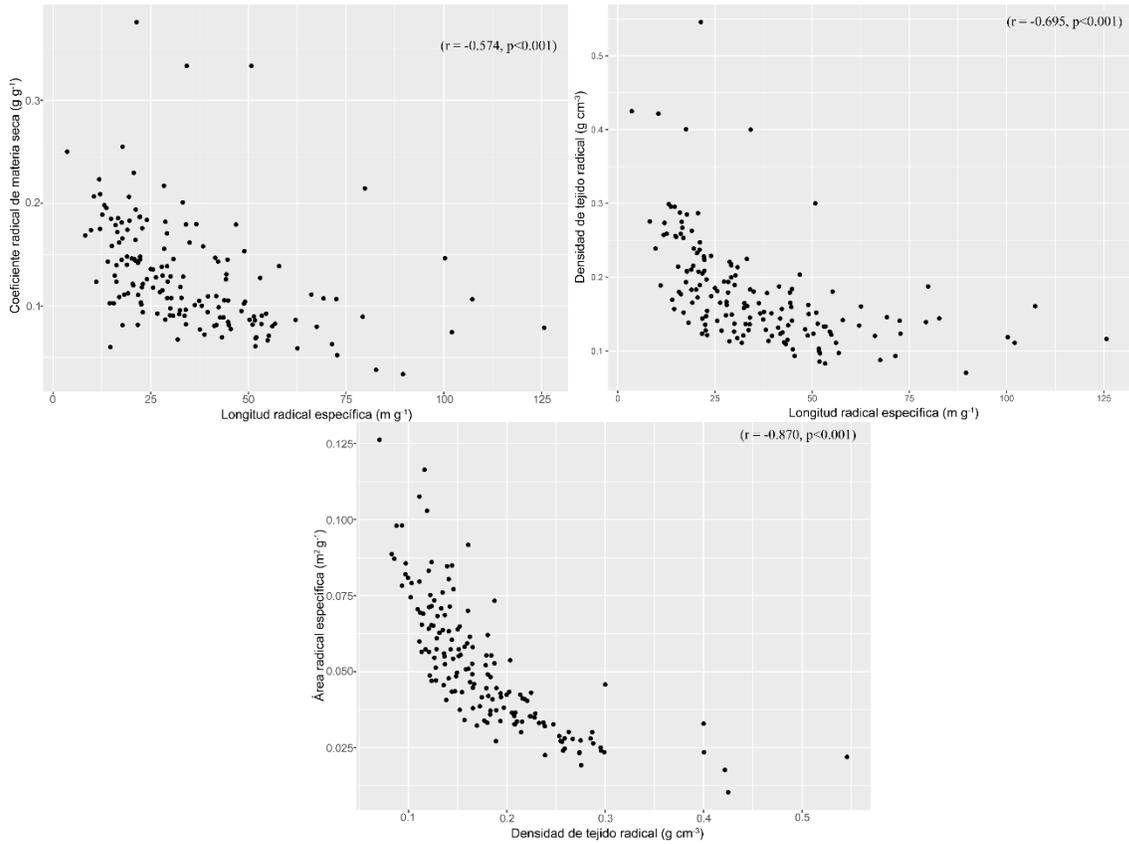


Figura 28. Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales aéreos y subterráneos. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación.

Correlaciones entre radicales (continuación)



Correlaciones entre el tallo y otros órganos

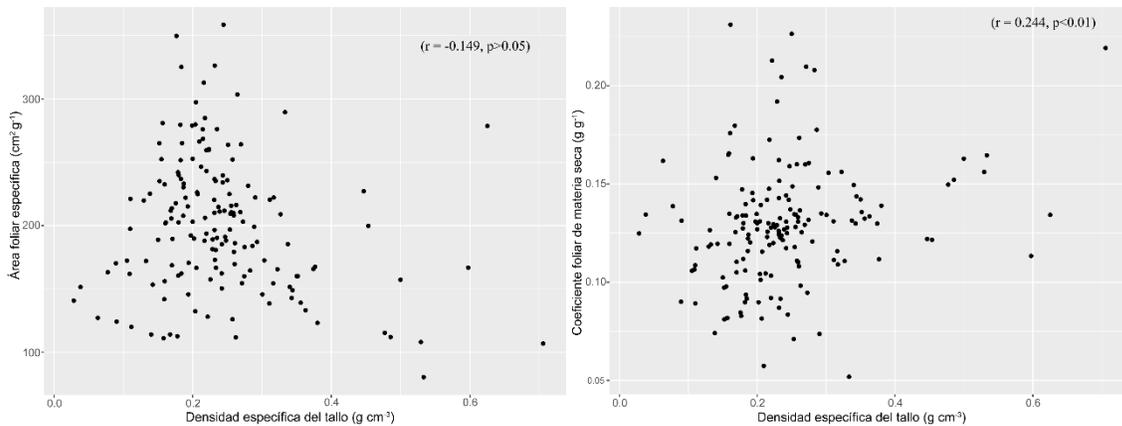
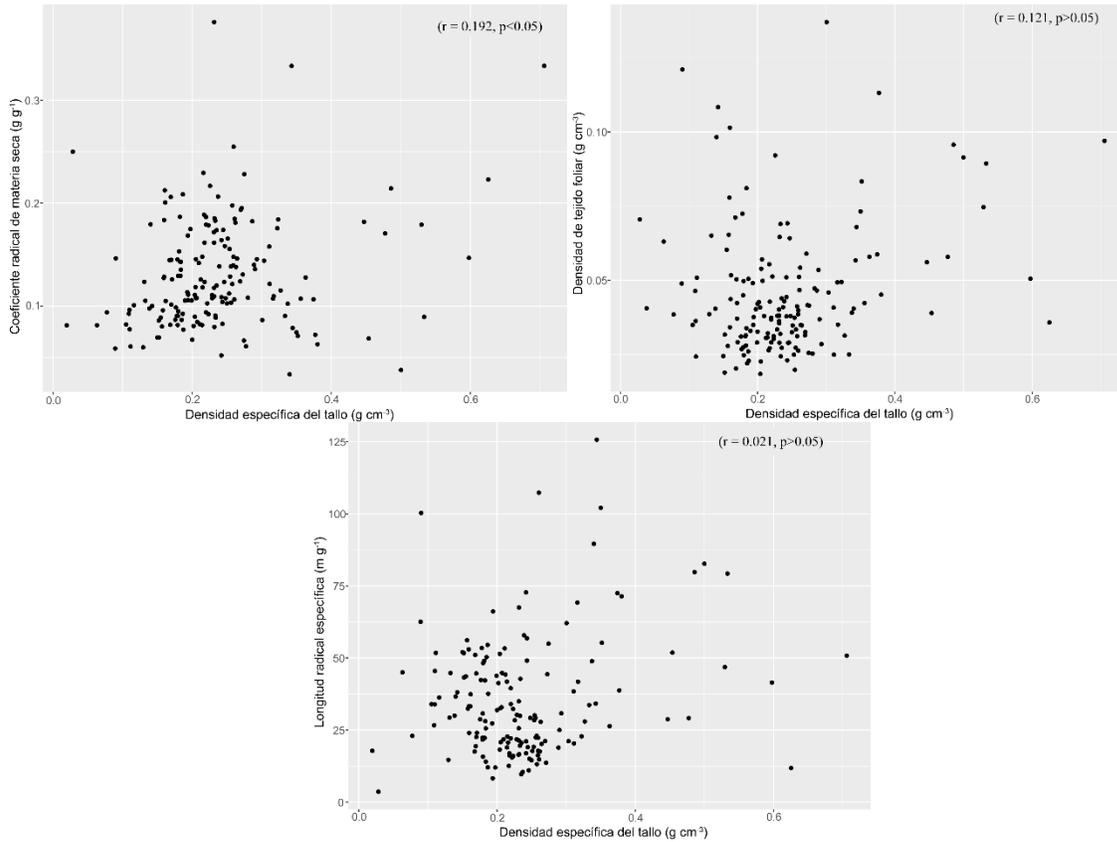


Figura 28 BIS. Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales aéreos y subterráneos. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación.

Correlaciones entre el tallo y otros órganos (continuación)



Correlaciones entre el cociente de biomasa aérea y subterránea y otros órganos

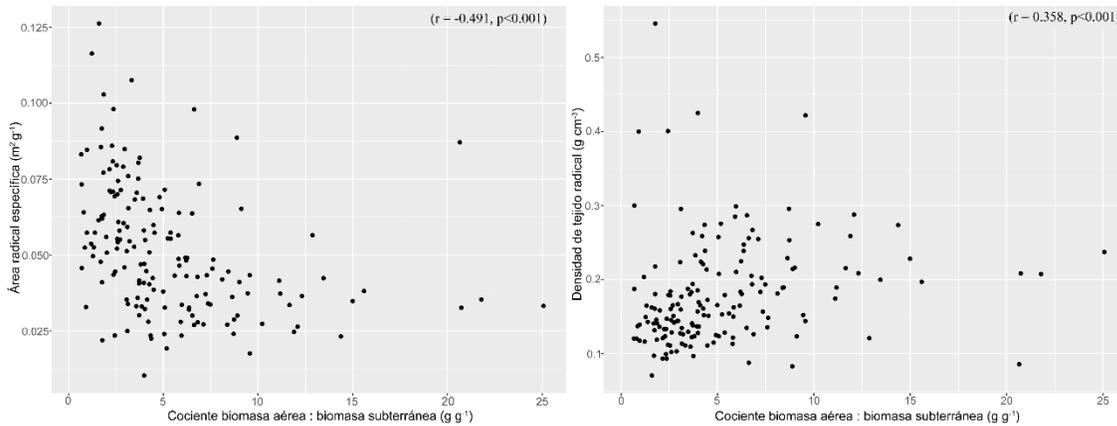


Figura 28 TER. Correlaciones biviadas de rasgos funcionales aéreos y subterráneos. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación.

Correlaciones entre el cociente de biomasa aérea y subterránea y otros órganos (continuación)

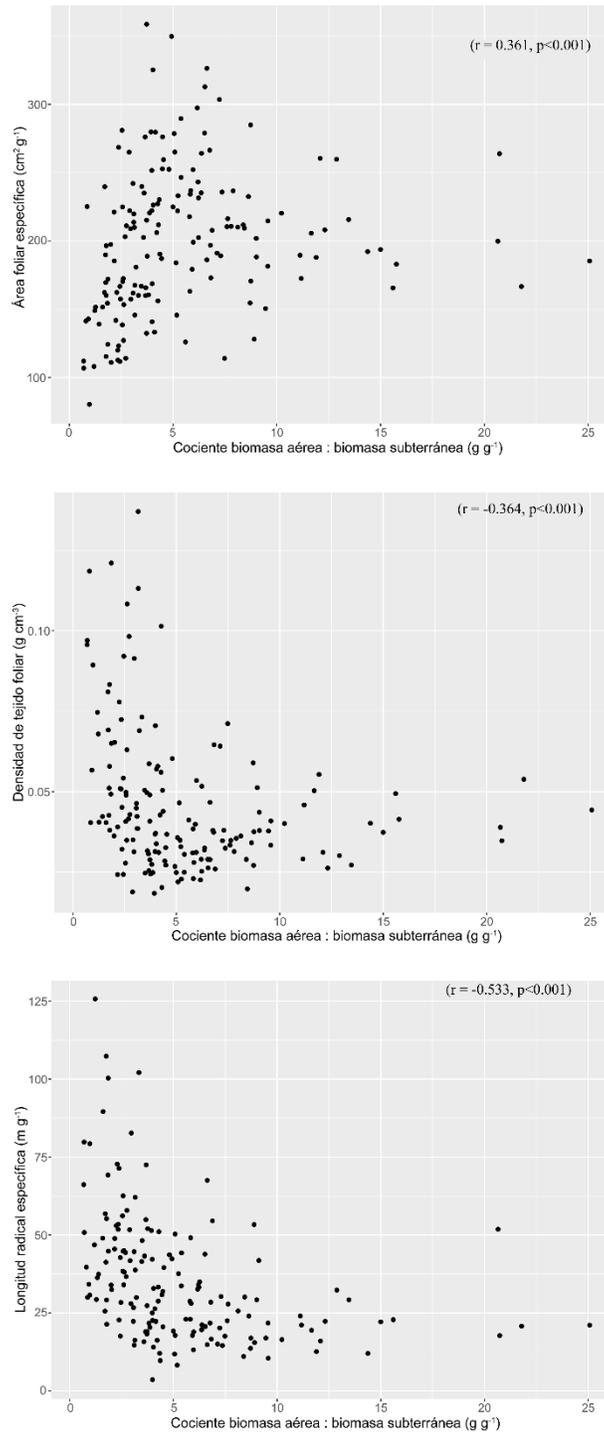


Figura 28 QUATER. Correlaciones bivariadas de rasgos funcionales aéreos y subterráneos. Para cada gráfica, se señalan los valores del coeficiente de correlación de Spearman (r) y el valor de p obtenido a partir de la matriz de correlación.

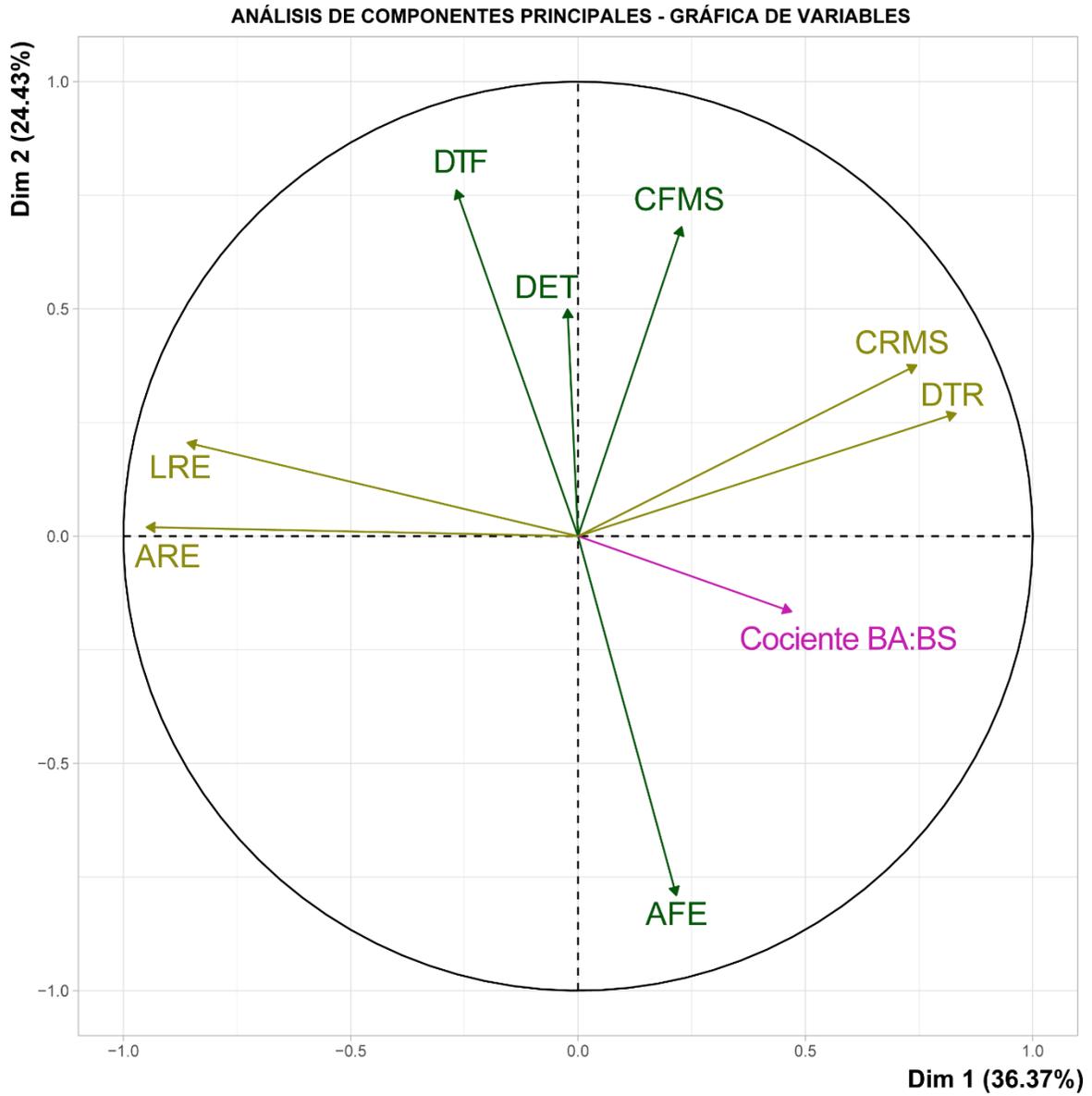


Figura 29. Gráfica *biplot* que ilustra los primeros dos componentes principales del análisis de componentes principales (ACP). En conjunto, ambos componentes explican el 60.8 % de la variación en los datos. Las variables color dorado representan el espectro económico de las raíces (EER), las variables en color verde representan el espectro económico de las hojas (EEH).