



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS
DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

Unidad Mérida
Departamento de Ecología Humana

**Efecto de la domesticación sobre la herbivoría y las defensas contra
herbívoros en la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*: Euphorbiaceae)**

Tesis que presenta
María Virginia Solís Montero

Para obtener el grado de
Maestro en Ciencias
en la Especialidad de Ecología Humana

Director de tesis
Dr. Miguel A. Munguía Rosas

Comité asesor
Dra. Daniela A. Martínez Natarén
Dr. Carlos N. Ibarra Cerdeña

Lector externo
Dr. Víctor Parra Tabla

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme la beca de manutención. De igual manera al Cinvestav-IPN Unidad Mérida por contribuir a mi formación académica y por el apoyo otorgado para realizar la estancia en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Agradezco también a los fondos SEP-PRODEP (proyecto CINVESTAV-CA-7: Efecto del disturbio antrópico sobre servicios ambientales de regulación: el caso de las plagas y los patógenos) y SEP-Cinvestav (proyecto 22: Efecto de la domesticación en las defensas inducidas de la chaya, *Cnidoscolus aconitifolius*: Euphorbiaceae) por el financiamiento otorgado.

Agradezco al Dr. Miguel A. Munguía Rosas por aceptar ser mi director de tesis, por acompañarme en este proceso de cambio y aprendizajes, por ayudarme a crecer profesional y personalmente, por tenerme paciencia y sobre todo por ser un amigo en el que puedo confiar, por motivarme a salir, conocer y explorar otros sitios, por ser un ejemplo a seguir y hacer de estos años una experiencia inolvidable, espero seguir trabajando contigo y continuar nuestra amistad. A mi comité asesor integrado por la Dra. Daniela A. Martínez Natarén, el Dr. Carlos N. Ibarra Cerdeña y el Dr. Víctor Parra, por sus consejos y comentarios para realizar este trabajo de la mejor manera.

Agradezco al Dr. Salvador Montiel por adoptarme como parte del Laboratorio de Ecología y Conservación de la Biodiversidad y a todo el equipo, a Armando, Luciana y Malena, sin duda las sesiones de charla fueron enriquecedoras, gracias por su amistad y su interés por compartir sus experiencias y conocimiento, por ser también un ejemplo. A Tere y Selvia, por el apoyo que me brindaron en la organización y realización del taller en la comunidad. Tere, gracias por tus consejos y tu regalo, es uno de los más valiosos que he recibido y me ayudó a mirar la vida desde una perspectiva mejor. A Fede, por estar pendiente de mis avances y por compartir la emoción de los pequeños descubrimientos durante el proceso de este proyecto.

Agradezco al Dr. Rafael Bello Bedoy por recibirme durante la estancia en la Universidad Autónoma de Baja California, Campus Ensenada. Agradezco al Dr. Zenón Cano Santana, profesor investigador de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por invitarme a realizar la estancia para identificar los insectos colectados durante este trabajo. Al M. en C. Iván Castellanos Vargas por recibirme amablemente en el Laboratorio de Interacciones y Procesos Ecológicos, ayudarme con los trámites de solicitud y contactar a otros especialistas, por su apoyo técnico y por la identificación de Orthoptera asociados a variedades de chaya cultivada y silvestre, por compartir su tiempo y energía positiva y hacerme sentir parte del equipo. A la M. en C. Cristina Mayorga del Instituto de Biología de la UNAM por su apoyo técnico y por facilitarme el acceso a la sala de montaje, el material para trabajar con los ejemplares de insectos, montarlos y realizar el etiquetado para posteriormente depositarlos en la Colección Nacional de Insectos, por su amabilidad y calidez. Al Dr. Omar Ávalos Hernández de la Facultad de Ciencias de la UNAM por su apoyo en la identificación de insectos del orden Diptera. Al Dr. Martín Leonel Zurita del Instituto de Biología por su apoyo en la identificación de insectos del orden Coleoptera y al Dr. Harry Brailowsky por la identificación de insectos pertenecientes al orden Hemiptera. A la doctora Carmen Pozo, la Biol. Noemí Salas y a Estela Domínguez de ECOSUR Chetumal por su apoyo con la corroboración de especies de dos lepidópteros nocturnos (*Erinnyis ello* y *E. alope*: Sphingidae) y por integrar los ejemplares a la colección del Museo de Zoología, con registro LN-15577 y LN-15578.

Agradezco a mis compañeros y amigos del Laboratorio de Ecología Terrestre por su apoyo durante el trabajo de campo y por su compañía, a Pamela, Mónica - gracias por alimentar los caracoles y las orugas durante mi ausencia, sé que fue un trabajo pesado-, Jashui y Pedro. Sin duda las horas de trabajo y también de plática hicieron de este proceso una experiencia inolvidable. Ana, te agradezco por tu amistad y tu compañía, tus consejos y apoyo, por las horas de café, recuerdos y vivencias, por tu ejemplo y tu fuerza, tienes mi admiración. A Ernesto, por acompañarme a campo, cuidar de mis caracoles y las plantas, por tus consejos y también por los excelentes y gratos momentos que compartimos. Al Dr. Miguel

Jácome, por acompañarme a campo, enseñarme el proceso de la prueba de cafetería con los caracoles, por las fotografías que me compartiste para las presentaciones de avances, por tus consejos en el diseño de las diapositivas y por los momentos divertidos que pasamos en el laboratorio. A mis amigos del departamento de Física del Cinvestav, a Alejandro por enseñarme otro mundo en la ciencia y los cafés compartidos, a Mauricio y al ingeniero Emilio por los momentos de esparcimiento, a los estudiantes de licenciatura con los que intercambiamos memorias y aprendizajes de la vida, gracias a todos por recibirme como integrante en su laboratorio y también compartir sus conocimientos y las aplicaciones divertidas de su trabajo.

Ameyalli, Yahir, Ariadna, Laura, Angélica, Paulina y Manuel, más que amigos, mis hermanos. Estoy muy agradecida por conocerlos, por su apoyo y su compañía, por tantos momentos que compartimos, por su solidaridad y bondad, por todo lo que pudimos aprender juntos y las enseñanzas de cada uno que me ayudaron a observar diferentes matices de la vida.

A mi familia, quienes me apoyaron durante todo el proceso. A mis padres María y Nehemías, gracias por estar ahí, a mis hermanos Alba, Kelly y Aarón, por motivarme cada día para continuar, hacer lo mejor y recordarme a Hunter, Pan y Kira cuando dejaba de trabajar. A mis tíos Wilfrido, Beldina, Ventu y Elvia, por las facilidades y consejos que me regalaron incondicionalmente. A mis primos Manuel y su esposa Virginia, Víctor y su esposa Virginia por acogerme con tanto cariño en la Ciudad de México. A Raúl, por apoyarme, entenderme y soportarme durante estos años, por confiar en mí, motivarme a seguir mis sueños y alegrar mis días.

A mis amigos Biol. Berthine Rodríguez Solís, Biol. Víctor Caballero, Biol. Ricardo Chan, Dra. Alejandra González Moreno, gracias por su apoyo y sus consejos, por ser una fuente de inspiración para seguir mi pasión por los insectos y la investigación. Gracias a Ángela, por enseñarme sobre poesía, hacer de los días de estancia una experiencia inolvidable, por acompañarme a conocer sitios nuevos,

probar platillos deliciosos, tantos cafés y panes, espero que nuestra amistad dure toda la vida.

Agradezco de corazón a todas las mujeres de la comisaría de Molas por abrirme las puertas de sus casas y compartir sus experiencias y conocimiento sobre sus plantas de chaya, por permitirme atrapar insectos y llevarme hojas de sus plantas. Gracias también por asistir al taller y participar, por su amabilidad y su tiempo. A las autoridades que nos autorizaron estar visitando los hogares y nos facilitaron las instalaciones de la comisaría para compartir los resultados del trabajo que realizamos.

Índice

| | |
|---|----|
| AGRADECIMIENTOS | i |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| 1. INTRODUCCIÓN | 3 |
| 2. OBJETIVOS | 5 |
| 2.1 Objetivo general | 5 |
| 2.2 Objetivos específicos | 5 |
| 3. HIPÓTESIS | 5 |
| 4. MARCO TEÓRICO..... | 5 |
| 4.1 Domesticación..... | 5 |
| 4.1.1 Origen de la domesticación | 7 |
| 4.1.2 Proceso de domesticación..... | 8 |
| 4.2 Herbivoría: consecuencias indeseables de la domesticación | 10 |
| 4.3 Defensas de las plantas contra herbívoros | 11 |
| 4.3.1 Defensas y resistencia..... | 12 |
| 4.3.2 Las defensas y el compromiso con otras funciones en las plantas: la teoría de historia de vida..... | 15 |
| 4.4 Agroecosistemas tradicionales..... | 15 |
| 4.4.1 Huertos familiares | 17 |
| 4.5 El modelo de estudio: la chaya (<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>), una planta domesticada en Yucatán que coexiste con sus parientes silvestres..... | 19 |
| 5. MATERIALES Y MÉTODOS | 20 |
| 5.1 Área de estudio | 20 |
| 5.2 Especie en estudio..... | 21 |
| 5.3 Muestreo de plantas y hojas | 23 |

| | |
|---|-----------|
| 5.4 Defensas estructurales | 24 |
| 5.5 Defensas bióticas..... | 25 |
| 5.6 Herbivoría foliar..... | 25 |
| 5.7 Herbívoros | 26 |
| 5.8 Análisis de datos | 27 |
| 6. RESULTADOS | 28 |
| 6.1 Defensas estructurales | 28 |
| 6.2 Defensas bióticas..... | 31 |
| 6.3 Herbivoría foliar..... | 33 |
| 6.4 Herbívoros | 33 |
| 7. DISCUSIÓN | 38 |
| 7.1 Efecto de la domesticación en las defensas | 38 |
| 7.3 Efecto de la domesticación sobre la comunidad de herbívoros | 43 |
| 7.4 Implicaciones en el contexto de la Ecología Humana..... | 45 |
| 8. CONCLUSIÓN | 46 |
| 9. REFERENCIAS..... | 47 |
| Anexo 1. Listado de herbívoros colectados identificados a un nivel taxonómico más fino, agrupados por orden..... | 70 |

Índice de figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. A. Chaya cultivada y B. Chaya silvestre en huertos familiares de Molas, Yucatán. | 24 |
| Figura 2. A. Tricomas totales en el borde de hojas de chaya cultivada y silvestre. B. Tricomas totales en la nervadura central en hojas de chaya cultivada y silvestre. C Valores promedio de dureza (N/mm ²) en hojas de chaya de la variedad cultivada y silvestre. | 29 |
| Figura 3. Consumo de hojas de chaya cultivada y silvestre en términos de área foliar (cm ²) por caracoles de jardín (<i>Helix aspersa</i>). | 30 |
| Figura 4. Relación entre el porcentaje de hoja de chaya silvestre consumida relativo al total (área de chaya cultivada + área de chaya silvestre) y el peso ganado (g) por caracoles de jardín (<i>Helix aspersa</i>). | 31 |
| Figura 5. A. Riqueza de morfoespecies y B. Abundancia de hormigas colectadas en plantas de chaya cultivada y silvestre en la localidad de Molas. | 32 |
| Figura 6. Área consumida (cm ²) por herbívoros en hojas de chaya cultivada y silvestre. | 33 |
| Figura 7. Chinche de encaje (Tingidae)..... | 34 |
| Figura 8. Curvas de rarefacción de herbívoros colectados en chaya cultivada y chaya silvestre..... | 35 |
| Figura 9. A. Riqueza de morfoespecies y B. Abundancia de herbívoros a nivel de planta en la variedad cultivada y silvestre de chaya..... | 36 |
| Figura 10. A. Frecuencia de morfoespecies y B. Abundancia de herbívoros por gremio de herbívoros (masticadores y chupadores) colectados en chaya cultivada y silvestre. | 37 |

Índice de tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Riqueza (S) y abundancia de herbívoros colectados en plantas de chaya cultivada y silvestre | 34 |
|---|----|

RESUMEN

El proceso de domesticación es la selección de fenotipos favorables desde la perspectiva del ser humano. Las plantas cultivadas generalmente asignan mayor cantidad de recursos y biomasa al órgano de interés que sus parientes silvestres, lo que podría disminuir los recursos destinados a la defensa contra los herbívoros, provocar un incremento en la herbivoría y modificar la comunidad de herbívoros. Se puso a prueba esta hipótesis en la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*). El estudio se realizó en el centro de origen y domesticación de la chaya, el estado de Yucatán, sitio donde ocurre en simpatria con la variedad silvestre. Se realizaron muestreos en la localidad de Molas durante los meses de julio-diciembre 2018. Se colectaron hojas de la variedad cultivada y de la variedad silvestre de chaya a las que se midió la dureza y se realizó un conteo de tricomas eglandulares para determinar el efecto de la domesticación en defensas estructurales. Adicionalmente, se realizó un conteo de hormigas en hojas seleccionadas durante el muestreo y se registró la emergencia posterior de parasitoides en larvas de algunos herbívoros colectados para evaluar diferencias en las defensas indirectas (bióticas) entre las variedades de chaya. Se midió el grado de herbivoría foliar en hojas de ambas variedades y se colectaron insectos herbívoros en las mismas plantas. Se encontró que la domesticación reduce significativamente las defensas estructurales, pero no se encontró efecto de la domesticación sobre las defensas indirectas, tampoco se encontraron diferencias en la herbivoría foliar. Se encontraron diferencias entre las variedades en la comunidad de herbívoros asociados a la chaya. La riqueza y abundancia de morfoespecies fue mayor en la variedad cultivada pero la diversidad fue mayor en la variedad silvestre. Se concluye que la domesticación de la chaya ha reducido sus defensas, lo cual probablemente sea uno de los factores que contribuye a una mayor riqueza y abundancia de herbívoros. La hipótesis planteada se cumple parcialmente, específicamente para la reducción de las defensas estructurales y el incremento en la abundancia de herbívoros.

ABSTRACT

The process of domestication is the selection of favorable phenotypes from a human perspective. Crop plants generally allocate more resources and biomass to organs of interest for humans than their wild relatives, which may compromise resources allocation to anti-herbivore defense and thus, increase herbivory levels and modify the community of herbivores. Here in, I tested this hypothesis in chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*, Euphorbiaceae), a neglected and underutilized crop in Mesoamerica. The study was conducted in the center of origin and domestication of the chaya, the state of Yucatan, where this crop occurs sympatrically with their wild relative. Samplings of cultivated and wild plants were carried out in the town of Molas from July to December 2018, collecting leaves of both varieties in which, trichomes were counted and leaf toughness was measured. Indirect biotic defenses were also evaluated, ants were counted and parasitoid emergence from lepidopteran larvae were recorded to in both varieties. Also, the degree of leaf herbivory was measured in the two varieties. Samplings of herbivorous insects were carried out in the same plants. According to the results, domestication significantly reduced structural defenses but, no effect of domestication was found on biotic indirect defenses. Differences in leaf herbivory were not significant. However, differences between varieties in the community of herbivores associated with the Chaya were found. Morphospecies richness and abundance was higher in cultivated plants; however, morphospecies diversity was higher in wild plants. It was concluded that the domestication of the chaya reduces structural defenses and this probably explain an increase in herbivore richness and abundance. The proposed hypothesis is partially fulfilled, specifically for the reduction of structural defenses and the increase in the abundance of herbivores.

1. INTRODUCCIÓN

Un ejemplo claro de la capacidad de transformación de los recursos naturales que tiene el ser humano es la domesticación de animales y plantas silvestres. La domesticación es un proceso de selección, pero a diferencia de la selección natural, es dirigido por los seres humanos para obtener variedades de plantas y animales que maximicen los beneficios que obtenemos de ellos. Sin embargo, esas características deseables desde una perspectiva antropogénica, pueden estar correlacionadas genéticamente con otros caracteres no deseados que son seleccionados indirectamente durante la domesticación. Entre estos caracteres, en el caso de las plantas, se encuentran las defensas contra herbívoros. Las defensas antiherbívoro también pueden disminuir debido a que las plantas cultivadas asignan gran cantidad de recursos al crecimiento, lo que compromete recursos para su defensa (Rosenthal y Dirzo, 1997). En general, las defensas tienden a disminuir en las plantas cultivadas respecto a sus parientes silvestres (Whitehead *et al.*, 2017), provocando un incremento en su susceptibilidad frente a los herbívoros. Esta susceptibilidad a los herbívoros, consecuencia indeseable del proceso de domesticación, puede provocar pérdidas económicas e incrementa los costos de producción (Chen *et al.*, 2015a).

Algunos estudios han evaluado el efecto de la domesticación sobre las defensas (p. ej. tricomas y compuestos químicos) y comparado el nivel de herbivoría entre cultivos y sus parientes silvestres (Dávila-Flores *et al.*, 2013; Gaillard *et al.*, 2018; Moreira *et al.*, 2018). Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados a la fecha son estudios experimentales o *ex situ*, que examinan este proceso fuera de su contexto natural. Un modelo idóneo para estudiar los efectos de la domesticación sobre las defensas contra herbívoros tendría que abordar este fenómeno *in situ* y así, aislar el efecto de la domesticación del efecto ambiental, mediante el uso de cultivos que ocurren en simpatria con sus parientes silvestres en condiciones naturales. Actualmente, aún son pocos los estudios que reúnen estas condiciones, por lo que son necesarios más estudios de este tipo en los centros de origen de los cultivos (Chen *et al.*, 2017).

La zona de la península de Yucatán es centro de origen y domesticación de gran variedad de especies cultivadas (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2004). Debido a esto, es posible encontrar, aún en nuestros días, especies cultivadas coexistiendo con sus parientes silvestres. En este estudio se seleccionó como modelo a *Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I.M. Johnstone (Euphorbiaceae), localmente conocida como chaya, la cual tiene una historia de domesticación reciente (más de 500 años de uso y cultivo) (Ross-Ibarra, 2003). En Yucatán la variedad cultivada de chaya (el término variedad utilizado de aquí en adelante para la chaya cultivada y silvestre hace referencia a un grupo de plantas dentro de un taxón botánico del rango más bajo conocido, definido por la expresión reproducible de sus características distintivas y otras características genéticas; FAO, 2019) se produce a pequeña escala al interior de los huertos familiares o solares, los cuales representan básicamente su único hábitat (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002). Por otro lado, la chaya silvestre está asociada a vegetación secundaria y algunas veces es tolerada en huertos familiares y otros agroecosistemas tradicionales, debido a su uso medicinal y como alimento (González-Laredo *et al.*, 2003). Aunque no se ha evaluado cuantitativamente, las variedades cultivada y silvestre de la chaya aparentemente difieren en sus defensas contra herbívoros (p. ej. tricomas y producción de látex), siendo más evidentes en la variedad silvestre (Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005).

En esta tesis se realizó una comparación de algunas defensas estructurales (tricomas eglandulares, dureza, palatabilidad) e indirectas (hormigas y parasitoides asociados a larvas de lepidópteros, las cuales, debido a su naturaleza, serán llamadas bióticas de aquí en adelante), así como la herbivoría foliar y la riqueza y abundancia de los herbívoros entre la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya en Molas, una comisaría del municipio de Mérida, Yucatán. El objetivo general fue evaluar el efecto de la domesticación sobre las defensas, la herbivoría y la comunidad de herbívoros de la chaya. La predicción principal fue que la domesticación reduce las defensas contra herbívoros, incrementa la herbivoría y genera cambios en el ensamble de la comunidad de herbívoros.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de la domesticación sobre las defensas, la herbivoría y la composición de la comunidad de herbívoros en la chaya (*Cnidosoculus aconitifolius*).

2.2 Objetivos específicos

Comparar las defensas antiherbívoro (estructurales y bióticas) entre la chaya cultivada y la silvestre.

Comparar el grado de herbivoría foliar entre la chaya cultivada y la silvestre.

Comparar la comunidad de herbívoros (masticadores y chupadores) presentes en la chaya cultivada y la silvestre.

3. HIPÓTESIS

La domesticación provoca una reducción de las defensas contra herbívoros presentes en la chaya, un incremento en el grado de herbivoría y en la abundancia de herbívoros.

4. MARCO TEÓRICO

4.1 Domesticación

Desde sus orígenes, la especie humana ha dependido de su capacidad para transformar el ambiente para su desarrollo. Los seres humanos hemos jugado un papel determinante en la evolución de otros organismos bajo distintos contextos como la cacería, la recolección, la pesca, la agricultura, entre otros (Sarukhán, 2008; Hendry *et al.*, 2017). Un aspecto de enorme relevancia en Ecología Humana,

particularmente para la etnobotánica, es la domesticación de especies de plantas silvestres, ya que su estudio permite comprender mejor las consecuencias evolutivas de las acciones humanas sobre la biodiversidad, el paisaje y el desarrollo de la cultura (Lins-Neto *et al.*, 2014).

La domesticación se puede considerar como una innovación que logró la humanidad a través de la selección de plantas con características deseables. Esta innovación se tradujo en la modificación de los fenotipos vegetales y, a su vez, en una transición de la estrategia de vida del hombre cazador-recolector a la agricultura y el sedentarismo, las cuales permitieron el desarrollo de las civilizaciones modernas (Diamond, 2002). De esta manera, la domesticación adquirió un triple carácter: biológico, ecológico y social (Diamond, 2002; Chen *et al.*, 2015a; Piperno, 2017; Whitehead *et al.*, 2017). Biológico puesto que, como menciona Darwin (1859), es uno de los procesos evolutivos que transforma a las especies de interés para el ser humano. Ecológico, debido a que se modifica el ambiente para poder cultivar las especies seleccionadas con los respectivos efectos sobre competidores, depredadores, polinizadores y dispersores, entre otros (Casas y Caballero, 1995) y social porque facilita el desarrollo de sociedades más productivas y complejas en comparación con las sociedades de cazadores-recolectores (Froestad y Clifford, 2017).

Por domesticación se entiende la selección de individuos con rasgos deseables por parte de los seres humanos, con la finalidad de incrementar, en el caso de las plantas de uso alimenticio, su palatabilidad, nutrientes, productividad y/o prolongar su vida de almacén para satisfacer sus necesidades (Turcotte *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015a). Este proceso importante inició hace aproximadamente 10,000 años, fue y sigue siendo imprescindible para el origen y desarrollo de la agricultura y, por ende, para la alimentación de la humanidad. (Rosenthal y Dirzo, 1997; Yacobaccio y Korstanje, 2007; Raya-Pérez *et al.*, 2010; Turcotte *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015a).

4.1.1 Origen de la domesticación

El sitio de domesticación de plantas más temprana en el mundo se encuentra en el suroeste asiático, región que se conoce como la Creciente Fértil (Diamond, 2002). En este lugar se produjeron algunas variedades de plantas cultivadas que aún son valiosas a nivel mundial como los cereales (p. ej. trigo y cebada). Asimismo, se encuentran otras áreas donde la agricultura surge de manera independiente: China, Mesoamérica, Andes/Amazonia, Estados Unidos, Sahel, África occidental, Irán, Irak, Siria, Etiopía y Nueva Guinea, conocidas como centros de domesticación (Wendorf y Said, 1967; Diamond, 2002).

Particularmente en Mesoamérica, la domesticación se inició antes de la llegada de los colonizadores españoles (Serrato *et al.*, 2000); contribuyendo con cerca de 200 cultivos importantes para la agricultura moderna (Figueredo *et al.*, 2015), entre los que destacan el maíz (*Zea mays*), el frijol (*Phaseolus* sp.), la calabaza (*Cucurbita* sp.), el chile (*Capsicum* sp.), el jitomate (*Solanum* sp.), el cacao (*Theobroma cacao*) (Motamayor *et al.*, 2002; Altieri, 2003; Raya-Pérez *et al.*, 2010; Zizumbo-Villareal y Colunga-GarcíaMarín, 2010) y muchas otras variedades de plantas cultivadas que permanecen relativamente desconocidas fuera de la región, como la chaya (*C. aconitifolius*), la anona (*Annona reticulata*) y la jícara (*Crescentia cujete*) (Ros-Ibarra y Molina-Cruz, 2002; Salazar *et al.*, 2010; Aguirre *et al.*, 2013).

Entre los países mesoamericanos, México es considerado uno de los países con mayor diversidad vegetal y uno de los principales centros de domesticación de plantas, donde se encuentra poco más del 10% de las 128 especies de plantas cultivadas más importantes del mundo para la alimentación, entre ellas el maíz, el frijol, el agave (*Agave* sp.), el algodón (*Gossypium* sp.), la vainilla (*Vanilla* sp.) y el aguacate (*Persea americana*) (Altieri, 2003; Perales y Aguirre, 2008; Hernández, 2014). Mientras que de unas pocas especies el conocimiento en relación con los cambios producidos como resultado de la domesticación es considerable, en el país hay muchas especies que han recibido menor atención a pesar de su importancia en la cultura regional (Serrato-Cruz *et al.*, 1998), pues la mayor parte de las investigaciones que se han realizado giran en torno a los cultivos intensivos como el arroz (*Oryza sativa*), el maíz, la soya (*Glycine max*), el tabaco (*Nicotiana*

tabacum), el algodón y la papa (*Solanum tuberosum*), entre otros (Meyer *et al.*, 2012).

4.1.2 Proceso de domesticación

Bautista y colaboradores (2012) proponen cinco estadios en los que se pueden encontrar las plantas según la intensidad de manejo a las que son sometidas por parte del hombre: (i) silvestres, (ii) evolución en sistemas bajo manejo humano intensivo, (iii) domesticación incipiente, (iv) semi-domesticación y (v) domesticación. En el estadio silvestre se encuentran aquellas plantas que no han sido modificadas por el ser humano; mientras que las especies que crecen en ambientes perturbados por el hombre, pero que no son producto de la selección artificial, son aquellas que evolucionan en sistemas bajo manejo humano intensivo. Las plantas con domesticación incipiente han sido sujeto de alguna intervención humana, como actividades que indirectamente fomentan su abundancia o son toleradas en el sitio (la planta crece sin la asistencia del hombre en el sitio y el hombre no la perturba). Las plantas semi-domesticadas y domesticadas presentan diferencias significativas en su morfología o fisiología con respecto a las plantas silvestres. A diferencia de las semi-domesticadas, las plantas domesticadas dependen totalmente de los ambientes creados por el hombre y de los cuidados que éstos les proveen (Bautista *et al.*, 2012).

Los cambios morfológicos más notorios propiciados por la domesticación ocurren en las partes o estructuras de la planta que son de particular interés para el ser humano (Hernández, 2014), favoreciendo de esta manera fenotipos que son sensorialmente atractivos según sus propiedades organolépticas. Posiblemente el criterio más relevante de selección en plantas de uso alimenticio es el sabor, el cual también es un indicador confiable del grado de toxicidad de una planta (Bautista *et al.*, 2012).

La selección de caracteres realizada por los seres humanos se divide en dos tipos complementarios: consciente o intencional e inconsciente o indirecta (Zohary, 2004). Durante la selección consciente se eligen deliberadamente individuos que tienen una característica por la cual se consideran más valiosos y se propagan

(Zohary, 2004), mientras que la selección indirecta se genera al facilitar la adaptación de una planta a las condiciones del agroecosistema en donde se mantiene (Bautista, *et al.*, 2012; Whitehead *et al.*, 2017). La selección consciente afecta la frecuencia de características fenotípicas del órgano de interés, mientras que la selección indirecta afecta otros caracteres que, aunque no son relevantes para los seres humanos, maximizan su adecuación (Vaughan *et al.*, 2007). Esta última forma de selección ha recibido muy poca atención y recientemente se ha comenzado a apreciar el papel que tiene en la evolución de los cultivos (Zohary, 2004).

Un ejemplo ilustrativo de selección directa es lo que ocurrió en el trigo y la cebada silvestres. Estas plantas llevan sus semillas en lo alto del tallo, el cual se rompe espontáneamente, dejando caer las semillas al suelo para que puedan germinar; sin embargo, esto dificultaba la cosecha. No obstante, espontáneamente apareció una mutación de un gen que fenotípicamente se expresa en plantas con tallos que no se rompen. Aunque esta característica es, desde el punto de vista demográfico, letal en la naturaleza (impide la liberación de la semilla), la falta de dehiscencia de semillas resultaba conveniente para los recolectores. Los agricultores sembraron plantas con esa característica, seleccionando conscientemente las plantas con ese fenotipo y, por ende, se propagó esa mutación (Diamond, 2002). Adicionalmente, al seleccionar el trigo sin dehiscencia, las semillas presentaban glumas duras, lo cual requirió que posteriormente se implementaran cambios en la protección de las semillas para facilitar la trilla (cosecha y triturado del cereal para separarlo de la paja; Peleg *et al.*, 2011), aspecto que representa un ejemplo de selección indirecta. Debido a los cambios (p. ej. morfológicos y/o fisiológicos) que ocurren en las especies domesticadas, estas se vuelven directamente dependientes del manejo por grupos humanos (Yacobaccio y Korstanje, 2007; Bautista *et al.*, 2012).

Durante el proceso de selección artificial, las plantas son modificadas según los criterios personales de los productores (que tienden a cambiar todo el tiempo) y adaptadas a las condiciones de cultivo (p. ej. variabilidad ambiental y disponibilidad de insumos y tecnologías) (Bautista *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2015a). Esto origina

un amplio rango de rasgos morfológicos y fisiológicos, conocido como síndrome de domesticación, que nos permite diferenciar los cultivos domesticados de sus ancestros silvestres (Kuriakose *et al.*, 2009).

Algunas características son frecuentes en el síndrome de domesticación, mismas que se han seleccionado en especies filogenéticamente distantes, entre ellas destacan la pérdida natural de dispersión de semillas, el gigantismo en hojas/flores/frutos, pérdida de latencia en semillas, aumento en la tasa de germinación, germinación rápida, grandes despliegues florales y pérdida de mecanismos químicos y mecánicos de protección contra herbívoros (Serrato *et al.*, 2000; Bautista *et al.*, 2012; Hernández, 2014). Por lo general, estas características fenotípicas de las plantas tienen correlación genética con otros caracteres, lo que resulta en cambios o modificaciones en éstos (Bautista *et al.*, 2012). Debido a que el síndrome de domesticación es una combinación de caracteres deseados y otros con correlación genética que pueden no ser favorecedores, es frecuente observar que las plantas domesticadas, en general, además de tener mayor productividad en su cosecha, son más vulnerables a patógenos y herbívoros que sus parientes silvestres (Bautista *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2015a; Whitehead *et al.*, 2017). Por lo que se puede decir que se creó un manjar inocuo para el ser humano, pero se ha abierto un buffet para los herbívoros (Chen *et al.*, 2015a).

4.2 Herbivoría: consecuencias indeseables de la domesticación

El consumo de cualquier parte de una planta por animales, desde sus raíces hasta sus semillas, se conoce como herbivoría. La herbivoría es un proceso ecosistémico clave que reduce la biomasa, la densidad de las plantas y la productividad primaria de los ecosistemas (Schowalter, 2016).

Entre los herbívoros de mayor importancia, dada su diversidad y biomasa, se encuentran los insectos, los cuales se clasifican según su tipo de alimentación y aparato bucal en masticadores, minadores y barrenadores, formadores de agallas, chupadores, frugívoros y depredadores de semillas (Dicke y van Poecke, 2002; Turcotte *et al.*, 2014; Schowalter, 2016). Los órdenes de herbívoros defoliadores de la clase Insecta que destacan en la agricultura son Orthoptera (saltamontes),

Coleoptera (escarabajos) y Lepidoptera (larvas de mariposa) (Figueroa y Castro, 2000; Cervantes-Mayagoitia y Huacuja-Zamudio, 2013).

Las plagas de insectos son la mayor causa de daños a los cultivos y su cosecha y se ha estimado que pueden llegar a consumir en promedio más del 20% de la productividad anual de los cultivos en el mundo (Crawley, 1989; Agrawal, 2011), provocando pérdidas económicas por los impactos negativos tanto en la calidad como en la cantidad de cosecha, así como un aumento en los costos de pesticidas para combatirlas (Ameden y Just, 2001; Cervantes-Mayagoitia y Huacuja-Zamudio, 2013).

Las plantas y los insectos han coexistido los últimos 350 millones de años, por lo que ambos han desarrollado diferentes estrategias de ataque y defensa, fenómeno conocido en la literatura como carrera armamentista, en la cual los herbívoros desarrollan resistencia frente a las defensas de las plantas y, en respuesta, las plantas desarrollan barreras estructurales y químicas (Carmona *et al.*, 2011; Anil *et al.*, 2014). Esta carrera armamentista entre plantas y herbívoros aún continúa, aunque su intensidad, frecuencia y diversidad puede variar (Dicke y van Poecke, 2002; Rashid *et al.*, 2012).

Las plantas en estado silvestre poseen estrategias de defensa (p. ej. tricomas, compuestos químicos) que las protegen de los insectos herbívoros (Carmona *et al.*, 2011; Chen *et al.*, 2015a). Sin embargo, la domesticación puede afectar negativamente las defensas de los cultivos contra los herbívoros debido a los cambios en la química, la morfología y la fenología de las plantas que ocurren durante el proceso de domesticación (Turcotte *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015a).

4.3 Defensas de las plantas contra herbívoros

Los mecanismos de defensa de las plantas (morfológicos y bioquímicos) les permiten repeler, resistir y/o tolerar los efectos del ataque, constituyendo un factor determinante para su supervivencia (Gómez y Azorín, 2008; Carmona *et al.*, 2011; Rashid *et al.*, 2012; Torres-González y García-Guzmán, 2014).

La resistencia y la tolerancia son dos estrategias diferentes de defensa contra los herbívoros. La primera predomina en sistemas con alta riqueza de especies

vegetales (Scherber *et al.*, 2010) y se refiere a la habilidad de la planta para impedir a los herbívoros el acceso a los tejidos y evitar su consumo (Hanley *et al.*, 2007). Por otra parte, la tolerancia no previene la herbivoría, pero genera respuestas fisiológicas compensatorias posteriores al daño (Kariñho-Betancourt y Núñez-Farfán, 2015). Entre los mecanismos que promueven la tolerancia en las plantas se reportan el incremento en el tamaño de las hojas, el incremento en la tasa fotosintética, cambios en la asignación de recursos a raíces y tallos, elevada eficiencia en la producción de frutos y modificaciones en la fenología (Parra-Tabla *et al.*, 2004; Núñez-Farfán *et al.*, 2007).

4.3.1 Defensas y resistencia

Las defensas se clasifican en constitutivas, inducidas e indirectas o bióticas. Entre las defensas constitutivas están las defensas estructurales, las cuales son barreras mecánicas externas diseñadas para restringir el acceso de los herbívoros a las partes donde se encuentran concentrados los nutrientes y no involucran una respuesta activa de la planta (Cruz *et al.*, 2006; Hanley *et al.*, 2007; Camarena, 2009). Para ello, las plantas han desarrollado cutículas, endurecimientos, cubiertas leñosas, tricomas no glandulares (o eglandulares), espinas o púas (Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005; Hanley *et al.*, 2007). Adicionalmente, estas estructuras confieren a las plantas fuerza y rigidez, por lo que pueden servir para diversos propósitos (Freeman y Beattie, 2008); es decir, algunas de estas características morfológicas pueden haber evolucionado como respuesta a otros estímulos ambientales y no directamente como respuesta ante la herbivoría (Hanley *et al.*, 2007). Por ejemplo, algunas espinas son útiles para reducir el flujo de radiación solar (Nobel, 1988), mientras que los tricomas no glandulares evolucionaron primariamente como barreras fisiológicas para evitar la pérdida de agua (Levin, 1973).

Por lo tanto, las defensas actuales de algunas plantas pueden ser el producto de un arrastre filogenético y no el producto de acción selectiva del ambiente abiótico o de los herbívoros (Whitehead *et al.*, 2017). En relación con su papel como defensa, los tricomas eglandulares impiden el movimiento de los herbívoros (Dalin

et al., 2008). Sin embargo, cuando estas defensas fallan, las plantas activan respuestas defensivas adicionales conocidas como respuestas inducidas (Anil *et al.*, 2014).

Las defensas inducidas consisten en compuestos químicos o metabolitos secundarios que se activan en respuesta al daño o al estrés en el tejido vegetativo (Karban y Myers, 1989; Matías y García-Montalvo, 2016) e involucran cambios que pueden incrementar la resistencia de la planta a los ataques de los herbívoros, con efectos que pueden durar desde unas pocas horas hasta varios años (Karban y Myers, 1989; Dicke y van Poecke, 2002; Anil *et al.*, 2014), inhibiendo el crecimiento del insecto, disminuyendo la digestión del tejido o atrayendo depredadores (Camarena, 2009; Anil *et al.*, 2014). Esto se logra mediante liberación de metabolitos secundarios en sitios localizados, así como en tejidos no afectados (Skibbe *et al.*, 2008).

Algunos ejemplos de compuestos químicos producidos por las plantas incluyen a los glucósidos cianogénicos, los glucosilanatos, los alcaloides, los taninos y los terpenoides (Camarena, 2009). También pueden ser macromoléculas como el látex o inhibidores de proteinasas (Camarena, 2009; Mithöfer y Boland, 2012). En cuanto a compuestos volátiles, Vázquez y colaboradores (2008) mencionan a las kairomonas, las apneumonas y las sinomonas. Las kairomonas son segregadas por las plantas en respuesta al ataque y atraen a sus enemigos naturales. Las apneumonas son señales emitidas por órganos muertos de la planta que contribuyen a la actividad de los depredadores o parasitoides y las sinomonas benefician tanto a la planta como al receptor.

Las plantas atraen a los enemigos naturales de los herbívoros (Dicke y van Poecke, 2002) mediante volátiles liberados durante la alimentación de los herbívoros o por recursos (p. ej. néctar extrafloral, refugio) (Dicke y van Poecke, 2002; Martin *et al.*, 2013) contribuyendo indirectamente a su protección. Estos enemigos naturales de los herbívoros pertenecen al grupo de defensas inducidas bióticas.

Este conocimiento resulta particularmente relevante en los agroecosistemas, ya que el control biológico de plagas por enemigos naturales es uno de los mayores

servicios ecosistémicos para la agricultura a nivel mundial (FAO, 2019). Entre los organismos más relevantes para la regulación de herbívoros se encuentran las avispas parasitoides y los depredadores. Un ejemplo de defensas bióticas son las avispas que parasitan herbívoros, así como las hormigas que viven y/o se alimentan de sustancias que secretan algunas plantas (Mithöfer y Boland, 2012).

Las investigaciones realizadas sobre los enemigos naturales de los herbívoros en sistemas agrícolas son numerosas (p. ej. Marino y Landis, 1996; González-Moreno, 2005; Marino *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2008; Esquivel, 2014). Sin embargo, la literatura respecto a los efectos de la domesticación sobre los enemigos naturales de los herbívoros es menor (Hernández, 2014; Matías y García-Montalvo, 2016). Existe evidencia que sugiere que la domesticación tiene diferentes efectos, dependiendo del cultivo, sobre las interacciones entre insectos herbívoros con sus depredadores y parasitoides (Bautista *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2015a). Entender las relaciones de los insectos nativos con las plantas silvestres y sus variedades domesticadas podría ayudar a entender cómo la domesticación altera las interacciones multitróficas (Turcotte *et al.*, 2014; Chen *et al.*, 2015a). Sin embargo, los efectos de la domesticación sobre las defensas bióticas de las plantas pueden ser complejos y entender esta complejidad requiere una visión integral de la ecología evolutiva de las interacciones entre plantas, humanos, herbívoros y el ambiente (Whitehead *et al.*, 2017). Para tener un mejor entendimiento de estos efectos, se pueden utilizar los cultivos nativos como modelo, en particular los que son manejados *in situ* (Casas *et al.*, 2007), que ocurren en simpatria con sus parientes silvestres, de manera que se pueden controlar diversos factores de confusión de origen ambiental, incluyendo el manejo.

Algunos metabolitos secundarios son tóxicos para los herbívoros o tienen propiedades antinutricionales, los cuales pueden ser tanto defensas constitutivas como inducidas (War *et al.*, 2012). Sin embargo, debido a que este tipo de defensas no se midieron en este estudio, no se elaborará más extensamente sobre ellas en este marco teórico.

4.3.2 Las defensas y el compromiso con otras funciones en las plantas: la teoría de historia de vida.

La teoría de historia de vida busca explicar cómo diferentes fuerzas evolutivas dan forma a los organismos para optimizar funciones como la supervivencia y la reproducción frente a los desafíos que plantea el medio ambiente (Fabian y Flatt, 2012). Esta teoría se relaciona con un problema de optimización, esto es, bajo factores ecológicos particulares (p. ej. cuando los depredadores son abundantes) que afectan la probabilidad de supervivencia y reproducción de un organismo, existe una combinación óptima de inversión de recursos en el crecimiento, la defensa y la reproducción (Stearns, 1989; Fabian y Flatt, 2012). Estas combinaciones implican una relación de costo-beneficio para el organismo, pues a cambio de una mejora en cierta aptitud, se afecta negativamente otra, tal es el caso del compromiso entre las defensas y el crecimiento de las plantas (Stearns, 1989; Roff *et al.*, 2006).

Las plantas domesticadas ofrecen un recurso con mayor calidad nutritiva para los herbívoros (Wang *et al.*, 2009; Maag *et al.*, 2015) en comparación con sus parientes silvestres gracias a la modificación de su contenido químico y nutritivo, por ejemplo, las larvas de herbívoros que se alimentaron de *Brassica oleracea* se desarrollaron más rápido y ganaron mayor masa, en comparación con los herbívoros que se alimentaron con el pariente silvestre (Benrey *et al.*, 1998), asimismo, la variedad domesticada presentó menor resistencia (Benrey *et al.*, 1998; Chen *et al.*, 2015a; Maag *et al.*, 2015). Esta disminución en la resistencia ocurre debido a que se modifica el balance entre el crecimiento y la defensa, lo que implica una reasignación de recursos de los rasgos defensivos hacia las tasas de crecimiento para incrementar el rendimiento de la cosecha (Rosenthal y Dirzo, 1997; Massei y Hartley, 2000).

4.4 Agroecosistemas tradicionales

Los agroecosistemas tradicionales son sitios en donde se establecen relaciones entre naturaleza y cultura (Tapia, 2004; Toledo, 2005); su estudio contribuye a identificar recursos naturales potenciales, nuevas opciones de uso y manejo

agrícolas y, por lo tanto, a la conservación de recursos fitogenéticos (Hernández, 1988).

Los agroecosistemas tradicionales son aún frecuentes, particularmente en regiones rurales del trópico en Latinoamérica, Asia y África (Altieri *et al.*, 2012), muchos de los cuales poseen características particulares de su lugar de origen, que, aunque evolucionan con el tiempo, comparten características agroecológicas comunes (Altieri y Nicholls, 2017). Entre las características que comparten los agroecosistemas tradicionales destacan su alta biodiversidad, tanto de plantas como de animales, los cuales juegan papeles clave en la regulación del funcionamiento ecosistémico. Asimismo, destacan los sistemas y tecnologías de uso y manejo de los recursos, el aprovechamiento de un rango completo de microclimas, la dependencia de recursos locales y variedades cultivadas así como el uso de sistemas complejos de conocimiento tradicional y formas de transmisión del mismo (Koohafkan y Altieri 2010; Altieri *et al.*, 2012; Altieri y Nicholls, 2017).

Particularmente en México, los sistemas agrícolas tradicionales se caracterizan por desarrollarse en suelos someros con limitantes nutricionales, el predominio del uso de animales de trabajo y/o herramientas manuales, el uso de semillas autóctonas, un área agrícola pequeña, un mercado limitado para los productos y escasez de crédito para la producción y migración constante de la mano de obra más calificada (Hernández, 1988).

Además de los servicios ecológicos, los sistemas agrícolas tradicionales proveen de servicios culturales como la preservación del conocimiento tradicional y a su vez, la conservación de las variedades locales de plantas y animales, así como sus parientes silvestres (Altieri, 2004). Entre algunos ejemplos de estos sistemas agrícolas tradicionales destacan las camas elevadas de cultivo tales como las chinampas y las waru-warus, la agroforestería, los sistemas silvopastoriles, las terrazas de cultivo, la milpa, los huertos familiares, entre otros (Galluzzi *et al.*, 2010; Altieri *et al.*, 2012; Altieri y Nicholls, 2017).

4.4.1 Huertos familiares

Los huertos familiares alrededor del mundo proveen alimentos y otros productos para el consumo directo de las familias o para su comercialización (Gillespie *et al.*, 1993; Quezada, 2012), así como servicios de polinización, de refugio para micro y macrofauna y permiten el flujo genético entre las poblaciones de plantas dentro y fuera del huerto (Galluzzi *et al.*, 2010).

Los huertos son sistemas de producción familiar y se consideran centros de enseñanza y aprendizaje en donde hombres, mujeres y niños a través del tiempo aprendieron a cultivar las plantas que tiempo atrás, cosechaban del bosque y otros ecosistemas naturales (Flores, 2012; Das y Kumar, 2015). En los huertos se han seleccionado, domesticado, manejado y conservado una alta diversidad de especies y variedades de plantas durante siglos de evolución cultural y biológica (Altieri, 2003; Salazar *et al.*, 2010; Flores, 2012).

Los huertos son espacios en los que las mujeres son las encargadas de cuidar y utilizar la agrobiodiversidad (Colunga-García Marín y Zizumbo-Villarreal, 2004; Cahuich-Campos *et al.*, 2014), algunas veces en compañía de la familia (Gutiérrez-Cedillo, *et al.*, 2015). De esta manera, las mujeres adquieren un papel importante como conservadoras de agrobiodiversidad y como contribuyentes activas a la economía familiar (Lope-Alzina, 2007).

En el sureste de México, los huertos familiares son el tipo de agroecosistema más representativo (Mariaca, 2012) y en la actualidad, son importantes proveedores de alimentos de origen vegetal, incluyendo a especies cultivadas, sus parientes silvestres y a otras plantas útiles (Ordóñez, 2018), así como de alimentos de origen animal para las familias que los manejan (Mariaca, 2012).

En conjunto con la milpa, el huerto familiar también conocido como solar y en maya como *pach-pak'al*, es un agroecosistema tradicional con orígenes anteriores a la llegada de los europeos en el siglo XVI que permitió el éxito de la cultura maya como sociedad agrícola (Flores, 2012). En la Península de Yucatán, durante más de 3,500 años, los mayas destacaron por su habilidad en el manejo de los recursos naturales mediante sistemas de producción como la milpa y los huertos familiares (Zizumbo-Villareal *et al.*, 2010; Kantún-Balam *et al.*, 2012; Flores, 2012), lo que les

permitió mantener una economía basada en la producción para autoconsumo, con algunas porciones de esa producción dirigidas a los mercados regionales y el tributo (Toledo *et al.*, 2008).

Entre los recursos genéticos nativos utilizados para alimentación y agricultura en Yucatán, se han reportado entre 50 y 100 especies de plantas por huerto (Toledo *et al.*, 2008). Por ejemplo, Zizumbo-Villareal y colaboradores (2010) reportan entre los recursos genéticos nativos para la alimentación en Yucatán a el cocoyol (*Acrocomia mexicana*), la piñuela (*Bromelia pinguin*), la grosella (*Phyllanthus acidus*), el nance (*Byrsonima crassifolia*), la papaya o *puut* (*Carica papaya*), el mata abejas o *yuy* (*Casimiroa tetrameria*), el ciricote (*Cordia dodecandra*), el zapote negro (*Diospyros digyna*), la pitahaya (*Hylocereus undatus*), el bonete o *ku'umche'* (*Jacaratia mexicana*), el zapote (*Manilkara zapota*), el pepino de árbol o *kat ku'uk* (*Parmentiera aculeata*), el zapote amarillo o *k'aniste'* (*Pouteria campechiana*), la guayaba (*Psidium guajava*), el guano o *xa'an* (*Sabal mexicana*, *Sabal yapa*), la ciruela o *abal* (*Spondias mombin*), la guaya (*Melicoccus oliviformis*), el ramón (*Brosimum alicastrum*), los ibes o *beeche'ib* (*Phaseolus lunatus*), el cacao (*Theobroma cacao*), la jícama o *chi'ikam* (*Pachyrhizus erosus*), el maguey o *chelem* (*Agave angustifolia*), el henequén (*Agave fourcroydes*), la chaya o *chaay* (*C. aconitifolius*), la pimienta (*Pimenta dioica*), la vainilla (*Vanilla planifolia*), los chiles (*Capsicum annum* y *C. chinense*) y el epazote (*Chenopodium ambrosioides*).

Los huertos familiares, además de conservar la diversidad vegetal, albergan algunas especies que pueden convertirse en plagas potenciales si el ecosistema pierde su capacidad de regular sus poblaciones, entre las cuales se han reportado insectos lepidópteros, hemípteros, tisanópteros y dípteros (Quezada, 2012). Al mismo tiempo, los huertos representan un sitio alternativo donde enemigos naturales de los herbívoros (parasitoides y depredadores) pueden encontrar refugio, alimento y hospederos, lo que incrementa la importancia de los huertos para la conservación de la biodiversidad (Aguilar *et al.*, 2012; Quezada, 2012).

4.5 El modelo de estudio: la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*), una planta domesticada en Yucatán que coexiste con sus parientes silvestres

Una de las plantas domesticadas por los mayas que, si bien no destaca por su importancia económica a nivel global, tiene importancia a nivel local o regional, es la chaya (Ross-Ibarra, 2003). La chaya se usa en la medicina tradicional mexicana para tratar enfermedades como la diabetes y la obesidad, entre otros padecimientos (Jiménez-Arellanes *et al.*, 2014), así como en cercos vivos, como planta comestible - las hojas se cosechan y son cocidas para preparar varios tipos de alimentos- y ornamental (Ross-Ibarra, 2003; Carrillo-Sánchez y Jiménez-Bañuelos, 2015).

La chaya se encuentra cultivada en huertos familiares o jardines donde se propaga fácilmente por estacas y no requiere de muchos cuidados (Ross-Ibarra, 2003), se le ha considerado un cultivo con elevado potencial económico debido a su alto valor nutritivo, fácil propagación, alta productividad, alta tolerancia a condiciones pobres de suelo y su resistencia a patógenos (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002).

Se reconocen dos especies como chaya silvestre en el área de estudio: *C. aconitifolius* y *C. souzae*. La chaya más abundante en Yucatán es *C. aconitifolius*, la cual tiene una distribución más amplia que su especie hermana, *C. souzae*, que en el país se distribuye sólo en la península de Yucatán (CICY, 2010). La variedad silvestre de la chaya se encuentra en sitios con vegetación secundaria (Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005) y en sitios antropizados (Parra-Tabla *et al.*, 2004), dentro de los huertos familiares o cerca de ellos (observación personal). Se caracteriza por presentar diferentes estrategias antiherbívoro entre las que destacan: tricomas urticantes, látex tóxico y producción de néctar extrafloral, mismo que atrae hormigas que defienden a la planta de los herbívoros (Parra-Tabla *et al.*, 2004), características que comparte la chaya cultivada en menor proporción (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002; Ross-Ibarra, 2003), así como una cantidad similar de taninos condensados en ambas variedades (Munguía-Rosas, datos no publicados). Los herbívoros más importantes que atacan a la chaya silvestre en Yucatán son orugas de lepidópteros (*Chioides catillus albofasciatus* y *Anteos maerula*); otros

herbívoros reportados son ortópteros y homópteros (Parra-Tabla *et al.*, 2004; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005).

Debido a la gran cantidad de defensas que posee la chaya silvestre, algunas especies de herbívoros han desarrollado estrategias muy particulares para alimentarse. Por ejemplo, algunas orugas constriñen el pecíolo de las hojas para interrumpir el flujo del látex a las nervaduras de las hojas, haciendo que el látex se drene y, de esta manera, se alimentan de las hojas sin riesgo de intoxicación (Parra-Tabla *et al.*, 2004). En la actualidad no se cuenta con un registro de los herbívoros en la variedad cultivada; sin embargo, dado que en la península de Yucatán la variedad cultivada coexiste con la variedad silvestre en los huertos o en sitios aledaños a los huertos, se podría sugerir que la comunidad de herbívoros es un subconjunto de la comunidad de herbívoros presentes en la variedad silvestre.

El manejo *in situ* que presenta la chaya cultivada, la coexistencia de ambas variedades (cultivada y silvestre) -lo cual permite aislar el efecto ambiental y entender las interacciones entre los herbívoros que han coevolucionado con las variedades (Chen *et al.*, 2015a), así como su papel importante en la dieta de los habitantes de Yucatán (Jiménez-Arellanes *et al.*, 2014), ofrece un excelente modelo para la comprensión de los procesos de su domesticación y sus efectos en las interacciones bióticas, ya que el proceso de domesticación de esta especie es reciente y, seguramente, no fue tan complejo como en otros cultivos que presentan múltiples eventos de domesticación (Ross-Ibarra, 2003; Lins-Neto *et al.*, 2014).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la localidad de Molas, comisaría del municipio de Mérida, Yucatán, México (20°49'51"N, 89°36'44"O, 10 msnm). Está ubicada a 12 km del centro de la ciudad de Mérida y se encuentra dentro de la zona sujeta a conservación ecológica Cuxtal (García-Gil, 2006).

El clima de Molas es cálido subhúmedo con lluvias en verano; la precipitación media anual es de 850 mm y la temperatura media anual es de 26.2° C. Los tipos

dominantes de suelo en la zona son cambisoles y leptosoles (Bautista-Zúñiga, 2010). Los cambisoles se encuentran en las partes bajas del relieve, de buena calidad agrícola si se manejan de manera intensiva; los leptosoles tienen una profundidad de hasta 25 cm (Bautista-Zúñiga, 2010).

El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia con cierto grado de perturbación. Las especies silvestres dominantes son el ramón (*Brosimum alicastrum*) y el tsalam (*Lysiloma latisiliquum*), mientras que el ts'iits'ilche' (*Gymnopodium floribundum*) y el pepino de monte (*Parmentiera millspaughiana*) dominan el sotobosque (Flores y Espejel, 1994).

Molas cuenta con una población total de 2,014 habitantes, de los cuales 999 son mujeres y 1,015 son hombres; cuenta con 508 viviendas habitadas y presenta un grado alto de marginación (SEDESOL, 2018). La actividad económica principal es la prestación de servicios, para lo cual la mayoría de las personas se desplazan a la ciudad de Mérida (García-Gil, 2006). Por lo regular, los hombres de esta comunidad trabajan en la industria de la construcción, mientras que las mujeres jóvenes trabajadoras se desempeñan como dependientas de comercios del centro de Mérida, ofrecen servicio doméstico o como niñeras (Pacheco *et al.*, 2013). Una proporción mayoritaria de las viviendas cuenta con un huerto familiar o solar donde se cultivan tanto especies de ornato como comestibles, entre estas últimas destacan la papaya, la naranja y la chaya (Observación personal).

5.2 Especie en estudio

La chaya silvestre, *Cnidoscolus aconitifolius* (Mill.) I. M. Johnstone (Euphorbiaceae) es un arbusto perenne (1.2 - 6 m de altura), produce abundante savia lechosa o látex, exhibe una pubescencia altamente urticante (tricomas eglandurales) en tallos, hojas, flores y frutos (Parra-Tabla *et al.*, 2004). Sus inflorescencias tienen un patrón de ramificación dicotómica (tricotómica en la primera división), con flores femeninas y masculinas de color blanco, tubulares, de aproximadamente 2 cm de largo que permanecen abiertas durante un día (Parra-Tabla *et al.*, 2004); la floración es más abundante en el verano (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002). La chaya es autocompatible, pero debido a que los sexos ocurren en flores de distintas plantas,

la autofecundación natural es limitada, tal y como ocurre en otras plantas monoicas (Darwin, 2009). Presenta hojas grandes (hasta 32 cm de ancho y 30 cm de largo) y lobuladas con pecíolos de hasta 28 cm de largo, con disposición alternada que caen en tiempos de mucha sequía. Las hojas tienen una glándula en forma de corazón en la base de la lámina y tricomas de mayor tamaño en comparación con la variedad cultivada (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002; Ross-Ibarra, 2003; Munguía-Rosas *et al.*, 2019). Entre la variedad silvestre y la variedad cultivada existen caracteres morfológicos que las distinguen, los cuales se mencionan a continuación.

La variedad cultivada de *C. aconitifolius* presenta en las hojas generalmente cinco lóbulos y el lóbulo central se sobrelapa con los dos lóbulos laterales más próximos, usualmente la lámina es más succulenta y normalmente tiene dos glándulas separadas en la base (nectarios extraflorales), por el contrario, las hojas de la variedad silvestre presentan de cinco a nueve lóbulos y tienen una glándula en forma de corazón en la base de la lámina. Por otra parte, las hojas de chaya de la variedad cultivada presentan tricomas eglandulares y se encuentran principalmente en el pecíolo y el margen inferior de la lámina, mientras que los tricomas presentes en las hojas de la variedad silvestre son de mayor tamaño (Ross-Ibarra y Molina-Cruz, 2002; Ross-Ibarra, 2003; Munguía-Rosas *et al.*, 2019).

Los nectarios extraflorales son glándulas que producen secreciones azucaradas y tienen la función de atraer insectos que actúan como protección (defensas bióticas) para reducir los niveles de daño por herbivoría, estableciendo un mutualismo entre la planta y los enemigos naturales (p. ej. hormigas y parasitoides; Lattar *et al.*, 2009; Sinisterra *et al.*, 2016) de herbívoros artrópodos (p. ej. lepidópteros y ortópteros masticadores así como hemípteros chupadores; Parra-Tabla *et al.*, 2004; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005; Sánchez *et al.*, 2015). Esta forma de defensa es más efectiva en hábitats perturbados (Bentley, 1976) y dado que la variedad cultivada de chaya conserva los nectarios, es probable que exista una asociación con hormigas como una estrategia de defensa en esta variedad. Observaciones preliminares realizadas por nuestro grupo de investigación también sugieren que al menos las larvas de lepidópteros que atacan a la chaya son parasitadas por avispas.

5.3 Muestreo de plantas y hojas

El muestreo fue aleatorio y pareado, se realizó entre los meses de agosto a diciembre 2018 en huertos familiares. Se consideraron como criterios de inclusión la presencia de la variedad cultivada de chaya, contar con el permiso de los propietarios para acceder al huerto, una altura de la planta accesible (1.70-1.90 m) para facilitar la colecta de insectos, la cercanía de la variedad silvestre de chaya al huerto (Fig. 1) (con una distancia promedio de 7.6 m, en un rango de 3.5-15 m entre plantas). Se descartaron aquellas plantas cultivadas que se encontraban en casas contiguas para ganar independencia en las unidades de análisis. En total se eligieron 20 duplas de plantas de chaya (una chaya cultivada y la chaya silvestre más cercana, n total= 40).

La colecta de las hojas (n= 3) se realizó de forma aleatoria de la región media de cada planta. Dentro de los criterios de inclusión para las hojas se consideraron únicamente hojas completamente expandidas, sin evidencia de senescencia (amarillas y/o secas). El material colectado se colocó en bolsas de papel etiquetadas con la fecha, la variedad y el código de la planta como datos para su identificación y posteriormente se transportó al laboratorio. Por día se muestreó una dupla de plantas, en un horario de 10:00 a.m. a 12:00 p.m., horario que coincidió con la actividad de insectos y con la presencia de las madres de familia en la unidad doméstica.



Figura 1. A. Chaya cultivada y B. Chaya silvestre en huertos familiares de Molas, Yucatán.

5.4 Defensas estructurales

En dos de las tres hojas colectadas por planta ($n= 80$ hojas), se realizó un conteo de tricomas eglandulares presentes en la nervadura central y el borde de la hoja utilizando un microscopio estereoscópico Leica EZ4HD. En estas mismas hojas, se midió la dureza con un penetrómetro. Este equipo mide la fuerza (N/mm^2) necesaria para perforar una hoja (Munguía-Rosas *et al.*, 2014; Arellano-Rivas *et al.*, 2018). Con fines de estandarización, las mediciones se realizaron en la zona ecuatorial de cada hoja, evitando las nervaduras principales.

Para evaluar la palatabilidad en ambas variedades de chayote (cultivada vs silvestre) se realizó una prueba de cafetería. Para ello se utilizaron caracoles de la especie *Helix aspersa* los cuales son herbívoros generalistas y han sido utilizados para este tipo de experimentos en estudios previos (Linhart y Thompson, 1995;

Fraser y Grime, 1999; Chevalier *et al.*, 2001). Antes de comenzar la prueba, los caracoles se mantuvieron en condiciones de ayuno por dos días, posteriormente se colocaron en frascos de plástico de 1 L con ventilación. El diseño fue pareado, es decir, en cada frasco se colocó un caracol y un trozo de tamaño similar de cada una de las variedades de chaya en estudio. El peso y el área de cada trozo de hoja se midieron antes de iniciar el experimento. De igual forma, los caracoles se pesaron justo antes de empezar el experimento. Las unidades experimentales (frascos con caracoles) se mantuvieron en una cámara climática (BINDER KBW 240 E5.1) con fotoperiodo de 16 h de oscuridad y 8 h de luz para estimular su alimentación (los caracoles son de hábitos nocturnos), a una temperatura de 26°C, durante 48 h. Se registró el peso del caracol y el peso de cada uno de los trozos de hojas, así como su área cada 12 h.

5.5 Defensas bióticas

Se realizaron conteos de hormigas en intervalos de 10 min. en nectarios extraflorales de las hojas y/o sobre el pecíolo. Por cada planta, se eligieron entre tres y cinco nectarios en el mismo campo visual. Después del conteo se colectaron y fijaron dos individuos por morfoespecie en alcohol etílico al 70% para su posterior identificación. También se colectaron orugas de lepidópteros que se encontraron en las plantas de chaya a lo largo del experimento (debido a que son los herbívoros de mayor importancia reportados para *C. aconitifolius*, Parra-Tabla *et al.*, 2004) y se mantuvieron en la cámara climática para determinar si estaban parasitadas (para detalles ver sección 5.7). Las plantas de chaya empleadas para determinar las defensas bióticas fueron las descritas en la sección 5.3.

5.6 Herbivoría foliar

En cada una de las hojas colectadas (n= 120 hojas) se midió el área foliar con ayuda de un medidor de área foliar portátil CID Bio-Science CI-202. Para determinar el área foliar consumida por herbívoros primero se midió el área observada y posteriormente, el área foliar de la hoja reconstruida (el daño por herbívoros fue

cubierto con cinta adhesiva). El área foliar consumida por herbívoros masticadores se obtuvo por la sustracción del área observada al área reconstruida.

5.7 Herbívoros

Se contaron los insectos herbívoros masticadores (orugas de lepidópteros, coleópteros y ortópteros) y chupadores (hemípteros, conocidos coloquialmente como chinches), por ser los gremios reportados previamente para *C. aconitifolius* (Parra-Tabla *et al.*, 2004; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005; Sánchez *et al.*, 2015). También se incluyeron tisanópteros, los cuales, a pesar de no ser abundantes, se observaron recurrentemente en las plantas muestreadas. La inspección de cada planta seleccionada se realizó en un intervalo de 20 min, diferenciando los insectos colectados *in situ* en morfoespecies. Se realizó un registro fotográfico de los insectos y se colectaron dos individuos por morfoespecie usando un aspirador entomológico; se transportaron y fijaron en alcohol etílico al 70%, se etiquetaron los frascos con datos del lugar y la fecha de colecta, la variedad y el código de la planta hospedera para su posterior identificación, con excepción de las orugas de lepidópteros, que fueron procesadas como se explicará en el siguiente párrafo.

Las orugas se colectaron de forma manual y fueron colocadas individualmente en un frasco de plástico transparente de 250 mL con material vegetal procedente de la misma planta donde fue colectada. El frasco se mantuvo cerrado con una malla fina para permitir la entrada de aire. Todos los frascos fueron etiquetados con los datos del lugar y fecha de colecta, así como la variedad y número de la planta hospedera. Las orugas se mantuvieron bajo condiciones controladas en una cámara climática con fotoperíodo de 12 h de oscuridad y 12 h de luz, a una temperatura de 26°C hasta la emergencia de parasitoides y/o el adulto del lepidóptero. En el caso de emergencia de parasitoides, estos fueron contados, diferenciados por morfoespecie y fijados en alcohol etílico al 70% para su posterior identificación. Los lepidópteros que emergieron fueron sacrificados utilizando el método de choque térmico y se preservaron en seco, siguiendo las técnicas entomológicas estándar (Andrade *et al.*, 2013).

5.8 Análisis de datos

El número de tricomas eglandulares (tanto en la nervadura principal como en el borde) y la dureza de las hojas se compararon entre variedades con un análisis de varianza (ANOVA) y un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de error Poisson, respectivamente.

Los resultados obtenidos de la prueba de cafetería se analizaron utilizando una regresión lineal simple, donde la variable independiente fue el cambio de peso (peso final – peso inicial) (g) del caracol al final del experimento y la variable dependiente la proporción de la hoja silvestre consumida por los caracoles. Con un modelo lineal mixto con error normal se analizó el efecto de la variedad en el área de la hoja consumida por los caracoles al final del experimento (palatabilidad), debido a que las dos variedades de planta se ofrecieron al caracol de forma pareada en un mismo recipiente, éste se consideró como factor aleatorio en el modelo.

Para analizar las diferencias entre variedades respecto a las defensas bióticas se utilizó un GLM con distribución de error Poisson para el caso de la riqueza y abundancia de morfoespecies de hormigas por planta y una prueba de Chi cuadrada de homogeneidad para comparar la proporción de orugas parasitadas.

Dado que el área ($F_{1,40}= 3.42$, $P= 0.07$), su perímetro ($F_{1,18}= 4.41$, $P= 0.77$) y la longitud de la nervadura principal ($F_{1,36}=0.44$, $P= 0.51$) en las hojas analizadas no difieren significativamente entre variedades (cultivada vs silvestre), estas variables no se relativizaron por el tamaño de la hoja. La herbivoría se comparó entre variedades con un ANOVA.

Se calculó la diversidad de morfoespecies de herbívoros por variedad de planta con el índice de Shannon-Wiener (H') y se comparó el índice entre especies usando una prueba t de Hutchenson.

Dado que el número de herbívoros encontrados en las dos variedades fue distinto, se realizó una curva de rarefacción para comparar la riqueza después de obtener 400 herbívoros. Se utilizó el estimador Chao 1 para calcular la riqueza máxima estimada. A nivel de planta también se comparó la riqueza de

morfoespecies y la abundancia de herbívoros entre variedades con GLMs con distribución de error Poisson. Por otra parte, la frecuencia de morfoespecies y de herbívoros, tanto de masticadores como de chupadores, fue comparada entre variedades con una prueba de Chi cuadrada de homogeneidad.

Los análisis de los resultados referentes a la comunidad de herbívoros se realizaron únicamente a nivel de morfoespecie, ya que solo una minoría de los insectos colectados se lograron identificar, esto debido a que el conocimiento de la entomofauna de la región es incompleto y no existen especialistas regionales para algunos grupos; sin embargo, algunos autores refieren que el uso de morfoespecies como *proxy* de especies es adecuado y los resultados de los análisis son similares considerando especies o morfoespecies (Oliver y Beattie, 1996). Los análisis se realizaron en el programa R versión 3.5.2 (R Development Core Team, 2008); la comparación de los índices de Shannon-Wiener y la curva de rarefacción se realizaron con el programa Past (Hammer *et al.*, 2001).

6. RESULTADOS

6.1 Defensas estructurales

En cuanto al número de tricomas, las hojas de la variedad silvestre presentaron significativamente más tricomas en el borde (1625.60 ± 178.48 tricomas) (de aquí en adelante, los datos presentados entre paréntesis corresponden a promedios \pm error estándar) que la variedad cultivada (390.65 ± 37.39 tricomas) ($F_{1,38} = 45.86$, $P < 0.01$) (Fig. 2A). De forma similar, en cuanto a los tricomas en la nervadura central, la variedad silvestre (35.45 ± 4.85 tricomas) tuvo un número mucho mayor que la variedad cultivada (0.40 ± 0.13 tricomas) ($\chi^2_{1} = 217.12$, $P < 0.01$) (Fig. 2B). Respecto a la dureza, las hojas de la variedad silvestre (0.07 ± 0.01 N/mm²) tuvieron mayor dureza que las hojas de la variedad cultivada (0.04 ± 0.01 N/mm²) ($F_{1,38} = 24.63$, $P < 0.01$) (Fig. 2C).

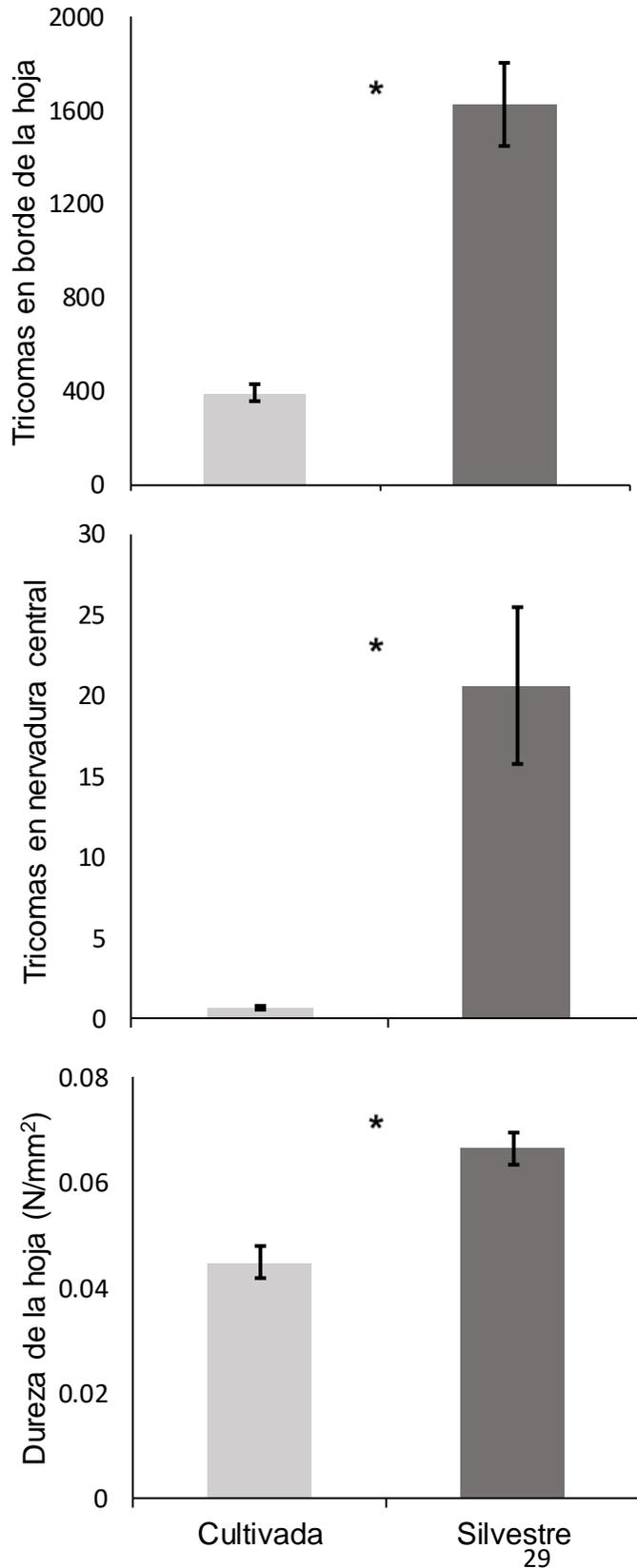


Figura 2. A. Trichomas totales en el borde de hojas de chaya cultivada y silvestre. **B.** Trichomas totales en la nervadura central en hojas de chaya cultivada y silvestre. **C** Valores promedio de dureza (N/mm²) en hojas de chaya de la variedad cultivada y silvestre. Los datos presentados son las medias y el error estándar de la media. El * indica diferencias significativas entre variedades.

A

B

C

Respecto a la palatabilidad, los caracoles consumieron significativamente más área foliar (66.6%) de la variedad cultivada ($9.76 \pm 0.75 \text{ cm}^2$) que de la variedad silvestre ($3.12 \pm 0.57 \text{ cm}^2$) ($F_{1,58} = 60.25$, $P < 0.01$) (Fig. 3).

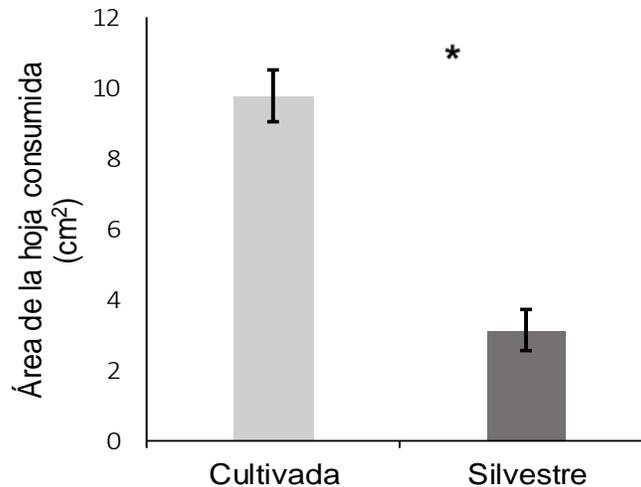


Figura 3. Consumo de hojas de chaya cultivada y silvestre en términos de área foliar (cm^2) por caracoles de jardín (*Helix aspersa*). Los datos presentados son las medias y el error estándar. El * indica diferencias significativas entre variedades ($P < 0.01$).

La relación entre el cambio de peso observado en los caracoles y la proporción de área consumida de la variedad silvestre con relación al total del área consumida de la variedad cultivada fue significativamente diferente de cero ($F_{1,59} = 58.09$, $P < 0.01$) y negativa (Coeficiente = -0.04 ± 0.02) (Fig. 4); es decir, cuanto mayor proporción de chaya silvestre consumen los caracoles, ganan menos peso e incluso, si consumen exclusivamente chaya silvestre, pueden llegar a perder peso. Sin embargo, el coeficiente de determinación fue relativamente bajo ($R^2 = 8.5\%$).

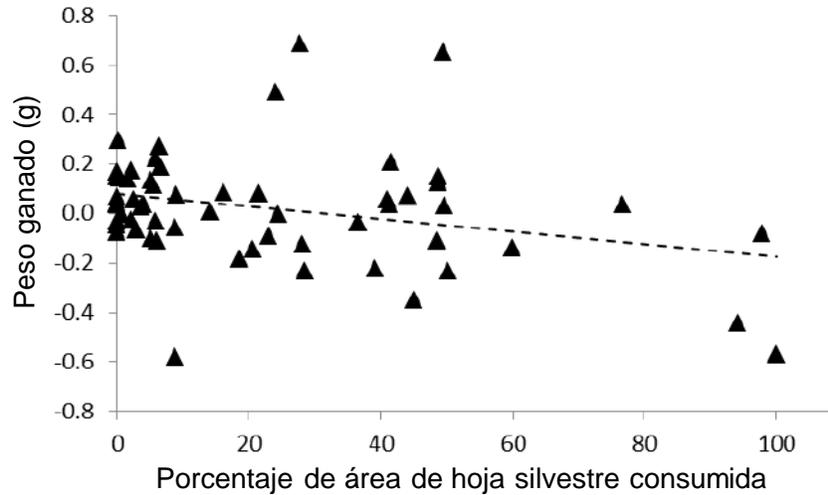


Figura 4. Relación entre el porcentaje de hoja de chaya silvestre consumida relativo al total (área de chaya cultivada + área de chaya silvestre) y el peso ganado (g) por caracoles de jardín (*Helix aspersa*). Cada punto en el gráfico representa un caracol diferente. La pendiente de la línea de tendencia fue estadísticamente diferente de cero.

6.2 Defensas bióticas

Para el caso de las hormigas, no se encontraron diferencias significativas en morfoespecies entre variedades (cultivada = 1.5 ± 0.12 , silvestre = 1.5 ± 0.13 morfoespecies) ($\chi^2_{1} = 0.01$, $P > 0.10$) (Fig. 5A). En cuanto a la abundancia de hormigas por variedad, se encontraron 4 ± 1 en la variedad cultivada y 5 ± 1.5 para la silvestre; sin embargo, las diferencias tampoco fueron significativas ($\chi^2_{1} = 2.47$, $P = 0.43$) (Fig. 5B).

De las 34 orugas colectadas en total en ambas variedades de chaya (cultivada = 14 y silvestre = 20 orugas), emergieron parasitoides de dos orugas colectadas en la variedad cultivada. Los parasitoides que emergieron de una oruga pertenecieron a la familia Braconidae y de la otra oruga a la familia Ichneumonidae. Sin embargo, la proporción de orugas parasitadas no fue estadísticamente diferente entre las variedades cultivada y silvestre ($\chi^2_{1} = 0.46$, $P = 0.49$).

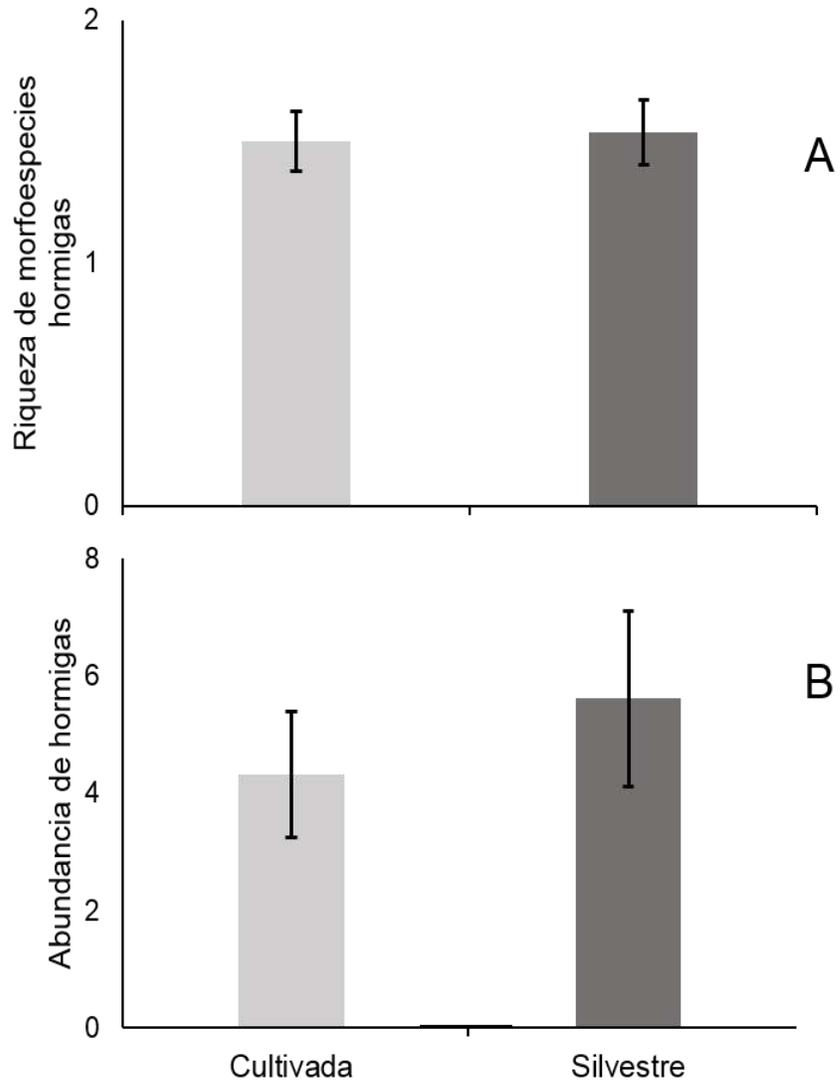


Figura 5. A. Riqueza de morfoespecies y **B.** Abundancia de hormigas colectadas en plantas de chaya cultivada y silvestre en la localidad de Molas. Los datos presentados son las medias y el error estándar (n=20). Las diferencias entre variedades no fueron significativas.

6.3 Herbivoría foliar

No se encontraron diferencias significativas en el nivel de herbivoría entre la variedad cultivada ($6.4 \pm 0.64 \text{ cm}^2$) y la variedad silvestre ($5.3 \pm 0.9 \text{ cm}^2$) ($F_{1,40}=0.22$, $P=0.64$) (Fig. 6).

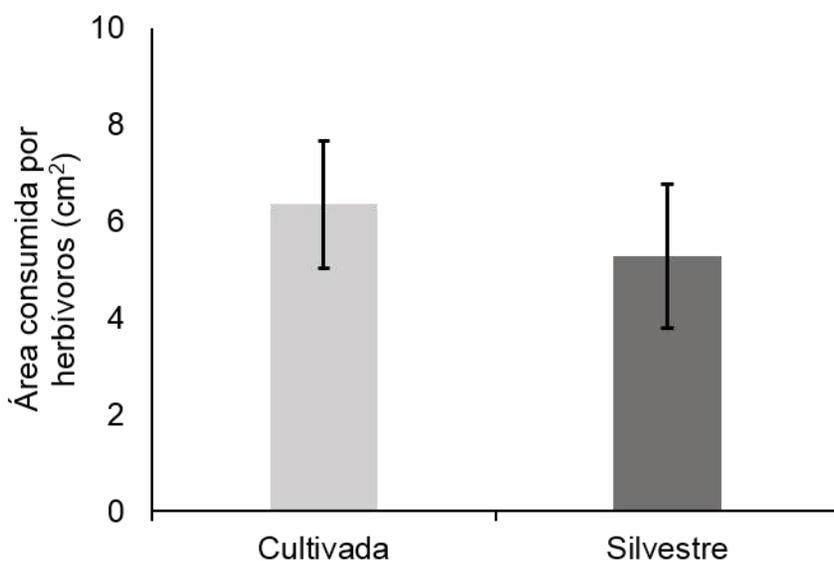


Figura 6. Área consumida (cm^2) por herbívoros en hojas de chaya cultivada y silvestre. Los datos presentados son las medias y el error estándar. Las diferencias entre variedades no fueron significativas.

6.4 Herbívoros

Se registraron seis ordenes de insectos en ambas variedades (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera y Thysanoptera) (Tabla 1) (Anexo 1), entre los cuales se registró un total de 2,330 individuos. Los órdenes más importantes en cuanto a morfoespecies y abundancia fueron Hemiptera y Orthoptera. En el orden Hemiptera, la morfoespecie más abundante en ambas variedades pertenece a la familia Tingidae, conocida comúnmente con el nombre de chinche de encaje (Fig. 7).

Tabla 1. Riqueza (S) y abundancia de herbívoros colectados en plantas de chaya cultivada y silvestre.

| Orden | Cultivada | | Silvestre | |
|--------------|-----------|-------------|-----------|------------|
| | S | Abundancia | S | Abundancia |
| Hemiptera | 20 | 1910 | 16 | 306 |
| Orthoptera | 11 | 32 | 6 | 9 |
| Thysanoptera | 3 | 21 | 0 | 0 |
| Coleoptera | 8 | 13 | 3 | 3 |
| Lepidoptera | 2 | 13 | 3 | 20 |
| Diptera | 2 | 3 | 0 | 0 |
| Total | 46 | 1992 | 28 | 338 |



Figura 7. Chinche de encaje (Tingidae)

Las curvas de rarefacción mostraron una inflexión en ambas variedades; sin embargo, ninguna de las dos curvas alcanzó totalmente la asíntota (Fig. 8). La riqueza observada para la variedad cultivada fue de 21 y de 35 morfoespecies para la variedad silvestre considerando el muestreo de 400 individuos. Comparado con el número de especies esperado por el estimador Chao1 (cultivada= 61 y silvestre= 45), el porcentaje de suficiencia del muestreo fue de 75.4% para la variedad cultivada y 62.2% para la variedad silvestre.

En cuanto a diversidad, el índice de Shannon-Weiner sugiere que la diversidad de herbívoros es mayor en la variedad silvestre (2.10) que en la variedad cultivada (0.66), estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($t= 9.78$; $P < 0.01$). La disimilitud entre variedades en cuanto al número de morfoespecies fue de 0.86.

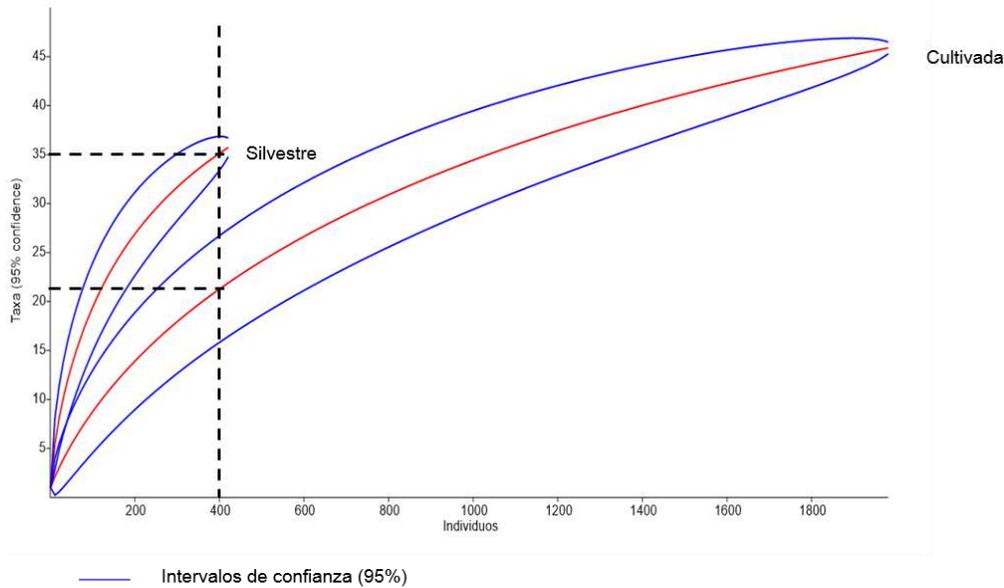


Figura 8. Curvas de rarefacción de herbívoros colectados en chaya cultivada y chaya silvestre. Las líneas punteadas representan el número de especies esperado con un muestreo de 400 individuos que corresponde al máximo de captura para la variedad silvestre. Las líneas azules representan los intervalos de confianza.

A nivel de planta, no se encontraron diferencias en la riqueza de herbívoros entre variedades ($\chi^2_1 = 0.40$, $P = 0.52$) (Fig. 9A). Sin embargo, en el caso de la abundancia de herbívoros por planta, se encontró que la variedad cultivada (100.55 ± 35.24 individuos) tiene significativamente mayor abundancia de herbívoros que la variedad silvestre (21.45 ± 7.87 individuos) ($\chi^2_1 = 1113.4$, $P < 0.05$) (Fig. 9B).

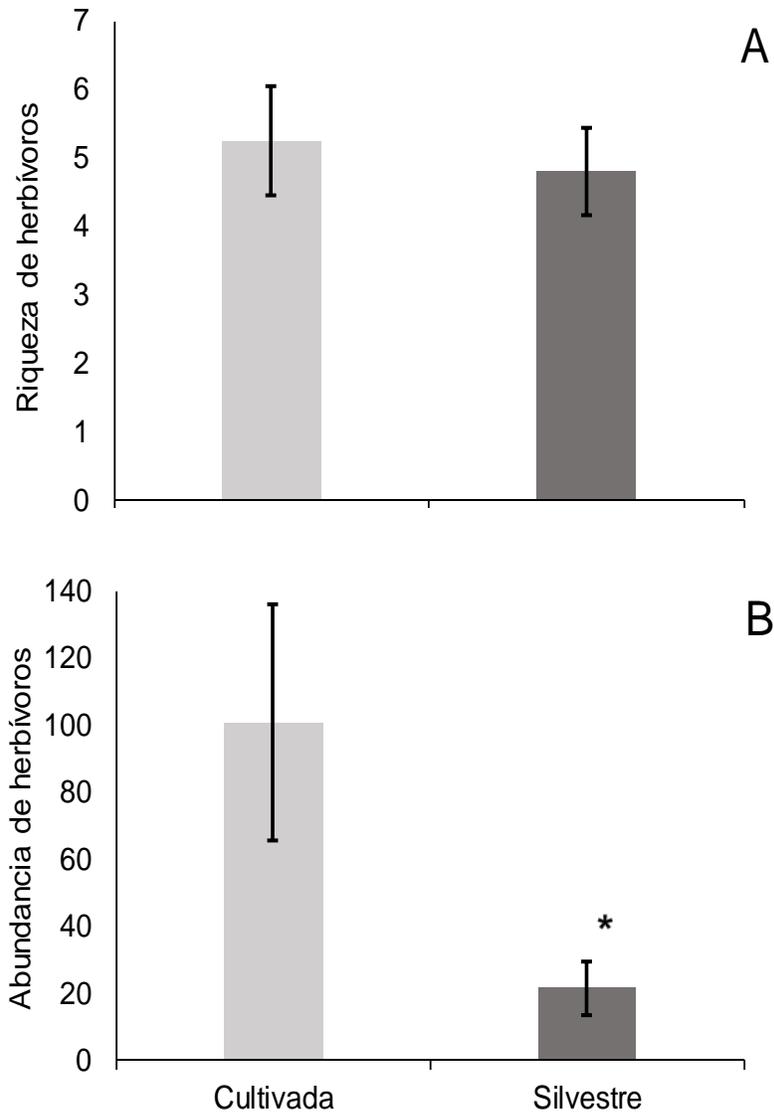


Figura 9. A. Riqueza de morfoespecies y **B.** Abundancia de herbívoros a nivel de planta en la variedad cultivada y silvestre de chayote. Los datos presentados son las medias y el error estándar (n= 20). El * indica diferencias significativas entre variedades ($P < 0.05$)

En cuanto a la composición por gremio (masticadores y chupadores) (Fig. 10), no se encontraron diferencias significativas entre variedades en la riqueza de morfoespecies de herbívoros por gremio ($\chi^2_1 = 0.40$, $P = 0.52$); sin embargo, sí hubo diferencias estadísticamente significativas entre las variedades al comparar la abundancia de herbívoros por gremios ($\chi^2_1 = 266.8$, $P < 0.001$). Esto es, la diferencia en la abundancia entre masticadores y chupadores fue mayor en la variedad cultivada mientras que, en la variedad silvestre, la diferencia entre gremios fue menor.

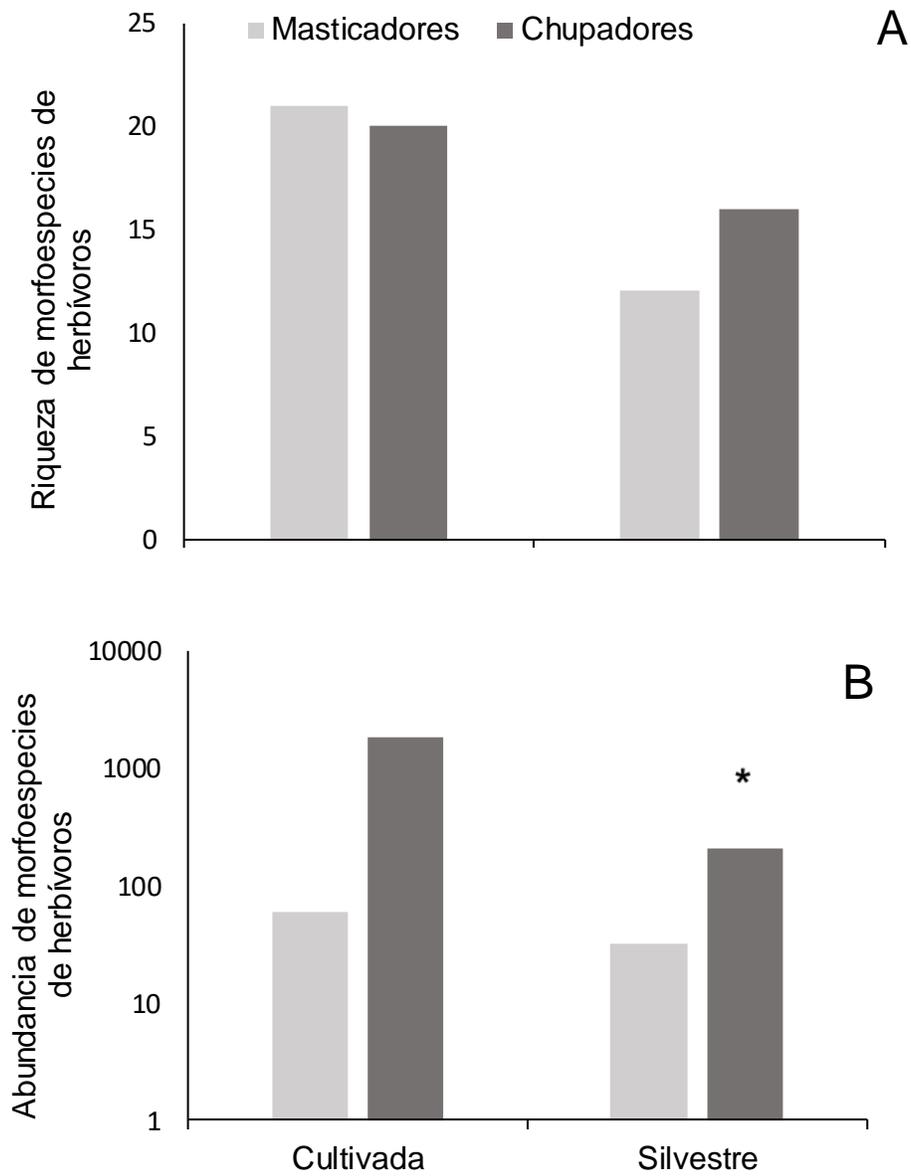


Figura 10. **A.** Frecuencia de morfoespecies y **B.** Abundancia de herbívoros por gremio de herbívoros (masticadores y chupadores) colectados en chaya cultivada y silvestre. Las gráficas muestran frecuencias por cada combinación de variables. El * indica diferencias significativas entre gremios ($P < 0.05$)

7. DISCUSIÓN

Nuestros resultados sugieren que, durante el proceso de domesticación, la chaya ha sufrido una reducción en las defensas estructurales y un incremento en su palatabilidad a herbívoros generalistas. Sin embargo, aparentemente la domesticación no ha afectado las defensas indirectas. En las siguientes líneas se discutirán los mecanismos que podría explicar este patrón observado en la chaya.

7.1 Efecto de la domesticación en las defensas

De acuerdo con los resultados, el proceso de domesticación ha provocado una reducción en las defensas estructurales (tricomas eglandulares y dureza) en la variedad cultivada de la chaya, lo que sugiere que, a través de este proceso, se han seleccionado hojas con propiedades que facilitan el consumo humano.

La tendencia a la disminución de las defensas estructurales durante la domesticación ocurre principalmente en los órganos que son de interés (De Vries, 1997; Dávila-Flores *et al.*, 2013; Kariyat *et al.*, 2017) debido a que las defensas (p. ej. espinas, tricomas urticantes, dureza) son consideradas caracteres no deseables por los agricultores, favoreciendo la permanencia de plantas con menor cantidad de defensas. Sin embargo, debido a que la diferencia en el número de tricomas entre la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya no son el resultado de plasticidad fenotípica (Munguía-Rosas *et al.* 2019), el estrés hídrico no podría ser el principal motivo para la reducción del número de tricomas en la variedad cultivada de chaya.

Nuestros resultados sugieren que la palatabilidad de las hojas de la variedad cultivada de chaya incrementa y las propiedades antinutricionales se reducen durante el proceso de domesticación. La reducción de las propiedades antinutricionales se relacionó con la ganancia de peso en caracoles que consumieron solamente hojas de la variedad cultivada de chaya en comparación con la pérdida de peso en caracoles que consumieron porciones de hoja de la variedad silvestre. Esto puede deberse a que los tejidos de las hojas en la variedad cultivada tienen menor dureza, fibras y estructuras que reducen su digestibilidad,

considerando la palatabilidad como un indicador del efecto de las defensas estructurales en conjunto sobre los herbívoros (Dirzo *et al.*, 1982). Sin embargo, cabe mencionar que los caracoles utilizados en la prueba de cafetería son herbívoros generalistas, por lo que las plantas silvestres no necesariamente son menos palatables para los herbívoros especialistas que tienen una historia de coevolución con las plantas que consumen (Gaillard *et al.*, 2018). Esto puede ser particularmente cierto en una variedad altamente defendida contra los herbívoros como la variedad silvestre de chaya. La presencia de compuestos tóxicos y alta densidad de tricomas urticantes han dirigido la selección hacia herbívoros con características y conductas muy especializadas para alimentarse de la variedad silvestre de chaya (Parra-Tabla *et al.*, 2004), los cuales podrían alimentarse también de la variedad cultivada de chaya al estar menos defendida. Se requieren análisis que tomen en cuenta los metabolitos secundarios para la variedad cultivada de chaya y la variedad silvestre, de manera que se determine si existen diferencias entre ambas.

Estudios previos también han encontrado que la domesticación tiende a disminuir las defensas estructurales de otros cultivos. Dávila-Flores y colaboradores (2013) mencionan la disminución de la dureza de las hojas en maíz a través de un gradiente de domesticación. De Vries (1997) menciona la reducción de la dureza, estructura, textura y forma en las hojas de lechuga, mientras que Kariyat y colaboradores (2017) reportan que, en plantas de *Solanum carolinense*, las larvas de lepidóptero tuvieron un mejor desarrollo cuando se alimentaban de hojas con un menor número de tricomas. Además de su función defensiva, la dureza de las hojas y los tricomas disminuyen el estrés hídrico (Wang *et al.*, 2010; Abdulrahman y Oladele, 2011; Lusa *et al.*, 2014); por lo tanto, es posible que las plantas domesticadas, además de ser más susceptibles al ataque de herbívoros, sean más susceptibles al estrés hídrico. Esta susceptibilidad es posiblemente subsanada con diferentes prácticas de manejo por parte de las personas que las cultivan dentro de los huertos familiares, entre ellas, el riego (McKey *et al.*, 2012; Montañez *et al.*, 2012; Turcotte *et al.*, 2017).

Se ha sugerido que la domesticación incrementa la palatabilidad de las hojas de las plantas debido a que los tejidos tienen menor dureza, fibras y estructuras que reducen su digestibilidad; por lo tanto, la palatabilidad puede ser un indicador del efecto de las defensas estructurales en conjunto (Dirzo *et al.*, 1982). La prueba de cafetería realizada sugiere que la palatabilidad incrementa y las propiedades antinutricionales se reducen durante el proceso de domesticación, ya que la chaya cultivada fue más consumida por caracoles y un alto consumo de chaya silvestre produjo pérdida de peso. Sin embargo, los caracoles son herbívoros generalistas, por lo que no necesariamente las plantas silvestres son menos palatables para los herbívoros especialistas que tienen una historia de coevolución con las plantas que consumen (Gaillard *et al.*, 2018). Esto puede ser particularmente cierto en una especie altamente defendida contra los herbívoros como la chaya. La presencia de compuestos tóxicos y alta densidad de tricomas urticantes han seleccionado a herbívoros con características y conductas muy especializadas para alimentarse de esta planta (Parra-Tabla *et al.*, 2004); sin embargo, las estrategias de los herbívoros para poder consumir la chaya silvestre tienen un costo, que podría tener un balance costo-beneficio negativo en el caso de la chaya cultivada, la cual está menos defendida.

En cuanto a las defensas bióticas, los resultados de este trabajo sugieren que el proceso de domesticación en la chaya parece no ejercer ningún efecto sobre estas, es decir, en la abundancia de hormigas y en el ataque a herbívoros por parte de parasitoides. En particular, la abundancia de hormigas fue baja para la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya (4-6 hormigas) mientras que la tasa de parasitoidismo en la variedad cultivada fue baja (14%) y completamente ausente en la variedad silvestre. A diferencia de las defensas estructurales, el efecto de la domesticación sobre las defensas bióticas ha sido poco estudiado y no existe un patrón de respuesta claro (Chen *et al.*, 2015b).

La baja abundancia de hormigas podría estar determinada por variables que afectan la interacción en un sentido opuesto a la domesticación. Por ejemplo, la presencia y abundancia de hormigas podría depender del tipo de cultivo (monocultivo vs. policultivo) en donde se encuentran y de la preferencia de estas

por condiciones particulares del hábitat (Campos-Navarrete *et al.*, 2015). Otra variable por considerar es la producción de néctar extrafloral. Las condiciones del hábitat tienen un efecto sobre la producción de néctar extrafloral, es decir, es contextodependiente (Jones *et al.*, 2017). Por lo tanto, dado que la radiación solar, la temperatura y la humedad (Lundgren, 2008; Dáttilo *et al.*, 2017) son otros factores que afectan la producción de néctar extrafloral y sus características (p. ej. la cantidad néctar y la concentración de azúcar en el mismo, Knopper *et al.*, 2016). De esta manera, la viabilidad y funcionalidad de los nectarios extraflorales presentes en la variedad cultivada de la chaya dependen también de las condiciones de manejo bajo las que se mantiene, influyendo en las interacciones entre los nectarios extraflorales, las hormigas y otros depredadores y parasitoides que también utilizan el néctar extrafloral como alimento (Jones *et al.*, 2017); por lo que se esperaría que tanto hormigas como parasitoides muestren un patrón similar de respuesta ante este recurso, es decir, a mayor producción de néctar mayor abundancia de depredadores y parasitoides. Futuros estudios podrían considerar evaluar la producción y la composición del néctar extrafloral en la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya controlando las condiciones ambientales.

Se ha documentado que la domesticación puede tener un efecto positivo en los parasitoides al favorecer la presencia de hospederos de mayor calidad en las variedades cultivadas debido a su desarrollo larval más rápido y a la ganancia de mayor masa corporal, en comparación con los herbívoros que se desarrollan en los parientes silvestres de los cultivos (Benrey *et al.*, 1998) o, al facilitar el desplazamiento de los parasitoides en busca de su hospedero en cultivos debido a la reducción en la cantidad de tricomas eglandurales (Benrey *et al.*, 1998; Inbar y Gerling, 2008; Silva *et al.*, 2018). Por otra parte, la domesticación podría tener un efecto negativo al favorecer que los herbívoros tengan mayor probabilidad de escapar de sus parasitoides asociados, debido a que, por ejemplo, el fruto donde se desarrolla el hospedero es de mayor tamaño y el ovipositor del parasitoide no puede alcanzarlos (Feder, 1995).

Otro factor que puede influir en la ausencia de un patrón general del efecto de la domesticación sobre las defensas bióticas es la mediación de este tipo de

defensas por recursos y/o volátiles (Chen *et al.*, 2015b). Se esperaría que los parasitoides sean más atraídos y, por lo tanto, existieran más larvas parasitadas en la variedad de chaya con mayor cantidad de herbívoros, debido a un efecto de densodependencia (Cortez-Mondaca y Macías-Cervantes, 2007). De acuerdo con la hipótesis planteada, sería más factible encontrar larvas parasitadas en la variedad cultivada de chaya dado que la probabilidad de encontrar herbívoros es mayor. Sin embargo, en este estudio no se encontraron diferencias en la abundancia de parasitoides entre la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya. Es probable que algunas variables afectaran alguno de los componentes involucrados en la atracción de parasitoides y desviar el resultado respecto a lo predicho; por ejemplo, el tipo de cultivo (monocultivo vs. policultivo) (Kruess, 2003; Mills, 2005; Salvo y Valladares, 2007; Garcia y Ricalde, 2013; Coudrain *et al.*, 2014). En los solares, la densidad de la variedad cultivada de chaya es muy baja, frecuentemente se encuentra solo una planta y el tipo de manejo más común es de policultivo, lo que podría disminuir la cantidad de herbívoros en la chaya e influir sobre sus parasitoides debido a la diversidad de recursos vegetales alternativos presentes en el solar (Elzinga *et al.*, 2005; Abdala-Roberts *et al.*, 2015). Otra variable que pudo influir es el microclima (Alford *et al.*, 2017), las plantas de la variedad cultivada de chaya se encontraban más expuestas al sol en comparación con las plantas de la variedad silvestre, lo que pudo haber afectado de forma diferencial a los parasitoides (Chen *et al.*, 1999; Dong *et al.*, 2013). Por lo que se requieren estudios posteriores para abordar con mayor detalle este tipo de defensas.

7.2 Efecto de la domesticación sobre el daño causado por herbívoros

A pesar de que en nuestro estudio se observó que las hojas de la variedad cultivada de chaya están menos defendidas y son más palatables para herbívoros generalistas, la domesticación parece no tener un efecto sobre el nivel de herbivoría foliar. El daño fue bajo para la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya (cultivada= 4.5%, silvestre= 2.9%), resultados que podrían variar dependiendo del sitio de estudio (Parra-Tabla *et al.*, 2004). Por otra parte, este trabajo se enfocó en la herbivoría infringida por insectos masticadores reportados en la literatura (Parra-

Tabla *et al.*, 2004). Sin embargo, a diferencia de estudios previos, el gremio de herbívoros más abundante que observamos fue el de chupadores del orden Hemiptera, los cuales al alimentarse causan un daño mecánico a las plantas que es poco perceptible (Inbar y Gerling, 2008) pero de consecuencias negativas para las plantas, por lo que se considera necesario realizar estudios posteriores donde se mida el daño provocado por herbívoros de este gremio. La abundancia de herbívoros chupadores fue proporcionalmente mayor en la variedad cultivada de chaya, la cual también es mucho más frecuente observar síntomas de enfermedades víricas. Sería interesante que futuros estudios abordaran si la domesticación incrementa la incidencia de enfermedades causadas por virus y si el mecanismo subyacente es la preferencia de herbívoros chupadores que actúan como vectores en las plantas cultivadas, menos defendidas.

7.3 Efecto de la domesticación sobre la comunidad de herbívoros

La domesticación de la chaya afectó significativamente a la comunidad de herbívoros asociados, posiblemente atribuido a la reducción de las defensas (tricomas eglandulares y dureza) en la variedad cultivada de chaya, presentándose una mayor riqueza y abundancia de herbívoros generalistas en esta variedad, lo cual concuerda con previas revisiones sobre el tema en otros cultivos (Gaillard *et al.*, 2012; Chen *et al.*, 2015b; Whitehead *et al.*, 2017). Otros estudios han evidenciado patrones con relación a los efectos de la domesticación entre generalistas y especialistas; por ejemplo, se ha reportado en plantas de maíz bajo un gradiente de domesticación la preferencia de los herbívoros generalistas sobre las variedades cultivadas y de los especialistas por las silvestres (Bellota *et al.*, 2013; Dávila-Flores *et al.*, 2013; Gaillard *et al.*, 2018). Algunos herbívoros especialistas aprovechan las defensas primarias de las plantas de las que se alimentan para adquirir ellos mismos defensas contra sus depredadores, por lo que su respuesta ante la domesticación es diferente (Chen *et al.*, 2015b), de manera que su presencia en cultivos podría verse reducida (Gaillard *et al.*, 2018).

Por otro lado, en este estudio no se encontraron las especies de lepidópteros reportados como herbívoros importantes para la variedad silvestre de chaya

(*Chioides catillus albofascicatus* y *Anteos maerula*; Abdala-Roberts y Parra-Tabla, 2005), lo cual podría estar relacionado con las características del sitio de muestreo y los meses de mayor abundancia de dichas especies. Sin embargo, las orugas colectadas en la variedad cultivada y la variedad silvestre de chaya son de hábitos nocturnos (*Erinnyis ello* y *Erinnyis alope*: Sphingidae) y orugas de la subfamilia Arctiinae. Particularmente, *E. ello* se ha reportado como plaga en plantaciones de caucho (Euphorbiaceae) (Belloti *et al.*, 1999; Sterling *et al.*, 2016), la cual podría convertirse en plaga para el cultivo de chaya, por lo que se sugiere realizar estudios a largo plazo y monitorear la abundancia de dicha especie.

Se ha sugerido que la domesticación modifica estructuralmente las plantas (p. ej. incrementa el número de ramas), incrementando a la vez la capacidad de la planta para soportar una comunidad más abundante de herbívoros en comparación con sus parientes silvestres (Chen *et al.*, 2015b), lo cual también pudo influir en la mayor riqueza y abundancia de herbívoros observados en la variedad cultivada de chaya. Otro aspecto que pudo influir en los resultados es la presencia de flora acompañante, la cual, en los huertos familiares, está conformada en su mayoría por plantas domesticadas (Zizumbo-Villareal *et al.*, 2010) con menos defensas, atrayendo una mayor abundancia y diversidad de herbívoros (Quezada, 2012).

La morfoespecie de herbívoro más abundante en la variedad cultivada en comparación con la variedad silvestre pertenece a herbívoros chupadores de la familia Tingidae, conocidos comúnmente como chinches de encaje. Esta familia es considerada como una de las principales plagas en diferentes cultivos, entre ellos la chaya (Sánchez *et al.*, 2015; Sterling *et al.*, 2016), por lo que se le puede considerar generalistas. Los tígidos se alimentan succionando la savia de las hojas (Sterling *et al.*, 2016) y su abundancia podría estar relacionada con la disminución de la dureza de las hojas en la variedad cultivada de chaya, facilitando de esta manera el acceso del herbívoro a la savia (Chen *et al.*, 2015b; Dávila-Flores *et al.*, 2013). La diversidad de herbívoros, por el contrario, fue mayor en la variedad silvestre. Esto podría explicarse debido a la gran dominancia que se observó de la chinche de encaje en la variedad cultivada, concordando con Chen *et al.*, (2015a),

quienes señalan que la comunidad de insectos es menos diversa y dominada por muy pocas especies en los cultivos, en comparación con sus parientes silvestres.

Aunque existen otros estudios sobre el efecto de la domesticación en otros cultivos, este estudio es uno de los pocos que se han realizado en el sitio de origen del cultivo donde este coexiste con su pariente silvestre. Estos estudios tienen gran relevancia debido a que los herbívoros asociados a los cultivos en sus centros de origen tienen una historia evolutiva con los parientes silvestres y los cultivos durante el periodo inicial de la domesticación (Chen *et al.*, 2015a; Chen *et al.*, 2017; Gaillard *et al.*, 2018), permitiendo evaluar mejor los efectos de la domesticación sobre la comunidad de herbívoros (Chen *et al.*, 2015a) al controlar el efecto ambiental, en comparación con aquellos estudios donde las variedades silvestres y cultivadas ocurren en diferentes lugares. Sin embargo, aún es necesario controlar el efecto micro ambiental inducido por las prácticas de manejo que ocurren en los solares. Para controlar dicho efecto es necesario realizar estudios en jardín común, manteniendo las plantas bajo las mismas condiciones microambientales (Chen *et al.*, 2015a).

7.4 Implicaciones en el contexto de la Ecología Humana

Los cultivos domesticados son un testimonio vivo de la capacidad transformadora del ser humano sobre los seres vivos. Particularmente, la domesticación de la chaya fue realizada por los mayas, permitiéndoles tener acceso todo el año a un recurso completamente adaptado a las condiciones locales y a la mano en sus solares. Los mayas han realizado el manejo de esta planta por varias generaciones hasta nuestros días, generando una variedad que tiene mayor palatabilidad y es menos urticante que su pariente silvestre; es decir, refleja los efectos de las actividades humanas en la modificación de sus recursos, en las interacciones bióticas y en el ambiente bajo el cual se mantienen dichos recursos, los solares, alrededor de los cuales giran prácticas y saberes tradicionales.

Sin embargo, la susceptibilidad de la variedad cultivada de chaya a los herbívoros chupadores y los virus que éstos transmiten puede presentar amenazas para su producción en plantaciones comerciales de monocultivo, por lo que es

probable que mantener la estrategia de producción tradicional sea una opción más viable, donde las bajas densidades y el cultivo diversificado podrían reducir la mortalidad por herbívoros y patógenos. Adicionalmente, el manejo tradicional es ecológico, ya que, según lo referido por las amas de casa que participaron en este trabajo, no se hace uso de agroquímicos para el control de herbívoros o fertilizantes. Se sugiere realizar estudios posteriores para confirmar dicha información.

Probablemente la chaya podría adquirir valor agregado como cultivo tradicional, típico y ecológico. Dado que la chaya es una planta que se domesticó en Yucatán, se utiliza para diferentes fines, es referente gastronómico del estado de Yucatán para el turismo y por su importancia tradicional, considero que es relevante gestionar una denominación de origen. La denominación de origen designa al cultivo con el nombre de una región geográfica del país de la cual es originario y dado que la variedad cultivada de chaya se encuentra esencialmente en los solares mayas sería una alternativa para que los descendientes de los domesticadores originales recibieran el reconocimiento y una justa retribución por la domesticación de la chaya, además de mayores oportunidades a los productores.

8. CONCLUSIÓN

En este trabajo, se encontró una reducción en las defensas estructurales en la variedad de chaya cultivada. No se encontró un efecto de la domesticación en las defensas indirectas. Para estudios futuros se sugiere utilizar plantas en jardín común de ambas variedades para evaluar el efecto del microclima en el tercer nivel trófico. Dado que las plantas cultivadas conservan los nectarios extraflorales, se sugiere evaluar la producción de néctar extrafloral de la chaya cultivada y silvestre, y las características químicas del mismo. Igualmente sería interesante evaluar diferencias en la producción de compuestos volátiles.

No se encontraron efectos en la herbivoría por insectos masticadores en *C. aconitifolius*, pero la abundancia de herbívoros sugiere que estos no son los principales herbívoros, sino los chupadores. Futuros estudios podrían evaluar el efecto en la domesticación sobre el ataque de chupadores.

En cuanto a la comunidad de herbívoros y sus enemigos naturales, es necesario realizar muestreos en las diferentes estaciones del año, considerando muestreos diurnos y nocturnos.

Los parientes silvestres de la chaya aún se utilizan para consumo por algunas personas en la península de Yucatán, por lo que realizar estudios de percepción de las personas sobre el manejo o la tolerancia de esta variedad en sitios cercanos a los cultivos, así como la descripción de las prácticas culturales y creencias asociadas al manejo de herbívoros podría ayudarnos a reconstruir la historia de la domesticación de esta especie debido a que el grupo humano que originalmente domesticó la chaya la sigue usando.

9. REFERENCIAS

- Abdala-Roberts, L. y Parra-Tabla, V. 2005. Artificial defoliation induces trichome production in the tropical shrub *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 37: 251-257.
- Abdala-Roberts, L; Mooney, K; Quijano-Medina, T; Campos-Navarrete, M; González-Moreno, A; Parra-Tabla, V. 2015. Comparison of tree genotypic diversity and species diversity effects on different guilds of insect herbivores. *Oikos* 124: 1527-1535.
- Abdulrahman, A y Oladele, F. 2011. Response of trichomes to water stress in two species of *Jatropha*. *Insight Botany* 1: 15-21.
- Aguilar, M; González, A; Flores, S. 2012. Los huertos familiares como reservorios de la diversidad de avispas parasitoides (Insecta: Hymenoptera) en Tankuché, Campeche, México. En: Flores, S (ed.). *Huertos familiares de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México: 470-494.

- Aguirre, X; Pérez, E; Casas, A. 2013. Phenotypic differentiation between wild and domesticated varieties of *Crescentia cujete* L. and culturally relevant uses of their fruits as bowls in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 9: 76-89.
- Agrawal, A. 2011. Evolutionary ecology of plant defenses. Current trends in the evolutionary ecology of plant defense. *Functional Ecology* 25: 420-432.
- Alford, L; Tougeron, K; Pierre, JS; Burel, F; van Baaren, J. 2017. The effect of landscape complexity and microclimate on the thermal tolerance of a pest insect. *Insect Science* 25: 905-915.
- Altieri, M. 2003. The sociocultural and food security impacts of genetic pollution via transgenic crops in traditional varieties in Latin American centers of peasant agriculture. *Bulletin of Science, Technology & Society* 23: 350-359.
- Altieri, M. 2004. Linking ecologists and traditional farmers in the search for sustainable agriculture. *Frontiers in Ecology and Environment* 2: 35-42.
- Altieri, M; Funes-Monzote, F; Petersen, P. 2012. Agroecologically efficient agricultural systems for smallholder farmers: contributions to food sovereignty. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 1-13.
- Altieri, M y Nicholls, C. 2017. The adaptation and mitigation potential of traditional agriculture in a changing climate. *Climatic Change* 140: 33-45.
- Ameden, H y Just, D. 2001. Pests and agricultural production under climate change. American Agricultural Economics Association. Annual Meeting. Tomado de: <http://ageconsearch.umn.edu/bitstream/20722/1/sp01am02.pdf> [último acceso: 15 de Julio, 2018].

- Andrade, C; Henao, E; Triviño, P. 2013. Técnicas y procesamiento para la recolección, preservación y montaje de mariposas en estudios de biodiversidad y conservación. (Lepidoptera: Hesperioidea-Papilionoidea). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 37: 311-325.
- Anil, K; Das, S; Podile, A. 2014. Induced defense in plants: a short overview. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences* 84: 669-679.
- Arellano-Rivas, A; De-Nova, J; Munguía-Rosas, M. 2018. Patch isolation and shape predict plant functional diversity in a naturally fragmented forest. *Journal of Plant Ecology* 11: 136-146.
- Bautista, A; Parra, F; Espinosa-García, F. 2012. Efectos de la domesticación de plantas en la diversidad fitoquímica. En: J. C. Rojas y E. A. Malo (Eds.) *Temas selectos en ecología química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. México: 253-267.
- Bautista-Zúñiga, F. 2010. El suelo. En: Durán, R. y Méndez, M. (Eds.) *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente: 14-16.
- Bellota, E; Medina, R; Bernal, J. 2013. Physical leaf defenses-altered by *Zea* life-history evolution, domestication, and breeding -mediate oviposition preference of a specialist leafhopper. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 149: 185-195.

- Bellotti, A; Smith, L; Lapointe, S. 1999. Recent advances in cassava pest management. *Annual Review of Entomology* 44:343-370.
- Benrey, B; Callejas, A; Rios, L; Oyama, K; Denno, R. 1998. The effects of domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. *Biological Control* 11: 130-140.
- Bentley, B. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Boivin, G; Hance, T; Brodeur, J. 2012. Aphid parasitoids in biological control. *Canadian Journal of Plant Science* 92: 1-12.
- Cahuich-Campos, D; Huicochea, L; Mariaca, R. 2014. El huerto familiar, la milpa y el monte maya en las prácticas rituales y ceremoniales de las familias de X-Mejía, Hopelchén, Campeche. *Relaciones* 140: 157-184.
- Camarena, G. 2009. Señales en la interacción planta insecto. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 15: 81-85.
- Campos-Navarrete, M; Abdala-Roberts, L; Munguía-Rosas, MA; Parra-Tabla, V. 2015. Are tree species diversity and genotypic diversity effects on insect herbivores mediated by ants? *PLoS ONE* 10: e0132671.
- Carmona, D; Lajeunesse, M; Johnson, M. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358-367.
- Carrillo-Sánchez, L y Jiménez-Bañuelos, M. 2015. La chaya en el jardín y en la cocina. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán. 128 p.

- Casas, A y Caballero, J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* 40: 36-45.
- Casas, A; Otero-Arnaiz, A; Pérez-Negrón, E; Valiente-Banuet, A. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100: 1101-1115.
- Castro, R; Kolawolé, V; Cossi, A; Glèlè, R; Ephrem, A. 2017. Plants in traditional home gardens: richness, composition, conservation and implications for native biodiversity in Benin. *Biodiversity and Conservation* 26: 3307-3327.
- Cervantes-Mayagoitia, J y Huacuja-Zamudio, A. 2013. Ácaros e insectos dendrófagos de importancia agrícola y forestal en México. Una revisión general. *Entomología mexicana* 12: 1099-1104.
- Chen, J; Sari, S; Crow, T; Naiman, R; Brosfoske, K; Mroz, Glenn; Brookshire, B; Franklin, J. 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience* 49: 288-297.
- Chen, Y; Gols, R; Benrey, B. 2015a. Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. *Annual Review of Entomology* 60: 35-58.
- Chen, Y; Gols, R; Stratton, C; Brevik, K; Benrey, B. 2015b. Complex tritrophic interactions in response to crop domestication: predictions from the wild. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 157:40-59.
- Chen, Y; Shapiro, L; Benrey, B; Cibrián-Jaramillo, A. 2017. Back to the origin: *In situ* studies are needed to understand selection during crop diversification. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 1-8.

- Chevalier, L; Desbuquois, C; Le Lannic, J; Charrier, M. 2001. Poaceae in the natural diet of the snail *Helix aspersa* Müller (Gastropoda, Pulmonata). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la vie/Life Sciences 324: 979-987.
- CICY, 2010. Flora digital: Península de Yucatán. Herbario CICY, Unidad de Recursos Naturales. Recuperado de: https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/ficha_virtual.php?especie=1320 [último acceso: 09 de julio de 2019].
- Colunga-GarcíaMarín, P y Zizumbo-Villarreal, 2004. Domestication of plants in maya lowlands. Economic Botany 58: S101-S110.
- Cortez-Mondaca, E y Macías-Cervantes, J. 2007. Parasitismo natural de la palomilla dorso de diamante *Plutella xylostella* L. en canola (*Brassica napus* L.) en el norte de Sinaloa, México. Agrociencia 41: 347-354.
- Coudrain, V; Schüepp, C; Herzog, F; Albrecht, M; Entling, M. 2014. Habitat amount modulates the effect of patch isolation on host-parasitoids interactions. Frontiers in Environmental Science 2: 1-8.
- Crawley, M. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. Annual Review of Entomology 34: 531-64.
- Cruz, M; Hernández, y Rivas, E. 2006. Mecanismos de resistencia de las plantas al ataque de patógenos y plagas. Notas. Temas de Ciencia y Tecnología 10: 45-54.
- Dalin, P; Agren, J; Björkman, C; Huttunen, P; Kärkkäinen, K. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. En: Schaller, A (ed.). Induced plant resistance to herbivory: 89-105.

- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray [1st edition] 491 p.
- Darwin, C. 2009. Las diferentes formas de las flores en plantas de la misma especie. Universidad Nacional Autónoma de México. Academia Mexicana de Ciencias. Editorial Catarata. Consejo Superior de Investigaciones científicas (Primera edición) 288 p.
- Das, T y Kumar, A. 2015. Conservation of plant diversity in rural homegardens with cultural and geographical variation in three districts of Barack Valley, Northeast India. *Economic Botany* 69: 57-71.
- Dáttilo, W; Aguirre, A; Flores, R; Ahuatzin, D; Corr, E. 2017. Plantas, hormigas y herbívoros interactúan en un ambiente semiárido en el centro de México, ¿cómo lo hacen? *Biodiversitas* 132:12-16.
- Dávila-Flores, A; DeWitt, T; Bernal, J. 2013. Facilitated by nature and agriculture: performance of a specialist herbivore improves with host-plant life history evolution, domestication, and breeding. *Oecologia* 173: 1425-1437.
- de Vries, I. 1997. Origin and domestication of *Lactuca sativa* L. *Genetic Resources and Crop Evolution* 44: 165-174.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418: 700-707.
- Dicke, M y van Poecke, R. 2002. Signaling in plant-insect interactions: signal transduction in direct and indirect plant defense. En: D. Scheel y C. Wasternack (eds.) *Plant signal transduction*. Oxford University Press 289-316.

- Dirzo, R; Fernández-Bremauntz, A; Gómez-Rodríguez, G; González-Kladiano, V. 1982. Un aparato sencillo para medir la dureza del follaje en estudios de herbivoría. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 43: 81-88.
- Dong, Z; Hou, R; Ouyang, Z; Zhang, R. 2013. Tritrophic interaction influenced by warming and tillage: a field study on winter wheat, aphids and parasitoids. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181: 144-148.
- Elzinga, J; Turin, H; van Damme, J; Biere, A. 2005. Plant population size and isolation affect herbivory of *Silene latifolia* by the specialist herbivore *Hadena bicruris* and parasitism of the herbivore by parasitoids. *Oecologia* 144: 416-426.
- Esquivel, L. 2014. Diversidad de arañas tejedoras (Arachnida, Araneae) en una plantación forestal en Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma De Yucatán-Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.
- Fabian, D y Flatt, T. 2012. Life history evolution. *Nature Education Knowledge* 3: 24.
- FAO. 2009. International treaty on plant genetic resources for food and agriculture. 68 p.
- FAO. 2019. Servicios ecosistémicos y biodiversidad. Servicios de regulación. Recuperado de: <http://www.fao.org/ecosystem-services-biodiversity/background/regulating-services/es/> [último acceso: 09 de julio de 2019).
- Feder, J. 1995. The effect of parasitoids on sympatric host races of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Ecology* 76: 801-813.

- Figueredo, C; Casas, A; González-Rodríguez, A; Nassar, J; Colunga-GarcíaMarín, P; Rocha-Ramírez, V. 2015. Genetic structure of coexisting wild and managed agave populations: implications for the evolution of plants under domestication. *AoB Plants* 7: 114.
- Figuroa, J y Castro, A. 2000. Efecto de herbívoros y patógenos en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas en un fragmento del bosque templado húmedo de Chiloé, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 163-173.
- Flores, J. 2012. Los huertos familiares en Mesoamérica. *Universidad Autónoma de Yucatán. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias* 31: 385 p.
- Flores, J y Espejel, I. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán.* 135 p.
- Fraser, L y Grime, P. 1999. Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology* 87: 514-525.
- Freeman, B y Beattie, G. 2008. An overview of plant defenses against pathogens and herbivores. *The Plant Health Instructor* 94: 1-12.
- Froestad, J y Clifford, S. 2017. Energy and the Anthropocene: security challenges and solutions. *Crime Law Social Change* 68: 515-528.
- Gaillard, D; Elias, M; Pujol, B; Duputié, A. 2012. Ecological approaches to crop domestication. En: Gepts, P; Famula, T; Bettinger, R *et al.*, (Eds.). *Biodiversity in agriculture: domestication, evolution, and sustainability.* Cambridge University Press 377-406.

- Gaillard, D; Glauser, G; Robert, C; Turlings, T. 2018. Fine-tuning the 'plant domestication-reduced defense' hypothesis: specialist vs generalist herbivores. *New Phytologist* 217: 355-366.
- Galluzzi, G; Eyzaguirre, P; Negri, V. 2010. Home gardens: neglected hotspots of agro-biodiversity and cultural diversity. *Biodiversity and Conservation* 19: 3635-3654.
- García-Gil, G. 2006. Programa de ordenamiento ecológico territorial del municipio de Mérida, Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán. Ayuntamiento de Mérida 184 p.
<http://bitacoraordenamiento.yucatan.gob.mx/archivos/200702063744.pdf>
[último acceso: 02 de julio de 2018]
- Garcia, F y Ricalde, M. 2013. Augmentative biological control using parasitoids for fruit fly management in Brazil. *Insects* 4: 55-70.
- Gerling, D; Alomar, O; Arnó, J. 2001. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection* 20: 779-799.
- Gillespie, A; Knudson, D; Geilfus, F. 1993. The structure of four home gardens in the Petén, Guatemala. *Agroforestry Systems* 24: 157-170.
- Gómez, D y Azorín, J. 2008. Estrategias de las plantas frente al consumo por los herbívoros. En: Fillat, F, García-González, R; Gómez, D; Reiné, R (Eds.) Consejo Superior de Investigaciones Científicas, España. *Pastos del Pirineo* 189-203.
- González-Laredo, R; Flores, M; Quintero-Ramos, M; Karchesy, J. 2003. Flavonoid and cyanogenic contents of chaya (spinach tree). *Plant Foods for Human Nutrition* 58: 1-8.

- González-Moreno, A. 2005. Incidencia de *Bemisia tabaci* (mosquita blanca), *Anathonomus eudeni* (piduco del chile) y sus parasitoides en un sistema agroforestal. Tesis de maestría. Universidad Autónoma De Yucatán-Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Yucatán, México.
- Gutiérrez-Cedillo, J; White, L; Juan, J; Chávez, M. 2015. Agroecosistemas de huertos familiares en el subtrópico del altiplano mexicano. Una visión sistemática. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 18: 237-250.
- Hammer, O; Harper, D; Ryan, P. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4:1-4.
- Hanley, M; Lamont, B; Fairbanks, M; Rafferty, C. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Hendry, AP; Gotanda, KM; Svensson, EI. 2017. Human influences on evolution, and the ecological and societal consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 372: 1-13.
- Hernández, E. 1988. La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior* 38: 673-678.
- Hernández, S. 2014. Importancia del chile silvestre (*Capsicum annum*) como recurso genético de México. En: Butanda, A; Guevara-Flores, A; Guevara-Fonseca, J; Matuz-Mares, D; Lara-Lemus, R; Torres-Durán, P. Mensaje bioquímico., Depto. de bioquímica, Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, México, D.F. México. Vol. XLI. 289-304.

- Inbar, M y Gerling, D. 2008. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores, and natural enemies. *Annual Review of Entomology* 53: 431-448.
- Jiménez-Arellanes, M; García-Martínez, I; Rojas-Tomé, S. 2014. Potencial biológico de especies medicinales del género *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae). *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas* 45: 1-6.
- Jones, I; Koptur, S; von Wettberg, E. 2017. The use of extrafloral nectar in pest management: overcoming context dependence. *Journal of Applied Ecology* 54: 489-499.
- Kantún-Balam, J; Flores, J; Tun-Garrido, J; Navarro-Alberto, J; Arias-Reyes, L; Martínez-Castillo, J. 2012. Efecto de variables socioeconómicas en el recurso vegetal de huertos familiares de Quintana Roo, México. En: *Huertos familiares de la Península de Yucatán*. Flores, J (Ed.). Universidad Autónoma de Yucatán 31: 385 p.
- Karban, R y Myers, J. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- Kariño-Betancourt, E y Núñez-Farfán, J. 2015. Evolution of resistance and tolerance to herbivores: testing the trade-off hypothesis. *PeerJ* 3: e789.
- Kariyat, R; Smith, J; Stephenson, A; De Moraes, C; Mescher, M. 2017. Non-glandular trichomes of *Solanum carolinense* deter feeding by *Manduca sexta* caterpillars and cause damage to the gut peritrophic matrix. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20162323.
- Koohafkan, P y Altieri, M. 2010. Globally important agricultural heritage systems: a legacy for the future. UN-FAO, Rome 41 p.

- Kruess, A. 2003. Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography* 26: 283-290.
- Kuriakose, G; Allesh, P; Shivanna, K. 2009. Domestication of cardamom (*Elettaria cardamomum*) in western Ghats, India: divergence in productive traits and shift unmajor pollinators. *Annals of Botany* 103: 727-733.
- Lattar, E; Solís, S; Avanza, M; Ferrucci, M. 2009. Estudios morfo-anatómicos en nectarios florales y extraflorales de *Triumfetta rhomboidea* (Malvaceae, Grewioideae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44: 33-41.
- Levin, D. 1973. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology* 48: 3-15.
- Linhart, Y y Thompson, J. 1995. Terpene-based selective herbivory by *Helix aspersa* (Mollusca) on *Thymus vulgaris* (Labiatae). *Oecologia* 102: 126-132.
- Lins-Neto, E; Peroni, N; Casas, A; Parra, F; Aguirre, X; Guillén, S; Albuquerque, U. 2014. Brazilian and Mexican experiences in the study of incipient domestication. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 10: 33.
- Lope-Alzina, D. 2007. Gendered production spaces and crop varietal selection: case study in Yucatan, Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography* 28: 21-38.
- Loren D Knopper, L; Dan, T; Reisig, D; Johnson, J; Bowers, L. 2016. Sugar concentration in nectar: a quantitative metric of crop attractiveness for refined pollinator risk assessments. *Pest Management Science* 72: 1807-1812.
- Lundgren, J. 2008. Extrafloral nectar. En: Relationships of natural enemies and non-prey foods. *Progress in Biological Control* 7: 61-71.

- Lusa, M; Cardoso, E; Rodrigues, S; Appezzato-da-Glória, B. 2014. Trichomes related to an unusual method of water retention and protection of the stem apex in an arid zone perennial species. *AoB Plants* 7: 1-10.
- Maag, D; Erb, M; Bernal, J; Wolfender, J.L; Turlings, T; Glauser, G. 2015. Maize domestication and anti-herbivore defences: leaf-specific dynamics during early ontogeny of maize and its wild ancestors. *PLoS ONE* 10: e0135722.
- Mariaca, R (ed). 2012. El huerto familiar del sureste de México. Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental del Estado de Tabasco. El Colegio de la Frontera Sur 541p.
- Marino, P. y Landis, D. 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agrosystems. *Ecological applications* 6: 276-284.
- Marino, P; Landis, D; Hawkins, B. 2006. Conserving parasitoid assemblages of North American pest Lepidoptera: Does biological control by native parasitoids depend on landscape complexity? *Biological control* 37: 173-185.
- Martin, E; Reineking, B; Seo, B; Steffan-Dewenter, I. 2013. Natural enemy interactions constrain pest control in complex agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of North America* 110: 5534-5539.
- Massei, G y Hartley, S. 2000. Disarmed by domestication? Induced responses to browsing in wild and cultivated olive. *Oecologia* 122: 225-231.
- Matías, G y García-Montalvo, I. 2016. Mechanism of resistance to pathogens and insects herbivores in teosinte and maize. *Journal of Negative and No positive results*, 1: 190-198.

- McKey, D; Elias, M; Pujol, B; Duputié, A. 2012. Ecological approaches to crop domestication. En: Gepts, P; Famula, T; Bettinger R *et al.* (Eds.). Biodiversity in agriculture: domestication, evolution and sustainability. Cambridge University Press 377-406.
- Meyer, R; DuVal, A; Jensen, H. 2012. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist* 196: 29-48.
- Mills, N. 2005. Selecting effective parasitoids for biological control introductions: codling moth as a case study. *Biological Control* 34: 274-282.
- Mithöfer, A y Boland, W. 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology* 63: 431-450.
- Montañez, P; Ruenes, M; Jiménez, J; Chimal, P; López, L. 2012. Los huertos familiares o solares en Yucatán. En: Mariaca, R (Ed.). El huerto familiar del sureste de México. Secretaría de Recursos Naturales y Protección Ambiental del Estado de Tabasco. El Colegio de la Frontera Sur: 131-147.
- Moreira, X; Abdala-Roberts, L; Gols, R; Francisco, M. 2018. Plant domestication decreases both constitutive and induced chemical defenses by direct selection against defensive traits. *Scientific Reports* 8: 12678.
- Motamayor, J; Risterucci, A; López, P; Ortiz, C; Moreno, A; Lanaud, C. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* 89: 380-386.
- Munguía-Rosas, A; Jurado-Dzib, S; Mezeta-Cob, C; Montiel, S; Rojas, A; Pech-Canché, J. 2014. Continuous forest has greater taxonomic, functional and

phylogenetic plant diversity tan an adjacent naturally fragmented forest. *Journal of Tropical Ecology* 30: 323-333.

Munguía-Rosas, M; Jácome-Flores, M; Bello-Bedoy, R; Solís-Montero, V; Ochoa-Estrada, E. 2019. Morphological divergence between wild and cultivated Chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*). *Genetic Resources and Crop Evolution* 10p.

Nobel, P. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, Cambridge U.K. 270 p.

Núñez-Farfán, J; Fornoni, J; Valverde, P. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 541-566.

Oliver, I y Beattie, A. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology* 10: 99-109.

Ordóñez, M. 2018. *Atlas biocultural de huertos familiares en México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz y península de Yucatán*. CRIM-UNAM 369p.

Pacheco, J; Lugo, J; Ruíz, H. 2013. Capítulo 7. Desarrollo, medio ambiente y salud en la población de Molas, municipio de Mérida, Yucatán. En: Pacheco, J; Lugo, J; Ruíz, H. *Estudios multidisciplinarios de las enfermedades zoonóticas y ETVs en Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán 283 p.

Parra, J; Rodrigues, G; Diniz, A; Mendes, J. 2016. *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae) x *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae): mass rearing and potential use of the parasitoid in Brazil. *Journal of Integrated Pest Management* 7: 1-11.

- Parra-Tabla V; Rico-Gray, V; Carbajal, M. 2004. Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology* 173: 153-160.
- Peleg, Z; Fahima, T; Korol, A; Abbo, S; Saranga, Y. 2011. Genetic analysis of wheat domestication and evolution under domestication. *Journal of Experimental Botany* 62: 5051-5061.
- Perales, H y Aguirre, J. 2008. Biodiversidad humanizada. En: *Capital natural de México*, vol. 1: conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México 565-303.
- Peri, E; Salerno, G; Slimani, T; Frati, F; Conti, E; Colazza, S; Cusumano, A. 2016. The response of an egg parasitoid to substrate-borne semiochemicals is affected by previous experience. *Scientific Reports* 6: 27098.
- Piperno, D. 2017. Assessing elements of an extended evolutionary synthesis for plant domestication and agricultural origin research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114: 6429-6437.
- Quezada, J. 2012. Los huertos familiares como refugios de enemigos naturales de las plagas agrícolas en Mesoamérica. En: Flores, J (ed.). 2012. *Los huertos familiares en Mesoamérica*. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México 245-250.
- R Development Core Team. 2008. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

- Rashid, A; Paulraj, M; Ahmad, T; Ahad, A; Hussain, B; Ignacimuthu, S; Sharma, H. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior* 7: 1306-1320.
- Raya-Pérez, J; Aguirre-Mancilla, C; Gil-Vega, K; Simpson, J. 2010. La domesticación de plantas en México: comparación de la forma cultivada y silvestre de *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae). *Polibotánica* 30: 239-256.
- Roff, D; Heibo, E; Vollestad, L. 2006. The importance of growth and mortality costs in the evolution of the optimal life history. *Journal Compilation. European Society for Evolutionary Biology* 19: 1920-1930.
- Rosenthal, J y Dirzo, R. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11: 337-355.
- Ross-Ibarra, J. 2003. Origen y domesticación de la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* Mill I. M. Johnston): la espinaca maya. *Mexican Studies* 19: 287-302.
- Ross-Ibarra, J y Molina-Cruz, A. 2002. The ethnobotany of chaya (*Cnidoscolus aconitifolius* spp. *Aconitifolius* Breckon): a nutritious maya vegetable. *Economic Botany* 56: 350-365.
- Salazar, C; Vargas-Mendoza, C; Flores, J. 2010. Estructura y diversidad genética de *Annona squamosa* en huertos familiares mayas de la península de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 759-770.
- Salvo, A y Valladares, G. 2007. Parasitoides de minadores de hojas y manejo de plagas. *Ciencia e Investigación Agraria* 334: 167-185.

- Sánchez, A; Quiñones, M; Piñol, B; Fernández, B. 2015. Primer informe de Typhlocybae como vectores potenciales de fitoplasmas en *Cnidocolus chayamansa* (Miller) I.M. Johnst. (chaya) en Cuba. *Revista de Protección Vegetal* 30: 148-157.
- Sarukhán, J. 2008. Antecedentes. En: *Capital natural de México*, vol. 1: conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México 9-13.
- Scherber, C; Heimann, J; Köhler, G; Mitschunas, N; Weisser, W. 2010. Functional identity versus species richness: herbivory resistance in plant communities. *Oecologia* 163: 707-717.
- Schowalter, T. 2016. *Insect ecology. An ecosystem approach*. Fourth Edition. Academic Press 774 p.
- SEDESOL, 2018. Catálogo de microregiones: Molas. Consultado el 02-07-2018 en: <http://www.microrregiones.gob.mx/catloc/contenido.aspx?refnac=31050009>
- 5
- Serrato, M; Miranda, S; Castillo, F; García, A. 2000. Cruzamiento intraespecífico en el Cempoalxóchitl (*Tagetes erecta* L.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 23: 69-78.
- Serrato-Cruz, M; Grimaldo-Juárez, O; González-Hernández, V. 1998. Análisis de crecimiento y evolución bajo domesticación en dos especies de Cempoalxóchitl (*Tagetes erecta* y *Tagetes patula*). *Revista Chapingo Serie Horticultura* 4: 75-82.

- Silva, F; Marinho, E; Araújo, E. 2018. Does the high density of trichomes influence the parasitism of *Liriomyza sativae* by *Opius scabriventris* on melon cultivars? *Arquivos do Instituto Biológico* 85: 1-4.
- Sinisterra, R; Gallego-Ropero, M; Ambrecht, I. 2016. Hormigas asociadas a nectarios extraflorales de árboles de dos especies de *Inga* en cafetales de Cauca, Colombia. *Acta Agronómica* 65: 9-15.
- Skibbe, M; Qu, N; Galis, I; Baldwin, I. 2008. Induced plant defenses in the natural environment: *Nicotiana attenuata* WRKY3 and WRKY6 coordinate responses to herbivory. *Plant Cell* 20: 1984-2000.
- Smith, S. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* 41: 375-406.
- Stearns, S. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- Sterling, A; Salas-Tobón, Y; Virgüez-Díaz, Y. 2016. *Erinnyis ello* (Lepidoptera: Sphingidae) y *Leptopharsa heveae* (Hemiptera: Tingidae) en *Hevea brasiliensis* en sistema agroforestal. *Revista Colombiana de Entomología* 42: 124-132.
- Stout, M; Thaler, J; Thomma, B. 2006. Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology* 51: 663-689.
- Tapia, C. 2004. Conservación de la biodiversidad de tubérculos andinos en chacras de agricultores de Las Huaconas, Chimborazo, Ecuador: resumen de avances. En: Chávez-Servia, J.L.; Tuxil, J; Jarvis, DI (eds). *Manejo de la diversidad de los cultivos en los agroecosistemas tradicionales*. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos, Cali, Colombia.

- Toledo, V. 2005. Lessons from the Maya. *Bioscience* 55: 377-379.
- Toledo, V; Barrera-Bassols, N; García-Frapolli, E; Alarcón-Chaires, P. 2008. Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos (México). *Interciencia* 33: 345-352.
- Torres-González, D y García-Guzmán, G. 2014. Análisis del papel de los caracteres foliares de *Cnidoscolus* (Euphorbiaceae) en la defensa contra herbívoros y patógenos. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 17: 126-134.
- Turcotte, M; Araki, H; Karp, D; Poveda, K; Whitehead, S. 2017. The eco-evolutionary impacts of domestication and agricultural practices on wild species. *Philosophical Transactions B* 372: 20160033.
- Turcotte, M; Turley, N; Johnson, M. 2014. The impact of domestication on resistance to two generalist herbivores across 29 independent domestication events. *New Phytologist* 204: 671-681.
- Urbaneja, A; González-Cabrera, J; Arnó, J; Gabarra, R. 2012. Prospects for the biological control of *Tuta absoluta* in tomatoes of the Mediterranean basin. *Pest Management Science* 68: 1215-1222.
- Vaughan, D; Balázs, E; Heslop-Harrison, J. 2007. From crop domestication to super-domestication. *Annals of Botany* 100: 893-901.
- Vázquez, L; Matienzo, Y; Veitía, M; Alfonso, J. 2008. Conservación y manejo de enemigos naturales de insectos fitófagos en los sistemas agrícolas de Cuba. INISAV. Ciudad de La Habana 198 p.

- Wang, X; Nadel, H; Johnson, M; Daane, K; Hoelmer, K; Walton, V; Pickett, C; Sime, K. 2009. Crop domestication relaxes both top-down and bottom-up effects on a specialist herbivore. *Basic and Applied Ecology* 10: 216-227.
- Wang, S; Ren, L; Liu, Y; Han, Z; Yang, Y. 2010. Mechanical characteristics of typical plant leaves. *Journal of Bionic Engineering* 7: 294-300.
- War, A; Paulraj, M; Ahmad, T; Buhroo, A; Hussain, B; Ignacimuthu, S; Chand, H. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior* 7: 1306-1320.
- Wendorf, F y Said, R. 1967. Palaeolithic remains in Upper Egypt. *Nature* 215: 244-247.
- Whitehead, S; Turcotte, M; Poveda, K. 2017. Domestication impacts on plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 372: 20160034
- Yacobaccio, H y Korstanje, M. 2007. Los procesos de domesticación vegetal y animal. Un aporte a la discusión argentina en los últimos 70 años. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología XXXII*, Buenos Aires, Argentina 191-215.
- Zizumbo-Villareal, D y Colunga-GarcíaMarín, P. 2010 Origin of agriculture and plant domestication in west Mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57: 813-825.
- Zizumbo-Villareal, D; Colunga-GarcíaMarín, P; May, F; Martínez, J; Mijangos, J. 2010. Capítulo. Uso de la flora y fauna silvestre. Recursos fito-genéticos para la alimentación y la agricultura. En: Durán R. y Méndez, M (Eds.) *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. Centro de Investigación

Científica de Yucatán, Programa de Pequeñas Donaciones-Fondo para el Medio Ambiente Mundial, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente 334-339.

Zohary, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58: 5-10.

Anexo 1. Listado de herbívoros colectados identificados a un nivel taxonómico más fino, agrupados por orden.

| Orden | Familia | Especie |
|--------------|--|--|
| Diptera | Lauxaniidae | * |
| Coleoptera | Cerambycidae | <i>Pachyopella flavida</i> <i>Ameriphoderes yucateca</i> |
| | Brentidae | * |
| | Curculionidae | * |
| | Chrysomelidae | <i>Disonycha sp.</i> |
| Hemiptera | Alydidae | * |
| | | <i>Hyalynemus sp.</i> |
| | Cicadellidae | * |
| | Cercopidae | * |
| | Coreidae | <i>Catorhintha sp.</i> <i>Chariesterus sp.</i> <i>Leptoglossus sp.</i> |
| | Lygaeidae | <i>Xyonysius sp.</i> |
| | Membracidae | * |
| | Miridae | * |
| | Pentatomidae | * |
| | Tingidae | * |
| | Lepidoptera | Erebidae (Arctiinae) |
| Sphingidae | | <i>Erinnyis alope</i> <i>Erinnyis ello</i> |
| Orthoptera | Acrididae | * |
| | (Gomphocerinae) | |
| | Gryllidae | * |
| | (Melanoplinae) | * |
| | Tettigoniidae | |
| | (Conocephalinae Burmeister) (Phaneropterinae) (Meconematinae) | * |
| Thysanoptera | | * |

*Individuos no identificados a nivel de género/especie.