

Convocatoria AEET-SIBECOL de ayudas a proyectos de investigación ERC en ecología (10ª ed., 2020)

1. Datos de identificación.

Título de la propuesta	Ecophysiology and plant domestication: evolutionary dynamics and effects on ecological strategies across diverse crop species
Categoría	Tomando la iniciativa
Nombre y apellidos del Beneficiario	Alicia Gómez Fernández
Datos de contacto: e-mail y teléfono	alicia.gf1990@gmail.com / +34 635497992
Departamento/Instituto/Grupo de Investigación/Otros	Universidad Rey Juan Carlos / Departamento de Biología y Geología, Física y Química Inorgánica / Área de Biodiversidad y Conservación / Grupo de Investigación en Ecología Evolutiva
Dirección, código postal, provincia	C/ Valle Inclán 3, 2º E, 28044, Madrid

2. Memoria Técnica. Actividades y resultados de investigación

2.1. Introducción (Planteamiento, objetivos y justificación)

La evolución bajo cultivo implica una diversa gama de presiones de selección, tanto natural como artificial, que han cambiado el fenotipo de los cultivos durante milenios (Doebley et al., 2006; Purugganan & Fuller, 2009). Nuestra comprensión de la evolución de los cultivos se basa principalmente en los rasgos reproductivos (por ejemplo, tamaño de la semilla, fenología de la floración, rendimiento), los cuales han recibido más atención que la fisiología o el crecimiento vegetativo (Martin & Isaac, 2018; Milla et al., 2015; Wood et al., 2015). En sistemas ricos en recursos y predecibles, el crecimiento tiende a ser rápido, lo que lleva a suponer que los cultivos pueden haber evolucionado hacia un perfil de rasgos fisiológicos adquisitivos (Aerts & Chapin, 1999; Craine, 2009). A pesar del creciente número de estudios que abordan la domesticación desde una perspectiva eco-evolutiva o un enfoque basado en rasgos (p. ej., Blesh, 2017; Chacón-Labela et al., 2019; Martin & Isaac, 2018; Preece et al., 2021; Roucou et al., 2017), todavía faltan trabajos comparativos que evalúen la evolución los rasgos fisiológicos bajo cultivo.

Algunos cultivos herbáceos tienen mayores concentraciones de N y P en las hojas que sus progenitores silvestres (Delgado-Baquerizo et al., 2016; Nadal & Flexas, 2018; Roucou et al., 2017). Una mayor tasa fotosintética, conductancia estomática y área específica foliar son características de ciertas variedades domesticadas (Roucou et al., 2017;

Xiong & Flexas, 2018; Yarkhunova et al., 2016). Además, algunos cultivos tienen mayores densidades estomáticas en las hojas (Milla et al., 2013). Sin embargo, entre los pocos estudios que han considerado grupos de especies taxonómicamente diversos, no se ha encontrado un patrón de cambio consistente (Evans, 1993). Por ejemplo, especies de cereales, leguminosas y hortalizas no muestran ningún aumento consistente en las tasas de asimilación de carbono durante la domesticación (Milla & Matesanz, 2017).

Los efectos diferenciales de la domesticación en la fisiología y estequiometría de las plantas podrían explicarse por la heterogeneidad del proceso de domesticación (Purugganan & Fuller, 2009). Los cultivos con diversos orígenes e historias pueden haber evolucionado en respuesta a diferentes presiones ambientales, para diferentes usos humanos y durante diferentes períodos de tiempo (Hufford et al., 2019). Por ejemplo, la latitud y la temperatura en el origen geográfico de cada cultivo influyen en la respuesta de las concentraciones y ratios de C, N y P de las hojas a la domesticación (Delgado-Baquerizo et al., 2016). Además, los efectos de la domesticación en las defensas de las plantas varían en función de la selección humana, de forma que los cultivos seleccionados para la producción de semillas y frutos muestran mayores cambios en la resistencia y el daño de los herbívoros en comparación con los cultivos de hoja (Whitehead et al., 2016).

Nuestras principales especies de cultivo fueron domesticadas durante los últimos 10 000 años, y las variedades modernas son el producto de los últimos 100 años de mejora intensiva. En este proyecto, nos preguntamos hasta qué punto la domesticación y la mejora vegetal moderna han afectado a la fisiología y estequiometría de diversos cultivos herbáceos. Para ello, se realizó un experimento de invernadero con múltiples accesiones de progenitores silvestres, variedades locales y cultivares mejorados de cada especie de cultivo. Al comparar las variedades locales con sus progenitores silvestres y con los cultivares mejorados, se estimó el efecto de la domesticación y la mejora moderna, respectivamente. Para investigar las diferencias entre las especies, se está recogiendo información sobre el origen geográfico, la filogenia y la historia de la domesticación de cada cultivo. En concreto, se pretende responder a las siguientes preguntas:

- i) ¿Cómo han afectado la domesticación y la mejora vegetal moderna a los rasgos fisiológicos y estequiométricos de los cultivos?;
- ii) ¿Estos cambios varían entre especies y tipos de cultivos? En caso afirmativo, ¿pueden explicarse estas diferencias en función de la filogenia, el órgano bajo selección, el tiempo de cultivo y el clima en el origen de los cultivos?

2.2. Descripción de la ejecución- Metodología

Sistema de estudio: Se seleccionaron 11 especies de cultivos herbáceos taxonómicamente diversos (Tabla 1). Para cada cultivo, se obtuvieron lotes de semillas de dos accesiones silvestres, dos accesiones de variedades locales y dos accesiones mejoradas, lo que supuso un total de 66 accesiones. Las accesiones silvestres (W) son los taxones silvestres actuales que representan más estrechamente el ancestro del cultivo, mientras que las accesiones locales (L) y las mejoradas (I) son los genotipos domesticados que han sido sometidos a prácticas agrícolas tradicionales o a la cría moderna intensiva, respectivamente. Las plantas silvestres y domesticadas se cultivaron en la primavera de 2021 bajo las mismas condiciones experimentales en el invernadero CULTIVE de la Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, España. Las especies de cultivo pertenecen a tres grupos funcionales: cereales (18%), legumbres (18%) y verduras (es decir, plantas herbáceas con flor que no son ni gramíneas ni leguminosas; 64%), y a diferentes familias: Amaranthaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Malvaceae, Pedaliaceae, Poaceae y Solanaceae. Además, la mayoría de ellas son anuales y se cultivan por sus semillas, hojas o frutos.

Tabla 1. Nombres comunes y botánicos de los taxones silvestres y domesticados de cada uno de los 11 cultivos incluidos en el experimento, así como su grupo funcional. Las plantas domesticadas se refieren a las accesiones pertenecientes tanto a las variedades locales como a los cultivares mejorados.

Nombre común	Progenitor silvestre	Planta domesticada	Grupo funcional
Avena	<i>Avena sterilis</i> L.	<i>Avena sativa</i> L.	Cereal
Mijo	<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R.Br.	<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R.Br.	Cereal
Haba	<i>Vicia narbonensis</i> L.	<i>Vicia faba</i> L.	Legumbre
Cacahuete	<i>Arachis monticola</i> Krapov. & Rigoni	<i>Arachis hypogaea</i> L.	Legumbre
Amaranto	<i>Amaranthus hybridus</i> L.	<i>Amaranthus cruentus</i> L.	Verdura
Lechuga	<i>Lactuca serriola</i> L.	<i>Lactuca sativa</i> L.	Verdura
Borraja	<i>Borago officinalis</i> L.	<i>Borago officinalis</i> L.	Verdura
Col	<i>Brassica oleracea</i> L.	<i>Brassica oleracea</i> L.	Verdura
Okra	<i>Abelmoschus tuberculatus</i> Pal & Singh	<i>Abelmoschus esculentus</i> (L.) Moench	Verdura
Sésamo	<i>Sesamum indicum</i> L.	<i>Sesamum indicum</i> L.	Verdura
Tomate	<i>Solanum pimpinellifolium</i> L.	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Verdura

Procedimiento experimental: Se sembraron 15 semillas por accesión en bandejas de germinación llenas de turba. Las que tenían testas gruesas y/o duras (en su mayoría leguminosas) se escarificaron primero con un cortador de alambre para facilitar la

imbibición de las semillas. Unas dos semanas después de la siembra, 266 plántulas (11 cultivos × 3 estados de domesticación × 2 accesiones × 4 réplicas) se trasplantaron a macetas cuadradas de 3,6 l (15 x 15 x 20 cm) que contenían arena lavada y fertilizante de liberación lenta (5 g l⁻¹ Basacote Plus 6M; Compo, Barcelona). La cantidad de fertilizante se ajustó a la dosis recomendada por el fabricante para condiciones de alta disponibilidad de nutrientes. El tamaño de las macetas se eligió para permitir el crecimiento sin restricciones de las especies más grandes, siguiendo las recomendaciones de Poorter et al. (2012). Todas las macetas se colocaron al azar a lo largo de dos mesas en el invernadero CULTIVE de la Universidad Rey Juan Carlos (Madrid, España). Las macetas se regaron con regularidad para asegurar un suministro adecuado de agua, y la temperatura del aire y la humedad relativa en el invernadero se registraron cada hora.

Mediciones ecofisiológicas: Los datos se recogieron entre las 10 y las 13 h durante tres días consecutivos y soleados de junio, antes de que las plantas alcanzasen el estadio reproductivo. En cada planta, se midió la tasa fotosintética (A_{mass}), la conductancia estomática al vapor de agua (g_{wv}), el flujo de transporte electrónico (ETR) y la eficiencia fotoquímica (Fv'/Fm'), en una hoja completamente expandida utilizando el analizador de gases por infrarrojo Li-Cor 6400 (IRGA; LI-COR, Lincoln, NE, EE.UU.). Las mediciones se realizaron utilizando una concentración de referencia de CO₂ de 400 ppm, una densidad de flujo de fotones fotosintéticos de 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ajustado para imitar los niveles de luz en el invernadero), y un flujo de gas de 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$. Se trató de mantener la humedad relativa (HR) y la temperatura (T) dentro de cámara constantes y cercanas a las condiciones ambientales (HR ~ 55%; T~25°C). Las mediciones se registraron sólo cuando se cumplían los criterios de estabilidad (Manual del Usuario del Licor 6400, Li-COR Inc.). Cuando la hoja no cubría completamente la cámara (p. ej., en la avena), se escanearon los trazos de la hoja y se calculó el área con el software Photoshop (CS6; Adobe Systems, Inc., San Jose, CA, USA). La eficiencia intrínseca en el uso del agua (WUE_i) se calculó como la relación entre la tasa fotosintética y la conductancia estomática. Para medir la superficie específica foliar (SLA), se obtuvieron dos discos foliares en la hoja en donde se midió el intercambio gaseoso, utilizando una perforadora circular. Los discos se secaron en una estufa a 60 °C durante tres días y se pesaron posteriormente en una microbalanza. La perforadora tenía un área constante

(dos discos $\sim 0.55 \text{ cm}^2$) que se dividió por la masa seca de los discos para obtener el SLA.

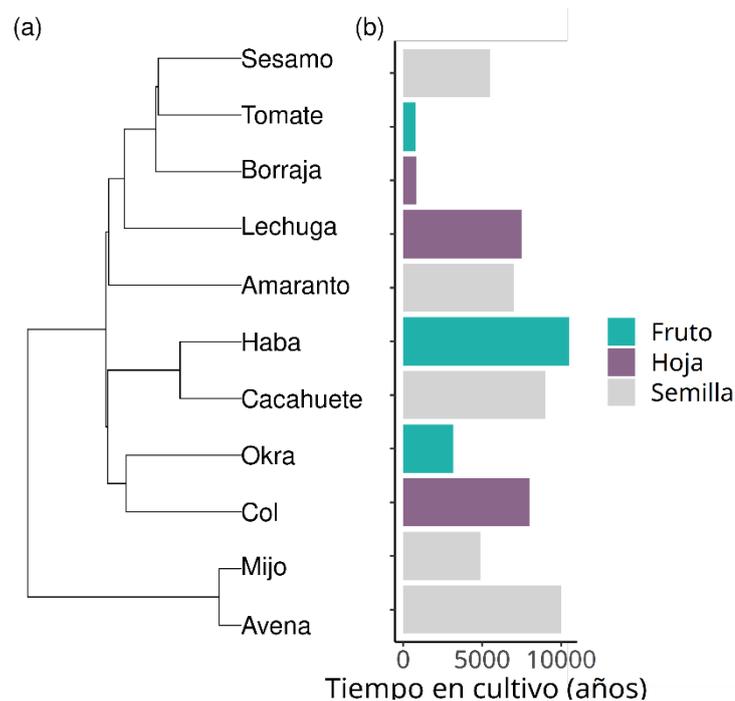
Análisis isotópicos: Los discos foliares se sellaron en cápsulas de estaño y se enviaron a Stable Isotope Facility, University of California, Davis, EEUU, donde se llevaron a cabo los análisis isotópicos con un espectrómetro de masas de isótopos estables (IRMS; <https://stableisotopefacility.ucdavis.edu/>). En concreto, se midió el contenido total en C y N foliar y la relación de los isótopos estables $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) y $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}$). Para saber la concentración foliar de C ([C]) y N ([N]), se dividió su contenido total por la masa de cada muestra. La eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno (PNUE) se calculó dividiendo la tasa fotosintética por el contenido en N, ambos expresados por unidad de superficie foliar.

Figura 1. De izquierda a derecha: foto de las bandejas de germinación al inicio del experimento, plantas en estado vegetativo adulto, medición de rasgos fisiológicos con el analizador de gases por infrarrojos.



Compilación de datos sobre la historia y origen de los cultivos: Se construyó una filogenia con los 11 cultivos, a partir de uno de los árboles más completos hasta la fecha para las angiospermas (Qian & Jin, 2016), utilizando la función *drop.tip* del paquete R “phytools” de R (Revell, 2012). También se recopiló información sobre el tiempo en cultivo (es decir, el registro más antiguo de explotación en cultivo (años)) y el órgano bajo selección artificial (ya sea frutos, hojas o semillas) (Fig. 2) (Milla, 2020). En los próximos meses, se compilará información sobre el clima en el origen geográfico de cada cultivo.

Figura 2. (a) Filogenia de las 11 especies de cultivo incluidas en el experimento. (b) Histograma del tiempo en cultivo, medido como el registro más antiguo de explotación agrícola, y órgano bajo selección humana.



Análisis estadísticos: Para evaluar los efectos de la domesticación y la mejora moderna sobre los rasgos ecofisiológicos y estequiométricos, se realizaron modelos lineales de efectos mixtos (LMM), utilizando la función *lme* del paquete "nlme" de R (Pinheiro et al., 2021). Los modelos incluyeron cada rasgo como variable respuesta, y el estado de domesticación, el grupo funcional y su interacción como efectos fijos. La identidad de la accesión, anidada dentro de la especie de cultivo, se incluyó como efectos aleatorios sobre el intercepto. La significación de los factores fijos se estimó utilizando la función *anova.lme* con sumas de cuadrados marginales (tipo III) en el paquete "nlme" de R (Pinheiro et al. 2020). La cantidad de varianza explicada por los modelos se evaluó utilizando la función *r.squaredGLMM* del paquete "MuMIn" de R (Barton, 2020).

Para calcular la magnitud y la dirección de los efectos de la domesticación y la mejora en los rasgos fisiológicos, se calculó el estadístico *G* de Hedges. En el caso de la domesticación, se calculó como la diferencia de medias entre las variedades locales y los progenitores silvestres de cada cultivo dividida por la desviación estándar de los dos grupos (Hedges et al., 1999). Los tamaños de los efectos de la mejora moderna se calcularon de la misma manera, pero utilizando los cultivares mejorados y las variedades locales como grupos de referencia. La *G* de Hedges y su intervalo de

confianza al 95% se calcularon utilizando la función *cohen.d* del paquete “*effsize*” de R (Torchiano, 2020).

Realizamos modelos filogenéticos de mínimos cuadrados generalizados (PGLS) para evaluar si los tamaños de los efectos de la domesticación en los rasgos fisiológicos se explicaban por el origen y la historia de los cultivos. El efecto de la domesticación sobre cada uno de los rasgos fisiológicos se incluyó como variable respuesta, mientras que el órgano bajo selección artificial y el tiempo en cultivo se incluyeron como predictores. Los modelos se ejecutaron por separado para cada variable respuesta y predictor. La significación de los factores fijos se estimó utilizando la función *anova* con sumas de cuadrados secuenciales (tipo I) en el paquete “*nlme*” de R (Pinheiro et al., 2021). En los próximos meses, se incluirán como predictores los datos sobre el clima en el origen geográfico de los cultivos y se realizarán estos mismos análisis para el proceso de mejora moderna. Además, se calculará la señal filogenética sobre los cambios en cada uno de los rasgos considerados.

Resultados obtenidos (cumplimiento de objetivos)

PREGUNTA (i): Se observa que no ha habido un cambio consistente en las tasas de asimilación de C a lo largo de la evolución bajo cultivo (Tabla 2). La domesticación ha tendido a promover un aumento en el área específica foliar y cambios en la química del N. Por ejemplo, las variedades locales mostraron mayores niveles de $\delta^{15}\text{N}$ y mejor eficiencia fotosintética en el uso del N que sus progenitores silvestres, pero una menor concentración foliar de N (Tabla 2). No se encontraron patrones generalizados de cambios en el resto de los rasgos por la domesticación. Durante la mejora moderna, sólo se observaron cambios consistentes en la concentración de C foliar (Tabla 2). Además, se observó variabilidad en los efectos según el grupo funcional para algunos rasgos (Tabla 2). Por ejemplo, los cereales mostraron aumento en la conductancia estomática, la eficiencia fotoquímica y la eficiencia en el uso del agua durante la mejora moderna, mientras que otros grupos funcionales no.

Tabla 2. Efectos de la domesticación y de la mejora en los rasgos fisiológicos y estequiométricos. Todos los modelos incluyeron una interacción ('×') entre el estatus (ya sea Dom -progenitor vs. local- o Mej - local vs. mejorado-) y el grupo funcional (FG). La tabla muestra la puntuación $F_{d.f.}$ y la significación de las variables predictoras (los valores en negrita son significativos a $P < 0.05$). La varianza de los modelos explicada por los efectos fijos se indica mediante el R^2 marginal (R^2m), y la varianza explicada por los efectos fijos y aleatorios se indica mediante el R^2 condicional (R^2c).

	Domesticación (Progenitor – Local)					Mejora moderna (Local – Mejorado)				
	Dom	FG	Dom × FG	R^2m	R^2c	Mej	FG	Mej × FG	R^2m	R^2c
	$F_{1,28}$	$F_{2,8}$	$F_{2,28}$			$F_{1,50}$	$F_{3,14}$	$F_{3,50}$		
SLA	4.06 *	0.86	1.28	0.17	0.61	0.37	1.45	0.03	0.15	0.73
A_{area}	0.48	0.09	0.77	0.05	0.33	1.50	0.42	2.36	0.10	0.53
A_{mass}	0.17	0.57	0.02	0.05	0.39	1.59	0.38	0.85	0.08	0.61
g_{wv}	0.44	1.62	0.41	0.15	0.44	0.81	1.56	4.70 *	0.10	0.57
ETR	1.36	1.10	1.80	0.10	0.41	2.30	1.72	1.38	0.13	0.56
F_v'/F_m'	0.04	0.40	0.84	0.08	0.54	1.45	0.61	6.23 **	0.08	0.68
δ¹³C	0.36	1.01	1.30	0.16	0.99	0.74	0.88	1.78	0.13	0.99
δ¹⁵N	4.61 *	1.59	0.08	0.18	0.60	3.71 .	0.32	0.68	0.09	0.42
Total C	2.62	0.41	1.28	0.09	0.68	6.22 *	0.50	1.23	0.07	0.65
Total N	4.29 *	0.16	0.64	0.07	0.44	0.64	0.15	0.52	0.01	0.45
C:N	3.16 .	0.07	0.54	0.05	0.40	2.99 .	0.51	1.58	0.03	0.46
WUE_i	0.41	2.41	0.22	0.22	0.60	0.31	1.96	4.81 *	0.11	0.63
PNUE	4.29 *	0.54	1.22	0.08	0.57	0.53	0.13	0.41	0.05	0.70

PREGUNTA (ii): La alta proporción de varianza explicada por la parte aleatoria de los modelos indicó una alta variabilidad en las respuestas a la domesticación y a la mejora entre las especies y accesiones (Tabla 2). Para algunos rasgos, las diferencias entre especies se explicaron por el órgano bajo selección y el tiempo de cultivo (Tabla 3). Queda por analizar la influencia del clima e interpretar los resultados más exhaustivamente.

Tabla 3. Efectos del órgano bajo selección (Organ), el tiempo de cultivo (Time) sobre los cambios en los rasgos ecofisiológicos durante la domesticación (G_{L-w} de Hedges). La tabla muestra la puntuación $F_{d.f.}$ de las variables predictoras y su significación. Los valores significativos ($P < 0,05$) se destacan en negrita.

Tamaño-efecto Domesticación	Órgano bajo selección	Tiempo en cultivo
G_{L-w}	$F_{2,8}$	$F_{1,9}$
SLA	9.43 **	0.9
Aarea	0.04	0.01
A_{mass}	0.04	0.01
g_{wv}	0.98	0.04
ETR	2.84	0.34
Fv'/Fm'	2.79	0.33
δ¹³C	2.97	6.48 *
δ¹⁵N	0.31	6.66 *
Total C	1.29	1.62
Total N	0.16	0.05
C:N	0.13	6.42 *
WUE_i	0.25	0.02
PNUE	0.12	1.07

2.3. Conclusiones y valoración de la ejecución

La ejecución del proyecto se ha ajustado bastante a los objetivos iniciales. El experimento se ha desarrollado con éxito, implementando adecuadamente la metodología planteada. La colaboración con Ismael Aranda (INIA) me ha permitido aprender mucho sobre ecofisiología y establecer vínculos para futuras colaboraciones. Gracias a ayuda económica he profundizado, no sólo en la fisiología de cultivos, sino también en la química y estequiometría. Dado que $\delta^{13}C$ está relacionado, entre otros aspectos, con la eficiencia en el uso del agua y $\delta^{15}N$ con el potencial de interacciones micorrícicas, la ayuda me ha permitido entender mejor cómo han cambiado las estrategias y el uso de los recursos con la domesticación, así como las potenciales interacciones ecológicas. A parte de formarme académicamente, esta oportunidad me ha permitido aprender sobre ejecución y gestión de proyectos científicos y liderazgo de equipos. El proyecto no hubiera sido posible sin la ayuda incondicional de Rubén Milla, Silvia Matesanz, Javier Palomino, Guillermo Gómez, Marina Ramos y Mario Blanco. Gracias por tanto a la AEET-SIBECOL y a todos los que han hecho posible que esto saliera adelante.

2.4. Publicaciones resultantes

Actualmente me encuentro elaborando el artículo derivado de este proyecto, junto con los coautores Rubén Milla e Ismael Aranda. Pretendemos enviarlo en Mayo de 2022 a la revista *Journal of Experimental Botany*. Los datos ecofisiológicos y estequiométricos obtenidos de este proyecto, se sumarán a otros a nivel anatómico foliar que, analizados en conjunto, tratarán de entender los efectos de la domesticación a distintos niveles. Parte de los resultados de este proyecto serán comunicados dentro de unos tres meses en un ciclo de seminarios del grupo de investigación "Ecología Evolutiva" del Área de Biodiversidad y Conservación de la Universidad Rey Jun Carlos. Además, se tiene previsto participar con una comunicación oral o póster en el 2º Congreso SIBECOL (2-8 Julio, Aveiro) para difundir los resultados del estudio.

3. Informe de gastos del proyecto. Relación de partidas de gastos y sus importes. Se deberán aportar justificantes originales de los pagos realizados (tickets, recibos o facturas).

Los 2000 € concedidos se destinaron a:

Gasto	Cantidad	Precio unidad	Coste total
Capsulas de estaño (Sn) prensadas	2 unidades (250)	63.50 €	127 €
Análisis de isótopos y de nutrientes foliares	266 muestras	8.5 \$	2,210 \$
Gastos de envío a EEUU	1 paquete	40.13 €	40.13 €

Los justificantes de los pagos realizados se encuentran anexados a la memoria.

4. Bibliografía

Aerts, R., & Chapin, F. S. (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.

Barton, K. (2020). *Mu-MIn: multi-model inference* (R package version 1.43.17.).

Blesh, J. (2017). Functional traits in cover crop mixtures: biological nitrogen fixation and multifunctionality. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 38–48.

Chacón-Labela, J., García Palacios, P., Matesanz, S., Schöb, C., & Milla, R. (2019). Plant domestication disrupts biodiversity effects across major crop types. *Ecology Letters*, 22(9), 1472–1482.

- Craine, J. M. (2009). *Resource strategies of wild plants*. Princeton University Press.
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., García-Palacios, P., & Milla, R. (2016). Biogeographic bases for a shift in crop C:N:P stoichiometries during domestication. *Ecology Letters*, *19*(5), 564–575.
- Doebley, J. F., Gaut, B. S., & Smith, B. D. (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, *127*(7), 1309–1321.
- Evans, L. T. (1993). *Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press.
- Hedges, L. v., Gurevitch, J., & Curtis, P. S. (1999). The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, *80*(4), 1150–1156.
- Hufford, M. B., Berny Mier y Teran, J. C., & Gepts, P. (2019). Crop biodiversity: an unfinished magnum opus of nature. *Annual Review of Plant Biology*, *70*(1), 727–751.
- Martin, A. R., & Isaac, M. E. (2018). Functional traits in agroecology: advancing description and prediction in agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, *55*, 5–11.
- Milla, R. (2020). Crop Origins and Phylo Food: a database and a phylogenetic tree to stimulate comparative analyses on the origins of food crops. *Global Ecology and Biogeography*, *29*(4), 606–614.
- Milla, R., de Diego-Vico, N., & Martín-Robles, N. (2013). Shifts in stomatal traits following the domestication of plant species. *Journal of Experimental Botany*, *64*(11), 3137–3146.
- Milla, R., & Matesanz, S. (2017). Growing larger with domestication: a matter of physiology, morphology or allocation? *Plant Biology*, *19*(3), 475–483.
- Milla, R., Osborne, C. P., Turcotte, M. M., & Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology and Evolution*, *30*(8), 463–469.
- Nadal, M., & Flexas, J. (2018). Variation in photosynthetic characteristics with growth form in a water-limited scenario: implications for assimilation rates and water use efficiency in crops. *Agricultural Water Management*, *216*, 457–472.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & Team, R. C. (2021). *nlme: linear and nonlinear mixed effects models* (R package version 3.1-152).
- Poorter, H., Bühler, J., van Dusschoten, D., Climent, J., & Postma, J. A. (2012). Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, *39*(11), 839–850.
- Preece, C., Jones, G., Rees, M., & Osborne, C. P. (2021). Fertile Crescent crop progenitors gained a competitive advantage from large seedlings. *Ecology and Evolution*, *11*(7), 3300–3312.
- Purugganan, M. D., & Fuller, D. Q. (2009). The nature of selection during plant domestication. *Nature*, *457*(7231), 843–848.
- Qian, H., & Jin, Y. (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, *9*(2), 233–239.

- Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223.
- Roucou, A., Violle, C., Fort, F., Roumet, P., Ecartot, M., & Vile, D. (2017). Shifts in plant functional strategies over the course of wheat domestication. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 25–37.
- Whitehead, S. R., Turcotte, M. M., & Poveda, K. (2016). Domestication impacts on plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712), 20160034.
- Wood, S. A., Karp, D. S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., & Palm, C. A. (2015). Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(9), 531–539.
- Xiong, D., & Flexas, J. (2018). Leaf economics spectrum in rice: leaf anatomical, biochemical, and physiological trait trade-offs. *Journal of Experimental Botany*, 69(22), 5599–5609.
- Yarkhunova, Y., Edwards, C. E., Ewers, B. E., Baker, R. L., Aston, T. L., McClung, C. R., Lou, P., & Weinig, C. (2016). Selection during crop diversification involves correlated evolution of the circadian clock and ecophysiological traits in *Brassica rapa*. *New Phytologist*, 210, 133–144.



Alicia Gómez

Fdo: Alicia Gómez Fernández en Madrid, a 31 de enero de 2022