



IMPLICACIONES DE LA REPRODUCCIÓN SEXUAL DE *TITHONIA DIVERSIFOLIA* EN LA IMPLEMENTACIÓN DE SISTEMAS SILVOPASTORILES INTENSIVOS

IMPLICATIONS OF SEXUAL REPRODUCTION OF *TITHONIA DIVERSIFOLIA* FOR IMPLEMENTING INTENSIVE SILVOPASTORAL SYSTEMS

Rocío SANTOS-GALLY*

CONACYT-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, 04510 México, CDMX.

* Email: rsantos@iecologia.unam.mx

La ganadería convencional, de pastos a cielo abierto, es una de las principales contribuyentes a los problemas ambientales globales, incluida la deforestación, el cambio climático y la pérdida de biodiversidad, por lo que representa una forma insostenible de producción. Como respuesta a esto, los sistemas silvopastoriles intensivos, que integran intencionalmente el ganado y diferentes estratos de vegetación (pastos, herbáceas, arbustos, palmeras y/o árboles), se han ido incrementando en América Latina. Estos sistemas aumentan la oferta forrajera y la calidad del suelo, fomentan mayor diversidad de organismos, y mejoran el bienestar animal, lo que conlleva a una práctica agropecuaria sostenible. El uso de *Tithonia diversifolia* como arbustiva forrajera representa una fuente rica en proteínas y fósforo para el ganado. Con su utilización se incrementan los ingresos, debido a la mayor productividad. La propagación de *T. diversifolia* se ha realizado principalmente de forma vegetativa, lo que se traduce en mayores costos de implementación, reducción de la variabilidad genética y plantas con raíces más débiles y superficiales. La siembra mediante semillas optimizaría su uso en sistemas silvopastoriles intensivos, por lo que es crucial identificar la condición reproductiva de la especie. Asimismo, conocer la variabilidad del heteromorfismo de los frutos (dos formas dentro del mismo individuo) a nivel poblacional, puede ofrecer pautas para la correcta planificación de colectas de semillas. En este trabajo se compilan resultados relacionados con la reproducción sexual y heteromorfismo del fruto en *T. diversifolia*, de manera que permitan incrementar el conocimiento sobre la planta y su repercusión en la implementación de SSPi.

Palabras clave: Asterácea, ganadería sostenible, heteromorfismo de fruto, cruzamientos manuales, sistema de incompatibilidad, polinizadores

Conventional cattle breeding, from pasture to free-range, is one of the primary contributors to global environmental problems, including deforestation, climate change, and biodiversity loss, thereby representing an unsustainable production form. As a response, intensive silvopastoral systems combining purposely cattle and different plant strata (pastures, grasses, shrubs, palms and/or trees) have increased in Latin America. These systems increase forage supply and soil quality, promote greater diversity in organisms, and enhance animal welfare, which involves a sustainable agricultural practice. The use of *Tithonia diversifolia* as forage shrub represents a source rich in proteins and phosphorus for cattle. Its use raises incomes, due to higher productivity. The spread of *T. diversifolia* has been conducted primarily in a vegetative form, which translates into higher implementation costs, genetic variability reduction, and plants of feeble and more superficial roots. Seed sowing could optimize its use in intensive silvopastoral systems, being crucial to identify this species reproductive condition. Likewise, getting to know fruit heteromorphism variability (two forms in the individual) at population level may provide standards for the correct planning of seed collections. This study compiles outcomes on sexual reproduction and fruit heteromorphism in *T. diversifolia*, permitting to gain knowledge on the plant and its effect on the implementation of intensive silvopastoral systems.

Key words: Asteraceae, sustainable cattle breeding, fruit heteromorphism, manual crossing, incompatibility system, pollinators

Introducción

En las últimas décadas, la expansión e intensificación de la agricultura y la ganadería han sido reconocidas como las principales contribuyentes a los problemas ambientales globales, incluida la deforestación, el cambio climático y la

pérdida de biodiversidad (Gibbs *et al.* 2010). Al mismo tiempo, la ganadería es el medio de subsistencia de 1 millón 400 mil personas en el mundo (Herrero *et al.* 2013, 2016) y proporciona alimento a 800 millones de personas con inseguridad alimentaria (Engler *et al.* 2018). Impulsada por la creciente demanda de proteína animal (Valin *et al.* 2014), el

Recibido: 10 de mayo de 2022

Aceptado: 12 de agosto de 2022

Conflicto de intereses: Los autores declaran que no existen conflictos de intereses



Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



crecimiento de la población humana y el aumento del ingreso *per cápita* (Alexandratos y Bruinsma 2012), se espera que en América Latina y el Caribe exista un total de 517 millones de cabezas de ganado vacuno y búfalo para 2050 (Alexandratos y Bruinsma 2012). Entre 2010-2018, el aumento de la ganadería se relacionó con la pérdida de aproximadamente de 2.8 millones de ha/año de cobertura forestal (FRA 2020 RSS). Esta presión sobre los ecosistemas se ejerce, en parte, por las prácticas ganaderas convencionales, que se desarrollan en extensas áreas de pastos sin cobertura arbórea (Herrero *et al.* 2016), sometidas a un continuo sobrepastoreo de forrajes bajos en proteína (7 %) y de baja digestibilidad (55 %). Esto contribuye a bajas cargas ganaderas (± 0.6 unidades animales ha⁻¹), lo que hace que la ganadería tropical registre bajos niveles de productividad y competitividad (González *et al.* 2015). La ganadería extensiva promueve pastos improductivos, debido a la erosión del suelo como resultado del pastoreo excesivo, la poca retención de humedad y las altas temperaturas por la falta de sombra, por lo que continuamente mayor número de áreas de bosque se convierten en nuevos pastizales. Otro factor que contribuye a la transformación de la tierra en los trópicos es el floreciente comercio de piensos para la producción de carne.

La carne, en comparación con otros productos de la canasta básica europea, contribuye en más del 50 % de la transformación de la tierra para la producción de piensos (Crenna *et al.* 2019 y EC-JRC 2022). En América del Sur, se reemplaza cada año medio millón de hectáreas de bosque para la producción de soja (Goldman *et al.* 2020), de la que aproximadamente 77 % se destina a forrajes para la producción intensificada de animales (lotes de engorde) (FAO 2020). La provisión de carne para un mercado creciente impulsará aún más la conversión de bosques en tierras agrícolas para la producción de piensos y de pastos destinados a la ganadería convencional.

En este contexto, los sistemas silvopastoriles (SSP) en América Latina representan una alternativa sostenible a la ganadería, como parte de las soluciones basadas en la naturaleza para capturar carbono (López-Santiago *et al.* 2019), incrementar la rentabilidad de la producción ganadera (Chará *et al.* 2019), liberar áreas no aptas para la ganadería destinadas a zonas de restauración ecológica (Calle *et al.* 2012), y proteger así parte de la gran biodiversidad acumulada en el trópico. Los SSP consisten en una combinación bien diseñada de diferentes estratos de vegetación como pastos, hierbas, arbustos, árboles y/o palmeras. En particular, los sistemas silvopastoriles intensivos (SSPi) representan soluciones innovadoras, ya que se basan en la intensificación de plantas forrajeras altamente proteínicas, por su alto contenido de N y P, que

sirven para el ramoneo directo del ganado y son un elemento clave en el sistema. Además, el uso de cerco eléctrico se utiliza para la rotación del ganado, lo que permite controlar la erosión del suelo al evitar el constante pisoteo, mientras que se les oferta agua fresca de acceso permanente. Se evita así que el ganado se desplace hacia fuentes de agua naturales. Las especies actualmente utilizadas para los estratos arbustivos en los SSPi son *Leucaena leucocephala*, *Tithonia diversifolia*, *Guazuma ulmifolia* y *Sambucus peruviana* (Murgueitio *et al.* 2016). Plantadas en altas densidades (entre 5,000 y 40,000 ha⁻¹) en los potreros, *L. leucocephala* facilita una alta fijación y transferencia de nitrógeno, mientras que *T. diversifolia* favorece la solubilización de fósforo en suelos ácidos. Se beneficia así a los pastos asociados (Bacab 2013 y González 2013).

En México, se estima que aproximadamente 10 mil ha de SSPi con *Leucaena leucocephala* var. Cunningham han sido establecidas en nueve estados de la República (Murgueitio *et al.* 2016 y Chará *et al.* 2019). Originaria de México, Centroamérica y las Antillas (Grether *et al.* 2006), esta especie predomina en el bosque tropical caducifolio, con altos requerimientos de luz (heliófila). Tolera suelos pedregosos, con muy poca resistencia a suelos encharcados y, sobre todo, se desarrolla apropiadamente en suelos neutros y alcalinos (Murgueitio *et al.* 2016). Es por esta razón que, en condiciones de suelos ácidos, se recomienda la implementación de *Tithonia diversifolia*. También originaria de México y Centroamérica, esta especie es pionera de diferentes ecosistemas, ya que se encuentra comúnmente en claros, bordes de caminos y lugares antropizados, circundando desde selvas tropicales hasta bosques de pino-encino. Crece en diferentes tipos de suelos (arcillosos, arenosos, limosos), desde los 0 hasta los 2500 m s.n.m., y su uso se ha incrementado como especie forrajera, pues posee una calidad de hasta 28.8 % de proteína. Es apta para diferentes tipos de ganado (ovino, caprino, porcino, bovino) y tiene amplia adaptación edafoclimática (Calle y Murgueitio 2008 y Mauricio *et al.* 2017). *Tithonia diversifolia* se ha implementado en SSPi de Sudamérica y Cuba, con densidades de entre 6 mil - 40 mil plantas/ha⁻¹. En México, existen ejemplos de su implementación como forrajera de corte y acarreo en Veracruz, con resultados prometedores (Romero González 2018). Sin embargo, como elemento de SSPi, aún es escasa. En el proyecto Ganadería Sostenible para el Trópico Mexicano, iniciamos en 2018-2020 colaboraciones con ganaderos en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Actualmente, tres ranchos con producción doble propósito han implementado *Tithonia diversifolia* mediante reproducción vegetativa para el ramoneo directo de los animales (figura 1). La intención es transitar hacia la implementación vía semilla, por lo que se ha desarrollado una línea de investigación para el conocimiento sobre la reproducción sexual de la especie.



Figura 1. Plantación de estacas de *Tithonia diversifolia* para ramoneo directo en tres ranchos de Los Tuxtlas, Veracruz (Imágenes: R. Santos-Gally).

La reproducción de *T. diversifolia* en los SSPi se ha desarrollado, en su gran mayoría, de forma vegetativa (Ruiz *et al.* 2014), ya que la siembra de semillas resulta en baja germinación (Zapata y Silva 2016). Sin embargo, se ha demostrado baja germinación de semillas sembradas 15 días después de la recolección, mientras que aquellas que se sembraron cuatro meses después de haberse almacenado a temperatura ambiente (19 °C), presentaron germinación del 90 %. (Santos-Gally *et al.* 2020). Estos resultados corroboran la latencia de *T. diversifolia* en poblaciones de México y en poblaciones introducidas en África y Asia (Agboola *et al.* 2006, Wen 2015, Rodríguez *et al.* 2019 y Santos-Gally *et al.* 2020), lo que podría representar una explicación a los bajos porcentajes de germinación informados (Ruiz *et al.* 2018). A su vez, existe variación discreta en la expresión morfológica de los frutos (aquenios) entre las cabezuelas (infrutescencias) de *T. diversifolia*, lo que se relaciona en algunas poblaciones con diferencias en la germinación (Santos-Gally *et al.* 2020). Por ejemplo, semillas derivadas de los aquenios centrales de una población del sur de Veracruz presentaron diferencias significativas respecto a las semillas derivadas de aquenios periféricos (87.5 % y 68.7 %, respectivamente) (Santos-Gally *et al.* 2020). En contextos agrícolas, el heteromorfismo de frutos puede ser desventajoso, ya que da como resultado una germinación y un establecimiento de plántulas escalonados, lo que reduce el rendimiento y complica el manejo de plagas y el crecimiento (Mitchell *et al.* 2017). Por lo tanto, los análisis de la proporción de morfos entre poblaciones resultan de gran importancia, en particular si se planea coleccionar material silvestre para implementación desde semilla.

El éxito de la germinación se podría relacionar también con el de la reproducción sexual. Es decir, la producción de frutos y semillas viables, que puedan germinar para dar lugar a la siguiente generación. En plantas hermafroditas (presencia de ambos sexos en el mismo individuo), la reproducción sexual se puede llevar a cabo por autofecundación o por entrecruzamiento (Barrett 2014). Dos fuerzas opuestas condicionan la evolución del primero: la ventaja de transmitir 50 % de genes autocompatibles y la disminución endogámica. La depresión endogámica se

refiere a la reducción de la viabilidad y fertilidad, o de ambas, en la descendencia proveniente de autofecundación, con respecto a la que se produce por cruzamiento entre individuos genéticamente distintos. La autofecundación provee aseguramiento reproductivo, especialmente en situaciones ecológicas, donde el número de posibles parejas sexuales es escaso (en un proceso de colonización o cuello de botella) o bien donde hay escasez de polinizadores (poca dispersión de los granos de polen) (Jarne y Charlesworth 1993). El cruzamiento entre individuos genéticamente distintos (entrecruzamientos) promueve la diversidad genética, con nuevos alelos en un linaje que puede contribuir a la adaptación local (Linhart y Grant 1996).

Para asegurar el entrecruzamiento entre individuos existen diversos mecanismos, el más extendido entre las angiospermas es el sistema de autoincompatibilidad, que impide la autofecundación (Barrett 2014). Un sistema de autoincompatibilidad combina mecanismos fisiológicos, genéticos (dialélicos), esporofíticos y bioquímicos para evitar la autofecundación, lo que promueve fertilizaciones exclusivas si el polen se transfiere con éxito entre individuos (Lloyd y Webb 1992). En especies alógamas (polinización cruzada), la producción de semillas viables estaría determinada por la transferencia de polen entre parejas genéticamente diferentes. Determinar la producción de semillas por autopolinización o polinización cruzada nos permite establecer la presencia de un sistema de incompatibilidad. Debido a la importancia de *T. diversifolia* para la implementación de SSPi a través de semillas, en este trabajo se compila la información referente al éxito en la producción de semillas después de diferentes tratamientos, con los que se determinó si *T. diversifolia* presenta un sistema de autoincompatibilidad.

Desarrollo

Heteromorfismo del fruto

Durante octubre y noviembre del 2019, se colectaron entre 3-10 cabezas, de entre 3-10 individuos en 32 poblaciones de *T. diversifolia* en Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Los aquenios se clasificaron en centrales, cuando presentaban corona con aristas subiguales y periféricos, con

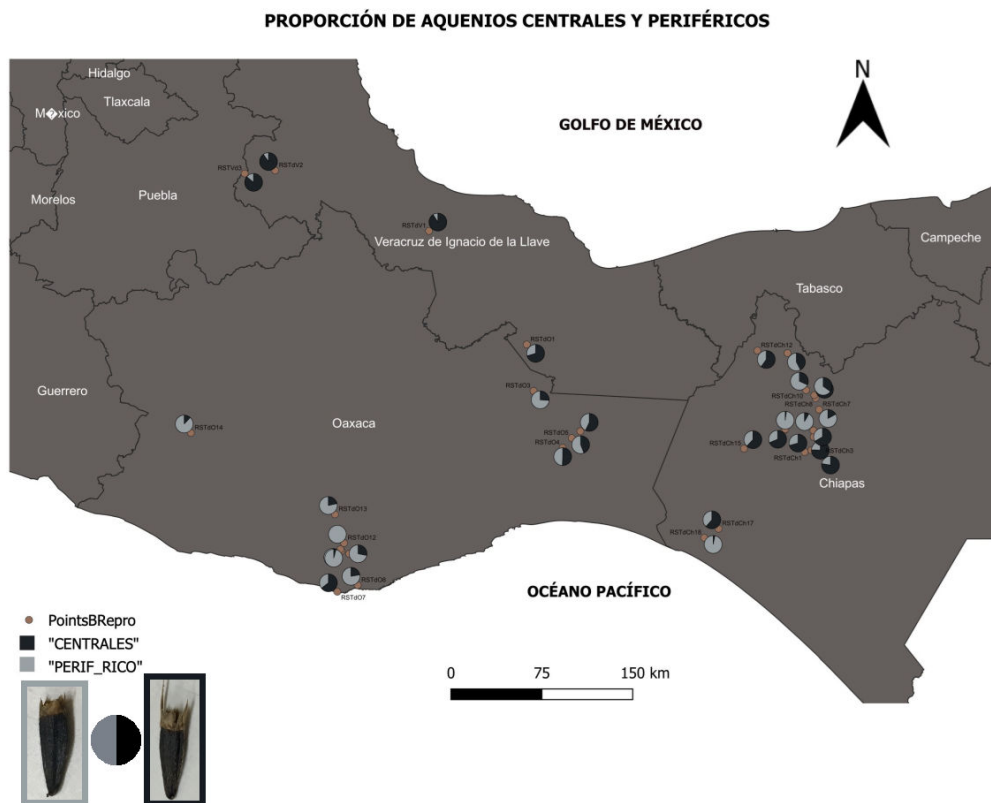


Figura 2. Proporción de achenios centrales (negro) y periféricos (gris claro) en 32 poblaciones de *T. diversifolia* en el transcurso de su distribución natural en Veracruz, Oaxaca y Chiapas.

corona en ausencia de aristas (siguiendo a [Blake 1921](#)). De un total de 28,270 achenios, provenientes de 182 individuos se caracterizaron 12,242 achenios centrales y 16,028 periféricos. En total, siete poblaciones presentaron desviación hacia achenios centrales, 13 poblaciones tuvieron desviación hacia achenios periféricos y 12 una proporción similar de achenios centrales y periféricos ([figura 2](#)).

Sistema de incompatibilidad

Durante marzo del 2020, se realizaron polinizaciones manuales en campo para determinar si *T. diversifolia* presenta un sistema de incompatibilidad. Se aplicaron dos tratamientos de polinización manual: autopolinización y polinización cruzada en 4,994 y 1,525 flores de 29 individuos, respectivamente. A 10,028 y 2,246 flores de 29 y 9 individuos se les aplicó el tratamiento control y la autopolinización autónoma, respectivamente. Las flores para el tratamiento de polinización cruzada se emascularon previamente a la dehiscencia de las anteras. Se asignaron aleatoriamente cada uno de los cuatro tratamientos a cuatro capítulos en diferentes posiciones de la planta. El número de repeticiones por tratamiento se equilibró entre los individuos.

Se realizaron polinizaciones manuales diariamente durante tres días, en capítulos que se marcaron y embolsaron con redes de exclusión (tamaño de poro de 0.1 mm), para evitar cualquier posible contaminación por polen. Las polinizaciones cruzadas involucraron a un solo donante de polen, elegido al azar para transferir el polen a todas las flores abiertas dentro del capítulo. La autopolinización no involucró flores emasculadas, que se polinizaron a mano con el uso de polen obtenido de la misma flor. En ambos tratamientos, se eliminaron los botones florales que rodeaban a las flores, para evitar confusiones al recolectar los achenios. El control de polinización abierta involucró capítulos marcados con botones que se abrieron en los días anteriores al experimento o durante el mismo, y estos botones permanecieron disponibles para los visitantes durante todo el experimento. Con los achenios/semillas producidas por estos capítulos, se pudo determinar si existe limitación de polen en la población o si las polinizaciones manuales fueron efectivas, lo que estaría indicado por la falta de diferencias significativas entre la polinización cruzada y el control. Finalmente, 25 capítulos en nueve individuos se embolsaron para determinar si las plantas pueden producir frutos mediante la autopolinización no manipulada (automática). Los frutos se cosecharon tres o

cuatro semanas después de la polinización, momento en el cual se contó el número de achenios con semilla y semilla abortada (aquenio vacío). Para probar el efecto de diferentes tratamientos en la producción de frutos (flores que pasan a frutos), se utilizó un modelo de regresión beta con distribución beta y funciones de enlace logit. Se incluyó el tratamiento como variable explicativa categórica. Para ambos análisis, se utilizó el paquete *betareg* (Simas y Rocha 2006) en R (Team 2018). La relación de los promedios de los tratamientos de autopolinización y polinización cruzada se utilizó para medir el índice de autocompatibilidad propuesto por Becerra y Lloyd (1992). Un valor igual o inferior a 0.75 indica que la especie es autoincompatible.

Los resultados muestran que *T. diversifolia* presentó un sistema de incompatibilidad. El valor del índice de autocompatibilidad fue inferior a 0.75 (SCI = 0.55). En la figura 3 se puede ver que la polinización autónoma y la autopolinización mostraron un éxito significativamente menor en comparación con la polinización cruzada y el control ($P < 0.0001$). La proporción media de frutos producidos por polinización cruzada fue de 65.31 %, mientras que para autopolinización fue de 36.2 %, en tanto que para autopolinización autónoma fue de 2 % (figura 3). El control no difirió significativamente del tratamiento de polinización cruzada, por lo que se puede decir que no hubo limitación por polen. El tratamiento de autopolinización no manipulada indicó que *Tithonia diversifolia* requiere de vectores bióticos para la transferencia de los gametos masculinos y por ende, la fecundación de los óvulos.

Conclusiones

En diferentes países, *Tithonia diversifolia* es de particular interés debido a su alto contenido de proteína (28 %) y al hecho de que es capaz de fijar fósforo mediante la asociación con micorrizas, lo que ayuda a la recuperación del suelo y aumenta la productividad (Mahecha et al. 2007 y Rivera et al. 2011). Además de estas propiedades, la capacidad de respuesta a la herbivoría la convierte en una excelente candidata para su implementación como alimento en sistemas silvopastoriles intensivos (Calle y Murgueitio 2008). Sin embargo, en aquellos países donde se ha utilizado *T. diversifolia* para tales fines, la reproducción de las plantas se ha limitado a la reproducción vegetativa, debido al bajo éxito de germinación. La latencia encontrada en diferentes poblaciones de México se puede romper si las semillas se almacenan durante cuatro meses antes de la siembra (Santos-Gally et al. 2020), como se informó en estudios previos realizados con plantas introducidas fuera de su área de distribución nativa (Wen 2015). Los achenios periféricos presentaron menor éxito de germinación sin tratamiento pre-germinativo, por lo que se les atribuye mayor latencia (Santos-Gally et al. 2020). En este estudio, 41 % de las

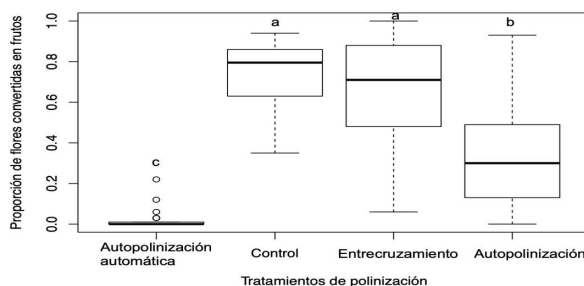


Figura 3. El diagrama de caja muestra la mediana de la producción de frutos de los cuatro tratamientos de polinización realizados en *Tithonia diversifolia*. El cuartil inferior (Q1) y superior (Q3), representan medidas en el rango de percentil 9-91. Los datos que quedan fuera del rango Q1-Q3 se representan como valores atípicos.

poblaciones presentó desviación hacia los achenios periféricos, mientras que 22 % constituyen poblaciones con desviación hacia achenios centrales. El 36 % restante de las poblaciones se mantiene en equilibrio entre los dos tipos de achenios. Se debe considerar la proporción de achenios en las poblaciones al planificar colectas de semillas para la implementación de SSPi.

La presencia de un sistema autoincompatible en *T. diversifolia* destaca la importancia de tener individuos genéticamente diferentes para obtener el mayor número de semillas viables. Si se opta por establecer una parcela de plantas para obtener semillas, es muy recomendable que las plantas de esta parcela provengan de una población natural lo más numerosa posible, así como elegir semillas de individuos que se encuentren entre 10 y 15 metros, con el fin de favorecer diferencias genéticas entre los individuos y disminuir el riesgo de la depresión endogámica. Aunque en este estudio específico no se analizó la presencia de depresión endogámica, en especies autoincompatibles (*Raphanus sativus* y *Leontodon autumnalis*). Existe evidencia de una disminución en la producción de semillas en plantas que se producen a partir de la autopolinización (Nason y Ellstrand 1995 y Picó y Koubek 2003). Las plantas provenientes de cruces entre parientes pueden presentar efectos negativos por la reducción de la variación genética, lo que se puede expresar en una reducción de la producción, germinación o crecimiento de plántulas (Cheptou et al. 2000).

Debido al interés de *T. diversifolia* en la implementación de SSPi a través de semilla, su obtención se debe concentrar en poblaciones mayores a 200 individuos, con el fin de evitar cosechar semillas vanas. Además, es importante notar que si se obtienen semillas de plantas que fueron reproducidas vegetativamente, sus semillas resultantes pueden presentar una pérdida de variabilidad genética que podría tener efectos no deseados en el crecimiento y la

producción de semillas fértiles. En el futuro, es importante investigar si la disminución de la variabilidad genética también podría afectar la calidad del forraje o la resistencia a la herbivoría, y ambas. El estudio indica que la producción de semillas por entrecruzamiento, o por polinización natural, es 50 % mayor que por autofecundación, por lo que las semillas que provienen de poblaciones naturales en la región estudiada se pueden utilizar para el establecimiento de futuros SSPi. Estos resultados también resaltan la importancia de los polinizadores naturales para la producción de semillas y la reproducción exitosa de la especie.

Referencias

- Achard, F., Beuchle, R., Mayaux, P., Stibig, H.-J., Bodart, C., Brink, A., Donnay, F., Lupi, A., Carboni, S., Desclee, B., Donnay, F., Eva, H.D., Lupi, A., Rasi, R., Seliher, R. & Simonetti, D. 2014. "Determination of tropical deforestation rates and related carbon losses from 1990 to 2010". *Global Change Biology*, 20(8): 2540-2554, ISSN: 1365-2486. <https://doi.org/10.1111/gcb.12605>.
- AGAL 2008. *Livestock Policy Briefs 03: Cattle ranching and deforestation*. FAO-ONU. Rome Available: http://www.fao.org/ag/againfo/resources/en/pubs_sap.html
- Agboola, D.A., Idowu, W.F., Kadiri, M. 2006. "Seed germination and seedling growth of the Mexican sunflower *Tithonia diversifolia* (Compositae) in Nigeria, Africa". *Revista de Biología Tropical*, 54(2): 395-402, ISSN: 0034-7744.
- Alexandratos, N. & Bruinsma, J. 2012. *World Agriculture towards 2030/2050: The 2012 Revision*. Paper No. 12-03, Food and Agriculture Organization (FAO), Rome.
- Bacab, H.M., Madera, N.B., Solorio, F.J., Vera, F. & Marrufo, D.F. 2013. "Los sistemas silvopastoriles intensivos con *Leucaena leucocephala*: una opción para la ganadería tropical". *Avances en Investigación Agropecuaria*, 17(3): 67-81, ISSN: 0188-7890.
- Baccini, A., Goetz, S. J., Walker, W.S., Laporte, N.T., Sun, M., Sulla-Menashe, D., Hackler, J., Beck, P.S.A., Dubayah, R., Friedl, M. A., Samanta, S. & Houghton, R.A. 2012. "Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps". *Nature Climate Change*, 2: 182-185, ISSN: 1758-6798. <https://doi.org/10.1038/nclimate1354>.
- Barrett, S.C.H. 2014. Evolution of mating systems: outcrossing versus selfing. In: *The Princeton Guide to Evolution* (Ed. J. Losos) Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 356-362.
- Becerra, J.X. & Lloyd, D.G. 1992. "Competition-dependent abscission of self-pollinated flowers of *Phormium tenax* (Agavaceae): a second action of self-incompatibility at the whole flower level?". *Evolution*, 46(2): 458-469, ISSN: 1558-5646. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb02051.x>
- Blake, S.F. 1921. "Revision of the genus *Tithonia*". *Contributions from the United States National Herbarium*, 20(10): 423-436, ISSN: 0097-1618.
- Calle, Z. & Murgueitio, E. 2008. "El botón de oro: arbusto de gran utilidad para sistemas ganaderos de tierra caliente y de montaña. Bogotá, Colombia". *Revista Carta Fedegán*, 108: 54-63, ISSN: 0123-2312.
- Calle, Z., Murgueitio, E. & Chará J. 2012. "Integrating forestry, sustainable cattle ranching and landscape restoration". *Unasyuva*, 63(239): 31-40, ISSN: 0041-6436.
- Crenna, E., Sinkko, T. & Sala, S. 2019. "Biodiversity impacts due to food consumption in Europe". *Journal of Cleaner Production*, 227: 378-391, ISSN: 1879-1786. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.04.054>.
- Chará, J., Reyes, E., Peri, P., Otte, J., Arce, E. & Schneider, F. 2019. *Silvopastoral Systems and their Contribution to Improved Resource Use and Sustainable Development Goals: Evidence from Latin America*. FAO, CIPAV and Agri Benchmark, Cali, 60 pp.
- Cheptou, P.O., Imbert, E., Lepart, J. & Escarre, J. 2000. "Effects of competition on lifetime estimates of inbreeding depression in the outcrossing plant *Crepis sancta* (Asteraceae)". *Journal of Evolutionary Biology*, 13(3): 522-531, ISSN: 1010-061X. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00175.x>.
- European Commission- Joint Research Center (EC-JRC). 2022. *Consumption footprint platform*. Available: <https://epl-ca.jrc.ec.europa.eu/ConsumptionFootprintPlatform.html>
- Engler, J.O. & von Wehrden, H. 2018. "Global assessment of the non-equilibrium theory of rangelands: Revisited and refined". *Land Use Policy*, 70(6): 479-484, ISSN: 1873-5754. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2017.11.026>.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2020. <https://www.fao.org/faostat/>
- FRA. 2020. Available in: <https://www.fao.org/forest-resources-assessment/remote-sensing/fra-2020-remote-sensing-survey/en/>
- Gibbs, H.K., Ruesch, A.S., Achard, F., Clayton, M.K., Holmgren, P., Ramankutty, N. & Foley, J.A. 2010. "Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(38): 16732-16737, ISSN: 1091-6490. <https://doi.org/10.1073/pnas.0910275107>.
- Goldman, E., Weisse, M.J., Harris, N. & Schneider, M. 2020. *Estimating the Role of Seven Commodities in Agriculture-Linked Deforestation: Oil Palm, Soy, Cattle, Wood Fiber, Cocoa, Coffee, and Rubber*. Technical Note.

- Washington, DC: World Resources Institute. Available: wri.org/publication/estimating-the-role-of-seven-commodities-in-agriculture-linked-deforestation
- González, R., Sánchez, M.S., Chirinda, N., Arango, J., Bolívar, D.M., Escobar, D., Tapasco, J. & Barahona, R. 2015. "Limitaciones para la implementación de acciones de mitigación de emisiones de gases de efecto de invernadero (GEI) en sistemas ganaderos en Latinoamérica". *Livestock Research for Rural Development*, 27(12), Article #249, ISSN: 2521-9952. <http://www.lrrd.org/lrrd27/12/gonz27249.html>.
- González, J.M. 2013. "Costos y beneficios de un sistema silvopastoril intensivo (SSPI), con base en *Leucaena leucocephala*. Estudio de caso en el municipio de Tepalcatepec, Michoacán, México". *Avances en Investigación Agropecuaria*, 17(3): 35-50, ISSN: 0188-7890.
- Grether, R., Martínez-Bernal, A., Luckow, M., Zárate, S. 2006. Mimosaceae. Tribu Mimoseae. En: Dávila A, Villaseñor R, Medina L. Téllez V. (eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 44. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F
- Herrero, M., Henderson, B., Havlík, P., Thornton, P.K., Conant, R.T., Smith, P., Wierseni, S., Hristov, A. N., Gerber, P., Gill, M., Butterbach-Bahl, K., Valin, H., Garnett, T. & Stehfest, E. 2016. "Greenhouse gas mitigation potentials in the livestock sector". *Nature Climate Change*, 6(5): 452-461, ISSN: 1758-6798. <https://doi.org/10.1038/nclimate2925>.
- Herrero, M., Grace, D., Njuki, J., Johnson, N., Enahoro, D., Silvestri, S. & Rufino, M.C. 2013. "The roles of livestock in developing countries". *Animal*, 7: 3-18, ISSN: 1751-732X. <https://doi.org/10.1017/S1751731112001954>.
- Jarne, P. & Charlesworth, D. 1993. "The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 441-466, ISSN: 0066-4162. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.002301>.
- Lewis, S.L., Edwards, D.P. & Galbraith, D. 2015. "Increasing human dominance of tropical forests". *Science*, 349(6250): 827-832, ISSN: 1095-9203. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9932>.
- Linhart, Y.B. & Grant, M.C. 1996. "Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 237-277, ISSN: 0066-4162.
- López-Santiago, J.G., Casanova-Lugo, F., Villanueva-López, G., Díaz Echeverría, V.F., Solorio-Sánchez, J., Martínez-Zurimendi, P., Aryal, D.R. & Chay-Canul, A.J. 2019. "Carbon storage in a silvopastoral system compared to that in a deciduous dry forest in Michoacán, Mexico". *Agroforestry Systems*, 93(1): 13, ISSN: 1572-9680. <https://doi.org/10.1007/s10457-018-0259-x>.
- Lloyd, D.G. & Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. In: S. C. H. Barrett (Ed.). *Evolution and function of heterostyly* (pp. 151-178). Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag.
- Mauricio, R.M., Calsavara, L.H.F., Ribeiro, R., Pereira, L.G.R., Freitas, D.S., Paciullo, D.S., Barahona, R., Rivera, J.E., Chará, J. & Murgueitio, E. 2017. "Feed ruminants using *Tithonia diversifolia* as forage". *Journal of Dairy, Veterinary & Animal Research*, 5(3): 117-120, ISSN: 2377-4312. <https://doi.org/10.15406/jdvar.2017.05.00146>.
- Mahecha, L., Escobar, J.P., Suárez, J.F. & Restrepo, L.F. 2007. "*Tithonia diversifolia* (Helmsl.) Gray (botón de oro) como suplemento forrajero de vacas F1 (Holstein por Cebú)". *Livestock Research for Rural Development*, 19(2), Article #16, ISSN: 2521-9952. <http://www.lrrd.org/lrrd19/2/mahe19016.htm>
- Mitchell, J., Johnston, I.G. & Bassel, G.W. 2017. "Variability in seeds: Biological, ecological, and agricultural implications". *Journal of Experimental Botany*, 68(4): 809-817, ISSN: 1460-2431. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw397>.
- Murgueitio, E., Uribe, F., Molina, C., Molina, E., Galindo, W., Chará, J., Flores, M., Giraldo, C., Cuartas, C., Naranjo, J., Solarte, L. & González, J. 2016. *Establecimiento y manejo de sistemas silvopastoriles intensivos con leucaena*. Murgueitio E, Galindo W, Chará J, Uribe F (eds) Editorial CIPAV. Cali, Colombia. 220p.
- Murgueitio, E., Chará, J., Barahona, R. & Rivera, J.E. 2019. "Development of sustainable cattle rearing in silvopastoral systems in Latin America". *Cuban Journal of Agricultural Science*, 53(1): 65-71, ISSN: 2079-3480.
- Nason, J.D. & Ellstrand, N.D. 1995. "Lifetime estimates of biparental inbreeding depression in the self-incompatible annual plant *Raphanus sativus*". *Evolution*, 49(2): 307-316, ISSN: 1558-5646. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02243.x>.
- Picó, X. & Koubek, T. 2003. "Inbreeding effects on fitness traits in the heterocarpic herb *Leontodon autumnalis* L. (Asteraceae)". *Acta Oecologica*, 24(5-6): 289-294, ISSN: 1873-6238. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.09.005>.
- Team, R. 2018. *A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rivera, J.E., Arenas, F.A., Cuartas, C., Hurtado, E., Naranjo, J.F., Murgueitio, E., Tafur, O., Zambrano, F. & Gacharná, N. 2011. "Producción y calidad de leche bovina en un sistema de pastoreo en monocultivo y un sistema silvopastoril intensivo (SSPi) compuesto de *Tithonia diversifolia* bajo ramoneo directo, *Brachiaria* spp; árboles maderables en el piedemonte amazónico". *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 24: 524, ISSN: 2256-2958.

- Rodríguez, I., Padilla, C. & Ojeda, M. 2019. "Características de la germinación de la semilla gámica de *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) Gray y su comportamiento en condiciones de vivero". Livestock Research for Rural Development, 31(5), Article #69, ISSN: 2521-9952. <http://www.lrrd.org/lrrd31/5/idalma31069/html>.
- Romero González, R. 2018. Ganadería agroecológica en una zona de bosque de niebla in: Halfter G, Cruz M, Huerta C (Comps.) Ganadería sustentable en el Golfo de México. Instituto de Ecología, A.C., México, 432 pp.
- Ruiz, T.E., Febles, G.J., Galindo, J.L., Savón, L.L., Chongo, B.B., Torres, V., Cino, D.M., Alonso, J., Martínez, Y., Gutiérrez, D., Crespo, G.J., Mora, L., Scull, I., La, O.O., González, J., Lok, S., González, N. & Zamora, A. 2014. "*Tithonia diversifolia*, its possibilities in cattle rearing systems". Cuban Journal of Agricultural Science, 48(1): 79-82, ISSN: 2079-3480.
- Ruiz, T.E., Febles, G., Achan, G., Díaz, H. & González, J. 2018. "Capacidad germinativa de semilla gámica de materiales colectados de *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) Gray en la zona centro-occidental de Cuba". Livestock Research for Rural Development, 30(5), Article #81, ISSN: 2521-9952. <http://www.lrrd.org/lrrd30/5/ruiz30081.html>.
- Santos-Gally, R., Muñoz, M. & Franco, G. 2020. "Fruit heteromorphism and germination success in the perennial shrub *Tithonia diversifolia* (Asteraceae)". Flora, 271: 151686, ISSN: 1618-0585. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2020.151686>.
- Simas, A.B. & Rocha, A.V. 2006. betareg: Beta Regression. R package version 1.2, URL <http://CRAN.R-project.org/src/contrib/Archive/betareg/>.
- Valin, H., Sands, R.D., van der Mensbrugge, D., Nelson, G.C., Ahammad, H., Blanc, E., Bodirsky, B., Fujimori, S., Hasegawa, T., Havlik, P., Heyhoe, E., Kyle, P., Mason-D'Croz, D., Paltsev, S., Rolinski, S., Tabeau, A., van Meijl, H., von Lampe, M. & Willenbockel, D. 2014. "The future of food demand: understanding differences in global economic models". Agricultural Economics, 45(1): 51-67, ISSN: 0169-5150. <http://dx.doi.org/10.1111/agec.12089>.
- Wen, B. 2015. "Effects of high temperature and water stress on seed germination of the invasive species Mexican sunflower". PLoS ONE, 10: e0141567, ISSN: 1932-6203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141567>.
- Zapata Cadavid, A. & Silva Tapasco, B.E. 2016. Sistemas silvopastoriles aspectos teóricos y prácticos. CARDER, COPAV. CIPAV ed., Cali, Colombia. 217 pp.