



CONAHCYT
CONSEJO NACIONAL DE HUMANIDADES
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en CIENCIAS BIOLÓGICAS

USOS Y PRÁCTICAS DE MANEJO DE *Piper auritum*,
EN YUCATÁN Y SUS EFECTOS SOBRE
CARACTERES MORFOLÓGICOS, FISIOLÓGICOS Y
FITOQUÍMICOS

Tesis que presenta

ROSA GUADALUPE PÉREZ HERNÁNDEZ

En opción al título de

Doctora en Ciencias

(Ciencias Biológicas: Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2023



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Rosa Guadalupe Pérez Hernández** titulado “**Usos y prácticas de manejo de *Piper auritum*, en Yucatán y sus efectos sobre caracteres morfológicos, fisiológicos y fitoquímicos**”, fue realizado en la Unidad de Recursos Naturales en la línea de agrobiodiversidad para la sustentabilidad ecológica y cultural, en los laboratorios de Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la Dirección de la **Dra. Luz María del Carmen Calvo Irabien** y la codirección de la **Dra. Casandra Reyes García**, dentro de la opción Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente



Dra. Cecilia Hernández Zepeda
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 8 de enero de 2024

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en las secciones de: Materiales y Métodos, Resultados y Discusión de este documento, proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que, a razón de lo anterior, y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y se registrarán, en todo caso, por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Rosa Guadalupe Pérez Hernández

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por la beca de doctorado otorgada 529263, así como el apoyo dirigido a mujeres indígenas del año 2018-2, el cual colaboró al desarrollo del Capítulo II.

A mis directoras de tesis, Dra. Casandra Reyes García y Dra. Luz María Calvo Irabien, por la guía durante estos años.

A mi comité tutorial la Dra. Mariana Chavéz y el Dr. Victor Parra por sus aportaciones al desarrollo del proyecto, por las revisiones y atinadas aportaciones al documento.

A mi comité de tesis Dr. Jose Luis Andrade Torres, Dr. Manuel Jesús Cach Pérez, Dra. Ana Rosa Rodríguez Luna, quienes aportaron valiosos comentarios y sugerencias para la mejora de la tesis.

Quisiera agradecer en especial a la Dra. Casandra Reyes, quien me impulso a no dejar este proyecto y culminar la tesis.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán por las facilidades otorgadas para el desarrollo del proyecto.

A las personas que entrevisté en las comunidades Uayma, Santa Rita, Hunuku, Ek Balam, Ebtún, Xcalacoop, Tinum, Pisté, Valladolid, quienes me dieron la oportunidad de conocer un poco sobre su comunidad, especialmente a Doña Juliana quien me abrió las puertas de su casa y me dio su amistad.

A los técnicos de la Unidad de Recursos Naturales, por su apoyo en las salidas de campo a Gabriel Dzib, por su apoyo en la toma de las fotos del microscopio electrónico de barrido a Lilia Can, por su apoyo con el préstamo del estereoscopio a Néstor Raigoza, a Roberth Us Santamaria por su apoyo y préstamo de equipo en laboratorio. A los técnicos de la unidad de biotecnología Felipe Alonso Barredo Pool por su apoyo en el protocolo de fijación de muestras del microscopio electrónico de barrido, al técnico Gastón Alejandro Herrera por su apoyo en laboratorio.

Quisiera agradecer en especial a la técnico Dra. Celene Espadas Manrique quien me apoyó en la toma de datos en el invernadero, en el procesamiento de las muestras en el laboratorio de fisiología, en el análisis de datos y escritura del capítulo II de la tesis. Así mismo un sincero agradecimiento a Rosa Grijalva Arango quien me apoyo en las salidas de campo, en la destilación de los aceites esenciales, procesamiento de muestras en el cromatógrafo y en el procesamiento de muestras en el laboratorio.

PRODUCTOS GENERADOS

Artículo: Pérez-Hernández, R., Reyes-García, C., Grijalva-Arango, R., Chávez-Pesqueira, M., Espadas-Manrique, C., & Hernández-Guzmán, M. (2023). Usos tradicionales y prácticas de manejo de *Piper auritum* en comunidades maya rurales de Yucatán. *Botanical Sciences*, 101(4), 1049–1069. <https://doi.org/10.17129/botsci.3305>

DEDICATORIAS

Porque Jehová da la sabiduría, y de su boca viene el conocimiento y la inteligencia.
Proverbios 2:6

Agradezco grandemente a Dios que me otorgó la sabiduría para poder ingresar y salir de esta institución, me acompañó en cada momento y me levantó cuando lo necesité. A él sea la gloria, la honra y el poder.

Gracias a Alfredo, sin su apoyo incondicional y su amor el trayecto sería más difícil.

Gracias a mis hijos Jafet, Yalit, Benjamín por su comprensión, felicitaciones y aliento en cada momento de este proyecto.

Gracias a mi familia en Cristo, que estuvieron apoyándome en todos los aspectos que necesité.

Agradezco a Celene Espadas y Rosa Grijalva, quienes además de darme apoyo en laboratorio me otorgaron su amistad y confianza, haciendo que las largas jornadas de trabajo fuesen divertidas.

Gracias a mis amigos y amigas que estuvieron acompañándome en este trayecto, haciendo que este camino sea más ameno.

TABLA DE CONTENIDO

INDICE DE TABLAS	xv
ABREVIATURAS	xvi
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPITULO I	4
1. ANTECEDENTES	4
1.1. PRÁCTICAS DE MANEJO Y DOMESTICACIÓN	4
1.2 EFECTO DE LAS PRÁCTICAS DE MANEJO EN LAS PLANTAS AROMÁTICAS. 6	
1.2.1 ACEITES ESENCIALES.....	9
1.3 HUERTOS FAMILIARES COMO CENTROS DE DOMESTICACIÓN Y MANEJO DE LAS PLANTAS	11
1.4 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE <i>Piper auritum</i>	12
1.4.1 USOS	13
1.4.2 ACEITE ESENCIAL DE <i>Piper auritum</i>	14
1.4.3 FISIOLÓGÍA	15
1.4.3 <i>Piper auritum</i> EN EL ESTADO DE YUCATÁN.....	17
1.5. JUSTIFICACIÓN.....	18
1.6. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	20
1.7. HIPÓTESIS	20
1.8. OBJETIVO GENERAL.....	21
1.9. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	22
CAPITULO II	25
Usos tradicionales y prácticas de manejo de <i>Piper auritum</i> en comunidades mayas rurales de Yucatán.....	25
Abstract	25

2.2. INTRODUCCION.....	27
2.3 MÉTODOS	30
2.3.1 ESPECIE DE ESTUDIO	31
2.3.2 CARACTERIZACIÓN DE LA IMPORTANCIA CULTURAL, ACTIVIDADES DE MANEJO Y SELECCIÓN.....	33
2.3.3 CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y FITOQUÍMICA DE <i>Piper auritum</i> EN POBLACIONES CON Y SIN MANEJO.....	34
2.3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	36
2.4 RESULTADOS.....	37
2.4.1 IMPORTANCIA CULTURAL: CLASES DE USOS.....	37
2.4.2 ACTIVIDADES DE MANEJO EN LOS HUERTOS FAMILIARES.	40
2.4.3 CRITERIOS DE SELECCIÓN.	43
2.4.4 VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y FITOQUÍMICA DE LAS HOJAS SEGÚN SU USO Y MANEJO.....	45
2.5 DISCUSIÓN.....	50
2.5.1 IMPORTANCIA CULTURAL.....	50
2.5.2. ACTIVIDADES DE MANEJO	50
2.5.3. CRITERIOS DE SELECCIÓN EN POBLACIONES CON O SIN MANEJO	52
AGRADECIMIENTOS.....	54
CAPÍTULO III	57
EFECTO DE LA COSECHA DE HOJAS Y LA HUMEDAD DEL SUELO SOBRE LA FISIOLOGÍA, MORFOLOGÍA Y ACEITES ESENCIALES DE <i>Piper auritum</i>	57
3.1 INTRODUCCIÓN.....	57
3.2 METODOLOGÍA.....	60

3.2.2 ESPECIE DE ESTUDIO	60
3.2.1 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	60
3.2.3 CONDICIONES EXPERIMENTALES.....	61
3.2.4 CARACTERIZACIÓN FITOQUÍMICA, FISIOLÓGICA Y MORFOLÓGICA DE <i>P. auritum</i>	64
3.2.5 BIOMASA Y NÚMERO DE HOJAS INICIALES Y FINALES	67
3.2.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	68
3.3 RESULTADOS	68
3.3.1 CONDICIONES AMBIENTALES DEL INVERNADERO	68
3.3.2 CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA.....	69
3.3.3 CARACTERIZACIÓN MORFO-FITOQUÍMICA	73
3.3.4 ASIGNACIÓN DE LA BIOMASA DE <i>Piper auritum</i>	76
3.3. DISCUSIÓN.....	79
3.4 CONCLUSIÓN.....	83
CAPITULO IV.....	85
DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS.....	85
4.1 DISCUSIÓN	85
4.2 CONCLUSIONES GENERALES.....	88
4.3 PERSPECTIVAS.....	89
BIBLIOGRAFÍA.....	91
ANEXOS	104

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Puntos de registro de <i>Piper auritum</i> obtenidos a partir de registros de los herbarios CICY, UADY, jardín botánico de Missouri y de los recorridos personales, elaborado por Espadas, 2020.	12
Figura 1.2. Municipios del estado de Yucatán que cuentan con registros de <i>Piper auritum</i> . Realizado con los puntos de registro del herbario CICY y UADY. Las numeraciones pertenecen a los municipios en los que se registró <i>P. auritum</i> , 1: Halachó; 2: Tzucacab; 3: Yaxcaba; 4: Tinun;5: Kaua; 6: Tekom; 7: Valladolid; 8: Temozón.	25
Figura 2.1. Localización geográfica de las comunidades de estudio (Yucatán, México)...	38
Figura 2.2. Importancia de los tipos de preparación culinarias y medicinales en las comunidades de estudio a través del índice de Sutrop; 0: menos importante; 1: más importante. A) Índice de Sutrop de las formas de preparación culinaria. B) Índice de Sutrop de los tipos de usos medicinales tradicionales.....	42
Figura 2.3. Forma de preparación culinaria principal de <i>Piper auritum</i> en las comunidades de estudio para la preparación de tamales, localmente conocidos como “vaporcitos”. A) la masa es “tallada” en las hojas de <i>Piper auritum</i> para darle sabor, se agrega frijoles (ibes) con calabaza, cebollina y chile a la hoja con la masa tallada. B) Para la cocción se envuelve en hojas de plátano.	44
Figura 2.4. Importancia de las actividades de manejo en las comunidades de estudio a través del índice de Sutrop y orígenes de <i>Piper auritum</i> representado en porcentajes; 0: menos importante; 1: más importante. A) orígenes de las plantas dentro del huerto en las comunidades de estudio (%). B) índice de Sutrop de las actividades de manejo registradas en las comunidades de estudio.....	45

Figura 2.5. Análisis de componentes principales (PCA) del efecto del sitio de muestreo (huerto vs sitios ruderales) y categorías de uso (medicinal vs culinario) sobre los metabolitos del aceite esencial de hojas de *Piper auritum*. *P. auritum* de huerto con uso culinario (■) y medicinal (■); *P. auritum* de sitios ruderales con uso culinario (●) y medicinal (●)

.....51

Figura 3.1. Diagrama del tiempo en el cual se llevaron a cabo los tratamientos de riego, las cosechas, las mediciones y muestreos durante el experimento, iniciando el día 1 con fecha 15 de octubre de 2020, finalizando el día 311 con fecha 31 de agosto de 2021. CC* = Capacidad de campo.....67

Figura 3.2. Condiciones de déficit de presión de vapor (DPV, a) y radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés, b) del invernadero en el cual se estableció el experimento de los efectos del riego y la cosecha sobre *Piper auritum* durante 10 meses. DPV: Déficit de presión de vapor, calculado con los datos de temperatura y humedad del aire en kilo pascales (KPa). Oct: octubre; nov: noviembre; dic: diciembre; ene: enero; feb: febrero; mar: marzo; abr: abril; may: mayo; jun: junio; jul: julio. Las flechas indican el momento en que se llevaron a cabo las mediciones. Se muestran datos promedio (▼), máximos (■) y mínimos (●). s.....71

Figura 3.3 Curvas de respuesta fotosintética (a), transpiración (b) y de eficiencia del uso del agua (c) a la radiación fotosintéticamente activa de *Piper auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha durante tres mediciones (día 27, día 110 y día 206). Los símbolos representan los tratamientos con las siglas SCRA: Sin cosecha riego bajo; SCRM: sin cosecha riego medio; SCRB: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. Se muestran datos promedio ± error estándar. En la esquina superior derecha de los paneles se muestran los efectos significativos de los ANOVAs ($p < 0.05$) para asimilación, transpiración y eficiencia de uso de agua, C*= efecto de la cosecha; R*= efecto del riego; T*= efecto del tiempo (medición 27,

110 y 206); R×T*, R×C*, C×T*; C×R×T*, se refieren a las interacciones entre los factores..

..... 73

Figura 3.4. Potencial osmótico (a), área foliar específica (b, AFE) y contenido relativo de agua (c, CRA) foliar de *Piper auritum* bajo seis tratamientos de riego y cosecha. Tratamientos: SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRm: sin cosecha riego medio; SCRb: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. Se muestran datos promedio ± error estándar. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($p < 0.05$), C* = efecto de la cosecha; R* = efecto del riego; T* = efecto del tiempo (días 27, 110 y 206); R×T, R×C, C×T; C×R×T, se refieren a las interacciones entre los factores.....75

Figura 3.5. Densidad de tricomas de *Piper auritum* bajo tres niveles de riego y dos de cosecha en tres tiempos de muestreo. SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRm: sin cosecha riego medio; SCRb: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Se muestran datos promedio ± error estándar. Letras diferentes muestran diferencias significativas dentro de cada día de muestreo. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($p < 0.05$): C* = efecto de la cosecha; R* = efecto del riego; T* = efecto del tiempo (días 27, 110 y 206); R×T*, R×C*, C×T*; C×R×T*, muestran interacciones significativas entre los factores.....76

Figura 3.6. Rendimiento del aceite esencial (a) y contenido de safrol (b) de *Piper auritum* bajo tres niveles de riego en tres tiempos de muestreo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Se muestran datos promedio ± error estándar. Letras diferentes muestran diferencias significativas dentro de cada día de muestreo. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($P < 0.05$); R* = efecto del riego; T* = efecto del tiempo (días 27,

110 y 206); R×T, se refieren a las interacciones entre los factores.....86

Figura 3.7. Vistas de la cara abaxial de la hoja de *Piper auritum*, en la cual se observan tricomas glandulares y estomas. a) Acercamiento a 2500x de un tricoma glandular unicelular; b) Tricomas glandulares y estomas a 130x; c) Vista a 500x de tricomas glandulares y estomas; d) Acercamiento a 2200x de un estoma. Microscopio electrónico de barrido. Fotos tomadas por Lilia Can77

Figura 3.8. Asignación de biomasa de *P. auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha, en hojas (a), raíces (b), tallos (c) y total (d). SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRm: sin cosecha riego medio; SCRb: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRm: cosecha riego medio; CRb: cosecha riego bajo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Signos diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos, dentro de cada órgano, prueba de medias de Tukey ($p < 0.05$).79

Figura 3.9. Número de hojas en el día 27(A), 281 (B) y número de hijuelos en el día 281 (H) de *Piper auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRm: sin cosecha riego medio; SCRb: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRm: cosecha riego medio; CRb: cosecha riego bajo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar (EE). R*= efecto significativo del riego ($p < 0.05$). Donde no observa las barras de EE, los valores son muy pequeños.80

Figura 4.1. Crecimiento observado de *P. auritum* de julio de 2020 (A) a mayo de 2021 (B), comparado con el crecimiento que se presenta en los huertos familiares del oriente de Yucatán (C).88

INDICE DE TABLAS

Tabla 2.1. Características de las comunidades de estudio en el estado de Yucatán, México.	39
Tabla 2.2. Principales formas de uso y preparación medicinal de <i>Piper auritum</i>	46
Tabla 2.3. Variables morfológicas de <i>Piper auritum</i> por categoría de uso, recolectadas en comunidades rurales del estado de Yucatán, México.....	50
Tabla 2.4. Identificación de metabolitos y rendimientos del aceite esencial de <i>Piper auritum</i>	52
Tabla 2.5. Análisis multivariado con permutaciones (perMANOVA, 9999 permutaciones) del efecto del sitio de muestreo (huerto vs ruderal) y categorías de uso (medicinal vs culinario) sobre las características fitoquímicas (contenido de aceites esenciales) de hojas de <i>Piper auritum</i>	56

ABREVIATURAS

AE: Aceites esenciales

AFE: Área foliar específica

CRA: Contenido relativo de agua

EUA: Eficiencia en el uso del agua

E: Transpiración

A_{\max} : Asimilación máxima de CO_2

Ψ_o : Potencial osmótico

DPV: Déficit de presión de vapor

IS: Índice de Sutrop

CG-MS: Cromatografía de gases acoplado a un detector másico

CC: Capacidad de campo

PAR: Radiación fotosintéticamente activa

kPa: Kilopascales

RESUMEN

El manejo de las plantas es un conjunto de acciones llevadas a cabo para favorecer el fenotipo de las plantas útiles. En las plantas aromáticas estudiadas en México, el manejo generalmente se encuentra en estado incipiente, dado que las prácticas de manejo que se han llevado a cabo son pocas. El uso tradicional en estas especies es generalmente como condimento o medicinal, además tienen potencial en la industria y diversas aplicaciones biológicas. El manejo provoca modificaciones en las especies que pueden ser morfológicas, fisiológicas y fitoquímicas, estas modificaciones se dan principalmente en el órgano útil, cuando se mantienen a lo largo de generaciones mostrando diferencias a nivel poblacional respecto a las poblaciones silvestres, entonces se habla de domesticación. Para analizar el manejo de una especie en particular, así como su intensidad es necesario conocer los tipos de prácticas de manejo, así como el número y frecuencia de usos de la especie, también, es importante conocer los efectos de estas prácticas en las características generales de la planta. El objetivo de esta investigación fue analizar cuáles son las prácticas de manejo y los usos de *Piper auritum* Kunth (hoja santa o xmaculan) en comunidades mayas del oriente de Yucatán, México, así como las consecuencias del manejo a nivel morfológico, fisiológico y fitoquímico de la planta. Para alcanzar el objetivo se llevaron a cabo entrevistas semiestructuradas en comunidades mayas del oriente de Yucatán en las cuales se registró información sobre las prácticas de manejo y usos, así como colecta de hojas en poblaciones de huertos familiares y ruderales para comparar variables morfológicas y fitoquímicas. Además, conociendo previamente que el riego es la práctica principal, y que es cosechada recurrentemente, se llevó a cabo un experimento bajo condiciones de invernadero para analizar si estas prácticas provocan modificaciones a nivel morfológico, fitoquímico o fisiológico en plantas de *P. auritum*. Se encontró que *P. auritum* crece dentro de los huertos familiares, siendo la principal práctica de manejo el riego; también se encontraron nuevos usos para la medicina tradicional. Las plantas de las poblaciones de huertos registraron mayor dureza y área foliar que las de poblaciones ruderales, las cuales tuvieron menor concentración de safrol que las poblaciones en los huertos. En el experimento en el invernadero, se registró que *P. auritum* cuenta con una capacidad hidráulica que le permite sobrevivir ante condiciones de escasez de agua moderada; sin embargo, se vio afectada en los tratamientos con riegos medios y bajos, los cuales mostraron una disminución en

biomasa de la raíz y pérdida de hojas, con respecto al control. Los tricomas glandulares y los aceites esenciales registraron diferencias dadas por la ontogenia y las condiciones ambientales del invernadero. *Piper auritum* es una especie ampliamente conocida en la zona oriente de Yucatán, con importancia cultural por su variedad de usos, y cuenta con la posibilidad de sobrevivir ante condiciones de déficit hídrico moderado, por lo que su supervivencia dentro de los huertos se garantiza mediante el riego ocasional.

ABSTRACT

Plant management is a set of actions carried out to promote the phenotype of useful plants. In aromatic plants studied in Mexico, management is generally in an incipient state, given that few management practices have been carried out. The traditional use of these species is generally as a condiment or medicinal, and they also have potential in industry and various biological applications. Management causes modifications in the species that can be morphological, physiological, and phytochemical, these modifications occur mainly in the useful organ, when they are maintained over generations showing differences at population level with respect to wild populations, then we speak of domestication. To analyze the management of a particular species, as well as its intensity, it is necessary to know the types of management practices, as well as the number and frequency of uses of the species. Also, it is important to know the effect of these practices on the general characteristics of the plant. The objective of this research was to analyze the management practices and uses of *Piper auritum* Kunth (hoja santa or xmaculan) in Mayan communities in eastern Yucatán, Mexico, as well as the consequences of management at the morphological, physiological, and phytochemical level of the plant. To achieve the objective, semi-structured interviews were carried out in Mayan communities in eastern Yucatan in which information on management practices and uses was recorded, as well as leaf collection in populations of home gardens and ruderal to compare morphological and phytochemical variables. Furthermore, previously knowing that irrigation is the main practice, and that it is harvested recurrently, an experiment was carried out under greenhouse conditions to analyze whether these practices cause modifications at a morphological, phytochemical, or physiological

level in *P. auritum* plants. It was found that *P. auritum* grows within family gardens, with irrigation being the main management practice. New uses were also found for traditional medicine. Plants from home garden populations recorded greater hardness and leaf area than those from ruderal populations, which had a lower concentration of safrole than populations in home garden. In greenhouse experiment, it was recorded that *P. auritum* has a hydraulic capacity that allows it to survive under conditions of moderate water scarcity. However, it was affected in treatments with medium and low irrigation, which showed a decrease in root biomass and loss of leaves, compared to the control. Glandular trichomes and essential oils registered differences due to ontogeny and greenhouse environmental conditions. *Piper auritum* is a species widely known in the eastern part of Yucatan, with cultural importance due to its variety of uses, and has the possibility of surviving under conditions of moderate water deficit, so its survival within orchards is guaranteed through occasional watering.

INTRODUCCIÓN

El manejo de las plantas es definido como un conjunto de acciones llevadas a cabo directa o indirectamente por humanos para favorecer la presencia y abundancia de fenotipos individuales o poblacionales de plantas útiles. Se han reportado diversas intensidades de manejo de las especies de plantas (González-Insuasti and Caballero, 2007), que van desde la recolección dentro de la vegetación natural hasta el cultivo en sistemas manejados de manera intensiva por el ser humano (Casas *et al.*, 1997, 2007). Estas prácticas producen divergencias entre plantas silvestres y las manejadas, dichos cambios se producen a distintos niveles, entre ellos genéticos, morfológicos, fisiológicos y fitoquímicos (Sangwan *et al.*, 2001).

Para el análisis de la intensidad de las prácticas de manejo es necesario conocer la importancia cultural de la especie, para determinarla es necesario conocer el número de usos, la diversidad de prácticas de manejo, así como de las características particulares de cada una de ellas (Casas *et al.* 1996; González-Insuasti y Caballero 2007; Blancas *et al.* 2010, 2016). Estos estudios contribuyen al entendimiento de los primeros pasos dados en la agricultura, así como de los inicios del proceso de domesticación (Lins Neto *et al.*, 2014)

La domesticación de las especies es un proceso evolutivo, continuo, multidireccional, que tiene el objetivo de favorecer fenotipos y genotipos que son ventajosos para la vida social y cultural humana (Darwin 1859; Clement 1999). Dado que la domesticación es un proceso continuo, las especies que se manejan y se seleccionan pueden encontrarse en distintos niveles de ésta. Por eso, se pueden observar en las especies distintos niveles de domesticación, desde la domesticación incipiente hasta etapas avanzadas de la misma, que pueden representar una dependencia total de la intervención humana para la sobrevivencia de una especie (Casas y Parra, 2016).

Como ejemplos de estos cambios fitoquímicos por el manejo en la vainilla (*Vanilla planifolia*), se reporta el aumento del metabolito vainillina, el cual es el que proporciona el olor característico a dicha especie (Salazar-Rojas *et al.*, 2012), mientras que en las poblaciones de epazote (*Chenopodium ambrosioides* L), se reporta la disminución del metabolito ascaridiol, dicho componente tiene comprobada su toxicidad para el ser humano

INTRODUCCIÓN

(Blanckaert *et al.*, 2012). Por otra parte, a nivel morfológico en el toronjil (*Agastache mexicana*), se ha reportado el gigantismo floral, ya que es de los principales órganos útiles para la población estudiada (Carrillo-Galván *et al.*, 2020). En la fisiología se ha reportado en la yuca (*Manihot esculenta*) aumento en la tasa fotosintética, respecto a la variedad silvestre, lo que sugiere que la especie manejada tenga un rápido crecimiento y rápida disponibilidad del recurso útil respecto a su pariente silvestre (Pujol *et al.*, 2008). Dentro de los factores que determinan los cambios que se reportan previamente se encuentran el grado de manejo y el ambiente en el cual se desarrollan.

Para avanzar en el conocimiento de domesticación son necesarios trabajos que estudien el manejo de las plantas, desde sus formas más sencillas, como por ejemplo la recolección de frutos dentro de las selvas (Casas *et al.*, 1997). Este tipo de manejo ha sido nombrado manejo incipiente, el cual puede llevarse a cabo en el ambiente natural, o bien en sistemas manejados por el humano (González-Insuasti y Caballero, 2007). En este contexto, en México, como en otras partes del mundo, los huertos familiares constituyen una parte esencial de la cultura, la economía y la sociedad (Montañez-Escalante *et al.*, 2014).

El huerto familiar es un sistema agroforestal en el cual se conviven plantas y animales, la principal característica de este sistema es que se encuentra alrededor del hogar. Una de las culturas más representativas en el uso de los recursos de los huertos familiares es la cultura maya (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2004). Los huertos familiares son un sitio clave en donde ocurre el proceso de domesticación, en el que se favorece el cultivo de plantas perennes (Toledo *et al.*, 2008). Una de las plantas presentes, tanto en los huertos familiares como en el monte, es *Piper auritum* (Kunth) conocida como *xmaculan* por los mayas (Calvo-Irabién, 2012; Salazar, 2012).

Piper auritum se distribuye naturalmente en el sureste de México, Centroamérica, norte de Sudamérica y las Antillas. En Yucatán es un elemento típico de selvas medianas perturbadas y es muy frecuente encontrarla en los huertos familiares (Calvo-Irabién, 2012). *Piper auritum* cuenta con una amplia variedad de usos en la medicina tradicional, además se consumen sus hojas y tallos en diversos platillos (Castro Lara *et al.*, 2011; Alonso-Castro *et al.*, 2017; Pérez-Nicolás *et al.*, 2017).

El conocimiento de los mayas de las especies manejadas, y el estudio de las modificaciones causadas por las prácticas de manejo puede coadyuvar al desarrollo de estrategias de conservación de dichas especies, así como para un mejor uso de los recursos naturales. Esto contribuye al mantenimiento de las especies en sistemas como los huertos familiares, los cuales son importantes para la conservación de los recursos genéticos. Además, los primeros pasos de la domesticación aún no son claros en las plantas aromáticas, el estudio de estados incipientes de domesticación colabora al entendimiento de los inicios de la agricultura y al entendimiento del intrincado proceso de domesticación en estas plantas.

CAPITULO I

1. ANTECEDENTES

1.1. PRÁCTICAS DE MANEJO Y DOMESTICACIÓN

En México los registros más antiguos de plantas cultivadas se dieron hace 9 700 a 7 000 años antes del presente (a.d.p.), en la región cultural de Mesoamérica (9 000 años a.d.p.) existe evidencia arqueo-botánica de la manipulación de la vegetación con la finalidad de aumentar la disponibilidad de plantas útiles (Casas *et al.*, 1997). Esta manipulación de la vegetación actualmente es conocida como el manejo de las plantas, definido como un conjunto de acciones o prácticas directa o indirectamente dirigidas por el ser humano para favorecer la disponibilidad de fenotipos individuales o poblacionales de plantas útiles (González-Insuasti and Caballero, 2007). Se ha sugerido que las prácticas de manejo y la selección artificial son factores que determinan el proceso de domesticación (Lins Neto *et al.*, 2014).

La selección artificial es practicada con la finalidad de favorecer la frecuencia de individuos/poblaciones con fenotipos deseables. Este proceso involucra el reconocimiento de la variabilidad de los atributos en las plantas, el valor de dichos atributos depende directamente del valor asignado por los seres humanos. Los atributos que se determinan como positivos por el ser humano son aquellos que se pretenden favorecer. Las presiones de selección y las prácticas de manejo pueden darse en distintas intensidades (Lins Neto *et al.*, 2014).

Una población de plantas que se encuentra sometida a manejo es aquella que tiene algún tipo de interacción con el ser humano. La interacción puede llevarse a cabo *in situ*, es decir en la selva o bosque, o *ex situ*, en sitios controlados por el ser humano. Aún en las plantas consideradas silvestres es posible encontrar algún grado de manejo, por tanto, algunos autores (Bye 1993; Casas *et al.*, 1997, Caballero y Cortés, 2001) sugieren que es posible encontrar plantas bajo tres clasificaciones: 1) Plantas colectadas; 2) plantas bajo manejo incipiente, 3) plantas cultivadas. El manejo incipiente es clasificado en cuatro categorías por diversos autores (Casas *et al.*, 1997; González-Insuasti and Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2016): 1) Colecta sistemática, la cual consiste en la cosecha de plantas o malezas

silvestres, regularmente llevada cabo *in situ*; 2) Tolerancia, se mantienen plantas en pie en ambientes que ahora son manejados por el humano (*in situ*), pero la presencia de estas plantas estuvo previo a la modificación del ambiente; 3) Fomento, se promueve el incremento de la densidad de poblaciones útiles a través de acciones como por ejemplo la quema (de especies no útiles que compiten con la especie deseada) o través de la propagación de semillas o propágulos. El fomento puede darse *in situ* o *ex situ*; 4) Protección, se eliminan competidores y predadores, se adicionan fertilizantes, se llevan a cabo podas o riego, entre otras prácticas puede darse *in situ* o *ex situ*.

La intensidad de manejo que se provea a la especie útil depende de tres factores sugeridos por González-Insuasti y Caballero (2007): 1) la especialización de las prácticas dirigidas tanto a la planta como al ambiente en el que se desarrolla, 2) el número de personas que desarrollan estas prácticas de manejo y 3) el número de prácticas llevadas a cabo. Dichas prácticas de manejo se refieren a la acción en específico, colecta, cosecha, poda, riego, adición de fertilizantes, eliminación de competidores, siembra de semillas o propágulos. Estas pueden llevarse a cabo en conjunto, o bien de forma individual dependiendo del requerimiento de la especie útil.

Cuando las poblaciones sometidas a selección artificial y al manejo muestran diferencias genéticas respecto a las poblaciones silvestres, se habla entonces de domesticación. Sin embargo, existen etapas intermedias en las cuales las poblaciones silvestres y la población cultivada comparten aún características, las cuales son clasificadas como semi-domesticada o incipientemente domesticadas (Clement, 1999). Clement (1999) distingue cinco grados de cambios en las poblaciones: 1) Silvestres: poblaciones que han evolucionado sin intervención humana; 2) Incidentalmente co-evolucionado: poblaciones que se han adaptado a ambientes perturbados por el hombre pero que no son seleccionadas por algún rasgo útil. 3) Incipientemente domesticada: Población que ha sido modificada por la selección y las prácticas de manejo, pero cuyo fenotipo promedio está aún dentro del rango de variación encontrado en las poblaciones silvestres para los rasgos sujetos a selección. 4) Semi-domesticadas: Población modificada significativamente por la selección y el manejo, de modo que el promedio de variación de esta población difiere de

CAPITULO I

la población silvestre, sin embargo, pueden compartir ciertas características. 5) Domesticada: Población similar a las del punto 4, pero su adaptabilidad ecológica ha disminuido y su sobrevivencia depende del ser humano, específicamente en ambientes controlados por el hombre.

En áreas donde las poblaciones silvestres coexisten con poblaciones manejadas es posible identificar gradientes de continuos de domesticación. El estudio de plantas bajo domesticación incipiente provee la posibilidad de entender cómo fue el manejo humano en las primeras etapas de la agricultura (Lins Neto *et al.*, 2014).

1.2 EFECTO DE LAS PRÁCTICAS DE MANEJO EN LAS PLANTAS AROMÁTICAS

Las plantas aromáticas han sido utilizadas ampliamente desde tiempos remotos, se cree que su uso inició desde la necesidad de conservar por más tiempo los alimentos o bien eliminar malos olores o sabores (Calvo-Irabien, 2012). Además, las plantas aromáticas son parte importante de rituales religiosos, terapias basadas en olores, infusiones, tés, así como para proporcionar mejor sabor y olor a las comidas. Este grupo de plantas tiene un rol fundamental en la medicina tradicional, tan solo Geck *et al.*, (2020) describe 12,537 usos de 2,188 taxas en Mesoamérica. La dependencia humana de las plantas aromáticas en la medicina tradicional es aún más relevante en países en vías desarrollo (Palada, 2004). Los estudios que comprueban la efectividad de los aceites esenciales en el laboratorio tienen como base los usos previamente registrados en la medicina tradicional (De Sousa, 2015).

Actualmente el papel de las plantas aromáticas en la vida cotidiana ha ganado interés ya que se han comprobado efectos benéficos de los metabolitos, aunado al uso de aceites esenciales en las formulaciones para la higiene y cuidados de la salud (pastas dentales, enjuagues bucales) y aromaterapia (Dhifi *et al.*, 2016; Zuzarte y Salgueiro, 2015). Además, los pueblos tradicionales les asignan propiedades curativas, por tanto, cumplen un rol vital importancia en el cuidado de la salud humana y animal (Palada, 2004).

La presencia de aceites esenciales es la particularidad de las plantas aromáticas (Calvo-Irabién 2018), estos son una mezcla de compuestos químicos que proveen el aroma a las plantas. Estos aceites están conformados principalmente por terpenos, alcoholes, fenoles,

entre otras sustancias (Ortuño Sánchez, 2006). Debido al móvil de selección de las plantas aromáticas, el cual está enfocado a la selección de individuos con mejor olor, o bien a la disminución de los componentes tóxicos, el síndrome de domesticación en éstas difiere de la mayoría de las plantas. En las plantas aromáticas se pretende aumentar o disminuir los metabolitos secundarios que proveen el olor, o bien disminuir los componentes tóxicos (Picó y Nuez, 2000). En general, la fitoquímica de las plantas aromáticas es modificada por las prácticas de manejo; sin embargo, se ha reportado que a la par se modifican también aspectos morfológicos y fisiológicos (Blanckaert *et al.*, 2012; Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Llamas-Torres *et al.*, 2022).

Dentro de las modificaciones morfológicas que se ha reportado en plantas aromáticas, encontramos que en el epazote (*Chenopodium ambrosioides*) el manejo incipiente provoca hojas más grandes con bordes dentados más anchos que la variedad de epazote sin manejo o silvestre (Blanckaert *et al.*, 2012). En el toronjil (*Agastache mexicana*), se ha reportado gigantismo de las flores, semillas, intensificación de los pigmentos, entre otras modificaciones (Carrillo-Galván *et al.*, 2020). En el orégano mexicano (*Lippia origanoides*), el manejo provoca un aumento en la productividad foliar respecto a las poblaciones silvestres (Llamas-Torres *et al.*, 2022). En el cardamomo (*Elettaria cardamomum*) el manejo aumentó el número de ramas, inflorescencias y flores, respecto a las poblaciones silvestres (Kuriakose *et al.*, 2009).

A nivel fitoquímico se reporta una disminución o aumento de los principales metabolitos en especies que se encuentran bajo algún grado de manejo. Dicho aumento o disminución de estos metabolitos depende principalmente de si estos son benéficos o tóxicos para el ser humano (Bautista *et al.*, 2012). En la vainilla, la vainillina aumentó mientras que otros compuestos como el ácido p-hidroxibenzoico y el ácido vainillíco disminuyeron (Salazar-Rojas *et al.*, 2012). En el epazote (*Chenopodium ambrosioides*), se registró la pérdida del metabolito ascaridol, el cual es tóxico para los humanos, mientras que en la variedad silvestre aún persiste (Blanckaert *et al.*, 2012). En la damiana (*Turnera diffusa*) cultivada, se registró un aumento en los compuestos con capacidad antioxidante en comparación con las poblaciones silvestres (Soriano-Melgar *et al.*, 2012).

CAPITULO I

El impacto que tienen las prácticas de manejo en plantas aromáticas a nivel fisiológico, desde la perspectiva de la domesticación, ha sido uno de los enfoques menos estudiados, pero que recientemente ha tomado interés. Los estudios fisiológicos que es posible encontrar hasta el momento en las plantas aromáticas se enfocan al análisis de la mejora del rendimiento de los aceites esenciales (Pradhan *et al.*, 2017; Mahajan *et al.*, 2020). Además, es posible encontrar bibliografía enfocada al análisis de los efectos del déficit hídrico (riego) en las plantas aromáticas (Amiri *et al.*, 2018; Caser *et al.*, 2018; Palhares Neto *et al.*, 2020). Estos autores coinciden en que el déficit hídrico provoca disminución en el contenido de clorofila, la tasa fotosintética, tamaño de la planta, así como disminución en el peso seco de la planta. El análisis del déficit hídrico desde la perspectiva fisiológica, en las plantas aromáticas, ha tomado relevancia recientemente (Thakur y Kumar, 2021).

El efecto de las prácticas de manejo en especies con importancia alimenticia, como el arroz, uva, maíz y papa ha sido reportado previamente (Thakur *et al.*, 2011; Poni *et al.*, 2016; He *et al.*, 2017; Musyoka *et al.*, 2017). El enfoque de estos estudios ha sido para la mejorar de la productividad de los cultivos, no obstante, para el análisis de la domesticación las especies que han sido estudiadas (palma, epazote, caimito, orégano, toronjil) se encontraban bajo un manejo incipiente (Martínez-Ballesté *et al.*, 2008; Blanckaert *et al.*, 2012; Jiménez-Rojas *et al.*, 2019; Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Llamas-Torres *et al.*, 2022). Las plantas aromáticas son un grupo importante, su manejo reportado hasta el momento es incipiente dado que no cubren necesidades alimenticias (Blanckaert *et al.*, 2012; Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Llamas-Torres *et al.*, 2022). El estudio de este tipo de plantas que se encuentran bajo manejo incipiente es relevante para entender los primeros pasos en el proceso de domesticación (Lins Neto *et al.*, 2014).

Cabe destacar que los estudios antes mencionados, se han llevado a cabo tomando en cuenta aspectos sociales, culturales, así como la integración de estudios morfológicos, genéticos y fitoquímicos. El enfoque multidisciplinario para entender los efectos de las prácticas de manejo, son la base para implementar estrategias de manejo y conservación del recurso que representan las plantas aromáticas. No obstante, estudios con un enfoque fisiológico aún son escasos, a pesar de ser relevante para el completo entendimiento de las estrategias que genera la planta ante las prácticas de manejo.

1.2.1 ACEITES ESENCIALES

Los aceites esenciales (AE), conocidos también como aceites volátiles e incluso “quinta esencia”, son compuestos naturales formados por compuestos volátiles. De acuerdo con la organización internacional de normalización de aceites esenciales, un aceite esencial se define como el producto obtenido a partir de materia prima vegetal mediante hidrodestilación, destilación al vapor o destilación en seco. Los AE pueden tener más de 300 componentes químicos, todos ellos de bajo peso molecular. Están compuestos principalmente por terpenos, pero también por alcoholes, éteres u óxidos, aldehídos, cetonas, esteroides, amidas, aminas y fenoles. A pesar de que la planta produzca estos químicos, existe la posibilidad de que estos mismos puedan producir autointoxicación; los metabolitos que han sido comprobados como auto tóxicos son los terpenos (Gog *et al.*, 2005; Dhifi *et al.*, 2016; Sangwan *et al.*, 2001; Zuzarte y Salgueiro, 2015).

Los AE pueden estar presentes en varios órganos de las plantas como flores, frutos, semillas, tallos y hojas. Sin embargo, su producción y almacenamiento se da en estructuras secretoras que evitan que la planta se auto intoxique. Dentro de los órganos de almacenamiento y producción de aceites se encuentran los tricomas glandulares, células epidérmicas y osmóforos (Zuzarte y Salgueiro, 2015).

Los AE tienen un rol importante en la protección de las plantas contra microorganismos, insectos y herbívoros, así como, atracción de insectos polinizadores, animales dispersores de semillas e interacciones alelopáticas (Dhifi *et al.*, 2016; Rehman y Asif Hanif, 2016).

La producción de los AE está regulada por diversas vías biosintéticas. La biosíntesis de los terpenos está dada por la vía del mevalonato y la vía del fosfato de desoxixilulosa (o dependiente del mevalonato). Por otra parte, la biosíntesis de los fenilpropanoides es dada por la vía del ácido shikimico (Zuzarte y Salgueiro, 2015). La síntesis de los AE no solo depende de un programa preestablecido, su fabricación está fuertemente relacionada con factores ecofisiológicos, ambientales, entre otros (Sangwan *et al.*, 2001). Estos factores se clasifican en factores intrínsecos y extrínsecos. Los factores intrínsecos son aquellos relacionados con la planta, por ejemplo, el estado de desarrollo de la planta, órgano de

CAPITULO I

producción e incluso la fotosíntesis. Por otro lado, los factores extrínsecos son aquellos que están relacionados con el ambiente en el cual se desarrolle la planta, como son el tipo de suelo, precipitación, temperatura y salinidad, entre otros (Sangwan *et al.*, 2001; Dhifi *et al.*, 2016).

Dentro de los factores intrínsecos que afectan la producción de aceites esenciales se encuentra, por ejemplo, la madurez de la hoja. En la menta (*Mentha piperita L.*), la producción de alcoholes monoterpénicos tiene un aumento progresivo con el avance de la edad de la hoja, además, en conjunto con el aumento de la actividad de la glicolato oxidasa y la 1,5 ribulosa bifosfato carboxilasa (enzimas relacionadas con la fotosíntesis y fotorrespiración), se registraron aumentos de los ésteres y los alcoholes monotérmicos (Maffei y Codignola, 1990). Otro ejemplo de un factor intrínseco es el órgano de extracción del aceite esencial, en la naranja agria (*Citrus aurantium*) el aceite obtenido de los frutos es rico en limoneno mientras que las hojas y las flores tienen diferentes cantidades de linalool y acetato de linalilo (Sarrou *et al.* 2013).

Ejemplo de factores extrínsecos que afectan a los aceites esenciales son el suelo y el clima. En el orégano (*Origanum vulgare*) la deficiencia de agua en el suelo después de la floración induce un incremento en la producción de su aceite esencial (Azizi *et al.*, 2008). En el orégano mexicano (*Lippia organoides*) las diferencias edafoclimáticas influyen en la presencia de timol y carvacrol, incluso se han registrado tres quimiotipos en la especie: dos fenólicos y uno no fenólico. Las plantas con quimiotipo carvacrol estuvieron relacionadas con climas semiáridos, suelos poco profundos y rocosos; las plantas con quimiotipo timol se encontraron en climas menos áridos y suelos profundos, mientras que las plantas con quimiotipo no fenólico (sesquiterpenos oxigenados) se encontraron en climas semihúmedos (Calvo-irabién *et al.*, 2014).

Los factores que afectan la producción de los aceites esenciales son variados y se relacionan entre sí, por lo que es difícil aislar un solo factor (Dhifi *et al.*, 2016). Por lo tanto, para realizar estudios sobre los aceites esenciales es necesario interrelacionar diversos factores que pueden estar afectando la calidad y cantidad de aceites esenciales en una planta. Con dicha información sería posible establecer estrategias de conservación y

manejo de plantas aromáticas, con la finalidad de optimizar el rendimiento y la calidad del aceite esencial.

1.3 HUERTOS FAMILIARES COMO CENTROS DE DOMESTICACIÓN Y MANEJO DE LAS PLANTAS

Los huertos familiares son considerados sistemas agroforestales debido a que en ellos se encuentra una combinación de plantas y animales (CONAFOR, 2012). También son sistemas productivos, ya que lo que en ellos se generan frutos, plantas medicinales, entre otros, que al ser vendidos representan un ingreso para la economía familiar una vez que son vendidos (Toledo et al., 2008). El origen de los huertos en México es ancestral, se sabe que desde antes de la entrada de los españoles al país ya existían los huertos y con la conquista aumentó la diversidad tanto biológica como cultural de éstos (González-Jácome, 2018).

Los huertos familiares pueden ser considerados un reservorio del acervo genético, dado que coexisten especies que fueron seleccionadas de las selvas, así como especies provenientes de la milpa, parcelas y no nativas que pueden ser sembradas manual o naturalmente mediante dispersión y una vez establecidas son toleradas dentro del huerto. Este conjunto de especies satisface las necesidades de alimento, salud, esparcimiento entre otras (Ferrer et al., 2014). Dentro de los huertos el manejo de los recursos varía ampliamente dependiendo de la cultura y el ambiente en el que se encuentran (Casas *et al.*, 1997; González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2016). El huerto familiar podría ser considerado como un centro de domesticación, ya que en ellos se ha documentado el proceso de domesticación de especies como la palma (*Sabal mexicana*) (Martínez-Ballesté et al., 2006), el caimito (*Pouteria caimito*) (Parker et al., 2010), las ciruelas (*Spondias purpurea*) (Ferrer et al., 2014), la jícara (*Crescentia cujete*) (Aguirre-Dugua et al., 2013), entre otras. Particularmente en el huerto se pueden observar diferentes grados de manejo de las especies, siendo entonces un sitio de estudio relevante para el estudio de los procesos de domesticación.

En Yucatán estos huertos familiares son conocidos como “solares” o “traspatios” (Ferrer et

CAPITULO I

al., 2014). El solar maya puede ser incluso comparado con la diversidad de la milpa. Terán (2011) menciona que en la milpa yucateca convergen hasta 132 especies entre plantas y animales, mientras que en el solar pueden encontrarse hasta 126 especies. Los mayas llevan a cabo manejos múltiples de la biodiversidad que incluyen la milpa (policultivo, donde la especie principal es el maíz), las selvas secundarias y maduras, los cuerpos de agua y huertos familiares (Toledo et al., 2008). Cabe mencionar que los huertos suelen albergar especies perenes, ya que estas proveen de sombra al hogar, también hay especies anuales que cumplen con otras funciones, mientras que especies anuales o de ciclos cortos se concentran mayormente en la milpa ya que el ciclo de cultivo de este sistema es más corto. Esta diferencia también es relevante ya que influye en los tiempos de domesticación por la duración de los ciclos y la posibilidad de intercambio de germoplasma con poblaciones silvestres (Casas et al., 2007). Debido a la diversidad de manejos que pueden llevarse a cabo en los huertos, estos sistemas son sitios de estudio idóneos para realizar estudios que colaboren al entendimiento del proceso de domesticación (Toledo et al., 2008).

Una de las plantas presentes tanto en los huertos familiares como en las selvas medianas perturbadas de Yucatán es *Piper auritum*, conocida como *xmaculan* por los mayas (Calvo-Irabién, 2012). *Piper auritum* cuenta con una amplia variedad de aplicaciones en la medicina tradicional, además se consumen sus hojas y tallos en diversos platillos (Castro Lara et al. 2011; Alonso-Castro et al. 2017; Pérez-Nicolás et al. 2017).

1.4 CARACTERÍSTICAS GENERALES DE *Piper auritum*

Piper auritum también llamada hoja santa, momo, acuyo o *xmaculan* es considerada una planta aromática (Calvo-Irabin, 2012). Los registros de los herbarios CICY, UADY y del jardín botánico de Missouri hasta el 2020, muestran que la distribución natural de *P. auritum* ocurre en el sureste de México, Centroamérica, Norte de Sudamérica y las Antillas, y ha sido introducida en Florida, EUA (Figura 1.1). Esta especie se encuentra desde los 30 hasta los 1200 msnm. En México se distribuye en los estados de Tabasco, Quintana Roo, Campeche, Chiapas, Guerrero, Morelos, Nuevo León, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Hidalgo y Yucatán (Registros de herbarios: CICY, UADY).

Las hojas de *Piper auritum* tienen un olor parecido al anís. Crece en las milpas, solares y en sitios perturbados por la acción humana (sitios ruderales) que suelen ser orillas de caminos de los estados de Colima, Jalisco, Hidalgo, Oaxaca, Tabasco, Puebla, Chiapas, Yucatán, Quintana Roo y Campeche (Aguilar *et al.*, 2003; Ordóñez Díaz, 2018; Herbario CICY); así como en las selvas altas y medianas de estos estados. El hecho de que *P. auritum* se encuentre distribuido en diferentes Estados de la República en los cuales la cultura y el ambiente son variados ha permitido que sus usos sean diversificados. Actualmente *P. auritum* forma parte de la cultura mexicana, es comúnmente vendida en mercados tradicionales, es usado en la medicina tradicional, como condimento, como envoltura para tamales y como alimento para peces (Castro Lara *et al.*, 2011).

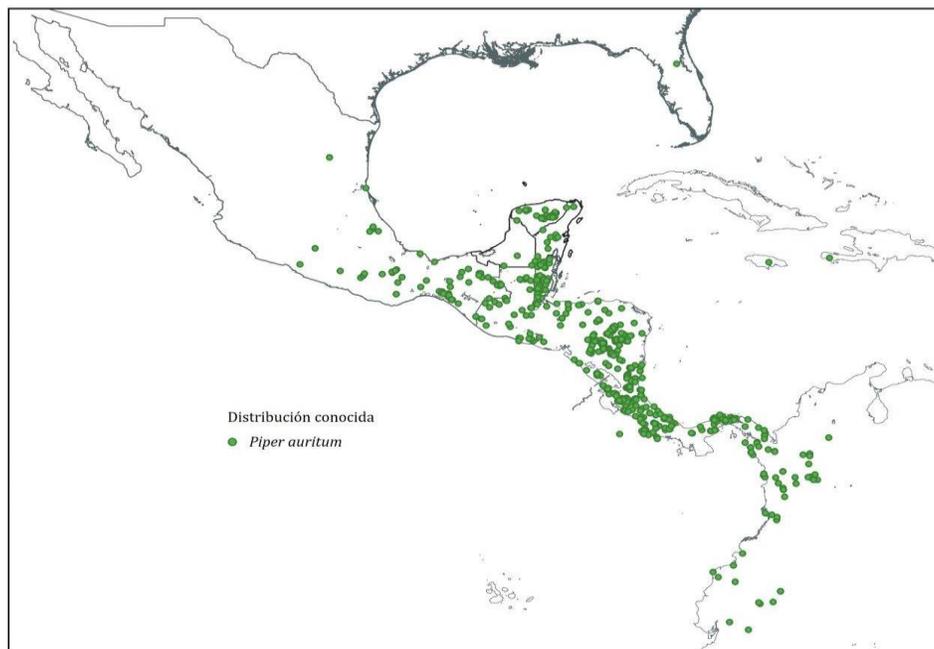


Figura 1.1 Puntos de registro de *Piper auritum* obtenidos a partir de registros de los herbarios CICY, UADY, jardín botánico de Missouri y de los recorridos personales, elaborado por Espadas, 2020

1.4.1 USOS

El uso de *P. auritum* en la medicina tradicional ha sido reportado en países de América Latina, tales como Panamá, Colombia, Costa Rica, El Salvador, Guatemala y México. En

CAPITULO I

estos países es usado para tratar resfriados comunes, mordeduras de serpientes, dolores de cabeza, para remover garrapatas, como emenagogo, galactogogo y para facilitar el parto. Las partes de *P. auritum* que son usadas son las hojas principalmente, pero también se reporta el uso de las inflorescencias (Durant-Archibold *et al.*, 2018). En la medicina tradicional mexicana se le atribuyen una variedad de aplicaciones. En el estado de Oaxaca se ha reportado el uso de *P. auritum* en enfermedades del aparato digestivo, sobre la piel y para los tumores, la parte de la planta que usan es el tallo y la hoja (Pérez-Nicolás *et al.*, 2017). Incluso los profesionales de la salud reconocen la efectividad de *P. auritum* para tratar padecimientos del aparato digestivo (Alonso-Castro *et al.*, 2017).

Los usos de *P. auritum* registrados en Yucatán provienen de la zona oriente, Salazar (2012) y Sterling (2014) describen su uso culinario. Los usos medicinales en Yucatán de *P. auritum* describen que es usada para la tos, el asma, dolor de reuma, dolor de cabeza, nervios entre otras (Germosén- Robineau *et al.*, 2014; Méndez-González *et al.*, 2012). En el siglo XVI se reportó a *P. auritum* como una “yerba utilizada para curar”, descrita en las Relaciones de la Villa de Valladolid escrita por Diego de Landa (De la Garza e Izquierdo 1983). Dentro de los usos menos comunes que se han reportado se encuentra el uso como cebo para los peces, así como para alimentar a los mismos, Joly (1981) reportó que los peces alimentados con *P. auritum* retienen el sabor en su carne, además que elimina el mal olor de las vísceras.

1.4.2 ACEITE ESENCIAL DE *Piper auritum*

Los primeros estudios que caracterizaron los metabolitos del aceite esencial de *P. auritum* encontraron que el principal metabolito es el safrol con un porcentaje de presencia entre 64 y 90 (García *et al.*, 2007; Sánchez *et al.*, 2009). Asimismo, reportaron la presencia de α -tujeno, α -pineno, β -cariofileno, germacreno, linalool, γ -terpineno todos estos reportan en total una presencia de entre 4 y 1% del total del aceite esencial, además de otros componentes que en total suman cerca de 50 metabolitos (Williams *et al.*, 1985; Pino *et al.*, 1998). Los metabolitos secundarios que componen el aceite esencial de *P. auritum* pertenecen a los grupos de propenilfenoles, terpenos, flavonas, esteroides y amidas (Parmar *et al.*, 1997).

El aceite esencial de *P. auritum* tiene diversas actividades biológicas. Tiene actividad antioxidante (García *et al.*, 2007), es un agente antibacterial contra *Xanthomonas* (Sánchez *et al.*, 2013), inhibe el crecimiento de promastigotes de *Leishmania* (Monzote *et al.*, 2010), además tiene actividad insecticida contra el mosquito *Culex quinquefasciatus* (Leyva *et al.*, 2012).

1.4.3 FISIOLÓGÍA

Piper auritum ha sido objeto de diversos estudios fisiológicos en los que se han evaluado la fotosíntesis, la dinámica estomática, la absorción de amonio, entre otros. Cabe mencionar que la mayoría de estos estudios se realizaron en la reserva ecológica de los Tuxtlas en Veracruz hace más de 20 años (Walters y Field, 1987; Reekie y Bazzaz, 1989; Fredeen *et al.*, 1991; Schultz y Matthews, 1997). Las condiciones ambientales de los Tuxtlas, Veracruz son contrastantes con las condiciones del estado de Yucatán, tan solo la precipitación en los Tuxtlas es de más de 4500 mm al año (Coates, 2023), mientras que, en Yucatán el máximo es de 1200 mm anuales (Orellana *et al.*, 2009). Conocer los mecanismos fisiológicos que le permiten a *P. auritum* colonizar sitios tan contrastantes, coadyuva a desarrollar estrategias para el mantenimiento de esta y otras especies bajo el panorama de cambio climático, en el cual se pronostica una disminución de las lluvias a nivel global (Newton, 2007; Change y Council, 2014).

Para evaluar la dinámica de las relaciones hídricas en *P. auritum*, Schultz y Matthews (1997), evaluaron su exposición al sol a 36 y 27 ° C y el déficit de presión de vapor (DPV) en niveles altos y bajos. Cuando estuvieron expuestas a temperaturas altas y altos niveles de DPV las hojas perdieron turgencia rápidamente al deshidratarse, la exposición constante de estos factores redujo su potencial hídrico. No obstante, la pérdida de turgencia es un mecanismo que podría ayudar a contrarrestar los efectos de una alta temperatura y DPV, disminuyendo la radiación incidente y aumentando su eficiencia del uso del agua (Schultz y Matthews, 1997a).

Por otra parte, se realizó una comparación de la plasticidad fisiológica de *P. auritum* con *P. hispidum*. *Piper hispidum* es considerada una especie generalista presente tanto en sitios

CAPITULO I

perturbados como en el sotobosque. Se esperaba que *P. auritum* tuviera menor plasticidad fisiológica debido a que es una especie que vive bajo los claros de los bosques y está ausente en sitios de sombra. Sin embargo, ambas especies tuvieron tasas fotosintéticas similares creciendo bajo condiciones de baja y alta luminosidad, así como a diferentes concentraciones de CO₂ (Walters y Field, 1987). A pesar de los resultados, los autores no pudieron concluir la razón por la cual *P. auritum* no se encuentra naturalmente bajo sitios sombreados.

En cuanto a la asimilación de carbono, se realizó una comparación de *P. auritum* con cinco especies del mismo género para evaluar la actividad de la enzima nitrógeno reductasa (NR). Fredeen *et al.*, (1991) encontraron que *P. auritum* tuvo mayor actividad de NR que las especies generalistas. Además *P. auritum* tiene la capacidad de asimilar mayor cantidad de nitrógeno cuando se aumenta la disponibilidad de este compuesto, en comparación con especies generalistas (Fredeen *et al.*, 1991).

Por otra parte, se ha llevado a cabo la comparación de plántulas de *P. auritum* con otras especies tropicales para evaluar la competitividad bajo diferentes concentraciones de CO₂ y luz, evaluando tasa fotosintética, conductancia estomática y la estructura del dosel. Reekie y Bazzaz (1989) encontraron que el aumento del CO₂ no afecta la tasa fotosintética ni la conductancia estomática pero afecta la arquitectura del dosel; el aumento de CO₂ aumentó la altura media de *P. auritum* y *Trichospermum mexicanum* y disminuyó la de *Senna multijuga*. Una de las características que sobresale de *P. auritum* es que desarrollo mayor biomasa en la raíz ante la competencia con las otras especies, siendo una ventaja para la obtención de nutrientes del suelo (Reekie y Bazzaz, 1989).

Si bien, se describe a *P. auritum* como susceptible ante el déficit de presión de vapor atmosférico y temperatura alta, hay registros de su presencia en zonas de Yucatán en las cuales la humedad disminuye y las temperaturas máximas sobrepasan los 40°C (Estrada-Medina *et al.*, 2016), además, su presencia y uso culinario en esta zona está descrita (Calvo-Irabién, 2012; Salazar, 2012). Por tanto, es intrigante su estrategia de supervivencia y como estas condiciones derivan en modificaciones a niveles fitoquímicos al ser una especie aromática.

1.4.3 *Piper auritum* EN EL ESTADO DE YUCATÁN

En Yucatán, *Piper auritum* cuenta con registros en ocho municipios (Figura 1.2), los que se encuentran distribuidos en el área con clima cálido subhúmedo. Cabe destacar que la mayoría de los registros se ubican en la zona con mayor precipitación anual del estado, la zona oriente, en donde se registran 1200 mm de precipitación anual. Halachó cuenta con dos registros en selva baja, ubicado en la zona de 1000 mm de precipitación anual, Tzucacab con un registro de selva ubicado en la zona con 1100 mm de precipitación anual (Herbarios CICY, UADY). Los registros de *P. auritum* de la ciudad de Mérida fueron descartados para la descripción anterior, ya que pertenecen al jardín botánico “Roger Orellana”, por tanto, fueron introducidos.

Salazar (2012) menciona que *P. auritum* tiene presencia tanto en la selva como en los huertos familiares. Yucatán contrasta en cuestiones climáticas con estados como Veracruz (más de 2500 mm de precipitación anual y Tabasco (máxima de 2550 mm anuales) en donde los usos de *P. auritum* han sido descritos y los registros de presencia son mayores (Figura 1.1). Estudios fisiológicos, morfológicos y fitoquímicos serían relevantes para conocer las estrategias de *P. auritum* para sobrevivir bajo las condiciones ambientales de Yucatán.

CAPITULO I

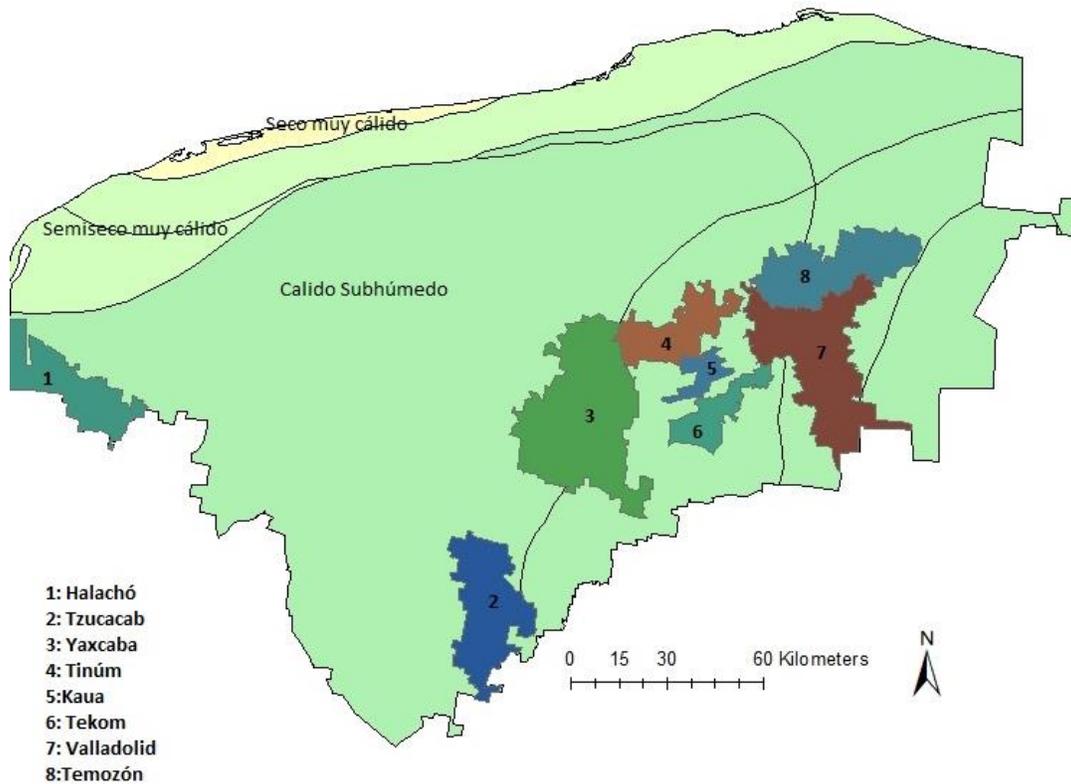


Figura 1.2. Municipios del estado de Yucatán que cuentan con registros de *Piper auritum*. Realizado a partir los puntos de registro del herbario CICY y UADY. Las numeraciones pertenecen a los municipios en los que se registró *P. auritum*, 1: Halachó; 2: Tzucacab; 3: Yaxcaba; 4: Tinun; 5: Kaua; 6: Tekom; 7: Valladolid; 8: Temozón.

1.5. JUSTIFICACIÓN

El estudio de las especies de plantas que se encuentran bajo domesticación incipiente provee la posibilidad de entender como fue el manejo humano en las primeras etapas de la domesticación de plantas. *Piper auritum* es una especie que tiene registros tanto en la vegetación natural como en los huertos familiares y se desconoce el grado de domesticación en el que se encuentra. Al llevar a cabo comparaciones fisiológicas, morfológicas y fitoquímicas en poblaciones que se encuentran manejadas y poblaciones sin manejo se podrían conocer cuáles son los efectos que provoca el manejo. Sin embargo,

un primer paso es conocer cuáles son las prácticas de manejo aplicadas, los usos y la importancia cultural que tiene la especie en la zona de estudio. Conociendo la importancia cultural, las prácticas de manejo y los efectos de estas, será posible sugerir en qué etapa de domesticación se encuentra *P. auritum*.

No obstante, para comprobar que los efectos sean dados por las prácticas de manejo es necesario establecer un experimento de jardín común. Así mismo, para evaluar estos efectos son necesarios enfoques multidisciplinarios, los análisis morfológicos, fisiológicos y fitoquímicos nos proveen información para determinar si efectivamente son las prácticas de manejo las que influyen en estos aspectos de la planta. Además, proporcionan herramientas para implementar estrategias de manejo, dado que *P. auritum* ha sido descrita como una especie susceptible ante condiciones altas de déficit de presión de vapor atmosférico y temperatura.

Las plantas aromáticas cumplen un rol importante en el cuidado de la salud humana, *P. auritum* cuenta con diversos usos a nivel medicinal y culinario. Esta especie está presente en los huertos familiares, selvas y milpas, su preservación en estos sistemas resulta relevante. Sin embargo, aún se desconoce cuáles son los cuidados que requiere dentro de los huertos para su preservación, así como la importancia cultural en la zona oriente del estado de Yucatán. *Piper auritum* es una especie aromática, por tanto, los efectos de las prácticas de manejo podrían observarse a nivel fitoquímico en los aceites esenciales, a nivel fisiológico, es posible determinar si la susceptibilidad descrita es dada por las prácticas de manejo. Por otra parte, los tricomas glandulares son el reservorio de los aceites esenciales, además, ante condiciones de estrés, estos tricomas tienen la capacidad de disminuir la temperatura y cantidad de luz que llega a la hoja. Tomando en cuenta una visión multidisciplinaria la asimilación de CO₂, la transpiración, la eficiencia en el uso del agua, el potencial osmótico, contenido relativo de agua, el área foliar específica, la densidad de tricomas glandulares, el rendimiento del aceite esencial, el porcentaje de safrol y la biomasa son parámetros adecuados para comprender cómo las prácticas de manejo afectan la eficiencia fisiológica y el metabolismo secundario de *Piper auritum*.

CAPITULO I

1.6. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la importancia cultural y las prácticas de manejo de *Piper auritum* en comunidades rurales de Yucatán?

¿Existen diferencias morfológicas y fitoquímicas entre poblaciones silvestres (no manejadas) y de huertos familiares (con manejo) de *P. auritum*?

¿Cuáles son los efectos de las prácticas de manejo (el riego y la cosecha) sobre la fisiología (fotosíntesis y uso de agua), la morfología (área foliar específica, crecimiento y asignación de biomasa), la morfología (densidad de tricomas glandulares) y la fitoquímica (de los aceites esenciales) de *P. auritum* bajo condiciones de invernadero?

1.7. HIPÓTESIS

- Dado que existen registros de los usos de *Piper auritum* en el oriente de Yucatán, esperamos encontrarla dentro de los huertos familiares de las comunidades, así mismo, esperamos que presente una alta importancia cultural, que implicaría que un alto porcentaje de la población que la maneje y conozca sus usos culinarios y medicinales.

- Dado que las plantas aromáticas que se encuentran bajo algún tipo de manejo han reportado modificaciones en el órgano más utilizado, así como modificaciones a nivel químico, aumentando o disminuyendo el principal metabolito del aceite esencial. Esperamos encontrar diferencias morfológicas y químicas entre las poblaciones de *P. auritum* manejadas y no manejadas, estas diferencias serán marcadas en el órgano que resulte ser más útil, esperamos que dicho órgano sea más grande en las poblaciones manejadas (huertos) así como una disminución en la concentración del metabolito safrol, dada su toxicidad.

- Bajo condiciones experimentales se espera que: A) el efecto del estrés hídrico se refleje a nivel de la hoja con disminución en las tasas de asimilación de CO₂, transpiración, potencial osmótico y área foliar específica, así como un aumento en la eficiencia en el uso

del agua), a nivel individuo esperamos que el efecto se refleje en disminución en el crecimiento de los órganos aéreos y aumento en las raíces. B) El efecto de la cosecha de hojas incrementa el efecto del estrés hídrico, siendo que las plantas cosechadas cuentan con menor biomasa y reservas para lidiar con la sequía, disminuyendo su eficiencia fisiológica.

- Dado que se ha reportado que el déficit hídrico produce un aumento en la densidad de tricomas glandulares y una mayor producción de aceites esenciales, esperamos que las plantas más irrigadas presenten menor densidad de tricomas, menor rendimiento del aceite esencial y menor concentración de safrol que las plantas sometidas a estrés hídrico; mientras que se espera que la cosechada recurrentemente aumente la cantidad de safrol en las hojas restantes.

1.8. OBJETIVO GENERAL

- Analizar las prácticas de manejo y uso de *Piper auritum*, así como el efecto de estas prácticas sobre características morfológicas, fitoquímicas y fisiológicas en condiciones *in situ* y *ex situ*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.- Registrar y analizar los usos y las prácticas de manejo asociadas a *P. auritum* que se llevan a cabo dentro de los huertos familiares en comunidades del oriente de Yucatán.
- 2.- Comparar la composición química del aceite esencial y la morfología foliar de poblaciones ruderales y huertos familiares del oriente de Yucatán.
- 3.- Analizar experimentalmente el efecto de las prácticas riego y cosecha bajo condiciones de invernadero sobre la asimilación de CO₂, transpiración, eficiencia en el uso del agua, contenido relativo de agua, potencial osmótico, área foliar específica, densidad de tricomas glandulares y la biomasa de *Piper auritum*.

CAPITULO I

4. Analizar en condiciones experimentales de estrés hídrico el rendimiento del aceite esencial y el contenido de safrol de *Piper auritum*.

1.9. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Con la finalidad de cumplir con los objetivos planteados se llevarán a cabo la colecta de datos desde los siguientes enfoques: etnobotánico, fisiológico, morfológico y fitoquímico. Dichos enfoques se distribuyen en dos capítulos (capítulo II y III).

La metodología se detalla en los capítulos siguientes.

CAPÍTULO II

Este capítulo está orientado a alcanzar los primeros dos objetivos. Para el primer objetivo se aplicaron 53 entrevistas semiestructuradas para obtener información sobre el manejo de *P. auritum* en las localidades de estudio. Las preguntas estuvieron orientadas a conocer el uso y manejo de *P. auritum*. Además, se analizó el número de personas que consume la planta, diferentes formas de preparación, frecuencia de consumo, formas de obtención de la planta y si existen prácticas de comercialización, con esta información se determinó la importancia de la especie en el área de estudio, así como el grado de manejo en el que se encuentra esta especie.

Para alcanzar el segundo objetivo se colectó material vegetal en poblaciones manejadas (dentro de los huertos) y no manejadas (sitios ruderales) con la finalidad de llevar a cabo una comparación de las variables área foliar, área foliar específica y dureza de las hojas, rendimiento y composición química del aceite esencial. Dichas variables serán analizadas para determinar si existen diferencias entre las poblaciones que puedan ser dadas por las prácticas de manejo.

CAPITULO III

Una vez que se determinó que el riego y la cosecha de las hojas son prácticas de manejo comunes dentro de los huertos familiares, se estableció un experimento bajo condiciones de temperatura y humedad semi-controladas en un invernadero para alcanzar los objetivos tres y cuatro. El experimento contó con un diseño factorial con tres niveles de riego y dos de cosecha de hojas.

Se llevaron a cabo tres mediciones en el experimento que duró un total de 281 días. En cada medición se tomaron muestras para determinar el contenido relativo de agua, potencial osmótico, área foliar específica y densidad de tricomas. Dentro del invernadero se tomaron mediciones de asimilación de CO₂ y transpiración. En el día 281 se llevó a cabo una colecta destructiva con la finalidad de obtener la biomasa de los individuos en todos los tratamientos.

Para alcanzar el objetivo número cuatro se colectaron hojas del experimento del invernadero para analizar el rendimiento del aceite esencial y el porcentaje de safrol de los tratamientos a los que les correspondía ser cosechados y estaban bajo los tratamientos de riego.

CAPITULO II**Usos tradicionales y prácticas de manejo de *Piper auritum* en comunidades mayas rurales de Yucatán**

Pérez-Hernández, Rosa Guadalupe; Reyes-García, Casandra; Grijalva-Arango Rosa; Chavez-Pesqueira, Mariana; Espadas-Manrique, Celene; Hernández-Guzmán, Mario.

¹ Centro de Investigación científica de Yucatán, Unidad de Recursos Naturales, Mérida, Yucatán, México.

² laboratorio de Ecología de Suelos, Cinvestav, Ciudad de México, México.

Abstract

Background: Plant domestication is a continuous, multidirectional process that is directed via plant selection and management. In the current study we use *Piper auritum*, an aromatic plant that has been frequently used in Mexican cuisine and for medicinal purpose, to characterize the domestication level using information about its cultural relevance, management practices and leaf traits differentiation in managed and ruderal populations.

Questions: What is the level of domestication of the aromatic plant *Piper auritum*? Are there any morphological or phytochemical differences between home garden and ruderal populations?

Studied species: *Piper auritum*, Kunth

Study site and dates: Ten communities in eastern Yucatan, México, from 2019 to 2021.

Methods: 53 Semi-structured interviews were applied. Morphological and phytochemical leaf traits were measured to test management effects using home garden and ruderal populations.

Results: People interviewed knew *P. auritum* and at least one of its uses. Five culinary and twelve medicinal uses were registered. *Piper auritum* is grown in home gardens, the main management activity is irrigation. The selection occurs at the leaf level according to their size and resistance. Home garden plants registered greater foliar area and hardness and decreased safrole, compared to ruderal.

CAPITULO II

Conclusions: *Piper auritum* is widely known in the communities and has a variety of culinary and medicinal uses. Management is vital for its survival in home gardens, but the species germinates spontaneously and is not usually planted. We found differences in leaf traits in managed and unmanaged populations. With this evidence we propose that *P. auritum* is under incipient domestication.

Keywords: *Domestication, Mexican-pepperleaf, aromatic-plants, irrigation, management.*

Resumen

Antecedentes: La domesticación de las plantas es un proceso continuo, multidireccional, regido por la selección y el manejo. Elegimos a la planta aromática *Piper auritum*, utilizada en la cocina y la medicina tradicional, para caracterizar su nivel de domesticación basándonos en su importancia cultural, prácticas de manejo y rasgos de sus hojas en poblaciones manejadas y ruderales.

Preguntas: ¿Cuál es el nivel de domesticación en el que se encuentra *Piper auritum*? ¿Existen diferencias morfológicas y fitoquímicas entre poblaciones de huertos y ruderales?

Especie de estudio: *Piper auritum*, Kunth

Sitios y años de estudio: Diez comunidades de Yucatán. 2019, 2021

Métodos: Se aplicaron 53 entrevistas semiestructuradas. Los entrevistados correspondieron en un 72 % mujeres y el 28 % hombres. Se colectaron hojas de *Piper auritum* de huertos y sitios ruderales para comparar variables morfológicas y fitoquímicas.

Resultados: Todos los entrevistados conocían a *P. auritum* y al menos uno de sus usos, registramos cinco usos culinarios y 12 medicinales. *Piper auritum* crece en los huertos, donde el riego es la actividad de manejo principal. La selección se dio a nivel de hojas. Las poblaciones de huertos registraron mayor área y dureza foliar, y menor contenido de safrol que las ruderales.

Conclusiones: *Piper auritum* es ampliamente conocida en las comunidades de estudio, con variedad de usos medicinales y culinarios. El manejo es esencial para la supervivencia de esta especie dentro del huerto, aunque no suele sembrarse, sino que se establece sin intervención

humana. Existieron diferencias en los rasgos foliares entre las poblaciones manejadas y no manejadas. Por esta evidencia consideramos que se encuentra bajo domesticación incipiente.

Palabras clave: Domesticación, hoja santa, plantas aromáticas, riego, manejo.

2.2. INTRODUCCION

El manejo de las plantas se define como el conjunto de acciones o prácticas llevadas a cabo por el humano para favorecer la disponibilidad de fenotipos individuales o de poblaciones de plantas para un fin en particular (González-Insuasti y Caballero, 2007). Generalmente, dicho manejo se lleva a cabo para satisfacer necesidades relacionadas principalmente con la alimentación (Jackson, 1996), pero también con el vestido, la vivienda, usos medicinales (Martínez-Ballesté *et al.*, 2006), entre otras. El manejo de las plantas está íntimamente ligado a la cultura, al ambiente, a las características particulares de las especies, y a los fines utilitarios (Casas *et al.*, 1996; González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2010, 2016).

El manejo de las plantas es diferenciado dependiendo del sistema en el que se encuentre, en Mesoamérica se han reportado un amplio espectro de formas de manejo, tan solo en poblaciones *in situ* se ha reportado, recolección, tolerancia, inducción y protección (Casas *et al.*, 1997, 2007). Estas formas de manejo pueden considerarse óptimos en diferentes circunstancias, sin que necesariamente haya una progresión a incrementar la intensidad del manejo. Dentro de las formas de manejo incipiente se pueden encontrar prácticas como la tolerancia, manejo selectivo, manejo no selectivo y ocasional cultivo (González-Insuasti y Caballero, 2007). Para analizar los niveles de intensidad de manejo en el que se encuentra una especie algunos autores han propuesto analizar la importancia cultural, los tipos y números de uso, las prácticas de manejo, tanto *in situ* como *ex situ* y si existe una selección de características específicas de la planta (González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2016)

La selección de los individuos permite al ser humano obtener características deseadas en las plantas, las prácticas de manejo proveen las condiciones para favorecer y mantener estas características. Estas condiciones dan como resultado modificaciones a distintos niveles, morfológicos, fisiológicos, fitoquímicos y genéticos (Akhzari and Pessaraki, 2016; Duan *et al.*,

CAPITULO II

2016; Manoharan *et al.*, 2017). Las modificaciones que marcan la divergencia entre poblaciones cultivadas a partir de sus ancestros silvestres son denominadas síndromes de domesticación (Meyer *et al.*, 2012). En las plantas aromáticas, como resultado de distintas formas de manejo se han reportado aumentos en el tamaño de las hojas, disminución de compuestos tóxicos (Blanckaert *et al.*, 2012), aumento de metabolitos que proveen el olor y el sabor (Salazar-Rojas *et al.*, 2012), gigantismo floral (Carrillo-Galván *et al.*, 2020), entre otras modificaciones. Cuando las poblaciones que se encuentran bajo manejo y selección muestran diferencias genéticas con respecto a las poblaciones silvestres se habla entonces de domesticación (Clement, 1999).

La domesticación es un proceso evolutivo, continuo, multidireccional, que tiene el objetivo de favorecer fenotipos y genotipos que son ventajosos para la vida social y cultural (Darwin, 1859; Clement, 1999). Dado que es un proceso continuo, las poblaciones pueden encontrarse en distintos niveles de domesticación. Clement (1999) menciona que el grado de cambios en una población puede variar, se pueden encontrar poblaciones: 1) silvestres; 2) co-evolucionada incidentalmente; 3) domesticación incipiente; 4) semi-domesticada y 5) domesticada. Las plantas que se encuentran bajo domesticación incipiente muestran diferenciación fenotípica y genética relativamente baja en comparación con sus parientes silvestres (Lins Neto *et al.*, 2014).

La domesticación incipiente se ha reportado en especies herbáceas, arbustivas, y en especies subutilizadas. Muchas de estas especies pertenecientes al grupo de plantas aromáticas (Meyer *et al.*, 2012; Galluzi y López-Noriega, 2014; Lins Neto *et al.*, 2014). En especies perennes, la domesticación puede ser lenta, debido a los largos ciclos de vida (Casas *et al.*, 2007), además, estas pueden continuar teniendo flujo genético con las poblaciones silvestres circundantes por medio de sus dispersores y polinizadores (Ferrer *et al.*, 2020). La cultura maya yucateca inició la domesticación de plantas hace más de 5,000 años, las estrategias de manejo de los recursos fueron determinantes para el desarrollo de esta cultura (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo, 1993). Actualmente se han estudiado las estrategias de manejo en sistemas productivos como la milpa, parcelas, huertos y selvas (Toledo *et al.*, 2008). Los sistemas más estudiados son la milpa y el huerto familiar, donde se han documentado especies con evidencias anatómicas, morfológicas, químicas y genéticas de domesticación (Martínez-Ballesté *et al.*, 2006; Aguirre-Dugua *et al.*, 2013; Jiménez-Rojas *et al.*, 2019; Munguía-Rosas *et al.*, 2019; Heredia-Pech *et al.*, 2022; Llamas-Torres *et al.*, 2022). El manejo en estos sistemas es contrastante ya que dentro de la milpa el maíz, frijol y la calabaza son dependientes del manejo y selección (Magdaleno-Hernández *et al.* 2016),

mientras que en el huerto hay una predominancia de plantas toleradas y fomentadas (Mariaca et al. 2011), muchas de ellas perennes.

Piper auritum es una planta aromática presente en los huertos familiares en el sur de México y en diversos países de Centro y Sur América (Calvo-Irabién, 2012; Salazar, 2012). Sus tallos, hojas e inflorescencias han sido utilizadas en la medicina tradicional para enfermedades del aparato digestivo, de la piel y para los tumores (Gracia Milián et al., 2001; Martínez-Bautista et al., 2019; Salleh, 2021). También tiene un importante uso culinario debido a su aporte al sabor y olor de la comida, siendo utilizada en México para envolver tamales, y como condimentos para sopas y pescado (García-Esquivel and Devía-Ochoa, 2013; Salazar, 2012). El principal metabolito del aceite esencial de *P. auritum* es el safrol, que constituye entre 64 y 70 % de su composición (Pino et al., 1998). Este metabolito es considerado tóxico para el ser humano y su consumo fue prohibido por la FDA en 1960 (Kemprai et al., 2019). También, se ha reportado la presencia de α -tujeno, α -pineno, β -cariofileno, germacreno-D, linalool, γ -terpineno con porcentajes entre 4 y 1 %, además de otros componentes que en total suman cerca de 50 metabolitos (Williams et al., 1985; Pino et al., 1998), que le confieren su olor y sabor característicos, así como sus propiedades.

La mayoría de los estudios de *P. auritum* comprenden su uso, abundancia y ecología en lugares asociados a bosques tropicales húmedos donde la especie puede ser abundante. En un estudio reciente en el estado de Tabasco, México, se determinó que *P. auritum* presenta una importancia cultural alta, basándose en la efectividad de la planta como medicamento, frecuencia de uso y uso de la planta no sustituible por otra (García-Flores et al., 2019). En dicho estudio se menciona que *P. auritum* es abundante en el medio natural y no requiere de prácticas de manejo para su uso.

En el estado de Yucatán su uso está registrado desde el siglo dieciséis en el documento Relaciones de la villa de Valladolid, siendo una de las “yerbas utilizadas para curar” por la población maya (De la Garza e Izquierdo 1983). Citas más actuales también describen su uso culinario, medicinal y presencia en huertos mayas yucatecos, así como en las selvas (Calvo-Irabién, 2012; Salazar, 2014). La baja precipitación de Yucatán y su estacionalidad podrían limitar su distribución natural debido a su susceptibilidad a la sequía (Schultz and Matthews, 1997b; Andrade-Velázquez et al., 2021), incrementando la necesidad de prácticas de manejo. Debido a lo anterior, en el presente estudio los objetivos fueron definir y analizar: 1) La importancia de *P.*

CAPITULO II

auritum como parte de la agrobiodiversidad de las comunidades rurales de Yucatán, a través de los usos presentes y la proporción de hogares entrevistados que la conocen o la manejan dentro de sus sistemas productivos, 2) los tipos de manejo y selección y, 3) las características morfológicas y fitoquímicas en poblaciones de *P. auritum* manejadas y no manejadas para evidenciar las consecuencias de las prácticas de manejo. Se espera que registremos la presencia, uso, manejo y selección de *P. auritum* dentro de los huertos. Adicionalmente, esperamos encontrar hojas más grandes y disminución del safrol en las poblaciones de los huertos en comparación con poblaciones no manejadas. Para lograr los objetivos se realizaron entrevistas semiestructuradas en los huertos de seis comunidades del oriente de Yucatán para conocer los usos, manejo y selección. También se colectó material vegetal en sitios manejados y no manejados en nueve comunidades del oriente para comparar su morfología y la composición de metabolitos.

2.3 MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en 10 comunidades mayas yucatecas del oriente del estado de Yucatán, México (Figura 2.1). En seis de estas comunidades se aplicaron entrevistas semiestructuradas (una por hogar, ver Tabla S1) durante 2019, mientras que en nueve comunidades se llevó a cabo la colecta de hojas durante la temporada de lluvias del año 2021 para comparar las características morfológicas y fitoquímicas entre hojas de poblaciones manejadas y sin manejo (Tabla 2.1). Debido a que las entrevistas y nuestros recorridos exploratorios revelaron la ausencia de poblaciones silvestres de *P. auritum* en las selvas medianas subcaducifolias circundantes (exceptuando un par de localidades donde se asociaron a cenotes), se escogieron poblaciones ruderales de *P. auritum* como las poblaciones no manejadas de referencia, estas poblaciones se encontraban de 1 a 2 km de distancia de las comunidades. La vegetación ruderal se encuentra en hábitats perturbados por la acción humana, a orillas de caminos, y zonas relativamente cercanas a la población (Martínez-De la Cruz *et al.* 2015) donde, sin embargo, las plantas no recibían ningún manejo.

La determinación de los sitios de estudio se basó en los registros de *P. auritum* en el estado de Yucatán de los herbarios CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán) y UADY (Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán). Para verificar la distribución geográfica de la especie, durante el año 2019 se realizaron recorridos de campo en todas las localidades señaladas en los registros de herbario. Se confirmó la presencia de *P. auritum* en

cinco municipios de la zona oriente de Yucatán, pero no se encontraron evidencias de la especie en otros municipios registrados en los herbarios. El clima de la zona oriente de Yucatán es cálido subhúmedo con lluvias en verano, con temperatura media anual de 25.7 °C y precipitación anual de 1,200 mm (López Quiroz *et al.* 2022). La vegetación conserva características de selva mediana subcaducifolia con vegetación secundaria (Lara, 2012).

2.3.1 ESPECIE DE ESTUDIO

Piper auritum es una planta aromática perteneciente a la familia Piperaceae, conocida comúnmente como acuyo, hoja santa, momo, tlanepa, xmaculan dependiendo del sitio donde se encuentre, en el oriente de Yucatán es conocida como xmaculan (Calvo-Irabién 2012, Larousse 2023). Es una hierba que alcanza hasta los 5 metros de altura, con hojas grandes, dísticas, membranáceas, ovado-elípticas, pinnatinervadas con entre 5-8 nervios principales, peciolo de rojizo a verde pálido, profundamente vaginado en toda su extensión, con márgenes prominentes, estipulares hasta 1 cm por encima de la lámina. Se distribuye en México, Centroamérica y en Colombia, Venezuela y Ecuador; crece en selvas húmedas, ambientes perturbados, orillas de caminos y arroyos donde encuentra condiciones de luminosidad alta (Mutis, 1997; Tinoco-Ojanguren, 1997; Calvo-Irabién, 2012).

CAPITULO II

Tabla 2.1. Características de las comunidades de estudio en el estado de Yucatán, México.

Localidad	Habitantes	Viviendas ¹	Habla ntes ²	Huertos ³	Colecta		Altitud msnm	Coordenadas	
					H ⁴	R ⁵		N	O
1. Hunukú	3,549	856	3,054	65 (11) ⁵	0	1	24	20°51'06	88°05'26
2. Santa Rita	531	140	353	21 (7)	5	3	20	20°51'40	88°08'45
3. Ek Balam	374	76	311	15 (4)	0	0	24	20°53'31	88°08'44
4. Uayma	3,460	841	2,501	117 (15)	5	1	24	20°43'04	88°19'01
5. Ebtún ⁵	970	212	663	20 (6)	0	0	23	20°39'53	88°15'27
6. Pixoy	1,158	298	843	32 (10)	5	2	23	20°42'56	88°15'46
7. Tinum	12,700	2,662*	6,870	NA	0	3	21	20°39'03	88°31'35
8. Pisté	4,467	1,020*	2,242	NA	0	0	20	20°41'58	88°35'20
9. Valladolid	85,460	19,850*	15,004	NA	0	1	24	20°41'22	88°12'06
10. Xcalakoop	1,494	391*	877	NA	0	2	26	20°39'08	88°31'36

¹Total de viviendas (INEGI,2020) censadas para conocer el número de huertos con *Piper auritum*. Comunidades con asterisco (*) no fueron censadas; ² Número de hablantes de la lengua Maya; ³ Número de huertos que contaron con *Piper auritum* plantadas; ⁴Número de huertos y ⁵localidades ruderales colectados para los análisis morfológicos y fitoquímicos ⁵ Valores entre paréntesis indican el número de

entrevistas aplicadas en la comunidad. NA: Comunidades en las cuales no se aplicaron entrevistas. Fuente: Censo de población y vivienda (2020) - Instituto Nacional de Estadística, Geografía e informática

2.3.2 CARACTERIZACIÓN DE LA IMPORTANCIA CULTURAL, ACTIVIDADES DE MANEJO Y SELECCIÓN.

Se aplicaron 53 entrevistas semiestructuradas durante el año 2019 en las comunidades Ebtún, Pixoy, Uayma, Santa Rita, Hunuku y Ek Balam. Las personas entrevistadas correspondieron en un 72 % mujeres y 28 % hombres, 46 % del total de personas entrevistadas tenían 46 años o más (Tabla S2). Las entrevistas semiestructuradas parten de una serie de preguntas previamente planteadas pero dejan una parte flexible que se puede adaptar al entrevistado (Díaz-Braco et al. 2013), y se enfocaron en conocer 1) usos: partes útiles de la planta, formas de usos, formas de preparación, transmisión del conocimiento, frecuencia de uso y comercialización; 2) actividades de manejo: origen de la planta y actividades de manejo; 3) prácticas de selección: preferencias de consumo (olor o sabor) y criterios de selección. Adicionalmente, para conocer los criterios de selección de los entrevistados se les solicitó que describieran las características de las plantas y de las hojas que utilizan para la medicina tradicional y cuáles como condimento, así como las hojas que no usarían.

Entrevistas exploratorias en tres comunidades determinaron que *P. auritum* no se cultivaba en las milpas sino en los huertos familiares o solares, por lo que se realizó un censo en todas las casas habitación de las seis comunidades para contabilizar el número de huertos por comunidad, y la presencia o ausencia de *P. auritum*. Una vez realizado el censo se seleccionaron al azar en un mapa de las localidades, casas con y sin *P. auritum* en el huerto para realizar las entrevistas (Tabla 1). Se seleccionó al jefe/jefa de familia para ser entrevistadas, exponiendo previamente el objetivo del estudio y solicitando su consentimiento.

Para identificar la importancia de cada tipo de uso culinario y medicinal, así como la forma de preparación, se calculó el índice de Sutrop (IS; Sutrop 2001):

$$IS = \frac{F}{N \times mP} \quad (1)$$

donde, F representa la frecuencia con la que se menciona cada uso, preparación culinaria o tipo de uso medicinal; N es el número total de entrevistados (n = 53); mP es la posición en la que

CAPITULO II

mencionan cada uso (p. ej. menciona en primer lugar, “vaporcitos = 1”, segundo lugar tos = 2), preparación o tipo de uso medicinal. El rango de valores del índice de Sutrop es de 0 a 1; donde 1 representa mayor importancia, y 0 importancia nula.

2.3.3 CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y FITOQUÍMICA DE *Piper auritum* EN POBLACIONES CON Y SIN MANEJO.

Con base en los resultados de las entrevistas, se determinó que la selección predominante se da a nivel de las hojas dentro de los individuos, y que los usos más frecuentes son el culinario y medicinal. Por lo que, basándonos en la diferenciación que hacen las comunidades, las hojas se clasificaron en cuatro categorías: uso como condimento (UC), uso medicinal (UM), no uso por senescentes (NS), no uso por jóvenes (NJ). La colecta del material vegetal se realizó en dos tipos de sitios, en 15 huertos y en 13 sitios ruderales, distribuidos en nueve de las diez localidades de estudio (Figura 2.1, Tabla 2.1). En cada sitio se colectaron hojas de 1 a 5 individuos. De cada individuo se colectaron seis hojas de cada categoría de uso y tipo de sitio, las hojas se transportaron al laboratorio del Centro de Investigación Científica de Yucatán en bolsas selladas, mantenidas a 4 °C para su caracterización.

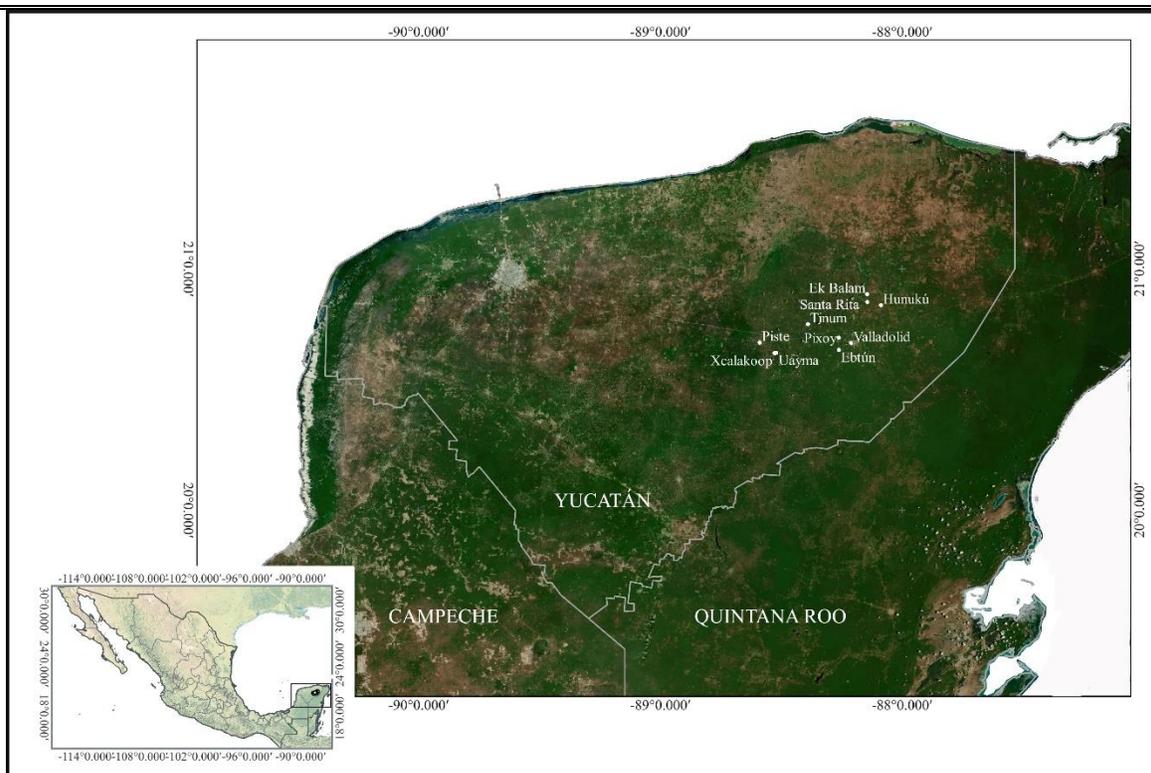


Figura 2.1. Localización geográfica de las comunidades de estudio (Yucatán, México).

En el laboratorio se determinó el área foliar, el área foliar específica, la dureza de las hojas, y el rendimiento y la composición química del aceite esencial. Para el área foliar (cm^2) se utilizó el equipo de medición de área foliar (Li-Cor 3100, Li-Cor Inc. Lincoln, Nebraska, USA.). El área foliar específica se determinó dividiendo el área foliar entre el peso seco de la hoja. El peso seco del material vegetal se obtuvo por gravimetría tras 24 horas de secado a $65\text{ }^\circ\text{C}$. La dureza se determinó mediante la evaluación del peso en gramos que resiste cada hoja antes de perforarse utilizando un penetrómetro construido según Dirzo *et al.* (1982).

El aceite esencial fue extraído utilizando la técnica destilación por arrastre de vapor utilizando un destilador tipo clewenger (Calvo-Irabién *et al.* 2009), para lo cual se utilizaron entre 8 y 10 g de hojas secas. El rendimiento de aceite esencial se determinó dividiendo el peso del aceite extraído entre el peso seco del material vegetal (p/p). Los aceites esenciales se conservaron a $4\text{ }^\circ\text{C}$ para posterior análisis (Amzallag *et al.* 2005).

La identificación de los compuestos presentes en el aceite esencial se realizó en un cromatógrafo de gases acoplado a un detector másico (CG-MS) para obtener el patrón de

CAPITULO II

fragmentación de cada una de las moléculas, o picos, presentes en el perfil cromatográfico. Se utilizó un CG-MS Agilent Modelo 6890N (Agilent, EUA) y un sistema de datos MS-Chemstation GI701- DA (Agilent, EUA). Se realizó la identificación tentativa de los metabolitos utilizando dos criterios: 1) la comparación de los espectros de masas obtenidos con los registrados en las bibliotecas del equipo (NIST 14, base de datos propia del equipo con estándares comerciales y Adams 2007); 2) el cálculo del índice de retención a partir de la inyección de una serie de alcanos C7-C40 (Fluka) y su comparación con los valores de índices publicados (Joulain y König 1998, Adams 2007). El análisis cuantitativo se llevó a cabo en un cromatógrafo de gases marca VARIAN-430 con detector de fotoionización de flama (FID) (HTA, Italia). Utilizando estándares comerciales para safrol, β -cariofileno, β -elemeno, óxido de cariofileno, espatulenol, α -hhumuleno y bisabolol, todos ellos de Sigma-Aldrich® (Merck, Alemania), se confirmó la identificación de dichos metabolitos.

Tanto para la cuantificación como para la identificación se utilizó una rampa de temperatura, 45 °C (5 minutos), 4 °C/min hasta 150 °C (2 min), 10 °C/min hasta 275 °C (10 min). La temperatura del inyector fue de 250 °C y del detector de 280 °C. Se utilizó como fase móvil gas hidrógeno (helio en el CG-EM), como gas acarreador, nitrógeno y como gas auxiliar (make up) aire de ultra alta pureza (UAP, > 99.9%), con un flujo de 1 mL por minuto. Para la separación se utilizó una columna DB-5 (metil-fenil silona, 5 % fenil, 95 % metil) marca Agilent Technologies, de 60 m de longitud con un diámetro de 0.25 mm y espesor de 0.25 μ m.

2.3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Para analizar los efectos del manejo dentro de los huertos sobre las variables morfométricas y el contenido de aceite esencial en las categorías de hojas se utilizaron ANOVAS de una vía, en dicho análisis fueron utilizados los datos de las cuatro categorías de hojas para las variables área foliar, área foliar específica, dureza, safrol, β -cariofileno, germacreno-D y β -elemeno. El rendimiento del aceite esencial no cumplió con los supuestos para el ANOVA de una vía por lo que se llevó a cabo la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis. Para evaluar si había un efecto de los sitios (huertos y ruderales) y de la interacción entre sitios y categorías foliares de uso (uso medicinal y uso culinario) sobre cada una de las variables morfométricas y del aceite esencial se llevaron a cabo ANOVAs de dos vías para cada una de las variables: área foliar específica, safrol, germacreno-D, β -cariofileno y β -elemeno estos metabolitos representan entre el 54 y 69 % del

total del aceite esencial. Además, se emplearon modelos lineales generalizados para el análisis de interacción entre sitios y categorías para las variables, área foliar, dureza y rendimiento, dado que los datos no fueron normales. Los datos de área foliar, y área foliar específica se transformaron (\log_{10}) previo a los análisis estadísticos. La comparación múltiple de medias se realizó con la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Para determinar las diferencias fitoquímicas de las hojas, las variables sitio ($n = 2$, huerto vs. ruderal) y categoría de la hoja ($n = 2$, uso medicinal vs. uso culinario) se emplearon como factores fijos en el análisis de varianza multivariante con permutación (perMANOVA, por sus siglas en inglés), empleando la matriz de distancia Euclidiana con la función `adonis2` con la paquetería `vegan v 2.6` (Oksanen *et al.* 2017). Adicionalmente, para la visualización y análisis de estas diferencias, se empleó el análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), con la paquetería `FactoMineR` (Le *et al.* 2008). Los análisis estadísticos se realizaron empleando el ambiente R v 4.2.0 (R Core Team 2020). Los comandos y flujo de trabajo de análisis se encuentran para acceso público en el repositorio de Github: https://github.com/MaryoHg/piper_auritum.

2.4 RESULTADOS

2.4.1 IMPORTANCIA CULTURAL: CLASES DE USOS.

Del total de las personas entrevistadas ($n = 53$), el 100 % mencionó conocer *P. auritum*. El 74 % de éstos contó con la especie dentro huertos familiares, y el resto no contó con la especie por falta de cuidados y/o pérdida de la planta. Los entrevistados mencionan que a esta especie se le conoce como Xmaculam. Los entrevistados mencionaron que los animales de traspatio se alimentan de la planta, lo que no permite su crecimiento.

Los resultados mostraron que el uso principal de *P. auritum* fue culinario, como condimento y/o envoltura; dado que el índice de Sutrop (IS) fue de 0.98 ± 0.03 . El uso medicinal registró un valor promedio de IS de 0.29 ± 0.09 . La comunidad que registró los valores de uso medicinal con IS más alto fue Ek Balam (0.3), mientras que la comunidad de Pixoy fue el valor IS más bajo (0.2).

El 58 % de las personas entrevistadas usa *P. auritum* tanto para fines culinarios como medicinales, el 38 % sólo para fines culinarios y el resto sólo para fines medicinales. El 95 % de

CAPITULO II

los entrevistados, además de conocer la planta sabe utilizarla al menos para una forma de preparación, solo el 4 % la conoce más no la sabe utilizar.

Se registraron cinco formas de preparación culinaria de *P. auritum* (Figura 2.2A). La forma más común fue la elaboración de un tipo de tamal, localmente conocido con varios nombres, e.g., *kodzob*, *pibiwaj* y “vaporcitos” (Figura 2.3). Este uso registró un IS de 0.87 ± 0.07 . La preparación del platillo *co’ol* se registró solamente en la comunidad de Santa Rita (0.21 IS) (Tabla S2). Las personas entrevistadas usan las hojas de *P. auritum* debido a su aporte al sabor y al olor en las distintas preparaciones. El 78 % de las personas entrevistadas menciona que le gusta el sabor, el 10 % menciona que le gusta el olor, mientras que, 12 % de las personas entrevistadas mencionó tanto al olor como el sabor. La frecuencia de consumo de los “vaporcitos” es de tres veces al año.

Se registraron 12 tipos de usos medicinales en las comunidades de estudio (Figura 2.2B). Los tipos de usos medicinales más conocidos en las comunidades fueron: para la tos (cinco comunidades), para dolor (tres comunidades) y para la diabetes (dos comunidades) (Tabla 2.2). La comunidad con más tipos de usos medicinales fue Uayma, donde se registraron cinco de los 12 tipos de uso: tos, purgante, hemorroides, nervios y gastritis. Hunukú fue la comunidad que registró solo un tipo de uso. El tipo de uso medicinal con mayor importancia en las comunidades fue para aliviar la tos, con un valor promedio de SI de 0.14 ± 0.07 IS, y el tipo de uso medicinal con menor importancia fue el de la pelagra con 0.02 ± 0.05 IS. A lo largo del año, la frecuencia de uso medicinal es de una vez a la semana (10 %), una vez al mes (24 %), o tres veces al año (66 %), ya que la planta es usada cuando algún miembro de la familia presenta algunas de las enfermedades mencionadas previamente.

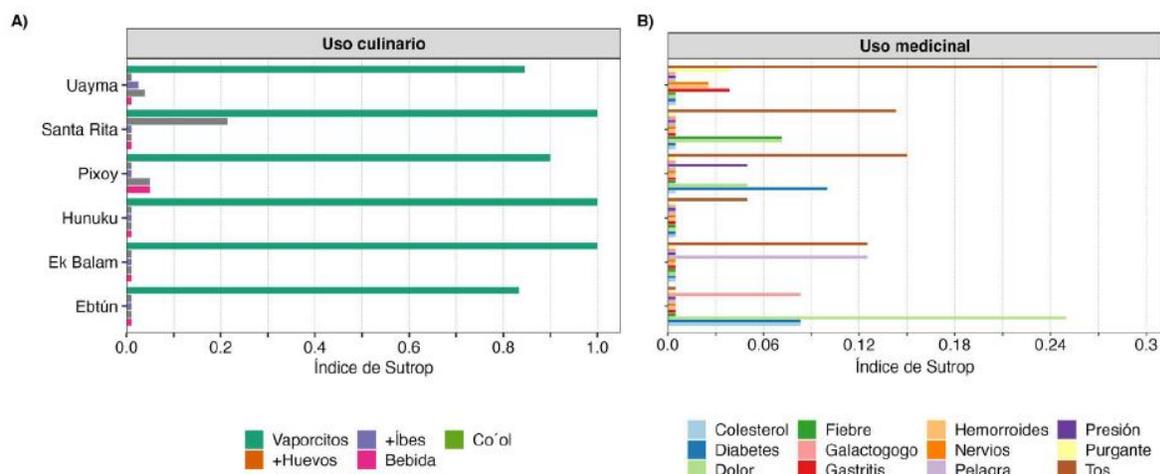


Figura 2.2. Importancia de los tipos de preparación culinarias y medicinales en las comunidades de estudio a través del índice de Sutrop; 0: menos importante; 1: más importante. A) Índice de Sutrop de las formas de preparación culinaria. B) Índice de Sutrop de los tipos de usos medicinales tradicionales

En cuanto a la comercialización de *P. auritum*, 33% de las personas entrevistadas que cuentan con esta especie en su huerto la venden. Los entrevistados mencionan que la venden a sus vecinos en un rango de precio de 10 a 20 pesos mexicanos. El resto de los entrevistados no la vende, mencionan que regalan las hojas cuando se las piden.

Tabla 2.2. Principales formas de uso y preparación medicinal de *Piper auritum*

Uso	Preparación	Formas de preparación	Órgano vegetal
Tos	Infusiones/masticado	Una hoja en agua hirviendo por cada taza, se mastica la inflorescencia	Hoja/inflorescencia
Dolor corporal	Caliente	Se calienta una hoja en un comal, se coloca en el sitio de dolor	Hoja
Diabetes	Licudo	Dos hojas licuadas en un litro de agua	Hoja

CAPITULO II

Los diversos usos de *P. auritum* son transmitidos de madres a hijos o hijas (76 %) y de abuelas a nietos o nietas (12 %). La forma de enseñanza en estas comunidades es la observación y la transmisión por vía oral. Las personas entrevistadas mencionan que ven cómo se preparan los alimentos o bien los tipos de uso en la medicina y así es como se transmiten los conocimientos. Cabe mencionar que esta transmisión se ha llevado a cabo de generación en generación, los entrevistados mencionan que no conocen exactamente el tiempo de inicio de uso de la especie.

2.4.2 ACTIVIDADES DE MANEJO EN LOS HUERTOS FAMILIARES.

Las plantas de *P. auritum* dentro de los huertos de las personas entrevistadas germinaron sin intervención humana (“nacieron solas”, sic) en un 84 %, fueron toleradas dentro del huerto y posteriormente cuidadas. Las personas entrevistadas mencionan que los murciélagos se alimentan de los frutos y dispersan las semillas. El 13 % de los entrevistados mencionó que trajeron la planta de otro huerto, refieren que sus vecinos le regalaron la planta. El restante 3% (una mención), obtuvo la planta del “monte” (selva mediana subcaducifolia), no obstante, menciona que eso sucedió hace ya 20 años.



Figura 2.3. Forma de preparación culinaria principal de *Piper auritum* en las comunidades de estudio para la preparación de tamales, localmente conocidos como “vaporcitos”. A) la masa es “tallada” en las hojas de *Piper auritum* para darle sabor, se agrega frijoles (ibes) con calabaza, cebollina y chile a la hoja con la masa tallada. B) Para la cocción se envuelve en hojas de plátano

El origen de las plantas dentro del huerto con mayor importancia fue que germinó sin intervención humana, en Uayma registró 28 % del total de entrevistados, y en Pixoy 21 %, la comunidad de Ek Balam registró los tres tipos de orígenes dentro del huerto (Figura 2.4A). Por otra parte, el 100 % de las personas entrevistadas mencionaron que no es posible encontrar a *P. auritum* en las selvas actualmente. Una de las personas entrevistadas menciona que su padre trasplantaba la planta de la selva al huerto, pero esto ya no sucede.

CAPITULO II

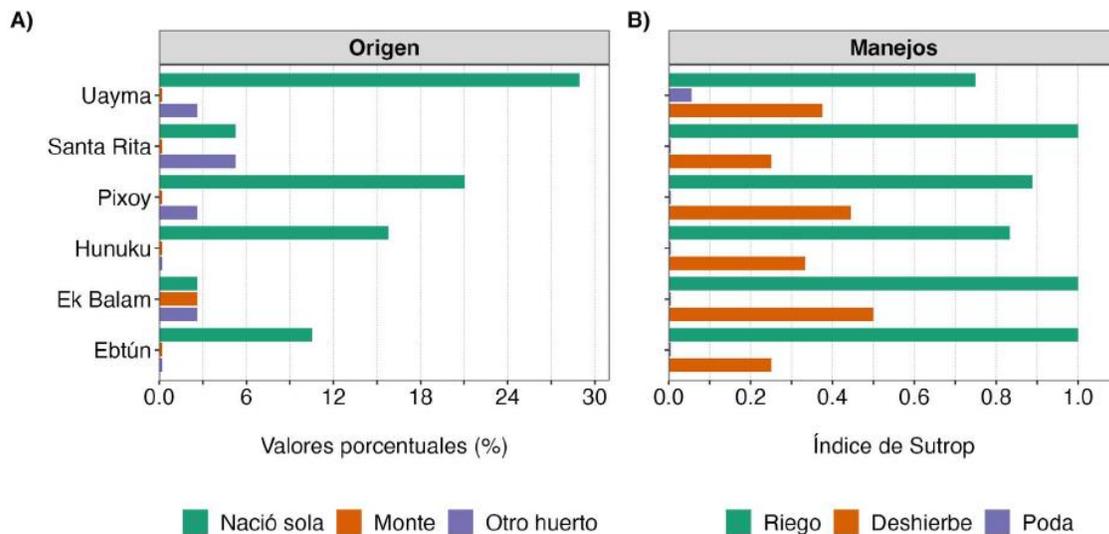


Figura 2.4. Importancia de las actividades de manejo en las comunidades de estudio a través del índice de Sutrop y orígenes de *Piper auritum* representado en porcentajes; 0: menos importante; 1: más importante. A) orígenes de las plantas dentro del huerto en las comunidades de estudio (%). B) índice de Sutrop de las actividades de manejo registradas en las comunidades de estudio.

Las actividades de manejo referidas en las entrevistas fueron: riego, poda y deshierbe de malezas (conocida localmente como chapeo) que crecen alrededor de *P. auritum* (Figura 2.4B). La actividad más importante fue el riego; En Ebtún, Santa Rita y Ek Balam se registró esta práctica con mayor importancia, con un valor de IS de 1. Uayma fue la comunidad donde el riego se lleva a cabo con menor relevancia registrando un valor de IS de 0.75 de IS. El deshierbe obtuvo el segundo lugar de importancia, se registró en las seis comunidades, teniendo mayor importancia en Ek Balam con 0.5 de SI. Por el contrario, las comunidades con menor importancia en la actividad de deshierbe fueron Ebtún y Santa Rita que registraron 0.25 de IS. La poda se registró únicamente en Uayma con un valor de IS de 0.05.

Según las entrevistas, el objetivo del deshierbe es eliminar plantas que no son de interés para el dueño del huerto. Se procura que al eliminar malezas se toleren las especies que son importantes, siendo *P. auritum* parte de este grupo de plantas. En resumen, de las actividades de manejo registradas, el 60 % de las personas que cuenta con *P. auritum* en su huerto realiza

riego y deshierbe de manera conjunta. El 21 % solamente riega la planta, mientras que el 13 % solo la poda.

2.4.3 CRITERIOS DE SELECCIÓN.

En los huertos de las personas entrevistadas se encontraron de tres a cinco individuos de *P. auritum*. La selección de individuos dentro de los huertos es dada principalmente por la altura de las plantas, 20 % menciona que selecciona a las plantas más pequeñas de *P. auritum* ya que facilita el corte/cosecha de las hojas, 2 % menciona que selecciona plantas altas. El 78 % restante menciona que utilizan cualquier individuo indistintamente de sus características.

Las hojas de *P. auritum* son el órgano de la planta usado por el 95 % de las personas entrevistadas. El restante 5 % usa las inflorescencias. Las hojas se usan basadas en su tamaño, madurez y la resistencia. El tamaño y la resistencia son las características esenciales para el uso culinario ya que se requieren hojas grandes, que cuenten con suficiente resistencia para el tallado de la masa. Para el uso medicinal la madurez de la hoja es lo importante, ya que solo las hojas de brote reciente son utilizadas.

Tabla 2.3. Variables morfológicas de *Piper auritum* por categoría de uso, recolectadas en comunidades rurales del estado de Yucatán, México.

Huerto familiar (<i>n</i> = 15)			
Categoría [†]	Área foliar (cm ²)	Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)	Dureza (g)
NJ	284.4± 9.8 ^b	284.4± 10.1 ^{abc}	9.42± 0.9 ^{*a}
NS	514.17± 22.3 ^a	312.62± 12.1 ^{abc}	10.52± 0.6 ^a
UC	485.1±21.5 ^{*a}	328.89± 15.1 ^{abc}	10.2± 0.8 ^a
UM	98.86± 5.4 ^c	413.51± 18.6 ^d	9.11± 1.0 ^{*a}
Promedio	345.63± 23.35	333.3± 9.76	10.19± 0.46

CAPITULO II

Ruderal ($n = 13$)

NJ	241.71± 22.9	423.3± 53.3	8.59± 1.87 *
NS	524.77± 30.1	324.7± 33.6	6.82± 0.58
UC	385.03± 32.0 *	303.35± 20.6	6.34± 1.09
UM	105.41± 11.0	364.41± 24.6	7.01± 1.62 *
Promedio	314.22±25.15	353.94± 18.30	7.6± 0.62

Los valores indican el promedio \pm error estándar. †Categoría: NJ, No uso por jóvenes; NS, No uso por senescente; UC, Uso culinario; UM, Uso medicinal. Los asteriscos indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$, prueba de Tukey) entre sitio de muestreo ($n = 2$, huertos vs ruderales). Letras diferentes indican diferencias significativas ($P \leq 0.05$, prueba de Tukey) por categoría de uso ($n = 4$, NJ, NS, UC vs UM) dentro de huertos.

El 95 % de las personas entrevistadas seleccionan hojas grandes para uso culinario, sin daños aparentes (“las más bonitas” *sic*), con un área foliar promedio de $485.10 \pm 21.47 \text{ cm}^2$ (Tabla 2.3). Las hojas no usadas por ser jóvenes que miden en promedio $284.39 \pm 9.78 \text{ cm}^2$ (Tabla 2.3) son usadas por el 5 % de las personas entrevistadas para elaborar tamales pequeños. Las hojas de uso medicinal no son usadas para preparaciones culinarias porque son muy pequeñas, con área promedio de $98.85 \pm 5.44 \text{ cm}^2$ (Tabla 2.3) y se rompen fácilmente. Las hojas no usadas por senescentes presentan una coloración amarilla y/o tienen agujeros provocados por herbivoría, a pesar de que en promedio son las hojas de mayor tamaño ($514.16 \pm 22.26 \text{ cm}^2$) (Tabla 2.3).

En cuanto a la resistencia, la mayoría de las personas entrevistadas mencionan que las hojas deben ser resistentes, pero, que las hojas no usadas por ser senescentes, a pesar de ser grandes son demasiado fibrosas y difíciles de masticar, mientras que las hojas no usadas por jóvenes son demasiado frágiles, por lo que no resisten el tallado de la masa. La selección de las hojas de las distintas categorías de uso no está basada en el olor que proporcionan, ya que las personas

entrevistadas mencionan que todas las hojas de los individuos presentes en los huertos huelen igual.

2.4.4 VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y FITOQUÍMICA DE LAS HOJAS SEGÚN SU USO Y MANEJO.

Al comparar los rasgos morfológicos de las hojas de *P. auritum* en los sitios se encontró que los huertos presentaron mayor área foliar ($F_{(1,1)} = 5.4$, $P = 0.02$) y mayor dureza ($F_{(1,1)} = 4.55$, $P = 0.03$) que los sitios ruderales. No existió una interacción entre el sitio y categoría de la hoja para ninguna de las variables morfológicas. En el área foliar existieron diferencias significativas entre las categorías de hojas siguiendo la edad de las hojas, siendo más pequeñas la categoría UM, seguidas de NJ, mientras que UC y NS no presentaron diferencias significativas entre si ($F_{(3)} = 129.4$, $P < 0.05$). En el caso del área foliar específica (AFE), esta no presentó diferencias significativas entre sitios ($F_{(1,1)} = 3.07$, $P = 0.08$). Sin embargo, sí existieron diferencias en el AFE entre las categorías de hoja, siendo mayor en las hojas con UM, con respecto a las demás categorías dentro de los huertos. En la dureza de la hoja, no se reportan diferencias significativas ($F_{(1,1)} = 0.25$, $P = 0.61$) entre las categorías de las hojas dentro de los huertos.

En el caso del rendimiento de los aceites esenciales, no se encontraron diferencias entre las categorías de hojas y entre sitios (Tabla 2.4). En contraste, el metabolito más abundante, el safrol, fue significativamente mayor ($F_{(1,1)} = 5.55$, $P < 0.001$) en los sitios ruderales que en los huertos. No existieron interacciones significativas en la cantidad de safrol entre los sitios y las categorías de hojas ($F_{(1,1)} = 0.72$, $P = 0.39$). Entre categorías de hojas se registraron diferencias significativas ($F_{(3)} = 3.15$, $P = 0.03$) siendo la concentración mayor en NS (47.57 %) en comparación con NJ (33.6 %).

Tabla 2.4. Identificación de metabolitos y rendimientos del aceite esencial de *Piper auritum*.

Huertos				Ruderales				TR ¹	ID ²
NJ	NS	UC	UM	NJ	NS	UC	UM		

CAPITULO II

Rendimiento	0.37±0.07	0.57±0.15	0.37±0.05	0.53±0.14	0.57±0.1	0.59±0.09	0.44±0.09	0.39±0.09		
Componente										
α-Pineno	0.02 ³	0.02	0.02	0.04	0.06	0.07	0.18	0.06	24.29	Ef, IR, E
β-Pineno	0.02	0.16	0.09	0.03	0.19	0.17	0.41	0.13	26.22	Ef, IR, E
δ-Careno	0	0.03	0.03	0.01	0.07	0.12	0.23	0.03	27.76	Ef, IR, E
γ-Terpineno	0.11	0.19	0.18	0.07	0.37	0.56	0.92	0.18	29.43	Ef, IR, E
Safrol	33.60	47.57	43.91	34.97*	53.42	50.76	50.37	48.72*	38.62	Ef, IR, E
α-Cubebeno	2.07	1.4	1.57	1.71	1.57	1.11	1.19	1.17	40.5	Ef, IR
α-Copaeno	1.51	0.94	2.01	1.36	1.23	1.35	1.61	0.5	41.93	Ef, IR
β-Elemeno	2.77	2.71	2.75	2.41	2.05	2.45	2.13	2.06	42.32	Ef, IR, E
β-Cariofileno	11.13	7.84	9.55	10.63	7.33	9.31	8.19	8.01	43.52	Ef, IR, E
α-Humuleno	1.49	1.11	1.28	1.36	1.08	1.21	1.11	1.08	44.54	Ef, IR, E
Rotundeno	0.8	0.58	0.66	1.15	1.31	1.05	0.77	1.65	44.83	Ef, IR
N.I.	1.54	1.02	1.08	2.57	1.6	0.99	1.96	4.03	44.97	
G-Muruleno	1.28	0.94	0.91	1.42	0.39	0.31	0.38	0.27	45.01	Ef, IR
Germacreno D	9.38	6.95	8.53	6.52	6.97	7.23	7.6	5.72	45.34	Ef, IR
Pentadecano	0.92	0.62	0.7	0.95	0.71	0.67	0.74	0.64	45.58	Ef, IR
Epi-cubebol	1.53	0.98	1.18	1.26	1.5	1.47	1.65	1.41	45.65	Ef, IR
Bicilogramacreno	3.75	2.56	2.86	2.16	2	2.31	2.47	1.91	45.76	Ef, IR
Miristicina	3.7	2.68	2.51	3.07	2.72	1.99	2.55	3.14	46.13	Ef, IR
δ-Cadineno	0.44	0.91	1.11	1.61	0.34	0.75	0.43	0.61	46.22	Ef, IR
Elemicina	1.86	0.89	1.2	1.22	0.84	0.5	0.77	0.86	46.29	Ef, IR
Espatulenol	3.1	4.1	2.6	3.59	2.28	2.64	2.4	2.52	48.14	Ef, IR, E
Óxido cariofileno	1.4	1.95	1.28	1.58	0.72	1.32	0.98	1.03	48.34	Ef, IR, E

CAPITULO II

Muurola ⁴	1.19	0.99	0.83	2.14	0.74	0.63	0.58	1.3	49.22	Ef, IR
Intermedeol	0.32	0.52	0.3	0.31	0.3	0.24	0.13	0.31	50.77	Ef, IR
N.I.	0.45	0.27	0.26	1.97	0.58	0.26	0.37	1.59	55.85	
Ácido hectadecanoico	0.73	0.26	0.3	1.43	0.42	0.26	0.17	1.11	56.2	Ef, IR
Linoleato de metilo	1.38	0.95	0.59	2.93	0.33	0.22	0.38	0.82	56.62	Ef, IR
Fitol	3.79	2.39	2.87	2.32	2.62	2.95	3.52	1.99	60.15	Ef, IR, E
Total (%)	90.29	91.52	91.16	90.82	93.74	92.89	94.2	92.87		

¹ Tiempo de retención; ² ID: método de identificación (Ef: espectro de fragmentación; IR: índice de retención; E: estándar). ³ composición porcentual por categoría (columnas); Los asteriscos indican diferencia estadística significativa ($P \leq 0.05$, prueba de Tukey) entre categorías de uso, por población (i.e., huertos o ruderales). NJ: No uso por jóvenes; NS: No uso por senescente; UC: Uso culinario; UM: Uso medicinal. N.I.: No identificado. ⁴ Muurola-4,10(14)-dien-1beta-ol.

En los huertos se registró mayor concentración de β -cariofileno ($F_{(1-1)} = 4.91$, $P = 0.03$) y β -elemeno ($F_{(1-1)} = 8.03$, $P = 0.03$) que en los sitios ruderales. El germacreno-D no registró diferencias entre sitios, dentro del huerto registró diferencias significativas entre las categorías de hojas UM y NJ ($F_{(3)} = 3.11$, $P = 0.04$). Del total de metabolitos, 28 representaron entre el 90.29 y 94.20 % del total del aceite esencial (Tabla 2.4). El β -cariofileno registró diferencias significativas entre las categorías de hojas de UM y NS ($F_{(3)} = 4.91$, $P = 0.03$) (Tabla 2.4). No se registró interacción entre sitios y categorías de hojas ($F_{(1,1)} = 0.49$, $P = 0.48$). El β -elemeno no registró diferencias significativas entre las categorías de hojas ($F_{(3)} = 0.82$, $P = 0.48$).

CAPITULO II

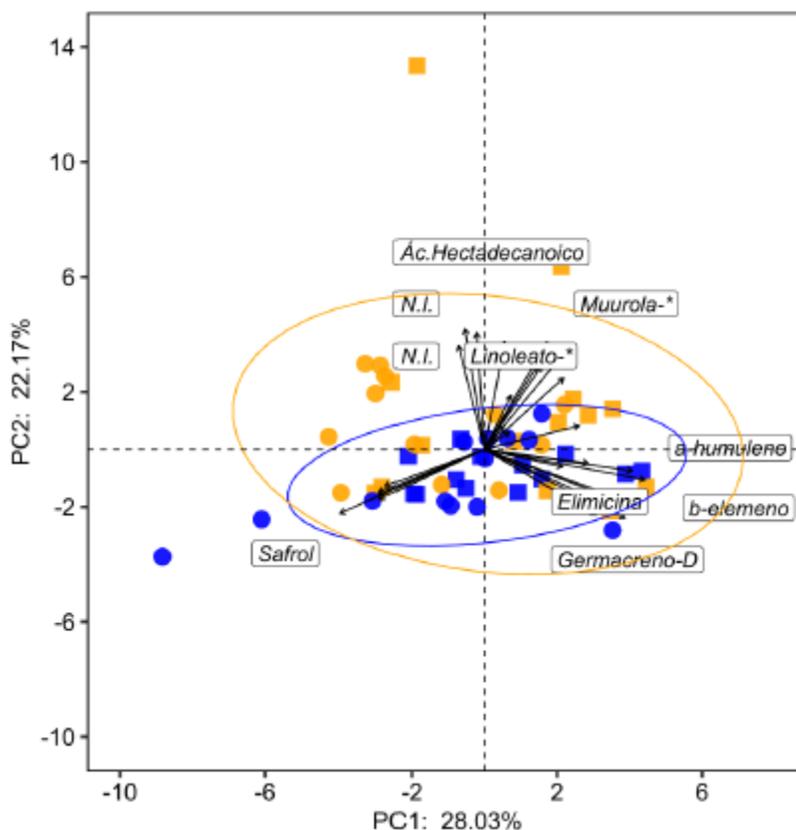


Figura 2.5. Análisis de componentes principales (PCA) del efecto del sitio de muestreo (huerto vs sitios ruderales) y categorías de uso (medicinal vs culinario) sobre los metabolitos del aceite esencial de hojas de *Piper auritum*. *P. auritum* de huerto con uso culinario (■) y medicinal (■); *P. auritum* de sitios ruderales con uso culinario (●) y medicinal (●).

En el análisis de componentes principales (Figura 2.5), el primer eje representó el 28.03 % de la variabilidad y el segundo el 22.17 %, sumando 50.2 %. La dimensión 1 fue influenciada principalmente por los metabolitos, α -humuleno (10.0 %), β -elemeno (8.5 %), elemicina (8.47 %), safrol (7.89 %), germacreno - D (7.65 %) y β -cariofileno (7.22 %). La dimensión 2 fue influenciada por los metabolitos, ácido hectadecanoico (10.67 %), linoleato de metilo (9.10 %), muurolo-4,10(14)-dien-1beta-ol (9.02 %), y los metabolitos no identificados con tiempo de reacción 56.2 (10.67 %) y 44.97 (8.37 %). No se registró interacción entre sitios y categorías de hojas ($P = 0.45$). Registramos diferencias estadísticas significativas entre los huertos y los sitios ruderales con la

integración de los 28 metabolitos ($P = 0.02$) en el análisis PERMANOVA (Tabla 2.5). Las categorías de hojas no registraron diferencias significativas ($P = 0.14$).

Tabla 2.5. Análisis multivariado con permutaciones (perMANOVA, 9999 permutaciones) del efecto del sitio de muestreo (huerto vs ruderal) y categorías de uso (medicinal vs culinario) sobre las características fitoquímicas (contenido de aceites esenciales) de hojas de *Piper auritum*.

Factor	Df	Sum Of Sqs	R ²	F	P
Sitio	1	1,581.9	0.08112	4.8316	0.0225
Categorías	1	675.8	0.03465	2.0640	0.1380
Sitio × Categorías	1	218.4	0.01120	0.6671	0.4492
Residual	52	1,7025.4	0.87303	-	-
Total	55	19,501.5	1.00000	-	-

CAPITULO II

2.5 DISCUSIÓN

2.5.1 IMPORTANCIA CULTURAL

El uso de *P. auritum* más relevante para las comunidades de nuestro estudio fue el culinario, el cual había sido reportado previamente en otras comunidades de Yucatán (Xocén y Chichimilá). Registramos principalmente su consumo en vaporcitos, un tipo local de tamal. En otros estados de México se utiliza *P. auritum* para proveer sabor al pollo, diversos tamales, frijoles y pescado (McBurnett *et al.* 2006, García-Esquivel y Devía-Ochoa 2013, Santos-Martínez *et al.* 2021).

Registramos nuevos usos de *P. auritum* para la medicina tradicional en Yucatán: para aliviar la tos, como purgante y como tratamiento para la diabetes. Gracia Milián *et al.* (2001) y Pérez-Gutiérrez (2012), han demostrado la capacidad espasmolítica y antidiabética del aceite esencial de *P. auritum*. Pérez-Nicolás *et al.* (2017) mencionaron que *P. auritum* es usada en Oaxaca para enfermedades del aparato digestivo, las partes que usan son el tallo y las hojas. Tucker y Maciallero (1998) (citado en Durant-Archibold *et al.* 2018), reportan su uso para dolores de cabeza en Costa Rica, en nuestro estudio encontramos que lo usan para dolores corporales.

Los usos reportados han sido transmitidos de generación en generación, esto resalta la importancia cultural de esta especie en la zona, ya que tiene registros desde el siglo XVI (De la Garza y Izquierdo 1983) y aún sigue vigente. Caballero y Cortés (2001) reportan que diversos grupos étnicos de México cuentan con un catálogo diverso de plantas medicinales, una misma especie puede utilizarse como remedio para varias enfermedades. Los mayas yucatecos cuentan con un amplio conocimiento del uso y aprovechamiento de los recursos naturales (Ferrer *et al.* 2014), lo que se confirma con el conocimiento y transmisión de los usos de *P. auritum*. Todo lo anterior demuestra la importancia de *P. auritum*, localmente conocido como xmaculan, en la zona, ya que todas las personas entrevistadas conocen, usan y transmiten el conocimiento de la especie.

2.5.2. ACTIVIDADES DE MANEJO

Para *P. auritum* registramos tres actividades de manejo realizadas en los huertos, siendo la más frecuente y con mayor importancia, el riego. Schultz y Matthews (1997) en un estudio realizado bajo condiciones controladas exponiendo a la planta a temperaturas de entre 27 y 36 °C y

humedad variable, mencionan que los requerimientos hídricos de *P. auritum* son altos, ya que cuando se exponen a altas temperaturas (36 °C, temperatura que se sobrepasa con frecuencia en Yucatán), en conjunto con altas tasas de déficit de presión de vapor, se presenta una rápida pérdida de turgencia de la hoja. Esto concuerda con lo que mencionan los entrevistados ya que mencionan que la falta de riego provoca la muerte de la planta.

Las prácticas de manejo pueden ser llevadas a cabo *in situ* o *ex situ* (Casas *et al.* 1997, 2007), sin embargo, en el caso de *P. auritum* en Yucatán no encontramos manejo *in situ*, el manejo se realiza únicamente *ex situ*, dentro de los huertos familiares. La gran mayoría de las plantas del huerto familiar son perennes, a diferencia de la milpa dominada por plantas anuales. Las especies perennes que se encuentran dentro de los huertos son toleradas, protegidas o fomentadas una vez que se establecen de forma natural (Blanckaert *et al.* 2012, Rooduijn *et al.* 2018, Ferrer *et al.* 2019). Los ciclos de vida largos de estas plantas permiten que haya mayor intercambio genético con individuos silvestres presentes en la vegetación circundante por medio de los dispersores y polinizadores naturales (Ferrer *et al.* 2019). Asimismo, en la mayoría de los casos encontramos que *P. auritum* crece sin intervención humana dentro del huerto y posteriormente se fomenta su desarrollo con las prácticas de manejo. Las actividades de manejo que registramos (riego y poda) coinciden con la clasificación de manejo incipiente, reportadas previamente para especies medicinales que crecen de forma espontánea dentro del huerto (González-Insuasti y Caballero 2007, Blanckaert *et al.* 2012).

La dispersión de semillas de *P. auritum* dentro de los huertos podría estar dada por murciélagos, como lo mencionan Lopez y Vaughan (2004). Esta propagación propicia que el origen de *P. auritum* en los huertos se desconozca, ya que es posible que provengan de los huertos cercanos, de poblaciones ruderales o de los cenotes presentes en la zona.

La cosecha de *P. auritum* en la zona de estudio se da de forma exclusiva en los huertos, contrario a lo reportado por Salazar (2012) en la comunidad de Xocen (Yucatán, México). Salazar (2014), reportó la cosecha de *P. auritum* en huertos y en selvas medianas circundantes durante 2010-2011. Así mismo, diversos herbarios (CICY, MEXU, MOBOT) registran la presencia de *P. auritum* en la selva mediana de Yucatán, siendo el último registro en selvas en el año 2015. Los entrevistados mencionan que actualmente no es posible encontrarla en la selva, aunque si lo era en el pasado. Nuestras exploraciones en las selvas cercanas a las comunidades no tuvieron éxito en encontrar a la especie, excepto asociada a los cenotes, que presentan condiciones de alta

CAPITULO II

humedad relativa constante. En Yucatán en los últimos años se han registrado cambios de uso de suelo por la expansión urbana, actividades extractivas, ganadería y otras actividades lo que ha provocado pérdida de los parches de selvas (Andrade-Hernández 2010, García-Quintanilla *et al.* 2022). La deforestación podría modificar las condiciones micro climáticas en los parches de selva existentes, afectando la supervivencia de *P. auritum*. El cambio climático podría ser otro factor que influya al modificar el clima, un análisis para Yucatán demuestra que ha habido un aumento en las temperaturas de 1960 a 2016, lo cual puede conllevar a mayor transpiración y pérdida de agua, aun cuando en el mismo periodo la cantidad de lluvia muestra aumentos moderados (Andrade-Velázquez *et al.* 2021). Dada esta falta o escasez de poblaciones naturales en el sitio de estudio, se sugiere que la especie no podría estar presente dentro de los huertos sin el manejo, especialmente el riego.

2.5.3. CRITERIOS DE SELECCIÓN EN POBLACIONES CON O SIN MANEJO

Se considera que la selección en las plantas aromáticas generalmente está guiada por el olor y el sabor que proveen (Picó and Nuez, 2000; Blanckaert *et al.*, 2012). Sin embargo, en nuestro estudio registramos que las características seleccionadas de las hojas para su uso son el tamaño, la madurez y la resistencia. Esto concuerda con lo encontrado en el orégano mexicano (*Lippia origanoides*, Llamas-Torres *et al.* 2022) del noroeste de Yucatán, donde las comunidades no utilizan el aroma para seleccionar los individuos que se cosechan.

Registramos cinco características de las poblaciones de *P. auritum* de huertos que presentan diferencias significativas con respecto a los sitios ruderales, siendo que las hojas de los huertos son más grandes y duras, contienen menos safrol, pero mayor porcentaje de β -cariofileno y β -elemeno. Los cambios en estas características parecen favorecer su consumo. En el epazote (Blanckaert *et al.* 2012), se ha reportado un aumento en el tamaño de la hoja en las poblaciones de huertos, lo que coincide con nuestros resultados. Así también, con el toronjil (*Agastache mexicana*), se reporta un aumento en el tamaño de las flores de las poblaciones de los huertos (Carrillo-Galván *et al.* 2020). Esto concuerda con nuestra hipótesis, donde esperábamos gigantismo del órgano útil.

Los metabolitos que aumentaron en las poblaciones de los huertos, el β -cariofileno y β -elemeno cuentan con numerosas propiedades medicinales entre ellas anticancerígenas y antiinflamatorias (Francomano *et al.*, 2019; Zhai *et al.*, 2019). Por otra parte, el safrol registró disminución, lo que

coincide con lo reportado por Blanckaert *et al.* (2012), que observan la ausencia del metabolito ascaridiol en las poblaciones manejadas del epazote (*Chenopodium ambrosioides*), el cual es tóxico para el ser humano. Se sabe que el safrol cuenta con propiedades hepatocarcinogénicas en ratas y ratones (Jeurissen, 2007) por lo que su disminución favorecería su consumo.

Los cambios a nivel fitoquímico proveen mayor palatabilidad en los huertos, no obstante, provoca una disminución de las defensas lo que coloca a la planta bajo mayor susceptibilidad ante la herbivoría. El safrol es un metabolito con propiedades antimicrobianas e insecticidas (Kemprai *et al.* 2019), su disminución en los huertos aumenta la posibilidad de herbivoría de esta especie. Tal como lo reportan en el chile (*Capsicum annum*) (Luna-Ruiz *et al.*, 2018) con la disminución de capsaicinoides. La disminución de los metabolitos y la susceptibilidad de las especies ante esto es una consecuencia indirecta de la domesticación de las plantas (Bautista *et al.*, 2012).

Por otra parte, el aumento en la dureza de la hoja que se observó en los huertos contrasta con lo encontrado en otra hierba cuya hoja es de consumo culinario en Yucatán, la chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*), la cual registró mayor dureza de la hoja en las poblaciones silvestres (Munguía-Rosas *et al.*, 2019). Sin embargo, mientras la menor dureza de la hoja de chaya la hace más palatable, las comunidades mencionan que las hojas de *P. auritum* para uso culinario deben ser resistentes para aguantar el tallado de la masa durante la preparación, lo que podría estar relacionado con su dureza.

A pesar de que los entrevistados mencionan no llevar a cabo selección, los resultados apuntan a que se lleva a cabo una selección inconsciente dado que las modificaciones se registraron en el órgano útil y parecen favorecer su consumo. La selección inconsciente es reconocida como un factor principal que moldea a las plantas bajo domesticación (Zohary, 2004), por lo que podría ser el factor que este moldeando los cambios registrados de *P. auritum*. Los resultados del perMANOVA sugieren que la característica que marca la diferencia entre sitios es la fitoquímica, la posible selección inconsciente en los huertos podría estar dirigida hacia la disminución del metabolito tóxico, el safrol, y el aumento de metabolitos benéficos como el β -cariofileno y β -elemeno. Basados en la clasificación de Clement (1999), una población sometida a selección humana e intervención (manejo) que comparte rasgos con la población silvestre se encuentra bajo domesticación incipiente. Por lo anterior, sugerimos que *P. auritum* se encuentra bajo domesticación incipiente.

CAPITULO II

Para corroborar que las diferencias que registramos son producto de la selección y no están dadas por las diferencias ambientales entre los huertos y los sitios ruderales (Rendón y Núñez-Farfán 2001), sugerimos establecer experimentos de jardín común para el análisis de las características morfo-fitoquímicas, así como análisis de marcadores moleculares para analizar posibles diferencias genéticas entre las poblaciones de huertos y ruderales.

Piper auritum es una especie ampliamente conocida en las comunidades rurales del oriente de Yucatán, las actividades de manejo realizadas por las comunidades son vitales para el mantenimiento de la especie dentro del huerto, especialmente el riego. Las diferencias entre las poblaciones de huertos y sitios ruderales podrían estar relacionadas con las actividades de manejo que encontramos, así como la selección inconsciente de características. El análisis de la importancia cultural, las prácticas de manejo y la selección son esenciales para el entendimiento de los primeros pasos del proceso de domesticación, con los datos que registramos sugerimos que *P. auritum* se encuentra bajo domesticación incipiente. Para analizar a profundidad la selección y el manejo sugerimos llevar a cabo estudios etnobotánicos de observación participante en las comunidades, así como comparaciones entre poblaciones manejadas y en estado silvestre

AGRADECIMIENTOS

A CONACyT, por la beca otorgada a Rosa G. Pérez-Hernández para cursar el doctorado (CVU 529263), así también por el apoyo complementario para mujeres indígenas 2019-1. Agradecemos a A. A.R. Rodríguez-Luna, Víctor Parra-Tabla, LM. Calvo-Irabién, Miriam Ferrer, al editor de sección Alejandro Casas y dos revisores anónimos por sus comentarios que contribuyeron a mejorar el escrito. Al técnico Gabriel Rolando Dzib por su apoyo en el trabajo de campo. A las personas entrevistadas que nos abrieron las puertas de sus hogares, y sus huertos

CAPÍTULO III

EFFECTO DE LA COSECHA DE HOJAS Y LA HUMEDAD DEL SUELO SOBRE LA FISIOLOGÍA, MORFOLOGÍA Y ACEITES ESENCIALES DE *Piper auritum*.

3.1 INTRODUCCIÓN

Los huertos familiares constituyen centros de alta agro-diversidad (Galluzzi *et al.*, 2010; Terán, 2011). En los huertos familiares las plantas se encuentran bajo condiciones favorables para su crecimiento debido a las prácticas de manejo que se aplican y a las particulares condiciones edáficas y micro climáticas que se crean dentro de estos (Mariaca *et al.*, 2011; Ferrer *et al.*, 2014; Montañez-Escalante *et al.*, 2014). Las prácticas de manejo tienen la finalidad de favorecer la permanencia de las especies dentro del huerto, ejemplos de estas son la poda, el riego, y la eliminación de competidores, entre otras (González-Insuasti *et al.*, 2008; Blancas *et al.*, 2016). Estas prácticas en conjunto con la selección de características deseadas que se pretenden fijar en los organismos, tienen consecuencias a niveles morfológicos, químicos, genéticos, fisiológicos entre otros, en las plantas (Blanckaert *et al.*, 2012; Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Llamas-Torres *et al.*, 2022).

Dentro de los huertos familiares se encuentran plantas aromáticas y medicinales, las cuales son parte importante de la salud, la cultura y la economía familiar, principalmente en países en desarrollo (Palada, 2004). Una especie aromática perenne presente en los huertos familiares de la Península de Yucatán es *P. auritum*, con registros en comunidades del oriente de Yucatán (Calvo-Irabién, 2012). Cuya importancia para las familias es evidente dado el amplio conocimiento que existe de su crecimiento y sus usos culinarios y medicinales (capítulo II).

En las selvas medianas de las comunidades del oriente de Yucatán no se encontró la especie, se encontró asociada a cenotes donde las condiciones micro ambientales son más húmedas que dentro de las selvas (Pérez-Hernández, *et al.*, 2023). El clima de las selvas del estado de Yucatán es altamente estacional, con una estación de sequía que presenta de 4 a 7 meses con baja precipitación y humedad, además de altas temperaturas, lo cual posiblemente constituye un reto fisiológico para las plantas que los habitan (Valdéz-Hernández *et al.*, 2015). Por el contrario, *P. auritum* es abundante en selvas húmedas, donde las condiciones son menos estacionales (Vázquez-Yañes y Smith, 1982; Greig y

Mauseth, 1991; Schultz y Matthews, 1997). Los pocos estudios fisiológicos efectuados en la especie se han basado en las condiciones ambientales de dichas selvas húmedas (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992, 1993; Schultz y Matthews, 1997). Aún bajo estas condiciones más favorables, *P. auritum* muestra estrés ante las temperaturas altas y la humedad baja, por lo que los autores han sugerido que es una especie muy susceptible a la sequía, si bien es una especie que bajo condiciones de humedad alta (arriba del 70% de humedad) se desempeña bien a altas cantidades de radiación ($1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), presentando altas tasas de fotosíntesis (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992, 1993).

Dentro de los huertos en el oriente de Yucatán, se ha reportado que la práctica más importante para la supervivencia de *P. auritum* es el riego, además, es usada a lo largo del año por lo que se enfrenta a cosechas subsecuentes de hojas principalmente (capítulo II; Pérez-Hernández *et al.*, 2023). El riego y la cosecha como prácticas de manejo tienen efectos a niveles fisiológicos, químicos y morfológicos en las plantas. A nivel fisiológico, el estrés hídrico disminuye la asimilación de CO_2 , la transpiración, el área foliar específica (área foliar/peso seco) y la biomasa aérea (tallos y hojas) (Anjum *et al.*, 2011; Palhares Neto *et al.*, 2020). En otras especies aromáticas también se ha reportado la disminución en la asimilación de CO_2 (Khan *et al.*, 2002; Delfine *et al.*, 2005; Caser *et al.*, 2018), el contenido de clorofila y el contenido relativo de agua (Amiri *et al.*, 2018) como resultado del estrés hídrico. No obstante, hay especies donde estas variables pueden no verse afectadas y el efecto puede verse reflejado en la asignación de biomasa, disminuyendo la biomasa del tallo y aumentando la de la raíz (Gholinezhad, 2017; Amiri *et al.*, 2018), además, la elongación del tallo o la raíz podría disminuir (Muller *et al.*, 2011; Körner, 2015; Traversari *et al.*, 2020; Palhares Neto *et al.*, 2020).

A nivel químico, el aceite esencial (AE) cumple un rol importante ante condiciones adversas, protege las membranas celulares y produce antioxidantes para eliminar radicales libres producidos por el estrés (Zuzarte y Salgueiro, 2015). Se ha reportado que en la albahaca (*Ocimum basilicum*, Mota *et al.*, 2020), y la manzanilla (*Matricaria chamomilla*, Pirzad *et al.*, 2006) expuestas a condiciones de estrés hídrico, la concentración de los principales componentes de sus aceites esenciales aumenta entre 15 y 30%. Por otra parte, los tricomas glandulares, que es donde se almacenan los AE, tienen la capacidad de

También, el estrés hídrico aumenta la densidad de tricomas glandulares en *Madia sativa* (González *et al.*, 2008; Palhares Neto *et al.*, 2020). En el orégano mexicano (*Lippia graveolens*) se ha descrito que bajo condiciones de humedad alta (entre 60 y 99% de humedad) aumenta la densidad de tricomas glandulares (Martínez-Natarén *et al.*, 2011). Además, los tricomas glandulares tienen la capacidad de disminuir la temperatura y la radiación que llega a la hoja (Thitz, *et al.*, 2017).

Por otro lado, la cosecha de hojas como práctica de manejo provoca una disminución en el crecimiento vegetativo, el índice de área foliar y en la biomasa de las hojas y tallo (Khan *et al.*, 2002; Kirkegaard *et al.*, 2012; Kumlay *et al.*, 2022). Posterior a la cosecha de las hojas, se ha documentado el aumento en la producción de taninos (Tuller *et al.*, 2018) y la disminución de glucósidos (Moraes *et al.*, 2013).

En plantas aromáticas de la península de Yucatán han sido pocos los esfuerzos para analizar el efecto tanto de la cosecha como del riego en aspectos morfológicos, fisiológicos y fitoquímicos. Una de las especies aromáticas poco estudiadas en este sentido, es *P. auritum*. Esta especie es un buen modelo para estudiar el efecto del manejo, en especial del riego y de la cosecha de las hojas, por tener rápida reproducción, sensibilidad ante los cambios hídricos y rápido recambio de hojas (Reekie y Bazzaz, 1989; Schultz y Matthews, 1997). En este contexto, es relevante poder asociar los cambios en la cantidad y calidad del aceite esencial con los ajustes en fotosíntesis, transpiración y en la asignación de biomasa, para tener una imagen más completa de la estrategia de las plantas aromáticas para lidiar con condiciones de estrés hídrico (Das *et al.*, 2016). El objetivo del estudio fue analizar el efecto del riego y la cosecha de hojas sobre *Piper auritum* en el tiempo, bajo condiciones semicontroladas de temperatura y humedad en un experimento de invernadero. Esperamos: 1) Un efecto acumulativo del estrés hídrico y la cosecha en el tiempo provocando una disminución cada vez mayor de la asimilación de CO₂, transpiración, eficiencia en el uso del agua, contenido relativo de agua y potencial osmótico en el tiempo; 2) El desarrollo del tallo se verá afectado negativamente en los tratamientos con déficit hídrico y cosecha siendo reflejado en la disminución de su biomasa respecto a los tratamientos con riego diario; 3) La densidad de tricomas aumentará en los tratamientos que se encuentren bajo estrés hídrico y cosechados recurrentemente, condiciones que

también podrían provocar un aumento en el rendimiento de aceites esenciales de dichos tratamientos.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.2 ESPECIE DE ESTUDIO

Piper auritum Kunth es un árbol perenne perteneciente a la familia de las Piperáceas, alcanza hasta cinco metros de altura, tiene hojas grandes y aromáticas (Tinoco-Ojanguren, 1997). *Piper auritum* es conocida como “hoja santa”, “acuyo”, “caisimón de anís”, entre otros (Castro Lara *et al.*, 2011; Alonso-Castro *et al.*, 2017; Pérez-Nicolás *et al.*, 2017)). El aroma característico de esta planta proviene de su aceite esencial, del cual el safrol es el principal componente con un porcentaje de entre 64 y 90%, además de α -tujeno, α -pineno, β -cariofileno, germacreno-D, linalool, γ -terpineno con porcentajes de entre 1 y 4% (Williams *et al.*, 1985; Pino *et al.*, 1998; García *et al.*, 2007; Sánchez *et al.*, 2009).

3.2.1 DISEÑO EXPERIMENTAL

Para evaluar el efecto del riego y la cosecha de hojas sobre plantas de *P. auritum* se llevó a cabo un experimento de jardín común durante 11 meses, iniciando en octubre de 2020 y finalizando en agosto de 2021. Se estableció un diseño de bloques al azar, con un total de seis tratamientos con dos niveles de cosecha y tres niveles de riego. Las plantas de *P. auritum* se mantuvieron bajo condiciones de temperatura, humedad y luz semi-controladas en un invernadero del Centro de Investigación Científica de Yucatán.

Plantas juveniles fueron obtenidas de un vivero de la ciudad de Mérida, Yucatán. Estas plantas originalmente provenían del estado de Tabasco, pero estaban aclimatadas a las condiciones locales. Cada tratamiento contó con 15 plantas. Para los análisis fisiológicos y morfológicos se utilizaron tres plantas de cada tratamiento (n=3). El análisis del aceite esencial requirió de una mayor cantidad de material vegetal por lo que se hicieron tres muestras compuestas (n = 3) a partir de cinco individuos cada una.

Previo a la aplicación de los tratamientos de riego y cosecha, las plantas se mantuvieron bajo dos etapas de aclimatación de las condiciones ambientales del experimento. En la primera etapa las plantas se mantuvieron bajo 100% de riego a capacidad de campo, sin cosecha bajo condiciones de vivero al aire libre durante seis semanas, en la segunda etapa de mantuvieron seis semanas bajo condiciones semi-controladas de temperatura y humedad dentro del invernadero donde se llevaría a cabo el experimento. Pasados los tiempos de aclimatación se aplicaron los tratamientos de riego (alto, medio y bajo) durante 27 días antes de iniciar la primera medición.

3.2.3 CONDICIONES EXPERIMENTALES

Las plantas se mantuvieron bajo condiciones de invernadero semi-controladas de temperatura y humedad del aire, en bolsas de plástico con aproximadamente 5 kg de suelo cada una. La cantidad de luz recibida dependió de las condiciones del invernadero y de la orientación del sol a lo largo de los meses que duró el experimento. Para minimizar el efecto de diferencias ambientales derivadas de la posición en el invernadero, las plantas de los diferentes tratamientos se ubicaron en bloques al azar y se rotaron de lugar cada 15 días (Figura 3.1). Las temperaturas altas se controlaron por medio de dos aires acondicionados marcas Prime EMPRC121 12 000 BTUS (Prime, México) y Samsung 11S-INNO (Samsung electronics, Japón) 12 000 BTUS. Se midieron las condiciones micro-climáticas de humedad, temperatura y luz con sensores Toh-tics dataloger (Tohticis, México) y el sensor inteligente de luz fotosintéticamente activa Onset modelo S-LIA-M003 (HOBO, Bourne, EUA). Se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) con la fórmula propuesta por la FAO (Allen *et al.*, 2006). Se determinó en primer lugar la presión de vapor de agua a saturación(e_s):

$$e_s = 0.6108 \times \exp (17.27 \times T / T +237.3)$$

Donde T es la temperatura del aire (C°). Posteriormente se calculó la presión de vapor real (e_a):

$$e_a = e_s(HR/100)$$

Donde HR es la humedad relativa del aire (%). Finalmente, para calcular el DPV (KPa):

$$DPV = (e_s - e_a).$$

Con base en los tipos y grados de manejo encontrados en condiciones de campo en el oriente de Yucatán (ver capítulo 2) se formularon los tratamientos de riego y de cosecha de hojas, con un diseño factorial de dos factores (cosecha y riego). Tomando en cuenta que tanto el efecto del riego como de la cosecha son progresivos, es decir, conforme se disminuye el área foliar y baja el estatus hídrico de las plantas los efectos se van intensificando, se llevaron cabo tres mediciones en los días 27, 110 y 206. Se llevó a cabo un diseño factorial con dos niveles de cosecha (0% y 50% de cosecha del área foliar total) y tres niveles de riego (50%, 70% y 100% de la capacidad de campo, CC).

Para determinar la cantidad de agua a regar, así como la frecuencia de riego se calculó de la siguiente manera:

Riego: Se calculó la capacidad de campo (CC) del suelo por medio de gravimetría (Cassel, 1986) a través de la siguiente fórmula: $Capacidad\ de\ campo = ((Peso\ a\ saturación - Peso\ seco) / Peso\ seco) * 100$. Se tomaron cinco muestras de dos kilogramos de suelo, cada muestra se saturó con un volumen de agua conocido. Las muestras se mantuvieron completamente selladas durante 48 horas para evitar cualquier pérdida de agua. Una vez pasado ese tiempo las cinco muestras de suelo se pesaron (peso a saturación) posteriormente se secaron en una estufa de secado a 105°C hasta que no hubo variaciones en el peso (peso seco). Para conocer la frecuencia adecuada del riego se colocó un sensor de contenido volumétrico de agua en el suelo S-SMD-M005 (Onset Computer Corporation, Bourne, U.S.A.), en tres muestras de suelo saturado. Las condiciones de esta variable se registraron cada hora durante 14 días en una microestación HOBO (Onset Computer Corporation, Bourne, U.S.A.). Se determinó que para lograr el 100% de la capacidad de campo, con el volumen de suelo y las condiciones ambientales, se necesitaba aplicar 300 ml de agua diariamente a cada maceta. Para el tratamiento del 100% de capacidad de campo el riego fue diario, para mantener un rango de 60-70% de CC el riego fue cada tercer día y para el rango de 40-50% de CC cada cuarto día. Las mediciones fisiológicas y fitoquímicas se llevaron a cabo antes del riego, cuando la capacidad de campo estaba a su nivel mínimo.

Para estimar que la cantidad de hojas a cosechar en cada medición corresponde al 50 % del área foliar total de la planta se determinó el cálculo de la siguiente manera:

Cosecha: Para estimar el área foliar total de cada planta, se cosecharon 60 hojas provenientes de 12 individuos de *P. auritum* a las cuales se les determinó el área foliar (AF) de forma destructiva con el medidor de área foliar Li-Cor 3100 (Li-Cor Inc. Lincoln, Nebraska, U.S.A.). A las mismas hojas se les tomó la medida del largo (L) y el ancho (An) con la finalidad de conocer el número de hojas al cual corresponde el 50 % del área foliar sin mediciones destructivas en el laboratorio, solo obteniendo las medidas mencionadas, se usó la fórmula del modelo lineal utilizada por Cabezas-Gutiérrez *et al.* (2009):

$$AF = a + b (L \times An)$$

Donde $a = -0.0728995$, $b = 0.929808$, L = largo de la hoja, An = ancho de la hoja, el coeficiente de correlación de Pearson entre el área foliar calculada con la fórmula y el área foliar medida en laboratorio fue de 0.986. Se midió el largo y ancho de las hojas de 17 plantas del invernadero para determinar cuántas hojas aproximadamente corresponden al 50% del área foliar para el tratamiento de cosecha.

Durante el experimento se llevaron a cabo tres mediciones. En cada medición se tomaron muestras de material vegetal para los análisis fisiológicos, fitoquímicos y morfológicos. Al finalizar el experimento se tomaron muestras destructivas para obtener la biomasa de tallo, raíz y hojas (Figura 3.1). Los detalles se explican a continuación.

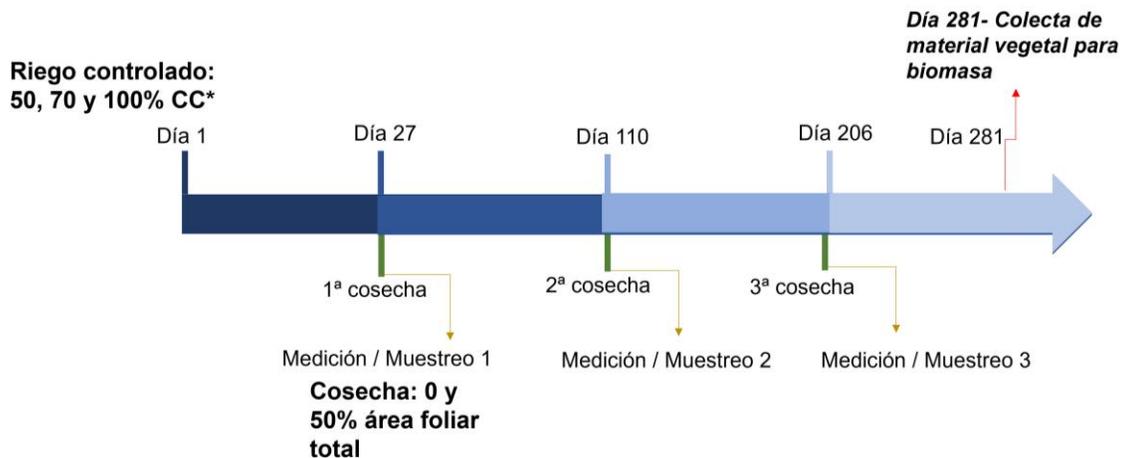


Figura 3.1. Diagrama del tiempo en el cual se llevaron a cabo los tratamientos de riego, las cosechas, las mediciones y muestreos durante el experimento, iniciando el día 1 con fecha 15 de octubre de 2020, finalizando el día 281 con fecha de 1 de agosto de 2021. CC* = Capacidad de campo.

3.2.4 CARACTERIZACIÓN FITOQUÍMICA, FISIOLÓGICA Y MORFOLÓGICA DE *P. auritum*

El experimento contó con un total de 90 individuos, 15 individuos por tratamiento. De este total, en cada medición fueron seleccionados tres individuos por tratamiento ($n = 3$), con un total de 18 individuos. De cada individuo se tomaron mediciones de asimilación de CO_2 (A), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (EUA) mediante curvas de luz, además, se tomaron muestras de hojas para mediciones del área foliar específica (AFE), potencial osmótico (Ψ_{π}), contenido relativo de agua (CRA), así como muestras para el análisis en el microscopio electrónico de barrido de densidad de tricomas. En cada muestreo se tomaron mediciones y muestras de individuos diferentes, no se llevó a cabo seguimiento de los mismos individuos a lo largo del experimento.

Con la finalidad de obtener los valores de asimilación de CO_2 máxima y transpiración para comparar entre tratamientos, se realizaron curvas de luz con las intensidades: 900, 700, 600, 300, 200, 100, 50 y 900 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las curvas de luz se llevaron a cabo durante el día, sin aclimatación a la obscuridad, dado que se inició la curva con el valor más alto conforme a las recomendaciones dadas por personal de LI-COR para curvas de

asimilación, en las que se busca evitar el cierre estomático que puede provocar la aclimatación a la oscuridad. Se utilizó un analizador de gases infrarrojo LI-COR 6800 (Li-Cor Inc. Lincoln, Nebraska, U.S.A.) acoplado a una cámara de hojas equipada con una fuente de luz, con una temperatura del aire de 25 °C, concentración de CO₂ de 400 ppm y humedad del aire de 60 %. Para obtener la asimilación máxima de CO₂ y la saturación de luz máxima se utilizó la fórmula propuesta por Ye (2007), utilizando el programa Excel con la función solver propuesta por Lobo et al. (2013).

Para la determinación del potencial osmótico se colectaron tres muestras de hoja de 3 x 3 cm, de cada tratamiento (n=3), la colecta de este material vegetal se llevó a cabo pre-alba. Las muestras fueron envueltas inmediatamente en papel aluminio, resguardadas en bolsas herméticas dentro de una hielera y llevadas al laboratorio inmediatamente, para posteriormente ser congeladas con nitrógeno líquido. Para la obtención del potencial osmótico, se obtuvo la osmolaridad: las muestras se descongelaron y maceraron para obtener savia expresada, la cual se utilizó para humedecer un disco de papel filto de 3.8 mm² que fue colocado en un osmómetro (VAPRO 5520, WESCOR, Yellowspring OH, EE. UU.) utilizando un porta muestras de 7 mm de diámetro x 2.5 mm de profundidad (AC-062). Para obtener el potencial osmótico (Ψ_o) se calculó con la fórmula:

$$\Psi_o = -cRT$$

Donde Ψ_o = Potencial osmótico, c = concentración de solutos expresada en molalidad (moles de soluto/kg): R= constante de los gases (0.0831 kg bar mol⁻¹, k-1); T = temperatura absoluta = 0 ° K.

Para determinar el área foliar específica se colectaron tres muestras por tratamiento (n = 3), se midió el área foliar con un medidor de área foliar Li-Cor 3100 (Li-Cor Inc. Lincoln, Nebraska, U.S.A.). Posteriormente se colocaron en un horno de secado a 65°C durante 24 horas para obtener el peso seco de la hoja. El área foliar específica se determina dividiendo el área foliar (cm) entre el peso seco de la hoja (gr).

Para medir la densidad de tricomas se colectó una sección de 1 cm x 1 cm de una hoja saludable, completamente expandida, perteneciente a tres individuos por tratamiento (n = 3). De estos cortes se hicieron piezas más pequeñas para tomar una para el haz y otra para el envés para su observación al microscopio electrónico de barrido (MEB). Las hojas se colocaron en frascos con buffer fosfato de sodio al 0.2 M, pH 7.2 y glutaraldehído al 2.5% durante 48 horas. Posteriormente se realizaron tres lavados de una hora cada uno en buffer fosfato 0.2M, pH 7.2. Después, se llevó a cabo la deshidratación de las hojas usando las siguientes concentraciones de alcohol 30 %, 50%, 70%, 85%, 96% y etanol absoluto, realizando dos cambios de una hora para cada concentración de alcohol. Posteriormente, las muestras fueron secadas a punto crítico en un secador SAMDRI 795 (Tousimis, Rockville, MD, EE. UU.), fijado a una base de cobre mediante cinta adhesiva de doble cara y recubierta de oro en un metalizador Denton Vacuum Desk II (Denton Vacuum LLC, Moorestown, NJ, EUA). Finalmente fueron observadas mediante al microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL-JSM-6360LV (Jeol Ltd., Tokio, Japón). Los tricomas glandulares fueron seleccionados en el mejor ángulo de observación y se tomaron tres fotografías de cada muestra, de diferentes tricomas. Para los análisis estadísticos se tomó el valor promedio, de las tres fotografías, para cada muestra (hoja), ponderado por el área de la hoja (250 mm²). Los tricomas se observaron a una magnificación de 130X para el conteo de tricomas. Además, se tomaron fotografías a los tricomas a 2500X para la observación y determinación del tipo de tricoma glandular.

Para los aceites esenciales se evaluó el efecto de los niveles de riego, dada la necesidad de material vegetal para dicho análisis. La destilación de aceites esenciales requiere de al menos 3 gramos de biomasa foliar en peso seco para una extracción correcta de aceites esenciales, para cubrir dicho requerimiento la colecta de material vegetal se conformaron muestras compuestas con las hojas cosechadas (que representaban 50 % de área foliar de cada individuo) de cinco individuos, obteniendo tres repeticiones por tratamiento (n = 3). Si bien estas muestras no representan exactamente los aceites de un individuo al tener que mezclar más de uno, si nos ayudan a caracterizar la variabilidad del safrol y el rendimiento del aceite esencial dentro y entre tratamientos.

Una vez que se llevó a cabo la cosecha para el análisis del aceite esencial, las hojas se secaron en una estufa de flujo de aire (Calvo-Irabien *et al.*, 2009), posteriormente se conservaron a 4°C (Amzalag *et al.*, 2005). El aceite esencial de *P. auritum* fue extraído por destilación por arrastre de vapor utilizando el aparato de clevenger (Calvo-Irabien *et al.*, 2009), para lo cual se utilizaron de 3 a 10 g de material seco y 500 ml de agua destilada para generar el vapor, la destilación duró 1.5 horas. El rendimiento de aceite esencial para cada individuo se calculó dividiendo el peso del aceite extraído entre el peso del material vegetal destilado (peso/peso). El rendimiento se expresó en porcentaje.

La composición química del aceite esencial se describió mediante los perfiles cromatográficos de cada muestra compuesta. Se identificó el principal metabolito del aceite esencial de *P. auritum*, y su concentración (% de área del pico identificado con relación al % total del área del cromatograma). Para lo anterior, se utilizó un cromatógrafo de gases Varian modelo 430-GC (HTA, Italia), con un detector de ionización de flama (FID) (Saenz, 2001). Se utilizó el Galaxie™ Chromatography software para obtener el porcentaje de área de los perfiles cromatográficos. Para la identificación del principal metabolito se utilizó una muestra de safrol obtenido de muestras de aceite esencial de *P. auritum*, el cual fue purificado mediante cromatografía de columna.

3.2.5 BIOMASA Y NÚMERO DE HOJAS INICIALES Y FINALES

El día 281 del experimento se llevó a cabo una colecta destructiva para obtener los datos de biomasa de raíz, tallos y hojas. Se colectaron seis individuos por tratamiento (n = 6). Se obtuvo el peso fresco de cada órgano y posteriormente se colocaron en un horno de secado a 65°C, se pesaron cada 24 horas hasta que no se encontró variación en el peso entre cada medición. Se determinó la proporción entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea, sumando la biomasa del tallo más la biomasa de las hojas entre la biomasa de la raíz.

En el día 27 se llevó a cabo un conteo del número de hojas de todas las plantas de todos los tratamientos, cabe mencionar que para este momento ninguna planta contaba con hijuelos. En el día 281 se llevó a cabo el conteo final del número de hojas de todos los tratamientos, así mismo, se contó el número de hijuelos presentes en cada maceta.

3.2.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para analizar el efecto entre los tiempos de medición (día 27, día 110 y día 206), los tratamientos de cosecha y los tratamientos de riego se llevaron a cabo análisis de varianza (ANOVAs) de tres vías para las variables asimilación máxima de CO₂, transpiración máxima, eficiencia en el uso del agua, área foliar específica, potencial osmótico, contenido relativo de agua y densidad de tricomas glandulares. Para analizar el efecto del riego y la cosecha en el número de hojas inicial y final se llevó a cabo un análisis de varianza de dos vías (riego, cosecha). Para analizar el efecto del riego y el tiempo sobre el rendimiento de aceite esencial y el porcentaje de safrol se llevaron a cabo análisis de varianza de dos vías. Para analizar el efecto de la cosecha y el riego sobre la asignación de la biomasa se llevaron a cabo análisis de varianza (ANOVAs) de dos vías, para la biomasa de tallos, raíz, hojas y la biomasa total. Previo a los análisis se evaluaron los supuestos de normalidad y heterogeneidad de cada variable.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 CONDICIONES AMBIENTALES DEL INVERNADERO

Durante el tiempo del experimento las condiciones ambientales dentro del invernadero variaron a lo largo de los 10 meses, al inicio del experimento en el mes de octubre, el déficit de presión de vapor máximo fue de 3.77 kPa, los meses que presentaron los valores más altos de déficit de presión de vapor fueron febrero (7.15 KPa), marzo (7.72 kPa) y abril (6.72 kPa), al finalizar el experimento en el mes de julio el déficit de presión de vapor máximo fue de 3.41 KPa (Figura 3.2a). La temperatura promedio del experimento fue de 26.34 °C.

En cuanto a las condiciones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés), fue aumentando a lo largo del experimento, al inicio del experimento se registró un máximo a las 2:00 pm de 474.94 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PAR, finalizando en los meses de junio y julio con un máximo de 886.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de PAR (Figura 3.2b).

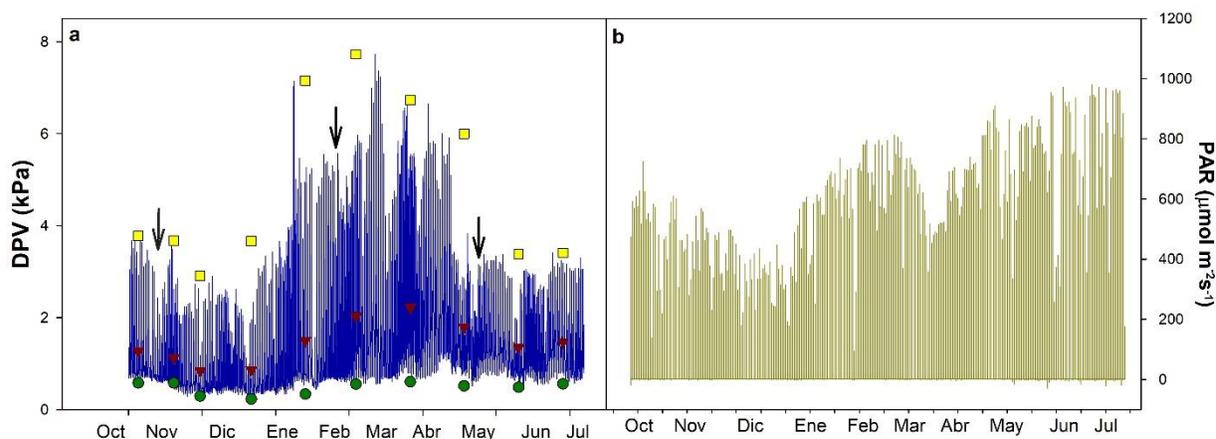


Figura 3.2. Condiciones de déficit de presión de vapor (DPV, a) y radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés, b) del invernadero en el cual se estableció el experimento de los efectos del riego y la cosecha sobre *Piper auritum* durante 10 meses. DPV: Déficit de presión de vapor, calculado con los datos de temperatura y humedad del aire en kilo pascales (KPa). Oct: octubre; nov: noviembre; dic: diciembre; ene: enero; feb: febrero; mar: marzo; abr: abril; may: mayo; jun: junio; jul: julio. Las flechas indican el momento en que se llevaron a cabo las mediciones. Se muestran datos promedio (\blacktriangledown), máximos (\blacksquare) y mínimos (\bullet).

3.3.2 CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA

La asimilación de CO_2 máxima (A_{max}) no registró interacción estadísticamente significativa entre los factores estudiados (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, riego \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). El riego ($F_{(2,36)} = 9.51$, $p < 0.05$) y el tiempo ($F_{(2,36)} = 3.08$, $p = 0.05$) mostraron efectos significativos en A_{max} . Los valores más altos de A_{max} se observaron en las plantas de riego alto (CRA y SCRA) en el día 110, teniendo un promedio de $13.20 \pm 0.68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, siendo significativamente mayor al valor de las plantas del tratamiento CRA del día 27 (Figura 3.3a).

La transpiración máxima (E_{max}) registró interacción significativa entre los factores riego y tiempo ($F_{(4,36)} = 7.93$, $p < 0.05$), el resto de los factores no registró interacción significativa (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). La E_{max} de las plantas del tratamiento CRM del día 110 ($0.88 \pm 0.1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) mostraron un descenso al día 206 ($0.27 \pm 0.08 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), mientras que, las plantas del tratamiento CRA del día 110 ($0.73 \pm 0.15 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) al 206 ($0.62 \pm 0.130 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

mostraron aumento. Los valores de E_{\max} siguieron la misma tendencia que A_{\max} (efecto riego $F_{(2,36)} = 26.05$, $p < 0.05$; efecto del tiempo $F_{(2,36)} = 11.58$, $p < 0.05$), siendo significativamente mayores los valores en el riego alto (SCRA y CRA) del día 110 con $3.61 \pm 0.42 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 3.3b), coincidiendo con los valores más altos registrados de DPV del experimento (Figura 2). El resto de las plantas bajo el resto de los tratamientos fueron significativamente más bajos, las plantas de los tratamientos de riego bajo y medio registraron poca variabilidad en la E, entre ellos.

La eficiencia en el uso del agua (EUA) no registró interacción entre los factores (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, riego \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). Así mismo la EUA no registró diferencias significativas entre las plantas de los tratamientos de cosecha ($F_{(1,36)} = 0.09$, $p > 0.05$), riego ($F_{(2,36)} = 2.65$, $p > 0.05$), así como entre tiempos de medición ($F_{(2,36)} = 0.39$, $p > 0.05$). En el día 27 las plantas registraron un promedio general de EUA de $5.97 \pm 0.90 \text{ mmol CO}_2/\text{H}_2\text{O}$, en el día 110 de $6.13 \pm 0.52 \text{ mmol CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ y en el día 206 de $8.39 \pm 0.40 \text{ mmol CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ a pesar de que la EUA tiende a aumentar en el tiempo, la diferencia no llegó a ser significativa (Figura 3.3c).

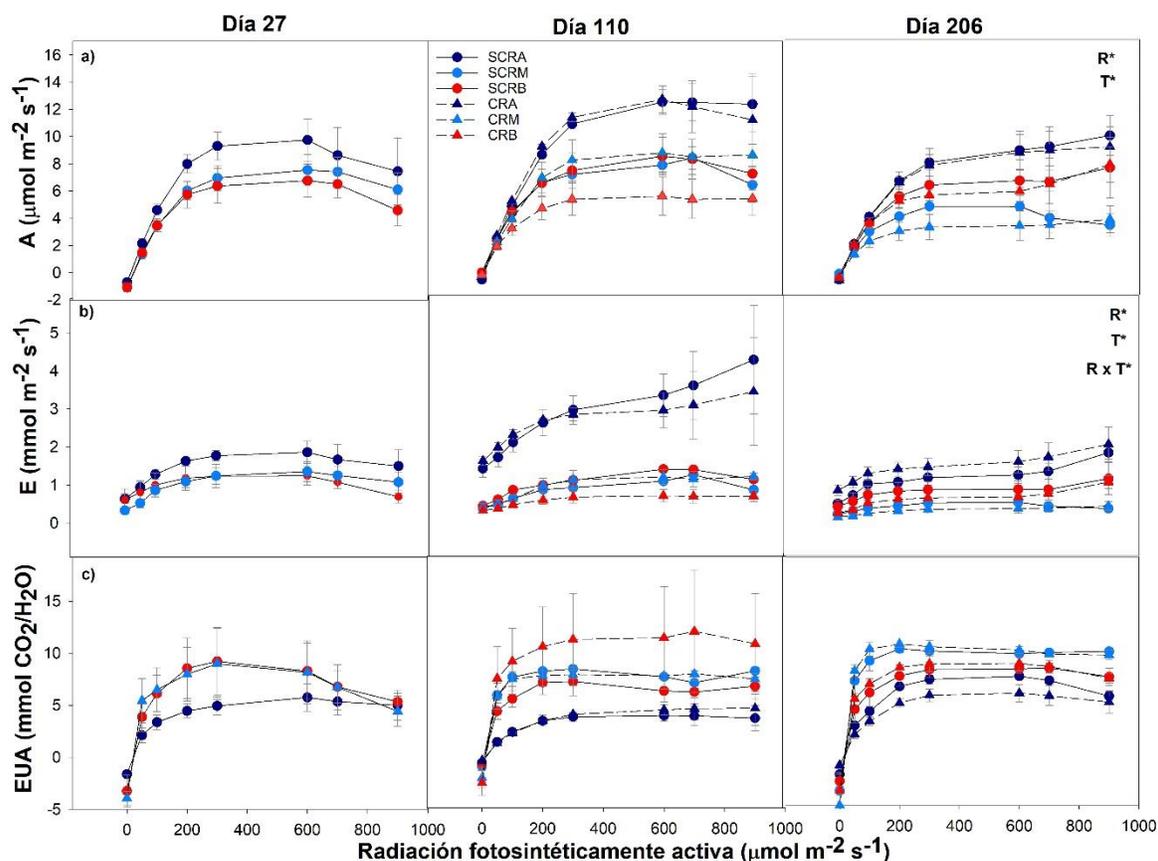


Figura 3.3 Curvas de respuesta fotosintética (a), transpiración (b) y de eficiencia del uso del agua (c) a la radiación fotosintéticamente activa de *Piper auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha durante tres mediciones (día 27, día 110 y día 206). Los símbolos representan los tratamientos con las siglas SCRA: Sin cosecha riego bajo; SCRМ: sin cosecha riego medio; SCRВ: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar. En la esquina superior derecha de los paneles se muestran los efectos significativos de los ANOVAs ($p < 0.05$) para asimilación, transpiración y eficiencia de uso de agua, C*= efecto de la cosecha; R*= efecto del riego; T*= efecto del tiempo (medición 27, 110 y 206); R x T*, R x C*, C x T*, C x R x T*, se refieren a las interacciones entre los factores.

El potencial osmótico (Ψ_{π}) no registró interacción entre los factores (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, riego \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). Los valores más altos de Ψ_{π} lo registraron las plantas en el día 27 con -0.77 ± 0.03 MPa. Las plantas registraron una disminución significativa ($F_{(2,36)} = 91.94$, $p < 0.05$) en el tiempo, alcanzando el valor más bajo en el día 206 con -1.29 ± 0.02 mPa. Los efectos de riego (F

($_{2,36}$) = 2.65, $p < 0.05$) y cosecha ($F_{(1)} = 0.09$, $p < 0.05$) no presentaron diferencias significativas.

El área foliar específica (AFE) no registró interacción entre los factores (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, riego \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). En el AFE se registraron los valores más altos en el muestreo del día 27 ($311 \pm 19.63 \text{ cm}^2 / \text{g}$), disminuyendo significativamente ($F_{(2,36)} = 8.46$, $p < 0.05$) hacia el día 206 ($280.89 \pm 14.46 \text{ cm}^2 / \text{g}$) (Figura 4B). Los efectos de riego ($F_{(2,36)} = 1.12$, $p < 0.05$) y cosecha ($F_{(1,36)} = 0.49$, $p < 0.05$) no presentaron diferencias significativas.

En cuanto al CRA, no se registró efecto de ningún factor así interacciones entre factores (Tabla 1S), el promedio general de todas las mediciones fue de $92.24 \pm 0.91 \%$ (Figura 3.4c).

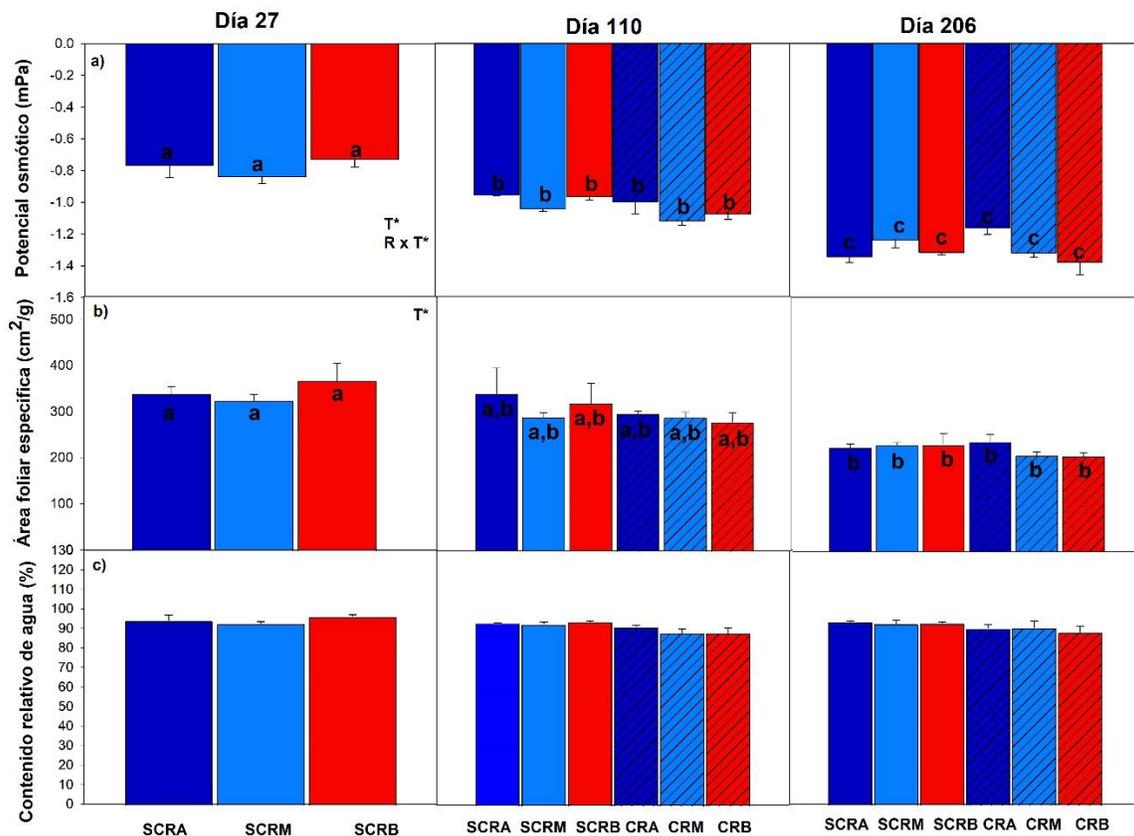


Figura 3.4. Potencial osmótico (a), área foliar específica (b, AFE) y contenido relativo de agua (c, CRA) foliar de *Piper auritum* bajo seis tratamientos de riego y cosecha. Tratamientos: SCRA: sin

cosecha riego bajo; SCRМ: sin cosecha riego medio; SCRВ: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($p < 0.05$), T* = efecto significativo del tiempo (días 27, 110 y 206), letras diferentes muestran la diferencia entre días de medición; R x T*: interacción significativa riego por tiempo

3.3.3 CARACTERIZACIÓN MORFO-FITOQUÍMICA

La densidad de tricomas registró interacción significativa entre el riego y los tiempos de muestreo ($F_{(4,36)} = 4.34$, $p < 0.05$), esta interacción se debió al aumento de la densidad de tricomas de los tratamientos CRM y SCRВ del día 110 al 206. El resto de los factores no registraron interacción (cosecha \times riego, cosecha \times tiempo, cosecha \times riego \times tiempo, valores de F y p en Tabla 1S). Las hojas de las plantas registraron un aumento significativo en el tiempo ($F_{(2,36)} = 46.97$, $p < 0.05$) en la densidad de tricomas glandulares, del día 27 (35.83 ± 1.84 número de tricomas por mm^2) al día 206 (74.22 ± 4.43 número de tricomas por mm^2) (Figura 5A). Las plantas no mostraron efectos significativos de riego ($F_{(2,36)} = 2.48$, $p < 0.05$) y cosecha ($F_{(1,36)} = 0.32$, $p < 0.05$).

Piper auritum registró un solo tipo de tricoma glandular, el tipo unicelular, los cuales se ubicaron en la parte abaxial de la hoja (Figura 3.7a). En la parte adaxial de la hoja no se encontraron tricomas glandulares en las tres mediciones. Así mismo, los estomas se encuentran distribuidos en la parte abaxial de la hoja (3.7d).

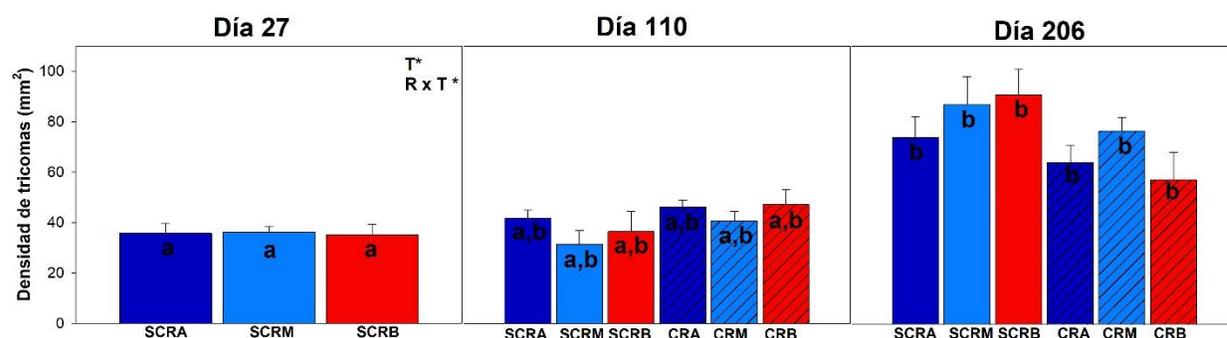


Figura 3.5. Densidad de tricomas de *Piper auritum* bajo tres niveles de riego y dos de cosecha en tres tiempos de muestreo. SCRA: Sin cosecha riego bajo; SCRМ: Sin cosecha riego medio; SCRВ:

Sin cosecha riego bajo; CRA: Cosecha riego alto; CRM: Cosecha riego medio; CRB: Cosecha riego bajo. RA: Riego alto; RM: Riego medio; RB: Riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($p < 0.05$). T*= efecto significativo del tiempo (días 27, 110 y 206), letras diferentes muestran la diferencia entre días de medición. R \times T*: interacción significativa entre el riego y el tiempo.

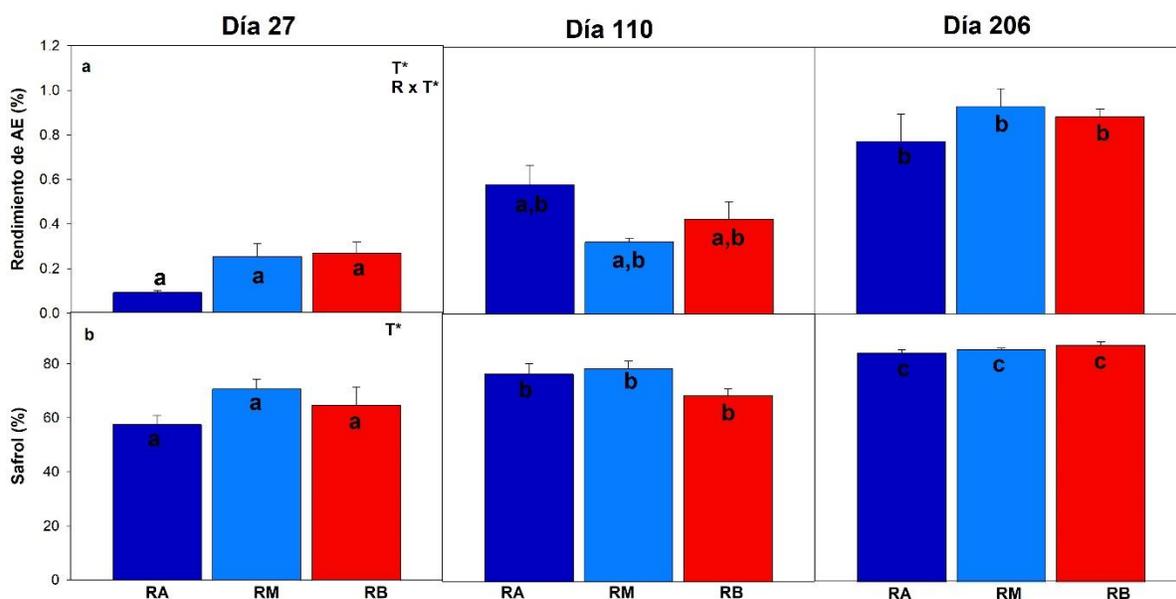


Figura 3.6. Rendimiento del aceite esencial (a) y contenido de safrol (b) de *Piper auritum* bajo tres niveles de riego en tres tiempos de muestreo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar. Se muestran los efectos significativos de las ANOVAs ($P < 0.05$); R*= efecto del riego; T*= efecto del tiempo (días 27, 110 y 206), letras diferentes muestran diferencias significativas entre días de medición; R \times T* : interacción significativa entre el riego y el tiempo.

El rendimiento del aceite esencial (AE) de *P. auritum* mostró cambios significativos en el tiempo ($F_{(2,8)} = 47.18$, $p < 0.05$), registrando un aumento del 75.3 % del día 27 (0.20 ± 0.03 %) al día 206 con un rendimiento promedio del $0.81\% \pm 0.08$. Fue significativa también la interacción entre el riego y el tiempo ($F_{(4,8)} = 4.92$, $p < 0.05$), debido a que, en el muestreo del día 206 el riego medio (0.97 ± 0.09 %) aumenta su rendimiento mientras que el riego bajo disminuye (0.88 ± 0.01 %), respecto al muestreo del día 110 (Figura 3.6a).

El safrol en *P. auritum* aumentó significativamente en el tiempo ($F_{(2,8)} = 33.49$, $p < 0.05$), el día 27 registró 64.45 ± 2.98 %, el día 110 registró 74.94 ± 2.13 %, y finalmente el día 206 registró 86.07 ± 0.58 %, lo que representa un aumento progresivo del 13 % entre mediciones (Figura 3.6b).

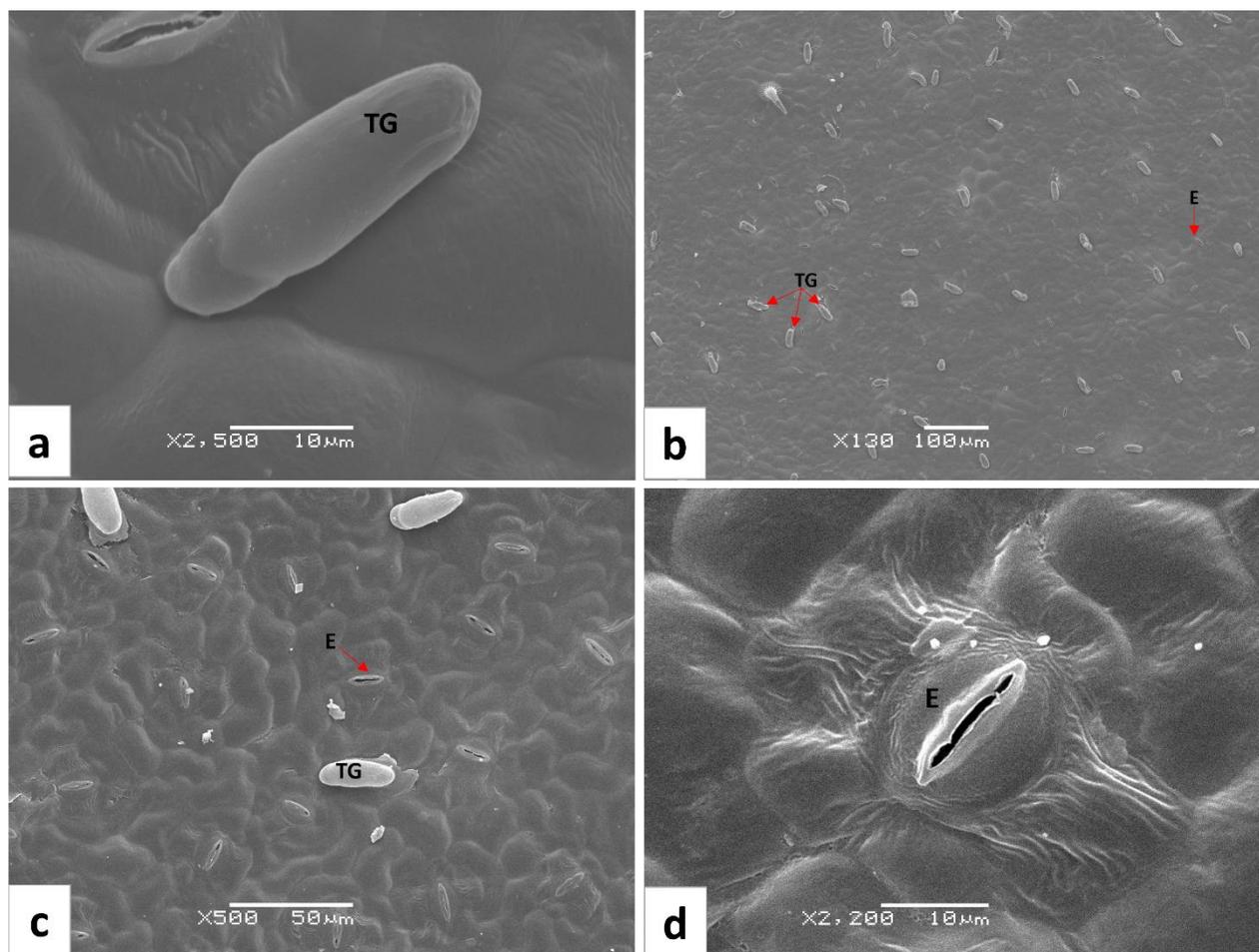


Figura 3.7. Vistas de la cara abaxial de la hoja de *Piper auritum*, en la cual se observan tricomas glandulares y estomas. a) Acercamiento al 2500x de un tricoma glandular unicelular; b) Tricomas glandulares y estomas al 130x; c) Vista a 500x de tricomas glandulares y estomas; d) Acercamiento a 2200x de un estoma. Microscopio electrónico de barrido. E=; TG=. Fotos tomadas por Lilia Can.

3.3.4 ASIGNACIÓN DE LA BIOMASA DE *Piper auritum*

La biomasa foliar de los tratamientos de riego alto (CRA y SCRA) fue significativamente más alta (3.68 ± 0.47 g) que los tratamientos de riego medio (CRM y SCRM) (1.41 ± 0.27 g) y de riego bajo (CRB y SCRB) (1.31 ± 0.19 g) (efecto del riego $F_{(2,5)} = 23.91$, $p < 0.05$; Figura 3.8a). No se registró un efecto de la cosecha en la biomasa foliar ($F_{(1,5)} = 0.61$, $p > 0.05$).

En la asignación de la biomasa en las raíces, encontramos un efecto significativo tanto del riego ($F_{(2,5)} = 11.69$, $p < 0.05$), como en la cosecha ($F_{(1,5)} = 14.55$, $p < 0.05$). El tratamiento sin cosecha riego alto registró la biomasa de raíz significativamente más alta con 33.44 ± 3.48 g, respecto a los otros tratamientos (Figura 3.8b).

Respecto a la biomasa asignada a los tallos, esta no registró efecto de los tratamientos de riego ($F_{(2,5)} = 0.06$, $p > 0.05$) ni de cosecha ($F_{(1,5)} = 2.24$, $p > 0.05$) (Figura 3.8c). Finalmente, en la asignación de la biomasa total, encontramos efecto tanto del riego ($F_{(2,5)} = 22.77$, $p < 0.05$), como de la cosecha ($F_{(2,5)} = 7.76$, $p < 0.05$). El tratamiento sin cosecha riego alto registró la biomasa más alta con 47.99 ± 3.87 g, seguido del tratamiento de cosecha riego alto con 36.46 ± 3.93 g, siendo ambos tratamientos significativamente más altos que los tratamientos con y sin cosecha de los riegos medio y bajo. La asignación de biomasa total más baja la registró el tratamiento cosecha riego bajo con 21.39 ± 1.83 g lo que representa una diferencia del 55.42 % respecto al tratamiento sin cosecha riego alto (Figura 3.8d). En todos los casos (biomasa hojas, tallo, raíz y total), no se registraron interacciones significativas entre los factores (Valores de F y p en tabla 2S).

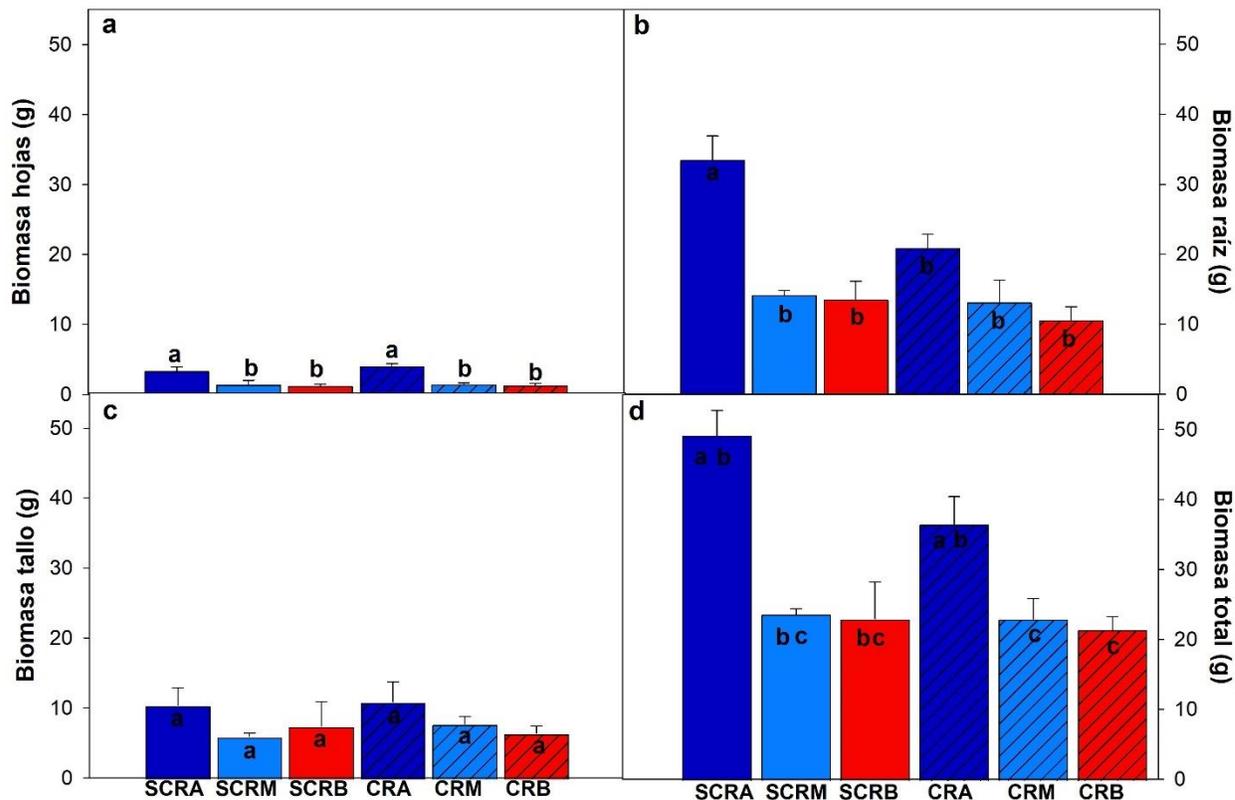


Figura 3.8. Asignación de biomasa de *P. auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha, en hojas (a), raíces (b), tallos (c) y total (d). SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRМ: sin cosecha riego medio; SCRВ: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB: cosecha riego bajo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos, dentro de cada órgano, prueba de medias de Tukey ($p < 0.05$).

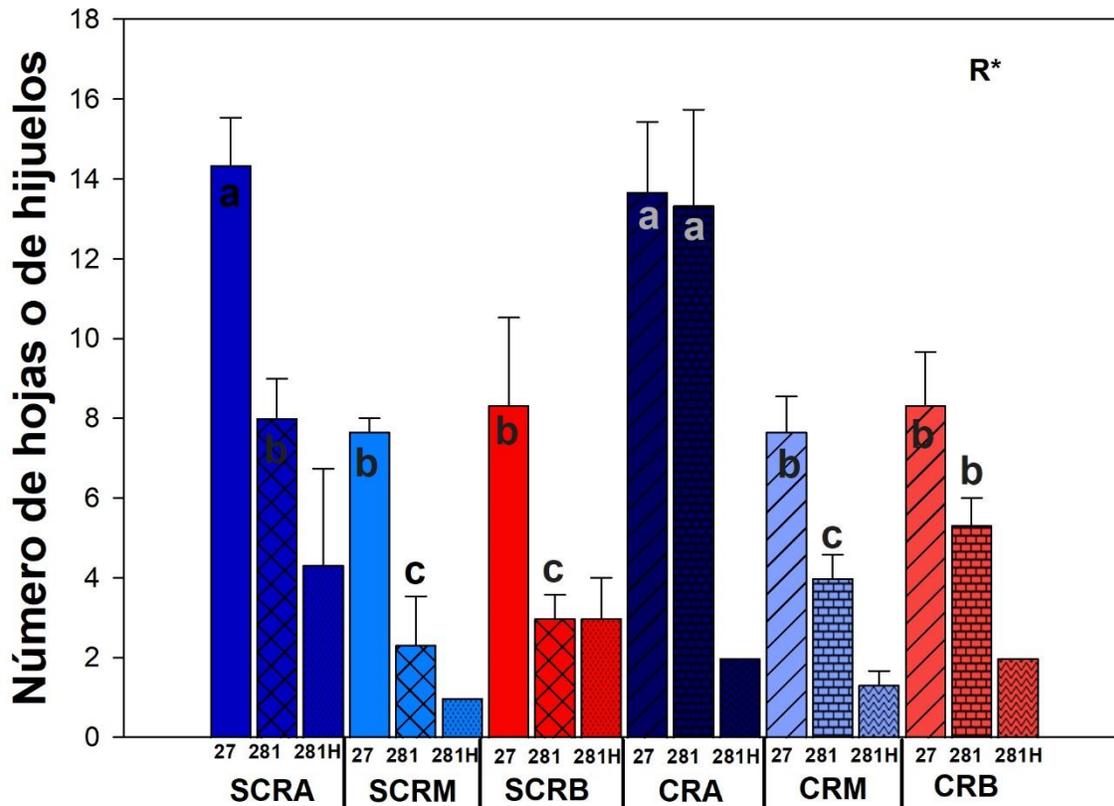


Figura 3.9. Número de hojas en el día 27, día 281 y número de hijuelos en el día 281 (281H) de *Piper auritum* bajo tratamientos de riego y cosecha. SCRA: sin cosecha riego bajo; SCRM: sin cosecha riego medio; SCRB: sin cosecha riego bajo; CRA: cosecha riego alto; CRM: cosecha riego medio; CRB +: cosecha riego bajo. RA: riego alto; RM: riego medio; RB: riego bajo. Se muestran datos promedio \pm error estándar (EE). R*= efecto significativo del riego ($p < 0.05$). Donde no observa las barras de EE, los valores son muy pequeños.

Se registró un efecto significativo del riego ($F_{(2,5)} = 27.94$, $p < 0.05$) y del tiempo ($F_{(2,5)} = 23.52$, $p < 0.05$) en el número de hojas de *Piper auritum* (Figura 3.9). El riego medio (SCRM y CRM) fue el más afectado, redujo significativamente el número de hojas del día 27 con ocho hojas al día 281 con tres hojas. El riego alto (SCRA y CRA) del día 27 mostró significativamente más hojas que el resto de los tratamientos del mismo día, para el día 281 mantuvo esta tendencia. El tratamiento CRB mostró una disminución significativa de hojas para el día 281. El número de hijuelos entre los tratamientos no fue significativamente

diferente. No hubo una interacción significativa entre los factores (riego, tiempo o cosecha, valores de F y p en tabla 3S).

3.3. DISCUSIÓN

Contrario a lo que se esperaba, *Piper auritum* demostró tener una cantidad importante de mecanismos para lidiar con la baja disponibilidad de agua y valores altos de DVP. En los huertos en Yucatán los entrevistados mencionaron que el riego es fundamental para la supervivencia de *P. auritum*, (Capítulo II), mientras que Schultz y Matthews (1997) mencionan su vulnerabilidad ante altos valores de DPV (4.1 - 5.4 KPa) a pesar de encontrarse bajo sin déficit hídrico, estos valores de DPV son menores a los que presentaron en el invernadero del actual estudio (hasta 7.72 KPa). Pese a esto, *P. auritum* presenta mecanismos no solo a nivel de la hoja para evitar la desecación (presentando cierre estomático para disminuir la transpiración bajo estrés hídrico), sino que además a nivel de la planta disminuye el número y el área de las hojas ante la escasez de agua y el DPV alto, mientras mantiene el contenido relativo de agua sin cambios ($92.24 \pm 0.91 \%$) a pesar de las condiciones ambientales dentro del invernadero y los tratamientos. Otro aspecto importante por considerar es que las plantas que se utilizaron para el experimento fueron obtenidas del estado de Tabasco, por tanto, las plantas pudieran contar con mecanismos diferentes a las plantas de *P. auritum* del estado de Yucatán.

En las selvas caducifolia de Yucatán un mecanismo en la época de secas es la pérdida de hojas (Jardín botánico “Roger Orellana”, 2019), siendo este un mecanismo ya utilizado ante el estrés hídrico el tratamiento “cosecha” prácticamente no tuvo efectos sobre la fisiología de la planta e incluso sobre la biomasa final de las hojas. La pérdida de hojas por la cosecha fue equivalente a la disminución de hojas como efecto no solo del bajo riego en los tratamientos de riego medio y bajo, sino que además en respuesta al alto DPV. Körner (2015) menciona que el efecto de la falta de riego puede derivar en la inhibición del crecimiento celular y el desarrollo de nuevos tejidos. Esto pudo suceder en este caso, en el que las hojas presentan menor AFE hacia el final del experimento. Adicionalmente, el estrés por temperatura y sequía induce senescencia en las hojas (Pradhan *et al.*, 2017), lo cual también se observó.

Además, del efecto de los tratamientos (riego y cosecha) en la disminución de la biomasa de la raíz, las plantas del experimento se vieron afectadas por las condiciones ambientales, las cuales fueron semi-controladas, con un estricto control del agua, pero variabilidad en la radiación, temperatura del aire y el DPV de acuerdo con las condiciones externas al invernadero. Dado que el experimento duró 10 meses, las variaciones en luz siguieron las condiciones ambientales, con cantidades de luz que se incrementan progresivamente a lo largo del experimento (que se efectuó de octubre a julio), dichas condiciones de luz no fueron controladas. Este aumento de luz se reflejó en un aumento de fotosíntesis entre la primera medición (día 27) y las dos subsecuentes. La tasa de asimilación de CO₂ que se registró en el día 110 en el riego alto ($13.20 \pm 0.68 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), es similar al que se registró en los Tuxtlas, Veracruz ($\pm 14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en plantas sin déficit hídrico y bajo condiciones de luz más altas (máximo de $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Walters y Field, 1987), en comparación con nuestro experimento (máximo de $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), en donde entra un 57 % de luz comparado con el exterior donde alcanza hasta $1580 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

En plántulas de *P. auritum* crecidas en condiciones de invernadero con humedad del aire de 75% (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1992) se demostró su capacidad para adaptarse a condiciones de luz de hasta $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, aumentado la asimilación conforme aumentó la intensidad de luz. No obstante, en nuestro experimento las plantas tuvieron una saturación máxima de luz a una radiación de $719 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante la tercera medición (día 206), aun cuando la máxima fue de $886 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ las plantas se saturan a menor cantidad de luz.

El DPV en el invernadero se mantuvo con valores mayores (de hasta 7.72 KPa) a los utilizados en experimentos previos realizados en esta especie, que contaron con tratamientos de "alto" DPV de 1.8 KPa (Tinoco-Ojanguren y Pearcy, 1993) y de 4.1-5.4 KPa (Schultz y Matthews, 1997). Los valores previos pueden reflejar condiciones estresantes para plantas de *P. auritum* creciendo en bosques húmedos como los presentes en Veracruz y Tabasco, donde la especie es abundante. Sin embargo, los valores de DPV medidos en nuestro estudio son similares a los que pueden experimentar las plantas en selvas estacionales del estado de Yucatán durante la estación de sequía (Cach-Pérez *et al.*, 2013). Las plantas del estudio ya se encontraban aclimatadas a dichas condiciones, y en el caso de los tratamientos de riego alto (con y sin cosecha) en la segunda medición (día 110) que corresponde al periodo de mayor DPV, se observaron los valores más altos de

transpiración, así como también de asimilación (debido a que también en esta medición hubo una alta radiación). A pesar del déficit hídrico en el cual se encontraban las plantas el contenido relativo de agua se mantuvo alto, evidenciando la alta capacidad hidráulica del xilema en estas plantas (Moshelion *et al.*, 2015).

Los ajustes observados en la transpiración en las plantas donde la disponibilidad de agua estaba reducida (tratamientos riego medio y bajo), así como la disminución en la cantidad y el área de las hojas permitieron que, durante todo el experimento, todos los tratamientos mantuvieran un CRA alto. Schultz y Matthews (1997) estudiaron la capacidad de *P. auritum* de regular la turgencia de la hoja en respuesta a incrementos de temperatura y DPV. En su estudio comprobaron que esta pérdida de turgencia es transitoria (suele recuperar la turgencia tras disminuir las temperaturas y el DPV), no suele estar ligada a embolismos del xilema, y permite que se establezca un gradiente mayor de potencial hídrico entre la hoja y la raíz permitiendo la movilización de humedad del suelo. También permite que se disminuya la cantidad de radiación interceptada por el área foliar. Nuestro experimento no fue diseñado para registrar esos cambios transitorios durante el día, pero esta estrategia pudo observarse en algunas hojas durante el medio día, mientras que, por la mañana pre alba, cuando se tomaron los valores de CRA, este estaba siempre en valores altos. Esta estrategia de *P. auritum* también implica un bajo módulo elástico de la hoja que permite que las células sean elásticas y no sufran plasmólisis a bajos potenciales de turgencia. Este mecanismo puede estar acoplado a un ajuste osmótico, que constituye un aumento en los osmolitos, que permite bajar el potencial hídrico sin pérdida de agua, estimulando la circulación de agua del suelo o los órganos de reserva hacia las hojas (Sanders y Arndt, 2012). En el presente estudio, las plantas de todos los tratamientos presentaron un aumento progresivo en el tiempo en el potencial osmótico, que no iba acompañado de pérdida en el CRA, indicando que las hojas estaban llevando a cabo un ajuste osmótico.

Según la hipótesis planteada, el tallo sería afectado, siendo reflejado en la disminución de su biomasa, en *P. auritum* el tallo no mostró diferencias dadas por el riego o por la cosecha, basados en los resultados, sugerimos que fue la raíz la que mostró mayor efecto, debido a que fue el órgano que tuvo mayor inversión en la biomasa y que se vio significativamente afectado no sólo por el tratamiento de sequía, sino también por la cosecha. Si bien el tallo no tuvo cambios en la biomasa con respecto a los tratamientos, si se observa como un tallo suculento y fotosintético. Bajo condiciones de estrés el tallo

fotosintético puede incrementar su asimilación de carbono en relación con las hojas (Nilsen, 1995), así mismo, este tallo permite que haya mejor recuperación nocturna a través del flujo de savia (Chen *et al.*, 2018). El mantenimiento del CRA a lo largo del experimento también puede implicar que es otro órgano de *P. auritum* el cual se ve más afectado por el déficit hídrico, tal como lo sugieren Traversari *et al.* (2020), quienes encontraron que el tallo juega un papel relevante en el ajuste osmótico. Por su parte, Korner (2015) resalta que hay mecanismos en la planta ante el déficit hídrico que no pueden ser observados a través de mediciones de la hoja, si no que se reflejan en el desarrollo de la planta.

Por otra parte, variables como el AFE, potencial osmótico y la densidad de tricomas son afectados por el déficit hídrico en otras especies (Marron *et al.*, 2003; Anjum *et al.*, 2011; Campos *et al.*, 2014), no obstante, en *P. auritum* el aumento que registramos está dado por el tiempo, en el cual las condiciones ambientales como la temperatura y humedad del aire, así como la luz varió. La ontogenia de la hoja tiene un rol fundamental para el aumento o disminución del AFE y las relaciones hídricas (Pantin *et al.*, 2012), los cambios que registramos podrían deberse a las condiciones ambientales del invernadero.

En cuanto a los AE, nuestros datos no apoyan la hipótesis establecida, ya que no se observó efecto del riego, sino solo el efecto del tiempo. Siendo similar a lo observado con la densidad de tricomas glandulares que producen y almacenan dichos aceites. Ya que todas las plantas aumentaron el rendimiento de los aceites y la densidad de tricomas, se sugiere que la ontogenia y/o las condiciones del DPV, luz y temperatura del aire registradas en el invernadero fueron más importantes que los tratamientos aplicados para incrementar la concentración del aceite.

Aumentos en la cantidad de aceites a lo largo de la ontogenia también fueron descritos en las hojas de poblaciones ruderales y de huertos en las comunidades del oriente de Yucatán (capítulo II). Así mismo, en el experimento los aceites esenciales registraron cambios en el tiempo, el riego no mostró efecto significativo. Al comienzo del experimento las plantas mostraban un rendimiento de AE menor al reportado en campo para hojas jóvenes (0.2% en invernadero vs. 0.5% en campo (capítulo II)), mientras que al final del experimento las plantas del invernadero tenían mayor rendimiento que las hojas senescentes en campo (0.8% en invernadero vs. 0.6% en campo). Lo que sugiere que ambos efectos (ontogenia y ambiente) tuvieron un efecto. El aumento en los AE en respuesta a la sequía ha sido documentado en numerosas plantas aromáticas (Pirzad *et*

al., 2006; Farahani *et al.*, 2009; Akhzari y Pessarakli, 2016; revisado en Pradhan *et al.*, 2017; y Mahajan *et al.*, 2020). Las razones detrás de este aumento pueden ser un aumento “pasivo” de AE, debido a que las vías de producción de metabolitos secundarios se estimulan derivado de la disminución de la fotosíntesis ante el cierre estomático y la afectación de las enzimas, esto origina un exceso de moléculas reductoras en las células, lo que constituyen un potencial daño celular. La producción de metabolitos secundarios utiliza dichas moléculas reductoras, disminuyendo el daño por oxidación (Mahajan *et al.*, 2020). A su vez, los compuestos fenólicos como el safrol tienen efectos antioxidantes (García *et al.*, 2007). Otros autores refieren a una mayor concentración de aceites debido a que la falta de expansión de las hojas concentra un mayor número de tricomas por unidad de área (Sangwan *et al.* 1994). En nuestro estudio, se observa una disminución del AFE en el tiempo lo que muestra una disminución en el área foliar, mientras que se registra un aumento en la densidad de tricomas y aumento tanto en rendimiento como en el porcentaje de safrol hacia el final del experimento.

3.4 CONCLUSIÓN

El comportamiento fisiológico de *Piper auritum* fue contrario al esperado, demostrando que cuenta con estrategias fisiológicas que le permitieron resistir el estrés hídrico al que fue sometido. Cabe resaltar que dicho estrés hídrico, si bien es mayor al aplicado en otros experimentos, es menor al que se sometería *P. auritum* en las selvas de Yucatán durante la sequía. La cosecha por otro lado fue un efecto no observado dado que una de las estrategias de *P. auritum* ante las condiciones ambientales en el invernadero fue la pérdida de hojas. La biomasa apunta a que la raíz o el tallo son órganos que cumplen funciones relevantes para la supervivencia de nuestra especie de estudio, por tanto, sería relevante llevar a cabo estudios donde se adicione el análisis del comportamiento fisiológico de la raíz y el tallo, así como un seguimiento del comportamiento fisiológico a lo largo del día. El aumento progresivo en el tiempo de la densidad de tricomas, rendimiento de los aceites esenciales y el safrol sugieren que la ontogenia y las condiciones ambientales que fueron cambiando naturalmente durante el tiempo del experimento (luz, temperatura y humedad del aire) fueron factores relevantes para su producción, sería interesante seguir explorando las relaciones entre la fotosíntesis, el uso de agua y la producción de aceites.

CAPITULO IV

DISCUSIÓN, CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

4.1 DISCUSIÓN

En este estudio se registraron las prácticas de manejo y usos de *P. auritum*, así como el efecto del riego y la cosecha sobre su morfología, fitoquímica y fisiología. Se evaluó el riego como práctica de manejo principal, nuevos usos en la medicina tradicional (tos, purgante y para la diabetes), así como diferencias entre las poblaciones de huertos y ruderales del oriente de Yucatán. Así mismo, se puso a prueba la práctica principal y la cosecha en un experimento del invernadero, en el cual *P. auritum* mostró una alta capacidad de resistencia ante el déficit hídrico.

Se registraron más usos culinarios y medicinales de *P. auritum*, que los que se habían registrado previamente (Salazar, 2012), logrando ampliar el conocimiento del uso de esta especie, ya que previamente los usos medicinales no habían sido descritos en la zona de estudio. Esto confirma la importancia cultural de la especie de estudio en la zona. Posterior a la pandemia derivada del COVID-19 en el año 2020 (y a las entrevistas para el capítulo II), en entrevistas informales al menos tres personas mencionaron la importancia de *P. auritum* para contrarrestar los síntomas del COVID-19. En Chiapas, en 2020 registraron que fue una de las especies endémicas más utilizada para tratar la sintomatología por esta enfermedad, así como para la tos, dolor de garganta y fiebre (Orantes-García *et al.*, 2021). Esto coloca a *P. auritum* como una especie vigente ante las necesidades de la población, cuyos usos siguen evolucionando.

Las diferencias encontradas entre las poblaciones de *P. auritum* ruderales y las poblaciones de los huertos familiares sugieren que son las prácticas de manejo las que provocan estas diferencias, tal como sugieren en el orégano por el riego y la poda (Llamas-Torres *et al.*, 2022), en el jícaro (*Crescentia cujete*) debido a cultivo a través de esquejes (Aguirre-Dugua *et al.*, 2012), y en el toronjil (*Agastache mexicana*) por el deshierbe, principalmente (Carrillo-Galván *et al.*, 2020). Por lo tanto, se sugiere que el aumento en la dureza de las hojas y la disminución del safrol en *P. auritum*, son originadas por las prácticas de manejo que se llevan a cabo en los huertos. Desde el enfoque de la domesticación todas las especies mencionadas previamente incluida *P. auritum*, se encuentran bajo domesticación incipiente.

31 Las prácticas de manejo cosecha y riego que fueron manipuladas en un experimento dentro
32 de un invernadero, demostraron que *P. auritum* cuenta con una alta resistencia a la sequía
33 moderada. A pesar de esto, en las selvas del oriente de Yucatán no fue posible encontrarla
34 durante nuestros recorridos, sugiriendo que hay una diversidad de factores ambientales y
35 antrópicos que influyen en que su presencia. Por otra parte, las poblaciones ruderales que
36 nacen y crecen sin intervención humana cuentan con un microambiente más adecuado para
37 el crecimiento de la especie, regularmente estos sitios son colonizados por especies con
38 alta capacidad de reproducción (Gliessman, 2002) como es *P. auritum*.

39 Nuestros resultados no apoyaron la hipótesis del comportamiento esperado por el efecto
40 del riego a nivel de la hoja, dado que fue solo durante la medición del día 110 en donde *P.*
41 *auritum* mostró diferencia al resto de los tratamientos en la asimilación de CO₂ y en la
42 transpiración, estos efectos inferimos se debieron a las condiciones ambientales. Mientras
43 que la EUA, CRA, AFE y potencial osmótico no mostraron diferencias por los factores riego
44 o cosecha. Por otra parte, el efecto de la cosecha se observó en la asignación de la
45 biomasa, sin aumentar el efecto del estrés hídrico como se sugirió en la hipótesis. La
46 disminución en el número de hojas se debió al déficit hídrico, sin observar un efecto de la
47 cosecha. Dentro de los huertos, las personas entrevistadas mencionaron que para la
48 sobrevivencia de *P. auritum* es necesario mantenerlas regadas para garantizar su
49 sobrevivencia, sin embargo, es necesario conocer la frecuencia y cantidad de riego que
50 estas personas llevan a cabo para determinar la susceptibilidad que mencionan.

51 Körner (2015), sugiere que la asimilación CO₂ no es el principal factor afectado por el estrés
52 hídrico, se propone que la asignación de la biomasa es donde puede verse reflejado este
53 efecto. Este comportamiento fue el observado en *P. auritum*, ya que la asimilación de CO₂
54 no reflejó el estrés hídrico que aplicamos a lo largo de los 10 meses, si no que encontramos
55 que se asignó menor biomasa a la raíz en los tratamientos de riego bajo y medio. Además,
56 en observaciones donde se comparó el crecimiento que tuvieron de julio de 2020 a mayo
57 de 2021, aumentó aproximadamente 20 cm (Figura 4.1), sin aumentar el área foliar,
58 mientras que en los huertos el tamaño de las hojas llegó a ser de hasta 50 cm de largo.



59

60 **Figura 4.1.** Crecimiento observado de *P. auritum* de julio de 2020 (A) a mayo de 2021 (B), comparado
 61 con el crecimiento que se presenta en los huertos familiares del oriente de Yucatán (C).

62 En cuanto a los aceites esenciales, el rendimiento que registramos en campo (Capítulo II)
 63 fue menor que lo registrado en el invernadero, esto pudo deberse a factores ambientales,
 64 por ejemplo, la humedad del aire. En Valladolid (ciudad más cercana a las comunidades de
 65 estudio) se registra una humedad media de 95.72 % (INEGI, 2010), comparado con la
 66 media de 63.93 % durante el experimento, Valladolid tiene mejores condiciones para *P.*
 67 *auritum*, lo que representa menos estrés para la planta y por tanto menor rendimiento del
 68 aceite esencial. El huerto familiar cuenta con condiciones de índice de área foliar, niveles
 69 de cobertura arbórea e índices de diversidad similares a los sistemas naturales (Gliessman,
 70 2002), además, en épocas de altas temperaturas se registran hasta 3 ° C menos que fuera
 71 estos (Liu *et al*, 2019). Por tanto, el huerto familiar es un sistema en el que *P. auritum* se
 72 encuentra bajo menor estrés, y como resultado de esto con menor rendimiento de los
 73 aceites esenciales. Tanto las condiciones ambientales, como la ontogenia son factores que
 74 determinan la producción de los aceites esenciales (Azizi *et al.*, 2008).

75 La capacidad hidráulica que se sugiere tiene *P. auritum* podría ser uno de los mecanismos
 76 que contribuye a la supervivencia de esta especie ante condiciones adversas de DPV y
 77 déficit hídrico. Esto aunado a la capacidad de marchitez diurna (Schultz y Matthews, 1997),
 78 que le permite disminuir el área expuesta y aumentar el flujo de agua hacia la hoja, hacen
 79 de *P. auritum* una especie con la suficiente plasticidad ante condiciones de sequía
 80 moderada.

81 No obstante, el panorama actual de cambio climático podría colocar a *P. auritum* ante
 82 sequía extrema. En la península de Yucatán la tendencia a un aumento de temperatura es
 83 latente, Andrade-Velázquez *et al.* (2021) estiman una tendencia anual de aumento de 0.01

84 °C. Además, la cercanía de las poblaciones de *P. auritum* a las ciudades que ocupan el 3er
85 (Valladolid) y 4° (Tizimín) lugar en población de Yucatán (INEGI, 2020), y la tendencia de
86 las ciudades a formar islas de calor (Carrillo-Niquete *et al.*, 2022) puede significar que la
87 tasa de incremento en la temperatura sea aún más alta que la tasa media. Estos factores
88 contribuyen a colocar a *P. auritum* ante un panorama poco alentador. Ante dichas
89 condiciones, los huertos familiares cumplen con una función importante en el
90 mantenimiento, no solo de *P. auritum* si no de muchas otras especies vulnerables ante el
91 déficit hídrico.

92 *Piper auritum* cuenta con registros en los huertos familiares de los tres estados que
93 conforman la Península de Yucatán (Kantún-Balam *et al.*, 2013; Salazar, 2014; Góngora-
94 Chin *et al.*, 2016), siendo este agroecosistema importante para su conservación. El
95 conocimiento de los usos de las especies que se encuentran dentro del huerto familiar
96 determina la riqueza de especies, entre más conocimiento económico, ecológico y
97 sociocultural de las especies tengas los jefes/jefas de familia, mayor número de especies
98 habrá (Rooduijn *et al.*, 2018; Avilez-López *et al.*, 2020). A pesar de ser un agroecosistema
99 importante social, cultural y económicamente, el futuro de los huertos familiares es incierto,
100 debido a su vulnerabilidad ante la pérdida de la identidad cultural, la globalización,
101 migración, modernización, y la pérdida de interés de la juventud en conservar las tradiciones
102 y el conocimiento tradicional (López-Alzina *et al.*, 2018; Melo-Sea, 2020), estos factores
103 aunado al panorama que sugiere el cambio climático ponen en riesgo el mantenimiento de
104 las especies dentro de los huertos.

105 **4.2 CONCLUSIONES GENERALES**

106 *Piper auritum* es una especie con alta importancia cultural y social, sugerimos que esta
107 especie se encuentra bajo domesticación incipiente ya que aún comparte características
108 con las poblaciones que se encuentran sin manejo (ruderales). Las prácticas de manejo
109 que se aplican dentro de los huertos familiares son importantes para el mantenimiento de
110 esta especie. Estas prácticas determinan el comportamiento fisiológico, fitoquímico y
111 morfológico de *P. auritum*, mostrando diferencias entre los huertos familiares y las
112 poblaciones ruderales en las cuales no existe intervención humana. Estas diferencias están
113 íntimamente relacionadas con su uso y características propias de la especie, mostrando en

114 los huertos mayor dureza ya que sus hojas son talladas con masa, por lo que requieren
115 resistencia y una disminución en la concentración del safrol, que puede ser tóxico para el
116 consumo humano. en el experimento donde se manipulo el riego y la cosecha dentro del
117 invernadero, *P. auritum*, mostró estrategias como la pérdida de hojas y la disminución de la
118 biomasa para lograr sobrevivir ante condiciones de déficit hídrico. Los huertos familiares
119 muestran ser un agroecosistema que cuenta con las condiciones ambientales que
120 proporcionan un hábitat idóneo para *P. auritum*.

121 **4.3 PERSPECTIVAS:**

122 Los resultados recabados en esta tesis aportaron información relevante respecto a los usos
123 y prácticas de manejo de *P. auritum*, así como las diferencias dadas por estas prácticas a
124 nivel de asignación de la biomasa; no obstante, son necesarios estudios complementarios.
125 Los datos fisiológicos, morfológicos y fitoquímicos que obtuvimos dan pie al seguimiento de
126 investigaciones con la especie *P. auritum*, por tanto, se sugieren los siguientes:

- 127 - A pesar de que en los recorridos no fue posible encontrar a *P. auritum* en la selva,
128 ya que en las entrevistas las personas mencionaban no encontrarlo en él, nuestras
129 exploraciones se concentraron en la temporada de sequía. Sería deseable llevar a
130 cabo un monitoreo más extenso a lo largo del año, ya que la estacionalidad en el
131 estado de Yucatán es muy marcada, la selva baja caducifolia durante la época de
132 lluvias desarrolla nuevamente el estrato arbustivo. Lo cual podría incrementar la
133 probabilidad de encontrar a esta especie, ya que es una especie con rápido
134 crecimiento y caracterizada por ser pionera.
- 135
136 - El comportamiento fisiológico de *P. auritum* deja muchas preguntas por resolver,
137 son necesarios estudios que abarquen un monitoreo en campo (poblaciones
138 ruderales) durante las tres principales épocas del estado de Yucatán, secas, nortes
139 y lluvias, llevando a cabo comparaciones con las poblaciones de los huertos.
140 Sugerimos un experimento de jardín común con poblaciones provenientes del
141 oriente de Yucatán de poblaciones ruderales y de los huertos para analizar y
142 comparar el comportamiento fisiológico, morfológico y fitoquímico de estas dos
143 poblaciones ante condiciones ambientales similares. Con dicho estudio sería posible
144 concluir si son las prácticas de manejo o bien las condiciones ambientales las que

145 regulan el comportamiento a nivel fisiológico, fitoquímico y morfológico, ya que en
146 nuestro experimento el germoplasma era del estado de Tabasco y previamente no
147 estaban bajo prácticas de manejo. Así mismo, la germinación de semillas de ambas
148 poblaciones bajo condiciones controladas y su caracterización durante el
149 crecimiento permitiría distinguir si hay un origen genético en las diferencias
150 observadas entre plantas de huertos y ruderales, o si son producto de condiciones
151 ambientales diferentes.

152

153 - Ante el pronóstico de la disminución de la precipitación en la península de Yucatán
154 como consecuencia del cambio climático, son necesarias estrategias de manejo de
155 los recursos naturales, proponiendo al huerto como un sitio en el cual las prácticas
156 de manejo son relevantes para la preservación de especies que en la vegetación
157 natural no son posibles encontrar y que además alberga plantas con alta importancia
158 cultural.

159

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, J, Illsley C., Marielle, C. (2003). Los sistemas agrícolas de maíz y sus procesos técnicos. Sin maíz no hay país. pp. 83-122.
- Aguirre-Dugua, X., Eguiarte, LE., González-Rodríguez, A., Casas, A. (2012). Round and large: Morphological and genetic consequences of artificial selection on the gourd tree *Crescentia cujete* by the Maya of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Annals of Botany*, 109, 1297–1306.
- Aguirre-Dugua, X., Pérez-Negrón, 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*, 9,1-14.
- Akhzari, D., Pessarakli, M. (2016). Effect of drought stress on total protein, essential oil content, and physiological traits of *Levisticum officinale* Koch. *Journal of Plant Nutrition*, 39, 1365–1371.
- Allen, R., Pereira, L., Raes, D., Smith, M. (2006). Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y Alimentación. Roma, FAO. pp. 322.
- Alonso-Castro, AJ., Zapata-Morales, JR., Ruiz-Padilla, AJ., Solorio-Alvarado, CR., Rangel-Velázquez, JE., Cruz-Jiménez, G., Orozco-Castellanos, LM., Domínguez, F., Maldonado-Miranda, JJ., Carranza-Álvarez, C., Castillo-Pérez, LJ., Solano, E., Isiordia-Espinoza, MC., Juárez-Vázquez, M., Argueta-Fuertes, MA., González-Sánchez, I., Ortiz-Andrade, R. (2017). Use of medicinal plants by health professionals in Mexico. *Journal of Ethnopharmacology*, 198, 81–86.
- Amiri, H., Dousty, B., Hosseinzadeh, SR. (2018). Water stress-induced changes of morphological, physiological and essential oil compounds in *Thymus eriocalyx* from Iran. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, 21, 1210–1223.
- Amzalag, G., Larvog, M., Hur, M., Dudai, N. (2005). Soil microvariations as a source or variability in the wild: the case of secondary metabolism in *Origanum dayi*. *Journal of chemical ecology*, 6, 1235–1254.
- Andrade-Velázquez, M., Medrano-Pérez, O., Montero-Martínez, MJ., Alcudía-Aguilar, A. (2021). Regional climate change in southeast Mexico-Yucatan Peninsula, central America and the Caribbean. *Applied sciences*, 11, 1-17.
- Anjum, S., Xie, X., Wang, L., Saleem, M., Man, C., Lei, W. (2011). Morphological, physiological, and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6, 2026–2032.
- Avilez-López, T., Van Der Wal, H., Aldasoro-Maya, EM., Rodríguez-Robles, U. (2020). Home gardens' agrobiodiversity and owners' knowledge of their ecological, economic and socio-cultural multifunctionality: A case study in the lowlands of Tabasco, México. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 16, 1-13.

-
- Azizi, A., Yan, F., Honermeier, B. (2008). Herbage yield, essential oil content and composition of three oregano (*Origanum vulgare* L.) populations as affected by soil moisture regimes and nitrogen supply. *Industrial Crops and Products*, 29, 554 - 561.
- Bautista, LA., Parra, RF., Espinosa, GF. (2012). Efectos de la domesticación de plantas en la diversidad fitoquímica. *Temas selectos en ecología- Química de insectos*, 253–267.
- Blancas, J., Casas, A., Moreno-Calles, A., Caballero, J. (2016). Cultural motives of plant management and domestication. In Lira R, Casas A, Blancas J (eds.), *Mexican ethnobotany: Interactions of people and plants in Mesoamerica*. New York, Springer. pp. 233–256.
- Blancas, J., Casas, A., Rangel-Landa, S., Moreno-Calles, A., Torres, I., Pérez-Negrón, E., Solís, L., Delgado-Lemus, A., Parra, F., Arellanes, Y., Caballero, J., Cortés, L., Lira, R., Dávila, P. (2010). Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany*, 64, 287–302.
- Blanckaert, I., Paredes-Flores, M., Espinosa-García, FJ., Piñero, D., Lira, R. (2012). Ethnobotanical, morphological, phytochemical and molecular evidence for the incipient domestication of Epazote (*Chenopodium ambrosioides* L.: Chenopodiaceae) in a semi-arid region of Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 557–573.
- Cach-Pérez, MJ., Andrade, JL., Chilpa-Galván, N., Tamayo-Chim, M., Orellana, R., Reyes-García, C. (2013). Climatic and structural factors influencing epiphytic bromeliad community assemblage along a gradient of water-limited environments in the Yucatan Peninsula, Mexico, *Tropical Conservation Science*, 6, 283–302.
- Calvo-Irabién, LM. 2012. *Plantas Aromáticas de Yucatán*. México, Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Calvo-irabién, LM., Parra-Tabla, V., Acosta-Arriola, V., Escalante-Erosa, F., Díaz-Vera, L., Dzib, G., Peña-Rodríguez, LM. (2014). Phytochemical diversity of the essential oils of mexican oregano (*Lippia graveolens* Kunth) populations along an edapho-climatic gradient. *Chemistry & biodiversity*, 11, 1010-1021.
- Calvo-Irabién, LM., Yam-Puc, J., Escalante-Erosa, F., Peña-Rodríguez, LM. (2009). Effect of postharvest drying on the composition of Mexican oregano (*Lippia graveolens*) essential oil. *Spices and medicinal plants*, 15, 281-287
- Calvo-Irabién, LM. (2018). Native Mexican aromatic flora and essential oils: Current research status, gaps in knowledge and agro-industrial potential. *Industrial Crops and Products*, 111, 807–822.
- Campos, H., Trejo, C., Peña-Valdivia, CB., García-Nava, R., Conde-Martínez, FV., Cruz-Ortega, MR. (2014). Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of
-

- photosynthesis during recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 98, 56–64.
- Carrillo-Galván, G., Bye, R., Eguiarte, LE., Cristians, S., Pérez-López, P., Vergara-Silva, F., Luna-Cavazos, M. (2020). Domestication of aromatic medicinal plants in Mexico: Agastache (Lamiaceae)—an ethnobotanical, morpho-physiological, and phytochemical analysis. *Journal of Ethnobiology Ethnomedicine*, 16, 22.
- Carrillo-Niquete, GA., Andrade, JL., Valdez-Lazalde, JR., Reyes-García, C., Hernández-Stefanoni, JL. (2022). Characterizing spatial and temporal deforestation and its effects on surface urban heat islands in a tropical city using Landsat time series. *Landscape and Urban Planning*, 217, 1 - 13.
- Casas, A., Caballero, J., Mapes, C., Zárate, S. (1997). Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 61, 31–47.
- Casas, A., Vázquez, MC., Viveros, JL., Caballero, J. (1996). Plant management among the Nahuatl and the Mixtec in the Balsas River Basin, Mexico: An ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology*, 24, 455 - 478.
- 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.
- Caser, M., D'Angiolillo, F., Chitarra, W., Lovisolo, C., Ruffoni, B., Pistelli, L., Pistelli, L., Scariot, V. (2018). Eco physiological and phytochemical responses of *Salvia sinaloensis* Fern. to drought stress. *Plant Growth Regulation*, 84, 383–394.
- Castro-Lara, D., Basurto, F., Mera, LM., Bye, R. (2011). Los quelites, tradición milenaria en México. Universidad Autónoma de Chapingo, pp 36.
- National research council. (2014). Advancing the science of climate change. Washington, National Academies Press. Pp 501.
- Chen, X., Gao, J., Zhao, P., McCarthy, HR., Zhu, L., Ni, G., Ouyang, L. (2018). Tree species with photosynthetic stems have greater nighttime sap flux. *Frontiers in Plant Sciences*, 9, 1 - 30.
- Clement, CR. (1999). 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany*, 53, 188-202.
- Coates, R. (2023). Generalidades de la región. Estación de biología Los Tuxtlas. Available online at <http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/tuxtlas.htm> (Acceso 2 octubre 2023).
- Colunga-GarcíaMarín, P., Zizumbo, D. (1993). Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. In Leff E, Carabias J (eds.), Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales. México, CIIH, UNAM. pp. 123–164.

-
- Colunga-GarcíaMarín, P., Zizumbo-Villarreal, D. (2004). Domestication of plants in Maya Lowlands. *Economic Botany*, 58, S101–S110.
- Darwin, C. (1859). El origen de las especies.
- Das, M., Jain, V., Malhotra, SK. (2016). Impact of climate change on medicinal and aromatic plants: Review. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 86: 1375–1382.
- De Sousa, DP., (ed.). (2015). Bioactive essential oils and cancer. Brasil, Springer International Publishing. Pp 292
- Delfine, S., Loreto, F., Pinelli, P., Tognetti, R., Alvino, A. (2005). Isoprenoids content and photosynthetic limitations in rosemary and spearmint plants under water stress. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 243–252.
- Dhifi, W., Bellili, S., Jazi, S., Bahloul, N., Mnif, W. (2016). Essential oils' chemical characterization and investigation of some biological activities: a critical review. *Medicines*, 3, 1 - 25.
- Duan, H., Wu, J., Huang, G., Zhou, S. (2016). Individual and interactive effects of drought and heat on leaf physiology of seedlings in an economically important crop. *AOB Plants*, 9, 1 – 16.
- Durant-Archibold, AA., Santana, Al., Gupta, MP. (2018). Ethnomedical uses and pharmacological activities of most prevalent species of genus Piper in Panama: A review. *Journal of Ethnopharmacology*, 217, 63 - 82.
- Estrada-Medina, H., Cobos-Gasca, V., Acosta-Rodríguez, JL., Fierro, SP., Castilla-Martínez, M., Castillo-Carrillo, C., Franco-Brito, S., López-Castillo, D., López-Díaz, M., Luna-Flores, W., Maldonado-Repetto, A., Álvarez-Rivera, O., Cámara-Romero, JL., Morales-Guadarrama, A., Moreno-Arjona, AM., Pérez-Niño, B., Rodríguez-Lara, P., Zapata-Luna, RL. (2016). La sequía de la península de Yucatán. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 7, 151 - 165.
- Farahani, H., Valadabadi, S., Daneshian, J., Shiranirad, A., Khalvati, M. (2009). Medicinal and aromatic plants farming under drought conditions. *Journal of horticulture and forestry*, 1, 86–92.
- Ferrer, M., Estrada-Medina, H., Ruenes-Morales, M. (2014). Los huertos familiares Maya-Yucatecos: Situación actual y perspectiva en México. *Ambienta*, 107, 120–128.
- Ferrer, MM., Montañez-Escalante, PI., Ruenes-Morales, MDR., Estrada-Medina, H., Jiménez-Osornio, J. (2020). Growing out of the tropical forests: domestication syndrome of native Mesoamerican trees in Mayan home gardens. *Genetic resources and crop evolution*, 67, 587–604.
-

- Francomano, F., Caruso, A., Barbarossa, A., Fazio, A., La torre, C., Ceramella, J., Mallamaci, R., Saturnino, C., Lacopetta, D., Sinicropi, S. (2019). B-Caryophyllene: A sesquiterpene with countless biological properties. *Applied sciences*, 9, 1 - 19.
- Fredeen, AL., Griffin, K., Field, CB. (1991). Effects of light quantity and quality and soil nitrogen status on nitrate reductase activity in rainforest species of the genus *Piper*. *Oecologia*. 86, 441–446.
- Galluzi, G., López-Noriega, I. (2014). Conservation and use of genetic resources of underutilized crops in the Americas - A continental analysis. *Sustainability*, 6, 980 - 1017.
- Galluzzi, G., Eyzaguirre, P., Negri, V. (2010). Home gardens: Neglected hotspots of agrobiodiversity and cultural diversity. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3635–3654.
- García, A., Leyva, M., Martínez, J., Stashenko, E. (2007). Determinación de la composición química y actividad antioxidante in vitro del aceite esencial de *Piper auritum* Kunth (Piperaceae) difundida en la costa de Colombia. *Scientia et Technica*, 13, 439–442.
- García-Esquivel, N., Devía-Ochoa, S. (2013). Comiendo bien a lo veracruz-sano. In. Veracruz, México, Secretaría de Educación del Estado de Veracruz; Programa Educativo de NUTRIR Nestlé México.
- García-Flores, J., González-Espinosa, M., Lindig-Cisneros, R., Casas, A. (2019). Traditional medicinal knowledge of tropical trees and its value for restoration of tropical forest. *Botanical Sciences*, 97, 336 - 354.
- Geck, MS., Cristians, S., Berger-González, M., Casu, L., Heinrich, M., Leont, i M. (2020). Traditional herbal medicine in Mesoamerica: toward its evidence base for improving universal health coverage. *Frontiers in Pharmacology*, 11, 1 – 49.
- Germosén-Robineau, L., García-González, M., Morón, F., Costaguta, M., Delens, M., Gómez, H., Olmedo, D., Méndez, M., Boulogne, I., García, R., Durán, R., Peguero, B., & Tillet, S. (Eds.). (2014). Farmacopea vegetal caribena (Tercera edición ampliada y actualizada). CICY.
- Gholinezhad, E. (2017). Effect of drought stress and Fe nano-fertilizer on seed yield, morphological traits, essential oil percentage and yield of dill (*Anethum graveolens* L.). *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, 20, 1006–1017.
- Gliessman, S. (2002). Agroecología: Procesos ecológicos en agricultura sostenible. Costa Rica, CATIE, Turrialba.
- Gog, L., Berenbaum, MR., DeLucia, EH., Zangerl, AR. (2005). Autotoxic effects of essential oils on photosynthesis in parsley, parsnip, and rough lemon. *Chemoecology*, 15, 115 -119.
- Góngora-Chin, R., Flores-Guido, S., Ruenes-Morales, M., Aguilar-Cordero, W., García-López, J. (2016). Uso tradicional de la flora y fauna en los huertos familiares mayas

-
- en el municipio de Campeche, Campeche, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 3, 376–389.
- González, WL., Negritto, MA., Suárez, LH., Gianoli, E. (2008). Induction of glandular and non-glandular trichomes by damage in leaves of *Madia sativa* under contrasting water regimes. *Acta Oecologica*, 33, 128–132.
- González-Insuasti, MS., Caballero, J. (2007). Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology*, 35, 303–314.
- González-Insuasti, MS., Martorell, C., Caballero, J. (2008). Factors that influence the intensity of non-agricultural management of plant resources. *Agroforestry Systems*. 74, 1 - 15.
- González-Jácome, A. (2018). Historia y orígenes de un agroecosistema. Los huertos en México. Atlas biocultural de huertos familiares en México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz y Península de Yucatán. México, Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias UNAM. pp. 43–85.
- Gracia-Milián, AJ., Martínez-Torres, M., Morón Rodríguez, F., Pinedo, Z. (2001). Efecto espasmolítico del aceite de *Piper auritum* en el músculo liso intestinal. *Revista Cubana de Plantas Medicinales*, 6, 12–15.
- Greig, N., Mauseth, JD. (1991). Structure and function of dimorphic prop roots in *Piper auritum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 118, 176–183.
- He, YB., Lin, LR., Chen, JZ. (2017). Maize root morphology responses to soil penetration resistance related to tillage and drought in a clayey soil. *The Journal of Agricultural Science*, 155, 1137 - 1149.
- Heredia-Pech, M., Chávez-Pesqueira, M., Ortiz-García, M., Andueza-Noh, RH., Chacón-Sánchez, M., Martínez-Castillo, J. (2022). Consequences of introgression and gene flow on the genetic structure and diversity of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) in its Mesoamerican diversity area. *PerJ*, 10, 1–29.
- INEGI. (2010). Compendio de información geográfica municipal 2010, Valladolid.
- Jackson, F. (1996). The coevolutionary relationship of humans and domesticated plants. *Yearbook of Physical Anthropology*, 39, 161–176.
- Jeurissen, S. (2007). Bioactivation and genotoxicity of the herbal constituents safrole, estragole and methyleugenol. Tesis de doctorado. Wageningen University, Netherlands. Pp 150
- Jiménez-Rojas, MI., Andueza-Noh, RH., Martínez-Castillo, J., Potter, D. (2019). Management and cultivation of the huaya India (*Melicoccus oliviformis* Kunth) on the Yucatan Peninsula. *Economic Botany*, 73, 429 - 442.
-

- Joly, LG. (1981). Feeding and trapping fish with *Piper auritum*. *Economic Botany*, 35, 383–390.
- Kantún-Balam, J., Salvador-Flores, J., Tun-Garrido, J., Navarro-Alberto, J., Arias-Reyes, L., Martínez-Castillo, J. (2013). Diversidad y origen geográfico del recursos vegetal en los huertos familiares de Quintana Roo, México. *Polibotánica*, 36, 163 - 196.
- Kemprai, P., Protim- Mahanta, B., Sut, D., Barman, R., Banik, D., Lal, M., Proteem, Saikia, S., Haldar, S. (2019). Review on safrole: identity shift of the 'candy shop' aroma to a carcinogen and deforester. *Flavor fragrance Journal*, 35, 1 - 19.
- Khan, NA., Khan, M., Ansari, HR., Samiullah. (2002). Auxin and defoliation effects on photosynthesis and ethylene evolution in mustard. *Scientia Horticulturae*, 96, 43–51.
- Kirkegaard, JA., Sprague, SJ., Lilley, JM., McCormick, JI., Virgona, JM., Morrison, MJ. (2012). Physiological response of spring canola (*Brassica napus*) to defoliation in diverse environments. *Field Crops Research*, 125, 61- 68.
- Körner, C. (2015). Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 107–114.
- Kumlay, AM., Kocak, MZ., Gohari, G., Nouraein, M., Celikcan, F., Kaysim, MG., Kulak, M. (2022). Agronomic traits, secondary metabolites, and element concentrations of *Lavandula angustifolia* leaves as a response to single or reiterated drought stress: How effective is the previously experienced stress? *Folia Horticulturae*, 34, 1–16.
- Kuriakose, G., Sinu, PA., Shivanna, KR. (2009). Domestication of cardamom (*Elettaria cardamomum*) in Western Ghats, India: Divergence in productive traits and a shift in major pollinators. *Annals of Botany*, 103, 727 - 733.
- Lara, I. (2012). Municipio de Valladolid, Yucatán. Secretaría de fomento turístico. Available online at [chrome-extension://efaidnbnmnibpcjpcglclefindmkaj/http://www.sefotur.yucatan.gob.mx/files-content/general/estudios_y_proyectos/482b9797a1cbb46e5f0f094d280538ea.pdf?v=1645414002#:~:text=Flora%3A%20La%20flora%20conserva%20la,Es%20determinada%20por%20la%20flora](http://www.sefotur.yucatan.gob.mx/files-content/general/estudios_y_proyectos/482b9797a1cbb46e5f0f094d280538ea.pdf?v=1645414002#:~:text=Flora%3A%20La%20flora%20conserva%20la,Es%20determinada%20por%20la%20flora). Acceso 2 de octubre 2023.
- Leyva, M., Tiomno, O., Tacoronte, JE., Del, M., Marquetti, C., Montada, D. (2012). Essential plant oils and insecticidal activity in *Culex quinquefasciatus*. In Farzana Perveen (ed.), *Insecticides- Pest engineering*. INTECH. pp. 222–238.
- Lins-Neto, EMDF., Peroni, N., Casas, A., Parra, F., Aguirre, X., Guillén, S., Albuquerque, UP. (2014). Brazilian and mexican experiences in the study of incipient domestication. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 10, 1- 22.
- Llamas-Torres, I., Grijalva-Arango, R., Porter-Bolland, L., Calvo-Irabien, LM. (2022). Impacto del manejo in situ- ex situ del orégano mexicano (*Lippia origanoides* Kunth) en el noroeste de Yucatán. *Botanical Sciences*, 100, 610–630.

-
- Lobo, FA., De Barros, MP., Dalmagro, HJ., Dalmolin, ÂC., Pereira, WE., De Souza, ÉC., Vourelitis, GL., Rodríguez-Ortíz, CE. (2013). Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. *Photosynthetica*, 51, 445–456.
- Luna-Ruiz, JJ., Nabhan, GP., Aguilar-Meléndez, A. (2018). Shifts in plant chemical defenses of chile pepper (*Capsicum annuum* L.) due to domestication in Mesoamerica. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, 1 - 12.
- Maffei, ME., Codignola, A. (1990). Photosynthesis photorespiration and herbicide effect on terpene production in peppermint. *Journal of Essential Oil Research*, 2, 275 - 286.
- Mahajan, M., Kuiry, R., Pal, PK. (2020). Understanding the consequence of environmental stress for accumulation of secondary metabolites in medicinal and aromatic plants. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, 18, 1 - 10.
- Manoharan, L., Rosenstock, NP., Williams, A., Hedlund, K. (2017). Agricultural management practices influence AMF diversity and community composition with cascading effects on plant productivity. *Applied Soil Ecology*, 115, 53–59.
- Mariaca, R., González, A., Arias, L. (2011). El huerto maya yucateco en el siglo XVI. El colegio de la frontera sur, CINVESTAV. México. pp 189.
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, JM., Delmotte, FM., Brignolas, F. (2003). Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus canadensis* (Moench) clones, “Dorskamp” and “Luisa_Avanzo.” *Tree Physiology*, 23, 1225–1235.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Caballero, J. (2006). Cultural or ecological sustainability? The effect of cultural change on Sabal palm management among the lowland Maya of México. *Ecology and Society*, 11, 1-13.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Caballero, J. (2008). The effect of Maya traditional harvesting on the leaf production, and demographic parameters of Sabal palm in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256, 1320 - 1324.
- Martínez-Bautista, BG., Bernal-Ramírez, LA., Bravo-Avilez, D., Samain, MS., Amezcua, JMR., Rendón-Aguilar, B. (2019). Traditional uses of the family Piperaceae in Oaxaca, México. *Tropical Conservation Science*, 12, 1 – 22.
- Martínez-Natarén, D., Parra-Tabla, V., Dzib, G., Calvo-Irabién, LM. (2011). Morphology and density of glandular trichomes in populations of mexican oregano (*Lippia Graveolens* H.B.K., Verbenaceae), and the relationship between trichome density and climate.” *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 134 - 44.
- Melo-Sea, D. (2020). Pérdida de identidad cultural: Un retroceso para las comunidades indígenas y, por ende, para el turismo. Virtual, Universidad Autónoma de San Luis Pótsi.
-

- Méndez González, M., Durán García, R., Borges-Argáez, R., Peraza-Sánchez, S., Dorantes-Euan, A., Tapia-Muñoz, J. L., Torres-Avilez, W., Ferrer-Cervantes, M. (2012). Flora medicinal de los Mayas peninsulares (Primera edición). Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Meyer, RS., Duval, AE., Jensen, HR. (2012). Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196, 29–48.
- Montañez-Escalante, P., Ruenes-Morales, M., Ferrer-Ortega, M., Estrada-Medina, H. (2014). Los huertos familiares Maya-Yucatecos: Situación actual y perspectiva en México. *Ambienta*, 107, 120–128.
- Monzote, L., García, M., Montalvo, AM., Scull, R., Miranda, M. (2010). Chemistry, cytotoxicity and antileishmanial activity of the essential oil from *Piper auritum*. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 105, 168–173.
- Moraes, RM., Donega, MA., Cantrell, CL., Mello, SC., McChesney, JD. (2013). Effect of harvest timing on leaf production and yield of diterpene glycosides in *Stevia rebaudiana* Bert: A specialty perennial crop for Mississippi. *Industrial Crops and Products*, 51, 385–389.
- Moshelion, M., Halperin, O., Wallach, R., Oren, R., Way, DA. (2015). Role of aquaporins in determining transpiration and photosynthesis in water-stressed plants: crop water-use efficiency, growth, and yield. *Plant Cell & Environment*, 38, 1785–1793.
- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y. (2011). Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62, 1715–1729.
- Munguía-Rosas, MA., Jácome-Flores, ME., Bello-Bedoy, R., Solís-Montero, V., Ochoa-Estrada, E. (2019). Morphological divergence between wild and cultivated chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) (Mill.) I.M. Johnst. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66, 1389–1398.
- Musyoka, MW., Adamtey, N., Muriuki, AW., Cadisch, G. (2017). Effect of organic and conventional farming systems on nitrogen use efficiency of potato, maize, and vegetables in the Central highlands of Kenya. *European Journal of Agronomy*, 86, 24 - 36.
- Mutis, J. (1997). Flora de la real expedición botánica del Nuevo Reino de Granada. Madrid, España, Ediciones Cultura Hispánica Madrid.
- Newton, PCD (ed.). (2007). Agroecosystems in a changing climate. Boca Raton, FL, CRC/Taylor & Francis.
- Nilsen, ET. (1995). Stem photosynthesis. *Plant Stems*. Elsevier. pp. 223–240.

-
- Orantes-García, C., Moreno-Moreno, R., Sánchez-Cortés, S., Verdugo-Valdez, A., Carrillo-Reyes, A., Rioja-Paradela, T. (2021). Percepción sobre COVID-19 y el uso de plantas para tratar la enfermedad en Chiapas, México. *Revista iberoamericana de Ciencias*, 1, 2334–2501.
- Ordóñez Díaz, MDJ. (2018). Atlas biocultural de huertos familiares en México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz y península de Yucatán. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias UNAM.
- Orellana, R., Espadas, C., Conde, C., Gay, C. (2009). Escenarios de cambio climático de la Península de Yucatán, 1st ed. Mérida, Yucatán, Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Ortuño Sánchez, MF. (2006). Manual práctico de aceites esenciales, aromas y perfumes. España, Ediciones Aiyana.
- Palada, M. (2004). Medicinal and aromatic plants in agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 61, 107–122.
- Palhares Neto, L., De Souza, LM., De Moraes, MB., Arruda, E., De Figueiredo, RCBQ., De Albuquerque, CC., Ulisses, C. (2020). Morphophysiological and biochemical responses of *Lippia grata* Schauer (Verbenaceae) to water deficit. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39, 26 - 40.
- Pantin, F., Simonneau, T., Muller, B. (2012). Coming of leaf age: control of growth by hydraulics and metabolics during leaf ontogeny. *New Phytologist*, 196, 349–366.
- Parmar, V., Subhash, J., Bisht, K., Rajni, J., Taneja, P., Jha, A., Tyagi, O., Prasad, A., Wengel, J., Olsen, C., Boll, P. (1997). Phytochemistry of the Genus Piper. *Phytochemistry*, 46, 597–673.
- Pérez-Nicolás, M., Vibrans, H., Romero-Manzanares, A., Saynes-Vásquez, A., Luna-Cavazos, M., Flores-Cruz, M., Lira-Saade, R. (2017). Patterns of knowledge and use of medicinal plants in Santiago Camotlán, Oaxaca, Mexico. *Economic Botany*, 71, 209–223.
- Picó, B., Nuez, F. (2000). Minor crops of Mesoamerica in early sources. Herbs used as condiments. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 47, 527–540.
- Pino, JA., Rosado, A., Rodríguez, M., García, D. (1998). Composition of leaf oil of *Piper auritum* H.B.K. Grown in Cuba. *Journal of Essential Oil Research*, 10, 333–334.
- Pire, R., Sanabria, ME., Pereira, A., Díez, J. (2007). Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*, 32, 35–40.
-

- Pirzad, A., Alyari, H., Shakiba, M., Zehtab-Salmasi, S., Mohammadi, A. (2006). Essential oil content and composition of german chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) at different irrigations regimes. *Journal of Agronomy*, 5, 451–455.
- Poni, S., Tombesi, S., Palliotti, A., Ughini, V., Gatti, M. (2016). Mechanical winter pruning of grapevine: Physiological bases and applications. *Scientia Horticulturae*, 204, 88–98.
- Pradhan, J., Sahoo, SK., Lalotra, S., Sarma, RS. (2017). Positive impact of abiotic stress on medicinal and aromatic plants. *International journal of plant sciences*, 12, 309–313.
- Pujol, B., Salager, JL., Beltran, M., Bousquet, S., McKey, D. (2008). Photosynthesis and leaf structure in domesticated cassava (euphorbiaceae) and a close wild relative: have leaf photosynthetic parameters evolved under domestication? *Biotropica*, 40, 305–312.
- Reekie, EG., Bazzaz, FA. (1989). Competition and patterns of resource use among seedlings. *Oecologia*, 79, 212–222.
- Rehman, R., Asif Hanif, M. (2016). Biosynthetic factories of essential oils: The Aromatic Plants. *Natural Products Chemistry & Research*, 4, 1-11.
- Rooduijn, B., Bongers, F., Van der Wal, H. (2018). Wild native trees in tropical homegardens of Southeast Mexico: Fostered by fragmentation, mediated by management. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 254, 149–161.
- Saenz, F. (2001). Volatile oil variability in *Thymus serpylloides* ssp. *sagadorensis* growing wild in southeastern Spain. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29, 189–198.
- Salazar, C. (2014). Contribución de la cultura alimentaria maya en la selección y conservación de diversidad de recursos fitogenéticos. Tesis de doctorado. México, Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Salazar, C., Zizumbo-Villarreal, D., Brush, S.B. Colunga-GarcíaMarín, P. (2012). Earth Ovens (Piib) in the Maya Lowlands: Ethnobotanical Data Supporting Early Use. *Economic Botany*, 66, 285–297.
- Salazar-Rojas, VM., Herrera-Cabrera, BE., Delgado-Alvarado, A., Soto-Hernández, M., González, F., Cobos-Peralta, M. (2012). Chemotypical variation in *Vanilla planifolia* Jack. (Orchidaceae) from the Puebla-Veracruz Totonacapan region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 59, 875–887.
- Salleh, WMNH. (2021). A systematic review of botany, phytochemicals and pharmacological properties of “Hoja santa” (*Piper auritum* Kunth). *Zeitschrift für Naturforschung - Section C Journal of Biosciences*, 76, 93–102.
- Sánchez, Y., Correa, T., Abreu, Y., Pino, O. (2013). Efecto del aceite esencial de *Piper auritum* Kunth y sus componentes sobre *Xanthomonas albilineans* (Ashby) Dowson y *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pammel) Dowson. *Revista de Protección vegetal*, 28, 204–210.

-
- Sánchez, Y., Pino, O., Correa, TM., Naranjo, E., Iglesia, A. (2009). Estudio químico y microbiológico del aceite esencial de *Piper auritum* kunth (caisimón de anís). *Revista de protección vegetal*, 24, 39–46.
- Sanders, GJ., Arndt, SK. (2012). Osmotic adjustment under drought conditions. *In* Aroca R (ed.), *Plant Responses to drought stress*. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg. pp. 199–229.
- Sangwan, NS., Farooqi, AHA., Shabih, F., Sangwan, RS. (2001). Regulation of essential oil production in plants. *Plant Growth Regulation*, 34, 3–21.
- Schultz, HR., Matthews, MA0. (1997). High vapour pressure deficit exacerbates xylem cavitation and photoinhibition in shade-grown *Piper auritum* H.B. and K. during prolonged sunflecks. I. Dynamics of plant water relations. *Oecologia*. 110, 312–319.
- Soriano-Melgar, LAA., Alcaraz-Meléndez, L., Méndez-Rodríguez, LC., Puente, ME., Rivera-Cabrera, F., Zenteno-Savín, T. (2012). Antioxidant and trace element content of damiana (*Turnera diffusa* Willd) under wild and cultivated conditions in semi-arid zones. *Industrial Crops and Products*, 37, 321–327.
- Sterling, D. (2014). *Yucatán: recipes from culinary expedition*. Texas, USA, University of Texas Press.
- Terán, S. (2011). Milpa, biodiversidad y diversidad cultural. *In* Durán R, Mendez M (eds.), *Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán*. Yucatán, Mexico. p. 496.
- Thakur, AK., Rath, S., Patil, DU., Kumar, A. (2011). Effects on rice plant morphology and physiology of water and associated management practices of the system of rice intensification and their implications for crop performance. *Paddy and Water Environment*, 9, 13–24.
- Thakur, M., Kumar, R. (2021). Microclimatic buffering on medicinal and aromatic plants: A review. *Industrial Crops and Products*, 160, 1- 14.
- Thitz, P., Possen, BJHM., Oksanen, E., Mehtätalo, L., Virjamo, V., Vapaavuori, E. (2017). Production of glandular trichomes responds to water stress and temperature in silver birch (*Betula pendula*) leaves. *Canadian journal of forest research*, 47, 1075–1081.
- Tinoco-Ojanguren, C. (1997). *Piper auritum*. *In* González-Soriano E, Dirzo R, Vogt R (eds.), *Historia natural de los Tuxtlas*. México, Universidad Nacional Autónoma de México; Instituto de Ecología; CONABIO.
- Tinoco-Ojanguren, C., Pearcy, RW. (1992). Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. *Oecologia*, 92, 222 – 228.
-

- Toledo, VM., Barrera-Bassols, N., García-Frapolli, E., Toledo, VM., Barrera-bassols, N. (2008). Uso múltiple y biodiversidad entre los mayas yucatecos. *Interciencia*. **33**: 345- 352.
- Traversari, S., Neri, A., Traversi, ML., Giovannelli, A., Francini, A., Sebastiani, L. (2020). Daily osmotic adjustments in stem may be good predictors of water stress intensity in poplar. *Plant Physiology and Biochemistry*, 146, 13 - 22.
- Tuller, J., Marquis, RJ., Andrade, SMM., Monteiro, AB., Faria, LDB. (2018). Trade-offs between growth, reproduction and defense in response to resource availability manipulations. *PLoS ONE*, 13, 1- 12.
- Valdez-Hernández, M., González-Salvatierra, C., Reyes-García, C., Jackson, PC., Andrade, JL. (2015). Physiological ecology of vascular plants. In Islebe G A, Calmé S, León-Cortés J L, Schmook B (eds.), *Biodiversity and conservation of the Yucatán Península*. Cham, Springer International Publishing. pp. 97–129.
- Vázquez-Yañes, C., Smith, H. (1982). Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological Significance. *New Phytologist*, 92, 477- 485.
- Walters, MB., Field, CB. (1987). Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. *Oecologia*, 72, 449–456.
- Williams, NH., Gupta, MP., Arias, TD., Bos, R., Tattje, DHE. (1985). Safrole, the main component of the essential oil from *Piper auritum* of Panama. *Journal of Natural Products*, 48, 330-343.
- Yu, T., Jiapaer, G., Bao, A., Zheng, G., Zhang, J., Li, X., Yuan, Y., Huang, X., Umuhoza, J. (2022). Disentangling the relative effects of soil moisture and vapor pressure deficit on photosynthesis in dryland Central Asia. *Ecological Indicators*, 137, 1- 12.
- Zhai, B., Zhang, N., Han, X., Li, Q., Zhang, M., Chen, X., Li, G., Zhang, R., Peng, C., Wang, W., Li, C., Xiang, Y., Liu, S., Lou, J., Duan, T., Xie, T., Sui, X. (2019). Molecular targets of β -elemene, a herbal extract used in traditional chinese medicina, and its potential role in cancer therapy: A review. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 114, 1-12.
- Zohary, D. (2004). Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany*, 58, 5–10.
- Zuzarte, M., Salgueiro, L. (2015). Essential Oils Chemistry. In Pergentino de Sousa D (ed.), *Bioactive essential oils and Cancer*. Brazil, Springer. p. 299.

ANEXOS

Tabla 1S. Resultados de los análisis de varianza de tres vías de las variables fisiológicas, así como de los tricomas glandulares. Números con asterisco (*) muestran diferencias significativas.									
	Efecto	Cosecha	Riego	Tiempo	Cosecha x riego	Cosecha x tiempo	Riego x tiempo	Cosecha x riego x tiempo	
	Grados de libertad	1	2	2	2	2	4	4	
Tricomas glandulares	Valor F	0.328	2.48	60.20	0.00	3.13	4.34	0.11	
	Valor p	0.57	0.10	0.00*	1.00	0.06	0.01*	0.98	
Potencial osmótico	Valor F	2.59	1.62	98.88	0.77	1.06	1.20	1.15	
	Valor p	0.12	0.21	0.00*	0.47	0.36	0.33	0.35	
Área foliar específica	Valor F	0.49	1.12	12.29	0.09	0.95	0.28	1.14	
	Valor p	0.61	0.34	0.00*	0.98	0.34	0.88	0.33	
Fotosíntesis	Valor F	0.02	9.50	3.08	0.84	0.45	1.533	0.80	
	Valor p	0.87	0.00*	0.05*	0.44	0.64	0.21	0.53	
Transpiración	Valor F	0.01	33.10	12.60	0.43	0.63	7.93	0.30	
	Valor p	0.92	0.00*	0.00*	0.65	0.53	0.00*	0.87	

Bibliografía

Eficiencia en el uso del agua	Valor <i>F</i>	0.09	2.6 5	0.3 9	0.54	0.69	0.22	0.12
	Valor <i>p</i>	0.76	0.0 8	0.6 7	0.58	0.51	0.92	0.97

Tabla 2S. Resultados de los análisis de varianza de dos vías de la biomasa de *P. auritum*

	Efecto	Cosecha	Riego	Cosecha x riego
	<i>Grados de libertad</i>	1	2	2
Biomasa raíz	Valor <i>F</i>	11.70	14.56	3.17
	Valor <i>p</i>	0.00*	0.00*	0.06
Biomasa hoja	Valor <i>F</i>	0.61	23.91	0.45
	Valor <i>p</i>	0.44	0.00*	0.64
Biomasa tallo	Valor <i>F</i>	0.06	2.24	0.01*
	Valor <i>p</i>	0.81	0.13	0.99
Biomasa total	Valor <i>F</i>	7.76	22.77	2.19
	Valor <i>p</i>	0.01*	0.00*	0.14

Tabla 3S. Resultados de los análisis de varianza de tres vías del número de hojas inicial y final			
Efecto	Valor F	Valor P	Grados de libertad
<i>Riego</i>	32.07	0.01*	2
<i>Cosecha</i>	3.5	0.07	1
<i>Tiempo</i>	27	0.02*	1
<i>Tiempo x riego</i>	0.2	0.81	2
<i>Riego x cosecha</i>	0.34	0.7	2
<i>Tiempo x cosecha</i>	0.46	0.41	1
<i>Riego x cosecha x tiempo</i>	0.76	0.47	2
