



Ciencia y Tecnología

Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

Conocimiento ecológico local e impacto del manejo y la
selección sobre las características de las hojas y del
aceite esencial en *Lippia origanoides*

Tesis que presenta:

MANUELA EMILIA SALAS HERRERA

En opción al título de

MAESTRA EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: **Opción Recursos Naturales**)

Mérida, Yucatán, México

2025

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de Manuela Emilia Salas Herrera titulado **Conocimiento ecológico local e impacto del manejo y la selección sobre las características de las hojas y del aceite esencial en *Lippia organoides (Kunth)***, fue realizado en la Unidad de Ciencias Biológicas, , línea de Agrobiodiversidad para la sustentabilidad ecológica y cultural, del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de la Dra. Luz María del Carmen Calvo Irabien, dentro de la opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro y la codirección de la Dra. Daniela Martínez Natarén, del Programa de Posgrado en Ecología Humana del CINVESTAV.

Atentamente



Dr. José Luis Hernández Stefanoni
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 25 de agosto de 2025

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos, los 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 de 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 en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Nombre: Manuela Emilia Salas Herrera

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales, 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. Daniela Martínez Natarén del Programa de Posgrado en Ecología Humana del CINVESTAV.

PRODUCTOS ASOCIADOS

ARTÍCULO DE DIVULGACIÓN

Salas-Herrera, M. E., Martínez-Natarén, D. A., Castillo-Burguete, M. T., y Calvo-Irabien, L. M. (2024). "Hasta que sazone el orégano" Conocimientos locales relacionados con la selección y el manejo del orégano en Yucatán. *Desde El Herbario CICY*. 16, 169–173.

ACTIVIDADES DE DIVULGACIÓN

Sesión informativa: "El Cuchicheo científico". "El orégano y su acción antioxidante. Una de las plantas que usamos para curarnos". Realizado en la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM. Mérida, Yucatán, México. Mayo de 2023.

Casa abierta: "La importancia del aroma en las plantas". Realizado en el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Mérida, Yucatán, México. Noviembre 2023.

Casa abierta: "Demostración y explicación de aceites esenciales y plantas aromáticas". Realizado en el Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Mérida, Yucatán, México. Octubre 2024.

Charla y sesión de dibujo: ¿Cómo se selecciona el orégano para cosecharlo? Actividad realizada con niñas/os de quinto año escolar de las escuelas primarias "Libertad", San Antonio Tedzidz y "Cuauhtémoc", Nohuayún. Mérida, Yucatán, México. Noviembre 2024.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), antes llamado (CONAHCYT) por la beca otorgada, número 1273008, que me ha brindado la oportunidad de formarme académicamente en mi posgrado.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) por haberme otorgado la oportunidad de formar parte de su comunidad académica.

Al Laboratorio Nacional de Nano y Biomateriales (LANNBIO) del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV), y al Laboratorio de Fisiología Vegetal del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).

A las personas cosechadoras de orégano de Nohuayún y Tedzidz, por su disposición para compartir sus conocimientos y tiempo durante las entrevistas, así como a las escuelas primarias de estas localidades, que apoyaron mi trabajo con entusiasmo y confianza.

A mi comité tutorial conformado por la Dra. Tere Castillo y la Dra. Mariana Chávez, por su invaluable apoyo al revisar el texto y enriquecerlo con sus observaciones, sugerencias y comentarios. Así como al revisor de tesis, Dr. Javier Mijangos por su apoyo durante la revisión del texto y su papel como miembro del comité evaluador.

A mis directoras de tesis, la Dra. Luz María Calvo y la Dra. Daniela Martínez, por su profesionalismo, por ayudarme a dar forma a mis ideas, por sus correcciones, enseñanzas y paciencia a lo largo del proceso.

A la técnica Q.F.B. Rosa Grijalva, la Dra. Guadalupe Carrillo y Gabriel Dzib, por su colaboración en el procesamiento de datos del estudio, así como el acompañamiento al campo.

A mis padres, mi hermano y tías/os, mi refugio constante, su cariño y apoyo incondicional han sido mi mayor fortaleza, gracias por contribuir a mi bienestar y por su generosidad incluso a la distancia.

Mi gratitud también se extiende a las amistades que me acompañaron en esta etapa, tanto en México, por su apoyo y calidez al compartir su cultura, como en mi país natal, por su constante presencia y entusiasmo a la distancia.

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a la vida, a vivirla plenamente, a descubrir en cada instante su belleza, y a encontrar en ella el sentido que nos impulsa a seguir

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
1.1.ANTECEDENTES.....	3
1.1.1. Interacción del humano con la diversidad biológica	3
1.1.2. La etnoecología y el conocimiento ecológico local y tradicional	3
1.1.3. Transmisión del conocimiento ecológico local.....	5
1.1.4. Los pueblos mayas en Yucatán.....	5
1.1.5. Manejo, selección y domesticación	6
1.1.6. El orégano americano (Lippia organoides).....	9
1.1.7. Factores que influyen en la morfoanatomía foliar y el aceite esencial de las plantas.....	11
1.1.7.1. Tamaño de la hoja	11
1.1.7.2. Color de la hoja.....	12
1.1.7.3. Grosor de la hoja	13
1.1.7.4. Tricomas.....	14
1.1.7.5. Rendimiento de aceite esencial y composición química	16
1.2.JUSTIFICACIÓN.....	18
1.3.HIPÓTESIS.....	19
1.3.OBJETIVO GENERAL.....	20
1.4.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
1.5. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL	21
CAPÍTULO II	23
2. MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.1. Sitios de estudio	23
2.2. Obtención de datos.....	24
2.3. Objetivo 1. Documentar el conocimiento ecológico local relacionado con las plantas de orégano para su cosecha	24
2.3.1. Población y muestra	25
2.3.2. Procesamiento y análisis de datos	25

2.4. Objetivo 2. Evaluar la morfoanatomía de las hojas, así como el rendimiento y la composición del aceite esencial de orégano	26
2.4.1. Morfoanatomía foliar	28
2.4.1.1. Tamaño de la hoja.....	28
2.4.1.2. Grosor de la hoja.....	28
2.4.1.3. Color de la hoja	28
2.4.1.4. Densidad de tricomas glandulares y no glandulares en las hojas	28
2.4.2. Rendimiento del aceite esencial.....	29
2.4.3. Composición del aceite esencial.....	30
2.4.4. Procesamiento y análisis de datos	30
2.4.4.1. Morfología foliar, rendimiento y porcentaje de carvacrol del aceite esencial	30
2.4.4.2. Densidad y diámetro de tricomas glandulares y no glandulares	31
2.4.4.3. Composición del aceite esencial	31
CAPÍTULO III.....	33
3. RESULTADOS	33
3.1. Información sociodemográfica de los interlocutores	33
3.2. Conocimiento ecológico local	34
3.2.1 Criterios de selección relacionados con el trasplante de individuos de orégano	34
3.2.2. Criterios de selección relacionados con la cosecha de hojas de orégano.....	36
3.2.3. Aprendizaje y enseñanza en comunidad.....	39
3.3. Influencia de la selección y el manejo en la morfoanatomía de las hojas, la calidad y cantidad del aceite esencial de orégano	40
3.3.1. Morfoanatomía de las hojas	40
3.3.1.1. Densidad y diámetro de tricomas glandulares y no glandulares	42
3.3.2. Aceite esencial	44
3.3.3. Distribución de los quimiotipos de orégano en cada tratamiento.....	47
3.4. Relación del conocimiento ecológico local con las variaciones morfoanatómicas y del aceite esencial	47
CAPÍTULO IV	51
4. DISCUSIÓN	51

4.1. Conocimiento ecológico local	51
4.1.1. Trasplante de individuos de orégano	51
4.1.2. Cosecha de individuos de orégano	52
4.1.3. Adquisición y transmisión del conocimiento local	54
4.2. Impacto de la selección y el manejo en la morfoanatomía de las hojas.....	55
4.2.1. Morfología de tricomas y adaptación a condiciones ambientales	57
4.3. Impacto de la selección y el manejo en el rendimiento y la composición del aceite esencial.....	58
4.4. Relación del conocimiento ecológico local con las variaciones morfoanatómicas y del aceite esencial	60
CAPÍTULO V	63
5.1. CONCLUSIONES	63
5.2. PERSPECTIVAS	64
BIBLIOGRAFÍA	66
ANEXOS.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Diseño metodológico que permitió lograr los objetivos planteados en el sistema de estudio <i>L. origanoides</i>	22
Figura 2.1. Ubicación de las localidades de estudio en el estado de Yucatán.	23
Figura 2.2. Esquema del diseño experimental y selección de muestras de hojas de orégano en las dos localidades de estudio.	27
Figura 3.1. Actividades de las personas entrevistadas en las dos localidades de estudio.	34
Figura 3.2. Criterios de selección en orden jerárquico para trasplantar una planta de orégano, con base en el índice de Sutrop.	35
Figura 3.3. Criterios de selección con especificaciones para trasplantar una planta de orégano. Los números dentro de los círculos representan el nivel de importancia del criterio de selección de los recuadros verdes, el recuadro marrón indica el atributo preferido o rango deseado de cada criterio.....	35
Figura 3.4. Criterios de selección en orden jerárquico para cosechar hojas de orégano, con base en el índice de Sutrop.....	37
Figura 3.5. Síntesis de los criterios de selección empleados para cosechar el orégano. Los números dentro de los círculos representan el nivel de importancia del criterio de selección de los recuadros verdes, el recuadro marrón indica el atributo preferido o rango deseado de cada criterio	37
Figura 3.6. Morfoanatomía de las hojas de <i>L. origanoides</i>	41
Figura 3.7. Distribución de frecuencias de atributos morfoanatómicos foliares en <i>L. origanoides</i> por cada tratamiento, Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionada, Sns: silvestre no seleccionada. a) Tamaño de las hojas, b) grosor de las hojas y c) color de las hojas.	42
Figura 3.8. Densidad y diámetro de los tricomas en las hojas de <i>L. origanoides</i> ,	43
Figura 3.9. Aceite esencial de <i>L. origanoides</i> influenciado por la interacción entre la selección y el manejo, a) rendimiento de aceite esencial y b) contenido de carvacrol (%). Las letras distintas indican diferencias significativas entre las poblaciones de cada grupo (Tukey, $p < 0.05$).	45

Figura 3.10. Composición química del aceite de *L. origanoides* (PCA) en las localidades de Nohuayún y Tedzidz en los diferentes tratamientos de selección y manejo. Se muestran los 10 compuestos mayoritarios. Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionada, Sns: silvestre no seleccionada.....**46**

Figura 3.11. Presencia de quimiotipos de *L.origanoides* por cada tratamiento. Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionado, Sns: silvestre no seleccionada.....**47**

RESUMEN

El orégano americano (*Lippia origanoides*, Verbenaceae) ha pasado de ser recolectado en poblaciones silvestres a cultivarse en huertos familiares y parcelas agrícolas debido a su creciente valor comercial en el noroeste de Yucatán. Su cosecha se orienta a la comercialización de hojas secas con fines culinarios y medicinales, aunque su potencial para la extracción de aceites esenciales es alto. En este contexto, el conocimiento ecológico local puede influir en la selección y manejo de la especie, afectando sus características morfológicas y químicas. Este estudio documentó el conocimiento ecológico local sobre la selección, el manejo y la cosecha del orégano y se evaluaron diferencias en la morfoanatomía de las hojas, el rendimiento y la composición del aceite esencial en poblaciones silvestres y cultivadas, considerando plantas seleccionadas y no seleccionadas. Se aplicaron métodos cualitativos para analizar los criterios de selección utilizados por las personas recolectoras y métodos cuantitativos para evaluar el impacto de la selección y el manejo en características foliares (tamaño, color, grosor y tricomas de hoja) y químicas (rendimiento y composición del aceite esencial). Para el trasplante, las personas cosechadoras seleccionan a los individuos principalmente con base en la altura de la planta, mientras que para la cosecha priorizan aquellas con hojas grandes, gruesas, de color verde intenso y fáciles de desprender. Esta selección de hojas, favorece un incremento en el tamaño foliar y coloración de las poblaciones cultivadas. El manejo agrícola promovió una mayor densidad de tricomas glandulares capitados ($13/\text{mm}^2$ vs $10/\text{mm}^2$) y una reducción de tricomas peltados ($\bar{x} = 57/\text{mm}^2$ vs $74/\text{mm}^2$). En la composición química del aceite esencial de las muestras analizadas, éstas se agrupan según los tres quimiotipos reportados para la especie (carvacrol, timol, sesquiterpenos), sin una distribución clara según el manejo o la selección. El rendimiento del aceite esencial (2.7 % a 3.4 %) y el porcentaje de carvacrol (41 % a 47 %) muestran variaciones sin un patrón definido, sugiriendo que la selección prioriza características de la hoja sobre características relacionadas con el aceite esencial. Los resultados obtenidos sugieren un proceso de domesticación incipiente en *Lippia origanoides*. Estos hallazgos subrayan la necesidad de integrar el conocimiento ecológico local en estrategias de manejo responsable que optimicen tanto el rendimiento como la calidad, asegurando la preservación de los saberes tradicionales. Asimismo, sientan las bases para profundizar en la variabilidad genética de la especie y comprender mejor su proceso de domesticación, mejorar la calidad del producto y garantizar la viabilidad a largo plazo del cultivo.

ABSTRACT

American oregano (*Lippia origanoides*, Verbenaceae) has transitioned from being collected in wild populations to being cultivated in home gardens and agricultural plots, driven by its increasing commercial value in northwestern Yucatán. Harvesting is primarily aimed at marketing dried leaves for culinary and medicinal purposes, although the species has high potential for essential oil extraction. In this context, local ecological knowledge may influence the selection and management of the species, affecting its morphological and chemical traits. This study documented local ecological knowledge regarding the selection, the management, and the harvesting of oregano, and assessed differences in leaf morpho-anatomy, essential oil yield, and composition between wild and cultivated populations, considering both selected and non-selected plants. Qualitative methods were used to analyze the selection criteria employed by harvesters, while quantitative methods evaluated the effects of selection and management on leaf traits (size, color, thickness, and trichome type) and chemical traits (essential oil yield and composition).

For transplanting, harvesters primarily select individuals based on plant height, while for harvesting, they prioritize those with large, thick, dark green leaves that are easy to detach. This leaf-based selection favors an increase in leaf size and pigmentation in cultivated populations. Agricultural management promoted a higher density of capitate glandular trichomes (13/mm² vs. 10/mm²) and a reduction in peltate trichomes (\bar{x} = 57/mm² vs. 74/mm²). In terms of essential oil composition, the samples grouped into the three chemotypes previously reported for the species (carvacrol, thymol, sesquiterpenes), with no clear pattern related to management or selection. Essential oil yield (2.7% to 3.4%) and carvacrol content (41% to 47%) varied without a defined trend, suggesting that selection prioritizes leaf characteristics over traits related to essential oil quality. The results obtained suggest an incipient domestication process in *Lippia origanoides*.

These findings underscore the importance of integrating local ecological knowledge into responsible management strategies to optimize both yield and quality, while safeguarding traditional knowledge. Furthermore, they lay the groundwork for deeper exploration of the species' genetic variability and domestication process, ultimately improving product quality and ensuring the long-term viability of oregano cultivation.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento ecológico local y tradicional de las comunidades rurales indígenas desempeña un rol crucial en la conservación de los recursos naturales y la promoción de un manejo sostenible (Toledo, 2022; Dasgupta *et al.*, 2021; García *et al.*, 2018; Gaoue y Ticktin, 2009). En la cultura maya de la península de Yucatán esta sabiduría ancestral, transmitida de generación en generación, sigue siendo fundamental para la interacción de estas comunidades con su entorno natural (Toledo y Barrera-Bassols, 2020; García-Frapolli *et al.*, 2008; Toledo *et al.*, 2007).

Las prácticas de manejo, que incluyen la selección y modificación de plantas, han influido significativamente en diversas características de varias especies, como en el tamaño, grosor y color de las hojas (Casas *et al.*, 2014). Estos cambios también pueden ser especialmente notables en plantas aromáticas, como el orégano americano (*Lippia origanoides*, Verbenaceae), una especie de importancia económica para las familias del noreste de Yucatán (Llamas-Torres *et al.*, 2022) y cuyo aceite esencial es altamente valorado en diversas industrias además de su consumo en hoja (Bautista-Hernández *et al.*, 2021; Calvo-Irabien, 2018). En esta región, las hojas de *L. origanoides* se utilizan con fines medicinales y para enriquecer la gastronomía local. La creciente demanda del mercado ha impulsado una cosecha a gran escala en la región, donde la comunidad maya desempeña un papel central en la gestión de esta especie (Llamas-Torres *et al.*, 2022).

El estudio de *L. origanoides* en diversos entornos, tanto en su estado silvestre como en huertos y parcelas de cultivo, ofrece una oportunidad única para entender cómo el manejo y la selección, guiados por los conocimientos y criterios ecológicos locales de las personas recolectoras, han impactado en la morfología de las hojas y fitoquímica del aceite esencial de la planta. Esta investigación permitirá arrojar luz sobre el proceso de cambio al que podría estar sometida esta especie en el noroeste de Yucatán, contribuyendo a su conservación y uso a largo plazo.

CAPÍTULO I

1.1. ANTECEDENTES

1.1.1. Interacción del humano con la diversidad biológica

A lo largo de la historia, la humanidad ha buscado espacios que favorezcan su supervivencia, un proceso que ha llevado a los seres humanos a transitar de una vida nómada a una sedentaria, estableciendo una relación cada vez más estrecha con su entorno (McMillen, 2008; SE, 2002). En este continuo descubrimiento del mundo, las sociedades han explorado y reconocido la inmensa diversidad biológica presente en el planeta, la cual incluye tanto formas de vida animales y vegetales como su interacción con elementos abióticos, conformando complejos ecosistemas (Zárate-Pérez, 2022). Esta interacción constante con el medio no solo ha permitido el reconocimiento de los recursos naturales, sino que también ha generado conocimientos que, con el tiempo, se transforman y se transmiten de generación en generación, adaptándose a las necesidades y condiciones de cada grupo humano.

La biodiversidad no solo sustenta la vida humana, sino que ha sido moldeada para generar beneficios alimenticios, prácticos y económicos (Sánchez, 2019). Más allá de lo tangible, la naturaleza influye en el bienestar físico y mental, además de inspirar mitos y tradiciones que enriquecen la cultura de los pueblos (Zárate-Pérez, 2022). Así, la relación entre el ser humano y su entorno natural es fundamental y perdura a lo largo del tiempo, sin embargo, en las sociedades urbanas actuales, la conexión directa con el entorno natural se ha visto significativamente reducida en comparación con épocas pasadas (Rogoff *et al.*, 2015).

1.1.2. La etnoecología y el conocimiento ecológico local y tradicional

La etnoecología estudia cómo las comunidades indígenas clasifican, utilizan y gestionan los recursos naturales, destacando su papel en la conservación de los ecosistemas (Reyes-García, 2007). Lejos de ser espacios prístinos, muchos paisajes son el resultado de la interacción humana a lo largo del tiempo, moldeados por prácticas de manejo que han permitido su persistencia y sostenibilidad (Toledo y Barrera-Bassols, 2008; Sheil y Lawrence, 2004). Esta disciplina subraya la convergencia entre el conocimiento ecológico local y el conocimiento científico, resaltando su importancia en la conservación, restauración y gestión sostenible de los recursos naturales (Reyes-García, 2007).

El conocimiento ecológico local se enfoca en los aspectos prácticos y ecológicos del entorno inmediato, mientras que el conocimiento ecológico tradicional abarca, además, creencias, valores y prácticas transmitidas intergeneracionalmente dentro de un grupo cultural (Gaoue y Ticktin, 2009; McMillen, 2008; Berkes *et al.*, 2000). Ambos desempeñan un papel clave en la interacción entre comunidades humanas y su medio natural (Donovan y Puri, 2004). Según Houde (2007), el conocimiento ecológico tradicional se estructura en seis componentes: (1) observaciones empíricas sobre los ecosistemas, (2) prácticas de manejo adaptativas, (3) patrones de uso del territorio, (4) valores y ética ambiental, (5) identidad cultural vinculada al entorno y (6) cosmovisión, entendida como la base que rige la relación de un pueblo con la naturaleza. En este trabajo se consideraron los componentes (1) y (2) con relación a la selección y el manejo que realizan las personas cosechadoras en *L. origanoides*.

Este conocimiento tiene efectos en los ecosistemas y en la cultura local, generando dinámicas complejas en los agroecosistemas, donde se llevan a cabo actividades humanas esenciales para la producción de alimentos y materias primas (Sharifian *et al.*, 2022; Casas y Vallejo, 2019). No obstante, no es homogéneo dentro de una misma cultura y varía en función del contexto geográfico y social (Atran *et al.*, 1999). El conocimiento local preserva prácticas tradicionales, y tiene un impacto directo en la economía comunitaria. Cuando las estrategias de manejo basadas en estos saberes se integran a los mercados, pueden generar ingresos sin comprometer la sostenibilidad ambiental (Cárdenas-Salazar, 2021; Gómez-Baggethun, 2009).

A pesar de ser frecuentemente subestimado, el conocimiento ecológico local es producto de siglos de adaptación humana al entorno y constituye una herramienta clave para la conservación biocultural (Beltrán *et al.*, 2022). Esto se evidencia en prácticas tradicionales como el manejo diversificado de la milpa por parte de las comunidades mesoamericanas, que va más allá de la siembra, o la meliponicultura (apicultura de abejas sin aguijón), una práctica ancestral que demuestra un sofisticado entendimiento de las interacciones ecológicas y la conservación de polinizadores (Toledo *et al.*, 2007). Asimismo, prácticas como la agroforestería tradicional pueden contribuir a la restauración de paisajes bioculturales, como en el caso de *Zuelania guidonia* en México, árbol clave en la cultura de los voladores de Papantla, cuya reintroducción productiva ha demostrado ser viable tanto ecológica como económicamente (Velázquez-Rosas *et al.*, 2018).

1.1.3. Transmisión del conocimiento ecológico local

El conocimiento ecológico local se transmite de generación en generación, principalmente a través de la observación y la práctica en labores agrícolas y de campo, en las que los niños y jóvenes aprenden de sus mayores por emulación (Cervera Montejano, 2023; Correa-Chávez *et al.*, 2015; Rogoff *et al.*, 2015; Urrieta, 2015). En general, los principales depositarios de estos saberes son los habitantes de mayor edad, en su mayoría pertenecientes a comunidades indígenas y rurales, o aquellos que residen en la periferia de las ciudades, donde aún persisten prácticas tradicionales de manejo del entorno (Weckmüller *et al.*, 2019; Gómez-Baggethun, 2009). Sin embargo, esta transmisión se ha visto afectada por factores, como los cambios en el estilo de vida, la migración y la educación formal, que en muchas ocasiones prioriza el conocimiento académico sobre el saber tradicional. Esto ha llevado a una reducción en la frecuencia con la que se transmiten estos conocimientos, lo que eventualmente puede derivar en su pérdida (Dasgupta *et al.*, 2021; Aswani *et al.*, 2018).

Para contrarrestar esta tendencia, es fundamental documentar el conocimiento para implementar estrategias que permitan la preservación y revitalización de este conocimiento. Algunas iniciativas incluyen su incorporación en los planes de estudio para fortalecer la identidad cultural, así como su integración en programas de salud pública para garantizar que la medicina tradicional siga siendo valorada y complementaria a la medicina moderna (Beltrán *et al.*, 2022; Arjona-García *et al.*, 2021; Narváez-Elizondo *et al.*, 2021). La socialización del conocimiento ecológico local y su aplicación en la vida cotidiana refuerzan el principio de conservación a través del uso, promoviendo la gestión sostenible del patrimonio biocultural a nivel global (Costa *et al.*, 2000).

1.1.4. Los pueblos mayas en Yucatán

La cultura maya pobló y habita zonas de Guatemala, Belice, y partes de México, Honduras, y El Salvador (Palma-Moreno, 1988). Durante el período del Preclásico Medio y Superior, la cultura maya estableció asentamientos permanentes en el norte de la Península de Yucatán, antes de la construcción de las grandes ciudades mayas en la región. Es probable que los primeros grupos en llegar al norte de Yucatán fueran cazadores-recolectores. Con el tiempo, esta población inicial aumentó por la llegada de nuevos pobladores, posiblemente provenientes del sur de la península, quienes introdujeron conocimientos en prácticas de cultivo de la tierra, especialmente en el cultivo del maíz y con ello calendarios agrícolas, predicciones

meteorológicas (Camacho-Villa *et al.*, 2021). Debido a que estos pueblos originarios de la península de Yucatán, poseen una larga historia de prevalencia en el campo, y con ello una comprensión de la flora y fauna local, han identificado y clasificado plantas medicinales y conocen sus propiedades curativas tanto como el comportamiento y los ciclos de vida de los animales (Camacho-Villa *et al.*, 2021; Magaña Alejandro *et al.*, 2010).

A pesar de que la cultura maya ha perdido elementos importantes, logra mantener aspectos sustanciales de sus raíces culturales, a pesar de las influencias extranjeras, tras la invasión de los españoles y la globalización (Flores-Guerrero, 2013). Se conoce que los mayas poseen un conocimiento ecológico tradicional y local, valorado por su sabiduría, cosmovisión y su enfoque en la conservación y el equilibrio con la naturaleza (García-Frapolli *et al.*, 2008). Por lo que el conocimiento ecológico y social de la cultura maya, de las estrategias de uso múltiple pueden ser el pilar para propuestas actuales de desarrollo sostenible. En este sentido, Toledo *et al.* (2007), en su investigación sobre el manejo y uso de la biodiversidad entre los mayas yucatecos, concluye que es imprescindible el diálogo genuino entre los distintos tipos de saberes para adjuntar a la ciencia moderna la experiencia de los mayas yucatecos y transpolar a las demás regiones tropicales del mundo, de acuerdo con su contexto, pues su modelo cumple con buena parte de la teoría ecológica. Buscan aumentar la producción y los servicios de las selvas tropicales para satisfacer las necesidades humanas, al tiempo que preservan la biodiversidad circundante.

1.1.5. Manejo, selección y domesticación

Los seres humanos han usado, cultivado y domesticado plantas tanto como animales. El término uso, hace referencia al empleo o consumo de distintos recursos naturales para satisfacer necesidades como alimento, medicina, vestido y refugio, entre otros (Erice y Marina 2015), mientras que el manejo se refiere a las acciones y métodos empleados para modificar y facilitar la obtención de plantas y/o animales, abarcando desde la recolección básica hasta prácticas que controlan su crecimiento, desarrollo y reproducción, tanto en entornos naturales como en cultivados (Casas *et al.*, 2014; Blanckaert, 2007; González-Insuasti y Caballero, 2007). Además, en el proceso de la selección artificial, el humano escoge rasgos particulares, deseables o de interés, presentes en las plantas o animales, con un fin determinado. Estas acciones en conjunto son fundamentales para dar lugar a la domesticación de especies, proceso en el cual los seres humanos para obtener beneficios específicos manejan y

seleccionan a la especie y causan modificaciones genéticas, direccionadas hacia su conveniencia (Casas *et al.*, 2016).

El manejo de cultivos abarca diversas prácticas que optimizan la producción agrícola y promueven la sostenibilidad a largo plazo. Entre estas prácticas se incluyen la rotación de cultivos, el riego eficiente y la aseguración de que los nutrientes estén disponibles de manera óptima (Rudinskiené *et al.*, 2024). La intervención humana mejora el suelo mediante la adición de materia orgánica, abonos y técnicas de conservación, manteniendo una buena estructura y fertilidad del suelo que favorecen una producción sostenida (Assis *et al.*, 2024; Shahrajabian y Sun, 2024). El deshierbe previene la competencia por espacio y nutrientes, permitiendo que las plantas cultivadas prosperen. Además, el control de plagas y enfermedades se logra a través del manejo integrado de plagas y el uso de productos químicos, creando un ambiente más favorable para el crecimiento saludable de las plantas (Rudinskiené *et al.*, 2024). Otras acciones como la recolección y/o selección de individuos en el punto de madurez óptimo, el almacenamiento adecuado, también forman parte de este conjunto de prácticas que buscan optimizar la producción (Blanckaert, 2007).

González-Insuasti y Caballero (2007) clasifican las formas de manejo de un recurso en: no agrícolas que se recolectan, manejo no selectivo incipiente, manejo selectivo incipiente y cultivo *ex situ* ocasional. A su vez, los mismos autores para reconocer los gradientes de manejo existentes entre especies agrícolas a recolectadas, mencionan tres categorías: plantas recolectadas, plantas bajo manejo incipiente y plantas cultivadas. Dentro de la categoría de manejo incipiente se pueden encontrar las subcategorías de: (1) tolerancia, consiste en, conservar las plantas presentes en una zona antes de que el terreno sea acondicionado para propósitos agrícolas o ganaderos; (2) protección, consiste en excluir competidores o resguardar las plantas de daños; (3) promoción, trata de incrementar la densidad poblacional, por medio de la poda, la fertilización, preparación del terreno y preparación de siembra; (4) cultivo *ex situ*, basado en la siembra ocasional y propagación de especies silvestres en terrenos agrícolas. Acorde a la intensidad con la que se lleva a cabo el manejo de los recursos, se pueden mencionar dos grandes divisiones, una denominada *in situ*, en la que las especies en medio silvestre reciben un manejo, ya sea tolerar, fomentar y/o proteger; versus la denominada *ex situ*, en la que están las especies fuera de su hábitat natural, en agroecosistemas establecidos por las personas con finalidades de subsistencia y/o comercialización. La primera fase del manejo *ex situ* es el trasplante, siembra o propagación de una especie a un sitio de cultivo (Llamas-Torres *et al.*, 2022; Casas, 2001).

Una de las consecuencias más significativas del manejo es la domesticación, porque los humanos mediante la selección artificial, alteran las características y funciones de los organismos para cumplir con sus necesidades (Casas *et al.*, 2014). Al ser la domesticación un proceso continuo, asumiendo que fuese un proceso lineal para comprender mejor su desarrollo, se puede decir que va desde cambios incipientes o poco notables hasta un síndrome de domesticación, de variaciones divergentes muy marcadas, de características claramente diferenciadas entre poblaciones silvestres a domesticadas (Clement *et al.*, 2021; Bautista-Lozada *et al.*, 2012). El síndrome de domesticación puede manifestarse en la pérdida de mecanismos de dispersión de las semillas, cambios en el tamaño, forma, cantidad, suavidad de las hojas, presencia o ausencia de tricomas, gigantismo en las flores y/o los frutos, alteraciones en el ciclo de vida y en la respuesta a factores ambientales, como la concentración y presencia o ausencia de metabolitos secundarios, entre otros (Clement *et al.*, 2021; Munguía-Rosas *et al.*, 2019; Casas *et al.*, 2016; Parra *et al.*, 2010).

El síndrome de domesticación es visible según el objetivo de la selección, reflejándose en las características de la planta que son favorecidas por la selección artificial, ya sea de manera consciente o inconsciente. Dentro de este proceso, las personas consideran una serie de criterios o atributos específicos de la parte, o características, de la planta que les interesan (Casas *et al.*, 2016).

La domesticación es un proceso biocultural en el que convergen las fuerzas evolutivas y las prácticas humanas. Más allá de la selección natural, intervienen factores sociales, culturales y ecológicos que influyen en la transformación de las especies. Las comunidades humanas no solo preservan y enriquecen la diversidad genética, sino que también integran especies de distintos entornos y establecen criterios específicos para seleccionar los atributos más valorados dentro de su contexto cultural (Casas *et al.*, 2016).

El proceso de domesticación se sustenta en diversas estrategias de manejo y selección artificial que pueden promover o reducir la prevalencia de ciertos fenotipos (Casas *et al.*, 2016). Analizar la diversificación de las poblaciones, los sistemas de propagación y los cambios en la diversidad, en poblaciones silvestres y manejadas, permite comprender los mecanismos y las motivaciones detrás de la selección artificial. En este sentido, los estudios morfométricos y fitoquímicos resultan fundamentales para evaluar la variación de los atributos y los patrones derivados del manejo y la posible domesticación en plantas aromáticas (Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Casas *et al.*, 2016).

La recolección de plantas medicinales y aromáticas comenzó de manera no selectiva en su estado silvestre, evolucionando hacia una recolección más dirigida y, finalmente, hacia su cultivo controlado para facilitar su disponibilidad y potenciar su productividad (Taghouti *et al.*, 2022; Pinto *et al.*, 2021; Aguirre-Dugua *et al.*, 2012; Parra *et al.*, 2010; Callahan, 2005).

En plantas aromáticas, todas aquellas especies que producen metabolitos secundarios con propiedades volátiles responsables de su aroma característico, el síndrome de domesticación podría implicar una combinación de características que hacen que la planta sea más adecuada para el cultivo humano, al tiempo que conserva su aroma distintivo y sus propiedades beneficiosas; como serían una mayor concentración de compuestos aromáticos, hábitos de crecimiento con mayor tamaño de ramificaciones, disminución de estructuras de defensa contra predadores, mayor rendimiento foliar y de flores. Dependiendo de la especie, se pueden aprovechar distintas partes de la planta, incluyendo la raíz, el tallo, las hojas, las flores, los frutos o las semillas, por lo cual, el móvil de selección depende del uso que se le da al recurso (Mahajan *et al.*, 2000). Respecto a las plantas aromáticas suelen ser las partes dónde se concentra el olor y/o el sabor (Solís-Montero *et al.*, 2023). Por ejemplo, en el caso del estudio que realizaron Carrillo-Galván *et al.* (2020), en dos especies aromáticas del género *Agastache* (Lamiaceae), mencionan que los procesos de selección están direccionados por las propiedades organolépticas asociadas a la composición fitoquímica y también reportaron gigantismo en las flores, semillas y rizomas, partes de la planta culturalmente preferidas, tanto como la coloración foliar y estructuras correlacionadas a estas.

1.1.6. El orégano americano (*Lippia origanoides*)

Lippia origanoides (Kunth) también conocida con su sinonimia de *Lippia graveolens* (Calvo-Irabien y Fernández-Concha, 2021), es una especie aromática nativa, de gran importancia económica nacional y de exportación (González-Güereca *et al.* 2007). Se trata de un arbusto perenne que puede alcanzar alturas de hasta 4 m, y tanto sus hojas como sus flores poseen un distintivo aroma a orégano. Las flores son hermafroditas, auto compatibles por lo que la especie se regenera principalmente de manera sexual (Pérez *et al.*, 2011; Ocampo-Velázquez *et al.*, 2009). El tallo generalmente presenta una densa cobertura de escamas, que en algunas ocasiones puede resultar espinoso por dichas rugosidades (Willman *et al.*, 2000). Las hojas, por lo general opuestas, pero a veces agrupadas en grupos de tres, tienen una forma elíptica u ovalada, con longitudes que van desde 0.5 hasta 6.1 cm y anchuras de 0.3 a 3.5 cm. Estas hojas están cubiertas de pelos, tricomas glandulares de tipo capitados y peltados; estos últimos

son particularmente responsables de la producción del aceite esencial (Martínez-Natarén *et al.*, 2014). Se encuentra distribuida desde el norte de Argentina hasta el norte de México (CONAFOR, 2011 citado por Llamas-Torres, 2022); crece de forma silvestre en suelos pedregosos y secos de Yucatán. Su cultivo requiere inversión mínima debido a su adaptación a las condiciones climáticas y edáficas de la región (CONAFOR, 2011 citado por Llamas-Torres, 2022).

En la región noroeste de Yucatán, las hojas de la planta *L. origanoides* se utilizan con fines medicinales y para dar sabor a una gran diversidad de platos de la gastronomía mexicana. Tras la recolección, las hojas se exponen al sol para secarlas, en áreas como techos, patios, huertas familiares o incluso en las calles urbanas, y posteriormente se venden a empresas de la agroindustria alimentaria. En los últimos 60 años, la producción, el manejo y la cosecha han aumentado debido a la creciente demanda en el mercado. En las comunidades de Kinchil, Nohuayún, Tetiz y San Antonio Tedzidz, del noroeste de Yucatán, hay una importante producción de este recurso, que genera beneficios económicos a las familias (Llamas-Torres *et al.*, 2022 y 2019).

En estas localidades se aprovecha el orégano, tanto en las áreas de tierras de uso común, en las que se desarrollan las poblaciones silvestres y se lleva a cabo el manejo *in situ*, como en huertos familiares y parcelas de cultivo donde se desarrollan las poblaciones cultivadas y se llevan a cabo prácticas de manejo *ex situ*. En estos últimos, se lleva a cabo un manejo más intensivo, que incluye actividades como regar, podar, fertilizar, deshierbar y trasplantar. En contraste, en las tierras de uso común, conocidas como monte, en las que se tolera, protege y, en algunos casos, se fomenta o trasplanta el orégano (Llamas-Torres *et al.*, 2022).

Esta diferencia en los métodos de manejo descrita por Llamas-Torres *et al.* (2022), se puede apreciar entre las localidades seleccionadas para este estudio, Tedzidz y Nohuayún. En Tedzidz, las personas manejan predominantemente el orégano *ex situ*, en parcela; mientras que en Nohuayún, el manejo es principalmente *in situ*, y este se realiza en el monte (Llamas-Torres *et al.*, 2022).

En el caso de *L. origanoides*, dado que su uso va destinado principalmente como condimento con fines culinarios, el móvil de selección, está basado en las hojas, pues son las que se cosechan para vender, o usan para cocinar y como planta medicinal. Sin embargo, a pesar de tratarse de una planta aromática, Llamas-Torres *et al.* 2022 reportan que el criterio de

selección no lo determina el aroma, más sí el tamaño, color y grosor de las hojas, ya que estas son comercializadas por su peso. Mientras que, en el trasplante de individuos del monte a las parcelas o dentro de las parcelas como mecanismo de propagación de la especie, el móvil de selección es toda la planta (Llamas-Torres *et al.*, 2022).

1.1.7. Factores que influyen en la morfoanatomía foliar y el aceite esencial de las plantas

Las cualidades foliares y químicas del aceite esencial, pueden verse afectadas por factores que pueden ser abióticos y bióticos. A continuación, se detallarán los factores reportados en la literatura que afectan a las variables evaluadas en la presente investigación: el tamaño, el color y el grosor de las hojas, así como el rendimiento y composición química de los aceites esenciales.

1.1.7.1. Tamaño de la hoja

En condiciones de cultivo con fertilización, las plantas incrementan el tamaño de sus hojas debido a que los nutrientes esenciales les permiten expresar su máximo potencial fenotípico (Walia y Kumar, 2021; Milla *et al.*, 2015). Parrey *et al.* (2023) concluyeron que, pulverizaciones de nitrógeno 1.2 %, en la planta aromática de menta, benefician los atributos morfológicos y fisiológicos, aumentando el área foliar.

Asimismo, el riego constante evita el déficit hídrico, promoviendo un mayor desarrollo celular y, en consecuencia, promueve hojas más grandes. Por el contrario, en situaciones de déficit hídrico, comparables con las poblaciones silvestres de estudio, el crecimiento celular se ve limitado, repercutiendo en hojas más pequeñas (Yavas *et al.*, 2024; Anjum *et al.*, 2011).

Un aspecto clave en la variación entre las plantas de las poblaciones de orégano, cultivadas y silvestres, es la cantidad de luz directa que reciben, determinada en gran medida por el sombreado generado por los doseles de plantas en su entorno. Las plantas de orégano, suelen estar rodeadas por individuos de la misma especie o, en algunos casos, asociadas con frutales perennes (Llamas-Torres *et al.*, 2015). Además de estar sembradas a distancias determinadas en cultivo, lo que posiblemente genera un entorno con más exposición a la luz directa en comparación con las plantas silvestres, que suelen crecer entre doseles de plantas del monte y en otros casos en áreas abiertas con menos sombra.

La diferencia en la disponibilidad de luz puede influir en el tamaño de las hojas, ya que esta característica está estrechamente relacionada con la cantidad de luz que llega a la planta y las condiciones ambientales. Pedraza (2024), menciona que, en ambientes cálidos, con baja humedad relativa y menor sombra proporcionada por el dosel, las hojas tienden a ser más pequeñas; este fenómeno se explica como una respuesta adaptativa fisiológica para reducir la pérdida de agua, evitar el sobrecalentamiento y proteger los tejidos de daños térmicos, características que pueden ser más evidentes en plantas silvestres expuestas a estas condiciones extremas. Sin embargo, al tener un tamaño pequeño de hoja, se restringe la captación de luz y reduce la capacidad fotosintética de las plantas (Abdelmajeed *et al.*, 2013). Beatrice *et al.* (2023), en *Mentha x piperita* y *Ocimum basilicum* encontraron que la luz natural simulada ocasiona menor crecimiento foliar debido al síndrome de evitación de sombra.

También, existen registros en especies domesticadas donde la agrupación con individuos de la misma especie ha conducido a una mayor competencia por luz. Por ejemplo, Milla *et al.* (2014) observaron que, en especies herbáceas sometidas a presión selectiva agrícola, los fenotipos tendieron a ser más grandes y competitivos por luz en comparación con sus progenitores silvestres.

1.1.7.2. Color de la hoja

El color de las hojas en las plantas, incluida *L. origanoides*, puede verse influenciado por diversos factores ambientales y de manejo, dando como resultado diferencias entre poblaciones silvestres y cultivadas. Aunque no se ha estudiado en detalle si estos cambios ocurren en el orégano, existe evidencia de otros sistemas que sugiere que el manejo y las condiciones ambientales pueden modificar el color de las hojas en plantas cultivadas.

Uno de los factores más relevantes es el déficit hídrico, que afecta los procesos metabólicos normales de las plantas. Este tipo de estrés altera la producción de pigmentos fotosintéticos, reduciendo la capacidad fotosintética debido a la degradación de la clorofila por fotooxidación (Bistgani *et al.*, 2024). Este fenómeno ocurre principalmente en las células del mesófilo y puede manifestarse como una disminución en la intensidad del color verde de las hojas (Bistgani *et al.*, 2024; Ashraf y Harris, 2013; Bacci *et al.*, 1998). Es posible que las poblaciones silvestres de orégano, al enfrentar condiciones ambientales más extremas, presenten mayor variabilidad en el color de sus hojas en comparación con las cultivadas, donde las prácticas de manejo, como el riego, podrían estabilizar los procesos metabólicos y mantener tonalidades más intensas.

Los cambios en el color de las hojas debido a la domesticación y al manejo agrícola han sido documentados en otras especies vegetales, lo que permite hipotetizar que algo similar podría ocurrir en el orégano. Por ejemplo, en cultivos como el maíz (*Zea mays*), el repollo (*Brassica oleracea* var. *capitata*) y la albahaca (*Ocimum basilicum*), se ha observado que las prácticas de selección humana han favorecido la aparición de variedades con colores particulares, influenciadas tanto por la biosíntesis de pigmentos como por la adaptación a condiciones específicas de cultivo (Camlica y Yaldiz, 2023; Doebley *et al.*, 2006; Ahmad y Reid, 1996). Esto podría deberse a una combinación de factores fisiológicos, genéticos, ambientales y la interacción entre la selección natural y la intervención humana (Ceccanti *et al.*, 2020).

En el caso del orégano, es razonable suponer que prácticas como el manejo del riego, la fertilización y la selección de hojas influyen en la intensidad del color verde. En especies relacionadas, como *Origanum vulgare* ssp. *hirtum*, se ha observado que el contenido de clorofila alcanza su punto máximo en la madurez foliar antes de disminuir durante la senescencia (Pereyra *et al.*, 2014). Extrapolando esta observación, un manejo adecuado que evite la recolección tardía de hojas maduras podría mantener niveles óptimos de clorofila y, por lo tanto, una mayor intensidad en el color de las hojas. Además, otros factores ambientales también pueden alterar el color foliar. Por ejemplo, en *Camelia sinensis*, las hojas cambian de amarillo-verde a verde oscuro durante su desarrollo, un proceso ligado a la síntesis de clorofila y regulado por la temperatura (Guo *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2013). Este patrón ilustra cómo la interacción entre factores ambientales y genéticos determina las características visuales de las hojas, un concepto relevante para entender las variaciones de color en el orégano bajo diferentes condiciones de manejo.

En general, la domesticación ha demostrado ser un proceso que favorece cambios en características visibles de las plantas, como el color de las hojas, en respuesta a las demandas humanas y las condiciones ambientales (Doebley *et al.*, 2006). Por lo tanto, prácticas como la selección y cosecha de hojas maduras en el momento óptimo, como se sugiere para *Origanum vulgare* ssp. *hirtum*, podrían ayudar a mantener altos niveles de clorofila, contribuyendo a una apariencia más deseable del producto final (Pereyra *et al.*, 2014).

1.1.7.3. Grosor de la hoja

El grosor de las hojas está influenciado por diversos factores internos y ambientales, que determinan su desarrollo y funcionalidad a lo largo de su ciclo de vida. A medida que las hojas

envejecen, se produce un aumento en el grosor total, impulsado por el desarrollo del parénquima esponjoso. En etapas tempranas, el mesófilo es compacto, caracterizado por una baja cantidad de espacios intercelulares y una alta concentración de protoplastos, en contraste, en las hojas maduras, el mesófilo presenta mayores espacios intercelulares, vacuolas más grandes y un incremento en el tejido esponjoso, lo que evidencia cambios estructurales significativos con la edad (Pereyra *et al.*, 2014).

La luz solar juega un papel fundamental en la determinación del grosor de las hojas, cuando las plantas crecen a la sombra, el mesófilo se vuelve menos denso, lo que limita el desarrollo del grosor foliar; este fenómeno también repercute en el peso de las hojas, reduciendo tanto el peso seco como el fresco (Pereyra *et al.*, 2014; Bistgani *et al.*, 2024). Además, Beatrice *et al.* (2023) observaron este efecto en *Mentha x piperita* y *Ocimum basilicum*, donde el síndrome de evitación de sombra resultó en hojas con menor grosor debido a la falta de exposición directa a la luz.

El déficit hídrico o la sequía es otro factor determinante que afecta el grosor de las hojas, esta condición reduce la turgencia de la planta al limitar el transporte de agua y nutrientes desde las raíces. Como resultado, el mesófilo experimenta una reducción en el número de células, lo que provoca un menor grosor foliar. Este estrés hídrico también impacta en el peso de los brotes, disminuyendo tanto el peso seco como el fresco de la planta (Bistgani *et al.*, 2024).

1.1.7.4. Tricomas

Los tricomas glandulares son estructuras anatómicas especializadas esenciales para la síntesis y almacenamiento de metabolitos secundarios, que juegan un papel crucial en la interacción planta-entorno y en la producción de aceites esenciales (Mahajan *et al.*, 2020; Hussin *et al.*, 2024; Zager y Lange, 2018). Estas estructuras contribuyen al aroma característico de las plantas mediante la producción de compuestos químicos volátiles y presentan múltiples funciones, como la reflexión de luz para protegerse contra la intensidad lumínica (Bickford, 2016). Además, tanto tricomas glandulares como no glandulares actúan como barreras físicas contra patógenos y herbívoros, dificultando su alimentación (Karabourniotis *et al.*, 2020; Bickford, 2016).

El estrés hídrico puede inducir un aumento en la producción de tricomas glandulares, ya que estas estructuras sirven como reservorios externos para compuestos tóxicos y osmorreguladores que protegen a la planta en condiciones adversas (Abdelmajeed *et al.*, 2013). En algunas especies del desierto, los tricomas producen exudados que forman una capa protectora en la superficie de las hojas, aumentando la reflectancia de la luz, reduciendo la temperatura foliar y optimizando la absorción de agua en periodos de sequía (Araújo *et al.*, 2024). En plantas aromáticas, el estrés hídrico no solo reduce el área foliar, sino que también aumenta el número de glándulas secretoras, lo que incrementa la cantidad y calidad del aceite esencial producido (Yavas *et al.*, 2024).

Por otro lado, la aplicación de fertilizantes puede incrementar la producción de tricomas glandulares, como se observó en tres cultivares de menta donde la fertilización foliar con nitrógeno al 1.2 % mejoró atributos morfológicos y fisiológicos (Parrey *et al.*, 2023). En cuanto a *L. origanoides*, Martínez-Natarén *et al.* (2011) identificaron tricomas glandulares de tipo capitado y peltado. Los tricomas peltados, por su mayor tamaño, producen un contenido más elevado de compuestos volátiles, y su densidad se correlaciona positivamente con el rendimiento de aceite esencial. Esta característica está influenciada tanto por factores genéticos como ambientales y su interacción. Por otro lado, los tricomas capitados, reportados en otras especies, cumplen una función especializada en el almacenamiento de polisacáridos, proteínas, mucílagos y flavonoides (Ascensão y Pais, 1998).

En algunas especies domesticadas y manejadas por el ser humano, la densidad de tricomas en las hojas tiende a ser menor en comparación con las especies silvestres; este fenómeno se debe, en parte, a que los tricomas por lo general no son un rasgo favorecido por la selección humana y a que las condiciones más favorables proporcionadas por el cultivo reducen su necesidad, porque pueden resultar molestos o incluso irritantes al tacto y al paladar cuando se ingieren. Pero la ventaja va más allá de la simple textura: en algunos casos, estos tricomas pueden contener o secretar sustancias químicas potencialmente irritantes, por lo tanto, la menor presencia de tricomas puede mejorar la textura y la experiencia organoléptica del alimento (Pérez-Estrada *et al.*, 2000; Tozin *et al.*, 2015; Gianfagna *et al.*, 1992). Un ejemplo notable es la selección artificial en *Cnidocolus aconitifolius* (chaya), donde los agricultores han priorizado plantas con hojas más suaves y de menor densidad de tricomas para facilitar su uso culinario (Chin-Chan *et al.*, 2021; Munguía-Rosas *et al.*, 2019).

1.1.7.5. Rendimiento de aceite esencial y composición química

Es posible que ciertas condiciones ambientales favorezcan cambios en la cantidad y calidad de los metabolitos secundarios; factores como el estrés hídrico, la fertilización, la calidad de la luz y la selección natural o artificial desempeñan un papel clave en estas variaciones (Avasiloaiei *et al.*, 2023; Mahajan *et al.*, 2020).

El estrés hídrico, por ejemplo, puede influir en la producción de aceites esenciales como una respuesta adaptativa de las plantas. En *Thymus daenensis*, el estrés moderado aumentó la producción de carvacrol y redujo las concentraciones de timol, lo que demuestra que la intensidad del estrés puede determinar la síntesis de compuestos específicos (Ghasemi-Pirbalouti *et al.*, 2014). En *L. origanoides*, se han identificado tres quimiotipos principales en función de las proporciones de carvacrol, timol y sesquiterpenos, cuya distribución parece estar influenciada por las condiciones edafoclimáticas. Por ejemplo, el quimiotipo carvacrol está asociado con climas semiáridos y suelos poco profundos y rocosos, mientras que el timol se encuentra en condiciones menos secas con suelos más profundos, y el quimiotipo sesquiterpeno predomina en áreas subhúmedas (Calvo-Irabién *et al.*, 2014; Martínez-Natarén *et al.*, 2014).

Además, la fertilización puede modificar la composición de los aceites esenciales. En especies como *Mentha x piperita* y *Mentha spicata*, la fertilización nitrogenada incrementó el rendimiento de aceites esenciales cuando se aplicaron 200 kg ha⁻¹ de nitrógeno (Can y Katar, 2021). Asimismo, en *Tagetes minuta*, el aumento de nitrógeno (120 kg ha⁻¹) y azufre (40 kg ha⁻¹) mejoró tanto la cantidad como la calidad de los aceites esenciales en los Himalayas (Walia y Kumar, 2021). Incluso los micronutrientes tienen efectos relevantes: en *Lavandula stoechas*, la aplicación foliar de sulfato de zinc ayudó a superar el estrés por salinidad, incrementando el crecimiento y la producción de metabolitos secundarios (Vojodi-Mehrabani *et al.*, 2017).

La calidad e intensidad de la luz también son determinantes en la síntesis de metabolitos secundarios. En *L. origanoides*, se reportó que el uso de filtros espectrales, como el rojo y azul, incrementó la concentración de carvacrol en el aceite esencial, elevando su proporción del 34% al 69.4% (Bueno-Durán *et al.*, 2013). Sin embargo, otros estudios han mostrado resultados variados. Por ejemplo, aunque la luz natural simulada redujo el crecimiento foliar y el grosor de hojas en *Mentha x piperita* y *Ocimum basilicum* debido a la etiolación inducida por la sombra, la

composición de los metabolitos secundarios no se vio significativamente afectada (Beatrice *et al.*, 2023).

La selección natural y las prácticas de manejo humano también pueden influir en la biosíntesis de aceites esenciales. En poblaciones silvestres, la selección natural favorece el desarrollo de compuestos adaptativos frente a condiciones ambientales adversas, como la sequía (Abdelmajeed *et al.*, 2013). Por otro lado, en plantas cultivadas, la poda y otras intervenciones agrícolas pueden alterar la producción de metabolitos secundarios. Por ejemplo, se ha observado que el tipo de daño sufrido por las plantas, mecánico o causado por herbívoros, puede desencadenar diferentes respuestas químicas, modificando la cantidad y el tipo de metabolitos producidos (Ku *et al.*, 2022).

Finalmente, aunque las condiciones ambientales suelen influir en la composición de los aceites esenciales, no siempre se observan cambios significativos relacionados con la estacionalidad. En poblaciones naturales de *L. origanoides*, el carvacrol fue el compuesto predominante tanto en la época seca como en la lluviosa, con diferencias mínimas en solo 5 de las 30 plantas estudiadas (Souza *et al.*, 2019). Esto subraya que, si bien los factores externos tienen un impacto notable, la estabilidad química de algunas especies puede ser considerable.

1.2. JUSTIFICACIÓN

Comprender la interacción entre la variabilidad biológica en poblaciones silvestres y cultivadas de *L. origanoides*, junto con el conocimiento de las comunidades mayas cosechadoras de orégano, resulta esencial para analizar cómo este grupo humano gestiona activamente la diversidad genética de la especie. El estudio de la variación fenotípica, considerando atributos como el tamaño, color y grosor de las hojas, permite evaluar la influencia del conocimiento local en la selección de rasgos específicos. Dado que la variabilidad fenotípica constituye la base sobre la cual los seres humanos intervienen para modificar y mejorar ciertas características a lo largo del tiempo, la identificación de patrones de selección podría ofrecer indicios de un posible proceso de domesticación. En este contexto, la fijación de determinados caracteres podría estar generando un síndrome de domesticación incipiente, reflejando la interacción entre los factores ecológicos y culturales que moldean la biodiversidad agrícola.

El conocimiento ecológico local acumulado a través de generaciones constituye un recurso invaluable para la gestión sostenible de los recursos naturales. Documentar y analizar este conocimiento permite comprender sus principios, y también facilita su integración con enfoques científicos, generando prácticas agrícolas culturalmente pertinentes, eficientes y adaptadas a las condiciones ambientales. Además, este conocimiento puede contribuir al diseño de políticas de desarrollo rural, la educación de nuevas generaciones de agricultores y la promoción de una cooperación más estrecha entre la comunidad científica y quienes dependen de la agrobiodiversidad. Evaluar el impacto de la selección y el manejo del orégano, así como documentar el conocimiento ecológico local asociado, es fundamental para mejorar la calidad del producto, garantizar la sostenibilidad del cultivo y preservar saberes tradicionales. Estas prácticas no solo optimizan la producción de hojas y de aceite esencial, productos de alto valor comercial, sino que también permiten desarrollar métodos agrícolas adaptados a las condiciones ecológicas y culturales de las comunidades.

1.3. HIPÓTESIS

Tamaño de hoja

Se espera un aumento en el tamaño de las hojas a lo largo del gradiente de manejo, siendo mayores en las poblaciones cultivadas seleccionadas y menores en las poblaciones silvestres no seleccionadas. Esto se debe a que las condiciones de cultivo (riego, fertilización, menor competencia) y la selección de plantas más vigorosas favorecen un mayor desarrollo foliar. Por tanto, se anticipa que la combinación de manejo y selección incrementa el tamaño de hoja.

Color de hoja

Se plantea que el color verde de las hojas será más intenso en las poblaciones situadas en el extremo con mayor intervención humana (cultivadas y seleccionadas), debido a mejores condiciones nutricionales y hídricas que favorecen la síntesis de clorofila. En contraste, se espera que las hojas de las poblaciones silvestres no seleccionadas presenten un color menos intenso. Se predice un gradiente de color verde asociado a un aumento en el nivel de manejo y selección.

Grosor de la hoja

Se anticipa que el grosor de las hojas será mayor en las poblaciones silvestres, especialmente en las no seleccionadas, ubicadas en el extremo con menor intervención. En estas poblaciones, las condiciones ambientales más adversas (mayor exposición solar y menor disponibilidad de agua) inducen adaptaciones estructurales como el engrosamiento foliar. A medida que aumenta el nivel de intervención (cultivo y selección), se espera una reducción en el grosor de la hoja, como reflejo de un ambiente más favorable.

Densidad de tricomas en las hojas

Se espera que la densidad de tricomas glandulares y no glandulares, sea mayor en las poblaciones silvestres no seleccionadas, ubicadas en el extremo del gradiente con menor manejo. En estas condiciones más estresantes y menos controladas, se espera que sea más importante el que los tricomas cumplen una función protectora frente a herbívoros, radiación o déficit hídrico. A lo largo del gradiente hacia poblaciones cultivadas seleccionadas, en las que el entorno es más controlado, se anticipa una menor densidad de tricomas.

Rendimiento y composición del aceite esencial

Se espera que el rendimiento de aceite esencial y el porcentaje de carvacrol sean mayores en las poblaciones cultivadas seleccionadas, ubicadas en el extremo de mayor intervención. Aunque la selección no se realiza con base en el olor ni en la obtención de aceite esencial, el cultivo podría favorecer indirectamente plantas más productivas o con características asociadas a una mayor síntesis de compuestos volátiles. Sin embargo, se reconoce que este efecto puede estar más relacionado con el manejo agronómico (riego, condiciones de crecimiento) que con una selección consciente por el contenido de aceite.

1.3. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el impacto de la selección y el manejo del orégano americano en las características foliares y de su aceite esencial, así como la relación con el conocimiento ecológico local de las personas recolectoras en el noroeste de Yucatán.

1.4.1. Objetivos específicos

Documentar el conocimiento ecológico local relacionado con la selección y el manejo de *L. origanoides*, en dos comunidades al noroeste de Yucatán.

Evaluar si existen diferencias en la morfoanatomía de las hojas, así como en el rendimiento y la composición química del aceite esencial entre individuos seleccionados y no seleccionados de poblaciones silvestres y cultivadas de *L. origanoides*.

1.5. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

El trabajo de investigación se abordó desde dos enfoques: el primero sobre el conocimiento ecológico local de las personas recolectoras de *L. origanoides* en el noroeste de Yucatán, asociado a la selección en el momento de la cosecha y al manejo realizado en poblaciones silvestres y bajo cultivo. El segundo abordó el impacto que tiene dicha selección y manejo en las características foliares, el rendimiento y composición del aceite esencial. El primer enfoque tiene una perspectiva etnobotánica utilizando principalmente métodos cualitativos y el segundo una perspectiva cuantitativa (Figura 1.1). Los dos enfoques fueron abordados como un estudio transversal, observacional descriptivo y comparativo, ya que la investigación se basó en recopilar información en un momento determinado de tiempo, sobre las poblaciones. Esta recopilación de datos se hizo sin intervenir ni manipular las variables de interés, se compararon similitudes, diferencias o patrones entre las variables y se tomaron los datos de interés sin modificar los factores que intervienen en el proceso (Méndez-Ramírez *et al.*, 1996).

Se evaluó el efecto de dos factores: la selección (plantas seleccionadas y no seleccionadas) y el manejo (poblaciones cultivadas con manejo versus poblaciones silvestres sin manejo). Esto se llevó a cabo siguiendo el gradiente de manejo descrito para la especie por Llamas-Torres *et al.* (2022), en el que las poblaciones cultivadas y seleccionadas representan el extremo con mayor intervención humana, mientras que las poblaciones silvestres no seleccionadas se sitúan en el extremo con menor intervención humana.

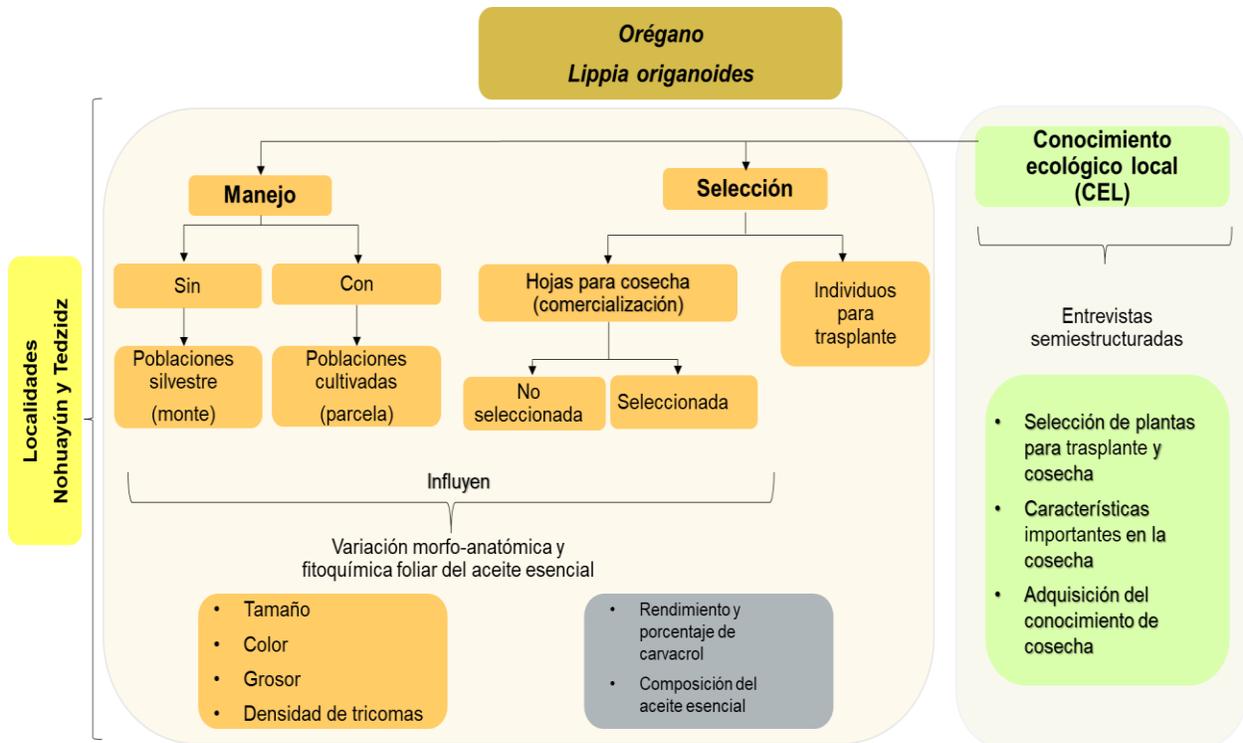


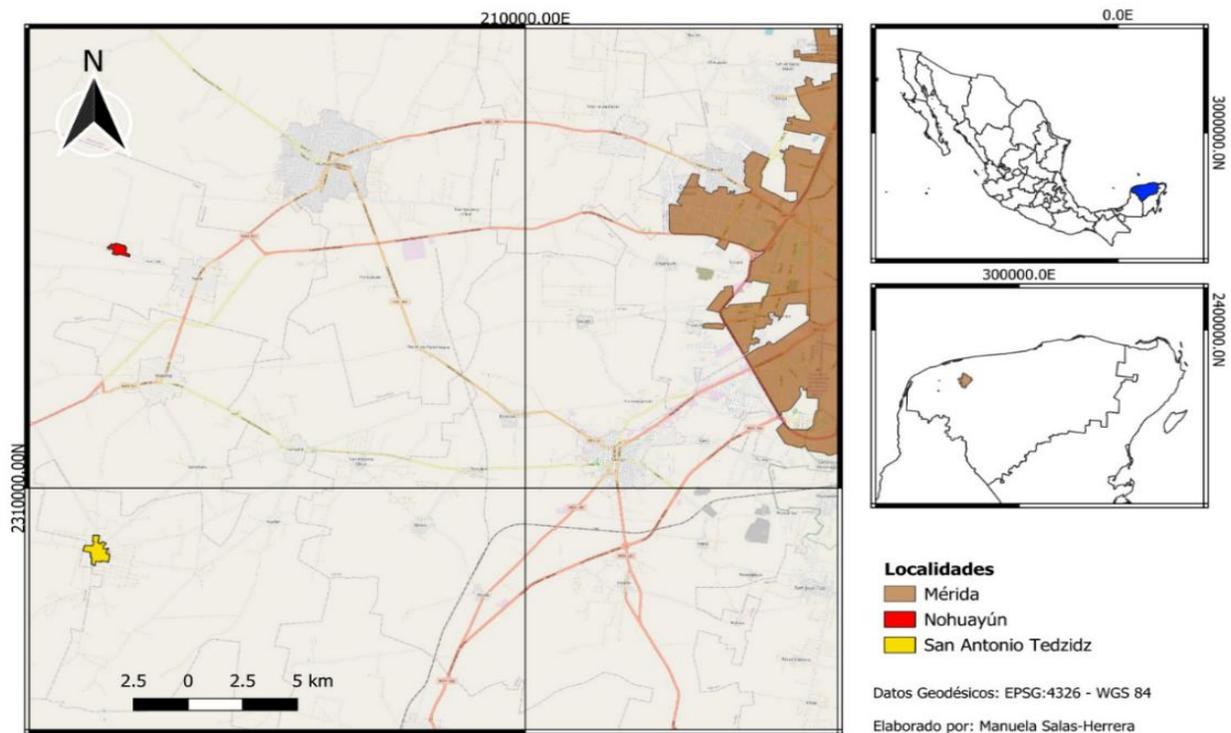
Figura 1.1. Diseño metodológico que permitió lograr los objetivos planteados en el sistema de estudio *L. origanoides*.

CAPÍTULO II

2.MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Sitios de estudio

El estudio se realizó en las localidades de Nohuayún ($20^{\circ}58'28.987''$ N, $89^{\circ}58'08.539''$ O) y San Antonio de Tedzidz ($20^{\circ}50'01.774''$ N, $89^{\circ}58'33.832''$ O), ubicadas en el noroeste de Yucatán (Figura 2.1), junto a sus remanentes de bosques aledaños, conocidos localmente como "monte" (INEGI, 2020). Nohuayún, perteneciente al municipio de Tetiz, tiene una población de 898 habitantes, mientras que San Antonio de Tedzidz, en el municipio de Samahil, cuenta con 1,284 pobladores (INEGI, 2020). En ambas localidades, la mayoría de los habitantes son hablantes de lengua maya, con un 98.5 % de la población en Nohuayún y un 81.8 % en



Tedzidz, además de contar con conocimientos de español (INEGI, 2020).

Figura 2.1. Ubicación de las localidades de estudio en el estado de Yucatán.

La selección de ambas localidades se realizó considerando los estudios previos de Llamas-Torres (2015) y Llamas-Torres *et al.*, (2022), ya que determinaron que son localidades en las que sus pobladores realizan, desde hace al menos 20 años, la cosecha de hojas de orégano, y dicha actividad agrícola representa una parte importante de su economía familiar. Además,

contrasta que la cosecha en Nohuayún se da mayoritariamente en monte, mientras que en Tedzidz se da principalmente bajo cultivo, tanto en huertos como en parcelas (Llamas-Torres *et al.*, 2022).

2.2. Obtención de datos

Para la identificación de las poblaciones de orégano silvestres y cultivadas que fueron incluidas en el estudio, se contó con la ayuda de las personas conocedoras de los lugares en los que se encontraban, nos acompañaron y guiaron, además apoyaron con su conocimiento en la selección de las plantas para cosecha.

También se informó a las autoridades municipales y/o ejidales de las localidades de Nohuayún y Tedzidz sobre el estudio que se llevaría a cabo, asimismo se solicitó una autorización para realizar las actividades dentro de cada comunidad. Por medio de los comisarios ejidales se localizó a los interlocutores clave del estudio que colectan, cosechan y/o cultivan orégano.

2.3. Objetivo 1. Documentar el conocimiento ecológico local relacionado con las plantas de orégano para su cosecha

Para obtener la información acerca del conocimiento ecológico local de los interlocutores de las localidades de Nohuayún y Tedzidz, con relación a la selección y el manejo de *L.origanoides*, se realizaron entrevistas semiestructuradas, durante agosto y septiembre del 2023. Los interlocutores fueron seleccionados considerando los siguientes criterios: sin distinción de género, cosechan el orégano en parcela y/o en monte; su participación fue completamente voluntaria y se les explicó que en cualquier momento podían retirarse de la entrevista en caso de no querer seguir participando. Además, se les comunicó que sus respuestas y nombres serían confidenciales, y se les pidió autorización para grabar el audio de sus respuestas, para facilitar su posterior análisis.

La entrevista semiestructurada (Anexo 1) constó de cuatro secciones diferentes: A) con datos generales de los interlocutores. B) con cuatro preguntas sobre las características de las plantas seleccionadas para el trasplante de monte a cultivo. C) con siete preguntas, la primera de ellas compuesta de una tabla de doble entrada conformada por filas con la lista de los criterios de selección al momento de la cosecha y en las columnas cinco enunciados respecto a si toman en cuenta ese criterio a nivel de la planta o de las hojas y su razón, además de si el

criterio es igual para plantas que cosechan en poblaciones cultivadas que en condiciones silvestres y su razón. D) constó de diez preguntas acerca de los procesos de aprendizaje, enseñanza y transmisión del conocimiento ecológico local relacionado con la selección del orégano al momento de la cosecha (Anexo 1).

Con el objetivo de verificar si las preguntas del instrumento eran claras para los participantes del estudio y evaluar la coherencia del lenguaje, la redacción y la adaptación cultural, se llevó a cabo una prueba piloto (Mayorga *et al.*, 2020; Burgos y Escalona, 2017). Tras entrevistar en campo a tres mujeres de 39, 52 y 56 años, provenientes de la localidad de Nohuayún, se realizó una adecuación de la entrevista semiestructurada para mejorar su formulación y pertinencia.

2.3.1. Población y muestra

Se conoce que en las dos localidades hay 188 hogares dedicados a la cosecha de orégano, 64 en Nohuayún y 124 en Tedzidz (Llamas-Torres, 2015). A partir de ese total de hogares, se aplicó un muestreo en "bola de nieve" para integrar a un grupo de personas dedicadas a la cosecha de orégano. Paralelamente, mediante observación, se identificaron otros posibles interlocutores al notar que secaban orégano en sus viviendas y estaban dispuestos a participar. Las entrevistas se llevaron a cabo hasta alcanzar la saturación de la información a un total de 44 participantes, en Nohuayún se realizaron 23 entrevistas y en Tedzidz 21.

2.3.2. Procesamiento y análisis de datos

Las entrevistas grabadas con cada interlocutor, fueron transcritas y organizadas según el orden establecido en el formato de la entrevista, aunque las respuestas de los participantes no hayan seguido dicha secuencia. El contenido se codificó por categorías utilizando el programa ATLAS.ti (ATLAS.ti., 2023) y Microsoft Excel, lo que permitió realizar una descripción detallada de los datos obtenidos y un análisis de contenido. Este análisis enriqueció los resultados del enfoque cuantitativo con el conocimiento esencial aportado por los interlocutores. Las categorías principales utilizadas para organizar las respuestas incluyeron: selección de características de la planta y hojas al momento de trasplantar y cosechar, manejo en poblaciones silvestres y cultivadas, y conocimiento ecológico local, razones por las que se seleccionan cada una de las características, así como los procesos de aprendizaje, enseñanza y transmisión del conocimiento.

Los datos de la entrevista correspondientes a la pregunta tres de la sección B y la pregunta uno de la sección D, que tratan sobre los criterios de selección que usan para seleccionar las plantas para trasplante y cosecha, se organizaron a manera de listado para permitir el cálculo del índice de Sutrop (Anexo 1). En esta tabla, las columnas representaban distintos criterios relacionados con la planta y sus hojas, como el tamaño de la planta, las cualidades del tallo, la cantidad de hojas, así como el color, grosor y tamaño de las hojas; cada mención registrada en la tabla fue clasificada con un número, lo que permitió cuantificar la frecuencia con la que cada criterio fue mencionado. Posteriormente, esta información se utilizó para establecer un orden jerárquico, organizando los criterios de mayor a menor relevancia según las respuestas de los entrevistados. La información se procesó con Microsoft Excel con el fin de determinar la importancia y frecuencia de las características mencionadas en la selección de plantas de orégano para su cosecha, utilizando el índice de Sutrop (2001) $S = F/(NmP)$, en el que:

F = Frecuencia del término o características (número de veces que se menciona la cualidad).

N = Número total de participantes.

mP = Posición media (suma de los valores de posición en que fue nombrado el término, dividido por el número de menciones o frecuencia del término).

2.4. Objetivo 2. Evaluar la morfoanatomía de las hojas, así como el rendimiento y la composición del aceite esencial de orégano

Los muestreos se llevaron a cabo en la época lluviosa (junio-octubre) del 2022, temporada en la que el orégano presenta hojas, y la obtención de la información cualitativa se llevó a cabo en los mismos meses del 2023, coincidiendo con la época de cosecha del orégano en estado silvestre, de acuerdo con Llamas-Torres (2015). En cada localidad, del número total de poblaciones de orégano identificadas, se seleccionaron tres poblaciones silvestres y tres poblaciones cultivadas (12 poblaciones en total, Figura 2.2). Se eligieron las variables tamaño, color y grosor de las hojas para evaluar el impacto de la selección, ya que estas características fueron mencionadas consistentemente por las personas como características para seleccionar los individuos para cosechar. Para evaluar el impacto del manejo se estudiaron los extremos del gradiente de manejo que se ha descrito previamente para la especie (Llamas-Torres, 2015). Se definieron como: i) Poblaciones cultivadas, aquellas en las que el manejo realizado por el humano es intensivo; las plantas cuentan con riego todo el año, ocasionalmente se realiza fertilización y deshierbe. Para obtener una muestra lo más homogénea posible, estas parcelas

tuvieron más de siete años de establecimiento y con individuos de orégano de entre cuatro y siete años de cosecha activa; ii) Poblaciones silvestres, aquellas en las que se asume que no han sido manejadas ya que se encuentran apartadas de asentamientos humanos, mínimo a 10 km de distancia de los poblados. Estudios previos mencionan que la distancia máxima recorrida por las personas para cosechar orégano en el monte es de 5-8 km (Llamas-Torres *et al.*, 2022). Para evitar que las poblaciones silvestres correspondan a una misma población, la distancia mínima entre ellas fue de 300-500 m.

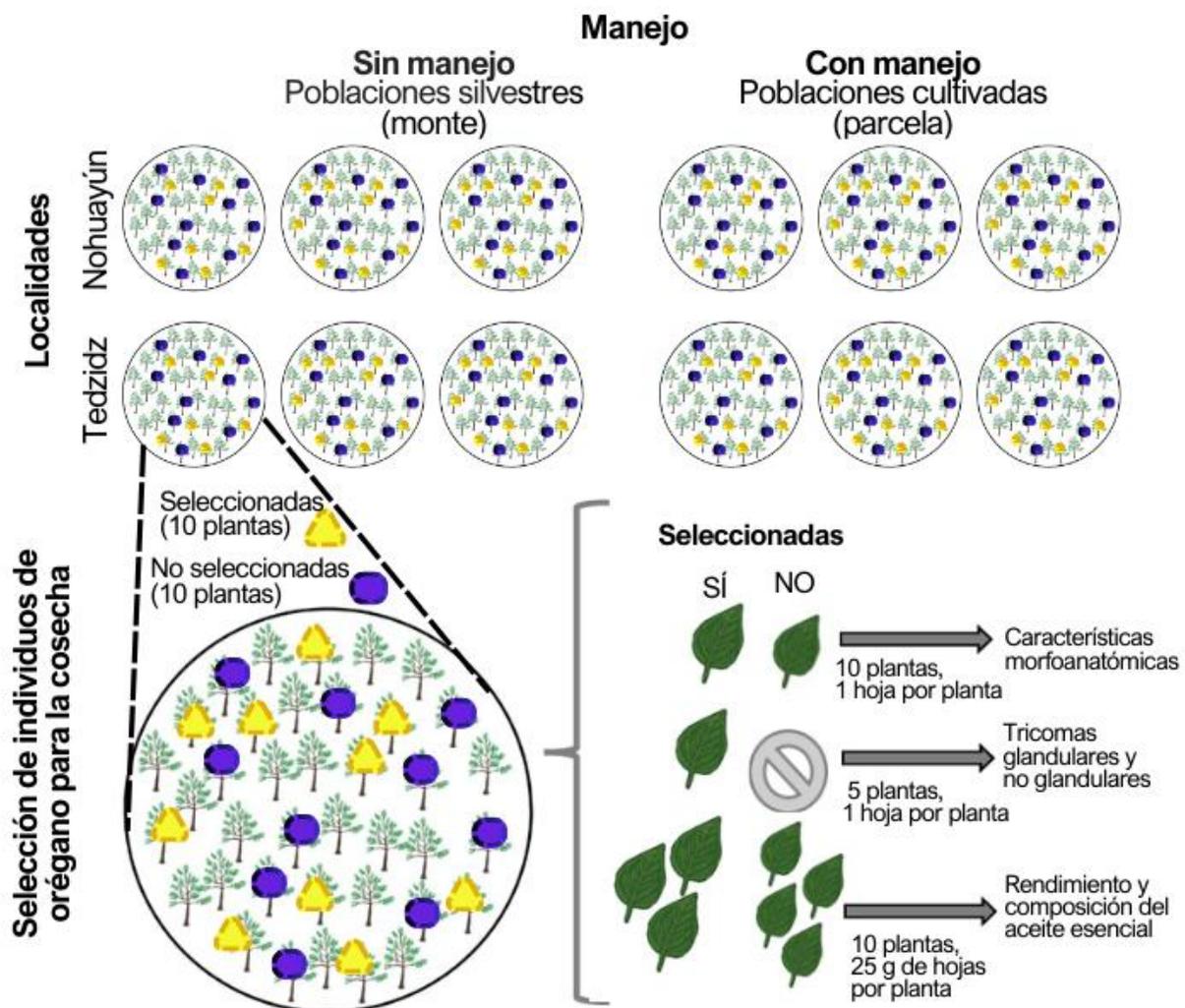


Figura 2.2. Esquema del diseño experimental y selección de muestras de hojas de orégano en las dos localidades de estudio.

2.4.1. Morfoanatomía foliar

En cada una de las seis poblaciones cultivadas en parcelas y seis silvestres en monte, se pidió a las personas con experiencia en la cosecha de orégano que seleccionaran diez hojas de orégano en diez plantas o individuos distintos con las características idóneas para su cosecha (seleccionados) y diez hojas de diez individuos considerados como no idóneos (no seleccionados) (Figura 2.2). Para dicha acción el recolector expedito aplicó su conocimiento ecológico local con base en las características que considera deben cumplir las hojas cosechadas para su posterior comercialización.

Las hojas fueron etiquetadas por cada individuo y sitio, almacenadas y conservadas por separado, en bolsas de papel húmedo y transportadas en frío al Laboratorio de Fisiología Vegetal del CICY para ser procesadas. Las características morfoanatómicas de tamaño, grosor y color de cada hoja, se expresaron mediante las variables: área foliar (cm^2), peso específico (mg/cm^2) y número de píxeles, respectivamente.

2.4.1.1. Tamaño de la hoja: se estimó con un medidor de área foliar (cm^2) LI-COR 3100 (Lincoln, Nebraska), luego de haber prensado el material vegetal con una lámina de acetato. Se realizaron cinco repeticiones de la medición del área foliar por muestra para registrar el valor medio por individuo.

2.4.1.2. Grosor de la hoja: se determinó el peso específico (mg/cm^2), dividiendo el peso seco sobre el área foliar. El peso seco se tomó con una balanza analítica (AND GR-202, California), transcurridas 48 h luego de haber secado las hojas en un horno de secado. El área foliar correspondió a la estimación del tamaño de la misma hoja.

2.4.1.3. Color de la hoja: Se ordenaron las hojas, con su respectiva identificación, sobre una lámina de acetato para ser escaneadas mediante el escáner (HP Officejet 4575, China). Las imágenes obtenidas fueron transformadas a gama de grises con el software ImageJ. De cada una de las 240 hojas se documentó el número de píxeles donde 1 es igual a color negro y 251 a blanco, siendo los valores más altos las tonalidades verdes más claras (Carrillo-Galván *et al.*, 2020).

2.4.1.4. Densidad de tricomas glandulares y no glandulares en las hojas: Para estimar la densidad de tricomas, se recolectaron en 60 plantas seleccionadas para la cosecha, una hoja proveniente de cinco individuos distintos, para cada una de las 12 poblaciones estudiadas (seis

de poblaciones silvestres y seis de poblaciones cultivadas). Esta variable únicamente se estimó en individuos seleccionados para cosecha, debido a que el objetivo del estudio es determinar si hay diferencia en dichas glándulas secretoras como consecuencia del manejo.

Las hojas colectadas se lavaron inmediatamente con una solución de buffer fosfato salino (PBS, marca Gibco®), para posteriormente ser fijadas por inmersión en viales con solución de glutaraldehído al 2.5 % en buffer de cacodilato de sodio al 0.1 M, pH 7.2 (marca EMS) y se transportaron al laboratorio.

En el Laboratorio Nacional de Nano y Biomateriales (LANNBIO), del CINVESTAV, Mérida, las muestras se mantuvieron en la solución fijadora por 24 h y luego fueron retiradas del glutaraldehído y lavadas con PBS. Posteriormente se procedió a la deshidratación gradual de las muestras utilizando concentraciones de etanol al: 20, 30, 50, 70, 90 y 100 % durante 15 min cada una. Se realizaron cortes en la porción central del limbo de cada una de las hojas para obtener submuestras de aproximadamente (1.0 X 1.0 mm²). Las submuestras se sometieron a secado de punto crítico usando CO₂ (Tousimis, modelo SAMDRI 795, Rockville MD, USA), se montaron sobre cilindros metálicos y se recubrieron por pulverización catódica con oropaladio a 20 nm de espesor (Hayat 2000) en una máquina de recubrimiento por pulverización catódica (Denton Vacuum, modelo DESK II, Cherry Hill NJ, USA). Finalmente, las muestras se examinaron usando un microscopio electrónico de barrido (SEM, JEOL, modelo JSM-6360 LV, Tokyo, Japan) a una magnificación de 100X para el conteo de tricomas glandulares capitados y peltados, así como de los no glandulares o pelos de la parte abaxial de la hoja, expresando en densidad promedio (número/mm²); y de 1200X y 1400X para medir el diámetro de los tricomas peltados (µm).

2.4.2. Rendimiento del aceite esencial

En el análisis del rendimiento de aceite en los individuos de poblaciones silvestres y cultivadas de las dos localidades, se tomó una muestra de hojas de cada individuo, con un peso de 25 g, para obtener su aceite esencial mediante la técnica de destilación por arrastre de vapor, siguiendo el procedimiento detallado en el estudio de Calvo-Irabien *et al.* (2014). El rendimiento se expresó como el porcentaje (%) de gramos de aceite obtenidos por cada gramo de hoja de material vegetal destilado, multiplicado por 100.

2.4.3. Composición del aceite esencial

La composición química del aceite esencial se determinó mediante la técnica de cromatografía de gases, utilizando un cromatógrafo de gases Varian (modelo 430-GC, Canadá), equipado con una columna DB5 de 60 m de longitud y 0.25 mm de diámetro interno. El tiempo total empleado para la separación de los componentes fue de 75.75 min. La identificación y cuantificación de los compuestos presentes en el perfil cromatográfico se llevó a cabo mediante la comparación con estándares comerciales, aplicando el mismo método cromatográfico descrito por Calvo-Irabien *et al.* (2009; 2014). Para el análisis de componentes principales de la composición del aceite esencial de las muestras estudiadas, se seleccionaron diez metabolitos (carvacrol, timol, p-cimeno, limoneno, eucaliptol, g-terpineno, terpinen-4-ol, beta-cariofileno, alfa-humuleno, óxido de cariofileno), que coincidían con los mencionados en la literatura como los más representativos de la especie (Llamas-Torres *et al.*, 2022; Calvo-Irabien *et al.*, 2014; Calvo-Irabien *et al.*, 2009).

Para clasificar la frecuencia de los quimiotipos, se consideró predominante aquel compuesto cuyo contenido representara más del 35 % del perfil total de compuestos en cada muestra, asignándolo a uno de los tres quimiotipos reportados: carvacrol, timol o sesquiterpenos (Calvo-Irabien *et al.*, 2014). Además, dado que el carvacrol es uno de los metabolitos más relevantes en términos de calidad y está asociado con un mayor rendimiento del aceite esencial de *L. origanoides*, se determinó su porcentaje en el perfil de cada muestra.

2.4.4. Procesamiento y análisis de datos

2.4.4.1. Morfología foliar, rendimiento y porcentaje de carvacrol del aceite esencial

Para evaluar el efecto la selección (seleccionado y no seleccionado) y del manejo (cultivado y silvestre) en las características morfoanatómicas foliares, así como en el rendimiento y porcentaje de carvacrol en el aceite esencial, se verificó el cumplimiento de los supuestos del modelo (normalidad, homocedasticidad, linealidad e independencia) según Cayuela (2014). Para aquellas variables dependientes que cumplieron estos supuestos (grosor y color de las hojas), se aplicó un modelo lineal de ANOVA de dos factores. En los casos donde los supuestos no se cumplieron (tamaño de la hoja, rendimiento de aceite esencial y porcentaje de

carvacrol), se empleó un ART ANOVA (Aligned Rank Transform) siguiendo las metodologías de Wobbrock *et al.* (2011) y Leys y Schumann (2010).

En todos los análisis, se evaluaron tanto los efectos principales de los factores como su interacción. Finalmente, se realizó una prueba post hoc de Tukey con un nivel de confianza del 95 % para identificar los grupos con diferencias estadísticamente significativas. Todas las variables cuantitativas se presentan en el texto como el promedio \pm el error estándar.

2.4.4.2. Densidad y diámetro de tricomas glandulares y no glandulares

Para evaluar el efecto del manejo (cultivado y silvestre) en la densidad de tricomas (peltados, capitados y no glandulares) y en el diámetro de tricomas peltados, se aplicó un ANOVA de un factor, dado que las variables cumplieron con los supuestos del modelo (Cayuela, 2014). Excepto para los tricomas no glandulares, se realizó una prueba post hoc de Tukey con un nivel de confianza del 95 % para identificar los grupos con diferencias estadísticamente significativas.

2.4.4.3. Composición del aceite esencial

Para evaluar la semejanza en la composición de los aceites esenciales entre los individuos seleccionados y no seleccionados para la cosecha en los dos tipos de manejo (cultivado y silvestre), se consideró la concentración (% de área del cromatograma) de los compuestos mayoritarios presentes en el aceite esencial. Se realizó un análisis jerárquico de conglomerados y un análisis de componentes principales mediante el programa MetaboAnalyst v.6 para determinar si los factores de estudio influían en la formación de grupos según la concentración y composición química del aceite de orégano. Asimismo, se empleó el porcentaje de carvacrol para evaluar su relación con los factores de estudio mediante una prueba ART ANOVA de dos factores (selección y manejo). En cada tratamiento se registró la frecuencia de aparición de cada uno de los tres quimiotipos. Para determinar si la frecuencia de los quimiotipos dependía de la selección y el manejo del orégano, se aplicó una prueba exacta de Fisher (Upton, 1992).

CAPÍTULO III

3. RESULTADOS

3.1. Información sociodemográfica de los interlocutores

En total, se entrevistaron a 44 personas que cosechan y/o cultivan orégano, 23 en Nohuayún (52 %) y 21 en Tedzidz (48 %). El 64 % de entrevistados tienen más de 15 años de experiencia en la cosecha de orégano. En Nohuayún, la mayoría de las personas participantes fueron mujeres (87 %), mientras que en Tedzidz un poco más de la mitad fueron hombres (57 %). El promedio de edad de los participantes es de 51 años, siendo Nohuayún la localidad con personas más jóvenes (23-67 años, \bar{x} = 46 años) en comparación con Tedzidz (29-85 años, \bar{x} = 56 años). Más del 75 % de las personas entrevistadas mencionó que su lengua materna es el maya.

Las principales actividades de las personas que cosechan orégano varían entre las comunidades de estudio. En Nohuayún, la actividad predominante es la cosecha de orégano, con una alta proporción de personas dedicadas exclusivamente a esta tarea (32 %), le siguen el cuidado de niños (16 %) y las labores de costura y bordado (16 %), ambos con igual importancia relativa. En contraste, en Tedzidz, las principales actividades son las labores agrícolas (40 %), que ocupan el primer lugar, seguidas por el trabajo asalariado en comercios o fábricas (20 %) y, en tercer lugar, la cosecha de orégano (15 %) (Figura 3.1). Una diferencia destacable entre ambas comunidades es la presencia de actividades exclusivas, en Nohuayún, se practican la crianza de animales menores (4 %) y la horticultura (12 %); actividades que no se realizan en Tedzidz. Mientras que en Tedzidz se realiza la apicultura (10 %); ausente en Nohuayún (Figura 3.1). La distribución de actividades en Tedzidz muestra una mayor diversificación, con una menor proporción de personas dedicadas exclusivamente al orégano.

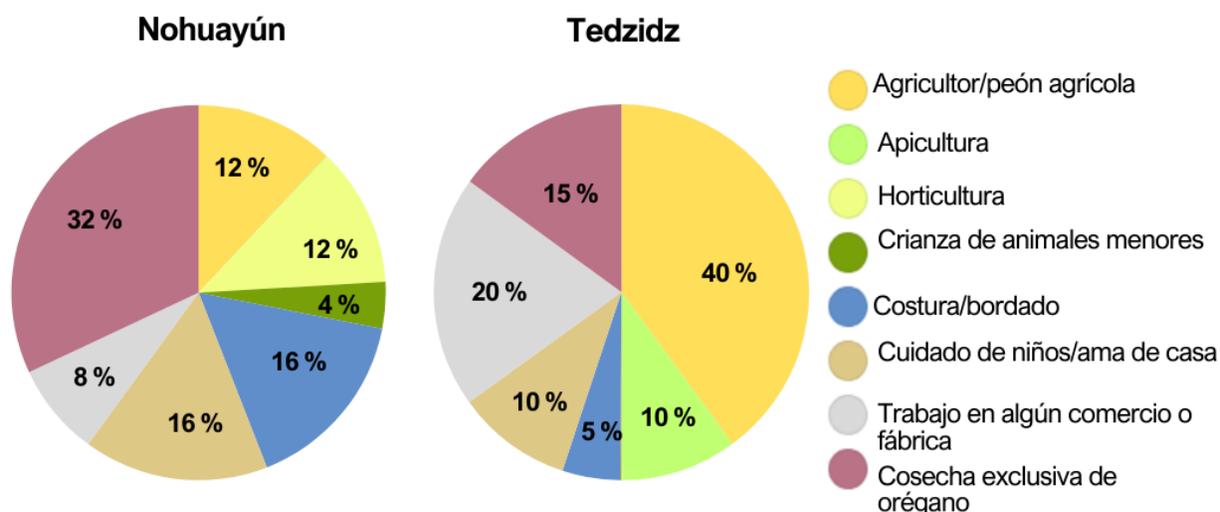


Figura 3.1. Actividades de las personas entrevistadas en las dos localidades de estudio.

3.2. Conocimiento ecológico local

3.2.1 Criterios de selección relacionados con el trasplante de individuos de orégano

De las 44 personas entrevistadas, el 40 % ha obtenido plantas para trasplante tanto del monte como de una parcela cultivada. El 29 % obtiene sus plantas exclusivamente del monte, mientras que un 24 % lo hace solo de la parcela, el 5 % restante mencionó no tener conocimiento sobre el tema. Además, una persona menciona que las trae de la milpa y otra que compró plántulas embolsadas para trasplantarlas.

Se identificaron siete cualidades que las personas consideran al seleccionar plantas de orégano para su trasplante, ya sea de monte a parcela o dentro de las parcelas. La altura fue el criterio predominante, seguido por la cantidad de hojas, el tallo, la raíz, y en menor medida el color, tamaño de las hojas y olor (Figura 3.2 y 3.3).

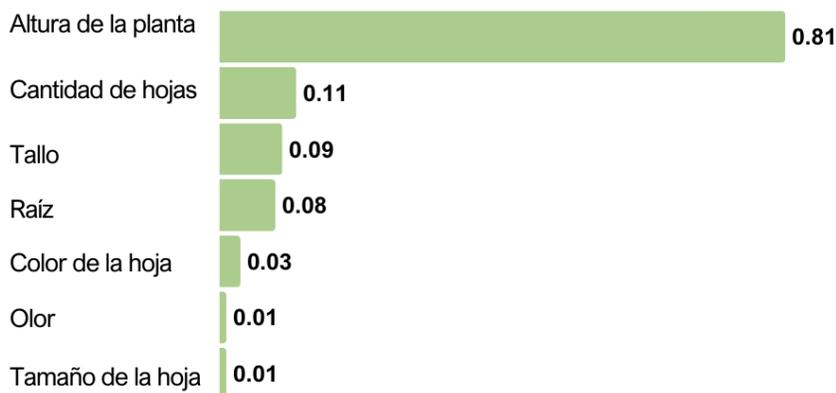


Figura 3.2. Criterios de selección en orden jerárquico para trasplantar una planta de orégano, con base en el índice de Sutrop.



Figura 3.3. Criterios de selección con especificaciones para trasplantar una planta de orégano. Los números dentro de los círculos representan el nivel de importancia del criterio de selección de los recuadros verdes, el recuadro marrón indica el atributo preferido o rango deseado de cada criterio

Respecto a la altura de la planta seleccionada para trasplantar, la mayoría de las personas prefiere las plantas bajas, entre 20 y 50 cm, mientras que una minoría prefiere las plantas mayores, de 50 a 80 cm. La mayoría (70 %) prefiere plantas bajas debido a su arraigo superficial, lo que facilita el trasplante sin dañar las raíces “Los pequeñitos, porque los adultos

ya no pueden trasplantarse porque se arrancan la raíz y se mueren" (♂, 47 años, Nohuayún). En contraste, el 25 % elige plantas altas, al considerarlas con una mayor resistencia, mientras que otras personas consideran que la altura es irrelevante si se trasplanta con raíz completa y se les riega.

Otras personas (25 %) priorizan la cantidad de hojas, asociándola con una buena salud y un mayor éxito en el crecimiento, posterior al trasplante. Sin embargo, algunas descartan este criterio, ya que las hojas pueden secarse y caer tras el trasplante. El 24 % menciona el tallo, destacando su grosor, color oscuro y resistencia como indicadores de fortaleza y capacidad de adaptación al ser trasplantadas. El 13% de las personas consideran la raíz, prefiriéndola pequeña y recta para evitar que se quiebre y mejorar la supervivencia. Finalmente, el 7% de las personas evalúan el color de las hojas, eligiendo plantas de tono verde por su aparente buen estado, mientras que descartan aquellas con hojas amarillentas al asociarlas con estrés o enfermedad. En general, estos criterios de selección de plantas para trasplante están asociados con la facilidad de extracción, la supervivencia y el vigor de las plantas.

3.2.2. Criterios de selección relacionados con la cosecha de hojas de orégano

Las características consideradas para seleccionar una planta de orégano y cosechar sus hojas incluyen criterios tanto a nivel de la planta como de la hoja. La altura de la planta se destaca como el criterio más importante, seguido del tamaño, color y grosor de las hojas. Aunque mencionados con menor frecuencia, también se consideran otros aspectos como la facilidad de desprendimiento de las hojas, la cantidad de hojas, el estado del tallo, el olor y la presencia de flores y semillas (Figura 3.4 y 3.5).

La gran mayoría (83 %) de las 42 personas cosechadoras consideran la altura como un criterio fundamental. Prefieren plantas con una altura entre 80 y 140 cm, ya que estas ofrecen mayor cantidad de hojas óptimas para la cosecha. Evitan las plantas demasiado bajas para no arrancarlas de raíz y, las excesivamente altas para no quebrar sus ramas al tratar de alcanzarlas. Como menciona un cosechador (♂, 46 años, Tedzidz) *"Las plantas bajitas no se cosechan porque se mueren"*.

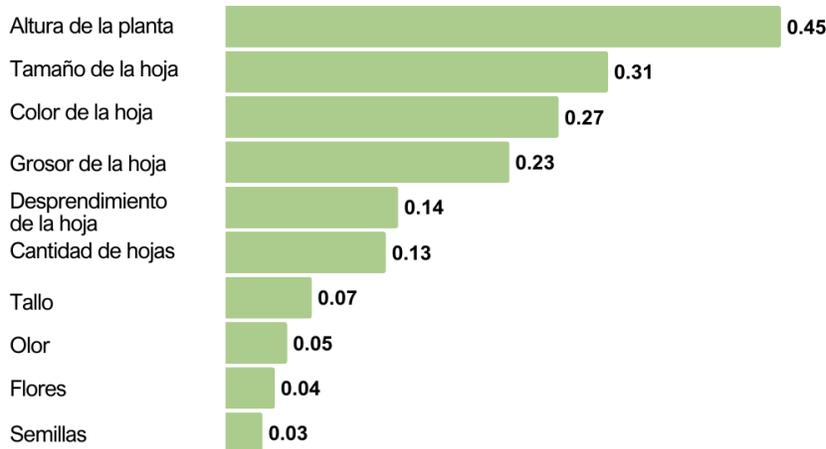


Figura 3.4. Criterios de selección en orden jerárquico para cosechar hojas de orégano, con base en el índice de Sutrop.



Figura 3.5. Síntesis de los criterios de selección empleados para cosechar el orégano. Los números dentro de los círculos representan el nivel de importancia del criterio de selección de los recuadros verdes, el recuadro marrón indica el atributo preferido o rango deseado de cada criterio

El tamaño de las hojas también es determinante (93 % de 42), aunque la mayoría recolecta tanto hojas grandes (aprox. 35 cm²) como pequeñas (3 cm²), algunos prefieren únicamente las

más grandes, que pesan más y provienen de plantas jóvenes "Cuando las matas son primerizas, las hojas se ven grandes; después, conforme las vas cosechando, se quedan pequeñitas, pero igual las bajamos cuando están sazonas" (♀, 46 años, Nohuayún). El color de las hojas es una señal clave (86 % de 42), mientras algunos cosechadores eligen hojas verdes oscuras, por su grosor y facilidad de desprendimiento, otros buscan hojas amarillas, señal de que están en su punto óptimo de maduración; las hojas verdes claras, en cambio, suelen descartarse por ser frágiles y livianas. El grosor de la hoja es otra característica apreciada (76 % de 42), las hojas gruesas son preferidas porque pesan más al secarse y resisten mejor la recolección, a diferencia de las más delgadas, que pueden romperse con facilidad; aunque con menor relevancia, se valora que las hojas se desprendan fácilmente (57 %), lo que permite una cosecha más eficiente y menos dañina para las manos. Asimismo, el 40 % de las personas cosechadoras observa la cantidad de follaje en la planta, prefiriendo aquellas con abundantes hojas, pues mencionan que, así aseguran la supervivencia de la planta tras la cosecha. El tallo también juega un papel importante (29 % de 42), debe ser grueso, resistente y ramificado, ya que un tallo delgado o sin ramificaciones indica debilidad y menor probabilidad de regeneración.

En muy pocos casos, algunos cosechadores recurren al olor para distinguir entre especies aromáticas, en ocasiones muy parecidas fenotípicamente a *L. origanoides* (como es el caso de *Lantana* sp.) o para identificar hojas en su punto ideal (25 %), y afirman que las hojas más maduras desprenden un aroma más intenso. También se considera la floración (17 %) y la presencia de semillas (14 %) como señales de que la planta está lista para la recolección.

No obstante, al cosechar en el monte las personas recolectoras mencionan que, cosechan el orégano tal como lo encuentran, aunque a veces las hojas no cumplan los criterios idóneos, porque el recorrido largo y agotador bajo el intenso calor y la competencia entre las personas cosechadoras por el recurso no les permite esperar. En cambio, en sus parcelas, donde estas limitaciones son menores, aguardan a que las hojas alcancen el tamaño, grosor y color óptimos antes de cosecharlas, garantizando así un mayor peso al secarse.

Las entrevistas revelan que el conocimiento ecológico local emerge como un proceso cognitivo de enfoque integral y colectivo, que trasciende la mera observación individual para constituirse en un sistema dinámico de interpretación ambiental. No se limita a atributos físicos, sino considera diversas fuentes de experiencia y percepción, por un lado, se consideran señales ambientales, como la humedad del sitio, la profundidad del suelo, la exposición al sol y

la fenología de las plantas, así como la presencia de otras personas recolectando, o bien los requisitos del mercado, lo cual puede influir en la urgencia o selectividad de la cosecha. A esto se suma la experiencia práctica acumulada: el recuerdo de trasplantes exitosos o fracasados y los resultados de cosechas anteriores que incentivan una retroalimentación constante, ajustando las reglas de decisión. Además, las percepciones sensoriales inmediatas, como son: la altura de planta, el tamaño, el color y el grosor de las hojas, entre otras, se convierten en atajos interpretativos que permiten una evaluación rápida sobre el punto óptimo de las hojas para la cosecha y la viabilidad de las plantas y su probabilidad de sobrevivencia para el trasplante.

3.2.3. Aprendizaje y enseñanza en comunidad

Las personas cosechadoras de orégano en Nohuayún y Tedzidz han adquirido su conocimiento desde una edad promedio de diez años. Del total de entrevistados, el 76 % aprendió principalmente a través de la práctica o experiencia propia, aunque algunas veces les dijeron qué hacer. Un cosechador de Tedzidz (♂, 75 años) afirma: *"Vas aprendiendo qué hacer y no hacer, la misma práctica te va enseñando cómo manejar tu orégano"*. Los principales transmisores del conocimiento fueron abuelos/as y cuñados/as, seguidos de los cónyuges y padres. Este aprendizaje incluye consejos y descripciones sobre técnicas que se han transmitido de generación en generación. Una cosechadora de Nohuayún (♀, 43 años) comparte: *"Me decía (refiriéndose al tallo), hay que agarrar la varita desde abajo y tú le jalas"*.

También mencionaron haber aprendido a cosechar observando (21 %), como relata una cosechadora (♀, 52 años, Nohuayún): *"Vimos cómo lo hace (hace referencia a su padre) y lo hacíamos"*; los principales modelos de aprendizaje observacional incluyeron a los cónyuges, seguidos de los abuelos, madres y padres. Otros mencionaron haber aprendido observando a vecinos y cuñadas.

Por otro lado, la mayoría de las/os interlocutoras/es indicaron que han enseñado a cosechar orégano (83 %) y el porcentaje restante (17 %) mencionó que no lo han hecho; de los primeros, el 42 % enseñó a sus hijos, el 25 % a vecinos y niños de la localidad, el 23 % a otros familiares, el 10 % a sus nietos. Las principales formas de enseñar los conocimientos fueron la observación y repetición, en el 52 % de las respuestas *"Los chiquitos aprenden preguntando y viendo"* (♀, 52 años, Nohuayún), le sigue la imitación práctica con un 24 %, mientras la cuarta parte de los entrevistados no respondió (24 %).

El 82 % de los participantes considera importante la enseñanza y transmisión de este conocimiento ecológico local, siempre y cuando a los menores les interese aprender. Las razones de importancia mencionadas incluyen, en primer lugar, la generación de ingresos económicos, (34 %) “*Es importante a que busquen su dinero*” (♀, 65 años, Nohuayún), seguido por la importancia de compartir conocimientos, así como la identificación y el aprendizaje sobre la especie (24 %) “*Sí, para que sepan por qué es bueno que esté sazón y no tierno*” (♂, 75 años, Tedzidz), y la tercera razón está relacionada con el cuidado de la especie para mantenerla en el tiempo y poder aprovecharla a largo plazo (24 %) “*Sí porque muchos no lo hacen bien, estropean la mata, lo maltratan*” (♂, 59 años, Nohuayún). Por otro lado, quienes no consideran importante enseñar cómo cosechar argumentan que este conocimiento es común entre los pobladores y no necesita ser transmitido, ya que todos lo saben.

Con relación a la integración de nuevos conocimientos sobre la selección en la cosecha, el 32 % de los entrevistados ha experimentado cambios; estos incluyen el aprendizaje y la capacidad de distinguir las diferentes etapas de crecimiento de las hojas, algo que no podían hacer durante su niñez. Además, ahora evitan seleccionar plantas pequeñas o tiernas, así como aquellas infestadas de arañas. Sin embargo, una minoría ha mencionado que actualmente es menos selectiva y no se limita a un solo tipo de hojas al cosechar.

3.3. Influencia de la selección y el manejo en la morfoanatomía de las hojas, la calidad y cantidad del aceite esencial de orégano

3.3.1. Morfoanatomía de las hojas

Respecto al tamaño de hoja, estimado mediante el área foliar, el ART ANOVA factorial mostró que la interacción entre la selección y el manejo fue significativa ($F_{(1,236)} = 73.68, p < 0.0001$). Asimismo, el efecto principal de los factores selección y manejo fueron significativos ($F_{(1,236)} = 98.51, p < 0.0001$; $F_{(1,236)} = 77.06, p < 0.0001$) respectivamente. Se observó un efecto notable en las hojas seleccionadas de las poblaciones cultivadas, con un área foliar promedio de $\bar{x} = 16.25 \text{ cm}^2 \pm 6.26$, presentando, incluso, el doble del área en comparación con los otros tratamientos (Figura 3.6.a). Los resultados observados confirman la hipótesis de que las condiciones de cultivo facilitan el crecimiento de las hojas, aumentando su tamaño en comparación con el tamaño de las hojas en poblaciones silvestres, en especial de aquellas no seleccionadas, observando en la Figura 3.7.a, cómo la distribución del tamaño de las hojas

cultivadas seleccionadas exhibe una mayor diferencia en contraste con los demás tratamientos, separándose claramente de las demás curvas.

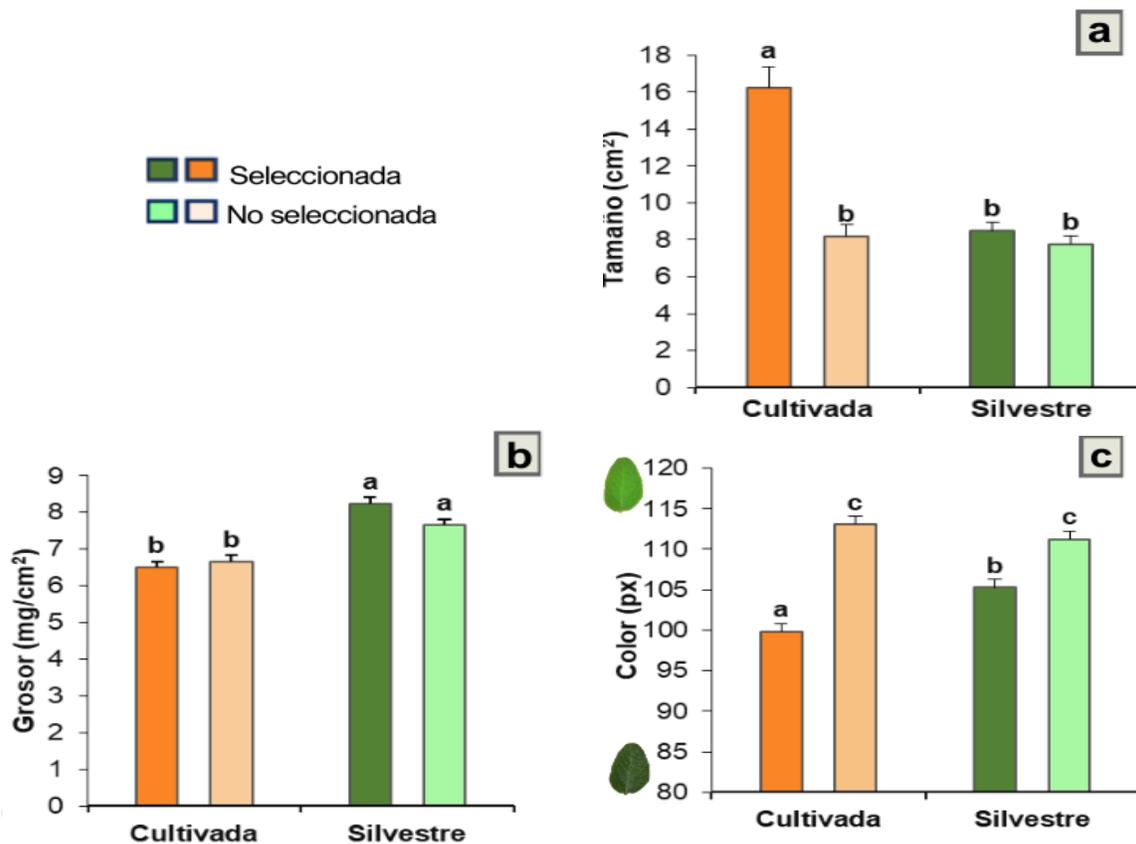


Figura 3.6. Morfoanatomía de las hojas de *L. origanoides* influenciada por la interacción entre la selección y el manejo, a) tamaño, b) grosor y c) color. Las letras distintas indican diferencias significativas entre las poblaciones (Tukey, $p < 0.05$).

La interacción entre la selección y el manejo, en relación con el grosor de las hojas fue significativa ($F_{(1,236)} = 4.63$, $p = 0.0325$). El efecto principal del factor selección no resultó significativo ($F_{(1,236)} = 1.53$, $p = 0.2171$), mientras que para el factor manejo sí ($F_{(1,236)} = 60.41$, $p < 0.0001$). Los resultados sugieren que el grosor de la hoja está más influenciado por el manejo que por la selección, siendo más gruesas las hojas de los individuos de poblaciones silvestres, independientemente de si fueron seleccionadas o no (Figura 3.6.b y 3.7.b), la tendencia general de los resultados, respalda la hipótesis de que las poblaciones en ambientes menos manejados (silvestres) desarrollan hojas más gruesas, una adaptación a condiciones más exigentes.

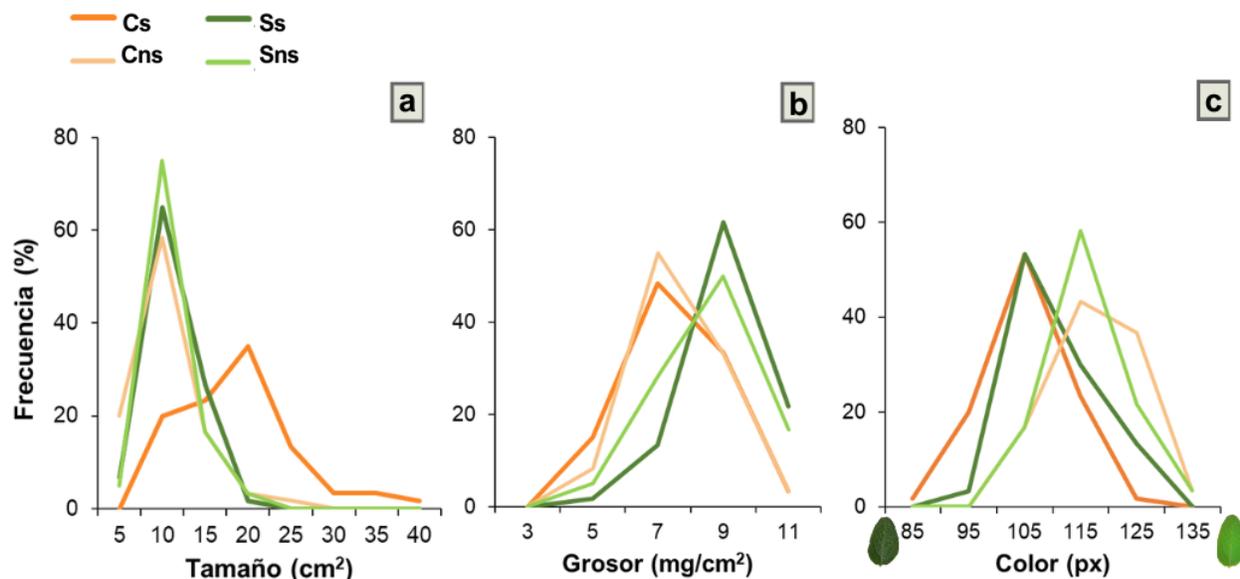


Figura 3.7. Distribución de frecuencias de atributos morfoanatómicos foliares en *L. origanoides* por cada tratamiento, Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionada, Sns: silvestre no seleccionada. a) Tamaño de las hojas, b) grosor de las hojas y c) color de las hojas.

En cuanto a la variación del color de las hojas, el ANOVA factorial mostró que la interacción entre la selección y el manejo fue significativa ($F_{(1,236)} = 13.98$, $p = 0.0002$). El efecto principal del factor selección también fue significativo ($F_{(1,236)} = 91.64$, $p < 0001$), mientras que para el factor manejo no lo fue ($F_{(1,236)} = 3.39$, $p = 0.06$). Según los resultados obtenidos, las hojas seleccionadas presentan una tonalidad verde más oscura en comparación con las no seleccionadas, y esta diferencia es más notoria en función del manejo. Las poblaciones cultivadas seleccionadas muestran una tonalidad más oscura ($\bar{x} = 99.84$ pixeles ± 0.98) en comparación con las poblaciones silvestres seleccionadas ($\bar{x} = 105.27$ pixeles ± 1.01 , Figura 3.6.c). Se evidencia que la selección tiene un impacto más significativo que el manejo, ya que las plantas seleccionadas, de poblaciones silvestres y cultivadas, presentan un tono verde más oscuro, diferenciándose claramente de las plantas no seleccionadas (Figura 3.7.c). Esta respuesta sugiere que el efecto de la intervención humana sí influye, pero especialmente cuando incluye un proceso de selección, lo que confirma parcialmente la hipótesis y aporta una precisión valiosa: la selección es más determinante que el entorno de cultivo en este caso.

3.3.1.1. Densidad y diámetro de tricomas glandulares y no glandulares

Para la densidad de los tricomas glandulares peltados, el ANOVA mostró que el efecto del manejo fue significativo ($F_{(1,58)} = 7.14$, $p = 0.0098$). Las poblaciones silvestres presentan una

mayor densidad de tricomas peltados ($\bar{x} = 74/\text{mm}^2 \pm 3.59$), en comparación con las poblaciones cultivadas ($\bar{x} = 57/\text{mm}^2 \pm 2.80$) (Figura 3.8 a). Es importante destacar que, aunque el manejo afecta la densidad de los tricomas, no tiene un efecto significativo sobre su diámetro ($\bar{x} = 42.85\mu\text{m} \pm 0.44$), como lo indican los análisis de ANOVA ($F_{(1,58)} = 0.17$, $p = 0.6784$, Figura 3.8.d); el manejo influyó en la cantidad de tricomas, pero no en su tamaño en las poblaciones estudiadas.

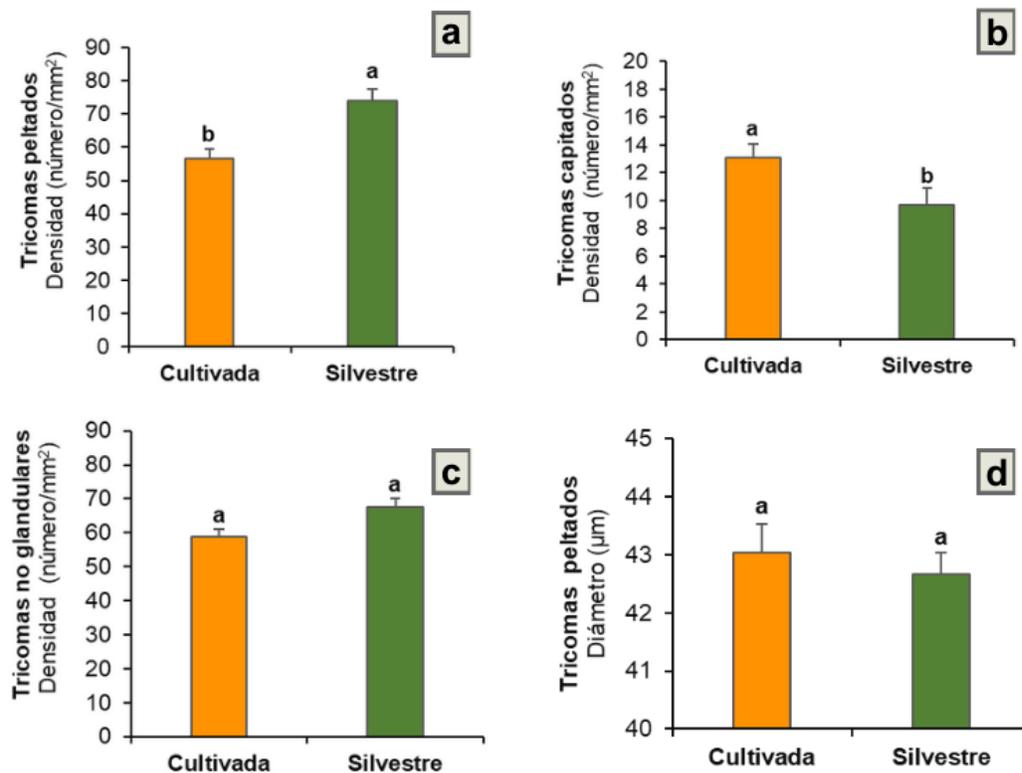


Figura 3.8. Densidad y diámetro de los tricomas en las hojas de *L. origanoides*, influenciados por el manejo, a y b) densidad de tricomas glandulares (número/ mm^2), c) densidad de tricomas no glandulares y d) diámetro de tricomas peltados (μm). Las letras distintas indican diferencias significativas entre las poblaciones de cada grupo (Tukey, $p < 0.05$).

Respecto a la densidad los tricomas glandulares capitados, el ANOVA mostró que, al igual que con los tricomas peltados, el efecto del manejo fue significativo ($F_{(1,58)} = 4.56$, $p = 0.0370$). Sin embargo, la tendencia es opuesta, siendo mayor la densidad de tricomas capitados en poblaciones cultivadas, con una media de 13 tricomas/ $\text{mm}^2 \pm 0.98$, en contraste con las poblaciones silvestres (Figura 3.8.b). Para la densidad de tricomas no glandulares o pelos, el

ANOVA mostró que el manejo no tuvo efecto significativo la presencia de pelos o tricomas no glandulares ($F_{(1,58)} = 3.11$, $p = 0.0831$), no depende del manejo que se le dé a la planta (Figura 3.8.c). Los resultados demuestran que la hipótesis es válida para los tricomas peltados (mayor densidad en silvestres), pero no es generalizable a todos los tipos de tricomas.

3.3.2. Aceite esencial

El rendimiento de aceite esencial, el ART ANOVA factorial mostró que la interacción entre la selección y el manejo fue significativa ($F_{(1,236)} = 15.45$, $p = 0.0001$). Sin embargo, el efecto principal de los factores, selección y manejo no fue significativo ($F_{(1,236)} = 0.03$, $p = 0.8532$; $F_{(1,236)} = 0.10$, $p = 0.7506$, respectivamente). En la Figura 3.9.a se observa que la selección incrementa el rendimiento en las poblaciones silvestres; sin embargo, en las cultivadas, son las no seleccionadas las que presentan un mayor rendimiento. No hay un patrón de tendencia clara del rendimiento de aceite respecto al manejo y la selección. El rendimiento promedio depende de la interacción de ambos factores. Los individuos de las poblaciones cultivadas no seleccionadas (Cns) $\bar{x} = 3.37 \% \pm 0.14$ y las silvestres seleccionadas (Ss) $\bar{x} = 3.28 \% \pm 0.16$, son las que muestran mayor rendimiento.

El ART ANOVA factorial mostró que, para el contenido de carvacrol, la interacción entre la selección y el manejo fue significativa ($F_{(1,236)} = 4.96$, $p = 0.026$) al igual que para el efecto principal de la selección ($F_{(1,236)} = 10.59$, $p = 0.0012$), mientras que para manejo no fue significativo ($F_{(1,236)} = 3.14$, $p = 0.077$). Se observa la influencia de la selección en las poblaciones cultivadas, las cuales poseen un menor contenido de carvacrol ($\bar{x} = 40.68 \% \pm 0.88$), en contraste con las poblaciones cultivadas no seleccionadas ($\bar{x} = 48.33 \% \pm 1.12$), mientras que en las poblaciones silvestres el efecto de la selección fue contrario, mayor rendimiento en las no seleccionadas (Figura 3.9.b). Estos resultados contrastan con la hipótesis planteada en la que se esperaba que haya mayores rendimientos y porcentaje de carvacrol en las poblaciones cultivadas seleccionadas, si el móvil de selección y manejo fueran las plantas con mayor rendimiento de aceite esencial.

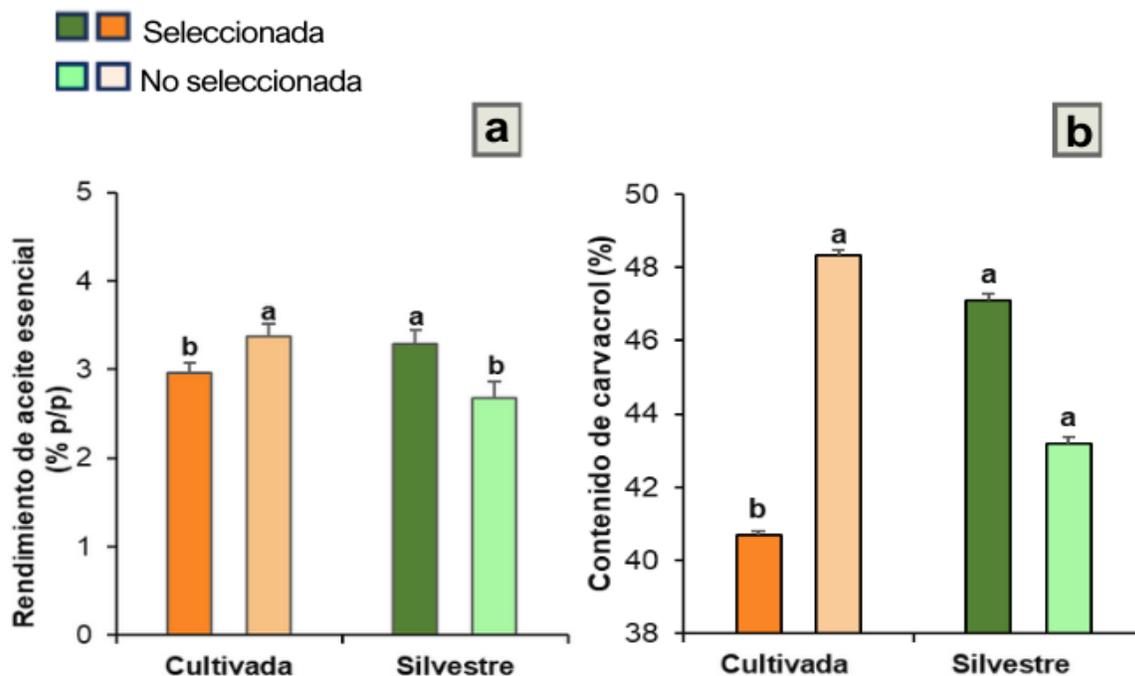


Figura 3.9. Aceite esencial de *L. origanoides* influenciado por la interacción entre la selección y el manejo, a) rendimiento de aceite esencial y b) contenido de carvacrol (%). Las letras distintas indican diferencias significativas entre las poblaciones de cada grupo (Tukey, $p < 0.05$).

Respecto al contenido de metabolitos mayoritarios presentes en el aceite de *L. origanoides*, se observaron tres grupos, el primero conformado por las muestras que presentaron mayor contenido de carvacrol (C), el segundo por las que mostraron mayoritariamente timol (T), y el tercer grupo compuesto por las muestras que presentaron contenido mayoritario de sesquiterpenos. En relación con los tratamientos estudiados, se observa que en el eje correspondiente a los sesquiterpenos (p- cimeno, limoneno, eucaliptol, g-terpineno, terpinen-4-ol, b-cariofileno, alfa-humuleno, óxido de cariofileno) predominan las muestras de las poblaciones silvestres (Figura 3.10). Por otro lado, en el eje que muestra la mayor concentración de timol, se destacan principalmente las muestras de poblaciones cultivadas, especialmente las seleccionadas. Sin embargo, en el eje que refleja la concentración de carvacrol, no se evidencia un predominio claro de ningún tratamiento en particular (Figura 3.10). Estos resultados son coherentes con los hallazgos presentados en la Figura 3.11, que muestran la distribución de quimiotipos por tratamiento.

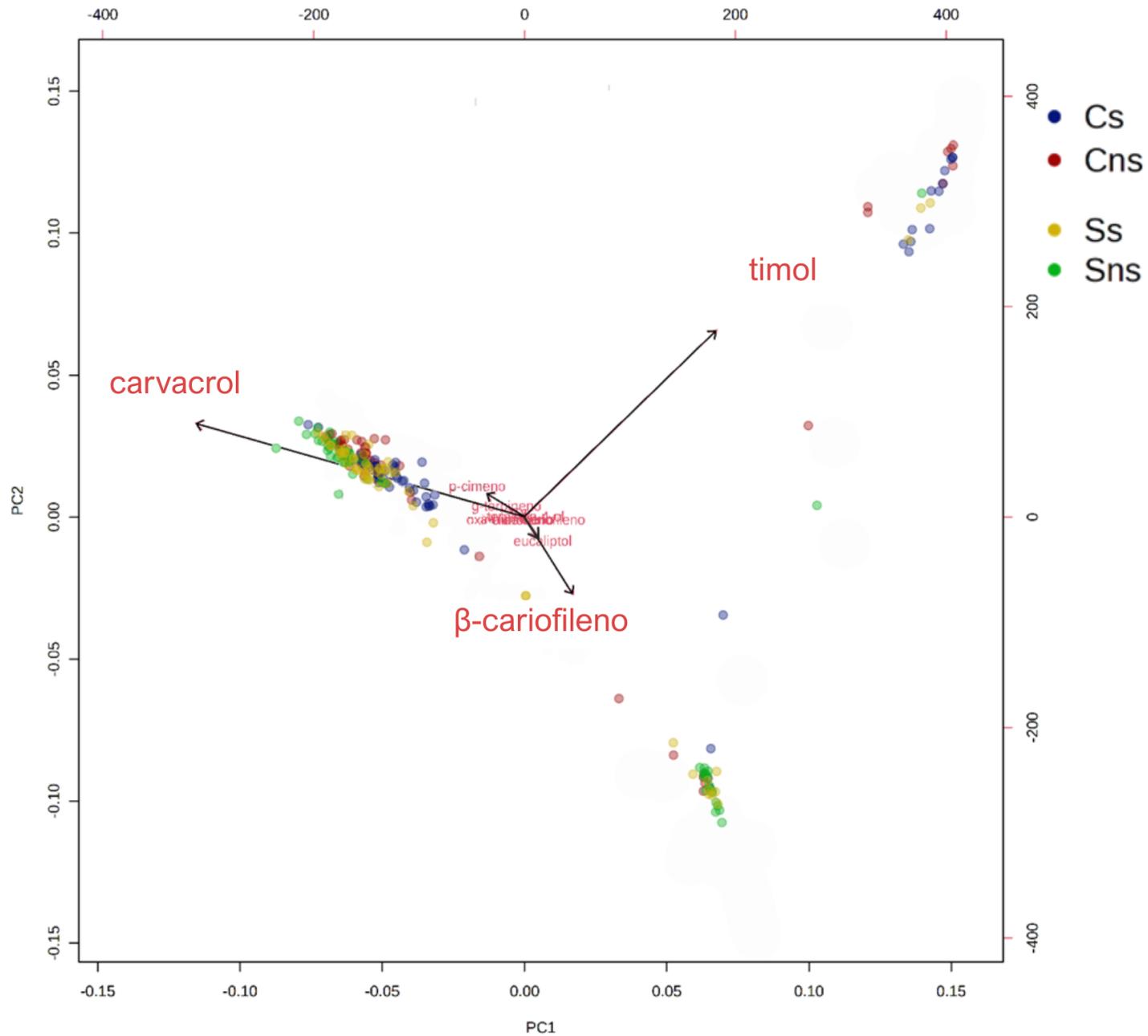


Figura 3.10. Composición química del aceite de *L. origanoides* (PCA) en las localidades de Nohuayún y Tedzidz en los diferentes tratamientos de selección y manejo. Se muestran los 10 compuestos mayoritarios. Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionada, Sns: silvestre no seleccionada.

3.3.3. Distribución de los quimiotipos de orégano en cada tratamiento

El quimiotipo carvacrol es el predominante en todos los tratamientos, con porcentajes altos (68-87 %). En el caso del quimiotipo timol, el porcentaje es bajo en todos los tratamientos, entre 5 % y 14 %, y de hecho es inexistente en el tratamiento silvestres no seleccionados. El quimiotipo sesquiterpeno presenta una tendencia mayor en las poblaciones silvestres, en especial no seleccionadas (Figura 3.11). No obstante, los resultados de las pruebas de Fisher sugieren que no hay diferencias significativas en la frecuencia de la presencia de los quimiotipos carvacrol ($p = 0.465$, IC95 % = 0.68-2.34), timol ($p = 1$, IC95 % = 0-0.09) o sesquiterpenos ($p = 0.463$, IC95 % = 0.09-2.93), en función de los tratamientos de selección y manejo.

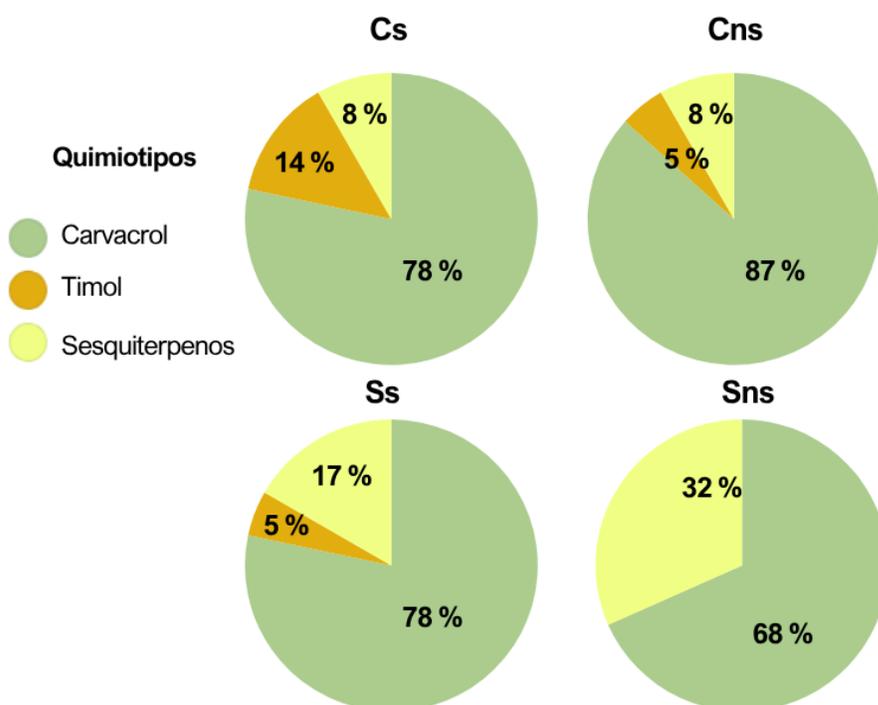


Figura 3.11. Presencia de quimiotipos de *L. origanoides* por cada tratamiento. Cs: cultivada seleccionada, Cns: cultivada no seleccionada, Ss: silvestre seleccionada, Sns: silvestre no seleccionada.

3.4. Relación del conocimiento ecológico local con las variaciones morfoanatómicas y del aceite esencial

Los resultados de este trabajo evidenciaron que los criterios de selección no son independientes entre sí, ya que las personas consideran varias características

simultáneamente para identificar a las plantas idóneas para ser cosechadas. Además, se observó que, especialmente en el monte, todas las plantas son recolectadas al finalizar el período de cosecha. Esto se debe a que las plantas seleccionadas inicialmente son aquellas que presentan las características deseables de una fase más avanzada del desarrollo de las hojas, específicamente antes de que comience la fase reproductiva. Por lo tanto, las plantas que no fueron seleccionadas en un primer momento, serán recolectadas unas semanas después, una vez que cumplan con los criterios de cosecha utilizados por las personas recolectoras.

De los diez criterios de selección mencionados por las personas cosechadoras, se cuantificaron tres: tamaño, color y grosor de las hojas. Entre estas tres características morfológicas, el orden de prioridad que señalaron los entrevistados fue: primero el tamaño de la hoja, luego el color y finalmente el grosor. Coincidiendo con lo anterior, los datos cuantificados sobre el área foliar mostraron que en las poblaciones cultivadas seleccionadas se encontraron las hojas más grandes, mientras que en las poblaciones silvestres no se observa una variación significativa en el tamaño (Figura 3.4 y 3.6.a).

La segunda característica mencionada como importante, el color de la hoja, los resultados cuantitativos reflejan una correspondencia clara entre lo que los participantes mencionan y lo que hacen al seleccionar. Tanto en poblaciones cultivadas como en las silvestres se observa que se prioriza la selección de hojas de color verde oscuro, siendo más notable la diferencia en color entre individuos seleccionados y no seleccionados en las poblaciones cultivadas (Figura 3.4 y 3.6.c).

En relación con el grosor de la hoja, aunque las personas entrevistadas expresaron una preferencia por seleccionar hojas gruesas durante la cosecha, los resultados cuantitativos no respaldaron esta afirmación. Al medir esta característica, no se observó una correspondencia entre lo mencionado por las personas cosechadoras y los datos obtenidos, lo que sugiere que la percepción subjetiva de grosor por parte de las personas cosechadoras podría no haberse reflejado de manera precisa en las mediciones realizadas. Sin embargo, se observa un fuerte impacto del manejo, con la presencia de hojas más gruesas en las poblaciones silvestres en comparación con las cultivadas (Figura 3.4 y 3.6.b).

Aunque dos entrevistados mencionaron que el aroma es un criterio de selección, señalando que las hojas listas para la cosecha tienen un olor más intenso que las no seleccionadas, no se

observó una correspondencia clara con el porcentaje de carvacrol, el compuesto relacionado directamente con el aroma a “orégano”. Las poblaciones seleccionadas bajo cultivo muestran, una menor concentración de carvacrol en comparación con los otros tratamientos (Figura 3.9.b). Asimismo, aunque los factores de selección y manejo influyen en el rendimiento, la tendencia no fue concluyente.

El aroma del orégano está asociado con las glándulas productoras de compuestos volátiles, y en este estudio se observó que las plantas silvestres tienen mayor presencia de tricomas peltados, mientras que las cultivadas presentan más tricomas capitados (Figura 3.8). Esta diferencia no respalda la idea de que el aroma influya en la selección, ya que solo fue mencionada por dos personas y en este estudio solo se evaluó el efecto del manejo, el cual parece ser el principal factor asociado a la variación en los tricomas. Además, no se detectó un patrón concluyente que relacione la abundancia de tricomas, ni peltados ni capitados, con el rendimiento de aceite esencial o el porcentaje de carvacrol (Fig. 3.8 y 3.9).

CAPÍTULO IV

4. DISCUSIÓN

4.1. Conocimiento ecológico local

Las diferencias sociodemográficas entre Nohuayún y Tedzidz reflejan dinámicas sociales y económicas que influyen en el conocimiento ecológico local sobre la cosecha del orégano. En Nohuayún, la cosecha de orégano fue la actividad que representa la principal fuente de ingresos, entre las personas entrevistadas. Predominan las mujeres cosechadoras (87 %), lo que sugiere que el conocimiento sobre el manejo del orégano se transmite principalmente dentro de este grupo de personas. En contraste, en Tedzidz, la participación masculina es mayor (57 %), lo que podría estar relacionado con una diversificación económica que incluye otras actividades agrícolas de mayor escala, como los cultivos de cítricos y pitahaya, así como roles tradicionales de género que se suele dar en las comunidades rurales, confirmando lo que estudios previos han documentado sobre la importancia del contexto sociocultural en la formación sobre saberes locales (Luswaga, 2023; Siar, 2003; Cruz, 1998).

4.1.1. Trasplante de individuos de orégano

Para el trasplante, la altura de la planta presentó un valor de 0.81 en el índice de Sutrop, considerablemente superior al resto de los criterios evaluados, lo cual indica su gran relevancia en la memoria colectiva de los participantes. Este resultado sugiere que dicho rasgo constituye un criterio central y compartido en la toma de decisiones, asociado a la percepción de vigor, adaptación al trasplante o productividad futura de la planta. Esta estrategia, orientada a maximizar la tasa de sobrevivencia, es consistente con prácticas observadas en el manejo etnobotánico de otras especies, como *Bursera bipinnata* (Abad-Fitz *et al.*, 2020). En contraste, otros criterios como la cantidad de hojas ($S = 0.11$), el grosor del tallo ($S = 0.09$), la raíz ($S = 0.08$) o el color y tamaño de las hojas ($S \leq 0.03$) obtuvieron valores mucho menores, reflejando una menor centralidad y consenso. Esta dispersión en los valores sugiere que, aunque existen múltiples criterios empleados en la selección, no todos tienen el mismo peso ni son igualmente compartidos, lo que apunta a una estructura jerárquica en el conocimiento local. Así, aunque el proceso de selección para el trasplante de individuos de orégano puede parecer complejo y multifactorial, en la práctica está organizado en torno a patrones comunes y generalizables,

más que a decisiones puramente individuales o exclusivas y por tanto podemos afirmar que forma parte del conocimiento ecológico local asociado con el manejo y selección de *L. origanoides*.

4.1.2. Cosecha de individuos de orégano

Los resultados del índice de Sutrop también pusieron de manifiesto una jerarquía en los criterios de selección para la cosecha de orégano entre las recolectoras y recolectores mayas del noroeste de Yucatán, revelando un conocimiento ecológico local profundamente funcional y relacional. La altura de la planta emergió como el criterio más sobresaliente ($S = 0.45$), lo que refleja la percepción de que ejemplares de mayor porte (80-140 cm) han superado presiones bióticas y abióticas, garantizando mayor probabilidad de regeneración (Abad-Fitz *et al.*, 2020). A esto le siguen el tamaño de la hoja ($S = 0.31$), el color ($S = 0.27$) y el grosor ($S = 0.23$). La preferencia por hojas grandes responde a su mayor peso y valor comercial, aunque en escenarios de recolección continua se aprovechan hojas de diversos tamaños para no desperdiciar el recurso, y la inversión de tiempo, especialmente en la cosecha en el monte. El color se vincula con la madurez: las hojas verdes oscuras son altamente valoradas por su grosor y resistencia, mientras que las amarillas indican un punto óptimo de cosecha por su facilidad de desprendimiento, en contraste, las hojas de color verde claro suelen descartarse debido a su fragilidad y menor peso.

En cuanto a los criterios secundarios como la facilidad de desprendimiento ($S = 0.14$), cantidad de hojas ($S = 0.13$), grosor de tallo, olor, presencia de flores y semillas ($S < 0.07$), si bien, menos citados, contribuyen de forma complementaria al proceso de selección, al formar parte de un conjunto de factores que interactúan y orientan la toma de decisiones. El desprendimiento indica facilidad de cosecha y mínimo daño al tejido, mientras que la presencia de flores o semillas señala el final del ciclo productivo.

Estos atributos morfológicos no son entendidos de forma aislada, sino como indicadores que permiten inferir propiedades ecológicas clave como la salud de la planta, resistencia mecánica, su capacidad de regeneración de biomasa y su estado de madurez fisiológica, coincidiendo con lo encontrado por Gaoue y Tickin, 2009 para *Khaya senegalensis* y Pérez-Hernández *et al.*, 2023, para las hojas de *Piper auritum*.

La prominencia de estos rasgos morfológicos concuerda con diversos estudios etnobotánicos. En la hoja santa (*Piper auritum*) se documenta la preferencia por hojas de gran

tamaño, madurez y resistencia para uso culinario, descartando el olor como indicador fiable, pues todas las hojas comparten un perfil aromático similar (Pérez-Hernández *et al.*, 2023). De igual modo, en el laurel silvestre (*Litsea glaucescens*), algunos recolectores distinguen variedades por el tamaño y largo de la hoja, seleccionan hojas maduras de ambientes sombreados por su mayor calidad organoléptica (Ortega-Meza *et al.*, 2021; Blancas *et al.*, 2016).

La selección de criterios para cosecha, no se trata de una simple suma de apelaciones a rasgos físicos, sino de una síntesis que integra percepciones sensoriales, experiencia histórica y dinámicas sociales. Esto es similar al caso de los Fulani, que emplean la técnica de “Sopoodu” para podar la caoba africana (*Khaya senegalensis*), protegiendo el árbol, favoreciendo su crecimiento y reproducción, también se guían por el color de las hojas para predecir su palatabilidad y seleccionar así el follaje más nutritivo para el ganado (Gaoue y Ticktin, 2009). Además, como lo reportan Tiétiambou *et al.* (2020), en el cedro macho (*Carapa procera*), quienes observaron que, en las especies con mayor valor de uso y utilidad, se da una mayor capacidad de selección de características, lo que, a su vez, favorece mejores acciones de manejo y conservación.

El olor, aunque utilizado por pocos recolectores, constituye un referente basado en el conocimiento sensorial y la experiencia; permite diferenciar entre especies como los cinco negritos (*Lantana* sp.) y el orégano americano (*L. origanoides*), así como evaluar la madurez de las hojas, lo que evidencia cómo el conocimiento local se basa en la observación y la percepción (Rodríguez y Quintanilla, 2019); sin embargo, el aroma no se emplea para distinguir o seleccionar entre plantas de *L. origanoides*, tal como también reportó Llamas-Torres *et al.* (2022).

Estos hallazgos sugieren la universalidad de los principios del conocimiento ecológico local en sistemas de aprovechamiento del recurso a largo plazo y cómo las prácticas mayas yucatecas de selección se alinean con las de otras culturas y especies, desde los rarámuri que cosechan solo lo necesario para preservar meristemos y semillas (LaRochelle y Berkes, 2003), hasta recolectores de laurel y del copal silvestre (*Bursera bipinnata*) que escogen individuos basándose en atributos que aseguran la calidad comercial de las hojas y la resina, así como la regeneración de la planta (Ortega-Meza *et al.*, 2021; Abad-Fitz *et al.*, 2020; Tiétiambou *et al.*, 2020).

Al comparar el proceso de selección para trasplante con el de cosecha de hojas, se observa que el primero tiende a estar dominado por un criterio altamente valorado (altura de la planta), mientras que el segundo, involucra una evaluación simultánea de múltiples características (color, grosor, tamaño, desprendimiento de la hoja). Esto sugiere que, desde el punto de vista cognitivo y operativo, la cosecha de hojas podría representar un proceso más complejo, al requerir una observación más detallada e inmediata del estado de las hojas, en comparación con el trasplante, que se apoya predominantemente en un solo indicador visual.

Este análisis aporta evidencia para comprender cómo las comunidades priorizan ciertos rasgos sobre otros y cómo estas decisiones están fundamentadas en experiencias compartidas y acumuladas a lo largo del tiempo, reflejando un sistema de conocimiento integrado que articula percepciones ambientales, experiencias prácticas y dinámicas sociales para la toma de decisiones en el trasplante y la cosecha de hojas de *L. origanoides*.

Sin embargo, cuando la urgencia por obtener ingresos y la competencia por el recurso aumentan, especialmente en el monte, este conocimiento integrado se ve amenazado. Bajo presión, las recolectoras tienden a ignorar sus propias normas de selección, priorizando la rapidez y el volumen de recolección sobre las pautas que garantizan la regeneración del orégano. Esta tensión entre el saber y la práctica social podría representar un riesgo potencial para la sostenibilidad de las poblaciones silvestres (Rodríguez y Quintanilla, 2019).

4.1.3. Adquisición y transmisión del conocimiento local

El aprendizaje sobre la cosecha de orégano es un proceso empírico que combina observación y práctica, con la transmisión del conocimiento ecológico local. Inicia en promedio a los diez años, coincidiendo con lo reportado en otros estudios sobre comunidades rurales e indígenas (García *et al.*, 2018; Correa-Chávez *et al.*, 2015; Rogoff *et al.*, 2015). La transmisión de este conocimiento ocurre principalmente dentro del núcleo familiar, similar con investigaciones previas sobre la adquisición de saberes etnobotánicos y el uso de especies. En este tipo de conocimientos, la enseñanza intergeneracional desempeña un papel fundamental para la preservación y continuidad de prácticas de uso, manejo de especies y saberes (Teshome *et al.*, 2023; Wanjohi *et al.*, 2020).

El 76 % de los entrevistados adquirió esta habilidad mediante la práctica directa de cosecha, y un 21 % lo hizo a través de la observación sobre cómo otras personas realizan el trasplante y la cosecha. Esto evidencia la relevancia del aprendizaje observacional y participativo (LOPI, por

sus siglas en inglés). Este modelo facilita la transmisión del conocimiento al involucrar a niños y jóvenes en las actividades cotidianas del campo, donde la interacción con adultos fortalece la adquisición de habilidades (Cervera-Montejano, 2023; Rogoff *et al.*, 2015; Urrieta, 2015). En este contexto, la enseñanza basada en la interacción social permite que los niños no solo observen, sino que también reciban instrucciones sobre los criterios de selección y las técnicas de recolección, lo que optimiza la eficiencia del proceso y garantiza su continuidad. Como señala Cervera Montejano (2023), este tipo de aprendizaje también ocurre en otras prácticas rurales tradicionales, como el amarre de empalizadas, del ruedo en ferias patronales, donde los niños adquieren habilidades al participar activamente con a los adultos, siempre que haya interés de su parte.

El 83 % de las personas entrevistadas reconoce la importancia de transmitir el llamado conocimiento ecológico local, por su impacto en la economía familiar, la conservación de la especie y la continuidad cultural. Además, expresan el deseo de que los jóvenes lo aprendan, lo que coincide con estudios previos que destacan cómo la enseñanza intergeneracional fortalece el uso y la preservación del conocimiento etnobotánico (Beltrán *et al.*, 2022; Arriaga-López, 2020). En el caso del orégano, su manejo adecuado influye en los ingresos familiares (Llamas-Torres, 2015), y también garantiza la disponibilidad del recurso. La enseñanza de criterios como la identificación de hojas maduras y la prevención de daños en las plantas favorece la regeneración natural, concordando con estrategias de manejo sostenible observadas en otras especies perennes forestales y no forestales (Egbe *et al.*, 2022; LaRochelle y Berkes, 2003; Gaoue y Ticktin, 2009).

Sin embargo, el 17 % de los entrevistados no transmite este conocimiento, considerándolo una habilidad común y fácil de adquirir, menospreciando la complejidad que tiene; esta percepción puede dificultar su valorización, documentación y difusión, aumentando el riesgo de pérdida a largo plazo, como se ha observado en otros estudios (Dasgupta *et al.*, 2021; Aswani *et al.*, 2018; Gómez-Baggethun, 2009).

4.2. Impacto de la selección y el manejo en la morfoanatomía de las hojas

La selección y el manejo en el cultivo del orégano han contribuido para modificar la morfoanatomía de sus hojas, reflejando tanto la presión de selección ejercida por las personas recolectoras como las condiciones ambientales de manejo en las que crece la planta. En poblaciones cultivadas, la selección dirigida favorece individuos con hojas más grandes, así

como de verde más oscuro, optimizando el rendimiento y la cosecha. Este patrón de gigantismo en hojas, común en especies domesticadas, podría formar parte del síndrome de domesticación en plantas aromáticas utilizadas por sus hojas. En el toronjil morado (*Agastache mexicana*), por ejemplo, la domesticación ha incrementado el tamaño foliar (Carrillo-Galván *et al.*, 2020), al igual que en especies de árboles multipropósitos de huertos familiares mayas, respecto a sus contrapartes silvestres (Ferrer *et al.*, 2020; Aguirre-Dugua *et al.*, 2013). De manera similar, la hoja santa (*Piper auritum*) presenta hojas más grandes en cultivos de huerto que en sitios ruderales (Pérez-Hernández *et al.*, 2023), evidenciando cómo la selección antropogénica modifica rasgos estructurales para mejorar su aprovechamiento, así como la influencia del entorno debido al manejo. En contraste, en poblaciones silvestres, en las que la selección artificial es menos rigurosa o inexistente y los recursos más limitados, las hojas tienden a ser más pequeñas, una característica que minimiza la pérdida de agua y maximiza la eficiencia de uso de esta en entornos con restricciones hídricas y nutricionales (Pedraza, 2024; Wright *et al.*, 2017).

Respecto al color, las hojas seleccionadas presentan un verde más intenso, reflejo probablemente de un mayor contenido de clorofila y una actividad fotosintética optimizada por la disponibilidad de nutrientes y agua (Guo *et al.*, 2023) presentes bajo cultivo. En cambio, en poblaciones silvestres, las hojas muestran tonalidades menos intensas, probablemente como resultado de condiciones ambientales más limitantes y una menor proporción de clorofila b, lo que reduce la capacidad de captación de luz en estos entornos adversos (Bistgani *et al.*, 2024). Esta preferencia por hojas más verdes en el cultivo sugiere que el color es un criterio de selección empleado por las personas recolectoras, al igual que ocurre en otras especies donde este rasgo es utilizado para diferenciar usos y evaluar madurez, por ejemplificar, el color de la hoja de epazote (*Dysphania ambrosioides*), fue un criterio relevante para diferenciar usos culinarios y medicinales (Blanckaert *et al.*, 2011).

En cuanto al grosor foliar, se observa un patrón inverso al del tamaño y color. Las hojas de poblaciones silvestres son más gruesas que las de cultivo, lo que sugiere una adaptación a condiciones de mayor estrés hídrico y térmico (Vinod *et al.*, 2023). El mayor grosor puede estar relacionado con la necesidad de almacenar agua y resistir condiciones adversas, mientras que, en cultivo, donde la disponibilidad de agua y nutrientes es constante, esta característica no es notable, resultando en hojas más delgadas y flexibles (Vinod *et al.*, 2023; Givnish, 1987). Aunque las personas recolectoras asocian el grosor de las hojas con mayor peso de hoja al secarse, las mediciones no muestran diferencias significativas en el grosor de la hoja, entre

hojas seleccionadas y no seleccionadas tanto en poblaciones silvestres como cultivadas. A pesar de que el valor del índice de Sutrop (0.23) sugiere una importancia moderada, del grosor de la hoja, comparada con otros criterios de selección. Por ello, no se descarta su relevancia, ya que estudios previos (Llamas-Torres, 2015) destacan el grosor como un factor clave en el peso de la hoja. Esta discrepancia podría deberse a que los métodos de medición no capturan con precisión la percepción táctil de las personas recolectoras, quienes evalúan esta característica mediante el tacto. Para una mejor aproximación, el uso de un vernier para medir el grosor de la hoja, como ha sido utilizado en otros trabajos (Lei *et al.*, 2024), podría ser más adecuado en estudios a futuro.

Estos resultados evidencian cómo la selección y el manejo influyen en la variabilidad morfológica de las hojas de *L. origanoides*, promoviendo características que optimizan el rendimiento en cultivo, mientras que en poblaciones silvestres predominan rasgos que aseguran la supervivencia en condiciones ambientales más restrictivas. La plasticidad fenotípica observada en esta especie es un reflejo tanto de respuestas ecológicas inmediatas como de procesos evolutivos a largo plazo (Callahan, 2005), en los que la interacción entre selección humana y presiones ambientales ha dado lugar a variaciones significativas en el tamaño, color y grosor de las hojas (Pedraza, 2024; Carrillo-Galván *et al.*, 2020; Blonder y Michaletz, 2018; Blanckaert *et al.*, 2011).

4.2.1. Morfología de tricomas y adaptación a condiciones ambientales

El análisis morfológico de los tricomas revela dos tendencias principales en la especie estudiada, en primer lugar, las plantas silvestres exhiben una mayor abundancia de tricomas peltados y la misma tendencia en tricomas no glandulares o pelos. Este incremento se podría interpretar como una respuesta fisiológica de defensa y/o tolerancia, ya que los tricomas peltados facilitan la conservación de agua en entornos adversos al actuar como sitios de acumulación y síntesis de compuestos volátiles, mientras que los pelos sirven de barrera física de protección contra depredadores, además de reflejar la radiación y disminuir la intensidad lumínica (Shahrajabian *et al.*, 2022; Karabourniotis *et al.*, 2020; Bickford, 2016; Wagner, 1991). De hecho, Martínez-Natarén *et al.* (2012), reportaron que la especie presenta hasta cinco veces más tricomas peltados que capitados, hallazgo que se constató en el presente estudio, y posibilita la idea de que, bajo condiciones de estrés, la planta favorece la formación de estos órganos asociados a la tolerancia del estrés.

No obstante, resulta interesante destacar que Martínez-Natarén *et al.* (2012) también documentaron una menor densidad de tricomas peltados en poblaciones de orégano que se encuentran creciendo en suelos de mayor aridez, lo cual contrasta con la hipótesis de que un déficit hídrico intenso impulse una mayor densidad de estos tricomas. Además, se observó que, aunque el manejo influye en la densidad de tricomas peltados, no se observaron cambios en su tamaño, sugiriendo que el manejo afecta primordialmente la densidad.

En contraste, las plantas cultivadas presentaron una densidad significativamente mayor de tricomas capitados que sus contrapartes silvestres. Aunque la biosíntesis de polisacáridos, proteínas y mucílagos en tricomas capitados (Martínez-Natarén *et al.*, 2011; Ascensão y Pais, 1998) requiere un aporte sostenido de nutrientes y energía, su producción podría resultar relativamente sencilla y rápida, constituyendo una defensa de “bajo costo” frente a patógenos y estrés abiótico. Este patrón sugiere que, bajo manejo de cultivo, la planta activa preferentemente rutas biosintéticas para generar tricomas capitados de rápida producción y menor costo defendiendo con compuestos principalmente del metabolismo primario, mientras que, en condiciones silvestres, donde los recursos son escasos, prioriza la formación de tricomas peltados más costosos de producir pero que liberan mayores volúmenes de defensas químicas.

4.3. Impacto de la selección y el manejo en el rendimiento y la composición del aceite esencial

El rendimiento promedio de aceite esencial registrado en las poblaciones estudiadas de *Lippia origanoides* osciló entre 2.7 y 3.5 %, un rango comparable con lo reportado por Martínez-Natarén *et al.* (2012) para la misma especie. Se observó una tendencia positiva entre el rendimiento y el porcentaje de carvacrol, patrón que coincide con lo documentado por Calvo-Irabien *et al.* (2014), quienes reportaron que las poblaciones dominadas por el quimiotipo carvacrol suelen presentar mayores rendimientos de aceite esencial.

Con base en la hipótesis planteada, se esperaba que las poblaciones silvestres, al desarrollarse en ambientes más restrictivos, suelos someros, sin riego, y bajo mayor estrés ambiental, presentaran una mayor proporción de carvacrol y, en consecuencia, un mayor rendimiento. Sin embargo, los resultados no respaldaron completamente esta hipótesis. Tres de las cuatro poblaciones evaluadas mostraron un mayor porcentaje de carvacrol, con

excepción de la población cultivada seleccionada, lo que indica que ni el manejo ni la selección explican por sí solos las variaciones observadas.

Una posible explicación reside en la alta variabilidad intraespecífica de *L. organoides*, en la cual se han identificado al menos tres quimiotipos principales (carvacrol, timol y sesquiterpenos), cuya distribución espacial puede responder a condiciones edafoclimáticas específicas (Calvo-Irabien *et al.*, 2014). En las poblaciones analizadas, predominó el quimiotipo carvacrol; no obstante, no existen evidencias de que la selección de plantas —para trasplante o cosecha— esté guiada por características organolépticas como el aroma, ni por el contenido de aceite esencial. De hecho, el análisis de componentes principales (PCA) de la composición química no agrupó las muestras según los tratamientos de manejo o selección, sino según sus perfiles metabólicos, reproduciendo la diferenciación quimiotípica previamente reportada. Esto sugiere que el patrón químico responde a afinidades metabólicas entre individuos más que a decisiones humanas conscientes.

En cuanto al papel del manejo, debe considerarse que las prácticas de manejo, como el riego, la fertilización del suelo, pueden modificar significativamente la biosíntesis de metabolitos secundarios, incluyendo el carvacrol. Por ejemplo, en orégano (*Origanum dubium*), se ha demostrado que altos niveles de nitrógeno (300 mg/L) disminuyen la concentración de carvacrol (Chrysargyris y Tzortzakis, 2025). Este patrón es consistente con lo observado en el presente estudio, en el que las poblaciones cultivadas seleccionadas, posiblemente expuestas a condiciones más favorables y fertilización, mostraron un menor porcentaje de carvacrol en comparación con otras poblaciones del gradiente.

Aunque en otros estudios se ha reportado que la fertilización nitrogenada puede aumentar el rendimiento del aceite esencial, como en *Mentha x piperita*, *Mentha spicata* (Can y Katar, 2021), *Tagetes minuta* (Walia y Kumar, 2021), *Ocimum basilicum* (Alhasan *et al.*, 2020) y *Lavandula stoechas* (Vojodi-Mehrabani *et al.*, 2017), en este caso no se observó una correlación clara. Las plantas no seleccionadas en condiciones de cultivo presentaron un mayor rendimiento, lo que podría explicarse por una respuesta fisiológica a la fertilización. Sin embargo, esto no se reflejó en una mayor concentración de carvacrol, ya que las plantas cultivadas seleccionadas, a pesar de estar sujetas al mismo manejo agronómico, mostraron una menor proporción de este compuesto en su aceite esencial.

Este hallazgo sugiere que la fertilización por sí sola no basta para explicar el patrón observado, y que intervienen otros factores asociados al manejo bajo condiciones de cultivo, como el riego, además de la etapa fenológica al momento de la cosecha. Figueiredo *et al.* (2008) señalan que la concentración de compuestos volátiles puede fluctuar durante el ciclo de vida de la planta, y que la cosecha orientada por criterios físicos o comerciales (como tamaño y color de la hoja) no necesariamente coincide con el pico máximo de producción de aceites esenciales.

En consecuencia, es probable que la variabilidad observada en el rendimiento y la composición del aceite esencial responda a una combinación compleja de factores fisiológicos, genéticos y ambientales, así como a interacciones específicas con el entorno (microtopografía, microbiota del suelo, estrés abiótico). Las diferencias entre tratamientos, si bien relevantes, fueron moderadas, lo que indica la necesidad de estudios más detallados que integren un mayor número de variables para comprender a profundidad los determinantes de la calidad química del orégano.

4.4. Relación del conocimiento ecológico local con las variaciones morfoanatómicas y del aceite esencial

La aplicación del índice de Sutrop, permitió jerarquizar los criterios de selección que las personas recolectoras de orégano emplean para decidir qué plantas deben trasplantar o cosechar, así como evaluar rápida y confiablemente el estado de la planta durante la cosecha. Entre estos, los aspectos más aparentes como el tamaño de la planta, tamaño de la hoja, color y grosor, se han convertido en marcadores tangibles que se asocian empíricamente con un volumen de cosecha y/o mayor peso de la hoja seca.

Este mayor peso se traduce en una mayor ganancia económica ya que se les paga por kilo de hoja seca (Llamas-Torres, 2015). Las mediciones morfoanatómicas confirmaron parcialmente estas prioridades. En las poblaciones cultivadas, las hojas seleccionadas presentaron un área foliar significativamente mayor y un tono verde más oscuro que las no seleccionadas, validando la aspiración local de maximizar el peso foliar en seco (Figura 3.6; Figura 3.7). Sin embargo, el grosor de la hoja, a pesar de ser uno de los criterios de selección más frecuentemente mencionados por las personas entrevistadas, no mostró diferencias estadísticamente significativas entre poblaciones seleccionadas y no seleccionadas.

Este desfase entre percepción subjetiva y resultados morfométricos recuerda lo documentado en el jícaro (*Crescentia cujete*), por Aguirre-Dugua *et al.* (2013), donde el grosor del fruto, a pesar de ser un criterio tradicionalmente valorado, no siempre se refleja en las mediciones objetivas. En ambos estudios, los resultados revelan que la selección estuvo determinada por dos factores: externamente, por la escasa variación fenotípica en la población, que limitó las opciones disponibles; e internamente, por preferencias culturales que guiarían la selección hacia rasgos idealizados que funcionan más como accesos cognitivos que como indicadores infalibles de variación.

Por otro lado, ni el rendimiento ni la composición química, incluido el porcentaje de carvacrol, muestran una relación consistente con la selección o el manejo realizado por las personas cosechadoras, lo que respalda el hecho de que la selección está orientada principalmente a la obtención de mayor peso de hoja, priorizando atributos relacionados con esta característica que sobre la cantidad y calidad química del aceite esencial.

La comparación entre lo dicho, es decir el conocimiento ecológico local, y lo medido, el análisis morfométrico y químico, ilustra la riqueza de combinar enfoques cualitativos y cuantitativos. Las entrevistas y el índice de Sutrop delimitan el universo de criterios realmente relevantes en la comunidad (Quinlan, 2005; Coutant *et al.*, 2025), mientras que las métricas objetivas (tamaño, color, grosor) permiten validar y matizar esos saberes sin subestimar ninguna perspectiva.

Esta combinación de métodos, que une el conocimiento local con mediciones objetivas, sirve justamente para facilitar el diálogo entre quienes manejan la agrobiodiversidad y los científicos. Un buen ejemplo es el término "sazón": lo que, para las personas cosechadoras de orégano, es un criterio práctico (basado en observaciones repetidas, la experiencia sensorial y práctica de características como el color, el grosor, la altura), para los investigadores se convierte en un conjunto de rasgos físicos medibles. Lo interesante es que, aunque se expresen de formas distintas, ambas perspectivas apuntan a lo mismo: identificar las cualidades clave del cultivo. Así, este enfoque no solo ayuda a "traducir" los saberes tradicionales al lenguaje técnico, sino que demuestra su base real y concreta.

Este paradigma metodológico se alinea con estudios previos que integran conocimiento ecológico local y datos científicos: Coutant *et al.* (2025) combinaron ADN y saberes Wayāpi para evaluar la biodiversidad, Olson (2013) y Quinlan (2005) abogan por la complementariedad

de métodos en etnobiología, y casos como los Fulani en *Khaya senegalensis* (Gaoue y Ticktin, 2009) o los rarámuri en la cosecha de *Opuntia* (LaRochelle y Berkes, 2003) demuestran cómo comunidades de distintas regiones utilizan señales morfológicas junto con normas sociales para moderar la presión de recolección y garantizar la regeneración a largo plazo.

El presente estudio confirma que el conocimiento ecológico local de los recolectores de orégano se sustenta en un sistema de selección integral, donde los criterios morfoanatómicos operan como indicadores visibles de la calidad comercial de la hoja y productividad. Lejos de ser decisiones aleatorias, estas prácticas reflejan una comprensión profunda del desarrollo de la planta, articulando observaciones empíricas con experiencias heredadas, lo que permite determinar el momento óptimo de la cosecha de la hoja para maximizar el rendimiento del orégano.

CAPÍTULO V

5.1. CONCLUSIONES

El conocimiento ecológico local sobre la cosecha de hojas de *L. origanoides*, se adquiere y transmite a través de procesos intergeneracionales basados en la observación, la práctica, la transmisión del conocimiento y la interacción directa con el entorno. Este saber, que se inicia en edades tempranas y se perfecciona mediante la experiencia en el campo, es esencial para la gestión a largo plazo de este recurso y su posible uso sostenible y por ende, su conservación.

El conocimiento ecológico local en el noroeste de Yucatán, relacionado con el uso de *L. oirganoides*, se expresa como un sistema relacional e integrado, donde los rasgos morfológicos son indicadores funcionales que, junto con la experiencia y el entorno, guían las decisiones de manejo y selección del orégano. Permite a las personas cosechadoras, identificar plantas con mayor potencial o relevancia comercial, orientándose en atributos visibles más evidentes, que no son independientes entre sí, ya que las personas necesitan considerar varias de estas características simultáneamente para identificar a los individuos como listos para ser cosechados. Para el trasplante, priorizan la altura de la planta (20-50 cm). En cambio, al recolectar hojas se consideran tanto características generales de la planta como atributos específicos de la hoja, destacando una altura de 80-140 cm, junto con hojas de mayor tamaño, color verde más intenso o tonalidades amarillas y mayor grosor de la hoja.

La competencia por el acceso al orégano en poblaciones silvestres ubicadas en el monte, lleva a los recolectores a priorizar la seguridad de abastecimiento sobre los criterios mencionados para la selección óptima de individuos a cosechar. Esta presión, en algunos casos, termina afectando la correcta aplicación del conocimiento ecológico local, y consecuentemente, la capacidad de regeneración del recurso.

Existen diferencias entre las poblaciones silvestres y cultivadas de *L. origanoides*, influenciadas por las prácticas de selección y manejo. Las plantas cultivadas y seleccionadas suelen tener hojas más grandes y de color más verde, mientras que las silvestres presentan hojas más gruesas y una mayor densidad de tricomas peltados. Por el contrario, las hojas cultivadas tienen mayor densidad de tricomas capitados, lo que confirma que el manejo y la selección influyen en los atributos morfoanatómicos de las plantas.

Aunque en las poblaciones silvestres se observa una tendencia que respalda la correlación entre el contenido de carvacrol y el rendimiento del aceite esencial, la ausencia de un móvil de selección sugiere que son otros factores, posiblemente fisiológicos y fenológicos los que desempeñan un papel clave en la síntesis de compuestos volátiles en esta especie.

5.2. PERSPECTIVAS

Este trabajo aporta evidencia clave sobre cómo el conocimiento ecológico local impulsa procesos tempranos de domesticación en *Lippia origanoides*. Al seleccionar plantas con hojas más grandes y de color más oscuro, características asociadas con mayor rendimiento de hoja seca, las personas recolectoras ejercen una presión de selección que, con el tiempo, genera diferencias morfoanatómicas entre poblaciones cultivadas y silvestres. El uso combinado de métodos cualitativos y cuantitativos, permite mostrar que la domesticación no solo es un fenómeno biológico, sino también cultural, guiado por saberes locales. Así, este estudio demuestra que estas prácticas de manejo y selección, aunque no impliquen modificación genética directa, orientan cambios fenotípicos sostenidos, lo que confirma su papel activo en el proceso de domesticación.

Al integrarse, el conocimiento local y el científico, no solo se enriquece el diagnóstico sobre el estado de la especie *L. origanoides*, sino que se abre la posibilidad de crear protocolos participativos de manejo, establecer indicadores de cosecha basados en criterios locales y medibles, y fortalecer las capacidades de las comunidades para tomar decisiones informadas. Y culturalmente pertinentes. Esta convergencia también facilita el diseño de políticas de conservación adaptativas, sensibles al contexto ecológico y social, que reconozcan a las personas recolectoras no como agentes extractivos, sino como aliadas clave en la sostenibilidad biocultural del orégano.

Los hallazgos de este estudio sobre selección y manejo, complementados con estudios genéticos serían una combinación ideal para comprender con mayor profundidad la magnitud de esta transformación y sus implicaciones evolutivas. Esta integración permitiría identificar si las presiones culturales ejercidas por las personas recolectoras, han comenzado a dejar huellas genéticas distinguibles entre poblaciones cultivadas y silvestres. Además, el análisis genético ofrecería información clave sobre el flujo génico, la estructura poblacional y el grado de aislamiento entre ambas poblaciones, aspectos esenciales para confirmar si las prácticas locales están promoviendo procesos de diferenciación genética. Así, al combinar el

conocimiento ecológico local y la evidencia morfoanatómica con datos genéticos, se lograría una comprensión más robusta del proceso de domesticación, facilitando también el diseño de estrategias de conservación, mejoramiento y manejo biocultural del orégano. Este enfoque integrador reconoce el valor de la etnobotánica aplicada a protocolos técnicos, sin perder la riqueza del conocimiento local. Futuras investigaciones deberían priorizar el diálogo interdisciplinar, asegurando que los avances en el campo genético respondan a las necesidades reales de las comunidades recolectoras, ya sea para producción de aceite esencial, hoja seca, o conservación del recurso.

BIBLIOGRAFÍA

- Abad-Fitz, I., Maldonado-Almanza, B., Aguilar-Dorantes, K. M., Sánchez-Méndez, L., Gómez-Caudillo, L., Casas, A., Blancas, J., García-Rodríguez, Y., Beltrán-Rodríguez, L., Sierra-Huelsz, J., Cristians, S., Moreno-Calles, A., Torres-García, I., Espinosa-García, F. (2020). Consequences of Traditional Management in the Production and Quality of Copal Resin (*Bursera bipinnata* (Moc. y Sessé ex DC.) Engl.) in Mexico. *Forests*, 11, 991.
- Abdelmajeed, N., Danial, E., Ayad, H. (2013). The effect of environmental stress on qualitative and quantitative essential oil of aromatic and medicinal plants. *Archives des sciences*, 66, 100-120.
- 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, 1-15.
- Ahmad, I. y Reid, J. (1996). Evaluation of colour representations for maize images. *Journal of Agricultural Engineering Research*, 63, 185-195.
- Alhasan, A., Abbas, M., Al-Ameri, M., Al-Ameri, D. (2020). Growth and yield response of basil (*Ocimum basilicum* L.) to different rates of urea fertilizer under field conditions. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 553, 012044.
- 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.
- Araújo, K., Souza, B., Carvalho, E., Freire, R., Teixeira, A., Muniz, C., Martins, F., Oliveira, R., Eller, C., Soares, A. (2024). The multiple roles of trichomes in two *Croton* species. *Plant, Cell & Environment*, 47, 1685-1700.
- Arjona-García, C., Blancas, J., Beltrán-Rodríguez, L., López Binnquist, C., Colín Bahena, H., Moreno-Calles, A., Sierra-Huelsz, J., López-Medellín, X. (2021). How does

urbanization affect perceptions and traditional knowledge of medicinal plants?
Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine, 17, 48.

Arriaga-López, L. (2020). Conocimiento ecológico local sobre especies silvestres de plantas en huertos familiares de Yucatán. Tesis de Maestría. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida, México.

Ascensão, L. y Pais, M. S. (1998). The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion. *Annals of Botany*, 81, 263-271.

Ashraf, M. y Harris, P. (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51, 163-190.

Aswani, S., Lemahieu, A., Sauer, W. H. (2018). Global trends of local ecological knowledge and future implications. *PloS one*, 13, e0195241.

ATLAS.ti Scientific Software Development GmbH. (2023). ATLAS.ti Mac (versión 23.2.1) [Software de análisis de datos cualitativos]. <https://atlasti.com> [Acceso 17 de marzo 2023].

Atran, S., Medin, D., Ross, N., Lynch, E., Coley, J., EK', E. U., Vapnarsky, V. (1999). Folkecology and commons management in the Maya Lowlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 7598-7603.

Avasiloaiei, D., Calara, M., Petre, M., Murariu, O., Brezeanu, C. (2023). On the future perspectives of some medicinal plants within lamiaceae botanic family regarding their comprehensive properties and resistance against biotic and abiotic stresses. *Genes*, 14, 955.

Bacci, L., De Vincenzi, M., Rapi, B., Arca, B., Benincasa, F. (1998). Two methods for the analysis of colorimetric components applied to plant stress monitoring. *Computers and Electronics in Agriculture*, 19, 167-186.

Bautista-Hernández, I., Aguilar, C. N., Martínez-Ávila, G. C., Torres-León, C., Iliina, A., Flores-Gallegos, A., Kumar Verma, D., Chávez-González, M. L. (2021). Mexican oregano (*Lippia graveolens* Kunth) as source of bioactive compounds: A review. *Molecules*, 26, 5156.

-
- Bautista-Lozada, A., Parra, R. F., Espinosa-García, F. J. (2012). Efectos de la domesticación de plantas en la diversidad fitoquímica, en: *Temas Selectos de Ecología Química de los Insectos*, Colegio de la Frontera Sur, pp. 253-264.
- Beatrice, P., Saviano, G., Reguzzoni, M., Divino, F., Fantasma, F., Chiatante, D., Montagnoli, A. (2023). Light spectra of biophilic LED-sourced system modify essential oils composition and plant morphology of *Mentha piperita* L. and *Ocimum basilicum* L. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1093883.
- Beltrán, L., Gutierrez, J., Flores, G., Saynes, A., Maldonado, B., Blancas, J., Ortiz, A. (2022). Is it the plants we know that we use? Unraveling the determining factors of ethnobotanical knowledge in a rural community in Central Mexico. *Ethnobiology and Conservation*, 11.
- Berkes, F., Colding, J., Folke, C. (2000). Rediscovery of traditional ecological knowledge as adaptive management. *Ecological Applications*, 10, 1251-1262.
- Bickford, C. (2016). Ecophysiology of leaf trichomes. *Functional Plant Biology*, 43, 807-814.
- Bistgani, Z., Barker, A., Hashemi, M. (2024). Physiology of medicinal and aromatic plants under drought stress. *The Crop Journal*, 12, 330-339.
- Blancas, J., Casas, A., Moreno-Calles, A. I., Caballero, J. (2016). Cultural motives of plant management and domestication, en: *Temas Selectos de Ecología Química de los Insectos*, Lira, R. Casas, A. Blancas, J. (Eds.). Springer, pp. 233-255.
- Blanckaert, I. (2007). Etnobotánica, ecología y posibles procesos de domesticación de malezas útiles en diferentes agroecosistemas en Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 52.
- Blonder, B. y Michaletz, S. (2018). A model for leaf temperature decoupling from air temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 262, 354-360.
- Bueno-Durán, A., Cervantes-Martínez, J., Obledo-Vázquez, E. (2013). Composition of essential oil from *Lippia graveolens*. Relationship between spectral light quality and thymol and carvacrol content. *Journal of Essential Oil Research*, 26, 153-160.

-
- Burgos Navarrete, F. J. y Escalona, E. (2017). Prueba piloto: Validación de instrumentos y procedimientos para recopilar data antropométrica con fines ergonómicos. *Ingeniería y Sociedad UC*, 31-47.
- Callahan, H. (2005). Using artificial selection to understand plastic plant phenotypes. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 475-485.
- Calvo-Irabien, L.M., Yam-Puc, J., Dzib, G., Escalante-Erosa, F., Peña-Rodríguez, L. (2009). Effect of Postharvest Drying on the Composition of Mexicano oregano (*Lippia graveolens*) Essential Oil. *Journal of Herbs, Spices y Medicinal Plants*, 15, 281-287.
- Calvo-Irabien, L.M., Parra-Tapia, V., Acosta-Arriola, V., Escalante-Erosa, F., Díaz-Vera, L., Dzib, G., Peña-Rodríguez, L. (2014). Phytochemical diversity of essential oils of mexican oregano (*Lippia graveolens* Kunth) populations along edapho-climatic gradient. *Chemistry and Biodiversity*, 11, 1010-1021.
- Calvo-Irabien, L. M. (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.
- Calvo-Irabien, L. M. y Fernández-Concha, G. C. (2021). ¿Debemos seguir llamando orégano mexicano a *Lippia graveolens* Kunth?: Esclareciendo el nombre del orégano mexicano. *Desde El Herbario CICY*, 13, 212–216.
- Camacho-Villa, T, Martinez-Cruz, T., Ramírez-López, A., Hoil-Tzuc, M., Terán-Contreras, S. (2021). Mayan traditional knowledge on weather forecasting: who contributes to whom in coping with climate change? *Frontiers in sustainable food systems*, 5.
- Camlica, M. y Yaldiz, G. (2023). Basil (*Ocimum basilicum* L.): Botany, Genetic Resource, Cultivation, Conservation, and Stress Factors, en: Sustainable Agriculture in the Era of the OMCs Revolution, Prakash, C.S., Fiaz, S., Nadeem, M.A., Baloch, F.S., y Qayyum, A. (Eds.). Springer, pp. 135-163.
- Can, M. y Katar, D. (2021). Effect of different nitrogen doses on agricultural and quality characteristics of *mentha x piperita* l. and *mentha spicata* l. species. *Journal of Agricultural Science And Technology*, 23, 1327-1338.

-
- Cárdenas-Salazar, P. J. (2021). Traditional Knowledge Management Bibliometric Review. *Scientia et PRAXIS*, 1, 28–51.
- Carrillo-Galván, G., Bye, R., Eguiarte, L. E., 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 and Ethnomedicine*, 16, 1-16.
- Casas, A. (2001). Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica, en: Plantas, cultura y sociedad: estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México D.F., México, pp. 123-158.
- Casas, A., Blancas, J., Otero-Arnaiz, A., Cruse-Sanders, J., Moreno, I., Camou, A., Parra, F., Guillén, S., Vallejo, M., Torres, I., Delgado, A., Rangel, S. (2014). Manejo y domesticación de plantas en Mesoamérica. Una estrategia de investigación y estado del conocimiento sobre los recursos genéticos en: Domesticación en el continente americano, Casas, A., Torres-Guevara, J., Parra-Rondinel, F. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 23-38.
- Casas, A., Blancas, J., Otero Casas, A., Parra, F. (2016). El manejo de recursos naturales y ecosistemas: la sustentabilidad en el manejo de recursos genéticos, en: Domesticación y en el Continente Americano Volumen 1. Manejo de biodiversidad y evolución dirigida por las culturas del Nuevo Mundo, Casas, A., Torres-Guevara, J., Parra, F. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México/Universidad Nacional Agraria La Molina/ Editorial Morevalladolid, pp. 25-50.
- Casas, A., Torres-Guevara, J., Parra, F. (Eds.). (2017). Domesticación en el continente americano. Volumen 2. Investigación para el manejo sustentable de recursos genéticos en el Nuevo Mundo. Universidad Nacional Autónoma de México / Universidad Nacional Agraria La Molina/Editorial Morevalladolid, Morelia, Michoacán, México, pp. 291.

-
- Casas, A. y Vallejo, M. (2019). Agroecología y agrobiodiversidad, en: Crisis ambiental en México. Ruta para el cambio, Casas, A., Vallejo, M., Pérez, L.M. (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 103–123.
- Cayuela, L. (2014). Modelos lineales: Regresión, ANOVA y ANCOVA. Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos. https://tauniversity.org/sites/default/files/modelos_lineales_regresion_anova_y_ancova.pdf [Acceso 13 marzo 2023].
- Ceccanti, C., Landi, M., Incrocci, L., Pardossi, A., Venturi, F., Taglieri, I., Ferroni, G., Guidi, L. (2020). Comparison of three domestications and wild-harvested plants for nutraceutical properties and sensory profiles in five wild edible herbs: Is domestication possible? *Foods*, 9, 1065.
- Cervera Montejano, M. D. C. (2023). Nicho de desarrollo, ecologías de aprendizaje y paisaje cultural entre los niños mayas de Yucatán. *AnthropoChildren*, 1, 1-15.
- Chin-Chan, T., Ortiz-García, M., Ruiz-Gil, P., Martínez-Castillo, J. (2021). Diversidad genética de la chaya (*Cnidioscolus aconitifolius* (Mill.) I. M. Johnst. ssp. *aconitifolius*) en Yucatán, México, su posible centro de domesticación. *Polibotánica*, 51, 185-201.
- Chrysargyris, A. y Tzortzakis, N. (2025). Optimizing nitrogen, phosphorus, and potassium requirements to improve *Origanum dubium* Boiss. growth, nutrient and water use efficiency, essential oil yield and composition. *Industrial Crops and Products*, 224, 120291.
- Clement, C., Casas, A., Parra-Rondinel, F., Levis, C., Peroni, N., Hanazaki, N., Cortés-Zárraga, L., Rangel.Landa, S., Alves, R., Ferreira, M., Cassino, M., Coelho, S., Cruz-Soriano, A., Pancorbo-Olivera, M., Blancas, J., Martínez-Ballesté, A., Lemes, G., Lotero-Velásquez, E., Bertin, V., Mazzochini, G. (2021). Disentangling domestication from food production systems in the Neotropics. *Quaternary*, 4, 4.
- Correa-Chávez, M., Mejía-Arauz, R., Rogoff, B. (2015). *Children learn by observing and contributing to family and community endeavors*. Academic Press, San Diego, pp. 284.

-
- Costa, J. C., López, L., Taberner, J. (2000). Pluralismo epistemológico, ciencia participativa y diálogo de saberes como medios de renovación cultural. *Culture and Education*, 12, 181-187.
- Coutant, O., Davy, D., Jahn-Oyac, A., Quartarollo, G., Valentini, A., Dejean, T., Brosse, S., Muriene, J. (2025). Confronting forest-dweller local ecological knowledge and environmental DNA measurements of biodiversity. *People and Nature*, 1-14.
- Cruz, A. (1998). Maya women, gender dynamics, and modes of production. *Sex Roles*, 39, 573-587.
- Dasgupta, R., Dhyan, S., Basu, M., Kadaverugu, R., Hashimoto, S., Kumar, P., Johnson, B., Takahashi, Y., Mitra, B., Avtar, R., Mitra, P. (2021). Exploring indigenous and local knowledge and practices (ILKPs) in traditional jhum cultivation for localizing sustainable development goals (SDGs): a case study from Zunheboto district of Nagaland, India. *Environmental Management*, 72, 147-159.
- Doebley, J., Gaut, B., Smith, B. (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127, 1309-1321.
- Donovan, D. G. y Puri, R. K. (2004). Learning from traditional knowledge of non-timber forest products: Penan Benalui and the autecology of *Aquilaria* in Indonesian Borneo. *Ecology and Society*, 9.
- Egbe, A., Ebu, V., Ekpoto, D. (2022). Indigenous Knowledge of Rural Women in Forest Resources Utilization and Conservation in Agoi-Ibami and Agoi-Ekpo, Yakurr Local Government Area, Cross River State, Nigeria. *Risks and Catastrophes Journal*, 31.
- Erice, A. S. y Marina, J. A. (2015). *La invención del reino vegetal: historias sobre plantas y la inteligencia humana*. Grupo Planeta (GBS), Barcelona, pp. 384.
- Ferrer, M. M., Montañez-Escalante, P. I., Ruenes-Morales, M. D. R., Estrada-Medina, H., Jiménez-Osornio, J. (2020). Growing out of the tropical forests: domestication syndrome of native Mesoamerican trees in Mayan homegardens. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 67, 587-604.

-
- Figueiredo, A., Barroso, J., Pedro, L., Scheffer, J. (2008). Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal*, 23, 213-226.
- Flores-Guerrero, D. F. (2013). Los Mayas de Yucatán: La pérdida, intercambio y legado. *Revista Digital Universitaria UNAM*, 14.
- Gaoue, O. y Ticktin, T. (2009). Fulani knowledge of the ecological impacts of *Khaya senegalensis* (Meliaceae) foliage harvest in Benin and its implications for sustainable harvest. *Economic Botany*, 63, 256-270.
- García, J., Calvet-Mir, L., Domínguez, P., Gutiérrez, J. (2018). Buenas prácticas de desarrollo sostenible: el huerto familiar en el Altiplano Central Mexicano, en: Gestión ambiental y desarrollo sustentable: experiencias comparadas, pp. 127-138.
- García-Frapolli, E., Toledo, V. M., Martínez-Alier, J. (2008). Apropiación de la naturaleza por una comunidad maya yucateca: un análisis económico-ecológico. *REVIBEC-Revista Iberoamericana de Economía Ecológica*, 27-42.
- Ghasemi-Pirbalouti, A., Rahmani Samani, M., Hashemi, M., Zeinali, H. (2014). Salicylic acid affects growth, essential oil and chemical compositions of thyme (*Thymus daenensis* Celak.) under reduced irrigation. *Plant Growth Regulation*, 72, 289-301.
- Gianfagna, T., Carter, C., Sacalis, J. (1992). Temperature and photoperiod influence trichome density and sesquiterpene content of *Lycopersicon hirsutum f. hirsutum*. *Plant Physiology*, 100, 1403-1405.
- Givnish, T. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106, 131-160.
- Gómez-Baggethun, E. (2009). Perspectivas del conocimiento ecológico local ante el proceso de globalización. *Papeles de Relaciones Ecosociales y Cambio Global*, 107, 57-67.
- González-Güereca, M. C., Soto-Hernández, M., Kite, G., Martínez-Vázquez, M. (2007). Antioxidant activity of flavonoids from the stem of the Mexican oregano (*Lippia graveolens* HBK var. *berlandieri* Schauer). *Revista Fitotecnia Mexicana*, 30, 43-49.

-
- González-Insuasti, M. S. y Caballero, J. (2007). Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology*, 35, 303-314.
- Guo, P., Wu, L., Wang, Y., Liu, D., Li, J. (2023). Effects of drought stress on the morphological structure and flower organ physiological characteristics of *Camellia oleifera* flower buds. *Plants*, 12, 2585.
- Houde, N. (2007). The six faces of traditional ecological knowledge: challenges and opportunities for Canadian co-management arrangements. *Ecology and Society*, 12, 11.
- Hussin, N., Mohd Noor, N., Mohamed, F. (2024). Taxonomic Significance of Trichome Ultrastructure in Five Genera of Lamiaceae. *Journal of Science and Mathematics Letters*, 12, 8-17.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2020). Censo de población y vivienda Censo de Población y Vivienda 2020: Panorama. INEGI. <https://www.inegi.org.mx/> [Acceso 13 marzo 2023].
- Karabourniotis, G., Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Bresta, P. (2020). Protective and defensive roles of non-glandular trichomes against multiple stresses: structure–function coordination. *Journal of Forestry Research*, 31, 1-12.
- Ku, Y. S., Ng, M. S., Cheng, S. S., Luk, C. Y., Ludidi, N., Chung, G., Chen, S., Lam, H. M. (2022). Soybean secondary metabolites and flavors: The art of compromise among climate, natural enemies, and human culture. *Advances in Botanical Research*, 102, 295-347.
- LaRochelle, S. y Berkes, F. (2003). Traditional ecological knowledge and practice for edible wild plants: Biodiversity use by the Rarámuri, in the Sierra Tarahumara, Mexico. *The International Journal of Sustainable Development y World Ecology*, 10, 361-375.
- Lei, Z., Li, Z., Zhang, W., He, D., Zhang, Y. (2024). From wild to cultivated crops: general shift in morphological and physiological traits for yield enhancement following domestication. *Crop and Environment*, 3, 138-146.

-
- Leys, C. y Schumann, S. (2010). A nonparametric method to analyze interactions: The adjusted rank transform test. *Journal of Experimental Social Psychology*, 46, 684-688.
- Li, Y., Kong, D., Huang, R., Liang, H., Xu, C., Wu, H. (2013). Variations in essential oil yields and compositions of *Cinnamomum cassia* leaves at different developmental stages. *Industrial Crops and Products*, 47, 92-101.
- Llamas-Torres I. (2015). Propuesta para el ordenamiento y manejo sustentable del orégano mexicano (*Lippia graveolens*, H.B.K., Verbenaceae) en el Noroeste de Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., México. pp.155.
- Llamas-Torres, I., Bello-Pineda, J., Castillo-Burguete, M.T., Leyequien-Abarca, E., Calvo-Irabien, L.M. (2019). Integrating ecological and socioeconomic criteria in a GIS-based multicriteria-multiobjective analysis to develop sustainable harvesting strategies for Mexican oregano *Lippia graveolens* Kunth, a non-timber forest product. *Land Use Policy*, 81, 668-679.
- Llamas-Torres, I., Grijalva-Arango, R., Porter-Bolland, L., Calvo-Irabien, L. M. (2022). Impacto del manejo in situ-ex situ del orégano mexicano (*Lippia origanoides* Kunth) en el noroeste de Yucatán. *Botanical Sciences*, 100, 610-630.
- Luswaga, H. (2023). Non-Timber Forest Products benefits for community groups and conservation motivation in mountains of Tanzania. *Environmental and Sustainability Indicators*, 18, 100238.
- Magaña Alejandro, M. A., Gama Campillo, L. M., Mariaca Méndez, R. (2010). El uso de las plantas medicinales en las comunidades Maya-Chontales de Nacajuca, Tabasco, México. *Polibotánica*, 29, 213-262.
- Mahajan, M., Kuiry, R., Pal, P. (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, 100255.
- Mann, J. (1978). Secondary Metabolism. Clarendon Press, Oxford, pp. 322.

-
- Martínez, J. (2007). Efecto de las lianas y del huracán Wilma sobre el crecimiento de lianas. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., México. pp. 137.
- Martínez-Natarén, D., Parra-Tabla, V., Dzib, G., Calvo-Irabién, L. (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, 134-144.
- Martínez-Natarén, D. A., Parra-Tabla, V., Dzib, G., Acosta-Arriola, V., Canul-Puc, K., Calvo-Irabién, L. M. (2012). Essential oil Yield Variation Within and Among Wild Populations of Mexican Oregano (*Lippia graveolens* H.B.K.-Verbenaceae), and its Relation to Climatic and Edaphic Conditions. *Journal of Essential Oil-Bearing Plants*, 15, 589–601.
- Martínez-Natarén, D. A., Parra-Tabla, V., Ferrer-Ortega, M. M., Calvo-Irabién, L. M. (2014). Genetic diversity and genetic structure in wild populations of Mexican oregano (*Lippia graveolens* HBK) and its relationship with the chemical composition of the essential oil. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 535-547.
- Mayorga, R., Virgen, A., Martínez, A., Salazar, D. (2020). Prueba piloto. *Educación y Salud Boletín Científico Instituto de Ciencias de la Salud*, 9, 69-70.
- McMillen, H. L. (2008). Conserving the Roots of Trade: Local Ecological Knowledge of Ethnomedicines from Tanga, Tanzania Markets. Ph. D. thesis, University of Hawaii at Manoa, Honolulu. pp. 435.
- Méndez-Ramírez, I., Namihira Guerrero, D., Moreno Altamirano, L., Sosa de Martínez, C. (1996). *El Protocolo De Investigación- Lineamientos para su elaboración y análisis*. Editorial Trillas. México, pp. 208.
- Milla, R., Morente-López, J., Alonso-Rodrigo, M., Martín-Robles, N., Stuart Chapin, F. (2014). Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20141429.

-
- Milla, R., Osborne, C., Turcotte, M., Violle, C. (2015). Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology y Evolution*, 30, 463–469.
- Munguía-Rosas, M. A., Jácome-Flores, M. E., Bello-Bedoy, R., Solís-Montero, V., Ochoa-Estrada, E. (2019). Morphological divergence between wild and cultivated chaya (*Cnidoscolus aconitifolius*) (Mill.) IM Johnst. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 66, 1389-1398.
- Narváez-Elizondo, R. E., González-Elizondo, M., Castro-Castro, A., González-Elizondo, M. S., Tena-Flores, J. A., Chairez-Hernández, I. (2021). Comparison of traditional knowledge about edible plants among young Southern Tepehuans of Durango, Mexico. *Botanical Sciences*, 99, 834-849.
- National Electronic Library for Health (2003). Can walking make you slimmer and healthier? <http://www.nhs.uk.hth.walking> [Acceso 10 abril 2010].
- Ocampo-Velázquez, R. V., Malda-Barrera, G. X., Suárez-Ramos, G. (2009). Biología reproductiva del orégano mexicano (*Lippia graveolens* Kunth) en tres condiciones de aprovechamiento. *Agrociencia*, 43, 475-482.
- Ok, F. y Şanlı, A. (2025). Effects of domestication on essential oil yield, chemical profiling, and antifungal activities of bitter fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 120, 104951.
- Olson, E. (2013). Anthropology and traditional ecological knowledge: a summary of quantitative approaches to traditional knowledge, market participation, and conservation. *Culture, Agriculture, Food and Environment*, 35, 140-151.
- Ortega-Meza, D., Pulido Silva, M. T., Arruda, J. C. D., Silva, C. J. D., Sander, N. L., Gómez Aiza, A. (2021). Conocimiento local acerca del laurel silvestre (*Litsea glaucescens* Kunth) en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. *Madera y Bosques*, 27, e2732300.
- Palma-Moreno, G. (1988). *Las comunidades mayas de Yucatán: pasado y presente*. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua, México, pp. 56.

-
- Parra, F., Casas, A., Peñaloza-Ramírez, J. M., Cortés-Palomec, A. C., Rocha-Ramírez, V., González-Rodríguez, A. (2010). Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*, 106, 483-496.
- Parrey, Z., Shah, S., Fayaz, M., Casini, R., Elansary, H., Mohammad, F. (2023). Nitrogen supplementation modulates morphological, biochemical, yield and quality attributes of peppermint. *Plants*, 12, 809.
- Pedraza, S. (2024). Leaf traits and leaf-to-air temperature differences in tropical plants suggest variability in thermoregulatory capacities across elevations. *Biotropica*, 56, e13332.
- Pereyra, M., Davidenco, V., Núñez, S., Argüello, J. (2014). Chlorophyll content estimation in oregano leaves using a portable Chlorophyll meter: relationship with Mesophyll thickness and leaf age. *Revista de Agronomía UBA*, 34, 1-2.
- Pérez, G., González, M., Alejandre, G., González, M. (2011). Botánica económica y taxonomía, en: El Orégano Mexicano: Estado Actual Del Conocimiento, La Casa Editorial De Durango, pp. 11-33.
- Pérez-Estrada, L., Cano-Santana, Z., Oyama, K. (2000). Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree Physiology*, 20, 629-632.
- Pérez-Hernández, R. G., 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, 1049-1069.
- Pinto, T., Aires, A., Cosme, F., Bacelar, E., Morais, M. C., Oliveira, I., Ferreira-Cardoso, J., Anjos, R., Vilela, A., Gonçalves, B. (2021). Bioactive (poly) phenols, volatile compounds from vegetables, medicinal and aromatic plants. *Foods*, 10, 106.
- Quinlan, M. (2005). Considerations for collecting freelists in the field: Examples from ethnobotany. *Field Methods*, 17, 219-234.

-
- Reyes-García, V. (2007). El conocimiento tradicional para la resolución de problemas ecológicos contemporáneos. *Papeles de Relaciones Ecosociales y Cambio Global*, 100, 109-116.
- Rodríguez E. y Quintanilla A. (2019). Relación ser humano-naturaleza: Desarrollo, adaptabilidad y posicionamiento hacia la búsqueda de bienestar subjetivo. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 23, 7-22.
- Rogoff, B., Mejía-Arauz, R., Correa-Chávez, M. (2015). A cultural paradigm-Learning by observing and pitching In, en: *Advances in Child Development and Behavior*, 49, Academic Press/Elsevier, pp. 1-22.
- Rudinskienė, A., Marcinkevičienė, A., Velička, R., Steponavičienė, V. (2024). The effects of incorporating caraway into a multi-cropping farming system on the crops and the overall agroecosystem. *Agronomy*, 14, 625.
- Sánchez, J. (2019). *Recursos naturales, medio ambiente y sostenibilidad: 70 años de pensamiento de la CEPAL*. Comisión Económica para América Latina y el Caribe, Santiago, pp.289.
- SE Society of Ethnobiology. (2002). <https://ethnobiology.org/about-ethnobiology/> [Acceso 23 de marzo 2023].
- Shahrajabian, M., Sun, W., Cheng, Q. (2022). Foliar application of nutrients on medicinal and aromatic plants, the sustainable approaches for higher and better production. *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences*, 11, 1-10.
- Shahrajabian, M. y Sun, W. (2024). Biochar Amendment and its impacts on Medicinal and aromatic plants in sustainable agriculture. *Current Green Chemistry*, 11, 296-311.
- Sharifian, A., Fernández-Llamazares, Á., Wario, H. T., Molnár, Z., Cabeza, M. (2022). Dynamics of pastoral traditional ecological knowledge: a global state-of-the-art review. *Ecology and Society*, 27, 14.
- Sheil, D. y Lawrence, A. (2004). Tropical biologists, local people and conservation: new opportunities for collaboration. *Trends in Ecology y Evolution*, 19, 634-638.

-
- Siar, S. (2003). Knowledge, Gender, and Resources in Small-Scale Fishing: The Case of Honda Bay, Palawan, Philippines. *Environmental Management*, 31, 569-580.
- Silva, G.L., Lee, L.-S., Kinghorn, A.D. (1998). Special problems with the extraction of plants, en: *Natural Products Isolation*, Canell, R.J.P. (Ed.). Humana Press, pp. 365-380.
- Solís-Montero, V., Munguía-Rosas, M. A., Bello-Bedoy, R. (2023). Ecological knowledge, use and management of maax ik (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum* (Dunal) Heiser y Pickersgill) in a rural Mayan community. *Botanical Sciences*, 101, 804-820.
- Souza, L., Fonseca, F., Silva, J., Silva, A., Silva, J. R., Martins, E. (2019). Composición de los aceites esenciales en poblaciones naturales de *Lippia origanoides* (Verbenaceae) durante las estaciones seca y lluviosa. *Revista de Biología Tropical*, 67, 278-286.
- Teshome, M., Kebede, F., Yohannes, T. (2023). An ethnobotanical survey of indigenous knowledge on medicinal plants used by communities to treat various diseases around Ensaro District, North Shewa Zone of Amhara Regional State, Ethiopia. *Scientifica*, 2023, 5575405.
- Tiétiambou, F., Salako, K., Tohoun, J., Ouédraogo, A. (2020). Local preferences for three indigenous oil-seed plants and attitudes towards their conservation in the Kéné Dougou province of Burkina Faso, West-Africa. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 16, 1-16.
- Toledo, V. M. (2007). Manejo y uso de la biodiversidad entre los mayas yucatecos. *Biodiversitas*, 70, 10-15.
- Toledo, V. M. (2008). La memoria biocultural: la importancia ecológica de las sabidurías tradicionales (Vol. 3). Icaria editorial, pp. 230.
- Toledo, V., Barrera-Bassols, N., Camejo Pereira, M. V. (2020). La milpa y la memoria biocultural de Mesoamérica, en: *A conservação das sementes crioulas: uma visão interdisciplinar da agrobiodiversidade*, Pereira, V.C. y Dal Soglio, F.K. (Eds.). Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pp. 4.

-
- Toledo, V. M. (2022). Agroecology and spirituality: Reflections about an unrecognized link. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 46, 626-641.
- Tozin, L., Marques, M., Rodrigues, T. (2015). Glandular trichome density and essential oil composition in leaves and inflorescences of *Lippia origanoides* Kunth (Verbenaceae) in the Brazilian Cerrado. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87, 943-953.
- Upton, G. J. (1992). Fisher's exact test. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)*, 155, 395-402.
- Urrieta, J. L. (2015). Learning by observing and pitching in and the connections to native and indigenous knowledge systems, en: *Advances in Child Development and Behavior*, 49, Academic Press, pp. 357-379.
- Velázquez-Rosas, N., Silva-Rivera, E., Ruiz-Guerra, B., Armenta-Montero, S., González, J. T. (2018). Traditional Ecological Knowledge as a tool for biocultural landscape restoration in northern Veracruz, Mexico. *Ecology and Society*, 23, 24.
- Vinod, N., Slot, M., McGregor, I., Ordway, E., Smith, M., Taylor, T., Sack, L., Buckley T., Anderson-Teixeira, K. (2023). Thermal sensitivity across forest vertical profiles: patterns, mechanisms, and ecological implications. *New Phytologist*, 237, 22-47.
- Vojodi-Mehrabani, L., Kamran, R., Hassanpouraghdam, M., Pessarakli, M. (2017). Zinc sulfate foliar application effects on some physiological characteristics and phenolic and essential oil contents of *Lavandula stoechas* L. under sodium chloride (NaCl) salinity conditions. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 48, 1860-1867.
- Wagner, G. (1991). Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology*, 96, 675-679.
- Walia, S. y Kumar, R. (2021). Nitrogen and sulfur fertilization modulates the yield, essential oil and quality traits of wild marigold (*Tagetes minuta* L.) in the Western Himalaya. *Frontiers in Plant Science*, 11, 631154.

-
- Wanjohi, B., Njenga, E., Sudoi, V., Kipkore, W., Moore, H., Davies, M. (2020). Ecological knowledge of indigenous plants among the marakwet community (embobut basin), elgeyo marakwet county (Kenya). *Ethnobotany Research and Applications*, 20, 1-16.
- Weckmüller, H., Barriocanal, C., Maneja, R., Boada, M. (2019). Factors affecting traditional medicinal plant knowledge of the Waorani, Ecuador. *Sustainability*, 11, 4460.
- Willmann, D. (2000). *Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. UNAM, México, pp.16-32.
- Wobbrock, J., Findlater, L., Gergle, D., Higgins, J. (2011). The aligned rank transform for nonparametric factorial analyses using only anova procedures. In *Proceedings of the SIGCHI conference on human factors in computing systems* (pp. 143-146). ACM.
- Wright, I., Dong, N., Maire, V., Prentice, I., Westoby, M., Díaz, S., Gallagher, R., Jacobs, B., Kooyman, R., Law, E., Leishman, M., Niinemets, Ü., Reich, P., Sack, L., Villar, R., Wang, H., Wilf, P. (2017). Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 357, 917-921.
- Yavas, I., Jamal, M., Ul Din, K., Ali, S., Hussain, S., Farooq, M. (2024). Drought-Induced Changes in Leaf Morphology and Anatomy: Overview, Implications and Perspectives. *Polish Journal of Environmental Studies*, 33, 1517-1530.
- Zager, J. y Lange, B. (2018). Assessing Flux Distribution Associated with Metabolic Specialization of Glandular Trichomes. *Trends in Plant Science*, 23, 638–647.
- Zárate-Pérez, C.A. (2022). ¿Qué es la etnobiología?, en: Una perspectiva etnobiológica de la biodiversidad y conocimientos tradicionales del centro de Veracruz, Díaz-Toribio, M.H. y Piedra-Malagón, E.M. (Eds.). Instituto de Ecología, A.C., pp. 11–14.

ANEXOS**Anexo 1.** Formato de la entrevista semiestructurada

Fecha: _____ Entrevista N°: _____ Localidad: _____

Coordenadas/dirección del hogar: _____

A. Datos informativos generales: Nombre: _____

1) Edad:	2) Sexo: Masculino () / Femenino ()
3) ¿Dónde nació y creció usted?	4) ¿Cuántos años tiene viviendo aquí?
5) ¿Habla maya?	6) ¿Hasta qué año estudió?

1) ¿Aparte de cosechar orégano, qué actividades realiza para obtener dinero?

2) ¿Cuánto tiempo al día dedica a la cosecha de orégano?

3) ¿Cuán importante es para usted la cosecha de orégano?

Muy importante (), más o menos (), poco ()

B. Características de las plantas seleccionadas para trasplante *ex situ* (parcela)

1. ¿De dónde obtuvo las plantas de orégano que tiene en su terreno?

2. Cuando saca alguna plantita de orégano del monte para traerla a su parcela ¿cómo hace para sacar la plantita de la tierra y que viva? Me lo cuenta.

3. ¿Cómo sabe si una plantita está buena para llevarla a la parcela?

Criterio	Planta	Hoja	¿Por qué?	Igual en Monte y parcela	No ¿por qué?
Altura Planta					
Cantidad hojas					
Olor					
Ramita/vara					
Tamaño hoja					
Color					
Grosor			Peso:		

4. Después de que siembra la plantita en su terreno ¿cuánto tarda en estar lista para bajarla? ¿por qué espera ese tiempo?

C. Características de las plantas y hojas seleccionadas para cosecha

Cuando usted llega al lugar donde va a bajar las hojas de orégano, ¿cómo escoge cuál va a bajar de entre todas las plantas que están ahí?

Criterio	Planta	Hoja	¿Por qué?	Igual en Monte y parcela	No ¿por qué?
Altura de la planta					
Cantidad de hojas					
Olor					
Ramita/vara					
Tamaño de la hoja					
Color de la hoja					
Grosor de la hoja			Peso:		
Otro:					

Tamaño de hojas que prefiere:

G: grandes (35 cm²), M: medianas (19 cm²), P: pequeñas (3 cm²)

Grosor de hojas que prefiere: G: Gruesas, S. sencillas, O: otras

Color de hojas que prefiere: VO: verde oscuro, VC: verde claro, A: amarillentas, manchadas.

1. Cuando va a cosechar el orégano ¿qué es más importante para usted: ¿el tamaño, el grosor o el color de las hojas?

tamaño () grosor () color () otras (.....)

2. Ya que escogió cual raspar, ¿Raspa todas las hojas? Sí () NO () ¿Por qué?
3. Una misma planta ¿puede tener hojas sazonas y sencillas? Sí () No () ¿Por qué será así?

d. Procesos de aprendizaje del conocimiento ecológico local relacionado con la selección del orégano al momento de la cosecha, en parcelas cultivadas y monte.

- 1) ¿Cuántos años cosecha orégano?
- 2) ¿Cómo aprendió a cosechar y saber si una planta ya está lista para rasparla?
- 3) ¿Quién le enseñó cómo raspar orégano?
- 4) ¿Quién le enseñó a escoger las matas y las hojas?
- 5) ¿En qué lugar aprendió a raspar? Monte () Parcelas () Otros ()
- 6) ¿Siempre ha escogido a las plantas que va a raspar de la misma manera? Sí () No ()
¿Por qué? ¿Qué hace diferente y por qué?
- 7) ¿Desde qué edad acompañan los niños a raspar el orégano? Años:

- 8) ¿Ha enseñado a raspar a otras personas? Sí () No () ¿A quiénes?
- 9) ¿Cómo les ha enseñado a raspar?
- 10) ¿Cree que es importante enseñar a otras personas cómo raspar orégano? ¿Por qué?

Anexo 2. Infografía divulgativa elaborada con dibujos escolares que ilustran los criterios locales de selección para la cosecha de orégano en la comunidad de Tedzidz.

COSECHANDO EL orégano CON CONOCIMIENTO LOCAL

Nombre científico: *Lippia origanoides*

El conocimiento local, fortalece la economía y protege la biodiversidad

Se transmite de generación en generación

CRITERIOS DE SELECCIÓN AL COSECHAR

- Planta alta
- Flores indicadores de madurez
- Tallo grueso resistente
- Hoja gruesa que se desprenda con facilidad
- Hoja grande, verde oscura y amarilla

nos enseñan a reconocer estos signos para cosechar en el momento adecuado

Respetar el ciclo del orégano fortalece su crecimiento y cuida nuestro entorno

Tedzidz

- ✓ 76 % de los niños/as de 5° año han cosechado orégano
- Inician entre los 7 y 9 años, algunos desde los 5.
- Transmisión temprana de conocimientos locales.

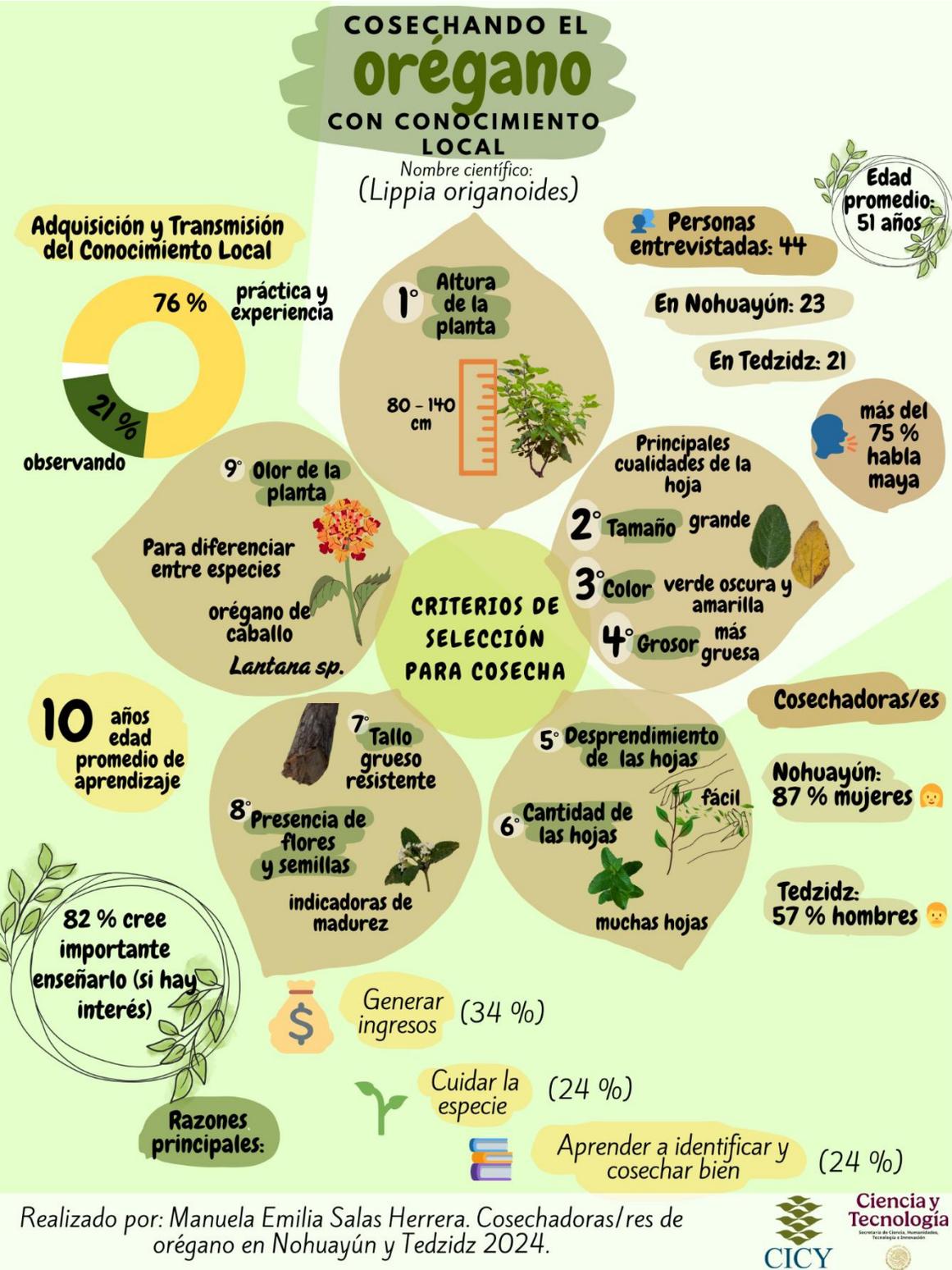
Realizado por: Manuela Emilia Salas Herrera. Niñas/os de quinto año escolar de Nohuayún y Tedzidz 2024.

Ciencia y Tecnología
CICY

Anexo 3. Infografía divulgativa elaborada con dibujos escolares que ilustran los criterios locales de selección para la cosecha de orégano en la comunidad de Nohuayún.



Anexo 3. Infografía divulgativa que presenta de forma jerárquica los criterios de selección utilizados por las personas recolectoras de orégano.



Anexo 4. Infografía divulgativa de los resultados del estudio sobre la influencia del manejo y la selección en las características foliares y en el contenido de aceite esencial del orégano.

