

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon* Larreat.

Jerry Javier González Cantoral

Biólogo

Guatemala, abril de 2022

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*

Larreat.

Informe de Tesis

Presentado por

Jerry Javier González Cantoral

Para optar al título de

Biólogo

Guatemala, abril de 2022

JUNTA DIRECTIVA
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia

M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto	Decano
Licda. Miriam Roxana Marroquín Leiva	Secretaria
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	Vocal I
Dr. Roberto Flores Arzú	Vocal II
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	Vocal III
Br. Carmen Amalia Rodríguez Ortiz	Vocal IV
Br. Paola Margarita Gaitán Valladares	Vocal V

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de Guatemala, por sufragar mis estudios y darme la oportunidad de desarrollarme en el ámbito profesional de la ciencia. Lucharé cada día por retribuirles y crear una sociedad más justa y más sana.

A la Universidad de San Carlos de Guatemala que, desde sus luces y sus oscuridades, me dio una formación integral basada en el respeto, la honestidad, la excelencia y el servicio hacia la sociedad. Nunca voy a poder agradecerle suficiente el haberme permitido cultivarme desde el amor a la sabiduría, el amor a mi profesión y el amor a las personas que me rodean.

A todo el equipo de personas que me apoyaron en cada uno de los pasos que di para realizar esta investigación. Gracias Myrna, Caba, Emily, Andrid, Diana, Claudia, Boris, Karla, Esmirna, Julio, Giuli y Jorgito.

A las autoridades y los guardarrecurso de los parques regionales de los volcanes y fincas en que fui a coleccionar.

A Alexandra Elbakyan y su proyecto Sci-Hub, por democratizar la ciencia y eliminar barreras para el acceso de la ciencia para los países en desarrollo.

A la madre naturaleza, por ser fuente generosa de recursos, sabiduría, inspiración y amor.

DEDICATORIA

A la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. En especial a todos mis profesores apasionados por la ciencia. Aquellas personas que me enseñaron a ponerle corazón a todo lo que hago. Roselvira Barillas, Regina Cabrera, Jorge Erwin López, Mónica Cajas, Jorge Mario Vargas, Carmen Yurrita, Sergio Melgar, Jorgito Jiménez, Bessie Oliva, Sully Cruz, Rodrigo Castañeda.

A mi familia. Quienes me apoyaron en este largo largo largo camino. Mamamaury, mi mamá y mi hermano Paolo. Por su cariño, su apoyo incondicional y su compañía. Mis primos y mis tíos, Joel, Rigo, Joelito, Riguito, Melanie, Valerie, Kevin y Danny. Su buen humor y su alegría.

A mis padrinos, Oswaldo y Mario, y a todo el equipo que ayudó a prepararme para las Olimpiadas Internacionales de Química. Ustedes fueron las primeras personas que creyeron en mí. Si estoy parado acá recibiendo una toga y un birrete, es porque ustedes pusieron su confianza en mí hace más de once años. No fueron las olimpiadas sino su cariño y su perseverancia los que me enamoraron de la ciencia. Llevo sus enseñanzas en el corazón. Gracias.

Todas esas personas que conocí en los primeros años de la universidad y que se quedaron conmigo todo este tiempo. Luisa, Elizabeth y Stephanie. Karen y las chiquitillas. MajitoChang, NataliaVargas, AlejandroBorrayo, MaríaReneeContrerasMérida, SusanLehr, KitzeTzian, Myrnamaría e IsabelVelásquez. Tiffany y PabloSebastián. Mis más grandes compañeros y compañeras de vida. Agradezco al universo haber podido coincidir y crecer con personas tan increíbles como ustedes. Gracias por inspirarme a crecer. Gracias por las risas y el estrés y las angustias y las fiestas y las desveladas. Tantas historias. Tienen un lugar increíblemente grande en mi corazón. Les quiero muchísimo. Como no tienen idea.

Personas que se integraron a mi vida en esta nueva época luego del cierre. Personas que yo he admirado desde siempre y que desde la bondad y la inteligencia han ido marcando el camino para adelante. Alecita, Lula, Cinthia, Laura, Checha, Renato, Peque, Caba (¡Equipo Plantas!).

Al LIPRONAT. Por abrirme las puertas y creer en mí incondicionalmente. Por generar un espacio seguro y fértil, preparando a los futuros investigadores e investigadoras. Por las amistades que me dio con personas que aman las plantas. En especial agradezco a la Doctora Sully Cruz, por confiar en el patojo biólogo que llegó allá por el 2016 a las puertas del laboratorio y por apoyarme en mis locuras.

A los estudiantes químicos farmacéuticos y biólogos que les di auxiliatura, quienes alegraban mis mañanas y me animaban a ser mejor cada día. Les pido disculpas por nunca haber entregado notas a tiempo, y les agradezco la compañía, las anécdotas y la alegría juvenil. Ver ahora que varias personas están interesadas en dedicarse a las plantas llena mi corazón y me doy por satisfecho. Espero poder haber sembrado la semilla del amor por las plantas.

A Jorge Mario, por tomarse a pecho la difícil tarea de ser un revisor, un guía y un amigo. Le agradezco la sabiduría y la confianza que me ha dado durante todos estos años. Confiar en un estudiante y darle apoyo puede transformarle la vida. No habría logrado nada si usted no hubiera estado ahí a la par mía. Gracias.

Al Dr. Rodrigo Castañeda y la comunidad del Bioterio, por abrirme las puertas. Por apostar en los estudiantes y vernos como personas, con anhelos, energías y motivaciones. Usted creyó en mí sin conocerme y me impulsó a tomar nuevas oportunidades. Gracias.

Al Jardín Botánico de Guatemala y al Arnold Arboretum de la Universidad de Harvard. I am grateful not only to the wonderful people who welcomed me so warmly, but also to the plants who greeted me and shared their energy with me. Antonio, Camilo, Ellie, Aunnesha, Dylan, Millie, Nidhi, Yani, Bea and Ericka. Especially to Faye and Morgan, who made the decision to trust a Guatemalan boy and filled him with hopes and dreams. Thank you so much!

A las plantas. Sus misterios, sus dones, su docilidad y su rebeldía, su alegría y su serenidad, su grandeza y su humildad. La energía que transmiten desde su raíz hacia sus tallos y proyectan hacia el resto del mundo. Por ser mi fuente de inspiración y enseñarme virtudes que busco practicar en mi vida: paciencia, templanza, prudencia, gratitud, constancia, belleza y alegría.

A mí mismo. A mi cuerpo y a mi mente. Por esta impertérrita motivación y pasión. Por no tenerle miedo a los retos. Por estas ganas de cambiar el mundo. Por esta alegría que nace de mi corazón. Por acompañarme en este viaje con miedo y con decisión.

Contenido

1. Resumen.....	9
2. Introducción	11
3. Antecedentes	13
3.1. Biosíntesis de metabolitos secundarios	13
3.2. Compuestos fenólicos	16
3.2.1. Flavonoides	17
3.2.2. Flavonoles.....	18
3.2.3. Respuesta del contenido de compuestos fenólicos frente a variación ambiental ...	20
3.3. <i>Chiranthodendron pentadactylon</i> Larreat.....	23
3.3.1. Uso etnobotánico	24
3.3.2. Actividad farmacológica	25
3.3.3. Perfil fitoquímico.....	28
4. Justificación	29
5. Objetivos	31
5.1. Objetivo general.....	31
5.2. Objetivos específicos.....	31
6. Hipótesis.....	32
7. Materiales y Métodos	33
7.1. Diseño experimental	33
6.2. Área de estudio	33
6.3. Materiales y Equipo.....	34
6.3.1. Materiales de colecta	34
6.3.2. Materiales de laboratorio	34
6.3.3. Reactivos	35
6.4. Método.....	35
6.4.1. Colecta.....	35
6.4.2. Procesamiento en el laboratorio.....	36
6.4.3. Análisis estadístico	38
7. Resultados	40
8. Discusión	49

9.	Conclusiones.....	68
10.	Recomendaciones	69
11.	Referencias.....	70
12.	Anexos	87

1. Resumen

El kanac o árbol de la manita (*Chiranthodendron pentadactylon* Larreat.) es un árbol endémico de Guatemala y México cuyas propiedades medicinales han sido aprovechadas por los pueblos originarios durante miles de décadas. Las flores del kanac han sido tradicionalmente utilizadas en forma de infusiones para tratar dolores de cabeza, enfermedades cardiovasculares, diarrea, entre otras enfermedades. Múltiples presiones antropogénicas como la pérdida de hábitat y la deforestación masiva han puesto a esta especie al borde de la extinción. Debido a su restringida distribución geográfica, muy poco es conocido sobre la biología, la ecología y la fitoquímica de esta especie con gran potencial.

La comprensión de la influencia del ambiente en el fenotipo de una especie vegetal es un paso clave para la gestión, manejo y aprovechamiento de los recursos genéticos y la biodiversidad que alberga el país. Por ello, el objetivo de esta tesis fue evaluar la relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*.

Se colectó 31 muestras de hojas y 19 muestras de flores de 31 individuos de *Chiranthodendron pentadactylon* repartidos en cuatro localidades de la cadena volcánica de Guatemala: Volcán Acatenango, Volcán San Pedro, Parque Corazón de Agua y Finca El Espinero. Las muestras fueron secadas, procesadas y almacenadas. A cada muestra se le cuantificó el contenido de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles, a través de espectrofotometría UV-Visible. Se colectaron muestras de suelo de 9 individuos aleatorios para obtener información sobre las variables fisicoquímicas del suelo.

Las hojas de *Chiranthodendron pentadactylon* presentan un perfil fitoquímico con mayor cantidad de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles que las flores. El contenido de compuestos fenólicos de hojas de kanac es significativamente mayor al contenido de compuestos fenólicos presentes en las flores (mediana de 104.54 (rango intercuartil: 55.93)

vs. mediana de 83.37 (rango intercuartil: 24.87) miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de planta, $p=0.0041$). En el caso de los flavonoides, la concentración de las hojas es aproximadamente 1.25 veces significativamente mayor que la concentración en flores (mediana de 73.77 (rango intercuartil: 36.90) vs. mediana de 60.65 (rango intercuartil: 22.52) miligramos equivalentes de catequina por gramo de planta, $p=0.0201$). Los flavonoles en hojas se encuentran en una concentración 2.5 veces mayor que en las flores (mediana de 10.65 (rango intercuartil: 6.49) vs. mediana de 3.80 (rango intercuartil: 1.36) miligramos equivalentes de rutina por gramo de planta, $p < 0.0001$).

De ocho parámetros fisicoquímicos del suelo, solamente cuatro mostraron una relación lineal con el contenido de compuestos fenólicos en hojas: altitud ($R=0.6198$, $p=0.0002$), porcentaje de materia orgánica ($R=0.7163$, $p<0.0001$), suma de bases totales ($R=0.4287$, $p=0.0161$) y porcentaje de arcilla ($R=-0.3528$, $p=0.0516$). En cuanto a las flores, seis de las ocho variables fisicoquímicas tuvieron una relación lineal significativa con el contenido de compuestos fenólicos: El porcentaje de arena ($R=0.872$, $p<0.0001$), la suma de bases totales ($R=0.52$, $p=0.0225$), altitud ($R=-0.4493$, $p=0.0536$), porcentaje de limo ($R=-0.872$, $p<0.0001$), pH ($R=-0.6379$, $p=0.0033$) y capacidad de intercambio catiónico ($R=-0.74$, $p=0.0003$).

La evidencia sugiere que la relación entre *Chiranthodendron pentadactylon* y las variables fisicoquímicas del suelo es bidireccional: no solo el suelo influye en la fitoquímica de la planta, sino que la planta también ejerce una influencia en las propiedades fisicoquímicas del suelo.

2. Introducción

El uso de plantas nativas para el tratamiento de dolencias es parte del conocimiento ancestral que han desarrollado los pueblos originarios durante miles de años. Los curanderos y las comadronas aplican sus conocimientos empíricos para resolver los problemas de salud de las personas en lugares en los que no existe cobertura eficaz de este servicio básico. Ante estas carencias, las plantas medicinales surgen como un servicio ecosistémico que puede aprovecharse para el tratamiento de enfermedades, desde padecimientos leves como una gripe, hasta enfermedades crónicas como la diabetes (Cruz, 2016).

Gran parte del efecto terapéutico de las plantas medicinales se debe a la composición fitoquímica de cada especie. Las moléculas presentes en la planta interactúan con el cuerpo humano, de manera similar a como actúan los fármacos prescritos por la medicina occidental. Las tendencias actuales de la investigación en etnofarmacología y productos naturales se dirigen al reconocimiento de las plantas medicinales empleadas por las culturas ancestrales, el análisis de la composición de metabolitos secundarios presentes en los distintos órganos de las plantas y la evaluación de los efectos farmacológicos que presentan distintas especies. Cabe resaltar que esta vertiente de investigación responde a un enfoque multidisciplinario, ya que se nutre de los aportes de las ramas de la etnobotánica, la taxonomía, la fitoquímica y la farmacología (Jäger, 2015; Singh, 2015).

En culturas de gran tradición ancestral, como China o India, es común encontrar compendios que recopilan información sobre la composición fitoquímica y estudios que validan el uso terapéutico de plantas medicinales. Entre los esfuerzos de recopilación de información etnobotánica y farmacológica para Guatemala, Cáceres (2003) generó un compendio al cual denominó «Vademécum Nacional de Plantas Medicinales», incluyendo plantas nativas y no nativas. Sin embargo, la mención de plantas nativas es aún escasa en comparación a la gran diversidad florística que existe en Guatemala. Es evidente que todavía existe la necesidad de profundizar en la investigación de productos naturales y

plantas medicinales nativas del país (Cruz, 2016). La presente investigación pretende evaluar la relación de las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*, una especie nativa que se emplea como terapia para distintas dolencias. Para ello, se colectará hojas y flores de árboles de *Chiranthodendron pentadactylon* en la cadena volcánica. La materia vegetal colectada se secará y triturará para su posterior cuantificación de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles. Se evaluará luego si existe evidencia sobre la relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de esta especie.

3. Antecedentes

3.1. Biosíntesis de metabolitos secundarios

El metabolismo de un organismo comprende al conjunto de todas las reacciones químicas que ocurren en su interior. Estas reacciones están sujetas a regulación, de manera que se asegure que las condiciones químicas y biológicas internas sean compatibles con la vida. Sin embargo, no todos los organismos poseen las mismas rutas metabólicas. Plantas, bacterias y algunos hongos presentan ciertas rutas que no se comparten con el resto de la biota. Se reconoce que existe un metabolismo compartido por todas las formas de vida, conocido como metabolismo primario; y existe otro tipo de metabolismo exclusivo para ciertos taxones, conocido como metabolismo secundario. Las moléculas que se originan a partir de estas rutas particulares se conocen entonces como metabolitos secundarios (Hopkins & Hüner, 2009). La diversidad de metabolitos secundarios es gigantesca, por lo que su estudio ha requerido una clasificación acorde a su estructura química y a las rutas metabólicas particulares de su biosíntesis. Se reconocen tres grupos principales de metabolitos secundarios: los alcaloides, los terpenos y los compuestos fenólicos (Bruneton, 2001; Trease & Evans, 1991).

Las plantas emplean los metabolitos secundarios para interactuar con el ambiente en el que se desarrollan. Estos compuestos juegan un rol importante en la fisiología vegetal, ya que regulan la interacción y la comunicación con distintos organismos según las necesidades propias de cada planta. El mensaje transmitido por estos metabolitos puede deberse a la evasión del ataque de herbívoros, la atracción de polinizadores y dispersores, la disuasión alelopática de otras especies vegetales en la competencia por obtención de recursos, entre otros (Hopkins & Hüner, 2009).

Debido a su amplia relevancia ecológica, existe una gran diversidad de metabolitos secundarios en las plantas. Esta diversidad fitoquímica se manifiesta a distintas escalas, ya

sea entre distintas especies de una comunidad, entre distintas poblaciones de una misma especie e incluso entre distintos individuos de una población (Verma & Shukla, 2015).

Existen dos enfoques para abordar la variabilidad del perfil fitoquímico de una planta: la variación cualitativa y la variación cuantitativa. La variación cualitativa resalta las diferencias en la identidad de los metabolitos secundarios entre poblaciones o entre especies. El conjunto de componentes moleculares que conforman el perfil fitoquímico de una entidad vegetal es un patrón particular que le distingue, de manera similar a una huella dactilar. Estudios metabolómicos con técnicas instrumentales, como la resonancia magnética nuclear y la cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas, pueden ayudar a dilucidar este patrón, a través del reconocimiento de los metabolitos de bajo peso molecular presentes en el extracto de la entidad vegetal (Emwas et al., 2019). Este perfil cualitativo define en gran medida las interacciones ecológicas que ostenta una planta con su ambiente. Las mutaciones genéticas que inhiban la producción de un metabolito secundario pueden tener un impacto en estas interacciones, y generar una subpoblación con un contenido fitoquímico particular. Linajes presentes en una misma población con distintos fenotipos de perfil fitoquímico cualitativo son reconocidos como quimiotipos diferentes (Moore et al., 2014).

Por otro lado, la variación cuantitativa describe las diferencias en las concentraciones de metabolitos secundarios entre especies, entre poblaciones, entre individuos e incluso entre distintos órganos de un solo individuo. Estas fluctuaciones pueden ser producto de procesos microevolutivos como el entrecruzamiento genético y la adaptación local a distintos hábitats; sin embargo, la mayor parte de estas diferencias en el perfil fitoquímico puede atribuirse a la plasticidad fenotípica de las plantas frente a los gradientes ambientales (Moore et al., 2014).

El perfil de metabolitos que se expresa en una planta responde a la combinación de un componente genético y un componente ambiental. El componente genético corresponde a la fracción del perfil fitoquímico que se genera por la biosíntesis de metabolitos secundarios

en un nivel basal. La producción de estos metabolitos ocurre por la acción de enzimas celulares específicas, las cuales son sintetizadas y reguladas a partir del material genético de cada individuo (Verma & Shukla, 2015). El componente ambiental se refiere a la variación en el perfil fitoquímico producida por la influencia de factores externos a la planta. Condiciones ambientales que se desvían de los valores óptimos para el desarrollo de un individuo pueden inducir estrés en la fisiología de una planta, especialmente en el caso de los factores abióticos. Los factores abióticos pueden clasificarse en factores físicos (temperatura, disponibilidad de agua, radiación solar, precipitación), y en factores químicos (pH del suelo, macronutrientes, micronutrientes, contenido de materia orgánica del suelo, presencia de metales pesados, entre otros; Borges, Minatel, Gomez-Gomez, & Lima, 2017). Estos factores pueden provocar la activación de respuestas fisiológicas y moleculares específicas, las cuales inducen la activación o inhibición de los procesos de biosíntesis de grupos de metabolitos secundarios específicos. Esta variación en el contenido de metabolitos minimiza los daños inducidos por el estrés ambiental (C. V. Borges et al., 2017; Moore et al., 2014). La variación del perfil fitoquímico del individuo como adaptación a un ambiente cambiante es vital para la supervivencia y la aptitud de cada organismo (Verma & Shukla, 2015).

La literatura reporta numerosos estudios que han buscado evaluar la variación en la concentración de un metabolito o un grupo de metabolitos frente a gradientes de condiciones climáticas asociadas a estrés para las especies vegetales; sin embargo, los resultados son inconclusos. No se observan tendencias claras en las respuestas adaptativas del contenido fitoquímico frente al estrés ambiental; por lo que se intuye que el fenómeno depende en gran medida de la identidad de la especie vegetal y el grupo de metabolitos que se está evaluando (C. V. Borges et al., 2017; Ramakrishna & Ravishankar, 2011).

3.2. Compuestos fenólicos

Los compuestos fenólicos probablemente sean los metabolitos secundarios más abundantes entre las plantas. La estructura puede variar en gran medida, desde unidades simples con un anillo aromático hasta sustancias poliméricas altamente complejas, como los taninos y las ligninas (Trease & Evans, 1991); sin embargo, todas coinciden en la presencia de al menos un núcleo aromático que contiene como mínimo un grupo hidroxilo, ya sea libre o formando parte de otra función (Bruneton, 2001; Trease & Evans, 1991). La biosíntesis de estos metabolitos incluye tres rutas metabólicas principales: la ruta del ácido shikímico, la ruta del acetato y la ruta del ácido mevalónico. Dependiendo de la complejidad de la molécula, cada ruta metabólica aporta precursores que se utilizan para sintetizar las distintas familias de compuestos fenólicos (Kuklinsky, 2000; Vermerris & Nicholson, 2006). En esta categoría se incluye una gran cantidad de familias de metabolitos secundarios, entre ellas los compuestos fenólicos simples, los taninos, las cumarinas, las antraquinonas, las naftoquinonas, los flavonoides, las antocianinas, los lignanos y las catequinas (Trease & Evans, 1991).

Los compuestos fenólicos son responsables de las propiedades organolépticas principales de comidas y bebidas derivadas de plantas, especialmente del sabor y del color. Estos compuestos presentan numerosas aplicaciones en el campo de la industria química, como resinas para técnicas de separación, síntesis de nanocápsulas, síntesis de polímeros policarbonatados, coagulantes para tratamiento de agua, entre otros (Baruah, 2011). También presentan un amplio espectro de actividades farmacológicas, de entre las cuales destaca el perfil antioxidante. El potencial de óxido-reducción de los núcleos aromáticos les otorga propiedades antioxidantes a estos compuestos (Chandra, 2011). Pueden actuar como agentes reductores, donadores de hidrógenos y agentes quelantes. Algunos flavonoides presentan actividad antibacteriana, antifúngica, antiprotozoaria o antiviral; mientras que otros flavonoides han reportado actividad antiinflamatoria, analgésica, antidiabética, antihipertensiva, antiaterosclerótica, hepatoprotectora y anticancerígenos.

La gran variedad de actividades biológicas reportadas para esta familia de compuestos responde a la gran heterogeneidad de sus estructuras químicas (Chandra, 2011; Saikia, 2011).

Las plantas producen algunos compuestos fenólicos como mecanismo de defensa ante el ataque de parásitos o depredadores. Los metabolitos de defensa constitutiva, o fitoanticipinas, se encuentran siempre presentes en los tejidos vegetales a bajas concentraciones. Estos metabolitos, como el ácido clorogénico, los glicósidos cianogénicos, los tulipósidos y la lignina, ostentan toxicidad frente a un amplio espectro de hongos y bacterias, por lo que actúan como una primera barrera inmunitaria frente a la invasión de estos microorganismos (Vermerris & Nicholson, 2006). Los metabolitos de respuesta inducida, o fitoalexinas, se producen luego de un ataque y su acumulación en un tejido puede ser reversible. La producción momentánea de compuestos fenólicos, como las 3-deoxiantocianidinas, los estilbenos y el ácido salicílico, disuaden a los depredadores y protegen la integridad de la planta (Metlen et al., 2009; Vermerris & Nicholson, 2006). Otros compuestos fenólicos son sintetizados para optimizar los procesos de ciclo de vida de las angiospermas. Algunos metabolitos, como las auronas, los isoflavonoides y las antocianinas, proveen colores atractivos a las flores para inducir la polinización por zoofilia, y a los frutos y las semillas, para promover la dispersión por zoocoría (Dakora, 1995).

3.2.1. Flavonoides

Los flavonoides son un conjunto muy diverso de metabolitos que se caracterizan por su estructura química que consiste en un esqueleto central de tres anillos C6-C3-C6, de los cuales dos son aromáticos y el tercero es un heterociclo. Usualmente funcionan como pigmentos o copigmentos en diversas estructuras de la planta. Pueden actuar también como fitohormonas, moléculas antioxidantes o factores reclutadores de bacterias fijadoras de nitrógeno (Pandey & Sohng, 2013; Trease & Evans, 1991).

Los flavonoides han sido reportados en todos los grupos de embriofitas, incluyendo briofitas, helechos, gimnospermas y angiospermas. Estos metabolitos se producen en distintos órganos de la planta. Algunos flavonoides que otorgan coloraciones vivas, como las isoflavonas y las antocianinas, suelen acumularse en los tejidos de los pétalos de las flores, mientras que otros flavonoides se expresan en la cutícula de las hojas como mecanismo de defensa contra el daño oxidativo de la luz solar (Bruneton, 2001).

La biosíntesis de los flavonoides requiere de tres moléculas de malonil-CoA que provienen de la carboxilación del acetil-CoA del ciclo de Krebs y una molécula de 4-cumaril-CoA que proviene de la ruta del ácido shikímico (figura 1). La condensación de estas moléculas da origen a una chalcona con la ayuda de la chalcona sintasa. La chalcona isomerasa convierte luego esta chalcona en una flavanona, cerrando el ciclo heterocíclico y generando la estructura de tres ciclos característica de estos metabolitos. Posteriores modificaciones químicas a este esqueleto básico dan lugar a los distintos subgrupos de flavonoides: flavonas, flavanonas, antocianinas, isoflavonas, chalconas, taninos, proantocianidinas, flavanoles, flavonoles, entre otros (Pandey & Sohng, 2013).

3.2.2. Flavonoles

Los flavonoles son un grupo específico de flavonoides que se caracterizan por una estructura química que deriva del 2-fenil-3-hidroxicromano. Son de los flavonoides más abundantes encontrados en las plantas y usualmente se encuentran como derivados monoglicosilados, diglicosilados o triglicosilados. Entre los flavonoles más conocidos se encuentran el kaempferol, la isorhamnetina, la quercetina, la rhamnetina, el hiperósido, la isoquercitina, la quercitrina y la rutina (Zhang et al., 2013).

La biosíntesis de flavonoles deriva de la ruta anabólica de los flavonoides (figura 1). La conversión de chalcona a flavanona por la chalcona isomerasa genera el sustrato principal para el resto de reacciones. La flavanona es transformada a una hidroxiflavanona por la

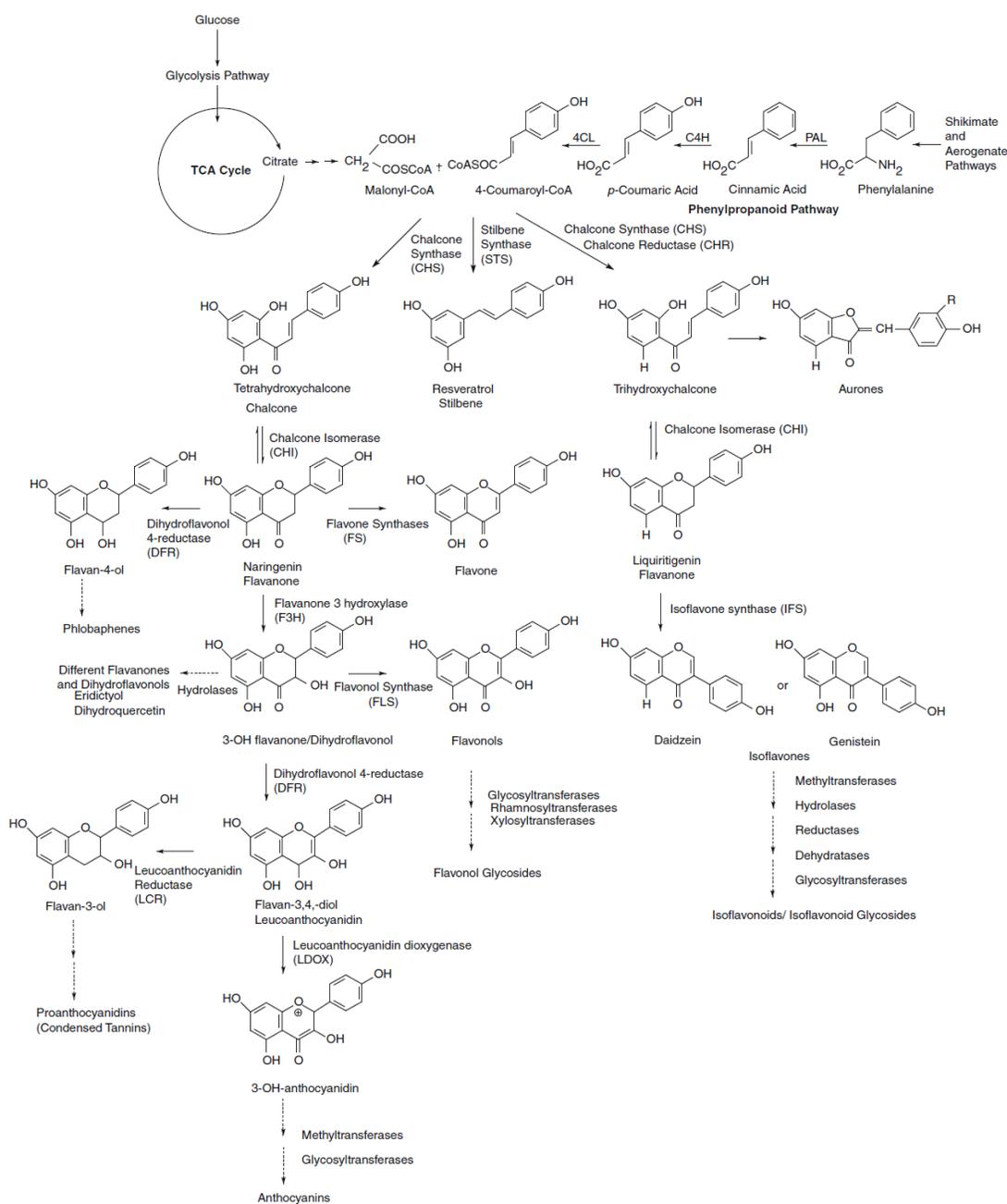


Figura 1. Ruta de biosíntesis de flavonoides. Adaptado de Pandey, R. P., & Sohng, J. K. (2013). Genetics of Flavonoids. In K. G. Ramawat & J.-M. Mérillon (Eds.), *Natural Products* (pp. 1617–1645). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_52

flavanona 3 β -hidroxilasa. La posterior formación de un doble enlace entre C-2 y C-3 del anillo C genera un flavonol con la ayuda de la enzima flavonol sintasa (Dewick, 2008; Martens et al., 2010).

Los flavonoles cumplen distintos roles según su ubicación y su concentración dentro de los órganos de las plantas. Tienen la capacidad de influir en el transporte de auxina, por lo que posee distintas implicaciones para procesos fisiológicos importantes como la organogénesis. Debido a su estructura química, los flavonoles pueden actuar como agentes antioxidantes y neutralizar el efecto nocivo de la radiación UV-B. Algunos flavonoles tienen la capacidad de influir en las interacciones de las plantas con bacterias, hongos y otras especies de plantas (Zhang et al., 2013).

Algunos estudios *in vitro* y estudios clínicos han evaluado el potencial terapéutico de los flavonoles. Se ha encontrado evidencia de que, debido a su estructura química y a su actividad antioxidante, algunos flavonoles poseen propiedades antiinflamatorias, antivirales, anticancerígenas, reguladoras del tono vascular, antidiabéticas, neuroprotectoras y hepatoprotectoras (Zhang et al., 2013).

3.2.3. Respuesta del contenido de compuestos fenólicos frente a variación ambiental

Numerosos estudios han buscado dilucidar cómo varían las concentraciones de compuestos fenólicos como respuesta al estrés de distintos factores ambientales; sin embargo, los resultados no reflejan un patrón definido. Las respuestas fitoquímicas frente a cierto estrés ambiental varían entre especies vegetales. Kirakosyan y colaboradores (2004) determinaron la influencia de varios tratamientos de estrés ambiental (déficit de agua, frío, inundación, herbivoría) en dos especies de *Crataegus* (Rosaceae): *C. laevigata* y *C. monogyna*. Para ambas especies, se observó un aumento en los niveles de catequina y epicatequina en el extracto foliar luego del tratamiento con estrés por déficit hídrico. El tratamiento de estrés por frío, por otro lado, no generó efecto alguno en el contenido de

epicatequina de ninguna de las dos especies. Para la especie *C. laevigata*, se reportó una merma en la concentración de epicatequina luego de los tratamientos de inundación y estrés por herbivoría; mientras que para la especie *C. monogyna* se reportó un aumento en el contenido de epicatequina luego de ambos tratamientos.

En un estudio dirigido por Cheruiyot y colaboradores (2008) con el objetivo de determinar la influencia del déficit hídrico del suelo en el contenido de catequinas en *Camellia sinensis* (Theaceae), se reportó que la concentración de epicatequina en hojas de té presenta una correlación significativa con el contenido de agua en el suelo y el índice de estrés hídrico. Los tratamientos con altos niveles de agua en el suelo generaron mayores concentraciones de epicatequina.

Mahajan y Yadav (2014) realizaron un estudio aplicando estrés salino por cuarenta días a matas de tabaco salvaje y tabaco transgénico. Encontraron que el contenido de flavan-3-oles (catequina, epicatequina y epigallocatequina) aumentó luego del tratamiento con estrés salino, en hojas de tabaco salvaje y tabaco transgénico. Un estudio de Cortell y Kennedy (2006) demostró que las semillas de *Vitis vinífera* (Vitaceae) bajo tratamiento de sombra generan mayor contenido de epicatequina y catequina que su contraparte expuesta a luz.

Con el objetivo de investigar los efectos putativos del envejecimiento y la incidencia lumínica en el metabolismo de los flavan-3-oles, se realizó una comparación entre el contenido de estos flavonoides en hojas de *Cistus clusii* (Cistaceae) de un año y de seis años de edad. Las hojas de los arbustos más viejos mostraron mayores niveles de epicatequina que las hojas de los arbustos jóvenes, en la época anterior al brote de nuevas hojas. Los autores hipotetizan que la ruta biosintética de los flavan-3-oles puede funcionar como un «vertedero» alternativo de fotoasimilados durante épocas de estrés por condiciones ambientales, por lo que los contenidos de este metabolito aumentan (Hernández et al., 2011). Se observó también un aumento de concentraciones de galato de epigallocatequina (sin efecto neto en la concentración de epicatequina) relacionado con un aumento en la

incidencia lumínica. La inducción de la secreción de este flavan-3-ol puede estar relacionada con la necesidad de fotoprotección de la radiación UV, tomando ventaja de la actividad antioxidante y absorbente de radiación que caracteriza a los flavonoides (Hernández et al., 2011). Hernández, Alegre y Munné-Bosch (2004) realizaron otro estudio para evaluar los mecanismos fisiológicos y fitoquímicos de resistencia al estrés por sequía en hojas de *C. clusii*. Luego de treinta días, se observó un aumento neto de concentración de los flavan-3-oles epicatequina, galato de epicatequina y galato de epigallocatequina.

El estudio de Ghassempour y colaboradores (2011) se enfocó en el efecto neto en la secreción de metabolitos secundarios en trigo, luego de la infección del basidiomiceto *Puccinia triticina*, en tres cultivares de trigo. Las hojas sanas de los individuos infectados presentaron altas concentraciones de catequina y epicatequina. Estas hojas presentaron mayor contenido de flavan-3-oles que las hojas infectadas de individuos infectados; y estas últimas poseían mayor contenido de flavan-3-oles que las hojas sanas de individuos sanos. Otro estudio reportó que la infección de dos variedades de arbustos de fresa *Fragaria × ananassa* (Rosaceae) con el hongo fitopatógeno *Colletotrichum numphaeae* induce un aumento en la concentración de epicatequina y otros flavan-3-oles en el fruto, tanto en la variedad susceptible como en la variedad tolerante al hongo (Mikulic-Petkovsek et al., 2013).

Evaluando la transcriptómica de tejidos de *Reumuria songarica* (Tamaricaceae) a través de PCR en tiempo real, se logró identificar el aumento exponencial en la expresión de *Rsf3H*, uno de los genes clave para la ruta biosintética de los flavonoides. Esta inducción ocurrió luego de la exposición de los tejidos a estrés por radiación UV y por sequía (M. Liu et al., 2013). Otro estudio evaluó la variación en el contenido fitoquímico en hojas de maíz expuestas a dos días de estrés por sequía, así como la variación en la expresión de genes relacionados con la síntesis de flavonoides. El estrés por sequía incrementó significativamente el contenido de fenoles totales, flavonoides totales y antocianinas. Del

mismo modo, también se observó una sobreexpresión de los genes *CHS*, *CHI*, *FLS*, *FNS*, *ANS* y *F3H* durante las primeras doce horas del tratamiento con estrés (Ma et al., 2014).

Un estudio que tenía por objetivo analizar la expresión de los genes de las rutas metabólicas de síntesis de flavonoides en relación a la composición fitoquímica de flavonoides en hojas de arándanos *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) reportó un aumento significativo en el contenido de catequina y epicatequina en hojas expuestas a la luz solar, en contraposición a aquellas hojas que no estaban directamente expuestas (Jaakola et al., 2004).

3.3. *Chiranthodendron pentadactylon* Larreat.

Chiranthodendron pentadactylon es un árbol perteneciente a la tribu Fremontodendreae de la subfamilia Bombacoideae de la familia Malvaceae, endémico de la región de México y Guatemala. Se conoce comúnmente como «Mano de león», «Tayuyo», «Kanac», «Mano de mico», «Árbol de las manitas», «Majagua» o «Mapasúchil». Se distribuye desde los 2000 hasta los 3000 metros sobre el nivel del mar, en bosques mesófilos de montaña y bosques nubosos de alta montaña, así como en campos en los que se ha eliminado el bosque. Las poblaciones naturales de este árbol suelen ser abundantes (Rivas & Álvarez, 2018). Para Guatemala, se ha reportado la presencia de esta especie en El Progreso, Zacapa, Guatemala, Sacatepéquez, Chimaltenango, Sololá, Quiché, Huehuetenango, Totonicapán, Quetzaltenango y San Marcos (Standley & Steyermark, 1946).

El árbol se caracteriza por ser alto, 12 a 30 metros de altura o incluso más, con un tronco de 1 a 2 metros de diámetro. Las hojas presentan un peciolo largo, de 12 a 30 centímetros, y más o menos ovado-redondeado en el margen. Las hojas son largas, subagudas a acuminadas, profunda y estrechamente cordadas en la base, superficialmente lobadas o subenteras, de color verde oscuro, haz glabro, envés café densa y libremente tomentoso, y palmatinervadas. Los pedúnculos florales son más cortos que el cáliz. El cáliz es de 3.5 a 5 centímetros de largo, café y tomentoso en el exterior, glabro con un color rojo oscuro en el

interior, con una gran cavidad nectarífera dentro de la base de cada lóbulo. La corola está ausente. La columna de los estambres es del mismo largo que el cáliz, sosteniendo en el ápice cinco ramificaciones curvadas y alargadas que se extienden hacia puntas muy delgadas. El pistilo se localiza contiguamente hacia la parte posterior de los estambres. El fruto capsular es elipsoide-oblongo, muy duro y leñoso, con una longitud de 10 a 15 centímetros, profundamente pentalobado, con ángulos angostos y sin filo. Las semillas presentan un arilo anaranjado (Standley & Steyermark, 1946; Toledo, 1975). La mayor parte de la población de *C. pentadactylon* florece de febrero a mayo; sin embargo, algunos individuos florecen de julio a diciembre. Cada árbol produce numerosas flores solitarias en toda la copa. Los frutos aparecen principalmente de enero a marzo (Rivas & Álvarez, 2018; Toledo, 1975). Este árbol se encuentra en la categoría 1 de especies en peligro de extinción, según la lista de especies amenazadas de flora silvestre de Guatemala (Consejo Nacional de Áreas Protegidas, 2009), por lo que es de carácter urgente implementar protocolos de conservación para las poblaciones silvestres.

3.3.1. Uso etnobotánico

Standley y Steyermark (1946) reportan algunos usos etnobotánicos tradicionales que se le da a esta planta. Debido al parecido de la flor con la forma de una mano, se le asignó cierto significado religioso. Las hojas suaves y flexibles se utilizan para envolver tamales o quesos en los mercados. La infusión de las flores se ha utilizado para tratar úlceras crónicas, oftalmia y hemorroides. Durante el tiempo de la colonización española, esta planta se cultivaba en los jardines de la realeza como ornamento (Perusquía et al., 1995).

Para curar el ataque de tos, los aztecas ingerían una infusión preparada de cola de tlacuache, seguido de una bebida medicinal de chocolate en la que se mezcla tres hierbas: *Piper sanctum*, *Chiranthodendron pentadactylon* y *Vanilla planifolia* (Dillinger et al., 2000). Para curar las erupciones genitales, la terapia primaria consistía en cataplasmas hechos con una mezcla de corteza y flor de *Chiranthodendron pentadactylon*. Para problemas

cardiacos, los aztecas hervían infusión de *C. pentadactylon*, como tónico para el corazón (Schendel, 1968).

En México, se suele tomar infusiones de las flores de *Chiranthodendron pentadactylon* como tratamiento fitoterapéutico para aliviar la sintomatología de los nervios, la nostalgia y la depresión (Gutiérrez et al., 2014). Castillo-España y colaboradores (2009) reportan que la infusión de la flor de *C. pentadactylon* se utiliza como tratamiento para la hipertensión. También se ha reportado el empleo de infusiones de las flores de *C. pentadactylon* en comunidades del centro y del sur de México para enfermedades del corazón, dolores de cuerpo y de cabeza, diarrea, sarpullido, heridas, mareos y como regulador de la presión sanguínea (Alonso-Castro et al., 2012; García-Alvarado et al., 2001). En el mercado de Sonora de la Ciudad de México, flores secas de *C. pentadactylon*, junto con materiales de plantas como flores de *Citrus*, *Talauma mexicana*, *Agastache mexicana*, *Terstronemia tepezapote* y *Foeniculum vulgare*, se preparan como infusión para aliviar la irregularidad de la presión sanguínea y dolencias cardiacas (Perusquía et al., 1995).

En un estudio etnobotánico realizado en el sur de Estados Unidos, mujeres diabéticas de ascendencia hispana confirmaron el empleo de la planta *Chiranthodendron pentadactylon* como parte del tratamiento para la diabetes mellitus; sin embargo, no existe evidencia de actividad hipoglicemiante en la literatura para esta planta (Johnson et al., 2006).

3.3.2. Actividad farmacológica

El extracto metanólico crudo de las flores de *Chiranthodendron pentadactylon* es activo contra el protozoo *Entamoeba histolytica*, parásito responsable de numerosos casos de infecciones gastrointestinales. La potencia de la actividad antiparasitaria de este extracto es cercana a la observada en la emetina, fármaco utilizado para infecciones gastrointestinales (Calzada et al., 2006).

Alanís, Calzada, Cervantes, Torres y Ceballos (2005) realizaron un estudio en el que se evaluó la actividad bactericida de 56 extractos acuosos y metanólicos de plantas utilizadas tradicionalmente para el tratamiento de enfermedades gastrointestinales en México. Tanto el extracto acuoso como el extracto metanólico de flores de *Chiranthodendron pentadactylon* presentaron actividad contra distintas cepas de *Escherichia coli*, *Shigella* sp. y *Salmonella* sp., con porcentajes de inhibición de 39 – 76%. El extracto de esta planta surge entonces como una alternativa de tratamiento de enfermedades gastrointestinales provocadas por bacterias enteropatógenas.

En otro estudio se evaluó la actividad inhibidora de la secreción de los mismos 56 extractos de plantas medicinales utilizadas para el tratamiento de enfermedades gastrointestinales. El efecto farmacológico se evaluó en el volumen de secreción intestinal inducida por toxinas del cólera, en yeyuno de ratas de laboratorio. El extracto de las flores de *Chiranthodendron pentadactylon* presentó un 88% de inhibición de la secreción intestinal, en una concentración de 300 mg/kg (Velázquez et al., 2006). Para confirmar el potencial farmacológico de este extracto, se realizó otro estudio en el que se evaluó el efecto inhibitorio del peristaltismo, en ratas de laboratorio a las que se les indujo hiperperistalsis. El extracto de las flores de *C. pentadactylon* inhibió moderadamente el peristaltismo, con magnitud similar al efecto de la loperamida utilizada como control positivo (Calzada et al., 2010). El efecto bactericida, el efecto antiparasitario y el efecto inhibidor de la secreción perfilan a esta especie como una potencial fuente de nuevos fármacos para el tratamiento de infecciones gastrointestinales (Velázquez et al., 2006).

Con el objetivo de aislar el componente activo, Velázquez, Calzada, Esquivel, Barbosa y Calzada (2009) fraccionaron el extracto etanólico de las flores de *Chiranthodendron pentadactylon* y lograron aislar cinco de los componentes químicos de estas fracciones. Se evaluó la actividad antsecretora individual de los flavonoles y los flavan-3-oles aislados y se encontró que la epicatequina mostró la actividad antsecretora más potente, seguido por la isoquercitrina y la catequina. La epicatequina, en dosis de 10 mg/kg, es activa contra las

toxinas de *Vibrio cholerae* y *Escherichia coli*, con valores de inhibición del 56.1% y 24.0%, respectivamente (Velázquez et al., 2012). Posteriormente, Calzada y colaboradores (2017) confirmaron la actividad antimicrobiana y antiprotozoaria *in vitro* y la actividad antidiarreica *in vivo* del extracto metanólico de la flor de *C. pentadactylon* y de los cinco flavonoides identificados de este extracto: tilirósido, isoquercitrina, astragalina, catequina y epicatequina. Encontraron que la epicatequina es el compuesto con mayor potencia terapéutica contra *Entamoeba histolytica* y *Giardia lamblia*, con IC₅₀ de 1.9 µg/mL y 1.6 µg/mL, respectivamente. Por otro lado, la actividad del flavonoide tilirósido frente a distintas cepas de *Escherichia coli*, *Shigella sonnei*, *S. flexneri*, *Salmonella* sp. y *Vibrio cholerae* fue superior al resto de tratamientos, demostrando un alto potencial antibacteriano (Calzada et al., 2017). El efecto inhibitorio contra las toxinas de estas enterobacterias, el efecto antisecretor en intestino y el efecto antibacteriano de amplio espectro confirman el potencial de la epicatequina y tilirósido como compuestos de utilidad terapéutica para el tratamiento de la diarrea, y validan el uso de *Chiranthodendron pentadactylon* para el tratamiento de enfermedades gastrointestinales (Calzada et al., 2017; Velázquez et al., 2012).

El extracto etanólico de las flores de *C. pentadactylon* posee actividad antiviral en un rango de concentración de 12.5 a 50 µg/mL sobre el virus del herpes simple tipo I (HSV-1). También se demostró el efecto antiviral de este extracto contra el virus de la estomatitis vesicular (VSV) en el mismo rango de concentraciones, pero no en el poliovirus tipo 1 (Abad et al., 1997).

Se ha comprobado de igual manera el efecto vasoactivo de *C. pentadactylon* para regular el tono del músculo liso de las arterias en el sistema cardiovascular. Perusquía y colaboradores (1995) reportaron un efecto vasorrelajador para el extracto de esta planta, ya que logró inhibir la respuesta de contracción máxima, inducida por noradrenalina, en la aorta torácica descendiente de ratas macho. El efecto relajador de aorta es dependiente a la concentración del extracto acuoso (Ibarra-Alvarado et al., 2010).

El extracto acuoso de *C. pentadactylon* posee una significativa actividad antioxidante. La evaluación de la actividad neutralizadora del radical DPPH• reportó un IC₅₀ de 140.6 µg/mL, aproximadamente dos veces menos potente que el Trolox (Ibarra-Alvarado et al., 2010). Huerta, Mihalik, Maitin, Crixell y Vattem (2007) reportan que el extracto acuoso de *C. pentadactylon* neutralizó el 70% de los radicales ABTS en el ensayo e inhibió la acción de la enzima lipasa en un 18%. Tanto el efecto vasorrelajador como la actividad antioxidante explican el empleo etnobotánico de las flores de esta planta para el tratamiento de enfermedades cardiovasculares, como la hipertensión y la arritmia. Probablemente esta planta contenga moléculas de interés farmacológico que puedan aislarse para generar nuevos tratamientos para estas enfermedades (Perusquía et al., 1995).

3.3.3. Perfil fitoquímico

Poco se ha descrito sobre el perfil fitoquímico de *Chiranthodendron pentadactylon*. La mayor parte de trabajos se han concentrado en describir la fitoquímica de la flor, órgano al que se le adjudica la mayor parte de los efectos terapéuticos. Se ha logrado aislar componentes de tipo flavonoide y se ha confirmado la presencia de los flavonoides tilirósido, astragalina, isoquercitrina, catequina y epicatequina (Velázquez et al., 2009). Harborne y Smith (1972) aislaron la antocianina cianidin 3-glucósido. También se ha reportado la presencia del alqueno octacoseno, el alcohol n-docosanol, y terpenoides de tipo esteroide, como el acetato de sitosterol (Domínguez & Gutierrez, 1972).

La hoja de *C. pentadactylon*, por otro lado, es rica en flavonoides, con altos contenidos de leucocianidina, luteolin 7-glucósido, luteolin 7-glucurónido, gossipetin 3-glucurónido y quercetin 3-glucósido (Harborne & Smith, 1972).

4. Justificación

Las tendencias actuales en el mercado internacional de fármacos, alimentos y cosméticos se orientan cada vez más al aprovechamiento de los recursos químicos y biológicos que ofrece la naturaleza, por encima de los productos sintéticos (Pérez-Vázquez, Lang-Ovalle, Peralta-Garay, & Aguirre-Pérez, 2012). Gran parte de los servicios farmacéuticos que se generan en la actualidad obtiene su materia prima de las plantas. Los metabolitos secundarios son la esencia de numerosos productos generados por industrias de gran impacto en la sociedad (Bruneton, 2001).

El aumento descontrolado de la población mundial genera un incremento en la demanda de esta clase de servicios. Los productores se ven comprometidos a optimizar los procesos para suplir esta demanda, lo que puede conducir a la extracción masiva de especies vegetales. La extracción y explotación de los recursos biológicos genera un daño irreversible a los ecosistemas, afectando a la diversidad de flora y fauna que en ellos se encuentra (Boelee, Chiramba, & Khaka, 2011).

El modelo más sostenible que puede satisfacer esta demanda implica, entre otros aspectos, la búsqueda de materia prima vegetal que ofrezca el mayor potencial para la extracción de metabolitos secundarios. Al seleccionar plantas con mayor contenido fitoquímico, se requerirá cantidades menores de materia vegetal para suplir la demanda y se extraerá menor cantidad de individuos de los ecosistemas; asimismo, se aumentará la eficacia de los procesos para la producción de los servicios. Por ello, un modelo que identifique las localidades en las que existen las condiciones óptimas para la biosíntesis de productos naturales en una especie vegetal es ideal para aprovechar de manera racional y sostenible de estos recursos medicinales.

En el caso de plantas medicinales, se reconoce que la actividad terapéutica está relacionada con el contenido fitoquímico de la planta. La utilización de plantas medicinales, como parte del sistema de atención de salud, requiere de un control de calidad de la materia vegetal, para asegurar que las dosis administradas sean efectivas y seguras. Es fundamental que se

identifique tanto el contenido fitoquímico de la droga vegetal como los elicitores que pueden estimular la biosíntesis de productos naturales de interés. Este tipo de iniciativas son esenciales para programas de conservación de especies que se encuentran en peligro de extinción y que son empleadas por los humanos para la obtención de bienes y servicios. La comprensión de las interacciones ecológicas de una planta con su entorno, así como los procesos fisiológicos que inducen la biosíntesis de metabolitos secundarios, también puede favorecer la identificación de recursos genéticos y biológicos de utilidad para el tratamiento de enfermedades.

Por otra parte, los estudios que analizan la diversidad fitoquímica en la flora nativa del territorio guatemalteco, así como sus propiedades terapéuticas, son escasos. La complejidad fitoquímica de las plantas aporta otro componente de análisis al fenómeno de la biodiversidad. Este componente determina en gran parte las relaciones bióticas entre la especie vegetal, las plantas vecinas, la biota del suelo inmediato, polinizadores y dispersores. La dinámica ecológica entre la planta y su entorno, regulada por metabolitos secundarios, puede actuar como una presión evolutiva. Poblaciones que presenten perfiles fitoquímicos distintos responderán de distinta manera al ambiente (Moore et al., 2014). La caracterización del contenido fitoquímico de las poblaciones nativas de especies vegetales permite el análisis de la diversidad biológica desde otro nivel. Este estudio generará una primera aproximación al estudio de la composición de los metabolitos de las poblaciones de la especie *C. pentadactylon* presentes en el territorio guatemalteco. El estado fenotípico de las poblaciones de este árbol es un factor clave para la toma de decisiones y la implementación de protocolos orientados a la conservación de las poblaciones de esta especie nativa amenazada.

5. Objetivos

5.1. Objetivo general

Evaluar la relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*.

5.2. Objetivos específicos

- Cuantificar el contenido de compuestos fenólicos en hojas y flores de individuos de *Chiranthodendron pentadactylon*.
- Comparar el contenido de compuestos fenólicos entre hojas y flores de individuos de *C. pentadactylon*.
- Describir la relación entre las propiedades fisicoquímicas del suelo y el contenido de compuestos fenólicos de hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*.

6. Hipótesis

El contenido fitoquímico de las plantas es afectado por las propiedades fisicoquímicas del suelo.

7. Materiales y Métodos

7.1. Diseño experimental

Población: individuos de la especie *Chiranthodendron pentadactylon* de la cadena volcánica.

Muestra: 31 individuos de la especie *Chiranthodendron pentadactylon* ubicados en los departamentos de Sololá, Chimaltenango y Sacatepéquez.

6.2. Área de estudio

La cadena volcánica es una región ubicada en el sur de Guatemala que alberga 37 volcanes presentes en el territorio nacional. Tiene origen geológico en el bloque Chortis y recorre la región sur del país de este a oeste, abarcando 380 kilómetros aproximadamente. Aunque la mayoría de volcanes permanecen inactivos, existen algunos que aún presentan actividad volcánica constante, como el volcán de Fuego o el volcán Pacaya. La cadena volcánica incluye territorios bajos (como las faldas de los volcanes a 1500 – 2500 msnm) y territorios altos (como las cimas de los volcanes a 3500 – 4000 msnm o incluso más alto). Este amplio rango de altitud perfila las condiciones ideales para el establecimiento de una gran diversidad de microclimas y ecosistemas; por lo que se puede encontrar una gran diversidad de biota, la cual se ha adaptado a los ecosistemas presentes en la cadena volcánica. En los volcanes predomina especialmente los bosques tropicales siempreverdes estacionales latifoliados montanos y los bosques tropicales siempreverdes estacionales mixtos montanos (de Pisón, 1991; Iturralde-Vinent, 2006; Meyrat et al., 2002).

6.3. Materiales y Equipo

6.3.1. Materiales de colecta

- Balanza portátil
- Brújula
- Costales
- Flagging
- GPS
- Guacamaya de mano
- Lápiz
- Libreta de campo
- Mapa
- Marcador permanente Sharpie
- Masking tape 1"
- Navaja
- Pala de mano
- Rastrillo de mano
- Tijeras de podar

6.3.2. Materiales de laboratorio

- Agitador vórtex
- Ampolla de decantación
- Balanza de humedad
- Balanza semianalítica
- Balón aforado de 25 mL
- Bandejas para muestras
- Baño de María
- Baño ultrasónico
- Beakers de 50, 100 y 200 mL
- Bolsas ziplock
- Bulbo para pipeta
- Embudo de vidrio
- Espátula
- Espectrofotómetro
- Estufa
- Etiquetas de muestras vegetales
- Licuadora
- Máscara de gases
- Micropipetas
- Papel filtro
- Papel parafilm
- Pipetas volumétricas
- Probeta de 25 mL
- Termómetro
- Tijeras
- Tips para micropipetas
- Tubos de ensayo

6.3.3. Reactivos

- Acetato de etilo
- Ácido clorhídrico
- Ácido gálico
- Agua desmineralizada
- Carbonato de sodio
- Catequina
- Cloroformo
- Etanol
- Reactivo de Folin-Ciocalteu
- Vainillina

6.4. Método

La fase experimental se dividió en una fase de colecta de muestras vegetales y una fase de procesamiento de muestras en el Laboratorio de Investigación de Productos Naturales (LIPRONAT).

6.4.1. Colecta

La colecta de material vegetal se realizó según un muestreo no aleatorio y no estratificado en cuatro sitios de la cadena volcánica: el volcán San Pedro (Sololá), volcán Acatenango (Chimaltenango), Finca El Espinero (Chimaltenango) y Parque Corazón de Agua (Sacatepéquez). Las muestras de los árboles fueron colectadas en los meses de enero y febrero de los años 2020 y 2021. Los árboles muestreados estaban separados por más de 200 metros entre sí, para evitar relaciones de parentesco entre individuos y asegurar la independencia de las muestras.

Para cada individuo, se recolectó muestras de hojas y flor. Se recolectó únicamente material vegetal que estuviera en condiciones óptimas, es decir, sin mordidas de insectos o manchas de quemadura por radiación solar. Se tomó también muestra del suelo circundante de nueve individuos para determinar el perfil fisicoquímico en estos sitios de muestreo. Estas muestras de suelo se obtuvieron escarbando en cuatro puntos alrededor del árbol, extrayendo suelo a una profundidad mayor de 30 centímetros. Estas muestras fueron

enviadas al Laboratorio de Análisis de Suelos, Aguas y Plantas de la Unidad de Vinculación y Gestión de Recursos (UVIGER) de la Facultad de Agronomía de la Universidad de San Carlos de Guatemala. Los resultados de los análisis de este laboratorio incluían las siguientes variables fisicoquímicas: porcentaje de arcilla, porcentaje de limo, porcentaje de arena, pH, capacidad de intercambio catiónico, contenido de materia orgánica y suma de bases. Los puntos geográficos con información de las propiedades fisicoquímicas del suelo fueron proyectados utilizando el software ArcGIS® como sistema de información geográfica y se interpolaron a través del método de distancia inversa para generar los datos del resto de muestras.

6.4.2. Procesamiento en el laboratorio

Las muestras vegetales se transportaron en costales y fueron debidamente identificadas, para su posterior procesamiento en el Laboratorio de Investigación de Productos Naturales (LIPRONAT) de la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia de la Universidad de San Carlos de Guatemala. El material vegetal se colocó en un horno de convección hasta que el porcentaje de humedad fue menor al 10%. Se procedió luego a triturar la muestra con licuadora para disminuir el tamaño de la partícula y aumentar el área superficial para la extracción de las moléculas. Cada muestra de materia vegetal se introdujo en una bolsa ziplock y se etiquetó.

El proceso de extracción y cuantificación se realizó procurando la menor incidencia de luz posible, ya que la luz puede degradar algunos compuestos fenólicos. 0.1 gramos de cada muestra de hojas y flores fueron extraídos con 10 mililitros de etanol al 50% en un baño de ultrasonido por cinco minutos. Luego se colocaron las muestras en baño de María por 20 minutos a 60°C. Cada extracción se realizó por triplicado (Irakli et al., 2018).

Las muestras para la cuantificación de compuestos fenólicos se procesaron en placas para espectrofotómetro acoplado a ELISA. Se emplearon cinco pozos para generar una curva de

calibración, colocando alícuotas de 5, 10, 15, 20 y 25 μL de una solución estándar de ácido gálico 150 $\mu\text{g}/\text{mL}$ en sendos pozos. Se agregó 3 μL del extracto alcohólico de cada muestra en sendos pozos. A todos los pozos se les añadió agua destilada suficiente para aforar a 50 μL . Se incluyó también un pozo control con 50 μL de agua destilada, el cual sirvió como blanco. Se añadió 25 μL de reactivo de Folin-Ciocalteu a cada pozo y se agitó suavemente la placa. Se dejó reposar por cinco minutos a temperatura ambiente, y luego se añadió 125 μL de Na_2CO_3 5% a cada pozo. Nuevamente se agitó la placa y se dejó incubando en la oscuridad a temperatura ambiente por 120 minutos. Se midió la absorbancia del color azul generado por la reacción contra el blanco de cada muestra a una longitud de onda de 630 nm con el espectrofotómetro. El procedimiento se realizó por triplicado para asegurar la replicabilidad de los datos. Los resultados se reportaron como miligramos de equivalentes de ácido gálico por gramo de planta (Herald et al., 2012; Thangaraj, 2016).

Para la cuantificación de flavonoides, las muestras también se procesaron en placas para espectrofotómetro acoplado a ELISA. Se emplearon cinco pozos para generar una curva de calibración, colocando alícuotas de 2, 4, 6, 8 y 10 μL de una solución estándar de catequina 1 mg/mL en sendos pozos. Se agregó 10 μL del extracto alcohólico de cada muestra en sendos pozos. A todos los pozos se les añadió agua destilada suficiente para aforar a 50 μL . Se incluyó también un pozo control con 50 μL de agua destilada, el cual sirvió como blanco. Se añadió 7.5 μL de NaNO_2 5%, se agitó la placa y se dejó reposar por 5 minutos. Luego se agregó 7.5 μL AlCl_3 10%, se agitó levemente la placa y se dejó reposar por 6 minutos. Finalmente se agregaron 100 μL de NaOH 4% junto con 85 μL agua destilada. Luego de agitar la placa de 96 pozos, se dejó incubar la reacción por 15 minutos y se midió la absorbancia del color rojo generado por la reacción contra el blanco de cada muestra a una longitud de onda de 490 nm con el espectrofotómetro. El procedimiento se realizó por triplicado para asegurar la replicabilidad de los datos. Los resultados se reportaron como miligramos de equivalentes de catequina por gramo de planta (Herald et al., 2012).

Para la cuantificación de flavonoles, las muestras también se procesaron en placas para espectrofotómetro acoplado a ELISA. Se emplearon cinco pozos para generar una curva de calibración, colocando alícuotas de 2, 4, 6, 8 y 10 μL de una solución estándar de rutina 2 mg/mL en sendos pozos. Se agregó 50 μL del extracto alcohólico de cada muestra en sendos pozos. A todos los pozos se les añadió agua destilada suficiente para aforar a 50 μL . Se incluyó también un pozo control con 50 μL de agua destilada, el cual sirvió como blanco. Se agregó 70 μL de AlCl_3 2% y 180 μL de NaOAc 5%. La placa se incubó por dos horas y media y se midió la absorbancia del color amarillo generado por la reacción contra el blanco de cada muestra a una longitud de onda de 450 nm con el espectrofotómetro. El procedimiento se realizó por triplicado para asegurar la replicabilidad de los datos. Los resultados se reportaron como miligramos de equivalentes de rutina por gramo de planta (Adedapo et al., 2008; Thangaraj, 2016).

6.4.3. Análisis estadístico

Caracterización de las concentraciones de compuestos fenólicos.

Se empleó estadística descriptiva para reportar la mediana como medida de tendencia central y el rango intercuartil como medida de dispersión del contenido de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles para hojas y flores de los individuos de *Chiranthodendron pentadactylon*.

Comparación de contenido fitoquímico entre hojas y flores.

Dado a que los datos no presentaron distribución normal, la comparación del perfil fitoquímico entre hojas y flores de *C. pentadactylon* se realizó a través de un análisis estadístico inferencial de comparación de medianas con muestras relacionadas (prueba de Wilcoxon para muestras relacionadas) para cada grupo de metabolitos secundarios, a un nivel de significancia de 0.05.

Relación entre componentes abióticos y contenido fitoquímico.

Para evaluar si existe correlación entre la variación de las propiedades fisicoquímicas del suelo y la variación en el contenido de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles de hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman.

Posteriormente, se generaron modelos lineales generalizados para evaluar la relación entre la variación de las propiedades fisicoquímicas y el contenido de compuestos fenólicos, tanto para hojas como para flores de kanac. Estos análisis generaron modelos predictivos que explican en cierta medida la variación del contenido fitoquímico para cada órgano vegetal. Se eligieron los modelos que presentaron el menor valor de Aikaike (AIC) y el menor número de variables explicativas como los modelos más parsimoniosos que explican el fenómeno.

7. Resultados

Las hojas de *Chiranthodendron pentadactylon* presentan un perfil fitoquímico con mayor cantidad de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles que las flores (figura 2). El contenido de compuestos fenólicos de hojas de kanac sobrepasa significativamente al contenido de compuestos fenólicos presentes en las flores (mediana de 104.54 (rango intercuartil: 55.93) vs. mediana de 83.37 (rango intercuartil: 24.87) miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de planta, $p=0.0041$). En el caso de los flavonoides, la concentración de las hojas es aproximadamente 1.25 veces significativamente mayor que la concentración en flores (mediana de 73.77 (rango intercuartil: 36.90) vs. mediana de 60.65 (rango intercuartil: 22.52) miligramos equivalentes de catequina por gramo de planta, $p=0.0201$). Los flavonoles en hojas se encuentran en una concentración significativamente mayor que en las flores (mediana de 10.65 (rango intercuartil: 6.49) vs. mediana de 3.80 (rango intercuartil: 1.36) miligramos equivalentes de rutina por gramo de planta, $p < 0.0001$).

De ocho parámetros fisicoquímicos del suelo, solamente cuatro mostraron una relación lineal con el contenido de compuestos fenólicos en hojas. La altitud, el porcentaje de materia orgánica y la suma de bases totales en el suelo presentan una correlación positiva, mientras que el porcentaje de arcilla presenta una correlación negativa con la cantidad de fenoles totales. En cuanto a las flores, seis de las ocho variables fisicoquímicas tuvieron una relación lineal significativa con el contenido de compuestos fenólicos. El porcentaje de arena y la suma de bases totales en el suelo están correlacionadas de manera positiva con la cantidad de compuestos fenólicos, mientras que la altitud, el porcentaje de limo, el pH y la capacidad de intercambio catiónico reflejan una relación negativa (cuadro 1).

El modelo que explica de mejor manera la variación en la cantidad de los compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron pentadactylon* es el que toma en consideración tanto el porcentaje de materia orgánica como el porcentaje de arcilla y el porcentaje de arena (cuadro 2). Este modelo explica un 73% de la variación utilizando tres variables

predictoras no correlacionadas (figura 3A). El modelo propone que la concentración de compuestos fenólicos aumenta 0.87 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de arena (figura 3B), disminuye 11.05 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de arcilla (figura 3C) y aumenta 3.06 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de materia orgánica (figura 3D) en la composición del suelo en el que crece la planta. Otros modelos generados con distintos sets de variables predictoras presentan mayores valores de Akaike y menores coeficientes de determinación (anexo 1).

En cuanto a las flores, el modelo generado que explica de mejor manera la variabilidad del contenido de compuestos fenólicos incluye las variables altitud y el porcentaje de limo, explicando un 70% de la variación de la variable de respuesta (cuadro 3, figura 4A). Este modelo plantea que existen 186.59 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de flor por defecto. Esta concentración disminuye 0.02 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo por cada metro sobre el nivel del mar de altitud (figura 4B) y disminuye 1.30 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo por cada 1% de limo (figura 4C) en la composición del suelo en el que crece la planta. Otros modelos generados con otros sets de variables predictoras poseen menores coeficientes de determinación y mayores valores de Akaike (anexo 2).

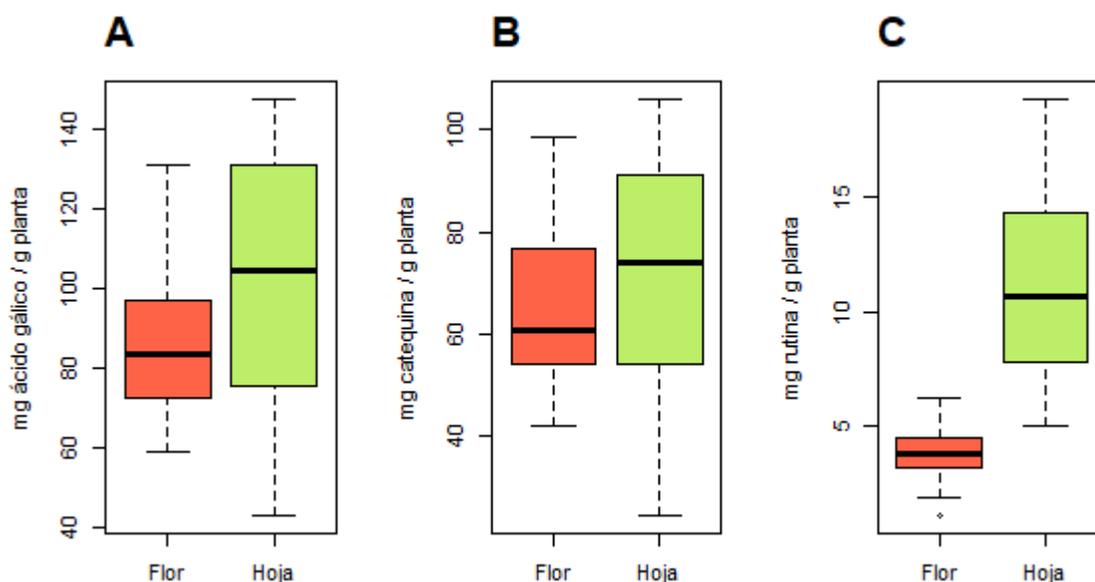


Figura 2. Comparación del contenido de (A) compuestos fenólicos, (B) flavonoides y (C) flavonoles entre hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon*. Hojas: n=31, flores: n=19.

Cuadro 1. Coeficientes de correlación de Spearman de propiedades fisicoquímicas del suelo con contenido de compuestos fenólicos en hoja y flor de *C. pentadactylon*. Hojas: n=31, flores: n=19.

	<i>Hoja</i>		<i>Flor</i>	
	R	<i>p</i>	R	<i>p</i>
<i>Altitud</i>	0.6198	0.0002*	-0.4493	0.0536**
<i>% Arena</i>	0.1529	0.4116	0.872	<0.0001*
<i>% Limo</i>	-0.167	0.3692	-0.872	<0.0001*
<i>% Arcilla</i>	-0.3528	0.0516**	-0.3124	0.1929
<i>pH</i>	-0.2837	0.1219	-0.6379	0.0033*
<i>% MO</i>	0.7163	<0.0001*	-0.3757	0.1129
<i>CIC</i>	-0.0244	0.8962	-0.74	0.0003*
<i>SB</i>	0.4287	0.0161*	0.52	0.0225*

*: *p*-value<0.05, **: *p*-value<0.1

MO: materia orgánica

CIC: capacidad de intercambio catiónico

SB: suma de bases totales

Cuadro 2. Modelos lineales generalizados con mejor puntaje para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron pentadactylon*.

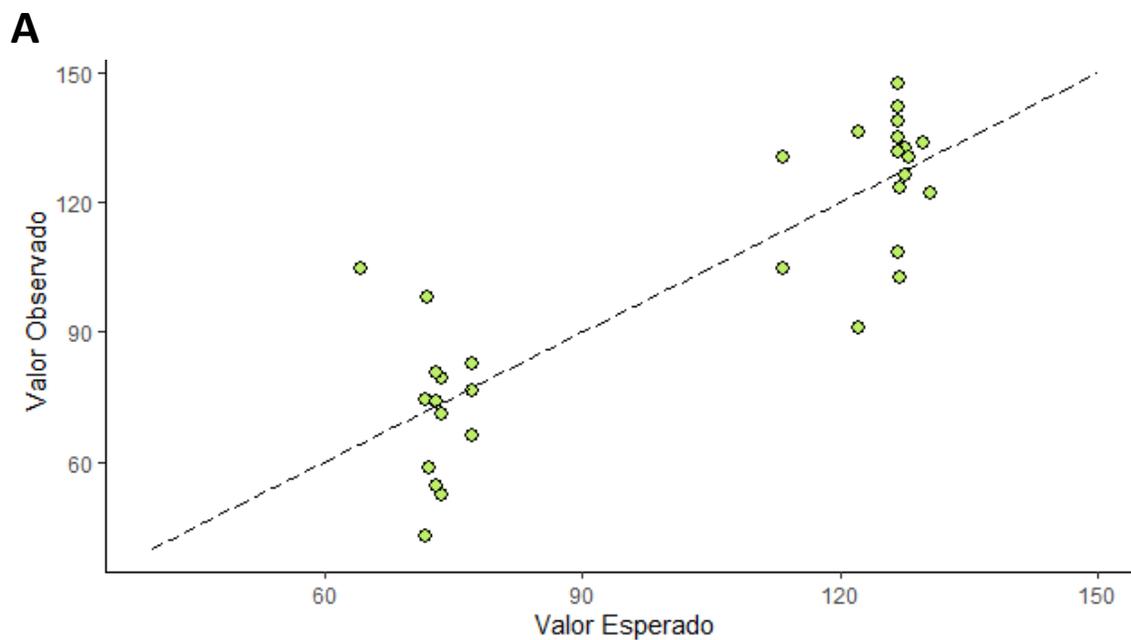
Modelo	AIC	R ²	Variables predictoras	Coefficiente
CF → % Arena + % Arcilla + MO	269.75	0.73	% Arena*	0.87
			% Arcilla*	-6.48
			MO*	3.06
			Intercepto	32.46
CF → % Arena + MO	272.85	0.68	% Arena*	1.41
			MO*	2.86
			Intercepto	-39.57
CF → % Arcilla + MO	273.51	0.68	% Arcilla*	-11.05
			MO*	3.09
			Intercepto*	118.08

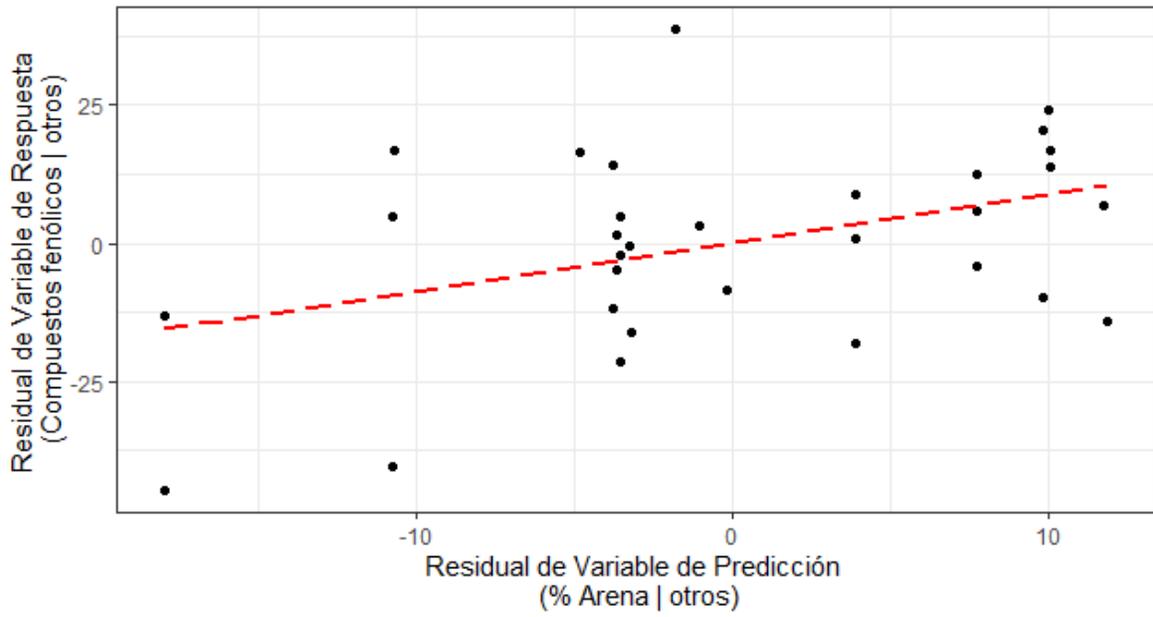
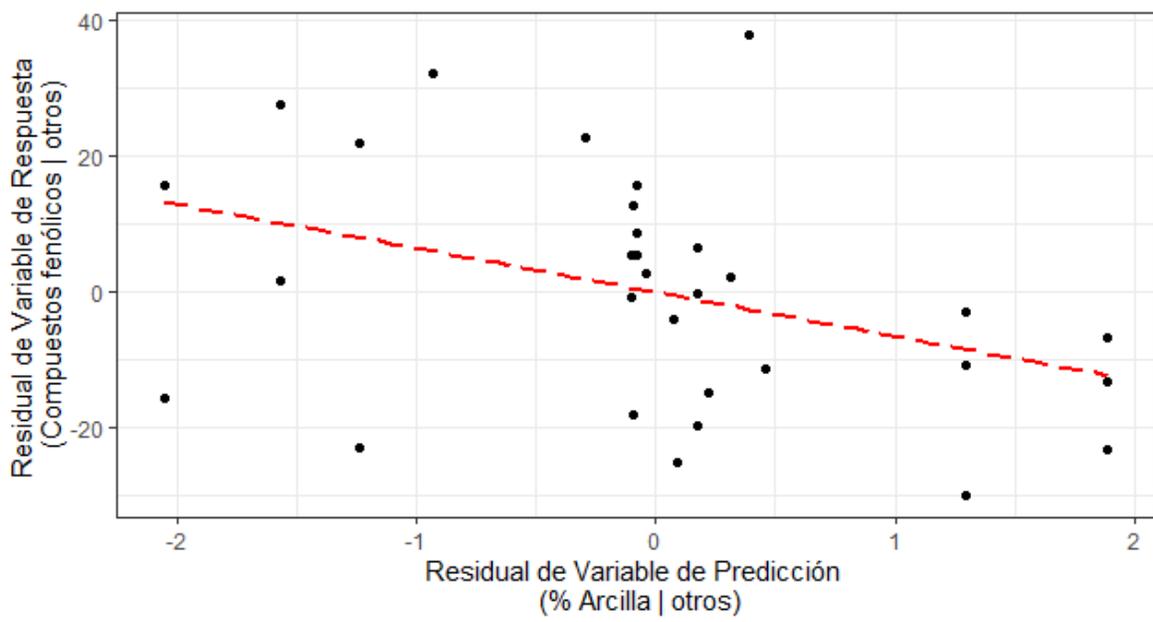
*: p -value < 0.05

AIC: valor de Akaike.

R²: coeficiente de determinación.

MO: materia orgánica



B**C**

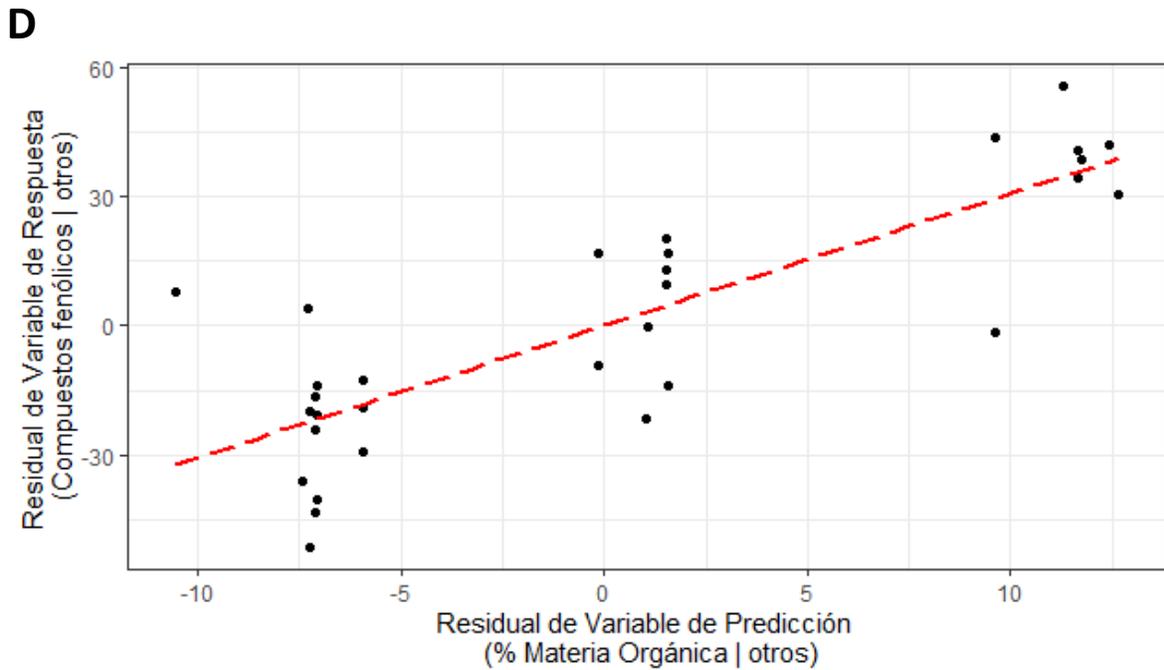


Figura 3. Modelo lineal generalizado para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron pentadactylon*. Fórmula: CF \rightarrow % Arena + % Arcilla + MO. **(A)** Valor predictivo del modelo graficado como el valor predicho frente al valor observado. $R^2=0.73$. La línea negra representa la tendencia de un modelo ideal cuyos valores predichos son iguales a los valores observados. **(B, C y D)** Gráficos de regresión parcial de las variables predictoras del modelo: **(B)** porcentaje de arena, **(C)** porcentaje de arcilla y **(D)** porcentaje de materia orgánica. La línea roja representa la tendencia de la contribución de la variable al modelo cuando el resto de variables predictoras se mantienen en un valor constante.

Cuadro 3. Modelos lineales generalizados con mejor punteo para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en flores de *Chiranthodendron pentadactylon*.

Modelo	AIC	R ²	Variables predictoras	Coefficiente
CF → Altitud + % Limo	146.20	0.70	Altitud*	-0.02
			% Limo*	-1.30
			Intercepto*	186.59
CF → % Limo + MO	146.94	0.69	% Limo*	-1.13
			MO	-0.56
			Intercepto*	126.08
CF → Altitud + % Arena	147.10	0.69	Altitud	-0.03
			% Arena*	1.18
			Intercepto*	73.91

*: p -value < 0.05

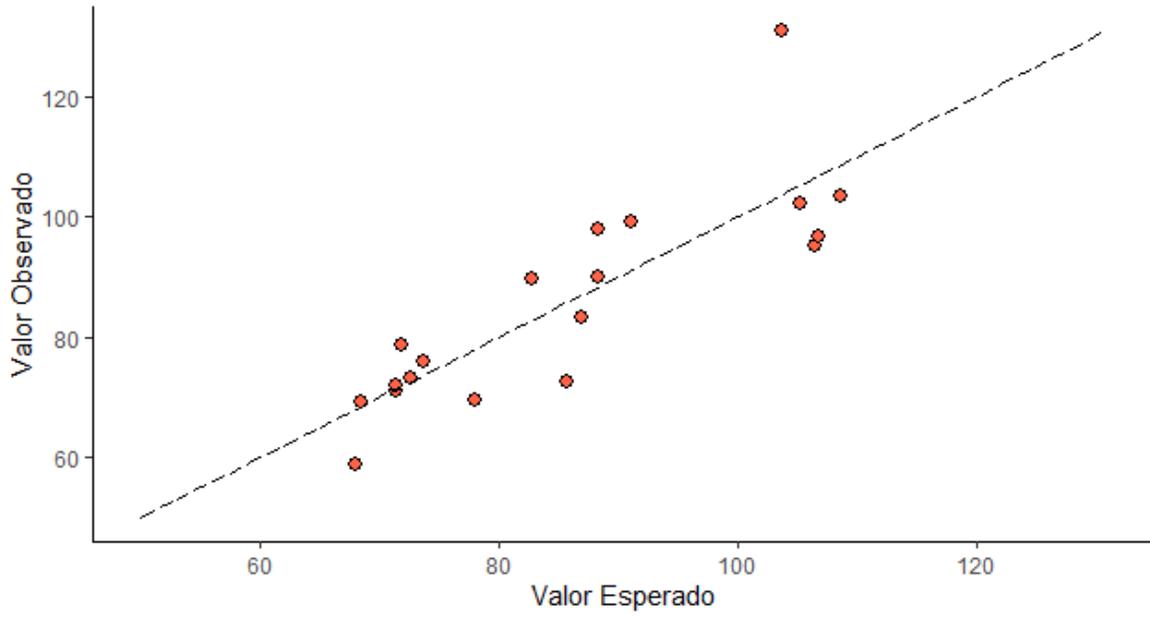
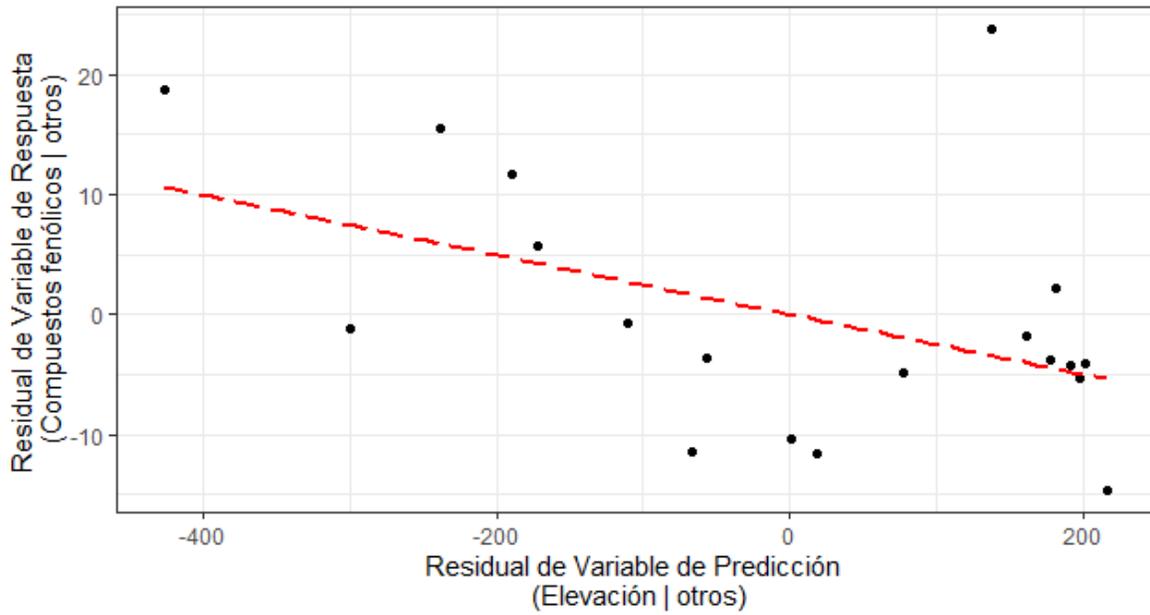
AIC: valor de Akaike.

R²: coeficiente de determinación.

MO: materia orgánica

CIC: capacidad de intercambio catiónico

SB: suma de bases

A**B**

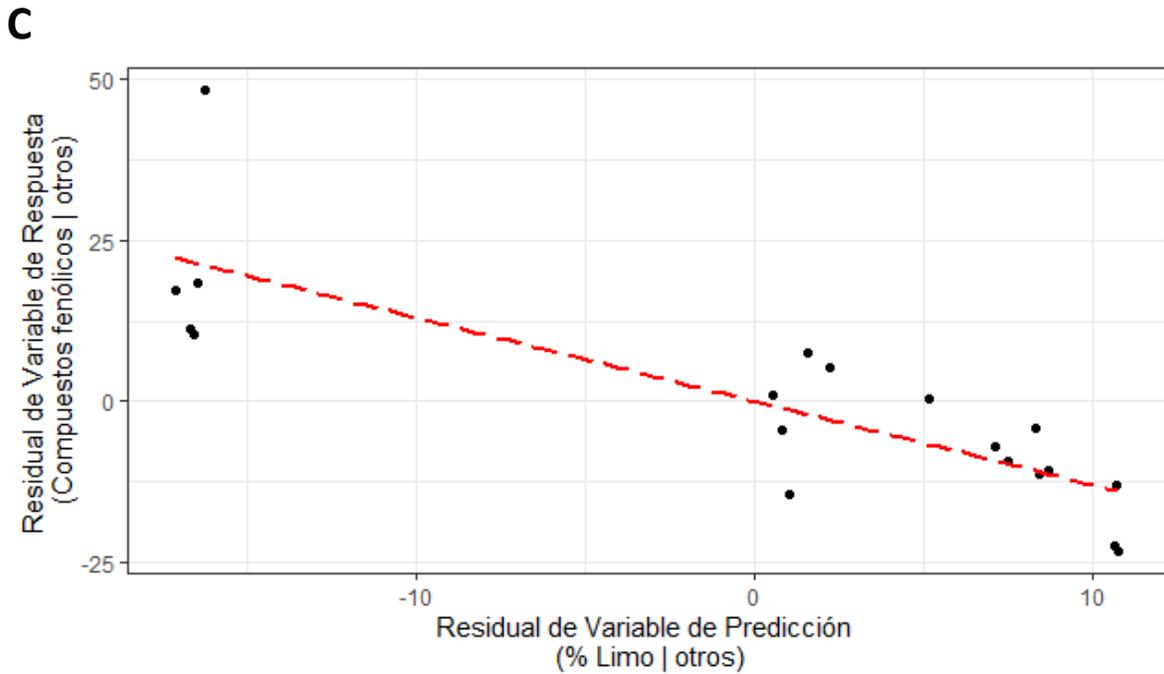


Figura 4. Modelo lineal generalizado para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en flores de *Chiranthodendron pentadactylon*. Fórmula: CF \rightarrow Altitud + % Limo. **(A)** Valor predictivo del modelo graficado como el valor predicho frente al valor observado. $R^2=0.70$. La línea negra representa la tendencia de un modelo ideal cuyos valores predichos son iguales a los valores observados. **(B y C)** Gráficos de regresión parcial de las variables predictoras del modelo: **(B)** altitud y **(C)** porcentaje de limo. La línea roja representa la tendencia de la contribución de la variable al modelo cuando el resto de variables predictoras se mantienen en un valor constante.

8. Discusión

El contenido de metabolitos secundarios de *Chiranthodendron pentadactylon* varía entre órganos y entre individuos. Las hojas presentan mayor concentración de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles que las flores, a pesar de que han sido las flores las que se han utilizado tradicionalmente para uso terapéutico.

Ningún estudio se ha concentrado en describir el perfil fitoquímico de especies de la tribu Fremontodendreae de la subfamilia Bombacoideae, pero sí existen estudios que abordan especies de otras subfamilias dentro de la familia Malvaceae (cuadro 4). La concentración de compuestos fenólicos en hojas y flores de kanac es mayor que la de algunas otras especies de la familia Malvaceae. Una especie que sobresale por su perfil de compuestos fenólicos es la rosa de jamaica *Hibiscus sabdariffa*, la cual ha sido domesticada por el humano como alimento y bebida (Vargas-León et al., 2018). Las hojas del kanac tienen una concentración de compuestos fenólicos de aproximadamente la mitad que las hojas de *Camellia sinensis* (243 ± 7 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de peso seco, según Luo y colaboradores (2020)). El presente estudio es el primer reporte que cuantifica la concentración de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles de hojas y flores para la especie *Chiranthodendron pentadactylon*.

Se ha reportado en numerosas especies que los órganos de las plantas presentan variaciones en el perfil de metabolitos secundarios, e incluso varían en la concentración de cada metabolito específico. La presencia o ausencia de ciertos grupos de metabolitos, así como su abundancia, podría estar asociada a funciones fisiológicas o interacciones ecológicas específicas para cada órgano (J. Ahmad et al., 2018; Duan et al., 2020; Puzanskiy et al., 2018).

Las concentraciones de metabolitos en distintos órganos son reguladas por mecanismos bioquímicos intrínsecos y por presiones ambientales. El metaboloma de una célula es reflejo del estado bioquímico interno, el cual se ve influenciado y regulado por el ambiente, los

Cuadro 4. Cuantificación de compuestos fenólicos en especies de la familia Malvaceae.

Especie	Subfamilia	Órgano	Extracto ^a	Concentración ^b	Referencia
<i>Sidastrum micranthum</i>	Malvoideae	Hoja	E	39.37 ± 2.54	de Oliveira et al., 2012
<i>Wissadula periplocifolia</i>	Malvoideae	Hoja	E	45.68 ± 0.58	de Oliveira et al., 2012
<i>Sida rhombifolia</i>	Malvoideae	Hoja	E	38.22 ± 0.43	de Oliveira et al., 2012
<i>Herissantia crispa</i>	Malvoideae	Hoja	E	56.25 ± 0.83	de Oliveira et al., 2012
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Byttneroideae	Hoja	E	78.021 ± 0.0287	Morais et al., 2017
<i>Hibiscus sabdariffa</i>	Malvoideae	Hoja	PS	18.98 ± 2.7 – 29.9 ± 0.5	Zhen et al., 2016
<i>Hibiscus sabdariffa</i>	Malvoideae	Cáliz	PS	176.96 ± 19.76 – 1756.92 ± 135.47	Vargas-León et al., 2018
<i>Bombax ceiba</i>	Bombacoideae	Hoja	E	1.67 ± 0.026	Kriintong & Katisart, 2020
<i>Bombax ceiba</i>	Bombacoideae	Flor	E	2.73 ± 0.064	Kriintong & Katisart, 2020
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	Bombacoideae	Hoja	PS	104.54 ± 55.93	
<i>Chiranthodendron pentadactylon</i>	Bombacoideae	Flor	PS	83.37 ± 24.87	

^a: E: extracto etanólico, PS: planta seca.

^b: miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de extracto o gramo de planta seca

tejidos vecinos e incluso los mismos elementos internos de la célula (Puzanskiy et al., 2018). En el caso de los compuestos fenólicos y los flavonoides, las enzimas que conforman la ruta metabólica de su biosíntesis se expresan de manera distinta entre órganos, debido a la regulación de las concentraciones de estas enzimas por mecanismos bioquímicos y epigenéticos. El flujo de sustratos para estas rutas biosintéticas probablemente también sea distinto entre órganos, debido a las dinámicas de flujo diferencial de nutrientes en el tejido floemático (J. Liu et al., 2015). Existe además toda una serie de enzimas modificadoras que

regulan el contenido de metabolitos secundarios en cada órgano y los redistribuyen dependiendo de las necesidades fisiológicas de la planta (Roldan et al., 2014). Por tanto, las diferencias en la concentración de enzimas y en la disponibilidad de sustratos, así como la regulación *in situ* del contenido de metabolitos secundarios, generarán perfiles fitoquímicos distintos para cada órgano.

La diferencia en el perfil de compuestos fenólicos entre hojas y flores de *Chiranthodendron pentadactylon* también puede deberse a procesos fisiológicos. Debido a la gran cantidad de cloroplastos, las hojas están constantemente expuestas a especies reactivas de oxígeno producidas en los procesos de fotosíntesis y respiración celular. El aumento en la cantidad de compuestos fenólicos con actividad antioxidante podría actuar un mecanismo de compensación para evitar el daño oxidativo que podrían generar las especies reactivas de oxígeno en las macromoléculas de las células de la hoja (Rieger et al., 2008). Por otro lado, debido a la función reproductiva que cumplen las flores en el ciclo de vida de la planta, se podría esperar un perfil fitoquímico distinto que cumpla con funciones específicas. En flores se produce mayor concentración de terpenoides que otorgan colores y aromas agradables que atraigan polinizadores, por ejemplo (Li et al., 2020).

Los compuestos fenólicos están presentes en prácticamente todas las especies de plantas. Velázquez y colaboradores (2009) lograron identificar la presencia de cinco flavonoides en el extracto de acetato de etilo de la flor de *Chiranthodendron pentadactylon*: tilirósido, astragalina, isoquercitrina, catequina y epicatequina. Harborne y Smith (1972) demostraron la presencia de algunos flavonoides como la leucocianidina, luteolin 7-glucósido, luteolin 7-glucurónido, gossipetin 3-glucurónido y quercetin 3-glucósido. Aunque estos estudios son una buena primera aproximación, aún hace falta explorar la identidad del resto de flavonoides de la flor, los flavonoides de las hojas y el resto de compuestos fenólicos y demás metabolitos en *Chiranthodendron pentadactylon*.

Relaciones con propiedades fisicoquímicas

Los metabolitos secundarios responden a las variaciones en las propiedades fisicoquímicas del suelo. Numerosos estudios han abordado el efecto de las propiedades físicas y la composición química en el contenido de metabolitos primarios y secundarios de las plantas, enfocándose principalmente en la deficiencia de macroelementos y microelementos en el suelo como factor limitante del crecimiento y desarrollo de la planta (Ahmed et al., 2019; Verma & Shukla, 2015). Las condiciones del suelo influyen en el equilibrio de la asignación de recursos de la planta, entre la producción de biomasa (crecimiento de células, tejidos y órganos) y la síntesis y almacenaje de metabolitos secundarios necesarios para interactuar con el entorno (defensa, atracción de polinizadores, alelopatía, entre otros; Ramakrishna & Ravishankar, 2011).

El suelo es una matriz compleja y sus propiedades son moldeadas por procesos geológicos, climáticos y ecológicos en escalas de tiempo que varían desde décadas hasta millones de años. Debido a las características de los compuestos que conforman el suelo y las dinámicas que ocurren entre ellos, las propiedades fisicoquímicas del suelo están interconectadas entre sí y pueden afectar directamente los procesos fisiológicos de los organismos que crecen en él. La biota del suelo también puede modificar el perfil edáfico como resultado de la excreción de productos metabólicos de desecho e interacciones intraespecíficas e interespecíficas (Hopkins & Hüner, 2009; Metlen et al., 2009; Soil Science Society of America, 2001).

Altitud

La altitud posee efecto en el contenido de compuestos fenólicos tanto en hojas como en flores de *Chiranthodendron pentadactylon*. Una mayor altitud está relacionada con un mayor contenido de compuestos fenólicos en hojas y un menor contenido de compuestos fenólicos en flores (cuadro 1).

La relación entre la altitud y el contenido de compuestos fenólicos depende de la especie y de su historia natural, así como también del órgano de la planta. Tanto los compuestos fenólicos y los flavonoides de hojas de tabaco *Nicotiana tabacum* (Solanaceae) como los flavonoides y ácidos fenólicos de capítulos florales de *Matricaria chamomilla* (Asteraceae) presentan correlación con la altitud del sitio de crecimiento de la planta, por ejemplo (Ganzera et al., 2008; X. Wang et al., 2017). Sin embargo, otros estudios no encontraron evidencia de relación alguna entre la altitud del sitio de crecimiento y el contenido de metabolitos secundarios, como en el caso de fenoles y flavonoides en hojas de *Buxus sempervirens* (Buxaceae), flavonoides en capítulos florales de *Arnica montana* (Asteraceae) y compuestos fenólicos en hojas de *Dryas octopetala* (Rosaceae) y hojas de *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae; Bernal et al., 2013; Lefebvre et al., 2016; Spitaler et al., 2008).

Los compuestos fenólicos son un grupo muy amplio de metabolitos y no todos son secretados en las mismas proporciones. Spitaler y colaboradores (2008) encontraron que la proporción entre flavonoides 3',4'-dihidroxiados y el resto de flavonoides en capítulos florales de *Arnica montana* (Asteraceae) incrementa con la altitud. El contenido de compuestos fenólicos de hojas de *Rhododendron ferrugineum* (Ericaceae) no mostró cambios significativos respecto a la altitud, pero el contenido de flavonoides en hojas, sí (Lefebvre et al., 2016). El estrés ambiental probablemente active mecanismos moleculares que actúen de manera diferencial en las rutas metabólicas y en las enzimas que forman parte de la síntesis de grupos específicos de metabolitos.

En ecosistemas de montaña, la altitud está asociada con varios factores ambientales como temperaturas frías, alta velocidad de viento, alta incidencia de luz solar y radiación UV, menor presión de depredación o herbivoría, menor porcentaje de humedad, pendientes más inclinadas y otras características del suelo. Las diferencias en el contenido de metabolitos secundarios con respecto a la altitud pueden estar asociadas a las variaciones en estos factores (Albert et al., 2009).

La altitud está relacionada de manera inversa con la temperatura promedio del microhábitat. El estrés por frío puede reducir la velocidad de las reacciones metabólicas y puede inhibir de manera indirecta el flujo de agua dentro de la célula, la tasa de fotosíntesis y la producción de clorofila (Verma & Shukla, 2015). La altitud también está asociada con la exposición a luz solar. La radiación UV-B tiene la capacidad de excitar moléculas de la membrana o del protoplasto y convertirlos en especies reactivas de oxígeno, las cuales pueden provocar daño en la célula al reaccionar con otras macromoléculas, incluyendo al ADN, las proteínas y demás componentes estructurales (Nelson & Cox, 2013). Ante este peligro, las células cuentan con mecanismos antioxidantes que previenen e inhiben el daño oxidativo. Uno de estos mecanismos implica la neutralización de radicales libres a través de moléculas estables con anillos aromáticos, como los compuestos fenólicos. Los altos niveles de radiación inducen la expresión de genes asociados con la producción de ciertos grupos de metabolitos. El aumento en la concentración de compuestos fenólicos en hojas de individuos en altas elevaciones puede deberse a la inducción de este mecanismo de defensa contra el daño celular provocado por los radicales libres (Hashim et al., 2020; Li et al., 2020).

Los compuestos fenólicos también responden a la influencia de factores bióticos. Debido a su potencial rol en la evasión de herbívoros o en la disuasión de otras plantas, algunos compuestos fenólicos pueden ser secretados en mayores concentraciones en regiones de baja altitud, en las que existe mayor presión de insectos herbívoros y mayor competencia interespecífica por recursos de nutrientes en el suelo (Alonso-Amelot et al., 2004). Este fenómeno podría explicar la relación inversa entre la altitud del sitio de crecimiento de la planta y la concentración de compuestos fenólicos en flores.

Tanto en el caso de las hojas como en el de las flores, la concentración de compuestos fenólicos es producto del equilibrio entre la necesidad de aclimatación al estrés por factores físicoquímicos del ambiente y la necesidad de responder a las presiones bióticas generadas por la herbivoría y la competencia con otras especies de plantas del entorno (Alonso-Amelot et al., 2004).

Composición del suelo

La textura del suelo está relacionada con la secreción de metabolitos secundarios. En *Chiranthodendron pentadactylon*, el contenido de fenoles en hojas mostró una correlación negativa con el porcentaje de arcilla en suelo; mientras que el contenido de fenoles en flores mostró una correlación positiva con el porcentaje de arena y negativa con el porcentaje de limo (cuadro 1). Sin embargo, la relación entre el tamaño de la partícula y el contenido de metabolitos depende de la especie. Vástagos de *Amaranthus caudatus* (Amaranthaceae) presentan mayor concentración de compuestos fenólicos, flavonoides y proantocianidinas en suelos con mayor porcentaje de arcilla (Jimoh et al., 2019). Frutos de uva *Vitis* sp. (Vitaceae) cosechados en suelos con menor porcentaje de arena y mayor porcentaje de limo y arcilla reportaron menor contenido de fenoles totales, taninos y antocianinas (R. Wang et al., 2015). Suelos con mayor proporción de arena, mayor proporción de arcilla y menor proporción de limo presentaron la mayor concentración de la mayoría de compuestos fenólicos individuales en *Centaurea glomerata* (Asteraceae; Hassan et al., 2020). Debido a la íntima relación entre la composición física del suelo y el resto de sus propiedades fisicoquímicas, es probable que la secreción de metabolitos en distintas especies actúe bajo distintos mecanismos bioquímicos y responda a distintas presiones ambientales las cuales se ven reflejadas en el tamaño de la partícula del suelo.

El tamaño de la partícula del suelo también presenta efecto de manera diferencial entre distintos grupos de metabolitos secundarios. En hojas de soya *Glycine max* (Fabaceae), el tamaño de la partícula del suelo no presentó correlación con el contenido de fenoles totales, pero sí con los flavonoides totales (Yun et al., 2018). El contenido de ginsenósidos totales y la concentración del ginsenósido Rb1 en raíces de *Panax ginseng* (Araliaceae) disminuyeron en suelos con mayor porcentaje de arcillas; sin embargo, este efecto no se observó en el resto de ginsenósidos individuales (Eo et al., 2018). La concentración de α -pineno en el aceite esencial de raíz de *Ferula assa-foetida* (Apiaceae) presentó correlación con el porcentaje de arcilla del suelo, mientras que el resto de los componentes del aceite

esencial no mostraron tal correlación (Karimi et al., 2020). Estos ejemplos indican que las presiones ambientales relacionadas con el tamaño de la partícula del suelo probablemente inducen la activación diferencial de ciertas rutas metabólicas o enzimas específicas que generan perfiles metabólicos característicos.

Cabe resaltar que los suelos de la cadena volcánica son recientes, lo que ha moldeado la composición porcentual de arena, limo y arcilla. Debido a que el tamaño de la partícula puede afectar al contenido de metabolitos secundarios de una planta, la fitoquímica de individuos de *Chiranthodendron pentadactylon* que han crecido en suelos más viejos probablemente sea distinta a la de los individuos que crecen en la cadena volcánica.

pH

Dentro de un rango entre 5 y 6.5, no se observó relación entre la variación del pH del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron*; por otro lado, en flores sí se observó evidencia de una relación inversa (cuadro 1). Esta relación concuerda con numerosos estudios. Individuos de *Camellia sinensis* (Theaceae) en suelos con bajo pH presentaron mayor contenido de polifenoles, cafeína y aminoácidos (Ahmed et al., 2019). Un incremento en el pH del medio de cultivo provocó la disminución en fenoles totales y flavonoides totales en hojas y raíces de *Stevia rebaudiana* (Asteraceae, Radić et al., 2016). Suelos con menor pH ostentan mayor concentración de fenoles totales, flavonoides, taninos, ácido ascórbico y prolina en vástagos de cinco especies: *Nepeta septemcrenata* (Lamiaceae), *Origanum syriacum* (Lamiaceae), *Phlomis aurea* (Lamiaceae), *Rosa arabica* (Rosaceae) y *Silene schimperiana* (Caryophyllaceae, Hashim et al., 2020). Sin embargo, otros estudios realizados en frutos maduros de arándanos (Vaneková et al., 2020) y en hojas de *Stevia rebaudiana* (Asteraceae, Kafle et al., 2017) no encontraron relación alguna entre la variación del pH del suelo y el contenido de metabolitos. La influencia del pH del suelo en la fitoquímica de una planta probablemente dependa de la especie y del órgano en cuestión.

Debido a que cada una de las enzimas de las vías de síntesis de metabolitos secundarios posee su propio pH de funcionamiento óptimo, cada ruta metabólica posee su propia sensibilidad al efecto de la variación del pH y las tasas de producción o degradación de cada metabolito pueden variar (N. Ahmad et al., 2018; Hopkins & Hüner, 2009). Karimi y colaboradores (2020) encontraron una relación negativa entre el pH del suelo y la concentración de α -pineno en el aceite esencial de raíz de *Ferula assa-foetida* (Apiaceae); sin embargo, ningún otro componente del aceite esencial mostró esta relación. La concentración de epigalocatequina en vástagos jóvenes de *Camellia sinensis* (Theaceae) disminuyó respecto al incremento de pH; sin embargo, ninguna otra catequina se vio afectada por la variación del pH del suelo (Ruan et al., 2007). Es probable que las enzimas de las rutas de síntesis de metabolitos secundarios específicos se vean afectadas de manera diferencial por la variación en el pH del suelo.

A pesar de que la correlación mostrada es de orden lineal, Ahmad y colaboradores (2018) proponen que el pH ideal se comporta como un óptimo. Suelos que se desvían de un pH neutro generarán desbalances en el equilibrio químico de nutrientes en las células de las plantas, quienes presentarán signos y manifestaciones fenotípicas resultado de las deficiencias en las rutas metabólicas que requieren estos nutrientes (Kafle et al., 2017). Un pH ácido por debajo de 5 disminuye la solubilidad y disponibilidad de macronutrientes como el fósforo, el magnesio y el calcio. Un pH básico, por otro lado, disminuye la solubilidad de micronutrientes como el hierro, el manganeso, el cobre, el zinc y el boro (Ramírez-Rodríguez et al., 2007).

Las plantas poseen complejos sistemas para amortiguar el efecto del pH. Ante condiciones de suelo con pH muy bajo, la planta tiene varias opciones: puede quelar iones Al^{3+} , utilizar sistemas de bombeo de iones o formar micorrizas. En medios extremos, la planta puede optar por acumular Al^{3+} y compartimentalizarlo para tolerar estas condiciones. En pH altos, la planta exuda metabolitos y enzimas que incrementan la solubilidad de los nutrientes y aumentan su disponibilidad. La identidad y la proporción de los metabolitos secundarios del

exudado de raíz es específico para cada especie y se adapta a las condiciones edáficas específicas (Metlen et al., 2009; Ramírez-Rodríguez et al., 2007; Willey, 2016).

El pH del suelo puede afectar la fisiología de la planta al determinar la composición y la cantidad de nutrientes disponibles (Bont et al., 2020; Ruan et al., 2007). La hipótesis del equilibrio carbono-nutrientes postula que el estado nutricional de la planta, determinado por la disponibilidad de nutrientes en el ambiente, controla la asignación de recursos para el desarrollo y crecimiento o la secreción de metabolitos secundarios (Hamilton et al., 2001). Según esta hipótesis, sitios que presenten baja disponibilidad de nutrientes provocarán que las plantas detengan su crecimiento y dirijan sus recursos a las vías anabólicas respectivas para la producción de metabolitos secundarios. Suelos con bajo pH disminuyen la disponibilidad de nutrientes en el suelo debido a que el pH modifica la forma química e inhibe su absorción por las raíces. Menor disponibilidad de nutrientes provoca la reasignación de recursos a la producción de metabolitos secundarios como los compuestos fenólicos (Kraus et al., 2004). El estrés por pH puede afectar también a otros rasgos fenotípicos relacionados indirectamente con la secreción de metabolitos secundarios, tal como la cantidad de biomasa, la actividad de enzimas, la absorción de nutrientes, el crecimiento y desarrollo de la planta, entre otros. Un pH bajo también ralentiza la tasa de mineralización de nutrientes (Hashim et al., 2020), limita el crecimiento de raíces y disminuye la cantidad de biomasa (Alexopoulos et al., 2021; Kafle et al., 2017).

Materia orgánica

La materia orgánica está relacionada con la disponibilidad de macronutrientes (carbono, nitrógeno y fósforo), los cuales provienen de organismos en descomposición y que se incluyen dentro de la matriz del suelo. Incluye los residuos de hojas, vástagos, corteza, flores, frutos y raíces de plantas (Northup et al., 1998). En el caso de *Chiranthodendron pentadactylon*, las hojas aumentan su concentración de compuestos fenólicos con el

aumento de proporción de materia orgánica en el suelo, mientras que esto no ocurre en las flores (cuadro 1).

Para entender la dinámica de la materia orgánica en la fisiología de las plantas, la aproximación más frecuente se basa en el estudio de la deficiencia o fertilización de nutrientes específicos. Algunos estudios afirman que la inclusión de nutrientes en el suelo optimiza la producción de metabolitos secundarios. La adición de un nivel moderado de nitrógeno provocó la acumulación de esteviósidos en hojas de *Stevia rebaudiana* (Asteraceae, Pal et al., 2015). Deficiencia de nitrógeno y fósforo en medios de cultivo redujo la concentración de reubadiósido A y glucósidos de esteviol en hojas de *Stevia rebaudiana* (Kafle et al., 2017). Algunos otros estudios han encontrado que la depleción de ciertos nutrientes puede actuar como elicitador y promover la biosíntesis de metabolitos secundarios. Plantas de *Camellia sinensis* (Theaceae) en cultivo hidropónico que fueron fertilizadas con nitrógeno mostraron menor síntesis y acumulación de flavonoides (Ruan et al., 2007). Tratamientos de cultivos de cinco especies (*Pinus muricata* (Pinaceae), *Pinus contorta* (Pinaceae), *Cupressus goveniana* (Cupressaceae), *Vaccinium ovatum* (Ericaceae) y *Ledum glandulosum* (Ericaceae)) con distintos niveles de adición de fertilizante demostraron que las plantas que crecieron en suelos con menor cantidad de nutrientes del fertilizante produjeron mayor cantidad de compuestos fenólicos (Kraus et al., 2004). El efecto neto depende de la especie de planta y del grupo de metabolitos específico (Yang et al., 2018).

Según la hipótesis del equilibrio carbono-nutrientes, los sitios que presentan menor disponibilidad de nutrientes ostentarían las plantas con el mayor contenido de metabolitos secundarios, debido a la reasignación de recursos para interacciones ecológicas (Hamilton et al., 2001; Kraus et al., 2004; Northup et al., 1998). Sin embargo, los resultados de este estudio discrepan con esta hipótesis, ya que el contenido de compuestos fenólicos de hojas incrementa con el aumento de proporción de materia orgánica. En sitios con poca materia orgánica, además de la producción de metabolitos secundarios, los recursos pueden reasignarse para otras funciones fisiológicas. La reasignación de recursos puede estar

regulada por otros factores. Algunas plantas poseen adaptaciones para asignar sus fotosintatos a las raíces, donde podrán desempeñar un papel para aumentar la absorción de nutrientes y crecimiento de raíces. Incluso, la reasignación de recursos puede haber sido para otros tipos de metabolitos en el caso de la flor (Northup et al., 1998).

Muy pocos estudios se han enfocado en el efecto de la materia orgánica del suelo en el contenido de compuestos fenólicos en los órganos de las plantas; la mayoría de estudios que abordan este fenómeno han analizado más bien el efecto de los metabolitos secundarios de las plantas en la matriz del suelo.

Existen ciertos procesos en los que se puede incorporar los metabolitos secundarios en el suelo. Hay cuatro vías principales: la volatilización y la difusión desde los tejidos de plantas, el lixiviado desde el material vegetal, el exudado desde las raíces y la descomposición de residuos orgánicos (Chomel et al., 2016). Ya en el suelo, los metabolitos secundarios son degradados por la microbiota e incorporados al suelo (Kanerva et al., 2008). Distintos metabolitos pueden alterar los procesos de ciclado de carbono y nitrógeno que moldean el contenido de materia orgánica de la matriz del suelo de distintas maneras. Los metabolitos pueden controlar procesos de la interacción planta – materia orgánica – suelo. Los terpenoides pueden inhibir la actividad y el crecimiento de ciertos grupos de microorganismos, mientras que estimulan la de otros grupos. Pueden hacer complejos y precipitar proteínas. Pueden también inhibir la mineralización de nitrógeno y pueden afectar la proporción de carbono y nitrógeno de la biomasa microbiana (Adamczyk et al., 2018). Algunos alcaloides pueden ralentizar las tasas de descomposición de materia orgánica por los descomponedores (Chomel et al., 2016). Los compuestos fenólicos pueden proteger a la planta contra microorganismos por su potencial antifúngico y antibacteriano. Al ser liberados al suelo por la descomposición, evitan el crecimiento de microorganismos descomponedores (Chomel et al., 2016). Algunos flavonoides reclutan bacterias simbiotes como las formadores de nódulos en legumbres (Chomel et al., 2016). Los taninos disminuyen el flujo del ciclo de nutrientes del carbono y nitrógeno. Inhiben la mineralización

de carbono y nitrógeno al formar complejos de proteína resistentes a la descomposición. Pueden formar complejos con proteínas y otras macromoléculas o con iones metálicos, reduciendo su solubilidad y evitando su degradación. También pueden reducir el pH del suelo y la palatabilidad de la hojarasca, así como reducir el consumo de detritos por parte de macroinvertebrados y alimentadores. Pueden también inhibir actividad de enzimas extracelulares degradadoras (Chomel et al., 2016; Halvorson et al., 2013; Kanerva et al., 2008; Min et al., 2015; Schofield et al., 1998).

Debido al efecto ecológico que generan los metabolitos secundarios en individuos, poblaciones y comunidades, existe evidencia de la existencia de ciertos procesos de retroalimentación positiva y negativa que pueden gobernar las interacciones ecológicas de cada especie. En sitios con poca disponibilidad de nutrientes, la producción de compuestos fenólicos se ve incrementada debido al equilibrio carbono-nutrientes y la reasignación de recursos a las rutas metabólicas especializadas en la biosíntesis de metabolitos secundarios en vez del crecimiento de la planta. En la senescencia, la biomasa de la planta será reintegrada al suelo y con ella, los metabolitos secundarios almacenados. La gran cantidad de compuestos fenólicos en la hojarasca inhibirá la disponibilidad de nutrientes, reduciendo aún más el perfil de nutrientes de ese suelo en un proceso ecológico de retroalimentación positiva (Northup et al., 1998).

Capacidad de Intercambio Catiónico –CIC–

La capacidad de intercambio catiónico del suelo (CIC) refleja la capacidad de un suelo de retener y liberar cationes. Este factor está íntimamente relacionado con la fertilidad, ya que la disponibilidad de macronutrientes iónicos como el Na^+ , K^+ , Ca^{2+} es clave para el óptimo desarrollo y crecimiento de la planta (Northup et al., 1998). Las partículas de suelo que presentan cargas negativas en su superficie, como la arcilla y la materia orgánica, tienen la capacidad de atraer cationes por fuerzas electrostáticas. La matriz del suelo actúa como un reservorio de cationes que pueden ser liberados a las raíces de las plantas por difusión en

la solución acuosa del suelo (Hopkins & Hüner, 2009; Scavo et al., 2019; Soil Science Society of America, 2001; Taiz et al., 2015). Este estudio demostró que existe una relación entre la capacidad de intercambio catiónico del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en flores de *Chiranthodendron pentadactylon*; sin embargo, esto no ocurre para las hojas (cuadro 1).

Muy pocos estudios han abordado la CIC como un factor que puede tener efecto en el contenido de compuestos fenólicos de plantas. Tal como sucedió con las hojas de *Chiranthodendron*, algunos estudios han reportado que no hay evidencia de una relación entre el contenido de compuestos fenólicos y el CIC de un suelo (cuadro 1). La variación en factores fisicoquímicos del suelo, entre ellos pH, CIC y la textura del suelo, no presentó relación con la concentración de cardenólidos en hojas de individuos de *Digitalis obscura* (Plantaginaceae, Roca-Pérez et al., 2002). Por otro lado, algunos otros estudios sí reportan relación entre el CIC y el contenido de compuestos fenólicos. Hipocótilos de maca *Lepidium meyenii* (Brassicaceae) de suelos con menor CIC reportaron mayor concentración de macaeno y macamidias (Clément et al., 2010). Los resultados de flor de *Chiranthodendron*, por otro lado, sugieren lo contrario (cuadro 1): un menor contenido de compuestos fenólicos está relacionado con un mayor CIC. Sampaio y colaboradores (2011) encontraron un patrón similar en hojas de *Lafoensia pacari* (Lythraceae) y proponen que suelos fértiles con alto CIC fomentan la competencia en la demanda de sustratos entre el metabolismo primario y el secundario, lo que eventualmente resulta en la reducción de síntesis de metabolitos secundarios como los compuestos fenólicos. La relación entre la CIC y la concentración de cierto compuesto probablemente sea específica para cada grupo de metabolitos y para cada especie.

Algunos estudios han abordado el efecto que tienen ciertos grupos de compuestos fenólicos en el suelo. La aplicación de taninos hidrolizables y taninos condensados modifican de manera distinta las propiedades fisicoquímicas del suelo, incluyendo la magnitud de carbono y nitrógeno soluble, así como la CIC. Los taninos condensados tienen mayor perfil

de adsorción en el suelo y por tanto pueden aumentar la CIC (Halvorson, Gollany, et al., 2012; Halvorson, Gonzalez, et al., 2012). Estos autores hipotetizan que el tamaño, forma, sustituyentes y estructura química de la molécula definen las interacciones moleculares entre ella y las partículas del suelo; por lo que genera las propiedades químicas del metabolito moldean el CIC de un suelo. El efecto de estos metabolitos probablemente sea producto de las diferentes interacciones que ocurren en la interfaz suelo-metabolito, las cuales pueden enmascarar o generar nuevos sitios para intercambio de cationes, dependiendo de la química de la superficie del suelo y la cantidad de compuestos fenólicos retenidos (Halvorson et al., 2011, 2013; Phares et al., 2020).

Suma de Bases

La saturación de bases se refiere a la proporción de sitios de intercambio catiónico ocupado por bases de los iones Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ y K^+ . Es un reflejo de la disponibilidad de estos iones en el suelo para su absorción por la planta (Havlin, 2004). Debido a los altos requerimientos nutricionales de estos iones, la saturación de bases posee implicaciones en múltiples procesos fisiológicos, como la fotosíntesis, la conductancia estomática y el crecimiento de la planta (Alves de Andrade et al., 2021).

Pocos estudios han abordado la relación de la saturación de bases del suelo con el contenido fitoquímico de la planta. En el caso de *Chiranthodendron pentadactylon*, se encontró evidencia de una relación positiva entre la saturación de bases y el contenido de compuestos fenólicos, tanto en hojas como en flores (cuadro 1), lo que podría indicar una retroalimentación positiva entre la disponibilidad de macronutrientes y la producción de compuestos fenólicos. Sampaio y colaboradores (2011) no encontraron evidencia de relación alguna entre la saturación de bases del suelo y el contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Lafoensia pacari* (Lythraceae). Borges y colaboradores (2013) encontraron una relación negativa entre la saturación de bases del suelo y la concentración de taninos hidrolizables en hojas de *Myrcia tomentosa* (Myrtaceae). Debido a los complejos

procesos físicos y químicos que ocurren en el suelo, la saturación de bases suele estar relacionada con otros factores, como el pH, el porcentaje de arcilla y el CIC (Clément et al., 2010; Havlin, 2004).

Cabe resaltar que la mayoría de estudios que abordan las propiedades fisicoquímicas del suelo son de carácter observacional, por lo que se limitan a describir y comparar las características del suelo entre sitios de interés. Debido a que las variables edáficas están correlacionadas entre sí (e incluso correlacionadas con variables climáticas y meteorológicas), es muy complicado aislar el efecto de una sola variable y el poder explicativo de estas investigaciones se ve reducido. Estos estudios tampoco permiten entender las relaciones de causalidad, ya que las propiedades fisicoquímicas del suelo pueden afectar al contenido fitoquímico de las plantas, tanto como el contenido fitoquímico de las plantas puede afectar a las propiedades fisicoquímicas del suelo.

Las propiedades fisicoquímicas del suelo no son independientes, sino que coinciden y dependen las unas de las otras (Alexopoulos et al., 2021; Eo et al., 2018; Kafle et al., 2017; Ramírez-Rodríguez et al., 2007; Scavo et al., 2019; Sinsabaugh, 2010). Las dinámicas que explican la influencia de cada uno de estos componentes fisicoquímicos del suelo se fundamentan en la naturaleza de los procesos fisiológicos de la planta. Las propiedades del suelo dictan la disponibilidad de nutrientes para la absorción a través de las raíces de las plantas. Los macronutrientes y micronutrientes del suelo son los bloques fundamentales necesarios para sustentar el crecimiento y desarrollo de la planta y su respuesta al estrés. Ante cualquier estrés biótico o abiótico, la planta deberá tomar la decisión de invertir los limitados recursos nutricionales ya sea en crecimiento y desarrollo o en neutralización del estrés (Hamilton et al., 2001).

Modelos lineales generalizados

Los modelos generados logran explicar un 73% y un 70% de variación del contenido de compuestos fenólicos para hojas y flores, respectivamente. En el caso de las hojas, el modelo incluye tres variables edáficas: el porcentaje de arcilla, el porcentaje de arena y el contenido de materia orgánica. En el caso de la flor, el modelo propuesto incluye dos variables: la altitud y el porcentaje de limo en el suelo.

El modelo planteado para explicar el contenido de compuestos fenólicos en hojas predice que la concentración basal de compuestos fenólicos en hojas es casi nula y que tanto el porcentaje de arcilla, el porcentaje de arena como el contenido de materia orgánica influyen en la producción de estos metabolitos secundarios. El modelo propone que la concentración de compuestos fenólicos aumenta 0.87 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de arena (figura 3B), disminuye 11.05 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de arcilla (figura 3C) y aumenta 3.06 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de hoja por cada 1% de materia orgánica (figura 3D) en la composición del suelo en el que crece la planta.

En la figura 3A se puede observar la relación entre los valores observados y los valores predichos por el modelo para las hojas. Se observa cierto agrupamiento en el eje de los valores predichos, lo cual puede deberse a una escasa variación en las combinaciones de las variables explicativas, producto de un muestreo sesgado. El abordaje del fenómeno a una escala poblacional podría brindar herramientas para realizar un muestreo continuo que mejore los resultados del análisis. Las figuras 3B, 3C y 3D reflejan la contribución de cada variable predictiva cuando el resto de variables se mantienen constantes. El porcentaje de arena y el porcentaje de arcilla muestran tendencias inversas entre sí. Estas dos variables están relacionadas con el tamaño de la partícula y la composición física del suelo, aunque tienen distintas implicaciones para las dinámicas edáficas como la retención de humedad y el intercambio de cationes. Es probable que el modelo resuma la influencia de todos estos procesos fisicoquímicos en estas tres variables.

El modelo planteado para explicar el contenido de compuestos fenólicos en flores predice que la flor posee una concentración basal de 186.59 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de flor seca y los factores de altitud y porcentaje de limo en suelo disminuyen esta concentración en distintas magnitudes. La concentración de compuestos fenólicos disminuye 0.02 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo por cada metro sobre el nivel del mar de altitud (figura 4B) y disminuye 1.30 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo por cada 1% de limo (figura 4C) en la composición del suelo en el que crece la planta.

En la figura 4A se puede observar la relación entre los valores observados y los valores predichos por el modelo para el contenido de compuestos fenólicos en flores. Los valores esperados se ajustan de manera aceptable a los valores observados. Las figuras 4B y 4C reflejan la contribución de cada variable predictiva cuando el resto de variables se mantienen constantes. Tanto la altitud como el porcentaje de limo presentan una relación negativa con el contenido de compuestos fenólicos.

El modelaje de este fenómeno fitoquímico puede ser útil para predecir el contenido de compuestos fenólicos de esta planta según las propiedades fisicoquímicas del suelo en el que crece el árbol. Un modelo con mejor ajuste y mayor significancia biológica podría plantearse al considerar otras variables ecológicas como las variables meteorológicas y bióticas, así como el componente genético.

Limitaciones del estudio

Debido a complicaciones con el diseño experimental, el presente estudio se limitó a un primer acercamiento a la fitoquímica de esta especie. La limitada accesibilidad a individuos de esta especie sesgó el análisis y provocó la agregación espacial y temporal en el muestreo. La alta variabilidad en el metaboloma de las plantas respecto a la exposición a factores bióticos y abióticos debe ser explorada tanto en la dimensión espacial de la distribución de

la especie como en la variabilidad meteorológica a lo largo del año. Por otra parte, el componente genético podría explicar gran parte de la variabilidad fenotípica y deberá ser abordado en futuros estudios.

Implicaciones

La secreción de metabolitos secundarios por parte de las plantas tiene repercusiones en múltiples niveles ecológicos. Futuros estudios deben enfocarse en el abordaje de este fenómeno tanto desde el enfoque molecular, bioquímico y fisiológico como en las implicaciones ecológicas. Los factores que estimulan o inhiben la producción de metabolitos secundarios probablemente actúan a nivel de enzimas de las rutas biosintéticas de los compuestos fenólicos. Estas ideas deben ser exploradas a través de estudios de bioquímica, proteómica, transcriptómica y biología molecular.

Ya que los metabolitos secundarios son el medio a través del cual las plantas se comunican con su entorno, los estudios de ecología vegetal deben incluir este componente dentro de las variables a considerar para toda interacción ecológica de interés. Es pertinente realizar experimentos que evalúen el efecto directo de la gran diversidad de grupos de metabolitos secundarios. Dentro de este contexto, también cabe cuestionarse si un grupo tan grande como los compuestos fenólicos tiene relevancia ecológica o si la exploración de la ecofisiología de los metabolitos secundarios debe realizarse desde una perspectiva incluso más reduccionista, abordando grupos cada vez más específicos.

9. Conclusiones

- Las hojas de kanac tienen una concentración de compuestos fenólicos de 104.54 ± 55.93 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de planta.
- Las flores de kanac tienen una concentración de compuestos fenólicos de 83.37 ± 24.87 miligramos equivalentes de ácido gálico por gramo de planta.
- Las hojas de *Chiranthodendron pentadactylon* presentan mayor concentración de compuestos fenólicos, flavonoides y flavonoles que las flores.
- El contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron pentadactylon* está relacionado con la altitud del árbol (msnm), el porcentaje de arcilla, el porcentaje de materia orgánica y la suma de bases del suelo.
- El contenido de compuestos fenólicos en flores de *Chiranthodendron pentadactylon* posee una relación significativa con la altitud del árbol (msnm), el porcentaje de arena, el porcentaje de limo, el pH, la capacidad de intercambio catiónico y la suma de bases del suelo.
- La relación entre *Chiranthodendron pentadactylon* y el suelo es bidireccional: no solo el suelo influye en la fitoquímica de la planta, sino que la planta también ejerce una influencia en las propiedades fisicoquímicas del suelo.

10. Recomendaciones

- Realizar estudios que evalúen la contribución del componente genético a la variación del fenotipo de la concentración de fenoles, los cuales también pueden contribuir a estimar el estado de la población de esta especie en peligro de extinción.
- Ampliar el esfuerzo de colecta y análisis de muestras de suelo para generar medidas más fieles de la realidad de este fenómeno.
- Incluir dentro de la propuesta el estudio de la corteza del árbol, la cual podría también presentar propiedades terapéuticas.
- Ampliar el rango de colectas para incluir toda la distribución de esta especie y poder evaluar la variación del fenómeno fitoquímico desde la escala espacial.
- Ampliar la temporalidad de colectas para poder evaluar la variación del fenómeno fitoquímico desde la escala temporal.
- Analizar las variables fisicoquímicas del suelo desde una perspectiva multivariada para abordar la complejidad de esta matriz.
- Realizar estudios similares de modelado que incluyan variables meteorológicas de relevancia fisiológica para la planta, que pueden estar relacionadas con estrés biótico o abiótico.
- Aumentar la especificidad de grupo de metabolitos a cuantificar, de manera que se pueda caracterizar el efecto del ambiente en rutas metabólicas específicas ya caracterizadas.
- Evaluar otras actividades farmacológicas (antidiarreica, cardiotónica, antiviral, ansiolítica) para validar el uso tradicional de hojas y flores de este árbol.
- Realizar estudios que evalúen la influencia de los factores fisicoquímicos del suelo en los mecanismos moleculares que gobiernan la activación o inhibición de rutas biosintéticas a través de estudios de transcriptómica o proteómica, para validar los resultados del presente estudio y plantear mecanismos que expliquen la variabilidad de los datos presentados.

11. Referencias

- Abad, M. J., Bermejo, P., Villar, A., Sanchez Palomino, S., & Carrasco, L. (1997). Antiviral activity of medicinal plant extracts. *Phytotherapy Research*, *11*(3), 198–202. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1573\(199705\)11:3<198::AID-PTR78>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1573(199705)11:3<198::AID-PTR78>3.0.CO;2-L)
- Adamczyk, B., Adamczyk, S., Smolander, A., Kitunen, V., & Simon, J. (2018). Plant secondary metabolites—missing pieces in the soil organic matter puzzle of boreal forests. *Soil Systems*, *2*(1), 1–10. <https://doi.org/10.3390/soils2010002>
- Adedapo, A. A., Jimoh, F. O., Afolayan, A. J., & Masika, P. J. (2008). Antioxidant activities and phenolic contents of the methanol extracts of the stems of *Acokanthera oppositifolia* and *Adenia gummifera*. *BMC Complementary and Alternative Medicine*, *8*(54), 1–7. <https://doi.org/10.1186/1472-6882-8-54>
- Ahmad, J., Bagheri, R., Bashir, H., Affan Baig, M., Al-Huqail, A., Ibrahim, M. M., & Irfan Qureshi, M. (2018). Organ-Specific Phytochemical Profiling and Antioxidant Analysis of *Parthenium hysterophorus* L. *BioMed Research International*, *2018*. <https://doi.org/10.1155/2018/9535232>
- Ahmad, N., Rab, A., Ahmad, N., & Fazal, H. (2018). Differential pH-Induced Biosynthesis of Steviol Glycosides and Biochemical Parameters in Submerge Root Cultures of *Stevia rebaudiana* (Bert.). *Sugar Tech*, *20*(6), 734–744. <https://doi.org/10.1007/s12355-018-0589-z>
- Ahmed, S., Griffin, T. S., Kraner, D., Schaffner, M. K., Sharma, D., Hazel, M., Leitch, A. R., Orians, C. M., Han, W., Stepp, J. R., Robbat, A., Matyas, C., Long, C., Xue, D., Houser, R. F., & Cash, S. B. (2019). Environmental Factors Variably Impact Tea Secondary Metabolites in the Context of Climate Change. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 939. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00939>
- Alanís, A. D., Calzada, F., Cervantes, J. A., Torres, J., & Ceballos, G. M. (2005). Antibacterial

properties of some plants used in Mexican traditional medicine for the treatment of gastrointestinal disorders. *Journal of Ethnopharmacology*, 100(1–2), 153–157.

<https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.02.022>

Albert, A., Sareedenchai, V., Heller, W., Seidlitz, H. K., & Zidorn, C. (2009). Temperature is the key to altitudinal variation of phenolics in *Arnica montana* L. cv. ARBO. *Oecologia*, 160(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1277-1>

Alexopoulos, A. A., Marandos, E., Assimakopoulou, A., Vidalis, N., Petropoulos, S. A., & Karapanos, I. C. (2021). Effect of nutrient solution pH on the growth, yield and quality of *taraxacum officinale* and *reichardia picroides* in a floating hydroponic system. *Agronomy*, 11(6), 1118. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061118>

Alonso-Amelot, M. E., Oliveros, A., & Calcagno-Pisarelli, M. P. (2004). Phenolics and condensed tannins in relation to altitude in neotropical *Pteridium* spp. *Biochemical Systematics and Ecology*, 32(11), 969–981. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2004.03.005>

Alonso-Castro, A. J., Maldonado-Miranda, J. J., Zarate-Martinez, A., Jacobo-Salcedo, M. del R., Fernández-Galicia, C., Figueroa-Zuñiga, L. A., Abel Rios-Reyes, N., Angel De León-Rubio, M., Medellín-Castillo, N. A., Reyes-Munguia, A., Méndez-Martínez, R., & Carranza-Alvarez, C. (2012). Medicinal plants used in the Huasteca Potosina, México. *Journal of Ethnopharmacology*, 143(1), 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.06.035>

Alves de Andrade, C., Ramsdorf Gomes Patinni, I., de Andrea Pantaleão, A., Pereira Ribeiro Teodoro, L., Naudi Silva Campos, C., Pereira de Souza, J., de Mello Prado, R., Antonio da Silva Junior, C., & Eduardo Teodoro, P. (2021). Physiological response and earliness of soybean genotypes to soil base saturation conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 207(1), 163–169. <https://doi.org/10.1111/jac.12439>

Baruah, J. B. (2011). Polyphenolic Compounds: Nature Materials. In J. Bikash (Ed.), *Chemistry of Phenolic Compounds: State of the Art*. Nova Science Publishers.

- Bernal, M., Llorens, L., Julkunen-Tiitto, R., Badosa, J., & Verdaguer, D. (2013). Altitudinal and seasonal changes of phenolic compounds in *Buxus sempervirens* leaves and cuticles. *Plant Physiology and Biochemistry*, *70*, 471–482.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.06.012>
- Bont, Z., Züst, T., Arce, C. C. M., Huber, M., & Erb, M. (2020). Heritable variation in root secondary metabolites is associated with recent climate. *Journal of Ecology*, *108*(6), 2611–2624. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13441>
- Borges, C. V., Minatel, I. O., Gomez-Gomez, H. A., & Lima, G. P. P. (2017). Medicinal plants: Influence of environmental factors on the content of secondary metabolites. In *Medicinal Plants and Environmental Challenges* (pp. 259–277). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68717-9_15
- Borges, L. L., Alves, S. F., Sampaio, B. L., Conceição, E. C., Bara, M. T. F., & Paula, J. R. (2013). Environmental factors affecting the concentration of phenolic compounds in *Myrcia tomentosa* leaves. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, *23*(2), 230–238.
<https://doi.org/10.1590/S0102-695X2013005000019>
- Bruneton, J. (2001). *Farmacognosia*. Acribia.
- Cáceres, A. (2003). *Vademécum Nacional de Plantas Medicinales*. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Calzada, F., Arista, R., & Pérez, H. (2010). Effect of plants used in Mexico to treat gastrointestinal disorders on charcoal–gum acacia-induced hyperperistalsis in rats. *Journal of Ethnopharmacology*, *128*(1), 49–51.
<https://doi.org/10.1016/J.JEP.2009.12.022>
- Calzada, F., Juárez, T., García-Hernández, N., Valdes, M., Ávila, O., Mu, L. Y., & Velázquez, C. (2017). Antiprotozoal, antibacterial and antidiarrheal properties from the flowers of *Chiranthodendron pentadactylon* and isolated flavonoids. *Pharmacognosy Magazine*, *13*(50), 240–244. <https://doi.org/10.4103/0973-1296.204564>

- Calzada, F., Yépez-Mulia, L., & Aguilar, A. (2006). In vitro susceptibility of *Entamoeba histolytica* and *Giardia lamblia* to plants used in Mexican traditional medicine for the treatment of gastrointestinal disorders. *Journal of Ethnopharmacology*, *108*(3), 367–370. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2006.05.025>
- Castillo-Espana, P., Cisneros-Estrada, A., Garduno-Ramirez, M. L., Hernandez-Abreu, O., Ramirez, R., & Estrada-Soto, S. (2009). Preliminary ethnopharmacological survey of plants used in Mexico for the treatment of hypertension. *Pharmacognosy Reviews*, *3*(5), 48–72.
- Chandra, J. (2011). Naturally Occurring Polyphenols and Their Utility. In J. Bikash (Ed.), *Chemistry of Phenolic Compounds: State of the Art*. Nova Science Publishers.
- Cheruiyot, E. K., Mumera, L. M., Ng'etich, W. K., Hassanali, A., Wachira, F., & Wanyoko, J. K. (2008). Shoot Epicatechin and Epigallocatechin Contents Respond to Water Stress in Tea [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze]. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, *72*(5), 1219–1226. <https://doi.org/10.1271/bbb.70698>
- Chomel, M., Guittonny-Larchevêque, M., Fernandez, C., Gallet, C., DesRochers, A., Paré, D., Jackson, B. G., & Baldy, V. (2016). Plant secondary metabolites: a key driver of litter decomposition and soil nutrient cycling. *Journal of Ecology*, *104*(6), 1527–1541. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12644>
- Clément, C., Diaz, D., Manrique, I., Avula, B., Khan, I. A., Ponce Aguirre, D. D., Kunz, C., Mayer, A. C., & Kreuzer, M. (2010). Secondary metabolites in maca as affected by hypocotyl color, cultivation history, and site. *Agronomy Journal*, *102*(2), 431–439. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0315>
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas. (2009). *Lista de Especies Amenazadas de Guatemala –LEA–*. Autor.
- Cortell, J. M., & Kennedy, J. A. (2006). Effect of shading on accumulation of flavonoid compounds in (*Vitis vinifera* L.) Pinot noir fruit and extraction in a model system.

Journal of Agricultural and Food Chemistry, 54(22), 8510–8520.

<https://doi.org/10.1021/jf0616560>

- Cruz, S. M. (2016). Medicina tradicional y fitoterapia: una alternativa para el mejoramiento de la salud en Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 3(1), 81–90.
- Dakora, F. (1995). Plant Flavonoids: Biological Molecules for Useful Exploitation. *Functional Plant Biology*, 22(1), 87–99. <https://doi.org/10.1071/PP9950087>
- de Oliveira, A. M. F., Pinheiro, L. S., Pereira, C. K. S., Matias, W. N., Gomes, R. A., Chaves, O. S., de Souza, M. de F. V., de Almeida, R. N., & de Assis, T. S. (2012). Total phenolic content and antioxidant activity of some malvaceae family species. *Antioxidants*, 1(1), 33–43. <https://doi.org/10.3390/antiox1010033>
- de Pisón, E. (1991). Interés del establecimiento de un programa de investigación geográfica en la cadena volcánica de México y Guatemala. *Ería: Revista Cuatrimestral de Geografía*, 24, 135–138.
- Dewick, P. (2008). *Medicinal Natural Products: A Biosynthetic Approach*. Wiley.
- Dillinger, T. L., Barriga, P., Escárcega, S., Jimenez, M., Lowe, D. S., & Grivetti, L. E. (2000). Food of the Gods: Cure for Humanity? A Cultural History of the Medicinal and Ritual Use of Chocolate. *The Journal of Nutrition*, 130(8), 2057S-2072S. <https://doi.org/10.1093/jn/130.8.2057s>
- Domínguez, X. A., & Gutierrez, A. (1972). Extractives from the flowers of *Chiranthodendron pentadactylon*. *Phytochemistry*, 11(9), 2895. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)86544-9](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)86544-9)
- Duan, L., Zhang, C., Zhao, Y., Chang, Y., & Guo, L. (2020). Comparison of bioactive phenolic compounds and antioxidant activities of different parts of *Taraxacum mongolicum*. *Molecules*, 25(14). <https://doi.org/10.3390/molecules25143260>
- Emwas, A.-H., Roy, R., McKay, R. T., Tenori, L., Saccenti, E., Gowda, G. A. N., Raftery, D.,

- Alahmari, F., Jaremko, L., Jaremko, M., & Wishart, D. S. (2019). NMR Spectroscopy for Metabolomics Research. *Metabolites*, *9*(7), 123.
<https://doi.org/10.3390/metabo9070123>
- Eo, J., Mo, H. S., & Park, K. C. (2018). Abiotic factors influencing growth and ginsenoside content of panax ginseng roots. *Horticultural Science and Technology*, *36*(5), 681–690. <https://doi.org/10.12972/KJHST.20180068>
- Ganzera, M., Guggenberger, M., Stuppner, H., & Zidorn, C. (2008). Altitudinal Variation of Secondary Metabolite Profiles in Flowering Heads of *Matricaria chamomilla* cv. BONA. *Planta Medica*, *74*(4), 453–457. <https://doi.org/10.1055/s-2008-1034326>
- García-Alvarado, J. S., Verde-Star, M. J., & Heredia, N. L. (2001). Traditional Uses and Scientific Knowledge of Medicinal Plants from Mexico and Central America. *Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants*, *8*(2–3), 37–89.
https://doi.org/10.1300/J044v08n02_02
- Ghassempour, A., Mollayi, S., Farzaneh, M., Sharifi-Tehrani, A., & Aboul-Enein, H. Y. (2011). Variation of Catechin, epicatechin and their enantiomers concentrations before and after wheat cultivar-*Puccinia triticina* infection. *Food Chemistry*, *125*(4), 1287–1290. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.10.028>
- Gutiérrez, S. L. G., Chilpa, R. R., & Jaime, H. B. (2014). Medicinal plants for the treatment of “nervios”, anxiety, and depression in Mexican Traditional Medicine. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, *24*(5), 591–608.
<https://doi.org/10.1016/j.bjp.2014.10.007>
- Halvorson, J. J., Gollany, H. T., Kennedy, A. C., Hagerman, A. E., Gonzalez, J. M., & Wuest, S. B. (2012). Sorption of Tannin and Related Phenolic Compounds and Effects on Extraction of Soluble-N in Soil Amended with Several Carbon Sources. *Agriculture*, *2*(1), 52–72. <https://doi.org/10.3390/agriculture2010052>
- Halvorson, J. J., Gonzalez, J. M., & Hagerman, A. E. (2011). Repeated applications of

tannins and related phenolic compounds are retained by soil and affect cation exchange capacity. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(6), 1139–1147.

<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.023>

Halvorson, J. J., Gonzalez, J. M., & Hagerman, A. E. (2012). Changes in Soluble-N in Forest and Pasture Soils after Repeated Applications of Tannins and Related Phenolic Compounds. *International Journal of Agronomy*, 2012, 1–13.

<https://doi.org/10.1155/2012/163054>

Halvorson, J. J., Gonzalez, J. M., & Hagerman, A. E. (2013). Retention of Tannin-C is Associated with Decreased Soluble Nitrogen and Increased Cation Exchange Capacity in a Broad Range of Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 77(4), 1199–1213.

<https://doi.org/10.2136/sssaj2012.0326>

Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., DeLucia, E. H., & Berenbaum, M. R. (2001). The carbon-nutrient balance hypothesis: Its rise and fall. *Ecology Letters*, 4(1), 86–95.

<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00192.x>

Harborne, J. B., & Smith, D. M. (1972). Flavonoid Pigments and Plant Phylogeny: The Case of the Hand-flower tree *Chiranthodendron pentadactylon*. *Naturforsch*, 27(2), 210.

<https://doi.org/10.1515/znb-1972-0223>

Hashim, A. M., Alharbi, B. M., Abdulmajeed, A. M., Elkelish, A., Hassan, H. M., & Hozzein, W. N. (2020). Oxidative stress responses of some endemic plants to high altitudes by intensifying antioxidants and secondary metabolites content. *Plants*, 9(7), 1–23.

<https://doi.org/10.3390/plants9070869>

Hassan, M. O., Tammam, S. A., Galal, H. K., Saleh, S. M., Sayed, M., & Amro, A. (2020). Habitat variations affect morphological, reproductive and some metabolic traits of Mediterranean *Centaurea glomerata* Vahl populations. *Heliyon*, 6(6), e04173.

<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e04173>

Havlin, J. L. (2004). Fertility. In *Encyclopedia of Soils in the Environment* (Vol. 4, pp. 10–19).

Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-348530-4/00228-9>

Herald, T. J., Gadgil, P., & Tilley, M. (2012). High-throughput micro plate assays for screening flavonoid content and DPPH-scavenging activity in sorghum bran and flour. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *92*(11), 2326–2331.

<https://doi.org/10.1002/jsfa.5633>

Hernández, I., Alegre, L., & Munné-Bosch, S. (2004). Drought-induced changes in flavonoids and other low molecular weight antioxidants in *Cistus clusii* grown under Mediterranean field conditions. *Tree Physiology*, *24*(11), 1303–1311.

<https://doi.org/10.1093/treephys/24.11.1303>

Hernández, I., Alegre, L., & Munné-Bosch, S. (2011). Plant aging and excess light enhance flavan-3-ol content in *Cistus clusii*. *Journal of Plant Physiology*, *168*(2), 96–102.

<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.06.026>

Hopkins, W., & Hüner, N. (2009). *Introduction to Plant Physiology* (4a ed.). John Wiley & Sons.

Huerta, V., Mihalik, K., Maitin, V., Crixell, S. H., & Vatter, D. A. (2007). Effect of Central/South American medicinal plants on energy harvesting ability of the mammalian GI tract. *Journal of Medicinal Plants Research*, *1*(2), 038–049.

Ibarra-Alvarado, C., Rojas, A., Mendoza, S., Bah, M., Gutiérrez, D. M., Hernández-Sandoval, L., & Martínez, M. (2010). Vasoactive and antioxidant activities of plants used in Mexican traditional medicine for the treatment of cardiovascular diseases.

Pharmaceutical Biology, *48*(7), 732–739.

<https://doi.org/10.3109/13880200903271280>

Irakli, M., Chatzopoulou, P., & Ekateriniadou, L. (2018). Optimization of ultrasound-assisted extraction of phenolic compounds: Oleuropein, phenolic acids, phenolic alcohols and flavonoids from olive leaves and evaluation of its antioxidant activities. *Industrial Crops and Products*, *124*, 382–388.

<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.07.070>

- Iturralde-Vinent, M. (2006). El Origen Paleogeográfico de la Biota de Guatemala. In E. Cano (Ed.), *Biodiversidad de Guatemala*. Universidad del Valle de Guatemala.
- Jaakola, L., Määttä-Riihinen, K., Kärenlampi, S., & Hohtola, A. (2004). Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L) leaves. *Planta*, *218*(5), 721–728. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1161-x>
- Jäger, A. (2015). Medicinal plant research: A reflection on translational tasks. In M. Heinrich & A. Jäger (Eds.), *Ethnopharmacology* (pp. 11–16). John Wiley & Sons, Ltd.
- Jimoh, M. O., Afolayan, A. J., & Lewu, F. B. (2019). Antioxidant and phytochemical activities of *Amaranthus caudatus* L. harvested from different soils at various growth stages. *Scientific Reports*, *9*(1), 12965. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49276-w>
- Johnson, L., Strich, H., Taylor, A., Timmermann, B., Malone, D., Teufel-Shone, N., Drummond, R., Woosley, R., Pereira, E., & Martinez, A. (2006). Use of herbal remedies by diabetic Hispanic women in The southwestern United States. *Phytotherapy Research*, *20*(4), 250–255. <https://doi.org/10.1002/ptr.1820>
- Kafle, G. G., Midmore, D. J., & Gautam, R. (2017). Effect of nutrient omission and pH on the biomass and concentration and content of steviol glycosides in stevia (*Stevia rebaudiana* (Bertoni) Bertoni) under hydroponic conditions. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, *7*, 136–142. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2017.08.001>
- Kanerva, S., Kitunen, V., Loponen, J., & Smolander, A. (2008). Phenolic compounds and terpenes in soil organic horizon layers under silver birch, Norway spruce and Scots pine. *Biology and Fertility of Soils*, *44*(4), 547–556. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0234-6>
- Karimi, A., Krähmer, A., Herwig, N., Hadian, J., Schulz, H., & Meiners, T. (2020).

- Metabolomics Approaches for Analyzing Effects of Geographic and Environmental Factors on the Variation of Root Essential Oils of *Ferula assa-foetida* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *68*(37), 9940–9952.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c03681>
- Kirakosyan, A., Kaufman, P., Warber, S., Zick, S., Aaronson, K., Bolling, S., & Chul Chang, S. (2004). Applied environmental stresses to enhance the levels of polyphenolics in leaves of hawthorn plants. *Physiologia Plantarum*, *121*(2), 182–186.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00332.x>
- Kraus, T. E. C., Zasoski, R. J., & Dahlgren, R. A. (2004). Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots. *Plant and Soil*, *262*(1–2), 95–109. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037021.41066.79>
- Kriintong, N., & Katisart, T. (2020). In vitro antioxidant and antidiabetic activities of leaf and flower extracts from *Bombax ceiba*. *Pharmacognosy Research*, *12*(2), 194–198.
https://doi.org/10.4103/pr.pr_116_19
- Kuklinsky, C. (2000). *Farmacognosia*. Ediciones Omega.
- Lefebvre, T., Millery-Vigues, A., & Gallet, C. (2016). Does leaf optical absorbance reflect the polyphenol content of alpine plants along an elevational gradient? *Alpine Botany*, *126*(2), 177–185. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0167-5>
- Li, Y., Kong, D., Fu, Y., Sussman, M. R., & Wu, H. (2020). The effect of developmental and environmental factors on secondary metabolites in medicinal plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, *148*, 80–89. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.006>
- Liu, J., Hou, J., Jiang, C., Li, G., Lu, H., Meng, F., Shi, L., & Jain, M. (2015). Deep sequencing of the *Scutellaria baicalensis georgi* transcriptome reveals flavonoid biosynthetic profiling and organ-specific gene expression. *PLoS ONE*, *10*(8), e0136397.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136397>

- Liu, M., Li, X., Liu, Y., & Cao, B. (2013). Regulation of flavanone 3-hydroxylase gene involved in the flavonoid biosynthesis pathway in response to UV-B radiation and drought stress in the desert plant, *Reaumuria soongorica*. *Plant Physiology and Biochemistry*, *73*, 161–167. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.09.016>
- Luo, Q., Zhang, J. R., Li, H. Bin, Wu, D. T., Geng, F., Corke, H., Wei, X. L., & Gan, R. Y. (2020). Green extraction of antioxidant polyphenols from green tea (*Camellia sinensis*). *Antioxidants*, *9*(9), 1–15. <https://doi.org/10.3390/antiox9090785>
- Ma, D., Sun, D., Wang, C., Li, Y., & Guo, T. (2014). Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, *80*, 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.024>
- Mahajan, M., & Yadav, S. K. (2014). Overexpression of a tea flavanone 3-hydroxylase gene confers tolerance to salt stress and *Alternaria solani* in transgenic tobacco. *Plant Molecular Biology*, *85*(6), 551–573. <https://doi.org/10.1007/s11103-014-0203-z>
- Martens, S., Preuß, A., & Matern, U. (2010). Multifunctional flavonoid dioxygenases: Flavonol and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* L. *Phytochemistry*, *71*(10), 1040–1049. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.04.016>
- Metlen, K. L., Aschehoug, E. T., & Callaway, R. M. (2009). Plant behavioural ecology: Dynamic plasticity in secondary metabolites. *Plant, Cell and Environment*, *32*(6), 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x>
- Meyrat, A., Vreugdenhil, D., Meerman, J., Gómez, L., & Graham, D. (2002). *Mapa de Ecosistemas de América Central. Descripción de los Ecosistemas*. Banco Mundial.
- Mikulic-Petkovsek, M., Schmitzer, V., Slatnar, A., Weber, N., Veberic, R., Stampar, F., Munda, A., & Koron, D. (2013). Alteration of the content of primary and secondary metabolites in strawberry fruit by *Colletotrichum nymphaeae* infection. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *61*(25), 5987–5995.

<https://doi.org/10.1021/jf402105g>

- Min, K., Freeman, C., Kang, H., & Choi, S.-U. (2015). The Regulation by Phenolic Compounds of Soil Organic Matter Dynamics under a Changing Environment. *BioMed Research International*, 2015, 1–11. <https://doi.org/10.1155/2015/825098>
- Moore, B. D., Andrew, R. L., Külheim, C., & Foley, W. J. (2014). Explaining intraspecific diversity in plant secondary metabolites in an ecological context. *New Phytologist*, 201(3), 733–750. <https://doi.org/10.1111/nph.12526>
- Morais, S. M., Calixto-Júnior, J. T., Ribeiro, L. M., Sousa, H. A., Silva, A. A. S., Figueiredo, F. G., Matias, E. F. F., Boligon, A. A., Athayde, M. L., Morais-Braga, M. F. B., & Coutinho, H. D. M. (2017). Phenolic composition and antioxidant, anticholinesterase and antibiotic-modulating antifungal activities of *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) ethanol extract. *South African Journal of Botany*, 110, 251–257. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.08.003>
- Nelson, D., & Cox, M. (2013). *Lehninger. Principios de Bioquímica*. Omega.
- Northup, R. R., Dahlgren, R. A., & McColl, J. G. (1998). Polyphenols as regulators of plant-litter-soil interactions in northern California's pygmy forest: A positive feedback? *Biogeochemistry*, 42, 189–220. <https://doi.org/10.1023/A:1005991908504>
- Pal, P., Kumar, R., Guleria, V., Mahajan, M., Prasad, R., Pathania, V., Gill, B., Singh, D., Chand, G., Singh, B., Singh, R., & Ahuja, P. (2015). Crop-ecology and nutritional variability influence growth and secondary metabolites of *Stevia rebaudiana* Bertoni. *BMC Plant Biology*, 15(1), 67. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0457-x>
- Pandey, R. P., & Sohng, J. K. (2013). Genetics of Flavonoids. In K. G. Ramawat & J.-M. Mérillon (Eds.), *Natural Products* (pp. 1617–1645). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_52
- Perusquía, M., Mendoza, S., Bye, R., Linares, E., & Mata, R. (1995). Vasoactive effects of

- aqueous extracts from five Mexican medicinal plants on isolated rat aorta. *Journal of Ethnopharmacology*, 46(1), 63–69. [https://doi.org/10.1016/0378-8741\(95\)01230-B](https://doi.org/10.1016/0378-8741(95)01230-B)
- Phares, C. A., Atiah, K., Frimpong, K. A., Danquah, A., Asare, A. T., & Aggor-Woananu, S. (2020). Application of biochar and inorganic phosphorus fertilizer influenced rhizosphere soil characteristics, nodule formation and phytoconstituents of cowpea grown on tropical soil. *Heliyon*, 6(10), e05255. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e05255>
- Puzanskiy, R. K., Yemelyanov, V. V., Shavarda, A. L., Gavrilenko, T. A., & Shishova, M. F. (2018). Age- and Organ-Specific Differences of Potato (*Solanum phureja*) Plants Metabolome. *Russian Journal of Plant Physiology*, 65(6), 813–823. <https://doi.org/10.1134/S1021443718060122>
- Radić, S., Vujčić, V., Glogoški, M., & Radić-Stojković, M. (2016). Influence of pH and plant growth regulators on secondary metabolite production and antioxidant activity of *Stevia rebaudiana* (Bert). *Periodicum Biologorum*, 118(1), 9–19. <https://doi.org/10.18054/pb.2016.118.1.3420>
- Ramakrishna, A., & Ravishankar, G. A. (2011). Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 6(11), 1720–1731. <https://doi.org/10.4161/psb.6.11.17613>
- Ramírez-Rodríguez, V., López-Bucio, J., & Herrera-Estrella, L. (2007). Adaptive Responses in Plants to Nonoptimal Soil pH. In *Plant Abiotic Stress* (pp. 145–170). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470988503.ch6>
- Rieger, G., Müller, M., Guttenberger, H., & Bucar, F. (2008). Influence of Altitudinal Variation on the Content of Phenolic Compounds in Wild Populations of *Calluna vulgaris*, *Sambucus nigra*, and *Vaccinium myrtillus*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(19), 9080–9086. <https://doi.org/10.1021/jf801104e>
- Rivas, J., & Álvarez, J. (2018). *Fenología Reproductiva de Árboles Potencialmente Útiles*

para Restaurar Bosques Nubosos. Universidad de San Carlos de Guatemala.

- Roca-Pérez, L., Pérez-Bermúdez, P., & Boluda, R. (2002). Soil characteristics, mineral nutrients, biomass, and cardenolide production in *Digitalis obscura* wild populations. *Journal of Plant Nutrition*, *25*(9), 2015–2026. <https://doi.org/10.1081/PLN-120013291>
- Roldan, M. V. G., Engel, B., de Vos, R. C. H., Vereijken, P., Astola, L., Groenenboom, M., van de Geest, H., Bovy, A., Molenaar, J., van Eeuwijk, F., & Hall, R. D. (2014). Metabolomics reveals organ-specific metabolic rearrangements during early tomato seedling development. *Metabolomics*, *10*(5), 958–974. <https://doi.org/10.1007/s11306-014-0625-2>
- Ruan, J., Gerendás, J., Härdter, R., & Sattelmacher, B. (2007). Effect of root zone pH and form and concentration of nitrogen on accumulation of quality-related components in green tea. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, *87*(8), 1505–1516. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2875>
- Saikia, A. (2011). Phenolic Compounds in Medicine. In J. Bikash (Ed.), *Chemistry of Phenolic Compounds: State of the Art*. Nova Science Publishers.
- Sampaio, B. L., Bara, M. T. F., Ferri, P. H., da Costa Santos, S., & de Paula, J. R. (2011). Influence of environmental factors on the concentration of phenolic compounds in leaves of *Lafoensia pacari*. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, *21*(6), 1127–1137. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2011005000177>
- Scavo, A., Abbate, C., & Mauromicale, G. (2019). Plant allelochemicals: agronomic, nutritional and ecological relevance in the soil system. *Plant and Soil*, *442*(1–2), 23–48. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04190-y>
- Schendel, G. (1968). *Medicine in Mexico. From Aztec Herbs to Betatrons*. University of Texas Press.

- Schofield, J. A., Hagerman, A. E., & Harold, A. (1998). Loss of tannins and other phenolics from Willow leaf litter. *Journal of Chemical Ecology*, 24(8), 1409–1421.
<https://doi.org/10.1023/A:1021287018787>
- Singh, R. (2015). Medicinal plants: A review. *Journal of Plant Sciences*, 3(1), 50–55.
<https://doi.org/10.11648/j.jps.s.2015030101.18>
- Sinsabaugh, R. L. (2010). Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(3), 391–404.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.014>
- Soil Science Society of America. (2001). *Methods of Soil Analysis* (3rd ed.). Autor.
- Spitaler, R., Winkler, A., Lins, I., Yanar, S., Stuppner, H., & Zidorn, C. (2008). Altitudinal Variation of Phenolic Contents in Flowering Heads of *Arnica montana* cv. ARBO: a 3-Year Comparison. *Journal of Chemical Ecology*, 34(3), 369–375.
<https://doi.org/10.1007/s10886-007-9407-x>
- Standley, P. C., & Steyermark, J. A. (1946). Sterculiaceae. In P. C. Standley & J. A. Steyermark (Eds.), *Flora of Guatemala - Part VI*. Fieldiana, Bot.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development*. (L. Taiz, E. Zeiger, I. M. Møller, & A. Murphy (eds.); 6th ed.). Sinauer Associates Incorporated.
- Thangaraj, P. (2016). *Pharmacological Assays of Plant-Based Natural Products*. Springer.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-26811-8>
- Toledo, V. M. (1975). *Chiranthodendron pentadactylon* Larreategui (Sterculiaceae): una especie polinizada por aves percheras. *Botanical Sciences*, 35, 59–67.
<https://doi.org/10.17129/botsci.1153>
- Trease, G. E., & Evans, W. (1991). *Pharmacognosy* (15a ed.). Interamericana.

- Vaneková, Z., Vanek, M., Škvarenina, J., & Nagy, M. (2020). The influence of local habitat and microclimate on the levels of secondary metabolites in slovak bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) fruits. *Plants*, *9*(4), 436. <https://doi.org/10.3390/plants9040436>
- Vargas-León, E. A., Díaz-Batalla, L., González-Cruz, L., Bernardino-Nicanor, A., Castro-Rosas, J., Reynoso-Camacho, R., & Gómez-Aldapa, C. A. (2018). Effects of acid hydrolysis on the free radical scavenging capacity and inhibitory activity of the angiotensin converting enzyme of phenolic compounds of two varieties of jamaica (*Hibiscus sabdariffa*). *Industrial Crops and Products*, *116*, 201–208. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.02.044>
- Velázquez, C., Calzada, F., Esquivel, B., Barbosa, E., & Calzada, S. (2009). Antisecretory activity from the flowers of *Chiranthodendron pentadactylon* and its flavonoids on intestinal fluid accumulation induced by *Vibrio cholerae* toxin in rats. *Journal of Ethnopharmacology*, *126*(3), 455–458. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2009.09.016>
- Velázquez, C., Calzada, F., Torres, J., González, F., & Ceballos, G. (2006). Antisecretory activity of plants used to treat gastrointestinal disorders in Mexico. *Journal of Ethnopharmacology*, *103*(1), 66–70. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2005.06.046>
- Velázquez, C., Correa-Basurto, J., Garcia-Hernandez, N., Barbosa, E., Tesoro-Cruz, E., Calzada, S., & Calzada, F. (2012). Anti-diarrheal activity of (-)-Epicatechin from *Chiranthodendron pentadactylon* Larreat: Experimental and computational studies. *Journal of Ethnopharmacology*, *143*(2), 716–719. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2012.07.039>
- Verma, N., & Shukla, S. (2015). Impact of various factors responsible for fluctuation in plant secondary metabolites. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*, *2*(4), 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2015.09.002>
- Vermerris, W., & Nicholson, R. (2006). *Phenolic Compound Biochemistry*. Springer.

- Wang, R., Sun, Q., & Chang, Q. (2015). Soil Types Effect on Grape and Wine Composition in Helan Mountain Area of Ningxia. *PLOS ONE*, *10*(2), e0116690.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116690>
- Wang, X., Liu, P., Wang, F., Fu, B., He, F., & Zhao, M. (2017). Influence of altitudinal and latitudinal variation on the composition and antioxidant activity of polyphenols in *Nicotiana tabacum* L. leaf. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, *29*(5), 359–366.
<https://doi.org/10.9755/ejfa.2016-09-1213>
- Willey, N. (2016). *Environmental Plant Physiology*. Garland Science.
- Yang, L., Wen, K. S., Ruan, X., Zhao, Y. X., Wei, F., & Wang, Q. (2018). Response of plant secondary metabolites to environmental factors. *Molecules*, *23*(4), 762.
<https://doi.org/10.3390/molecules23040762>
- Yun, D. Y., Kang, Y. G., Kim, E. H., Kim, M., Park, N. H., Choi, H. T., Go, G. H., Lee, J. H., Park, J. S., & Hong, Y. S. (2018). Metabolomics approach for understanding geographical dependence of soybean leaf metabolome. *Food Research International*, *106*, 842–852. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2018.01.061>
- Zhang, Q., Zhao, X., & Qiu, H. (2013). Flavones and Flavonols: Phytochemistry and Biochemistry. In *Natural Products* (pp. 1821–1847). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-22144-6_60
- Zhen, J., Villani, T. S., Guo, Y., Qi, Y., Chin, K., Pan, M. H., Ho, C. T., Simon, J. E., & Wu, Q. (2016). Phytochemistry, antioxidant capacity, total phenolic content and anti-inflammatory activity of *Hibiscus sabdariffa* leaves. *Food Chemistry*, *190*, 673–680.
<https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.06.006>

12. Anexos

Anexo 1. Modelos lineales generalizados para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en hojas de *Chiranthodendron pentadactylon*.

	Modelo	AIC	R²	Variables	Coficiente
1	CF → Altitud	289.95	0.41	Altitud*	0.09
				Intercepto*	-125.36
2	CF → % Arena	301.03	0.16	% Arena*	1.09
				Intercepto	28.26
3	CF → % Limo	301.26	0.15	% Limo*	-1.16
				Intercepto*	132.64
4	CF → % Arcilla	303.30	0.09	% Arcilla	-6.52
				Intercepto*	140.97
5	CF → pH	302.22	0.12	pH*	-44.08
				Intercepto*	365.11
6	CF → MO	289.18	0.43	MO*	2.54
				Intercepto*	60.40
7	CF → CIC	306.35	0.00	CIC	0.03
				Intercepto*	100.22
8	CF → SB	300.64	0.17	SB*	0.89
				Intercepto*	50.18
9	CF → Altitud + % Arena	295.78	0.45	Altitud*	0.08
				% Arena	0.55
				Intercepto*	-137.92
10	CF → Altitud + % Limo	290.42	0.44	Altitud*	0.08
				% Limo	-0.54
				Intercepto	-87.75
11	CF → Altitud + % Arcilla	288.55	0.47	Altitud*	0.08

				% Arcilla	-5.29
				Intercepto	-85.27
12	CF → Altitud + pH	287.69	0.49	Altitud*	0.08
				pH*	-34.60
				Intercepto	93.73
13	CF → Altitud + MO	287.87	0.48	Altitud	0.05
				MO	1.54
				Intercepto	-48.35
14	CF → Altitud + CIC	291.84	0.41	Altitud*	0.09
				CIC	-0.07
				Intercepto*	-123.37
15	CF → Altitud + SB	291.95	0.41	Altitud*	0.09
				SB	0.01
				Intercepto*	-124.89
16	CF → % Arena + % Limo	302.93	0.16	% Arena	2.50
				% Limo	1.54
				Intercepto	-107.40
17	CF → % Arena + % Arcilla	302.93	0.16	% Arena	0.96
				% Arcilla	-1.54
				Intercepto	46.48
18	CF → % Arena + pH	301.83	0.19	% Arena	0.81
				pH	-25.76
				Intercepto	201.27
19	CF → % Arena + MO	272.85	0.68	% Arena*	1.41
				MO*	2.86
				Intercepto	-39.57
20	CF → % Arena + CIC	281.18	0.58	% Arena*	3.87
				CIC*	1.77
				Intercepto*	-254.16
21	CF → % Arena + SB	301.97	0.19	% Arena	0.56

				SB	0.56
				Intercepto	31.81
22	CF → % Limo + % Arcilla	302.93	0.16	% Limo	-0.96
				% Arcilla	-2.50
				Intercepto*	142.17
23	CF → % Limo + pH	302.18	0.18	% Limo	-0.84
				pH	-25.24
				Intercepto	274.81
24	CF → % Limo + MO	275.19	0.66	% Limo*	-1.45
				MO*	2.80
				Intercepto*	94.83
25	CF → % Limo + CIC	286.84	0.50	% Limo*	-3.69
				CIC*	1.51
				Intercepto*	118.80
26	CF → % Limo + SB	302.12	0.18	% Limo	-0.55
				SB	0.59
				Intercepto	82.22
27	CF → % Arcilla + pH	301.03	0.21	% Arcilla	-6.24
				pH*	-42.65
				Intercepto*	394.13
28	CF → % Arcilla + MO	273.51	0.68	% Arcilla*	-11.05
				MO*	3.09
				Intercepto*	118.08
29	CF → % Arcilla + CIC	301.76	0.19	% Arcilla*	-12.77
				CIC	0.63
				Intercepto*	144.90
30	CF → % Arcilla + SB	301.77	0.19	% Arcilla	-3.54
				SB	0.74
				Intercepto	80.03
31	CF → pH + MO	287.78	0.49	pH	-30.92

				MO*	2.38
				Intercepto*	247.89
32	CF → pH + CIC	303.65	0.14	pH*	-48.80
				CIC	0.19
				Intercepto*	383
33	CF → pH + SB	300.71	0.22	pH	-29.82
				SB	0.71
				Intercepto	238.90
34	CF → MO + CIC	272.13	0.69	MO*	4.20
				CIC*	-0.97
				Intercepto*	85.83
35	CF → MO + SB	284.09	0.54	MO*	2.40
				SB*	0.75
				Intercepto	19.42
36	CF → CIC + SB	298.65	0.27	CIC	0.57
				SB*	1.39
				Intercepto	-8.97

*: p-value<0.05,

AIC: valor de Akaike.

R²: coeficiente de determinación.

MO: materia orgánica

CIC: capacidad de intercambio catiónico

Anexo 2. Modelos lineales generalizados para explicar la variación en el contenido de compuestos fenólicos en flores de *Chiranthodendron pentadactylon*.

	Modelo	AIC	R²	Variables	Coefficiente
1	CF → Altitud	166.20	0.05	Altitud	-0.02
				Intercepto*	136.25
2	CF → % Arena	149.49	0.60	% Arena*	1.14
				Intercepto	9.13
3	CF → % Limo	148.68	0.62	% Limo*	-1.26
				Intercepto*	119.16
4	CF → % Arcilla	163.04	0.19	% Arcilla	-5.23
				Intercepto*	118.50
5	CF → pH	159.29	0.34	pH*	-35.75
				Intercepto*	296.53
6	CF → MO	162.03	0.23	MO*	-0.99
				Intercepto*	104.18
7	CF → CIC	148.19	0.63	CIC*	-0.57
				Intercepto*	117.81
8	CF → SB	156.09	0.44	SB*	0.89
				Intercepto*	33.56
9	CF → Altitud + % Arena	147.10	0.69	Altitud	-0.03
				% Arena*	1.18
				Intercepto*	73.91
10	CF → Altitud + % Limo	146.20	0.70	Altitud	-0.02
				% Limo*	-1.30
				Intercepto*	186.59
11	CF → Altitud + % Arcilla	163.36	0.26	Altitud	-0.02
				% Arcilla*	-5.55
				Intercepto*	182.06
12	CF → Altitud + pH	157.43	0.46	Altitud	-0.03
				pH*	-40.49

				Intercepto*	408.32
				Altitud*	0.07
13	CF → Altitud + MO	159.47	0.40	MO*	-2.42
				Intercepto	-57.95
				Altitud	0.01
14	CF → Altitud + CIC	149.86	0.64	CIC*	-0.59
				Intercepto*	98.77
				Altitud*	-0.04
15	CF → Altitud + SB	148.56	0.66	SB*	1.12
				Intercepto*	137.43
				% Arena	-1.11
16	CF → % Arena + % Limo	150.41	0.63	% Limo	-2.46
				Intercepto	225.58
				% Arena*	1.35
17	CF → % Arena + % Arcilla	150.41	0.63	% Arcilla	2.46
				Intercepto	-20.51
				% Arena*	1.29
18	CF → % Arena + pH	151.21	0.61	pH	7.85
				Intercepto	-47.24
				% Arena*	1.02
19	CF → % Arena + MO	147.95	0.67	MO	-0.56
				Intercepto	27.67
				% Arena	0.52
20	CF → % Arena + CIC	148.65	0.66	CIC	-0.35
				Intercepto	70.64
				% Arena*	1.53
21	CF → % Arena + SB	150.81	0.62	SB	-0.39
				Intercepto	5.81
				% Limo*	-1.35
22	CF → % Limo + % Arcilla	150.41	0.63	% Arcilla	1.11

				Intercepto*	114.70
				% Limo*	-1.62
23	CF → % Limo + pH	149.55	0.64	pH	16.69
				Intercepto	30.38
				% Limo*	-1.13
24	CF → % Limo + MO	146.94	0.69	MO	-0.56
				Intercepto*	126.08
				% Limo	-0.64
25	CF → % Limo + CIC	147.89	0.67	CIC	-0.32
				Intercepto*	120.90
				% Limo*	-1.57
26	CF → % Limo + SB	150.20	0.63	SB	-0.29
				Intercepto*	144.62
				% Arcilla	-3.57
27	CF → % Arcilla + pH	158.76	0.42	pH*	-30.57
				Intercepto*	288.36
				% Arcilla	-4.05
28	CF → % Arcilla + MO	161.13	0.34	MO	-0.82
				Intercepto*	126.30
				% Arcilla	2.68
29	CF → % Arcilla + CIC	148.82	0.66	CIC*	-0.68
				Intercepto*	107.39
				% Arcilla	1.45
30	CF → % Arcilla + SB	157.86	0.45	SB*	1.01
				Intercepto	17.34
				pH*	-34.71
31	CF → pH + MO	153.85	0.55	MO*	-0.95
				Intercepto*	308.06
				pH	-11.52
32	CF → pH + CIC	148.95	0.65	CIC*	-0.49

				Intercepto*	181.40
				pH	-11.75
33	CF → pH + SB	157.57	0.46	SB	0.70
				Intercepto	114.13
				MO	0.34
34	CF → MO + CIC	149.48	0.64	CIC*	-0.65
				Intercepto*	116.27
				MO*	-0.98
35	CF → MO + SB	148.24	0.67	SB*	0.88
				Intercepto*	52.13
				CIC*	-0.46
36	CF → CIC + SB	148.71	0.66	SB	0.30
				Intercepto*	93.62

*: p-value<0.05,

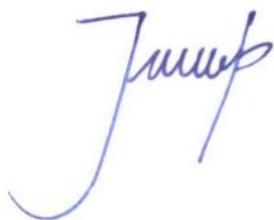
AIC: valor de Akaike.

R²: coeficiente de determinación.

MO: materia orgánica

CIC: capacidad de intercambio catiónico

SB: suma de bases



Br. Jerry Javier González Cantoral
Estudiante Tesista



Dra. Sully Margot Cruz Velásquez
Asesora de Tesis



Dr. Jorge Mario Vargas Ponce
Revisor de Tesis



Dr. Sergio Melgar
Director de Escuela de Biología



M.A. Pablo Ernesto Oliva Soto
Decano de Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia