

Population structure and spatial distribution of oregano (*Lippia graveolens* H. B. K.) at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico

Estructura poblacional y distribución espacial del orégano (*Lippia graveolens* H. B. K.) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México

Xareni Ramírez-López¹; Carlos Ramírez-Herrera^{1*}; Mario V. Velasco-García²; Víctor M. Cetina-Alcalá¹

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. km 36.5 carretera México-Texcoco. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México.

²Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF). Av. Progreso núm. 5, Santa Catarina. C. P. 04010. Coyoacán, Ciudad de México, México.

*Corresponding author: kmrcramcolpos@gmail.com; tel.: +52 557 378 6568.

Abstract

Introduction: Oregano (*Lippia graveolens* H. B. K.) grows in semi-arid ecosystems. There is no information on the population dynamics of this species at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve (RBTC).

Objective: To determine the vertical structure and spatial distribution of *L. graveolens* in five topographic conditions in the RBTC.

Materials and methods: Ten sampling units were established in five topographic conditions (TC), where six plant height categories were defined. Density and structural variables were measured, from which IVI was obtained and population structure curves were constructed. The spatial distribution pattern was analyzed with the Ripley's transformed function ($L_{(t)}$).

Results and discussion: TC1 showed population curve type IV (low frequency in the first, third and fourth height categories, high in the second and fifth categories, and low in the rest) with lower density (100 plants·ha⁻¹; 1.6 %) in category 6 (>251 cm), and higher density (1 840 plants·ha⁻¹; 29 %) in category 4 (151 a 200 cm). For TC2 to TC5, the curve was V-type (low frequency in the first category, gradual increase up to the intermediate category, and gradual decrease in the rest) with lower density (20 plants·ha⁻¹; 0.4 %) in category 6, and higher density (2 320 plants·ha⁻¹; 51 %) in category 4 which also had the highest IVI (92.8 to 126.1). Spatial distribution was aggregated in TC1 to TC4 and randomized in TC5.

Conclusions: Topographic conditions influenced the vertical structure and spatial distribution of oregano.

Resumen

Introducción: El orégano (*Lippia graveolens* H. B. K.) crece en ecosistemas semiáridos. Hay nula información sobre la dinámica de poblaciones de esta especie en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC).

Objetivo: Determinar la estructura vertical y distribución espacial de *L. graveolens* en cinco condiciones topográficas en la RBTC.

Materiales y métodos: Diez unidades de muestreo se establecieron en cinco condiciones topográficas (CT), donde se definieron seis categorías de altura de las plantas. La densidad y las variables estructurales se midieron, con las cuales se obtuvo el IVI y se construyeron las curvas de estructura poblacional. El patrón de distribución espacial se analizó con la función transformada de Ripley ($L_{(t)}$).

Resultados y discusión: La CT1 mostró curva poblacional tipo IV (frecuencia baja en la primera, tercera y cuarta categoría de altura, alta en la segunda y quinta, y baja en el resto) con densidad más baja (100 plantas·ha⁻¹; 1.6 %) en la categoría 6 (>251 cm), y densidad mayor (1 840 plantas·ha⁻¹; 29 %) en la categoría 4 (151 a 200 cm). En la CT2 a CT5, la curva fue tipo V (frecuencia baja en la primera categoría, aumento gradual hasta la categoría intermedia y disminución gradual en el resto) con densidad más baja (20 plantas·ha⁻¹; 0.4 %) en la categoría 6, y densidad mayor (2 320 plantas·ha⁻¹; 51 %) en la categoría 4 que tuvo también el IVI más alto (92.8 a 126.1). La distribución espacial fue agregada en la CT1 a CT4 y aleatoria en la CT5.

Conclusiones: Las condiciones topográficas influyeron en la estructura vertical y distribución espacial de orégano.

Keywords: Topographic conditions; topoform; exposure; slope; structural attributes.

Palabras clave: condición topográfica; topoforma; exposición; pendiente; atributos estructurales.

Introduction

Oregano (*Lippia graveolens* H. B. K.) is an aromatic plant used as a condiment and for medicinal use (García-Pérez, Castro-Álvarez, Gutiérrez-Urbe, & García-Lara, 2012). Oregano oil is used in the production of soaps, perfume, cosmetics and flavorings (Koksal, Gunes, Orkan, & Ozden, 2010). This species grows in 24 states of Mexico under climates with precipitation between 300 and 400 mm per year (Soto, González, & Sánchez, 2007). Oregano has threatened wild populations, due to overgrazing and overharvesting of plants for commercialization (Osorno-Sánchez, Flores-Jaramillo, Hernández-Sandoval, & Lindig-Cisneros, 2009; Osorno-Sánchez, Torres, & Lindig-Cisneros, 2012).

The structure of a population is the result of the action of biotic agents such as dispersers, predators and competitors; abiotic agents such as climate, soil, relief and geology to which members are subject (Letcher et al., 2012); and human-induced disturbances such as vegetation use and grazing (Ayerde-Lozada & López-Mata, 2006).

The structure of a population can be characterized with the vertical ordering of strata per height category, and horizontal ordering with the use of spatial distribution indices (Zarco-Espinosa, Valdez-Hernández, Ángeles-Pérez, & Castillo-Acosta, 2010). The spatial distribution pattern of a species is useful for understanding ecological processes such as competition, symbiosis, and dispersal (Law et al., 2009). The distance between individuals can reflect processes of seed dispersal, competition and predation, along with the result of environmental constraints, which will define the spatial structure of the population (Gómez, 2008).

Information on the current status of *L. graveolens* populations in the Tehuacán Cuicatlán Biosphere Reserve is scarce. In this context, the objective of the present study was to determine the vertical structure and spatial distribution of *L. graveolens* under different topographic conditions. The hypothesis proposes that the vertical structure and spatial distribution are different between topographic conditions, because exposure and slope modify the microclimatic context as found in the species *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose and *Neobuxbaumia tetetzo* (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Backeb (López-Gómez, Zedillo-Avelleyra, Anaya-Hong, González-Lozada, & Cano-Santana, 2012).

Materials and Methods

Study area and sampling

The study was carried out in the ejido Santa María Coapan, Tehuacán, Puebla, located at the Tehuacán-

Introducción

El orégano (*Lippia graveolens* H. B. K.) es una planta aromática utilizada como condimento y de uso medicinal (García-Pérez, Castro-Álvarez, Gutiérrez-Urbe, & García-Lara, 2012). El aceite de orégano se usa en la elaboración de jabones, perfume, cosméticos y saborizantes (Koksal, Gunes, Orkan, & Ozden, 2010). Esta especie crece en 24 estados de México en climas con precipitaciones entre 300 y 400 mm anuales (Soto, González, & Sánchez, 2007). El orégano tiene poblaciones silvestres amenazadas, debido al sobrepastoreo y a la sobreextracción de plantas para la comercialización (Osorno-Sánchez, Flores-Jaramillo, Hernández-Sandoval, & Lindig-Cisneros, 2009; Osorno-Sánchez, Torres, & Lindig-Cisneros, 2012).

La estructura de una población es el resultado de la acción de agentes bióticos como dispersores, depredadores y competidores; agentes abióticos como el clima, suelo, relieve y geología a los que los miembros están sujetos (Letcher et al., 2012); y perturbaciones inducidas por el hombre como el aprovechamiento de la vegetación y pastoreo (Ayerde-Lozada & López-Mata, 2006).

La estructura de una población se puede caracterizar con el ordenamiento vertical de los estratos por categoría de altura, y ordenamiento horizontal con el uso de índices de distribución espacial (Zarco-Espinosa, Valdez-Hernández, Ángeles-Pérez, & Castillo-Acosta, 2010). El patrón espacial de distribución de una especie es útil para entender procesos ecológicos como competencia, simbiosis y dispersión (Law et al., 2009). La distancia entre individuos puede reflejar procesos de dispersión de semillas, competencia y depredación, junto con el resultado de las limitaciones del ambiente, lo cual definirá la estructura espacial de la población (Gómez, 2008).

La información sobre el estado actual de las poblaciones de *L. graveolens* en la Reserva de la Biosfera Tehuacán Cuicatlán es escasa. En este contexto, el objetivo del presente estudio fue determinar la estructura vertical y distribución espacial de *L. graveolens* en varias condiciones topográficas. La hipótesis plantea que la estructura vertical y distribución espacial son diferentes entre condiciones topográficas, debido a que la exposición y pendiente modifican el contexto microclimático como se encontró en las especies *Carnegiea gigantea* (Engelm.) Britton & Rose y *Neobuxbaumia tetetzo* (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Backeb (López-Gómez, Zedillo-Avelleyra, Anaya-Hong, González-Lozada, & Cano-Santana, 2012).

Materiales y métodos

Área de estudio y muestreo

El estudio se realizó en el ejido Santa María Coapan, Tehuacán, Puebla, ubicado en la Reserva de la Biosfera

Cuicatlán Biosphere Reserve (RBTC), between the geographical coordinates $18^{\circ} 23' 26.85'' - 18^{\circ} 23' 0.31''$ N and $97^{\circ} 23' 14.93'' - 97^{\circ} 22' 17.53''$ W (Figure 1), at an average altitude of 1 465 m.

Five topographic conditions were identified based on topofrom, exposure and slope of the soil (Figure 1; Table 1). Exposure was obtained with the 1:50000 scale digital elevation model (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2013), using “aspect” from ArcGis V.10.5 software (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 2016) as a geoprocessing tool. Slope was measured with a Suunto clinometer. Oregano plant variables were measured under a targeted systematic sampling design, where two contiguous 250 m² (10 x 25 m) sampling units were located at each topographic condition.

Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), entre las coordenadas geográficas $18^{\circ} 23' 26.85'' - 18^{\circ} 23' 0.31''$ N y $97^{\circ} 23' 14.93'' - 97^{\circ} 22' 17.53''$ O (Figura 1), a una altitud promedio de 1 465 m.

Cinco condiciones topográficas se identificaron con base en la topografía, exposición y pendiente del terreno (Figura 1; Cuadro 1). La exposición se obtuvo con el modelo de elevación digital escala 1:50000 (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2013), utilizando como herramienta de geoprocésamiento “aspect” del software ArcGis V.10.5 (Environmental Systems Research Institute [ESRI], 2016). La pendiente se midió con un clinómetro Suunto. Las variables de las plantas de orégano se midieron bajo un diseño de muestreo sistemático dirigido, donde dos unidades de muestreo contiguas de 250 m² (10 x 25 m) se ubicaron en cada condición topográfica.

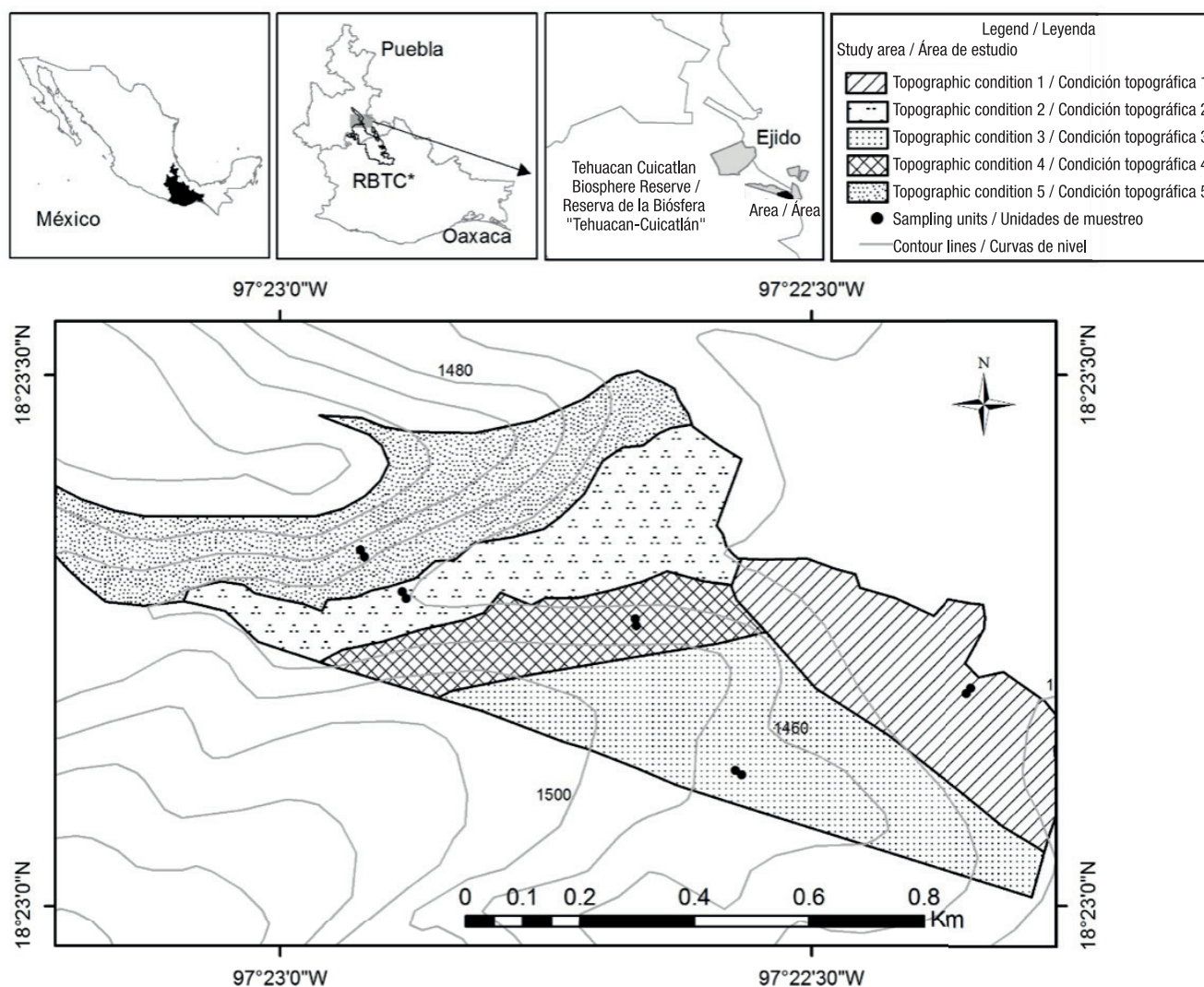


Figure 1. Location of the study area of *Lippia graveolens*, topographic conditions and sampling units at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve (RBTC), Mexico.

Figura 1. Ubicación del área de estudio de *Lippia graveolens*, condiciones topográficas y unidades de muestreo en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), México.

Table 1. Characterization of five topographic conditions (TC) of *Lippia graveolens* populations at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.

Cuadro 1. Caracterización de cinco condiciones topográficas (CT) de poblaciones de *Lippia graveolens* en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.

Topographic conditions / Condición topográfica	Topoform / Topoforma	Exposure / Exposición	Slope (%) / Pendiente (%)
TC1/CT1	Plain/Planicie	Zenith/Cenit	0
TC2/CT2	Ravine/Cañada	East/Este	15
TC3/CT3	Hillslope/Ladera	East/Este	8
TC4/CT4	Hillslope/Ladera	North/Norte	31
TC5/CT5	Hillslope/Ladera	Southeast/Sureste	65

Population structure

L. graveolens plants were enumerated and located on the Cartesian plane (X, Y) of the sampling units. Height (cm), basal diameter (mm) of each stem and number of stems of each plant were recorded in September 2019. The number of plants counted in the sampling units was extrapolated to estimate plant density·ha⁻¹. Six plant height categories of *L. graveolens* were defined based on the sampling carried out: 1 = 0 to 50 cm, 2 = 51 to 100 cm, 3 = 101 to 150 cm, 4 = 151 to 200 cm, 5 = 201 to 250 cm and 6 = >251 cm. For each topographic condition, population structure curves were constructed with the percentage of plants in the height categories and compared to each other with the X² test. Moreover, curves were classified according to typical structural types (Bongers, Popma, Meave-del Castillo, & Carabias, 1988; Martínez-Ramos, & Álvarez-Builla, 1995; Peters, 1994; Velasco-García, Valdez-Hernández, Ramírez-Herrera, & Hernández-Hernández, 2017): type I (Bongers = Peters' type I) has high frequency of individuals in the first or second diameter class and gradual decrease in higher classes; type II (Bongers = Peters' type II = Martínez-Ramos' type III) has high frequency of individuals in the first diameter class, second or third class poorly represented, increased frequency in intermediate classes, and decrease in higher classes; type IIb (Velasco-García) has low proportion of the first category, decrease in the next two categories, increase and high proportion of intermediate categories and drastic decrease in the rest of the higher categories; type III (Bongers = type I of Martínez-Ramos) has 50 % or more individuals in the first diameter class and very low and uniform frequency in the following classes; type IV (Velasco-García) with low frequency in the first category, high frequency in the second category, very low frequency in the third and fourth categories, high frequency in the fifth category and low frequency with gradual decrease in the rest of the categories.

Estructura poblacional

Las plantas de *L. graveolens* se enumeraron y ubicaron en el plano cartesiano (X, Y) de las unidades de muestreo. La altura (cm), diámetro basal (mm) de cada tallo y número de tallos de cada planta se registraron en septiembre de 2019. El número de plantas contabilizadas en las unidades de muestreo se extrapoló para estimar la densidad de plantas·ha⁻¹. Seis categorías de altura de las plantas de *L. graveolens* se definieron con base en el muestreo realizado: 1 = 0 a 50 cm, 2 = 51 a 100 cm, 3 = 101 a 150 cm, 4 = 151 a 200 cm, 5 = 201 a 250 cm y 6 = >251 cm. Para cada condición topográfica, las curvas de estructura poblacional se construyeron con el porcentaje de plantas en las categorías de altura y se compararon entre sí con la prueba de X². Adicionalmente, las curvas se clasificaron de acuerdo con los tipos estructurales típicos (Bongers, Popma, Meave-del Castillo, & Carabias, 1988; Martínez-Ramos, & Álvarez-Builla, 1995; Peters, 1994; Velasco-García, Valdez-Hernández, Ramírez-Herrera, & Hernández-Hernández, 2017): el tipo I (Bongers = tipo I de Peters) tiene frecuencia alta de individuos en la primera o segunda clase de diámetro y disminución gradual en clases superiores; el tipo II (Bongers = tipo II de Peters = tipo III de Martínez-Ramos) tiene frecuencia alta de individuos en la primera clase diamétrica, segunda o tercer clase mal representadas, aumento de la frecuencia en clases intermedias y disminución en las clases superiores; el tipo IIb (Velasco-García) tiene baja proporción de la primera categoría, disminución en las dos categorías siguientes, aumento y alta proporción de categorías intermedias y disminución drástica en el resto de las categorías superiores; el tipo III (Bongers = tipo I de Martínez-Ramos) tiene 50 % o más individuos en la primera clase de diámetro y frecuencia muy baja y uniforme en las clases siguientes; el tipo IV (Velasco-García) con frecuencia baja en la primera categoría, frecuencia alta en la segunda categoría, frecuencia muy baja en la tercer y cuarta categoría, frecuencia alta en

The importance value index (IVI = relative density + relative dominance + relative frequency) (Ajayi & Obi, 2016) was calculated treating height categories as distinct elements in each topographic condition (Velasco-García et al., 2016).

The assumption of normality of structural attributes was examined with the Shapiro-Wilks test. Height and importance value index met the assumption of normality; therefore, analysis of variance (ANOVA) and Tukey's mean comparisons ($P \leq 0.05$) were performed. Basal diameter, number of stems and basal area did not meet the assumption of normality, so nonparametric tests of variance and Kruskal-Wallis multiple comparisons ($P \leq 0.05$) were performed. All analyses were carried out using the statistical program InfoStat version 2019 (Di Rienzo et al., 2019), with the model $Y_{ij} = \mu + C_i + \varepsilon_{ij}$; where, Y_{ij} is the observation value, μ is the effect of the overall mean, C_i is effect of the i -th topographic condition and ε_{ij} is the effect of the experimental error.

Spatial distribution pattern

For the analysis of spatial distribution, the two contiguous sampling units in each topographic condition were used as a single sampling unit ($20 \times 25 \text{ m} = 500 \text{ m}^2$). Perpendicular distances between the sampling unit boundaries (width and length) and between each of the plants were measured to locate them on a Cartesian plane. The spatial distribution pattern of *L. graveolens* plants was determined with the Ripley's transformed function ($K_{(t)}$): $L_{(t)} = \sqrt[3]{\frac{K_{(t)}}{\pi}} - t$; where, t is the distance between plants (Besag, 1977; Ripley, 1977). The significance of the $L_{(t)}$ function was analyzed with Monte Carlo simulations using the TOOLBOX program (Fisher, 2000).

Results and Discussion

Population structure

Based on Table 2, the structural attributes of *L. graveolens* showed significant differences ($P < 0.05$) among topographic conditions (TC). TC3 had the plants with the highest height and basal diameter, and TC5 also had the plants with the highest height. In contrast, TC2 and TC1 had the lowest values for both variables. The average plant height was 32 % higher in TC5 compared to TC2 and the basal diameter was 21 % higher in TC3 compared to TC2.

Topoform, exposure and slope may be the cause of differences in height and basal diameter of *L. graveolens*. In general, plain and gully topoforms had plants with lower plant diameter and height compared to hillslopes. It has been reported that arid ecosystem

la quinta categoría y frecuencia baja con disminución gradual en el resto de las categorías.

El índice de valor de importancia (IVI = densidad relativa + dominancia relativa + frecuencia relativa) (Ajayi & Obi, 2016) se calculó considerando a las categorías de altura como elementos diferenciados en cada condición topográfica (Velasco-García et al., 2016).

El supuesto de normalidad de los atributos estructurales se examinó con la prueba de Shapiro-Wilks. La altura y el índice de valor de importancia cumplieron con el supuesto de normalidad, por lo que se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y comparaciones de medias de Tukey ($P \leq 0.05$). El diámetro basal, número de tallos y área basal no cumplieron con el supuesto de normalidad, por lo que se realizaron pruebas no paramétricas de varianza y comparaciones múltiples de Kruskal-Wallis ($P \leq 0.05$). Todos los análisis se realizaron con el programa estadístico InfoStat versión 2019 (Di Rienzo et al., 2019), usando el modelo $Y_{ij} = \mu + C_i + \varepsilon_{ij}$; donde, Y_{ij} es el valor de la observación, μ es el efecto de la media general, C_i es efecto de la i -ésima condición topográfica y ε_{ij} es el efecto del error experimental.

Patrón de distribución espacial

Para el análisis de la distribución espacial se consideraron las dos unidades de muestreo contiguas en cada condición topográfica como una sola unidad de muestreo ($20 \times 25 \text{ m} = 500 \text{ m}^2$). Se midieron las distancias perpendiculares entre los límites de las unidades de muestreo (ancho y largo) y entre cada una de las plantas para ubicarlas en un plano cartesiano. El patrón de distribución espacial de las plantas de *L. graveolens* se determinó con la función transformada de Ripley ($K_{(t)}$): $L_{(t)} = \sqrt[3]{\frac{K_{(t)}}{\pi}} - t$; donde, t es la distancia entre plantas (Besag, 1977; Ripley, 1977). La significancia de la función $L_{(t)}$ se analizó con simulaciones de Monte Carlo con el programa TOOLBOX (Fisher, 2000).

Resultados y discusión

Estructura poblacional

Con base en el Cuadro 2, los atributos estructurales de *L. graveolens* presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre condiciones topográficas (CT). La CT3 tuvo las plantas con mayor altura y diámetro basal, y la CT5 tuvo también las plantas con mayor altura. Por el contrario, las CT2 y CT1 presentaron los valores más bajos para ambas variables. La altura promedio de las plantas fue 32 % mayor en la CT5 respecto a la CT2 y el diámetro basal fue 21 % mayor en la CT3 con respecto a la CT2.

Table 2. Structural attributes of *Lippia graveolens* under five topographic conditions at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.**Cuadro 2. Atributos estructurales de *Lippia graveolens* en cinco condiciones topográficas en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.**

Topographic conditions/ Condición topográfica	Height (cm)/ Altura (cm)	Basal diameter (mm)/ Diámetro basal (mm)	Number of stems/ Número de tallos	Basal area (cm ²)/ Área basal (cm ²)
TC1/CT1	136.8 bc	10.4 c	3.2 c	4.0 c
TC2/CT2	125.3 c	10.0 c	3.6 bc	3.9 c
TC3/CT3	165.1 a	12.1 a	3.5 b	5.4 ab
TC4/CT4	151.4 ab	11.6 ab	3.4 bc	4.9 b
TC5/CT5	165.6 a	11.9 b	4.3 a	7.3 a
Mean/ Media	148.8	11.2	3.5	5.0

Mean values of height with different letters are significantly different according to the Tukey's test ($P < 0.05$). Mean values of basal diameter, number of stems and basal area with different letters are significantly different among topographic conditions according to the Kruskal-Wallis test ($P < 0.05$). TC features are shown in Table 1.

Valores medios de altura con letras diferentes son significativamente diferentes de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$). Valores medios de diámetro basal, número de tallos y área basal con letra distinta son significativamente diferentes entre condiciones topográficas de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$). La caracterización de las CT se encuentra en el Cuadro 1.

sites with northern exposure have higher moisture and lower temperature and evapotranspiration, which favors plant growth (Bochet, García-Fayos, & Poesen, 2009). Moreover, Carrasco-Ríos (2009) and Raffo (2014) indicate that plants develop better in the southern and eastern exposures, because they receive more solar radiation compared to the northern exposure slopes. In agreement with the aforementioned, although TC3 and TC2 had the same exposure (east), TC3 had plants with higher height and basal diameter, due to the lower slope (8 %) of the terrain. On the other hand, TC4, despite the high slope (31 %), also had higher plant height due to its location on the northern exposure. In contrast, topographic condition 5, even though it was located on the southeast exposure and on a steeper slope, had taller plants, possibly because most of them were adults. Oregano generally grows in very shallow soils with low amounts of organic matter and steep slopes (González, 2012; Granados-Sánchez, Martínez-Salvador, López-Ríos, Borja-De la Rosa, & Rodríguez-Yam, 2013); however, besides exposure and slope, there are other environmental factors such as climate, water, and geology that can affect plant growth (Niua et al., 2014).

In the present study, the average height of *L. graveolens* (148.8 cm) was higher than in semidesert plants in Querétaro (69.9 cm; Osorno-Sánchez et al., 2012) and the Comarca Lagunera (94.8 cm; Flores et al., 2011). This difference may be due to the level of disturbance in these regions. In the wild populations of Querétaro, Coahuila, Durango, and Chihuahua, *L. graveolens* plants are cut at early ages to sell the foliage as a condiment in the local and national market (Granados-Sánchez et al., 2013; Orona, Salvador, Espinoza, & Vázquez,

La topoforma, exposición y pendiente pueden ser la causa de las diferencias en altura y diámetro basal de *L. graveolens*. En general, las topoformas de planicie y cañada tuvieron plantas con menor diámetro y altura de plantas en comparación con las laderas. Se ha documentado que los sitios de ecosistemas áridos con exposición norte presentan mayor humedad y menor temperatura y evapotranspiración, lo que favorece el crecimiento de las plantas (Bochet, García-Fayos, & Poesen, 2009). Por otra parte, Carrasco-Ríos (2009) y Raffo (2014) señalan que las plantas se desarrollan mejor en las exposiciones sur y este, ya que reciben mayor radiación solar en comparación con las laderas de exposición norte. En concordancia con lo anterior, a pesar de que las CT3 y CT2 presentaron la misma exposición (este), la CT3 tuvo plantas con mayor altura y diámetro basal, debido a la menor pendiente (8 %) del terreno. Por otro lado, la CT4, a pesar de la pendiente alta (31 %), presentó también mayor altura de planta por ubicarse en la exposición norte. En contraste, la condición topográfica 5, aun cuando se ubicó en la exposición sureste y en pendiente mayor, presentó plantas con altura mayor posiblemente porque la mayoría de estas fueron adultas. El orégano generalmente se desarrolla en suelos muy someros con bajas cantidades de materia orgánica y pendientes pronunciadas (González, 2012; Granados-Sánchez, Martínez-Salvador, López-Ríos, Borja-De la Rosa, & Rodríguez-Yam, 2013); sin embargo, además de la exposición y pendiente, hay otros factores ambientales como el clima, agua y geología que pueden afectar el crecimiento de las plantas (Niua et al., 2014).

En el presente estudio, la altura promedio de *L. graveolens* (148.8 cm) fue mayor que en las plantas del semidesierto

2017). Taller plants can have a high foliage quantity, so these are cut and smaller plants are left behind. This causes changes in plant size structures in populations where this species is collected (Flores et al., 2011; Osorno-Sánchez et al., 2012). Also, livestock grazing can influence plant size due to browsing. In contrast, disturbance from harvesting and grazing is minimal for *L. graveolens* populations in the RBTC, which causes plants to reach the maximum growth allowed by the environment. The populations of this species in the reserve are not subject to harvesting based on a management program, as is the case with populations in northern Mexico. Furthermore, the environmental conditions are different in the state of Puebla, compared to those of other states where *L. graveolens* grows; for example, annual precipitation is 437 mm and mean annual temperature is 20.5 °C in the RBTC (Rehfeldt, 2006), while in ecosystems of the states of Guanajuato, Querétaro, Coahuila, Durango and Chihuahua, mean annual precipitation is reported between 125 to 400 mm and mean annual temperatures between 15 to 21 °C (Granados-Sánchez, Sánchez-González, Granados, & Borja, 2011; Ocampo-Velázquez, Malda-Barrera, & Suárez-Ramos, 2009).

TC5 had significant differences ($P \leq 0.05$) compared to the other conditions in the number of stems and basal area, which were 34 % and 87 % higher, respectively, than the values of TC1, TC2 and TC4. This occurred possibly because the slope is steeper and the exposure is southeast in TC5; in addition, it has more open space. The above suggests that steep slopes and southeast exposure positively influence the number of oregano stems and basal area.

The orientation of the slopes modifies the microclimatic conditions and influences the architecture of the plant; for example, *N. tetetzo* had a higher number of branches in the northern exposure (López-Gómez et al., 2012). As a result, wind can cause damage to the main stem of oregano seedlings, promoting a higher number of stems and, consequently, a larger basal area. In addition, plants may emit a higher number of stems when grown in populations with lower densities (Salomón-Montijo, Reyes-Olivas, & Sánchez-Soto, 2016).

The average number of stems (3.5) of oregano in this study was lower than in oregano populations in Coahuila and Durango (8.7; Flores et al., 2011). This may be a consequence of use of foliage in those states (Orona et al., 2017), where pruning promotes shoot emergence (Granados-Sánchez et al., 2013; Osorno-Sánchez et al., 2009). Based on the above, use of foliage in *L. graveolens* plants can generate a higher number of stems.

According to Table 3, density ranged between 1820 and 6240 plants·ha⁻¹ in TC2 and TC1, respectively. Density, without considering topographic conditions,

en Querétaro (69.9 cm; Osorno-Sánchez et al., 2012) y la Comarca Lagunera (94.8 cm; Flores et al., 2011). Esta diferencia se puede deber al nivel de perturbación en dichas regiones. En las poblaciones silvestres de Querétaro, Coahuila, Durango y Chihuahua, las plantas de *L. graveolens* se cortan en edades tempranas para vender el follaje como condimento en el mercado local y nacional (Granados-Sánchez et al., 2013; Orona, Salvador, Espinoza, & Vázquez, 2017). Las plantas de mayor altura pueden tener una cantidad mayor de follaje, por lo que estas se cortan y se dejan las plantas de menor altura. Esto ocasiona cambios en las estructuras de tamaño de las plantas en las poblaciones donde se recolecta esta especie (Flores et al., 2011; Osorno-Sánchez et al., 2012). También, el pastoreo de ganado puede influir en el tamaño de las plantas debido al ramoneo. En contraste, la perturbación por recolección y pastoreo es mínima en las poblaciones de *L. graveolens* en la RBTC, lo cual hace que las plantas alcancen el máximo crecimiento permitido por el ambiente. Las poblaciones de esta especie en la reserva no están sujetas al aprovechamiento con base en un programa de manejo como es el caso de poblaciones en el norte de México. Asimismo, las condiciones ambientales son diferentes en el estado de Puebla, comparadas con las de otras entidades donde crece *L. graveolens*; por ejemplo, la precipitación anual es 437 mm y la temperatura media anual es 20.5 °C en la RBTC (Rehfeldt, 2006), mientras que en ecosistemas de los estados de Guanajuato, Querétaro, Coahuila, Durango y Chihuahua se reportan precipitaciones medias anuales de entre 125 a 400 mm y temperaturas medias anuales entre 15 a 21 °C (Granados-Sánchez, Sánchez-González, Granados, & Borja, 2011; Ocampo-Velázquez, Malda-Barrera, & Suárez-Ramos, 2009).

La CT5 presentó diferencias significativas ($P \leq 0.05$) con respecto a las demás condiciones en el número de tallos y área basal, los cuales fueron 34 % y 87 % superiores, respectivamente, que los valores de las CT1, CT2 y CT4. Esto ocurrió posiblemente porque la pendiente es mayor y la exposición es sureste en la CT5; además, tiene mayor espacio abierto. Lo anterior sugiere que las pendientes pronunciadas y la exposición sureste influyen positivamente en el número de tallos de orégano y área basal.

La orientación de las laderas modifica las condiciones microclimáticas e influye en la arquitectura de la planta; por ejemplo, *N. tetetzo* tuvo mayor número de ramificaciones en la exposición norte (López-Gómez et al., 2012). En este sentido, el viento puede ocasionar daños al tallo principal de las plántulas de orégano, promoviendo un número mayor de tallos y, en consecuencia, un área basal mayor. Además, las plantas pueden emitir mayor número de tallos cuando crecen en poblaciones con densidades menores (Salomón-Montijo, Reyes-Olivas, & Sánchez-Soto, 2016).

was higher (4 044 plants·ha⁻¹) than densities in oregano populations in Querétaro (3 891 and 2 450 plants·ha⁻¹; Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012) and in Tamaulipas (905 plants·ha⁻¹; Sánchez-Ramos, Quezada, Lara-Villalón, Medina-Martínez, & Pérez-Quilantán, 2011). Differences may be due to the lack of harvesting and low disturbance in the study population, because there is no management program and people do not illegally harvest the species, because as the extraction of *L. graveolens* plants increases, density decreases as a consequence of altered mortality and selection rates (Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012). Also, the slope may influence plant density due to the dragging of seeds from the upper parts (steep slopes) to areas with lower slope, which allows a higher plant abundance in these areas (Grasty, Thompson, Hendrickson, Pheil, & Cruzan, 2020).

The highest number of oregano plants was recorded in height category 4 (201-250 cm) in all topographic conditions except for TC2. The lowest plant density was found in category 1 (1-50 cm) of TC5 and in category 6 (>251 cm) of TC4 (Table 3). TC1 had the highest number of plants in category 1 compared to the other topographic conditions for this category. The presence of a higher number of small plants in TC1 may be due to the flat terrain, which contains a higher concentration of nutrients in the soil than the higher parts, favoring the regeneration of oregano plants (López-Acevedo et al., 2004). The results showed a low number of plants in the lower and higher height categories. This may reflect that new oregano plants are selected only in years with favorable environmental conditions (Osorno-Sánchez et al., 2012).

Population structures of *L. graveolens* were different ($P < 0.05$) among the five topographic conditions. Type

El número de tallos promedio (3.5) del orégano en este estudio fue menor que en poblaciones de orégano en Coahuila y Durango (8.7; Flores et al., 2011). Esto puede ser consecuencia del aprovechamiento del follaje en dichos estados (Orona et al., 2017), donde la poda promueve la emisión de brotes (Granados-Sánchez et al., 2013; Osorno-Sánchez et al., 2009). Con base en lo anterior, el aprovechamiento de follaje en plantas de *L. graveolens* puede generar mayor número de tallos.

De acuerdo con el Cuadro 3, la densidad varió entre 1820 y 6240 plantas·ha⁻¹ en las CT2 y CT1, respectivamente. La densidad, sin considerar las condiciones topográficas, fue superior (4044 plantas·ha⁻¹) a las densidades en poblaciones de orégano en Querétaro (3891 y 2450 plantas·ha⁻¹; Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012) y en Tamaulipas (905 plantas·ha⁻¹; Sánchez-Ramos, Quezada, Lara-Villalón, Medina-Martínez, & Pérez-Quilantán, 2011). Las diferencias pueden deberse a la falta de aprovechamiento y baja perturbación en la población de estudio, debido a que no hay un programa de manejo y la gente no aprovecha la especie en forma ilegal, ya que a medida que aumenta la extracción de plantas de *L. graveolens*, la densidad disminuye como consecuencia de la alteración de la tasa de mortalidad y reclutamiento (Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012). Asimismo, la pendiente puede influir en la densidad de plantas debido al arrastre de semillas de las partes altas (pendientes pronunciadas) a las zonas con menor pendiente, lo que permite mayor abundancia de la planta en estas últimas (Grasty, Thompson, Hendrickson, Pheil, & Cruzan, 2020).

El mayor número de plantas de orégano se registró en la categoría de altura 4 (201-250 cm) en todas las condiciones topográficas, excepto en la CT2. La menor

Table 3. Density of *Lippia graveolens* in five topographic conditions (TC) per altitude categories at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.

Cuadro 3. Densidad de *Lippia graveolens* en cinco condiciones topográficas (CT) por categorías de altura en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.

Height category / Categoría de altura	Density (plants·ha ⁻¹) / Densidad (plantas·ha ⁻¹)				
	TC1 / CT1	TC2 / CT2	TC3 / CT3	TC4 / CT4	TC5 / CT15
1 (1-50 cm)	760	120	40	80	20
2 (51-100 cm)	1 340	460	380	460	300
3 (101-150 cm)	1 080	680	1 000	1 700	800
4 (151-200 cm)	1 840	480	2 320	2 200	980
5 (201-250 cm)	1 120	40	720	340	660
6 (>251 cm)	100	40	60	20	80
Total	6 240	1 820	4 520	4 800	2 840

The description of TC is shown in Table 1

La caracterización de las CT se encuentra en el Cuadro 1.

IV curve (Velasco-García et al., 2017) was found in TC1 (Figure 2). This curve type had a low percentage of plants (<20 %) in height categories 1, 3, 5 and 6, and slightly higher (20 to 30 %) in categories 2 and 4. The above may be due to biotic and abiotic constraints for fruit and seed production (Velasco-García et al., 2017), so there is discontinuous selection in larger height categories. Fruit production of *L. graveolens* depends on pollinators of the genus *Melipona* (Ocampo-Velázquez et al., 2009); the temporary absence of these can disrupt seed regeneration (Ocampo-Velázquez et al., 2009); moreover, fruit production of *L. graveolens* only occurs in 11.4 % of the total flowers (Ocampo-Velázquez et al., 2009).

TC2 to TC5 had population structure different from typical population structure curves (Bongers et al., 1995; Martínez-Ramos & Álvarez-Builla, 1995; Peters, 1994; Velasco-García et al., 2017), which was called V-type curve (Figure 2). This type of curve was characterized by a very low percentage in height category 1, gradual increase in the following categories up to high percentage in the intermediate category and gradual decrease in higher categories up to very low percentage in the last category. A similar population structure curve was reported for populations of *Dioon holmgrenii* De Luca, Sabato & Vazquez Torres disturbed by grazing

densidad de plantas se encontró en la categoría 1 (1-50 cm) de la CT5 y en la categoría 6 (>251 cm) de la CT4 (Cuadro 3). La CT1 tuvo el mayor número de plantas en la categoría 1 en comparación con las demás condiciones topográficas para esta categoría. La presencia de un número mayor de plantas pequeñas en la CT1 se puede deber a que este tiene terreno plano, el cual contiene mayor concentración de nutrientes en el suelo que las partes altas, favoreciendo el establecimiento de la regeneración del orégano (López-Acevedo et al., 2004). Los resultados mostraron un número bajo de plantas en las categorías de altura menor y mayor. Esto puede reflejar que se reclutan nuevas plantas de orégano solo en años con condiciones ambientales favorables (Osorno-Sánchez et al., 2012).

Las estructuras poblacionales de *L. graveolens* fueron diferentes ($P < 0.05$) entre las cinco condiciones topográficas. La curva tipo IV (Velasco-García et al., 2017) se presentó en la CT1 (Figura 2). Este tipo de curva tuvo un porcentaje bajo de plantas (<20 %) en las categorías de altura 1, 3, 5 y 6, y ligeramente mayor (20 a 30 %) en las categorías 2 y 4. Lo anterior puede deberse a restricciones bióticas y abióticas para la producción de frutos y semillas (Velasco-García et al., 2017), por lo que existe reclutamiento discontinuo en categorías de altura de mayor tamaño. La producción de frutos

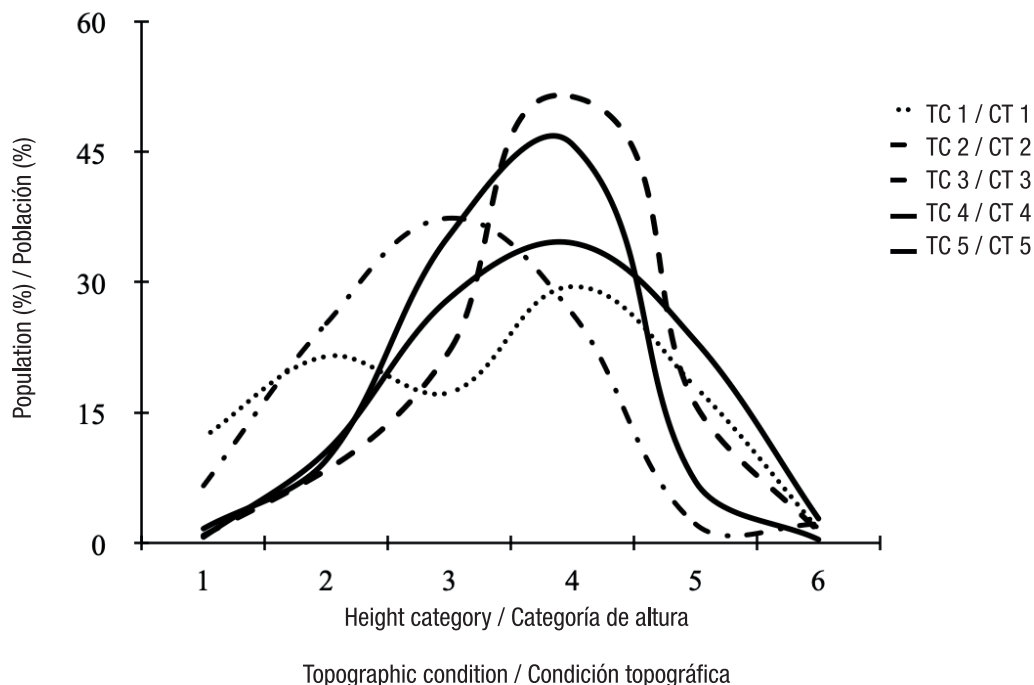


Figure 1. Population structure curves per height categories (1 = 1-50 cm, 2 = 51-100 cm, 3 = 101-150 cm, 4 = 151-200, 5 = 201-250 cm, 6 > 251 cm) of *Lippia graveolens* in the five topographic conditions (TC) at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.

Figura 1. Curvas de estructura poblacional por categorías de altura (1 = 1-50 cm, 2 = 51-100 cm, 3 = 101-150 cm, 4 = 151-200, 5 = 201-250 cm, 6 > 251 cm) de *Lippia graveolens* en las cinco condiciones topográficas (CT) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.

(Velasco-García et al., 2016). The V-type population structure in *L. graveolens* may be due to factors limiting regeneration such as low seed germination percentage, due to extreme environmental conditions (temperature and moisture) in arid areas that may influence selection of new individuals (Martínez, Blando, Morales, & Gómez, 2013; Martínez-Hernández, Villa-Castorena, Catalán-Valencia, & Inzunza-Ibarra, 2017). Increasing harvest rate causes changes in the population structure curve of *L. graveolens*, from type I curve (Bongers et al., 1988) in areas with low harvest, going through type II curve (Martínez-Ramos & Álvarez-Builla, 1995), to type V curve in areas with high harvest rate (Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012). In the present study, despite the absence of oregano harvesting and differences in exposure and slope, the type V population structure curve seems to be common in this species; however, the flat soil and zenithal exposure did not favor oregano selection, which generated the type IV curve.

IVI was different ($P < 0.05$) among height categories in each of the topographic conditions. According to Table 4, the highest IVI was found in height category 4 (151-200 cm) in all TC, while height category 1 (seedling) had low values. These results are consistent with the average density of the height categories and population structure curves, which also showed the null extraction of reproductive oregano plants in this zone; however, natural regeneration is deficient, due to multiple biotic and abiotic factors that require more detailed studies.

de *L. graveolens* depende de los polinizadores del género *Melipona* (Ocampo-Velázquez et al., 2009); la ausencia temporal de estos puede interrumpir la regeneración por semillas (Ocampo-Velázquez et al., 2009); además, la producción de frutos de *L. graveolens* solo ocurre en 11.4 % del total de las flores (Ocampo-Velázquez et al., 2009).

Las CT2 a CT5 presentaron estructura poblacional diferente a las curvas de estructura poblacional típicas (Bongers et al., 1995; Martínez-Ramos & Álvarez-Builla, 1995; Peters, 1994; Velasco-García et al., 2017), la cual se denominó curva tipo V (Figura 2). Este tipo de curva se caracterizó por un porcentaje muy bajo en la categoría de altura 1, aumento gradual en las siguientes categorías hasta alto porcentaje en la categoría intermedia y disminución gradual en las categorías superiores hasta porcentaje muy bajo en la última categoría. Una curva de estructura poblacional similar se reportó para poblaciones de *Dioon holmgrenii* De Luca, Sabato & Vazquez Torres perturbadas por pastoreo (Velasco-García et al., 2016). La estructura poblacional tipo V en *L. graveolens* se puede deber a factores que limitan la regeneración como el porcentaje bajo de germinación de las semillas, debido a las condiciones ambientales extremas (temperatura y humedad) de las zonas áridas que pueden influir en reclutamiento de nuevos individuos (Martínez, Blando, Morales, & Gómez, 2013; Martínez-Hernández, Villa-Castorena, Catalán-Valencia, & Inzunza-Ibarra, 2017). El aumento de la tasa de cosecha provoca cambios en la

Table 4. Importance value index (IVI) per height category of *Lippia graveolens* in five topographic conditions (TC) at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.

Cuadro 4. Índice de valor de importancia (IVI) por categoría de altura de *Lippia graveolens* en cinco condiciones topográficas (CT) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.

Height categories / Categorías de altura	Importance value index / Índice de valor de importancia				
	TC1/CT1	TC2/CT2	TC3/CT3	TC4/CT4	TC5/CT5
1 (1-50 cm)	27.4 b	12.7 b	9.7 c	11.5 b	8.9 c
2 (51-100 cm)	40.5 b	56.1 ab	31.7 bc	33.2 b	31.6 bc
3 (101-150 cm)	42.3 b	100.7 ab	53.4 bc	85.8 a	60.3 ab
4 (151-200 cm)	92.8 a	103.7 a	126.1 a	118.2 a	95.9 a
5 (201-250 cm)	71.4 ab	15.3 ab	65.7 b	40.0 b	73.5 ab
6 (>251 cm)	25.6 b	11.5 b	13.5 c	11.3 b	29.8 bc
Total	300	300	300	300	300

Mean values of IVI with different letters are significantly different between height categories according to Tukey's test ($P < 0.05$) for each TC. Description of the TC is shown in Table 1.

En cada CT, valores medios de IVI con letras diferentes son significativamente distintas entre categorías de altura de acuerdo con la prueba de Tukey ($P < 0.05$). La caracterización de las CT se encuentra en el Cuadro 1.

Spatial distribution

Figure 3 indicates that the distribution pattern of *L. graveolens* plants was aggregated ($P \leq 0.01$) for TC1 to TC4. Maximum clustering occurred at t distances of 4.8 m ($L_{(t)} = 0.93$) in TC1, 4.4 m ($L_{(t)} = 1.74$) in TC2, at 3.6 m ($L_{(t)} = 0.84$) in TC3, and at 8.8 m ($L_{(t)} = 1.35$) in TC4. The spatial distribution of plants was both random and aggregated for TC5 ($P \leq 0.01$). The aggregated spatial distribution of *L. graveolens* is influenced by the slope; TC1 to TC4 had lower percentages of slope compared to TC5 (65 %). The aggregate distribution pattern of plants may be associated with topography (Linzaga-Román, Ángeles-Pérez, Catalán-Heverástico, & Hernández-De la Rosa, 2011) and may indicate interactions among individuals and between individuals with the environment (Linzaga-Román et al., 2011; Ruiz-Aquino, Valdez-Hernández, Romero-Manzanares, Manzano-Méndez, & Fuentes-López, 2015). Limitations in terms of seed dispersal distance can lead to an aggregate distribution pattern (Lara-Romero, de la Cruz, Escribano-Ávila, García-Fernández, & Iriondo, 2016)

curva de estructura poblacional de *L. graveolens*, desde la curva tipo I (Bongers et al., 1988) en áreas con baja cosecha, pasando por la curva tipo II (Martínez-Ramos & Álvarez-Builla, 1995), hasta la curva tipo V en áreas con tasa alta de cosecha (Osorno-Sánchez et al., 2009, 2012). En el presente estudio, a pesar de no existir aprovechamiento de orégano y de las diferencias en exposición y pendiente, la curva de estructura poblacional tipo V parece ser común en esta especie; sin embargo, el suelo plano y la exposición cenital no favorecieron el reclutamiento del orégano, lo que generó la curva tipo IV.

El IVI fue diferente ($P < 0.05$) entre categorías de altura en cada una de las condiciones topográficas. Acorde con el Cuadro 4, el IVI mayor se encontró en la categoría de altura 4 (151-200 cm) en todas las CT, mientras que la categoría de altura 1 (plántula) tuvo valores bajos. Estos resultados son congruentes con la densidad promedio de las categorías de altura y las curvas de estructura poblacional, lo que también demostró el nulo aprovechamiento de plantas reproductivas de orégano

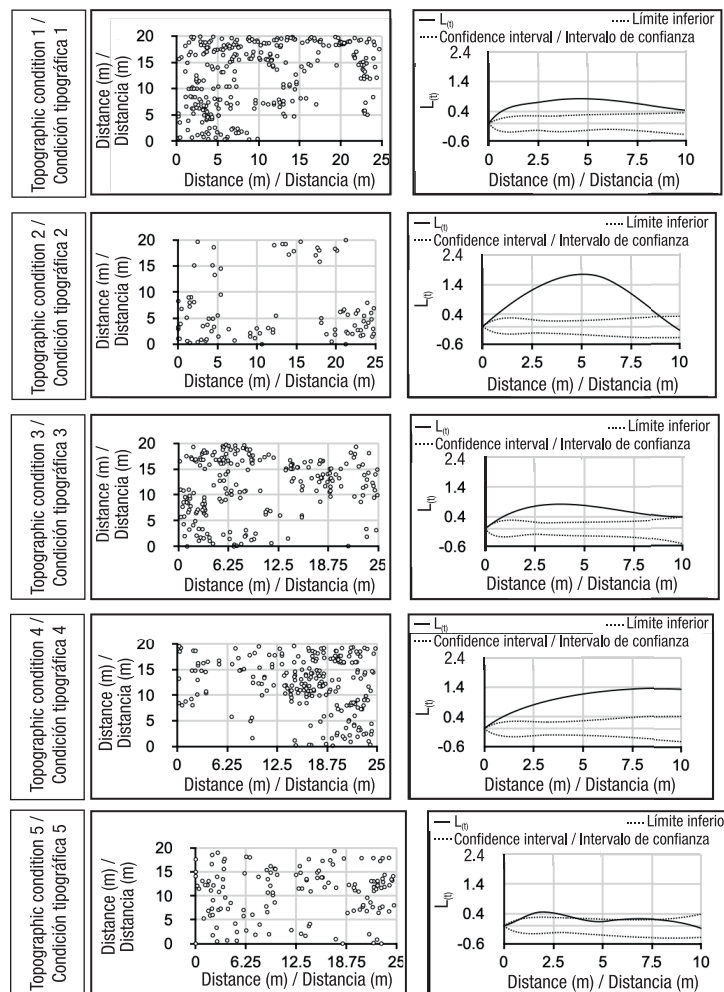


Figure 2. Spatial distribution of *Lippia graveolens* (points) and Ripley's $L_{(t)}$ index (lines) in five topographic conditions at the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico.

Figura 2. Distribución espacial de *Lippia graveolens* (puntos) y el índice $L_{(t)}$ de Ripley (líneas) en cinco condiciones topográficas en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México.

around the mother plant. This occurs in *L. graveolens*, when the fruits ripen, the seeds are expelled and fall to the ground near the plant (Martínez et al., 2013, 2017).

The random spatial distribution in TC5 (Figure 3) is due to the steeper slope that may influence the distribution and germination of seeds in the soil, which are commonly dispersed by the wind (Martínez et al., 2013). Mortality of seeds or seedlings of some species is likely to cause greater distances between survivors, reflecting a less clumped pattern (Vallejo & Galeano, 2009). Random spatial distribution contributes to multifunctionality related to nutrient cycling in a plant community (Maestre, Castillo-Monroy, Bowker, & Ochoa-Hueso, 2012).

Conclusions

Soil topographic conditions influenced the vertical structure and spatial distribution of *Lippia graveolens*. The slope condition positively influenced plant diameter and height. Southeast exposure and steep slopes positively affected branch number and basal area. Also, a low number of new shoots and few senescent individuals were found, indicating little regeneration and that the population may decrease. The type V population structure curve (low frequency in the first category, gradual increase up to the intermediate category and gradual decrease in the rest) was common; however, the flat condition and zenithal exposure were not favorable for the selection of *L. graveolens*, generating the type IV curve (low frequency in the first, third and fourth height categories, high in the second and fifth, and low in the rest). The spatial distribution of oregano was commonly clustered, but the high slope of the ground also caused the random distribution.

Acknowledgments

The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for the scholarship received during her master's studies and development of the present research. The authors also thank the Colegio de Postgraduados for funding the present research through the triple A budget.

End of English version

References / Referencias

Ajayi, S., & Obi, L. (2016). Tree species composition, structure, and importance value index (IVI) of Okwangwo División, Cross River National Park, Nigeria. *International Journal of Science and Research*, 5(12), 85–93. doi: 10.21275/ART20162455

en esta zona; no obstante, la regeneración natural es deficiente, debido a múltiples factores bióticos y abióticos que requieren de estudios más detallados.

Distribución espacial

La Figura 3 indica que el patrón de distribución de las plantas de *L. graveolens* fue agregado ($P \leq 0.01$) para las CT1 a CT4. La máxima agrupación se presentó en distancias t de 4.8 m ($L_{(t)} = 0.93$) en la CT1, de 4.4 m ($L_{(t)} = 1.74$) en la CT2, a los 3.6 m ($L_{(t)} = 0.84$) en la CT3 y a los 8.8 m ($L_{(t)} = 1.35$) en la CT4. La distribución espacial de las plantas fue tanto aleatoria como agregada en la CT5 ($P \leq 0.01$). La distribución espacial agregada de *L. graveolens*, al parecer, está influenciada por la pendiente; las CT1 a CT4 presentaron menores porcentajes de pendiente en comparación con la CT5 (65 %). El patrón de distribución agregado de las plantas puede estar asociado con la topografía (Linzaga-Román, Ángeles-Pérez, Catalán-Heverástico, & Hernández-De la Rosa, 2011) y puede indicar interacciones entre individuos y entre individuos con el ambiente (Linzaga-Román et al., 2011; Ruiz-Aquino, Valdez-Hernández, Romero-Manzanares, Manzano-Méndez, & Fuentes-López, 2015). Asimismo, las limitaciones en cuando a la distancia de la dispersión de semillas puede conducir a un patrón de distribución agregado (Lara-Romero, de la Cruz, Escribano-Ávila, García-Fernández, & Iriondo, 2016) alrededor de la planta madre. Esto ocurre en *L. graveolens*, ya que cuando los frutos maduran, las semillas son expulsadas y caen al suelo cerca de la planta (Martínez et al., 2013, 2017).

La distribución espacial aleatoria en la CT5 (Figura 3) probablemente se debe a la pendiente mayor que puede influir en la distribución y germinación de semillas en el suelo, las cuales comúnmente son dispersadas por el viento (Martínez et al., 2013). Es probable que, la mortalidad de las semillas o de las plántulas de algunas especies provoque mayor distanciamiento entre las supervivientes, lo que refleja un patrón menos agrupado (Vallejo & Galeano, 2009). La distribución espacial aleatoria contribuye con la multifuncionalidad relacionada con el ciclo de nutrientes en una comunidad vegetal (Maestre, Castillo-Monroy, Bowker, & Ochoa-Hueso, 2012).

Conclusiones

Las condiciones topográficas del terreno influyeron en la estructura vertical y distribución espacial de *Lippia graveolens*. La condición de ladera influyó positivamente en el diámetro y altura de la planta. La exposición sureste y pendientes pronunciadas afectaron positivamente en número de ramas y área basal. Asimismo, se encontró un número bajo de renuevos y pocos individuos seniles, lo que indicó

- Ayerde-Lozada, D., & López-Mata, L. (2006). Estructura poblacional y parámetros demográficos de *Juniperus flaccida* Schltld. *Madera y Bosques*, 12(2), 65–76. Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=617/61712206>
- Besag, J. (1977). Contribution to the discussion on Dr Ripley's paper. *Journal of the Royal Society B (Methodological)*, 39(2), 193–195. doi: 10.1111/j.2517-6161.1977.tb01616.x
- Bochet, E., García-Fayos, P., & Poesen, J. (2009). Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes & Landforms*, 34(13), 1758–1771. doi: 10.1002/esp.1860
- Bongers, F., Popma, J., Meave-del Castillo, J., & Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74, 55–80. doi: 10.1007/BF00045614
- Carrasco-Ríos, L. (2009). Efecto de la radiación ultravioleta-b en plantas. *IDESIA (Chile)*, 27(3), 59–76. doi: 10.4067/S0718-34292009000300009
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada M., & Robledo, C. W. (2019). InfoStat versión 2019. Argentina: Universidad Nacional de Córdoba. Retrieved from <http://www.infostat.com.ar>
- Environmental Systems Research Institute (ESRI). (2016). ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA, USA: Author.
- Fisher, M. (2000). *Software available for sophisticated spatial statistics*. Fiji: University of the South Pacific.
- Flores, H., Hernández, H. J. A., López, M. J. I., Valenzuela, N. L. M., Martínez, S. M., & Madinaveitia, R. H. (2011). Producción y extracción de aceite de orégano (*Lippia graveolens* Kunth) bajo cultivo en la comarca lagunera. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2(3), 113–120. Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63438956009>
- García-Pérez, E., Castro-Álvarez, F. F., Gutiérrez-Urbe, J. A., & García-Lara, S. (2012). Revisión de la producción, composición fitoquímica y propiedades nutraceuticas del orégano mexicano. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 3(2), 339–353. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=263123201010>
- Gómez, A. L. (2008). Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology*, 96(6), 1128–1140. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01431.x
- González, M. F. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación* (1.ª ed.). México: SEMARNAT.
- Granados-Sánchez, D., Sánchez-González, A., Granados, V. R. L., & Borja-De la Rosa, A. (2011). Ecología de la vegetación del desierto chihuahuense. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(1), 111–130. doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.10.102
- Granados-Sánchez, D., Martínez-Salvador, M., López-Ríos, G. F., Borja-De la Rosa, A., & Rodríguez-Yam, G. A. (2013). Ecología, aprovechamiento y comercialización del orégano (*Lippia graveolens* H. B. K.) en Mapimí, Durango. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19(2), 189–198. doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.06.039
- poca regeneración y que la población puede decrecer. La curva de estructura poblacional tipo V (frecuencia baja en la primera categoría, aumento gradual hasta la categoría intermedia y disminución gradual en el resto) fue común; sin embargo, la condición de planicie y exposición cenital no favorecieron el reclutamiento de *L. graveolens*, generando la curva tipo IV (frecuencia baja en la primera, tercera y cuarta categoría de altura, alta en la segunda y quinta, y baja en el resto). La distribución espacial del orégano fue comúnmente agrupada, pero la pendiente alta del terreno originó también la distribución aleatoria.

Agradecimientos

La primera autora agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca recibida durante sus estudios de maestría y desarrollo de la presente investigación. También se agradece al Colegio de Postgraduados por financiar la presente investigación a través del presupuesto triple A.

Fin de la versión en español

y del Ambiente, 19(2), 305–321. doi: 10.5154/r.rchscfa.2012.05.035

Grasty, M. R., Thompson, P. G., Hendrickson, E. C., Pheil, A. E., & Cruzan, M. B. (2020). Fine-scale habitat heterogeneity and vole runways influence seed dispersal in *Plagiobothrys nothofulvus*. *American Journal of Botany*, 107(3), 413–422. doi: 10.1002/ajb2.1433

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2013). *Modelo de elevación digital. Conjunto de datos ráster. Escala 1:50000*. México: Autor.

Koksal, O., Gunes, E., Orkan, O. O., & Ozden, M. (2010). Analysis of effective factors on information sources at Turkish Oregano farms. *African Journal of Agricultural Research*, 5(2), 142–149. doi: 10.5897/AJAR09.598

Lara-Romero, C., de la Cruz, M., Escribano-Ávila, G., García-Fernández, A., & Iriondo, J. M. (2016). What causes conspecific plant aggregation? Disentangling the role of dispersal, habitat heterogeneity and plant-plant interactions. *Oikos*, 125(9), 1304–1313. doi: 10.1111/oik.03099

Letcher, S. G., Chazdon, R. L., Andrade, A. C. S., Bongers, F., van Breugel, M., Finegan, B., ...Williamson, B. G. (2012). Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 79–87 doi: 10.1016/j.ppees.2011.09.005

Linzaga-Román, B. E., Ángeles-Pérez, G., Catalán-Heverástico, C., & Hernández-De la Rosa, P. (2011). Estructura espacial de *Pachycereus weberi* (Coul.) Backeb. en la cañada del zopilote, Guerrero. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(2), 189–198. doi: 10.5154/r.rchscfa.2010.06.039

- Law, R., Illian, Burslem, D. F. R. P., Gratzner, G., Gunatilleke, C. V. S., & Gunatilleke, I. A. U. N. (2009). Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, 97(4), 616–628. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01510.x
- López-Acevedo, R. M., Poch, C. R. M., & Porta, C. J. (2004). *Edafología: Uso y protección de suelos* (3.^a ed.). Madrid, España: Mundi Prensas.
- López-Gómez, V., Zedillo-Avelleyra, P., Anaya-Hong, S., González-Lozada, E., & Cano-Santana, Z. (2012). Efecto de la orientación de la ladera sobre la estructura poblacional y ecomorfología de *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae). *Botanical Sciences*, 90(4), 453–457. doi: 10.17129/botsci.473
- Maestre, F. T., Castillo-Monroy, A. P., Bowker, M. A., & Ochoa-Hueso, R. I. (2012). Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern. *Journal of Ecology*, 100(2), 317–330. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01918.x
- Martínez, S. M., Blando, N. J. L., Morales, N. C., & Gómez, C. M. (2013). Caracterización ecológica y socioeconómica del orégano (*Lippia berlandieri* Schauer). In S. M. Martín (Ed.), *Ecología y usos de especies forestales de interés comercial de las zonas áridas de México* (1.^a ed., pp. 9–41). México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Martínez-Hernández, M., Villa-Castorena, M. M., Catalán-Valencia, E. A., & Inzunza-Ibarra, M. A. (2017). Producción de plántula de orégano (*Lippia graveolens* Kunth) por semilla en vivero para trasplante. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 23(1), 61–73. doi: 10.5154/r.rchscfa.2015.11.051
- Martínez-Ramos, M., & Álvarez-Buylla, E. (1995). Ecología de poblaciones de plantas de una selva húmeda en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 56, 121–153. doi: 10.17129/botsci.1469
- Niua, S., Luo, Y., Li, D., Cao S., Xia, J., Li, J., & Smith, M. D. (2014). Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 98(2), 13–19. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.10.004
- Ocampo-Velázquez, R. V., Malda-Barrera, G. X., & Suárez-Ramos, G. (2009). Biología reproductiva del orégano mexicano (*Lippia graveolens* Kunth) en tres condiciones de aprovechamiento. *Agrociencia*, 43(5), 475–482. Retrieved from http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-319520090005000003&lng=es&tlng=es
- Orona, C. I., Salvador, A. A. J., Espinoza, A. J. J., & Vázquez, V. C. (2017). Recolección y comercialización del orégano (*Lippia* spp.) en el semi-desierto mexicano, un caso de estudio: Reserva ecológica municipal sierra y cañón de Jimulco, México. *Revista Mexicana de Agronegocios*, 41(1), 684–695. Retrieved from <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=141/14153918003>
- Osorno-Sánchez, T., Flores-Jaramillo, D., Hernández-Sandoval, L., & Lindig-Cisneros, R. (2009). Manejo y extracción de *Lippia graveolens* en las tierras áridas de Querétaro, México. *Economic Botany*, 63(3), 314–318. doi: 10.1007/s12231-009-9087-2
- Osorno-Sánchez, T., Torres, R. A., & Lindig-Cisneros, R. (2012). Effects of harvesting intensity on population structure of *Lippia graveolens* (Verbenaceae, Lamiales) in the Semidesert of Queretaro, Mexico. *African Journal of Agricultural Research*, 7(1), 100–108. doi: 10.5897/AJAR11.1797
- Peters, C. M. (1994). *Sustainable harvest of non-timber plant resources in tropical moist forest: An ecological primer*. Washington D.C., USA: Biodiversity Support Program.
- Raffo, D. (2014). La radiación solar y las plantas: un delicado equilibrio. *Revista Fruticultura & Diversificación*, 74, 40–44. Retrieved from <https://inta.gov.ar/documentos/la-radiacion-solar-y-las-plantas-un-delicado-equilibrio>
- Rehfeldt, G. E. (2006). *A spline model of climate for the western United States*. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-165. Fort Collins, CO, USA: Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. doi: 10.2737/RMRS-GTR-165
- Ripley, B. D. (1977). Modelling spatial patterns (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)*, 39(2), 172–212. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/2984796>
- Ruiz-Aquino, F., Valdez-Hernández, J. I., Romero-Manzanares, A., Manzano-Méndez, F., & Fuentes-López, M. E. (2015). Spatial distribution of two oak species and ecological attributes of pine-oak woodlands from Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 21(1), 67–80. doi: 10.5154/r.rchscfa.2014.05.023
- Sánchez-Ramos, G., Quezada, F. H., Lara-Villalón, M., Medina-Martínez, T., & Pérez-Quilantán, L. M. (2011). Parámetros ambientales y abundancia del orégano mexicano (*Lippia graveolens*) en el estado de Tamaulipas. *CienciaUAT*, 6(1), 24–31. Retrieved from <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=441942925008>
- Salomón-Montijo, B., Reyes-Olivas, A., & Sánchez-Soto, B. (2016). Fenología reproductiva de *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) en una región de transición del norte de Sinaloa, México. *Gayana Botánica*, 73(2), 381–390. doi: 10.4067/S0717-66432016000200381
- Soto, M. A., González, M. F., & Sánchez, O. (2007). Evaluación del riesgo de extinción de *Lippia graveolens* de acuerdo al numeral 5.7 de la NOM-059-SEMARNAT-2001. In O. Sánchez, R. Medellín, A. Aldama, B. Goettsch, J. Soberón, & M. Tambutti (Eds.), *Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER)* (pp. 93–96). México: SEMARNAT, INE, Instituto de Ecología de la UNAM, CONABIO.
- Vallejo, M. I., & Galeano, G. (2009). Cambios a corto plazo en los patrones de distribución espacial de nueve especies de plantas comunes en un bosque nublado al sur-occidente de Colombia. *Caldasia*, 31(1), 77–98. Retrieved from <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/36073>
- Velasco-García, M. V., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Herrera, C., Hernández-Hernández, M. L., López-

- Upton, J., López-Mata, L., & López-Sánchez, H. (2016). Estructura, heterogeneidad de estadios y patrón de dispersión espacial de *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae). *Botanical Sciences*, 94(1), 75–87. doi: 10.17129/botsci.258
- Velasco-García, M. V., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Herrera, C., & Hernández-Hernández, M. L. (2017). Atributos dendrométricos, estructura poblacional y diversidad de estadios de *Dioon holmgrenii* (Cycadales: Zamiaceae). *Revista de Biología Tropical*, 65(3), 1–16. Retrieved from <https://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v65n4/0034-7744-rbt-65-04-01609.pdf>
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. I., Ángeles-Pérez, G., & Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia Trópico Húmedo*, 26(1), 1–17. Retrieved from <http://www.scielo.org.mx/pdf/uc/v26n1/v26n1a1.pdf>

