

REGENERACIÓN NATURAL DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN CULTIVOS ABANDONADOS DE CAFÉ (*COFFEA ARABICA* L.) EN VERACRUZ, MÉXICO

ANA MARÍA AQUINO-ZAPATA^{1,2}, CÉSAR I. CARVAJAL-HERNÁNDEZ², ARMANDO J. MARTÍNEZ³,
 ROSA AMELIA PEDRAZA-PÉREZ¹, CLAUDIA ÁLVAREZ-AQUINO^{1*}

¹ Instituto de Investigaciones Forestales, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

² Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

³ Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, México.

*Autor de correspondencia: calvarez@uv.mx

Resumen:

Antecedentes: La selva alta perennifolia (SAP) se ha transformado por el cambio del uso de suelo. Los cafetales rústicos son parte del paisaje y su abandono puede favorecer la regeneración de la vegetación original.

Hipótesis: La protección de cafetales abandonados en SAP, favorece la regeneración natural permitiendo el desarrollo de bosques secundarios en distintas fases de sucesión.

Sitio de estudio: Colipa, Veracruz, México. Dos cafetales abandonados y un fragmento de SAP.

Métodos: En 24 transectos (50 × 2 m), se registraron y midieron diámetros y alturas de especies leñosas (DAP ≥ 5 cm). En cada transecto se marcaron cuadrantes (2 × 2 m) para registro de especies del estrato arbustivo y plántulas. Se evaluó el estatus de regeneración mediante densidades de plántulas, juveniles y adultos.

Resultados: Se registraron 60 especies. El mayor número de especies se presentó en la SAP y el cafetal colindante, fueron los sitios con más especies compartidas. El otro cafetal (alejado 3 km) tuvo la mayor densidad de árboles mientras que la SAP presentó mayor densidad de arbustos y plántulas. El 50 % de las especies características de la SAP en el área se están regenerando en los cafetales, mientras que las especies cultivadas presentaron regeneración pobre o nula.

Conclusiones: Después de más de 25 años de abandono, la estructura y composición de especies es similar a la SAP. Los cafetales de sombra abandonados contribuyen a la regeneración natural y funcionan como reservorios de germoplasma nativo para la región.

Palabras clave: Cafetal abandonado, disturbio antropogénico, diversidad florística, especies nativas, recuperación de selvas.

Abstract:

Background: The tropical rain forest (TRF) has been transformed by the land use change. Coffee plantations are part of the landscape, and their abandonment can favor the original vegetation regeneration.

Hypothesis: The abandoned coffee plantations protection in TRF favors natural regeneration, allowing the development of secondary forests in different succession phases.

Study site: Colipa, Veracruz, Mexico. Two abandoned coffee plantations and a fragment of TRF.

Methods: In 24 transects (50 × 2 m), diameters and heights of woody species (DBH ≥ 5 cm) were recorded and measured. In each transect, quadrants (2 × 2 m) were marked to record shrub and seedlings species. Regeneration status was evaluated through densities of seedlings, juveniles and adults.

Results: 60 species were recorded. The highest number of species was present in the TRF and the nearby coffee plantation, they were the sites with the most shared species. The other coffee plantation (3 km away) had the highest density of trees while the TRF had the highest bushes and seedlings density. The 50 % of the species characteristic of TRF in the área are regenerating in coffee plantations, while cultivated species showed poor or no regeneration.

Conclusions: After more than 25 years of abandonment, the structure and composition of species is similar to the TRF. Abandoned shade coffee plantations contribute to natural regeneration and function as reservoirs of native germplasm for the region.

Keywords: Abandoned coffee plantation, anthropogenic disturbance, floristic diversity, forest recovery, native species.

La regeneración de la selva alta perennifolia (SAP) después del impacto antrópico asegura el mantenimiento tanto de las especies silvestres como de los servicios ecosistémicos, tales como la captura de carbono, la captación de agua y la regulación climática (Sánchez *et al.* 2007, Norden 2014, Ambe & Onnoghen 2019). La regeneración natural de la vegetación también influye en la estructura, composición y sostenibilidad del bosque a largo plazo, dependiendo del potencial regenerativo de las especies arbóreas. Para asegurar la producción de semillas, la germinación, el crecimiento y la supervivencia de las plántulas, es fundamental contar con la provisión adecuada de propágulos y dispersores, así como con una cobertura arbórea suficiente, contenido de materia orgánica del suelo y niveles de humedad apropiados (Martínez-Ramos & García-Orth 2007, Norden 2014, Sudrajat & Dwiputro 2019).

En este sentido, los cafetales de sombra favorecen la persistencia de varias condiciones necesarias para que la vegetación original y sus redes ecológicas se puedan recuperar una vez que han sido abandonados (Rudel *et al.* 2000, Rappole *et al.* 2003, Perfecto *et al.* 2007, Román-Miranda *et al.* 2016). Se ha documentado que los cafetales bajo sombra proporcionan refugio para epífitas, helechos, árboles, mamíferos y aves, entre otros, lo cual contribuye a la conservación de la biodiversidad (Tejeda-Cruz & Gordon 2008, Carvajal-Hernández *et al.* 2014, García-Burgos *et al.* 2014). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han realizado en cafetales ubicados a mayor altitud, existiendo poca información sobre la regeneración en SAP.

En las últimas décadas, la producción cafetalera ha disminuido sustancialmente, causando el abandono de los cultivos o la deforestación del área para otros usos (Blackman *et al.* 2005, Anta-Fonseca 2006, Nava-Tablada 2012). En contraste, los cafetales abandonados que no son deforestados favorecen la regeneración de la vegetación original con el paso del tiempo (Quintero-Nazario 2007, Baruch & Nozawa 2014, Raymundo *et al.* 2018). En México, se ha estudiado la recuperación de la vegetación después del abandono de cafetales; en Puebla, Evangelista-Oliva *et al.* (2010) registraron que los cultivos de café de sombra abandonados por 15 años evolucionaron hacia una estructura y composición vegetal de bosque tropical. En Oaxaca, Moreno-Guerrero *et al.* (2020), registraron especies de bosque tropical en un cafetal abandonado por diez años. En ese sentido, el periodo de abandono de los cafetales es un factor que define parte de la regeneración vegetal (Purata 1986). Si bien, después del abandono se puede continuar con usos de baja intensidad, como la extracción selectiva, detener las actividades productivas permite acelerar los procesos de regeneración vegetal (López-Jiménez *et al.* 2019).

Actualmente, muchos cafetales abandonados en la zona de estudio están siendo deforestados para cambiar su uso a cultivos o potreros, lo que resulta en una pérdida de especies y servicios ecológicos. En este contexto, se plantea la hipótesis de que preservar los cafetales abandonados permitiría el desarrollo de bosques secundarios en distintas fases de regeneración, facilitados por el flujo de germoplasma desde áreas o parches de vegetación cercanos. Por lo tanto, el objetivo del estudio consistió en evaluar y describir la regeneración de las especies leñosas características de la SAP en dos cafetales abandonados.

Materiales y métodos

Área de estudio. El municipio de Colipa se localiza en la zona centro montañosa de Veracruz ([Figura 1](#)), en las estribaciones de la sierra de Chiconquiaco en un área de 129.60 km². El clima es principalmente cálido húmedo con lluvias todo el año, la temperatura media anual de 22 - 26 °C y un promedio de precipitación anual de 1900 - 2100 mm (GEV 2018). Los suelos son luvisol y vertisol (Mallén-Rivera & Esparza-Pérez 2006). En el municipio están presentes distintos tipos de vegetación: selva alta perennifolia, mediana subperennifolia, baja caducifolia y encinar tropical de baja altitud dominado por *Quercus oleoides* (Gómez-Pompa 1978, GEV 2018, INEGI 2017). El estudio se realizó durante el 2020, pero las visitas para colecta ejemplares con flores y/o frutos, con fines de identificación de especies, se ampliaron hasta mediados del 2021. Los muestreos se realizaron en tres sitios: un fragmento de selva alta perennifolia (SAP) ubicado en la localidad de Ixtacapan y en dos cafetales con distinto tiempo de abandono, pendiente y altitud: 1) cafetal Ixtacapan (Cafetal IX) con 25 años, terreno sin pendiente a 160 m snm y 2) Cafetal La Monetaria (Cafetal LM) con 30 años, terreno con pendiente ligera (6-12 %) a 220 m snm. La distancia entre el fragmento de selva y el Cafetal IX y LM es de 5 m y 3 Km, respectivamente. Tanto el fragmento de selva como

ambos cafetales presentan un dosel cerrado. Según información proporcionada por pobladores locales el fragmento de SAP no fue utilizado para actividades agropecuarias y no tiene manejo desde hace 45 años, por lo que se podría considerar como un sitio con un avanzado estado de sucesión y como referencia de una SAP característica de la región. Los cafetales eran de tipo rustico con siembra de frutales para autoconsumo, en ambos se sembraron naranjos (*Citrus reticulata* Blanco y *C. sinensis* L.Osbeck), poma rosa (*Syzygium jambos* L.Alston) y aguacate (*Persea americana* Mill.). El mango (*Mangifera indica* L.) y el zapote (*Manilkara zapota* L.P.Royen) únicamente se sembraron en IX y LM, respectivamente. Los cafetales estuvieron activos por aproximadamente 60 años, la cosecha se vendía a intermediarios que hacían acopio en Misantla. Después del abandono, que se dio principalmente por la baja en el precio del café, los cafetales se visitaban esporádicamente para cosecha de fruta y colecta de leña. Cuando los cafetales estaban activos la matriz del paisaje incluía potreros, cultivos de cacahuete y milpas que mezclaban maíz, chile, calabaza y frijol. Actualmente el paisaje es dominado por potreros y en menor proporción fragmentos de vegetación secundaria, relictos de selva y algunos cultivos (milpa, cacahuete y limón). Los cafetales estudiados se ubican en un paisaje dominado por potreros, el cafetal IX prácticamente colinda con el fragmento de SAP y el cafetal LM se ubica a 3 km y a 8 m de otro cafetal abandonado de menor tamaño. En cuanto a la fauna, anteriormente estaba representada por armadillos, iguanas, conejos y variedad de aves, debido a la caza sus poblaciones han disminuido. Dentro de los fragmentos de vegetación aún se pueden observar loros, tucanes, colibríes y oropéndolas (observaciones personales). Si hay colecta de leña dentro de los fragmentos y esporádicamente se cortan juveniles para la fabricación de instrumentos de labranza. Una práctica que se ha hecho común en la región es la de aprovechar la madera de los fragmentos con regeneración avanzada y después rentar el terreno para pastoreo.

Diseño de muestreo. La estructura y composición florística de especies leñosas se registró aplicando el método de Gentry (1995) modificado por Boyle (1996). Se ubicaron ocho transectos de 50×2 m en cada sitio de forma aleatoria. En cada transecto se registraron los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 5 cm y se midió la altura (garrocha graduada en m) y diámetro (cinta diamétrica Qualitäts-bandmaB en cm). En cada transecto se

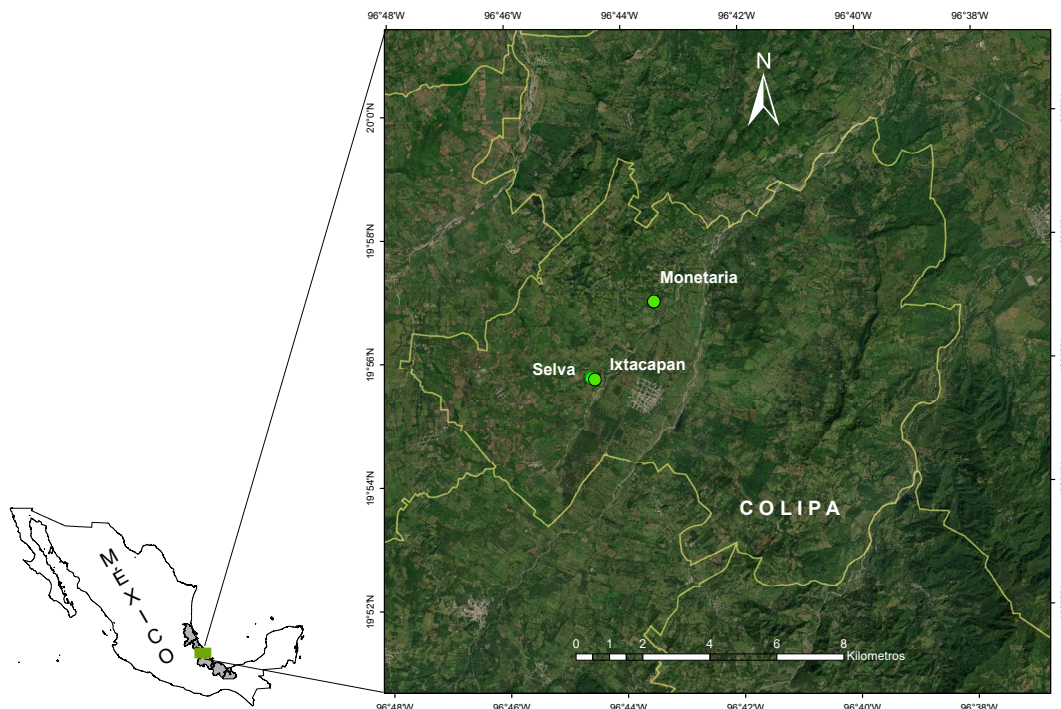


Figura 1. Sitios de estudio en el municipio de Colipa en Veracruz. En Ixtacapan se observan dos círculos verdes, uno corresponde al fragmento de selva alta perennifolia y el otro al cafetal abandonado (separados por 5 m). El Cafetal La Monetaria se localiza a 3 km de Ixtacapan.

ubicaron tres cuadrantes de 2×2 m (Mostacedo & Fredericksen 2000) para registrar las especies del estrato arbustivo (> 30 cm de altura y diámetro < 5 cm) y plántulas (≤ 30 cm de altura). Para estrato arbustivo y plántulas solo se registró el número de individuos y su especie. La identificación de especies fue mediante ejemplares botánicos (Lot & Chiang 1986) y consulta a taxónomos. El arreglo taxonómico de las especies sigue la clasificación de la APG IV (2016), se corroboró la nomenclatura en Tropicos.org así como en el International Plant Names Index (IPNI 2023). Los ejemplares fueron depositados parcialmente en el Herbario Nacional de la Universidad Nacional Autónoma de México MEXU (acrónimo de acuerdo con Index Herbariorum, Thiers 2022) y duplicados en el herbario del Centro de Investigaciones Tropicales de la Universidad Veracruzana (CITRO).

Análisis de datos. El esfuerzo del muestreo en los tres estratos (árboles, arbustos y plántulas) se estimó con curvas de rarefacción usando el software iNEXT online (Chao *et al.* 2016). Para evaluar si existen diferencias en la riqueza de especies se realizó la prueba de Kruskal-Wallis debido a que los datos no presentaron distribución normal, además se obtuvo la prueba post hoc de Dunn-Bonferroni. Este análisis se realizó en el programa Past v. 4.10 (Hammer *et al.* 2001). También se estimó la densidad, composición florística, riqueza, el índice de biodiversidad de Shannon-Wiener y para la similitud florística se usó el Coeficiente de Similitud de Jaccard (Moreno 2001). El cálculo del área basal y el índice de valor de importancia relativa (IVI) (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974) solo se realizó con el muestreo del estrato arbóreo. Para definir la composición de especies se aplicó un análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico (NMDS) y un análisis de Permanova (análisis multivariado permutado de la varianza) para corroborar similitudes o diferencias entre sitios muestreados. El NMDS se realizó para el conjunto de los tres estratos, pero en el caso de PERMANOVA se realizaron los análisis por separado y en conjunto para mostrar si existen diferencias entre estratos y en el total de datos, estos análisis se realizaron usando el software Past v. 4.10 (Hammer *et al.* 2001). Las variables área basal, altura y densidad fueron analizadas mediante un Modelo Lineal Generalizado (MLG), aplicando un diseño jerárquico para contrastar entre sitios, previa verificación de supuestos de distribución de error normal y la homogeneidad de varianzas. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico JMP Pro14 (SAS Institute, Inc. Cary NC). Con el método de Malik & Bhatt (2016) se evaluó el estatus de regeneración de las especies leñosas (tanto arbustivas como arbóreas) a partir de la densidad de sus plántulas, juveniles y adultos, expresándose de la siguiente manera: 1) buena regeneración (si la densidad de plántulas es mayor que la densidad de juveniles y si la densidad de juveniles es mayor que la densidad de los adultos), 2) pobre regeneración (presencia solo de adultos y algunos juveniles), 3) sin regeneración (solo adultos), y 4) nueva regeneración (solo presencia de plántulas o juveniles).

Resultados

Riqueza y composición florística. El tamaño de muestra fue aceptable en el análisis con iNEXT, puesto que el modelo curvilíneo delimitó la asíntota al incluir árboles y arbustos en conjunto (Figura 2a). Al comparar los valores expresados por los números de Hill (q_0 , q_1 , q_2 , q_3) observamos que la riqueza (q_0) fue mayor en el cafetal de Ixtacapan y en el fragmento de selva, aunque no se muestran diferencias estadísticas. Sin embargo, los valores de diversidad expresados por q_1 , q_2 y q_3 expresan que los sitios más diversos fueron los dos cafetales, aunque estos no muestran diferencias entre sí, pero si difieren en comparación con la diversidad de la selva (Figura 2b). La riqueza total para el cafetal IX fue de 25 familias, 44 géneros y 47 especies; en la SAP se registraron 23 familias, 43 géneros y 44 especies; y en el cafetal LM se registraron 20 familias, 28 géneros y 29 especies. Las familias con mayor riqueza en el cafetal IX son Fabaceae (6), Lauraceae (5), Annonaceae, Meliaceae, Moraceae, Myrtaceae y Rutaceae (3 c/u); en el cafetal de LM fueron Moraceae (4), Lauraceae (3) y Myrtaceae (3); y en el fragmento de SAP fueron Malvaceae (4), Moraceae (4), Anacardiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae y Sapindaceae (3 c/u). La riqueza en conjunto de los tres sitios arrojó un conteo de 60 especies agrupadas en 58 géneros y 28 familias (Apéndice 1). Al comparar la riqueza de los tres estratos el análisis de Kruskal-Wallis reveló diferencias en el modelo, la prueba Post Hoc de Dunn-Bonferroni mostró que el cafetal LM es diferente a los otros dos sitios ($P < 0.05$). La estimación del índice de diversidad de Shannon-Wiener para el estrato arbóreo definió un 3.13 para cafetal de IX, 3.07 para la SAP y 2.37 para cafetal LM.

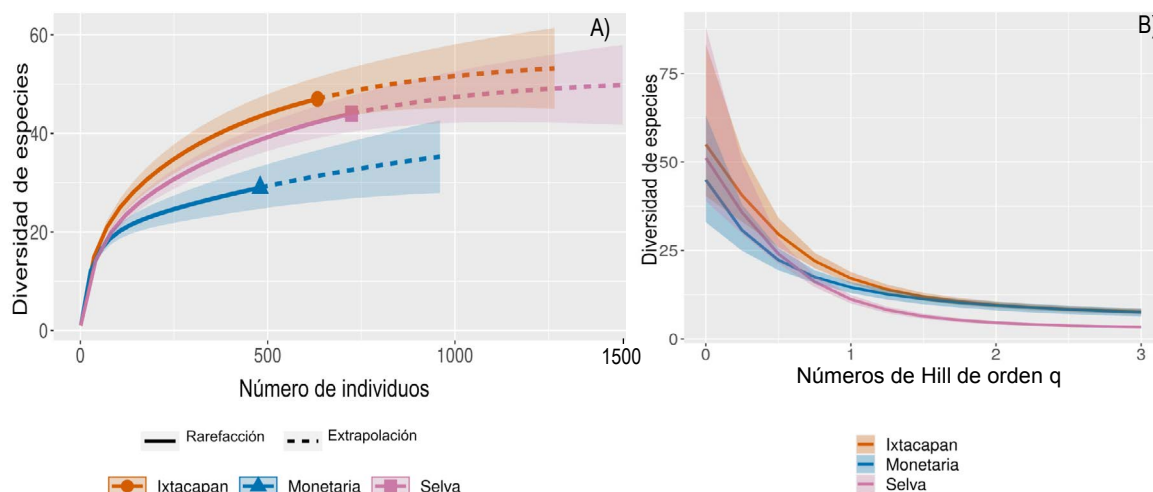


Figura 2. A) Ajuste curvilineo para la rarefacción de la diversidad de especies en la comparativa de los tres sitios: Ixtacapan, Monetaria y SAP. Se muestra las bandas de intervalo de confianza al 95 % y las líneas punteadas indican la tendencia que seguiría si se aumenta el muestreo. B) Ajuste de la diversidad de especies, estimada de acuerdo con el método de Hill (q_0 , q_1 , q_2 , q_3) en las tres comunidades vegetales estudiadas.

El índice de valor de importancia (IVI), registró que los tres sitios están compartiendo, entre las diez especies más importantes a *Bursera simaruba* L.Sarg, *Castilla elastica* Sesseé ex Cerv. y *Pleuranthodendron lindenii* Turcz Sleumer. Sin embargo, hay especies que destacan por su IVI sólo en la SAP y en el cafetal IX como son *Dendropanax arboreus* L.Decné & Planch y *Mangifera indica*. A su vez, *Tapirira mexicana* Marchand sólo aparece en la SAP y en el cafetal LM (Figura 3). Las especies cultivadas o dejadas para sombra del café, que se registraron en los cafetales abandonados como *Bauhinia variegata* L., *Citrus reticulata*, *Citrus sinensis*, *Inga vera* Willd, *Coffea arabica* L., *Leucaena leucocephala* Lam. de Wit y *Syzygium jambos* tuvieron un IVI bajo. En los sitios estudiados se registraron especies con alguna categoría de riesgo como *Astronium graveolens* Jacq. (Amenazada: NOM-059 (SEMARNAT 2010), *Cedrela odorata* L. (Sujeta a protección especial: NOM-059 (SEMARNAT 2010); Vulnerable: IUCN 2021) y *Swietenia macrophylla* King (En peligro: IUCN 2021). La similitud florística estimada con el coeficiente de Jaccard indicó que en el fragmento de SAP y el cafetal IX fue más alta (0.62) comparada con la similitud entre el fragmento y el cafetal LM (0.56). Además, el análisis del NMDS delimitó tres grupos (Stress: 0.1484), lo que muestra que el cafetal LM se diferencia de los otros dos sitios (Figura 4). De la misma manera, el análisis de PERMANOVA delimitó contraste entre sitios ($F = 5.228$, $P = 0.0001$). Sin embargo, los tres sitios estudiados comparten 22 especies (36 %) de las cuales 17 son nativas. Al hacer el análisis por separado se observó que existen diferencias para la composición de árboles ($F = 3.611$, $P = 0.0001$) y arbustos ($F = 2.772$, $P = 0.0002$), pero no se observaron diferencias en la composición de plántulas ($F = 1.772$, $P = 0.1067$).

Estructura de la vegetación. La densidad de árboles fue distinta en los tres sitios y el cafetal LM presentó la más alta (extrapolando la densidad a hectárea SAP 1,437 ind ha⁻¹, cafetal IX 1,400 ind ha⁻¹ y cafetal LM 1,475 ind ha⁻¹). Para la densidad de plántulas también se encontraron diferencias, presentándose una densidad mayor en el fragmento de SAP, de acuerdo con el área muestreada (96 m²) se registraron 478 individuos en SAP, 355 individuos en cafetal IX y 276 individuos en el cafetal LM. En contraste, no hubo diferencias en los sitios con respecto a la densidad de arbustos (Tabla 1). El área basal aparentemente fue diferente, mayor en cafetal IX, seguida por cafetal LM y el fragmento SAP (Figura 3), sin embargo, no fue estadísticamente distinto (Tabla 1). En el cafetal de IX y en la SAP las especies que aportan mayor área basal (> 0.5) fueron *Mangifera indica* y *Dendropanax arboreus*. Mientras que en el cafetal LM fueron *Castilla elastica* y *Ficus colubrinae* Standl (Figura 3). La altura fue diferente entre sitios y destaca el cafetal IX, en donde los individuos tuvieron alturas más uniformes. En este sitio las especies cuyos individuos alcanzaron más de 20 m fueron *Cedrela odorata*, *Cymbopetalum baillonii* R.E.Fr., *Aphananthe monoica* Hemsl. J.F.Leroy, *Brosimum alicastrum* Sw, y *Mangifera indica* entre otras. De igual manera, hubo especies que pasaron de los 20 m en

Regeneración natural de selva alta en cafetales abandonados

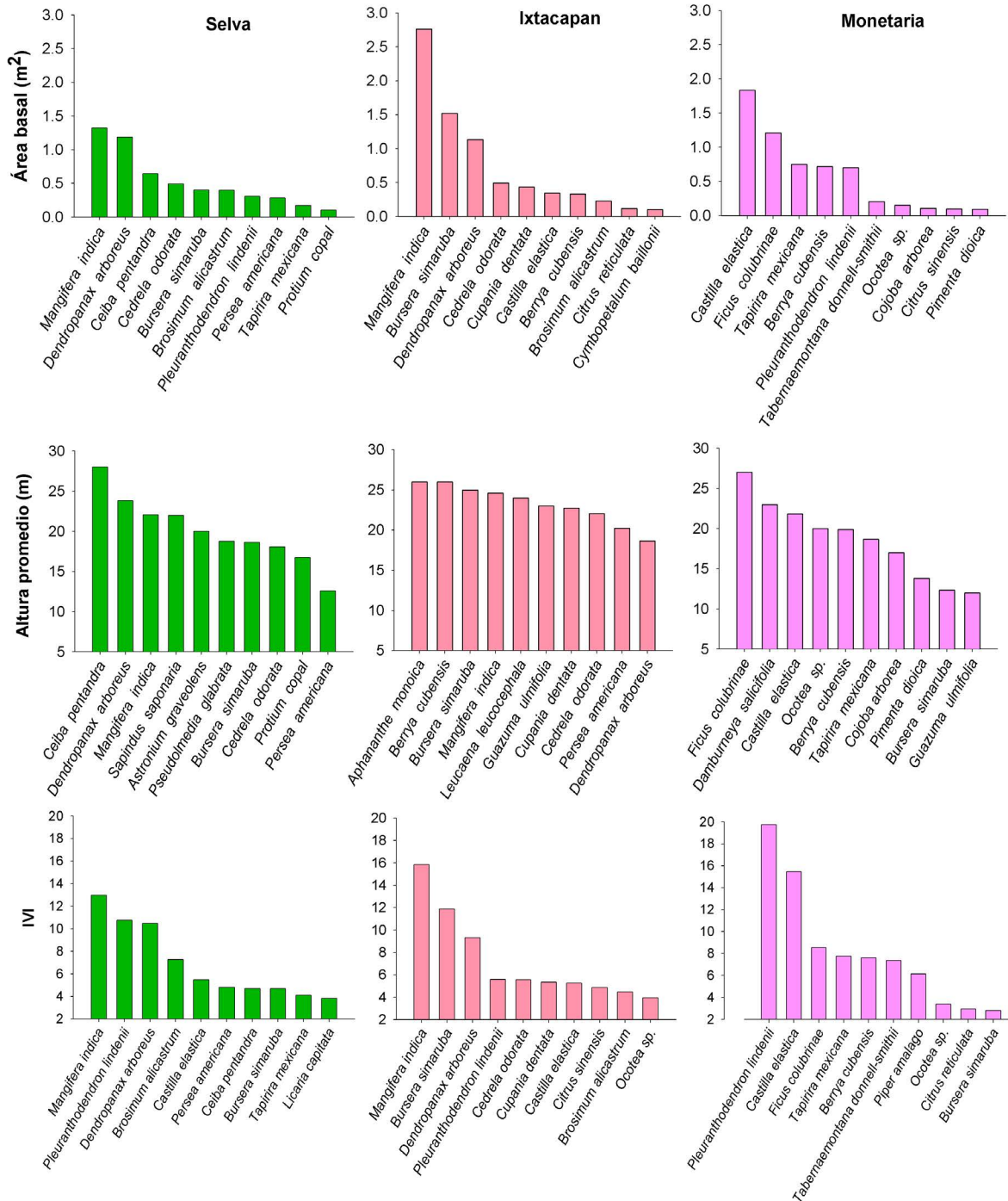


Figura 3. En el dosel, las diez especies arbóreas con los valores más altos de área basal, altura y dominancia según el Índice de Valor de Importancia (IVI) en fragmento de SAP (selva), cafetal IX (Ixtacapan) y cafetal LM (Moneteria).

el cafetal LM, por ejemplo, *Pleuranthodendron lindenii*, *Berrya cubensis* Griseb. M.Gómez, *Castilla elastica*, *Ficus colubrinae* y *Tapirira mexicana*. En la SAP especies como *Aphananthe monoica*, *Sapindus saponaria*, *Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata* y *Ceiba pentandra*, también alcanzaron alturas mayores a los 20 m (Figura 3).

Estatus de regeneración. Las especies que se están regenerando representan un 52 % en el cafetal LM, un 46 % en el fragmento de SAP y un 36 % en el cafetal IX. Se observó que varias de las especies propias de la SAP con valores

altos de IVI presentan una buena regeneración, por ejemplo: *Brosimum alicastrum*, *Cupania dentata*, *Ocotea* sp. y *Pleuranthodendron lindenii*; sin embargo, especies con valores altos de IVI como *Cedrela odorata* y *Ceiba pentandra* no se están regenerando (Tabla 2). Al mismo tiempo, *Berrya cubensis*, estructuralmente importante por su área basal y altura en los dos cafetales, sólo se está regenerando en el cafetal LM. Entre las especies cultivadas *Mangifera indica*, presentó una regeneración pobre tanto en el cafetal IX como en el fragmento de selva, en el cafetal LM no fue registrada. Por su parte *Citrus reticulata* aunque está representada con siete y cinco individuos adultos en los cafetales, sólo se registró un juvenil en el cafetal IX por lo que se infiere que no tiene buena regeneración. A su vez, de *Citrus sinensis* se registraron ocho y dos individuos en los cafetales y en ninguno de los sitios se observó regeneración. Del mismo modo, de *Coffea arabica* no se encontraron adultos en los cafetales, sólo se obtuvieron 2 juveniles en cafetal IX y 8 juveniles más 5 plántulas en el cafetal LM. En cuanto a la regeneración de las especies que se dejaron como sombra en los cafetales, se encontró que en cafetal IX *Brosimum alicastrum* presentó buena regeneración con 3 juveniles y 102 plántulas. Similar a lo que ocurrió con *Cupania dentata* con 7 juveniles y 14 plántulas. En cambio, *Persea americana* sólo presentó un individuo en estado juvenil, por lo que se puede decir que tiene una baja regeneración. En el cafetal LM, *Brosimum alicastrum* presentó buena regeneración con seis juveniles y 31 plántulas. Similar a *Dyospiros nigra* con 4 juveniles y 20 plántulas. En contraste las especies *Ficus colubrinae* y *Persea americana*, también usadas para sombra, no registraron juveniles ni plántulas.

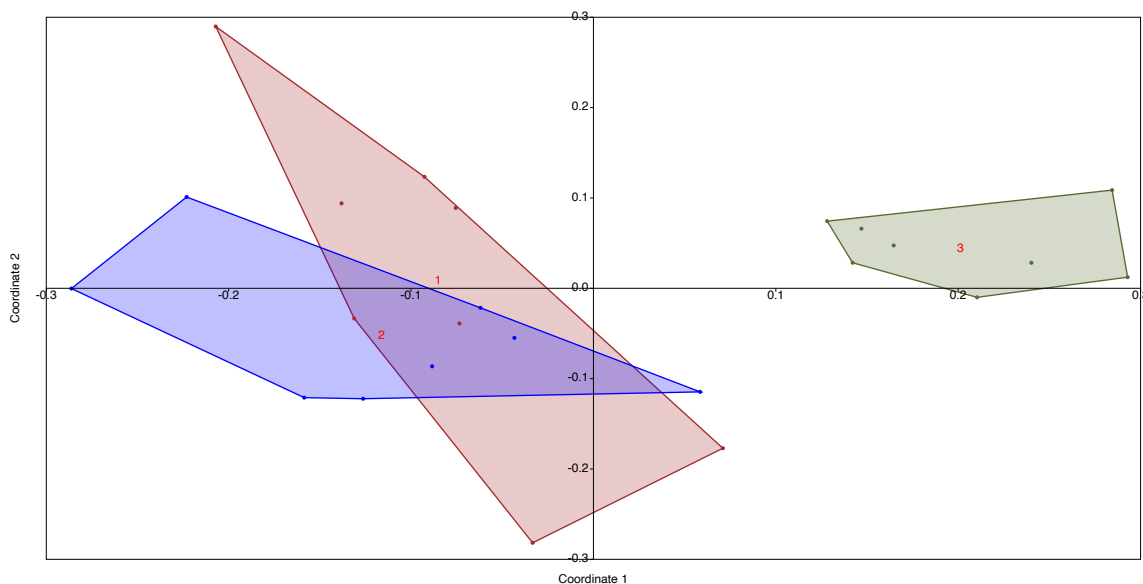


Figura 4. Recambio de especies entre sitios estimados con NMDS. En la Figura 1 de color rojo corresponde a la selva alta perennifolia, la Figura 2 de color azul corresponde al cafetal de Ixtacapan (se puede observar como parte de las figuras se traslapan) y Figura 3 de color gris que corresponde al cafetal La Monetaria.

Discusión

Riqueza y composición florística. La cercanía entre el cafetal IX y el fragmento de SAP, facilitaron la dispersión de propágulos, ya que fueron los sitios con más especies compartidas y con el mayor número de especies en total, lo cual justifica la presencia de *Mangifera indica* en un fragmento de selva con un avanzado estado de sucesión. La distancia entre un cultivo abandonado y un fragmento de vegetación afecta la dinámica de la regeneración; la cercanía favorece el flujo de propágulos, mientras que a mayor distancia la dispersión se ve limitada por factores como el viento y la baja densidad de animales dispersores, disminuyendo la tasa de colonización. En la zona de estudio los potreros pueden actuar como barreras reduciendo aún más el flujo. El cafetal LM, a pesar de tener cinco años más de abandono muestra un menor número de especies, la menor diversidad puede deberse a una combinación de factores relacionados con la dispersión de semillas, el tamaño del hábitat y el nivel de aislamiento, lo cual limitan la colo-

nización de nuevas especies y aumentan la vulnerabilidad a las extinciones locales. Se ha reportado que la riqueza florística de los bosques secundarios es independiente de la edad (Romero-Romero *et al.* 2000), aun cuando otros autores indican que la riqueza aumenta con la edad de sucesión en sitios abandonados (Marcano-Vega *et al.* 2002, Quintero-Nazario 2007, López-Jiménez *et al.* 2019). La menor riqueza en el cafetal LM puede ser influenciado por la perturbación a que está expuesto ya que no está cercado y entra gente ocasionalmente para colectar leña o cortar ramas. Estas actividades dentro del fragmento afectan el proceso de regeneración natural, la colecta de leña facilita el corte selectivo de árboles, lo cual afecta la disponibilidad de alimento y refugio para fauna y la caza reduce las poblaciones de animales que pueden actuar como dispersoras de semillas. No obstante, en los tres estratos de vegetación se registró la presencia de especies de la región y el menor número de especies cultivadas con respecto a los otros dos sitios, lo cual indica que la vegetación nativa si está en regeneración (Sánchez-Pérez *et al.* 2011, Vázquez-Negrín *et al.* 2011, Durán-Fernández *et al.* 2018).

Confirmando lo anterior, la mayor similitud en el índice de diversidad en el estrato arbóreo se registró entre el cafetal IX y la SAP, cuyos valores son parecidos a reportes en selvas de Campeche (Gutiérrez-Báez *et al.* 2017), Tabasco (Sánchez-Pérez *et al.* 2011, Vázquez-Negrín *et al.* 2011) y Veracruz (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003, García-Mayoral *et al.* 2015). Así mismo, algunas de las especies dominantes en los tres sitios (cafetales y SAP), como *Bursera simaruba* y *Pleuranthodendron lindenii*, también se han reportado como dominantes en otras selvas de México (Godínez-Ibarra & López-Mata 2002, García-Licon *et al.* 2014). Otras especies dominantes en la SAP y en el cafetal IX, como *Brosimum alicastrum* y *Dendropanax arboreus*, también fueron dominantes en SAP de Chiapas y Los Tuxtlas (Arroyo-Rodríguez & Mandujano 2006, López-Pérez *et al.* 2014). Lo anterior muestra cómo el abandono de los cultivos de café de sombra permite la recuperación de la estructura y composición de especies nativas a diferencia de lo que ocurre en potreros abandonados donde la recuperación es más lenta (López-Jiménez *et al.* 2019). En los cafetales la regeneración se favorece por las condiciones del suelo (mayor contenido de materia orgánica), el microclima (facilita el establecimiento de plántulas) y la presencia de un banco de semillas. Mientras que los potreros presentan condiciones ambientales más adversas debido a la degradación y compactación del suelo, así como la presencia de especies invasoras. Los cafetales presentan una mezcla de especies de sucesión avanzada con especies de vegetación secundaria, entre ellas maderables o frutales, lo cual indica que los agricultores protegen especies que tienen alguna utilidad o que le generan ingresos a mediano plazo (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003, García-Mayoral *et al.* 2015, Moreno-Guerrero *et al.* 2020). De acuerdo con esto, aún hay especies como *Citrus aurantiaca*, *Citrus sinensis*, *Coffea arabica* en ambos cafetales y *Mangifera indica* sólo en el cafetal IX, propias del manejo de cafetales con sombra (Soto-Pinto *et al.* 2001, Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003); aunque ninguna de estas especies presenta un comportamiento invasor. Los ecosistemas híbridos son sistemas que ha sido modificados por la actividad humana, pero que aún conservan elementos de su estado original, la presencia conjunta de especies primarias, secundarias y exóticas (Hobbs *et al.* 2009). En los sitios estudiados se reporta una mezcla de características sucesionales y antrópicas, propias de ecosistemas híbridos.

Tabla 1. Fuente de variación para las variables estructurales a partir de un análisis con modelos lineales generalizados (MLG) con diseño de ANOVA jerárquica para una comparativa entre sitios. * $P < 0.01$ ** $P < 0.001$. Para la selva alta perennifolia (SAP) y los cafetales abandonados se da el promedio + el error estándar. Las letras minúsculas diferentes indican contraste entre los valores promedio. El área basal y la altura únicamente se midieron para árboles.

<i>F</i> Sitio [transecto]	<i>F</i> Sitio	<i>r</i> ²	Variable	SAP	Cafetal de Ixtacapan	Cafetal de La Monetaria
0.72	5.69**	0.14	Densidad árboles	1.5± 0.13 a	1.4± 0.13 a	2.1± 0.15 b
0.73	0.16	0.17	Densidad arbustos	1.4± 0.09	1.4± 0.10	1.2± 0.11
3.09*	7.74 **	0.33	Densidad plántulas	4.9± 1.03 c	2.9± 0.90 b	2.1± 0.88 a
1.58	0.19	0.10	Área basal (m ²)	0.049± 0.008	0.063± 0.008	0.043± 0.007
0.23	9.87 **	0.12	Altura (m)	12.44± 0.72 a	16.29± 0.73 b	13.26± 0.69 a

En particular, las especies de árboles tradicionalmente utilizadas para sombra del cultivo de café en los sitios estudiados como *Ficus* spp., *Persea americana*, *Inga vera* y otras, actualmente no predominan en ninguno de los cafetales, a diferencia de especies que se establecieron después del abandono como *Castilla elastica*, *Ocotea* sp. y *Pleuranthodendron lindenii*. Con esto, podríamos sugerir que estos bosques secundarios facilitan la regeneración natural de muchas especies de sucesión tardía contribuyendo a la estructura y distribución de biomasa (Román-Dañobeytia *et al.* 2014) además del resguardo de especies en riesgo.

Estructura de la vegetación. La densidad de árboles registrada en el fragmento SAP es alta con respecto a otros estudios en selva alta perennifolia en Tabasco (Martínez-Sánchez 2016) y selva mediana subperennifolia en Veracruz (García-Mayoral *et al.* 2015) e Hidalgo (Granados-Victorino *et al.* 2017). Además, en los cafetales la densidad de árboles es mayor que en otros cultivos de café y selva mediana subperennifolia en sucesión intermedia derivada de plantaciones de café y plátano en el estado de Hidalgo (García-Mayoral *et al.* 2015). En este estudio, la mayor densidad de árboles en el cafetal LM, comparando con el fragmento SAP, posiblemente se deba a que su estado sucesional sea menos avanzado. Se ha reportado que los atributos estructurales aumentan con la edad sucesional, pero la densidad de árboles alcanza su máximo en edades tempranas y después disminuye, en este caso la SAP presenta la menor densidad al compararlo con los cafetales abandonados (Granados-Victorino *et al.* 2017, López-Jiménez *et al.* 2019).

En los cafetales especies con mayor aporte de área basal como *Berrya cubensis*, *Brosimum alicastrum*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Cymbopetalum baillonii*, *Castilla elastica*, *Tapirira mexicana* y *Pimenta dioica* L.Merr., son especies propias de las selvas (Sánchez-Pérez *et al.* 2011, Vázquez-Negrín *et al.* 2011, Durán-Fernández *et al.* 2018). Cabe indicar que hay especies secundarias o exóticas que destacan por su contribución de área basal (*Bursera simaruba*

Tabla 2. Porcentaje de regeneración de las especies más importantes de acuerdo con el IVI. Los valores > 50 significan buena regeneración, los < 50 significan pobre regeneración, 0 significa que no hay regeneración (Malik & Bhatt 2016). Las líneas punteadas indican que no aparece la especie en el sitio. Los porcentajes se obtuvieron al relacionar el total de individuos en los 3 estratos con los individuos registrados como arbusto y/o plántula. Ixtacapan (Cafetal IX), Monetaria (Cafetal LM) y SAP (selva alta perennifolia).

Porcentaje de regeneración por sitio (juveniles y plántulas)			
Especies	Ixtacapan	Monetaria	SAP
<i>Berrya cubensis</i>	0	81.81	0
<i>Brosimum alicastrum</i>	94.59	94.87	97.21
<i>Bursera simaruba</i>	86.84	75.00	92.30
<i>Castilla elastica</i>	63.15	33.33	55.55
<i>Cedrela odorata</i>	0	-----	0
<i>Ceiba pentandra</i>	-----	-----	0
<i>Citrus reticulata</i>	12.5	0	0
<i>Citrus sinensis</i>	0	0	0
<i>Cupania dentata</i>	77.77	-----	71.42
<i>Dendropanax arboreus</i>	27.27	0	38.46
<i>Ficus colubrinae</i>	-----	0	-----
<i>Licaria capitata</i>	66.66	-----	76.00
<i>Mangifera indica</i>	40.00	-----	30.76
<i>Ocotea</i> sp.	83.33	75.00	94.44
<i>Persea americana</i>	33.33	0	16.66
<i>Piper amalago</i>	96.55	23.07	86.66
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	55.00	63.06	39.39
<i>Tapirira mexicana</i>	-----	87.32	37.05

y *Mangifera indica*), lo cual se explica debido a su uso como sombra cuando eran cafetales activos o frutales sembrados alrededor del mismo (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003, Niembro-Rocas *et al.* 2010). La altura promedio de los árboles en los cafetales es mayor comparado con el fragmento SAP semejante a lo que reportan García-Mayoral *et al.* (2015) al comparar altura en cafetales y selva mediana subperennifolia. Lo anterior refleja la tendencia de los cafecultores a conservar especies multipropósitos como *Bursera simaruba* (cerca viva), *Cedrela odorata* (maderable), *Cupania dentata* DC (de sombra y para construcción), *Mangifera indica* y *Persea americana* (comestibles) (Pennington & Sarukhán 2005, Baruch & Nozawa 2014). Es importante mencionar que además de la selección de especies por manejo, existen otros factores que influyen el crecimiento y desarrollo de los árboles, por ejemplo, factores ambientales, interacciones bióticas y disturbios naturales.

Las especies con más de 20 m de altura en los cafetales como son *Aphananthe monoica*, *Bursera simaruba*, *Castilla elastica*, *Cedrela odorata*, *Dendropanax arboreus* y *Ficus colubrinae*; así como las registradas en el fragmento de SAP (*Brosimum alicastrum*, *Ceiba pentandra* L. Gaertn y *Sapindus saponaria* L.) han sido reportadas como especies emergentes del dosel en selvas de México (Godínez-Ibarra & López-Mata 2002, Granados-Victorino *et al.* 2017, Durán-Fernández *et al.* 2018). Lo anterior muestra cierta similitud estructural con las selvas maduras después del abandono por más de 25 años que ha favorecido la regeneración de especies nativas.

Recambio de especies entre ambientes. La composición florística del cafetal IX y del fragmento SAP fueron similares, lo cual puede atribuirse a su cercanía (Romero-Romero *et al.* 2000, Martínez-Ramos & García-Orth 2007, Chazdon & Guariguata 2016). En cambio, el cafetal LM se ubica a tres kilómetros del fragmento SAP y el cafetal IX, condición que limita el recambio de especies (Soininen *et al.* 2007). Además, este cafetal está más expuesto al disturbio porque no tiene delimitación física, por lo que se infiere puede haber extracción selectiva, además de pisoteo esporádico de transeúntes y rumiantes, lo cual se considera una limitante para la regeneración (Chala-Arias & Rodríguez-Sosa 2016). Además, al estar aislado (solo una parte colinda con otro un cafetal abandonado de menor tamaño) el flujo de semillas de especies nativas es menor y la posible llegada de especies exóticas del potrero se incrementa.

Regeneración de especies. Varias de las especies con valores altos de IVI, están representadas en los tres estratos, y el 50 % de las especies registradas características de SAP presentan regeneración natural (Malik & Bhatt 2016). Por ejemplo, *Pleuranthodendron lindenbergii*, especie secundaria tardía, tiene buena regeneración en los tres sitios (Gómez-Pompa 1966, Godínez-Ibarra & López-Mata 2002). *Bursera simaruba*, la cual se encuentra en todos los estados sucesionales, presenta buena regeneración lo cual puede ser debido a que es muy usada en la región (Pennington & Sarukhán 2005, Dzib-Castillo *et al.* 2014, Ochoa-Franco *et al.* 2019). *Castilla elastica* tiene similar respuesta al ser una especie que se utiliza tradicionalmente desde hace tiempo (Pennington & Sarukhán 2005, Meli *et al.* 2015, Montero-Hernández *et al.* 2023). Asimismo, especies umbrófilas y de estados sucesionales más avanzados o exclusivas de selva como *Brosimum alicastrum* y *Tapirira mexicana*, tuvieron valores altos de IVI, lo cual es relevante porque podría indicarnos que los sitios estudiados ya están albergando especies con requerimientos específicos (López-Toledo & Pérez-Hernández 2000, Martínez & Galindo-Leal 2002, Sánchez-Pérez *et al.* 2011, García-Licona *et al.* 2014). La regeneración de estas especies nativas es fundamental para la conservación de la biodiversidad, además de generar efectos positivos relacionados con la recuperación de la estructura, función de los ecosistemas y la resiliencia a perturbaciones o enfermedades, ya que estas especies están mejor adaptadas a las condiciones locales.

Una especie que aparece tanto en la NOM-059-SEMARNAT-2010 como en la IUCN es *Cedrela odorata*, misma que no presenta regeneración en los sitios donde se registró. Al respecto, cabe mencionar que dicha especie requiere manejo específico para su desarrollo y sus plántulas son atacadas por un barrenador por lo que esta situación pudo haber interferido en su regeneración (Villavicencio-Enríquez & Valdez-Hernández 2003, Ramírez-García *et al.* 2008, Moreno-Guerrero *et al.* 2020). La especie exótica *Mangifera indica* presente por el manejo del cafetal con sombra, registró una baja regeneración (menor al 50 %) aunque por efecto de colindancia ya está presente en el fragmento de SAP, sus altos valores de IVI se dan por ser árboles viejos y por lo mismo con un diámetro grande. Lo mismo sucedió con *Coffea arabica*, la cercanía del cafetal IX con el fragmento incidió en su presencia en la SAP, pero presentando

una regeneración pobre o nula. Las especies de cítricos presentes en los cafetales abandonados, sólo presentan regeneración pobre en uno de los cafetales (menor al 20 %). *Syzygium jambos*, especie que se ha reportado como invasora en otros cafetales abandonados (Marcano-Vega *et al.* 2002, Baruch & Nozawa 2014), también presenta una regeneración pobre, por lo que no presenta un riesgo para el establecimiento de las especies silvestres de los sitios estudiados. En general, en los tres sitios, la tercera parte de las especies nativas registradas presentan buena regeneración, el resto una regeneración pobre o nula, consecuencia de perturbaciones antropogénicas (Malik & Bhatt 2016). Entre las ventajas que favorecen la alta regeneración de especies nativas en los cafetales abandonados y en el fragmento de SAP se puede mencionar la variedad de microhábitats que favorecen el establecimiento de nuevos reclutas, el banco de semillas con especies nativas que faciliten su colonización, y la capacidad de adaptación al clima y suelo. Además, interactúan con otras especies del ecosistema desarrollando relaciones simbióticas, mutualistas o de competencia que les permite aprovechar los recursos disponibles de manera más eficiente. Aún con este panorama, la conservación de bosques secundarios dentro de una matriz de paisaje dominada por la ganadería y agricultura, permite la germinación y establecimiento de especies de sucesión media a tardía, lo cual de acuerdo a los resultados de este y otros trabajos se puede llevar a cabo en bosques secundarios de más de 15 años de abandono (Román-Dañobeytia *et al.* 2014, López-Jiménez *et al.* 2019).

Después de más de 25 años de abandono, se pudo constatar que estos sitios tienen especies de sucesión media a tardía con estructura y composición similares a las selvas maduras. Aunque hay especies exóticas por el efecto de la antropización, estas no tienen un efecto invasor sobre la vegetación nativa. Por lo que esta mezcla de especies en los sitios estudiados son una muestra de la dinámica de los ecosistemas actuales, los cuales se encuentran en regeneración en diferentes etapas con la huella antropogénica visible. Estos cafetales abandonados constituyen fragmentos de vegetación que funcionan como refugio para la fauna (principalmente aves) y reservorios de germoplasma para las áreas vecinas con algún impacto antrópico. Se ha hecho común que algunos dueños de estos cafetales abandonados decidan aprovechar la madera y rentar el terreno para pastoreo. Es urgente hacer conciencia y detener esta práctica, los resultados de este estudio son una prueba de que son fuente de germoplasma y que su conservación es una estrategia para la protección de la biodiversidad y la restauración de ecosistemas degradados en la región.

Agradecimientos

Agradecemos al instituto de Investigaciones Forestales por el apoyo académico para realizar la maestría de la primera autora. A los guías de campo N. Aquino Basurto y A. Escobedo Mujica por su valioso apoyo, a S. Armenta Montero por la elaboración del mapa y a L. H. Bojórquez Galván por la determinación de algunos ejemplares botánicos. Los autores agradecen a los revisores y a los editores por sus comentarios y opiniones.

Literatura citada

- Ambe BA, Onnoghen UN. 2019. Ecosystem services of the tropical rain forest environment: Lessons from the Cross River National Park, Nigeria. *Journal of Geoscience and Environment Protection* 7: 1-10. DOI: <https://doi.org/10.4236/gep.2019.711001>
- Anta-Fonseca S. 2006. El café de sombra: un ejemplo de pago de servicios ambientales para proteger la biodiversidad. *Gaceta Ecológica* 80: 19-31.
- APG IV [Angiosperm Phylogeny Group]. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S. 2006. The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, México. *Biodiversity and Conservation* 15: 4159-4179. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-005-3374-8>
- Baruch Z, Nozawa S. 2014. Abandoned coffee plantations: Biodiversity conservation or path for non-native species? Case study in a Neotropical montane forest. *Interciencia* 39: 554-561.

- Blackman A, Albers H, Ávalos-Sartorio B, Crooks L. 2005. Deforestation and shade coffee in Oaxaca, México: Key Research Findings.
- Boyle BL. 1996. *Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forests*. PhD Thesis. University of Washington.
- Carvajal-Hernández CI, Vázquez-Torres M, Krömer T. 2014. Riqueza y composición florística de pteridobiontes en bosque mesófilo de montaña y ambientes asociados en el centro de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 491-501. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.41292>
- Chala-Arias K, Rodríguez-Sosa J. 2016. Acciones para el control de la perturbación y recuperación del bosque de galería del río Cauto en los sectores Cauto y El 21. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* **4**: 72-82. <https://cfores.upr.edu.cu/index.php/cfores/article/view/144>
- Chao A, Ma KH, Hsieh TC. 2016. *iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide*. National Tsing Hua.
- Chazdon RL, Guariguata MR. 2016. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica* **48**: 716-730. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12381>
- Durán-Fernández A, Aguirre-Rivera JR, Levy-Tacher SI, De-Nova JA. 2018. Estructura de la selva alta perennifolia de Nahá, Chiapas, México. *Botanical Sciences* **96**: 218-245. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1919>
- Dzib-Castillo B, Chantásig-Vaca C, González-Valdivia NA. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: 167-178. DOI: <https://doi.org/10.7550/rmb.38706>
- Evangelista-Oliva V, López-Blanco J, Caballero-Nieto J, Martínez-Alfaro MA. 2010. Patrones espaciales de cambio de cobertura y uso de suelo en el área cafetalera de la sierra norte de Puebla. *Investigaciones Geográficas* **72**: 23-38.
- García-Burgos J, Gallina S, González-Romero A. 2014. Relación entre la riqueza de mamíferos medianos en cafetales y la heterogeneidad espacial en el centro de Veracruz. *Acta Zoológica Mexicana* **30**: 337-356.
- García-Licon JB, Esparza-Olguín LG, Martínez-Romero E. 2014. Estructura y composición de la vegetación leñosa de selvas en diferentes estadios sucesionales en el Ejido El Carmen II, Calakmul, México. *Polibotánica* **38**: 1-26.
- García-Mayoral LE, Valdez-Hernández JI, Luna-Cavazos M, López-Morgado R. 2015. Estructura y diversidad arbórea en sistemas agroforestales de café en la Sierra de Atoyac, Veracruz. *Madera y Bosques* **21**: 69-82. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2015.213457>
- Gentry HA. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, eds, *Seasonally dry Tropical Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. pp.146-194. ISBN: 9780511753398
- GEV [Gobierno del estado de Veracruz] 2018. *Colipa*, Cuadernillo Municipales. SEFIPLAN. Xalapa, Veracruz, México. <http://ceieg.veracruz.gob.mx/wp-content/uploads/sites/21/2018/05/Colipa.pdf> (Acceso 14 de octubre de 2024).
- Godínez-Ibarra O, López-Mata L. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* **73**: 283-314.
- Gómez-Pompa A. 1966. *Estudios botánicos de la región de Misantra*, Veracruz. México: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, AC.
- Gómez-Pompa A. 1978. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz*. México: Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, AC.- Compañía Editorial Continental. ISBN: 9682600103
- Granados-Victorino RL, Sánchez-González A, Martínez-Cabrera D, Octavio-Aguilar P. 2017. Estructura y composición arbórea de tres estadios sucesionales de selva mediana subperennifolia del municipio de Huautla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **88**: 122-135. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.024>
- Gutiérrez-Báez C, Folan WJ, Folan L, Gallegos S, Zamora-Crescencio P. 2017. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia de Imí, Campeche, México. *Foresta Veracruzana* **19**: 1-8.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* **4**: 9 pp.

- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 599-605. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2017. Carta del uso de suelo y vegetación. Serie VI. México. Comunicado de Prensa núm. 535/17. https://www.inegi.org.mx/contenidos/saladeprensa/boletines/2017/especiales/especiales2017_12_01.pdf (Accessed October 14, 2024).
- IPNI [International Plant Names Index]. 2023. Royal Botanical Gardens Kew-Harvard University Herbaria-The Australian National Herbarium. Kew, UK. <http://www.ipni.org> (Accessed October 14, 2024).
- IUCN. 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2021-2. <https://www.iucnredlist.org> (Accessed October 14, 2024).
- López-Jiménez LN, Durán-García R, Dupuy-Rada JM. 2019. Recuperación de la estructura, diversidad y composición de una selva mediana subperennifolia en Yucatán, México. *Madera y Bosques* **25**: 1-17. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2019.2511587>
- López-Pérez D, Castillo-Acosta O, Zavala-Cruz J, Hernández-Trejo H. 2014. Estructura y composición florística de la vegetación secundaria en tres regiones de la sierra norte de Chiapas, México. *Polibotánica* **37**: 1-23.
- López-Toledo L, Pérez-Hernández B. 2000. Fuentes de propágulos en la regeneración natural de selvas húmedas tropicales. *Mesoamericana* **5**: 30-32.
- Lot A, Chiang F. 1986. *Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Biología. México. https://issuu.com/jpinto2/docs/1986_lot-chiang_manualherbario_cnfm (Acceso 14 de octubre de 2024).
- Malik ZA, Bhatt AB. 2016. Regeneration status of tree species and survival of their seedling in Kedarnath Wildlife Sanctuary and its adjoining areas in Western Himalaya, India. *Tropical Ecology* **57**: 677-690.
- Mallén-Rivera C, Esparza-Pérez X. 2006. Diagnóstico ambiental y forestal del estado de Veracruz. In: Vite-Garín TM, Mallén-Rivera C, eds. Documento del componente: evaluación del manejo forestal adaptado al trópico de México. Primera reunión del comité directivo del proyecto PD 351/05 Rev.1 (F). México. https://www.ito.int/files/itto_project_db_input/2576/technical/DIAGNOSTICO%20AMBIENTAL%20Y%20FORESTAL%20DEL%20ESTADO%20DE%20VERACRUZ.pdf?v=1709401125 (Acceso 14 de octubre de 2024).
- Marcano-Vega H, Michel Aide T, Báez D. 2002. Forest regeneration in abandoned coffee plantations and pastures in the Cordillera Central of Puerto Rico. *Plant Ecology* **161**: 75-87. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020365507324>
- Martínez-Ramos M, García-Orth X. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. Boletín de la *Sociedad Botánica de México* **80**: 69-84. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1758>
- Martínez-Sánchez JL. 2016. Comparación de la diversidad estructural de una selva alta perennifolia y una mediana subperennifolia en Tabasco, México. *Madera y Bosques* **22**: 29-40. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2016.2221322>
- Martínez E, Galindo-Leal C. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **71**: 7-32. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1660>
- Meli P, Rey Benayas JM, Martínez Ramos M, Carabias J. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedling in tropical riparian pastures. *New Forest* **46**: 507-525. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9479-3>
- Montero-Hernández DB, Vargas-Simón G, Núñez-Piedra ML, 2023. Distribución ecogeográfica y áreas de ocupación de *Castilla elastica* Cerv. En México. *Botanical Sciences* **101**: 76-89. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.3081>
- Moreno CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza, España: Manuales y Tesis SEA. ISBN: 84-922495-2-8.
- Moreno-Guerrero V, Ortega-Baranda V, Sánchez-Bernal EI, Nieto-Castañeda IG. 2020. Descripción del estrato arbóreo en combinación con café rustico en una selva mediana subperennifolia, Jocotepec, Oaxaca. *Terra Latinoamericana* número especial **38**: 413-423. DOI: <https://doi.org/10.28940/terra.v38i2.626>
- Mostacedo B, Fredericksen TS. 2000. *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal*. Santa Cruz, Bolivia: Proyecto de Manejo Forestal sostenible (BOLFOR). <http://www.bio-nica.info/Biblioteca/mostacedo2000ecologiavegetal.pdf> (Acceso 14 de octubre de 2024)

- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, USA: Wiley & Sons. ISBN: 1-930665-73-3.
- Nava-Tablada ME. 2012. Migración internacional y cafecultura en Veracruz, México. *Migraciones Internacionales* 6: 140-173. DOI: <https://doi.org/10.17428/rmi.v6i22.742>
- Niembro-Rocas A, Vázquez-Torres M, Sánchez-Sánchez O. 2010. *Árboles de Veracruz, 100 especies para la reforestación estratégica*. Xalapa, Veracruz: Gobierno del estado de Veracruz. Comisión del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave para la conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución, Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales. ISBN: 978-607-33-0000-1
- Norden N. 2014. Del porqué la regeneración natural es tan importante para la coexistencia de especies en los bosques tropicales. *Colombia Forestal* 17: 247-261. DOI: <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2014.2.a08>
- Ochoa-Franco A del P, Valdez-Lazalde JR, de los Santos-Posadas HM, Hernández-Stefanoni JL, Valdez-Hernández JJ, Ángeles-Pérez G. 2019. La densidad, riqueza y composición arbóreas definen parches detectados remotamente en una selva subperennifolia. *Revista de Biología Tropical* 67: 692-707. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.34422>
- Pennington T, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México, manual para la identificación de las especies*. México: Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. ISBN. 968-16-7855-9.
- Perfecto I, Armbrecht I, Philpott SM, Soto-Pinto L, Dietsch TV. 2007. Shaded coffee and the stability of rainforest margins in northern Latin America. In: Tschardt T, Leuschner C, Zeller M, Guhardja E, Bidin A, eds. *Stability of Tropical Rainforest Margins, Linking Ecological, Economic and Social Constraints of Land Use and Conservation*. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 227-263. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-540-30290-2_12
- Purata SE. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology* 2: 257-276. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467400000882>
- Quintero-Nazario BA. 2007. *Forest recovery on abandoned farms of the Añasco River Watershed of western Puerto Rico*. MSc Thesis. University of Puerto Rico.
- Ramírez-García C, Vera-Castillo G, Carrillo-Anzures F, Salvador-Magaña O. 2008. El cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) como alternativa de reconversión de terrenos agrícolas en el sur de Tamaulipas. *Agricultura Técnica en México* 34: 243-250.
- Rappole JH, King DI, Vega-Rivera JH. 2003. Coffee and conservation. *Conservation Biology* 17: 334- 336. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01548.x>
- Raymundo D, Prado-Junior J, de Oliveira-Neto NE, Santana LD, do Vale VS, Jacobson TB, Alves Macedo de Oliveira PE, Carvalho FA. 2018. Persistence of *Coffea arabica* and its relationship whit the structure, species diversity and composition of a secondary forest in Brazil. *Plos One* 13: e0194032. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194032>
- Román-Dañobeytia FJ, Levy-Tacher SI, Macario-Mendoza P, Zúñiga-Morales J. 2014. Redefining secondary forests in the Mexican Forest Code: Implications for Management, Restoration, and Conservation. *Forests* 5: 978-991. DOI: <https://doi.org/10.3390/f5050978>
- Román-Miranda ML, Mora-Santacruz A, González-Cueva GA. 2016. Sistemas agroforestales con especies de importancia maderable y no maderable, en el trópico seco de México. *Avances en Investigación Agropecuaria* 20: 52-72.
- Romero-Romero MA, Castillo S, Meave J, van der Wal H. 2000. Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de montaña de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 89-106. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.1627>
- Rudel TK, Pérez-Lugo M, Zichal H. 2000. When Fields Revert to Forest: Development and Spontaneous Reforestation in Post-War Puerto Rico. *The Professional Geographer* 52: 386-397. DOI: <https://doi.org/10.1111/0033-0124.00233>
- Sánchez O, Islebe G, Valdez-Hernández M. 2007. Flora arbórea y caracterización de gremios ecológicos en distintos estados sucesionales de la selva mediana de Quintana Roo. *Foresta Veracruzana* 9: 17- 26.

- Sánchez-Pérez BR, Castillo-Acosta O, Cámara-Cabrales L del C. 2011. Regeneración natural de la selva alta perennifolia en el parque estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México. *Polibotánica* **32**: 63- 88.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 2da sección, 30 de diciembre de 2010.
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* **30**: 3-12. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04817.x>
- Soto-Pinto L, Romero-Alvarado Y, Caballero-Nieto J, Segura-Warnholtz G. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee plantations in Northern Chiapas, Mexico. *Biología Tropical* **49**: 977-87.
- Sudrajat S, Dwiputro M. 2019. A comparative study of tree community structure and natural regeneration status in Bontang urban forest and conservation forest of the LNG Industrial Plant Area, East Kalimantan, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity* **20**: 2841-2847. DOI: <https://doi.org/10.13057/biodiv/d201009>
- Tejeda-Cruz C, Gordon CE. 2008. Aves. In: Manson RH, Hernández-Ortíz V, Gallina S, Mehlreter K, eds. *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad, Manejo y Conservación*. México: Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, Instituto de Ecología AC. pp.149-160. ISBN: 970-709-112-6
- Thiers B. 2022. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. New York, USA. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed October 14, 2024)
- Vázquez-Negrín I, Castillo-Acosta O, Valdez-Hernández JI, Zavala-Cruz J, Martínez-Sánchez JL. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica* **32**: 41-61.
- Villavicencio-Enríquez L, Valdez-Hernández JI. 2003. Análisis de la estructura arbórea del sistema agroforestal rusticano de café en San Miguel, Veracruz, México. *Agrociencia* **37**: 413-423.

Editor de sección: Numa Pavón

Contribuciones por autor: AMAZ, trabajo de campo, bases de datos, Identificación de especies, elaboración primera versión; CICH, estadística, identificación de especies, edición del artículo; AJM, estadística, edición del artículo; RAPP, edición del artículo; CAA, bases de datos, edición del artículo. Todos los autores revisión final del manuscrito.

Entidades financiadoras: Instituto de Investigaciones Forestales, apoyo para el trabajo de campo.

Conflictos de interés: Los autores declaran que no existe ningún conflicto de intereses, económicos o personales, en la información, presentación de datos y resultados de este artículo.

Regeneración natural de selva alta en cafetales abandonados

Apéndice 1. Familias y especies registradas en los tres sitios de estudio: 1) fragmento de selva alta perennifolia / SAP, 2) cafetal de Ixtacapan / Cafetal IX y 3) cafetal de La Monetaria / Cafetal LM. Las especies están clasificadas como Nativas (N), Cultivadas (C) y Exóticas (E).

Familia	N. científico	N. común	sitio			Clasif.		
			1	2	3	N	C	E
Amaranthaceae								
	<i>Iresine arbuscula</i> Uline & W.L. Bray	Carne de gallina	x		x	*		
Anacardiaceae								
	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Granadillo, gateado	x			*		
	<i>Mangifera indica</i> L.	Mango	x	x			*	*
	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	Bienvenido	x		x	*		
Annonaceae								
	<i>Annona</i> sp.	Anona		x		*		
	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	Platanillo		x		*		
	<i>Desmopsis trunciflora</i> (Schltdl. & Cham.) G.E. Schatz	Sufricallo	x	x		*		
Apocynaceae								
	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose	Huevo de gato	x	x	x	*		
Araliaceae								
	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decné. & Planch.	Cucharo, temalca-huite	x	x	x	*		
Asparagaceae								
	<i>Yucca gigantea</i> Lem	Izote		x		*		
Asteraceae								
	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	Azomite		x		*		
Bignoniaceae								
	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	Jicarillo	x			*		
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	Roble	x			*		
Burseraceae								
	<i>Bursera simaruba</i> L. (Sarg.)	Chaca	x	x	x	*		
	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Copal	x	x		*		
Cannabaceae								
	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.F. Leroy	Chirisní, chilismín	x	x	x	*		
Caricaceae								
	<i>Carica papaya</i> L.	Papayo	x	x		*	*	
Ebenaceae								
	<i>Diospyros nigra</i> (J.F.Gmel.) Perr. & Perr.	Zapote prieto	x		x	*	*	

Familia	N. científico	N. común	sitio			Clasif.		
			1	2	3	N	C	E
Fabaceae								
	<i>Bauhinia variegata</i> L.	Pata de cabra	x	x		*	*	
	<i>Inga vera</i> Willd.	Chalahuite		x		*	*	
	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Guaje		x		*	*	
	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	Chijol	x	x		*		
	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	Frijolillo	x	x	x	*		
	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Palo de humo		x		*		
Lauraceae								
	<i>Damburneya salicifolia</i> (Kunth) Trofimov & Rohwer	Aguacatillo		x	x	*		
	<i>Licaria capitata</i> (Schltdl. & Cham.) Kosterm	Misanteco	x	x		*		
	<i>Ocotea</i> sp.	Laurel	x	x	x	*		
	<i>Persea americana</i> Mill.	Aguacate	x	x	x	*	*	
	<i>Persea schiedeana</i> Nees	Pagua		x		*		
Malphigiaceae								
	<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	Zapotillo	x	x		*		
Malvaceae								
	<i>Berrya cubensis</i> (Griseb.) M. Gómez	Hojancho	x	x	x	*		
	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Ceiba, pochota	x			*		
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Guázamo	x	x	x	*		
	<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Jonote	x			*		
Meliaceae								
	<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro	x	x		*		
	<i>Swietenia macrophylla</i> King	Caoba		x		*		
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	Rama tinaja	x	x	x	*		
Moraceae								
	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Ojite	x	x	x	*		
	<i>Castilla elastica</i> Sessé ex Cerv.	Hule	x	x	x	*		
	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	Higuera			x	*		
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	Higuera blanca		x		*		
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	Tepetomate	x			*		
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Ramón	x		x	*		

Regeneración natural de selva alta en cafetales abandonados

Familia	N. científico	N. común	sitio			Clasif.		
			1	2	3	N	C	E
Myrtaceae								
	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	Capulín agarroso, capulín zorrillo	x	x	x	*		
	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	Pimiento	x	x	x	*		
	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	Poma rosa	x	x	x		*	*
Piperaceae								
	<i>Piper amalago</i> L.	Cordoncillo	x	x	x	*		
Polygonaceae								
	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	Uvero		x		*		
Primulaceae								
	<i>Ardisia compressa</i> Kunth	Capulín de mayo	x	x	x	*		
Rubiaceae								
	<i>Coffea arabica</i> L.	Café	x	x	x		*	*
Rutaceae								
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Naranja chino	x	x	x		*	*
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Naranja	x	x	x		*	*
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	Ombligo de puerco		x		*		
Salicaceae								
	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	Capulín corona	x	x		*		
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	Maicillo	x	x	x	*		
Sapindaceae								
	<i>Cupania dentata</i> DC	Guacamayo	x	x	x	*		
	<i>Exothea paniculata</i> (Juss.) Radlk.	Frutillo	x	x		*		
	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Chololote	x			*		
Sapotaceae								
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Zapote chico		x		*	*	
Urticaceae								
	<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	Apante, chiguapa			x			