



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

DEPARTAMENTO DE POSGRADOS

The influence of herbivory and light on the early establishment of native seedlings

Trabajo previo a la obtención del título de:

**MAGISTER EN RECURSOS NATURALES RENOVABLES MENCIÓN ECOLOGÍA
Y**

BIODIVERSIDAD

Nombre del autor:

Vanessa Brigeth Moscoso Rodríguez

Nombre del director:

Antonio Crespo Ampudia Ph.D

Cuenca – Ecuador

2026

DEDICATORIA

A mi familia, colegas y amigos, por acompañarme y apoyarme a lo largo de este camino académico.

AGRADECIMIENTOS

Mis sinceros agradecimientos a Antonio Crespo por la oportunidad y el acompañamiento brindado para trabajar conjuntamente en este proyecto de investigación; a mi compañero Alberto Macancela por su apoyo en los análisis estadísticos y trabajo de campo; a Santiago Bonilla por su colaboración en el trabajo de campo; y a mi familia por su constante apoyo en este proceso.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	8
MÉTODOS	10
Área de estudio.....	10
Especies de estudio.....	11
Recolección de datos	12
Diseño experimental.....	12
Análisis estadísticos	13
RESULTADOS.....	14
Datos microclimáticos.....	14
Crecimiento en altura de plántulas	14
Grosor del tallo.....	15
Número de hojas.....	17
Curvas de supervivencia.....	18
Herbivoría.....	22
DISCUSIÓN	24
REFERENCIAS.....	29
ANEXOS	34

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1. Mapa del área de estudio, ubicada en la provincia del Azuay. Los rectángulos amarillos representan cuatro sitios, cada uno de los cuales contiene tres bloques distribuidos en pastizales abandonados.	11
Tabla 1. Valores promedio de temperatura e intensidad de luz para tratamientos con luz y sombra.	14
Figura 2. Comparación del crecimiento en altura (media \pm EE) de plántulas de <i>Oreocallis grandiflora</i> , <i>Clusia flaviflora</i> , <i>Podocarpus sprucei</i> y <i>Berberis sp.</i> sometidas a diferentes tratamientos (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001	15
Figura 3. Grosor del tallo de plántulas (media \pm EE) de <i>Oreocallis grandiflora</i> , <i>Clusia flaviflora</i> , <i>Podocarpus sprucei</i> y <i>Berberis sp.</i> bajo distintos tratamientos experimentales (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001	17
Figura 4. Número de hojas de plántulas (media \pm EE) de <i>Oreocallis grandiflora</i> , <i>Clusia flaviflora</i> , <i>Podocarpus sprucei</i> y <i>Berberis sp.</i> en respuesta a los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001	18
Figura 5. Curvas de supervivencia (Kaplan–Meier) de las especies <i>Oreocallis grandiflora</i> , <i>Clusia flaviflora</i> , <i>Podocarpus sprucei</i> y <i>Berberis sp.</i> durante el periodo experimental.	19
Figura 6. Curvas de supervivencia (Kaplan–Meier) agrupadas por especie y diferenciadas por tratamiento (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra).	20
Tabla 2. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la supervivencia de cada especie (<i>O. grandiflora</i> , <i>C. flaviflora</i> , <i>P. sprucei</i> y <i>Berberis sp.</i>).	21
Tabla 3. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la supervivencia de las plántulas, considerando todas las especies en conjunto	21
Tabla 4. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) para los efectos de los tratamientos sobre la presencia de herbivoría en cada especie. Se utilizó una distribución binomial y test post hoc HSD de Tukey. Los tratamientos fueron T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra.	22
Tabla 5. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección	

ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la herbivoría de las plántulas, considerando todas las especies en conjunto23

Tabla 6. Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con distribución binomial que evalúa la relación entre rasgos foliares (grosor, peso seco y área foliar) y la herbivoría, con sitio como efecto aleatorio.23

Anexo 1. Propiedades físico-químicas del suelo en los cuatro bloques de estudio.....34

Anexo 2. Resumen estadístico de medidas de altura (cm) por especie34

Anexo 3. Resumen estadístico de medidas de grosor del tallo (mm) por especie34

Anexo 4. Resumen estadístico del número de hojas por especie35

RESUMEN

La restauración ecológica de pastizales degradados en los Andes tropicales requiere comprender los factores que influyen en el establecimiento temprano de especies nativas. Este estudio evaluó la influencia de la herbivoría y de la intensidad lumínica sobre la supervivencia y el crecimiento de plántulas de regeneración natural trasplantadas en pastizales abandonados del sur del Ecuador. Además, se analizaron rasgos funcionales foliares asociados a la probabilidad de herbivoría.

Se seleccionaron cuatro especies leñosas nativas: *Podocarpus sprucei*, *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora* y *Berberis sp.* Un total de 192 plántulas fueron establecidas bajo un diseño factorial en bloques que combinó exclusión de herbívoros y sombra artificial. Durante siete meses se registraron variables de crecimiento, supervivencia y herbivoría. Las condiciones microclimáticas fueron monitoreadas mediante sensores HOBO que registraron temperatura e intensidad lumínica durante cinco meses. Los datos se analizaron mediante ANOVA, análisis de supervivencia de Kaplan–Meier, modelos lineales generalizados (GLM) y modelos mixtos (GLMM).

Los resultados indican que la herbivoría tuvo una mayor influencia sobre el desempeño vegetativo de las plántulas que la intensidad lumínica. Los tratamientos con exclusión de herbívoros promovieron mayores valores de altura y grosor del tallo. En contraste, la manipulación de la sombra no generó respuestas consistentes en los rasgos evaluados. La supervivencia varió principalmente entre especies, siendo mayor en *P. sprucei* y *C. flaviflora*. El análisis de rasgos funcionales mostró que el área foliar incrementó significativamente la probabilidad de herbivoría.

En conjunto, los resultados sugieren que los filtros bióticos y la identidad de especie pueden ser más determinantes que el ambiente lumínico en el establecimiento temprano de plántulas en pastizales altoandinos degradados.

Palabras clave: Restauración ecológica, herbivoría, rasgos funcionales, establecimiento de plántulas y pastizales altoandinos

ABSTRACT

Ecological restoration in degraded tropical Andean ecosystems requires understanding the factors that influence early seedling establishment. This study evaluated the effects of herbivory and light availability on the survival and early growth of naturally regenerated seedlings transplanted into abandoned pastures in southern Ecuador. Additionally, we examined the relationship between foliar functional traits and herbivory.

Four native woody species were selected: *Podocarpus sprucei*, *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora*, and *Berberis* sp. A total of 192 seedlings were established using a factorial block design combining herbivore exclusion and artificial shade treatments. Seedling survival, height, stem diameter, and leaf number were monitored for seven months. Microclimatic conditions were recorded using HOBO data loggers measuring temperature and light intensity. Data were analyzed using ANOVA, Kaplan–Meier survival analysis, generalized linear models (GLM), and generalized linear mixed models (GLMM).

Results showed that herbivory had a stronger influence on vegetative performance than light availability. Herbivore exclusion treatments promoted greater seedling height and stem diameter across species. In contrast, artificial shade did not produce consistent effects on growth traits. Survival patterns were primarily species-specific, with *P. sprucei* and *C. flaviflora* showing higher survival probabilities. Functional trait analysis revealed that leaf area significantly increased the probability of herbivory.

Overall, these findings suggest that biotic filters and species identity play a stronger role than light availability in shaping early seedling establishment in degraded High-Andean pastures.

Keywords: Ecological restoration, herbivory, functional traits, seedling establishment and High-Andean grasslands.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Antonio Crespo', with a horizontal line underneath the name.

Director de tesis: Antonio Crespo

The influence of herbivory and light on the early establishment of native seedlings

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad en los trópicos es constantemente afectada por actividades humanas, principalmente por el reemplazo de vegetación nativa por cultivos o pastos (Pendrill et al., 2022). No obstante, estas áreas degradadas son candidatas óptimas para intervenciones de restauración activa, ya que su recuperación puede facilitar procesos ecológicos y mejorar su conectividad, permitiendo recuperar la funcionalidad del paisaje y proteger los servicios ecosistémicos a largo plazo (Christmann et al., 2023; Chazdon et al., 2017; Gann et al., 2019). En este contexto, la restauración ecológica es una práctica clave para la recuperación de funciones ecosistémicas, como el almacenamiento de carbono en la vegetación y el suelo y la conservación de la biodiversidad (Li et al., 2025).

Sin embargo, el alcance y la efectividad de los esfuerzos de restauración ecológica pueden verse limitados por condiciones ambientales adversas (Yang et al., 2024). Por ejemplo, cuando se realiza la siembra de plántulas hay factores como la alta radiación solar que incrementa la temperatura del suelo y lo hace más propenso a la sequía, provocando estrés en las plántulas y limitando su germinación o supervivencia (Fijamo et al., 2023; Guo et al., 2024). Además, la exposición directa a altos niveles de radiación puede generar estrés lumínico en las plántulas, provocando procesos de fotoinhibición que reducen la eficiencia fotosintética y limitan su crecimiento y supervivencia, particularmente durante las etapas tempranas del desarrollo (Zhang et al., 2022). Asimismo, la herbivoría constituye una presión biótica relevante que puede afectar negativamente al crecimiento y supervivencia de las plantas en los sitios de restauración (Fijamo et al., 2023; Xu et al., 2023). Se ha documentado que el efecto de la herbivoría es mayor en pastizales en comparación con áreas menos alteradas (Russell et al., 2010). En este sentido, la protección contra los herbívoros influye positivamente en los procesos de supervivencia y crecimiento, ya que facilita la adaptación de las especies a las condiciones particulares de cada ecosistema (Crespo e Inga, 2020).

En este contexto, el trasplante de plántulas provenientes de la regeneración natural de vegetación nativa representa una alternativa viable para la recuperación de áreas degradadas o abandonadas

(Prieto-Rodao et al., 2023). Esta estrategia presenta un alto potencial de éxito ya que utiliza individuos previamente aclimatados y favorece la conservación de genotipos locales y endémicos (Reis et al., 2021). Diversos estudios han evidenciado una supervivencia favorable de las plántulas tras su establecimiento en el área de interés (Prieto-Rodao et al., 2023; Turchetto et al., 2016). Además, este enfoque reduce las limitaciones asociadas a la baja disponibilidad de plántulas de especies nativas específicas en viveros locales y puede representar una alternativa de bajo costo y menor tiempo, al evitar algunas de las dificultades inherentes a la producción de plántulas a partir de semillas (Calegari et al., 2011).

Del mismo modo, el análisis de rasgos funcionales de las plantas nos permite comprender las respuestas de las especies a condiciones ambientales, y de esta forma, orientar la selección de especies con el potencial funcional deseado (Fu et al., 2023). Los rasgos funcionales relacionan características particulares de la vegetación con las condiciones ambientales y la función ecosistémica de un sitio particular, y pueden ayudarnos con la predicción de los cambios funcionales asociados a la restauración ecológica (Song et al., 2023). Ciertos rasgos anatómicos foliares y propiedades estomáticas pueden variar a lo largo de los procesos de sucesión y estar influenciados por las condiciones de luz y humedad (Wei et al., 2024). Asimismo, el área foliar específica, el grosor de las hojas y otros rasgos pueden verse afectados por la incidencia lumínica y la herbivoría, lo que indica que las condiciones ambientales pueden favorecer o limitar la expresión de determinados rasgos funcionales (Cadena-Zamudio et al., 2024).

En la actualidad, aún existe un conocimiento limitado sobre cómo factores como el estrés lumínico y la herbivoría influyen en el establecimiento y la supervivencia de plántulas de especies nativas en ecosistemas degradados de los Andes ecuatorianos (Mazón et al., 2023). En este sentido, la información disponible sobre la restauración de pastizales abandonados en determinadas zonas es escasa, y aún menos se conoce acerca de la respuesta de técnicas recientes de restauración, como el uso de plántulas regeneradas naturalmente en bosques que posteriormente son trasplantadas a sitios de interés.

Esta investigación tiene como objetivo contribuir a la ciencia y práctica de la restauración de flora nativa en los Andes tropicales. Específicamente, evaluando la influencia de la herbivoría e intensidad lumínica sobre la supervivencia y el crecimiento temprano de plántulas de

regeneración natural trasplantadas en pastizales abandonados. Asimismo, busca determinar los rasgos funcionales asociadas a una mayor supervivencia y crecimiento en este tipo de ecosistemas degradados.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realiza en los Andes del sur del Ecuador, dentro de pastizales abandonados ubicados entre los 2850 y 3000 m de altitud, en la localidad de La Paz, cantón Nabón, en el límite sur de la provincia del Azuay, Ecuador (3°19' S, 79°09' O). Las temperaturas promedio mínimas y máximas oscilan entre 7 °C y 21 °C, respectivamente, mientras que la precipitación media anual varía entre 400 y 600 mm (MAE, 2013).

Originalmente, el área estaba cubierta por matorral húmedo montano (sensu Valencia et al., 1999), cuya composición florística se caracteriza por especies como *Hesperomeles ferruginea* (Rosaceae), *Myrcianthes rhopaloides* (Myrtaceae) y *Myrsine dependens* (Myrsinaceae). Otras especies importantes incluyen *Miconia aspergillaris* (Melastomataceae), *Rhamnus granulosa* (Rhamnaceae), *Maytenus verticillata* (Celastraceae), *Piper barbatum* (Piperaceae), *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae), *Oreopanax andreanus* (Araliaceae), *Myrsine andina* (Myrsinaceae) y *Gynoxys buxifolia* (Asteraceae) (Minga et al., 2021).

Los suelos son predominantemente de textura franco arenosa y arenoso franco. El pH varía entre 4.15 y 5.17, indicando condiciones generalmente ácidas. El contenido de materia orgánica es relativamente alto, con valores entre 16.90 % y 21.20 %. La densidad aparente oscila entre 0.929 y 1.062 g/cm³, típica de suelos porosos con un contenido orgánico considerable.

El fósforo disponible en general es muy bajo: en los bloques 1 y 2 se encuentra por debajo del límite de detección (LD = 0.07 ppm), con valores que fluctúan entre 0.00088 y 0.014 mg/g. Por otro lado, la capacidad de intercambio catiónico (CIC) presenta valores entre 5.63 y 11.26 meq/100 g, lo que probablemente refleja diferencias en el contenido de materia orgánica y en la textura del suelo.

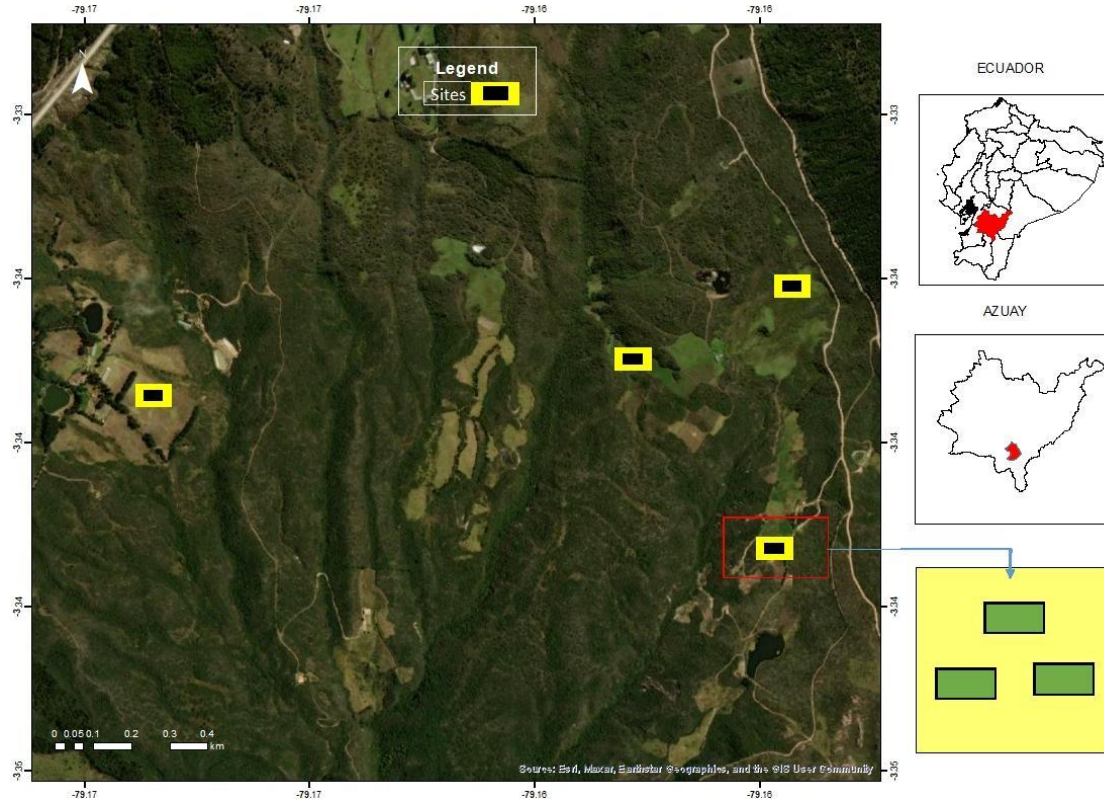


Figura 1. Mapa del área de estudio, ubicada en la provincia del Azuay. Los rectángulos amarillos representan cuatro sitios, cada uno de los cuales contiene tres bloques distribuidos en pastizales abandonados.

Elaboración propia

Especies de estudio

Se seleccionan cuatro especies leñosas nativas entre marzo y agosto de 2024, las cuales se eligen por su recurrencia en el paisaje, particularmente en zonas de bosque y bordes de vegetación: *Podocarpus sprucei* (Podocarpaceae), *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae), *Clusia flaviflora* (Clusiaceae) y *Berberis* sp (Berberidaceae).

De cada especie se extraen plántulas de regeneración natural de 10 cm o menos de altura, evitando en lo posible el daño al sistema radicular. Estas se recolectan en distintos remanentes de vegetación madura y áreas de borde cercanas a las parcelas experimentales. Las plántulas se transportan en fundas plásticas con suelo húmedo hasta el vivero de la Universidad del Azuay y se trasplantan a fundas de polietileno el mismo día de la recolección. Allí permanecen bajo condiciones controladas de protección y riego automático durante cinco meses (de agosto a enero), antes de ser

sembradas en los bloques experimentales. En total, se recolectan 192 plántulas, con 48 individuos por especie.

Recolección de datos

Los datos se registran mensualmente durante siete meses después de la siembra (de enero a agosto de 2025). En cada muestreo se evalúan la supervivencia, la altura, el grosor del tallo y el número de hojas de cada plántula. Durante el último muestreo se recolectan tres hojas por especie y por tratamiento en cada bloque para analizar rasgos funcionales foliares, incluyendo el grosor, el peso fresco, el peso seco y el área foliar. Para medir las variables microclimáticas de temperatura e intensidad de luz se utilizan ocho sensores de la marca HOB0, ubicados a 50 cm del suelo, los cuales registran una lectura cada hora durante cinco meses (de mayo a octubre).

Diseño experimental

El experimento se basó en un diseño factorial en bloques, combinando los factores protección contra herbívoros (con protección, sin protección) y sombra artificial (con sombra, sin sombra) para un total de cuatro tratamientos. Se establecieron cuatro bloques, cada uno ubicado en un sitio distinto y separados entre sí por al menos 500 m. En cada bloque se establecieron tres cuadrantes de aproximadamente 5 m², con una distancia de 5 m entre sí.

En cada cuadrante se sembraron las cuatro especies, cada una bajo los cuatro tratamientos. Es decir, se sembraron 16 plántulas por cuadrante, espaciadas a 0.5 m entre sí y dispuestas de forma aleatoria. De esta manera, cada bloque contuvo 48 plántulas, para un total de 192 en todo el estudio.

Las unidades experimentales, correspondientes a cada plántula individual, consistieron en pequeñas parcelas circulares de 30 cm de diámetro donde se estableció cada combinación especie–tratamiento. Para proteger las plántulas de la herbivoría, se construyó un cilindro de malla metálica (16 mm de apertura) de 30 cm de diámetro y 50 cm de altura asegurado verticalmente con estacas de madera y fijado al suelo con cáncamos y alambre. Para generar sombra artificial, los cilindros fueron cubiertos con malla negra Raschel© (35 % de sombra) colocada verticalmente alrededor de tres cuartas partes del cilindro. Antes de la siembra la cobertura herbácea fue removida manualmente en todos los bloques.

Para verificar que los tratamientos generaron condiciones microclimáticas distintas, se midieron la temperatura del aire (°C) y la intensidad de luz (lux) en cada tratamiento. Para ello, se instalaron ocho sensores de la marca HOBO a 50 cm del suelo, colocando un sensor en cada tratamiento con sombra artificial y sin sombra en cada bloque (dos sensores por bloque). Los sensores registraron mediciones cada hora durante un período de cinco meses. A partir de estos registros se calcularon los valores promedios de temperatura e intensidad de luz para cada tratamiento.

Análisis estadísticos

Se analizaron las variables microclimáticas de temperatura (°C) e intensidad de luz (lux) a partir del promedio de los datos obtenidos durante un periodo de cinco meses. El análisis incluyó tanto el tratamiento sin protección lumínica como el tratamiento con sombra.

Para las variables altura, grosor del tallo y número de hojas, registradas para cada especie, se realizaron análisis de varianza (ANOVA), seguidos de pruebas post hoc de Tukey para comparaciones múltiples por pares. Esto para evaluar el efecto de los tratamientos de protección contra herbívoros y sombra artificial.

Para evaluar las respuestas de supervivencia de las cuatro especies bajo los cuatro tratamientos se utilizó un análisis de supervivencia con el método de Kaplan–Meier. Las curvas de supervivencia se compararon utilizando la prueba de rangos logarítmicos (log-rank test), con el objetivo de detectar diferencias estadísticamente significativas en función de la especie y del tratamiento aplicado durante un período de seis meses

Adicionalmente, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial para evaluar el efecto de los tratamientos sobre la supervivencia y la herbivoría, tanto a nivel de especie como considerando todas las especies en conjunto. La significancia de los efectos se evaluó mediante análisis de varianza de los modelos. Asimismo, se implementó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con distribución binomial para analizar la influencia de los rasgos funcionales sobre la herbivoría, debido a que características foliares como el grosor, el área foliar o el contenido de biomasa pueden influir en la susceptibilidad de las plantas al daño por herbívoros, considerando el sitio como efecto aleatorio.

Todos los análisis estadísticos y la elaboración de los gráficos se realizaron en el entorno estadístico R (RStudio).

RESULTADOS

Datos microclimáticos

El tratamiento expuesto a la luz registró una temperatura promedio ligeramente superior de 13.36 °C y una intensidad lumínica significativamente más alta, alcanzando los 35521.43 lux. En contraste, el tratamiento bajo sombra presentó una temperatura promedio de 13.02 °C y una intensidad de luz considerablemente menor, con 22211.54 lux (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedio de temperatura e intensidad de luz para tratamientos con luz y sombra.

Tratamiento	Temperatura (C°)	Intensidad de luz (lux)
Luz	13.36	35521.43
Sombra	13.02	22211.54

Crecimiento en altura de plántulas

Se observaron diferencias estadísticamente significativas en el crecimiento entre los tratamientos en todas las especies evaluadas.

En *O. grandiflora* ($p < 0.01$), las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) alcanzaron las mayores alturas, superando los 10 cm en promedio, mientras que aquellas establecidas únicamente bajo sombra (T4) presentaron los menores valores de crecimiento. Las plántulas control (T1) y aquellas con solo protección contra herbívoros (T3) no mostraron diferencias significativas entre sí.

En *C. flaviflora* ($p < 0.05$), las plántulas con protección contra herbívoros (T3) presentaron un crecimiento significativamente mayor en comparación con las establecidas únicamente bajo sombra (T4), que registraron las menores alturas. Las plántulas control (T1) y aquellas con protección contra herbívoros y sombra (T2) no mostraron diferencias significativas entre sí.

Para *P. sprucei* ($p < 0.001$), las plántulas control (T1), aquellas con protección contra herbívoros (T3) y las establecidas únicamente bajo sombra (T4) presentaron alturas similares, mientras que

las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) registraron los menores valores de crecimiento.

Finalmente, en *Berberis sp.* ($p < 0.05$), las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) mostraron los mayores valores de crecimiento, mientras que aquellas con solo protección contra herbívoros (T3) presentaron las menores alturas. Las plántulas control (T1) y aquellas establecidas únicamente bajo sombra (T4) no mostraron diferencias significativas entre sí.

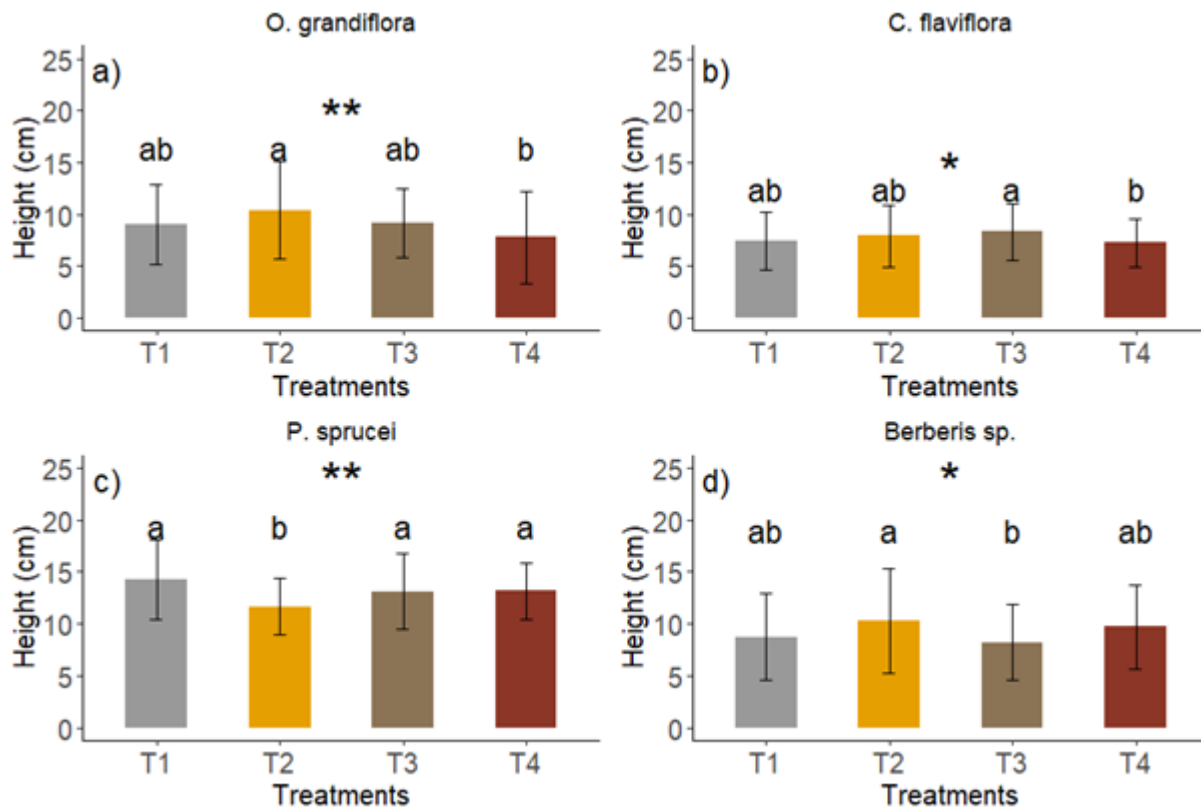


Figura 2. Comparación del crecimiento en altura (media \pm EE) de plántulas de *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora*, *Podocarpus sprucei* y *Berberis sp.* sometidas a diferentes tratamientos (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001 .

Grosor del tallo

Para la variable de grosor del tallo se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos en todas las especies evaluadas.

En *O. grandiflora* ($p < 0.01$), las plántulas del tratamiento control (T1) presentaron los tallos más gruesos, mientras que aquellas establecidas únicamente bajo protección contra herbívoros (T3) mostraron los valores más bajos. Los tratamientos con protección contra herbívoros y sombra (T2) y solo sombra (T4) no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre sí.

En *C. flaviflora* ($p < 0.05$), las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) presentaron los tallos más gruesos, mientras que las plántulas control (T1) registraron los valores más bajos. Los tratamientos de solo protección contra herbívoros (T3) y solo sombra (T4) no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sí.

Para *P. sprucei* ($p < 0.05$), las plántulas con únicamente protección contra herbívoros (T3) presentaron el mayor grosor del tallo, mientras que aquellas con protección contra herbívoros y sombra (T2) registraron los menores valores. Las plántulas control (T1) y las establecidas únicamente bajo sombra (T4) no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sí.

Finalmente, en *Berberis* sp. ($p < 0.01$), las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) presentaron tallos significativamente más gruesos en comparación con aquellas con solo protección contra herbívoros (T3), que registraron los menores valores. Las plántulas control (T1) y las establecidas únicamente bajo sombra (T4) no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sí.

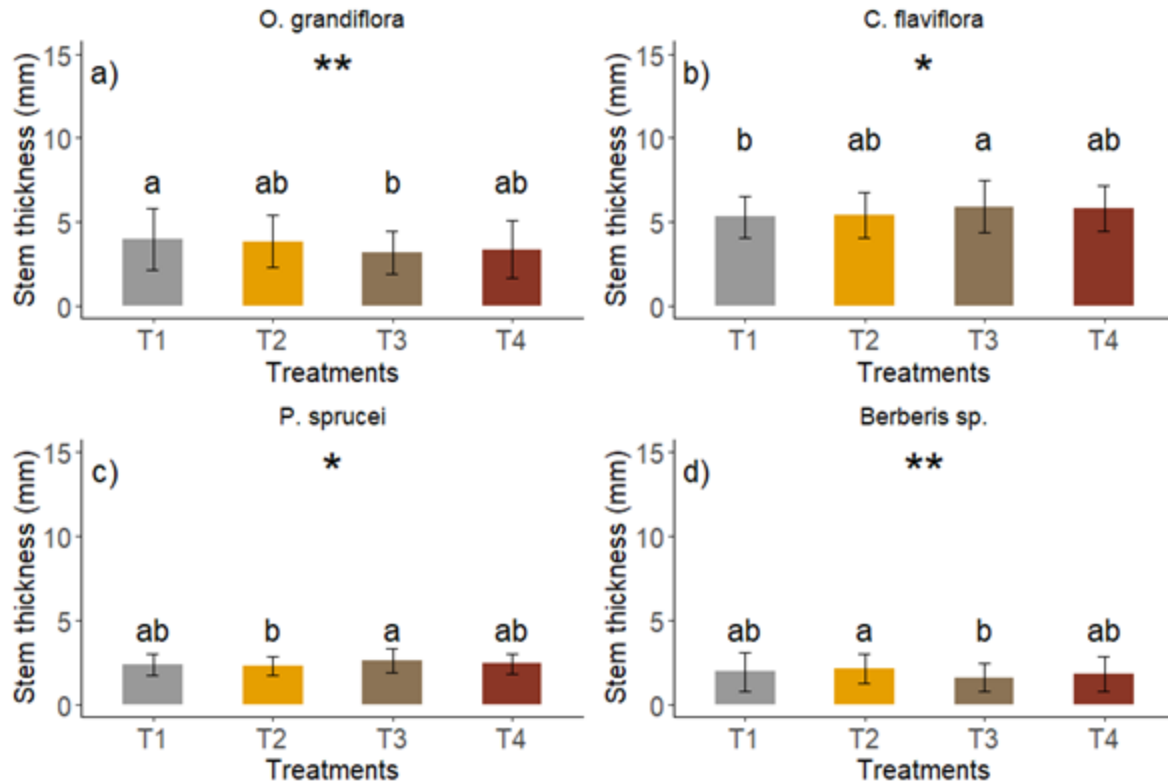


Figura 3. Grosor del tallo de plántulas (media \pm EE) de *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora*, *Podocarpus sprucei* y *Berberis sp.* bajo distintos tratamientos experimentales (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Letras distintas indican diferencias significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001 .

Número de hojas

En cuanto al número de hojas, las especies *O. grandiflora* ($p < 0.0001$) y *C. flaviflora* ($p < 0.0001$) presentaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

En *O. grandiflora*, las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) registraron el mayor número de hojas, mientras que las plántulas control (T1), aquellas con solo protección contra herbívoros (T3) y las establecidas únicamente bajo sombra (T4) no mostraron diferencias significativas entre sí.

En *C. flaviflora*, las plántulas con solo protección contra herbívoros (T3) presentaron un número significativamente mayor de hojas en comparación con las plántulas control (T1). Las plántulas con protección contra herbívoros y sombra (T2) y aquellas establecidas únicamente bajo sombra (T4) no mostraron diferencias significativas entre sí.

En *P. sprucei*, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en el número de hojas entre tratamientos.

De manera similar, en *Berberis* sp., las medias del número de hojas fueron comparables entre tratamientos, sin encontrarse diferencias significativas asociadas a esta variable.

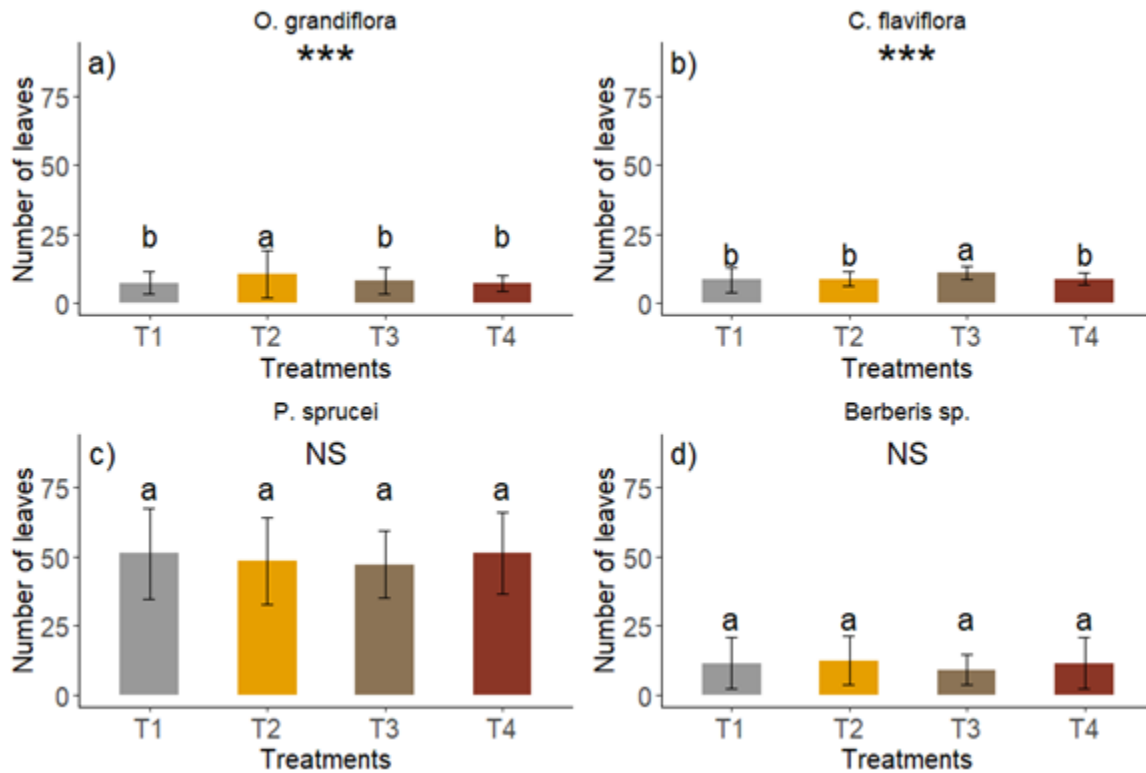


Figura 4. Número de hojas de plántulas (media \pm EE) de *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora*, *Podocarpus sprucei* y *Berberis* sp. en respuesta a los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra). Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas según la prueba post hoc de Tukey ($p < 0.05$): *: p valor < 0.05 ; **: p valor < 0.01 ; ***: p valor < 0.001 .

Curvas de supervivencia

El análisis de supervivencia mediante el método de Kaplan–Meier, considerando conjuntamente los individuos de todos los tratamientos para cada especie, mostró diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$) (Figura 5). En general, *P. sprucei* y *C. flaviflora* presentaron mayores probabilidades de supervivencia a lo largo del periodo de evaluación, mientras que *Berberis* sp. y *O. grandiflora* evidenciaron una disminución más marcada durante las semanas intermedias del experimento.

Al analizar cada especie por separado, no se encontraron diferencias significativas en la supervivencia entre tratamientos ($p > 0.05$ en todos los casos) (Figura 6). La supervivencia varió entre especies, pero no entre los tratamientos evaluados dentro de cada una de ellas.

Las curvas de supervivencia mostraron tendencias similares entre tratamientos, con una ligera reducción hacia las semanas finales en algunos casos, particularmente en *O. grandiflora* y *Berberis sp.*

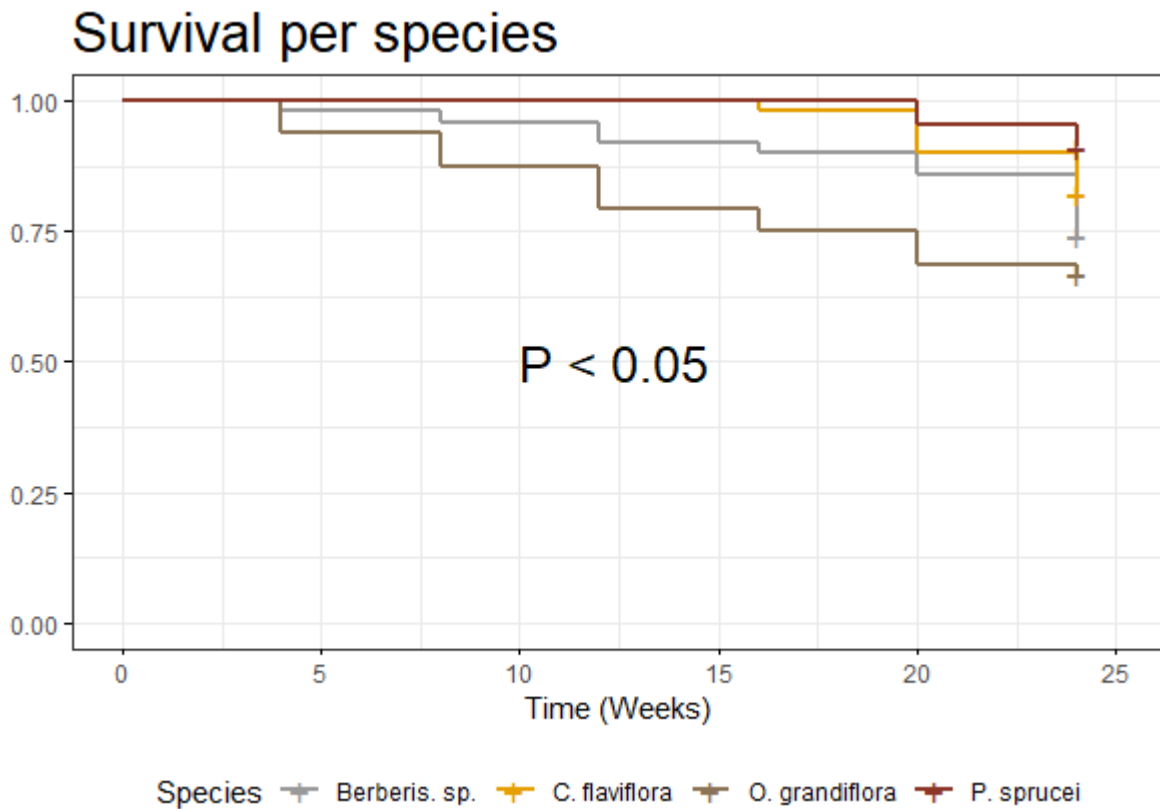


Figura 5. Curvas de supervivencia (Kaplan–Meier) de las especies *Oreocallis grandiflora*, *Clusia flaviflora*, *Podocarpus sprucei* y *Berberis sp.* durante el periodo experimental.

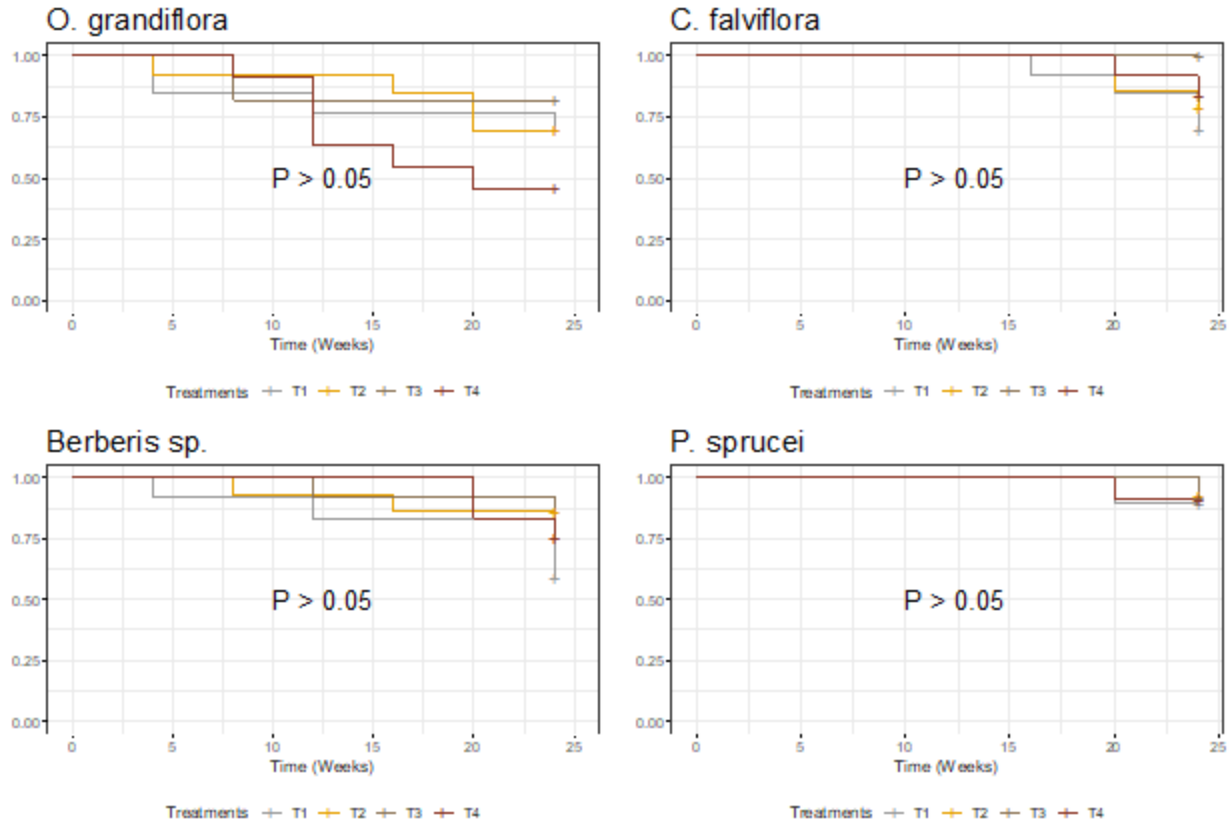


Figura 6. Curvas de supervivencia (Kaplan–Meier) agrupadas por especie y diferenciadas por tratamiento (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra).

La supervivencia de las plántulas fue evaluada mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial, considerando el efecto de los tratamientos en cada especie (Tabla 2).

En *O. grandiflora*, *P. sprucei* y *Berberis sp.*, no se detectaron efectos significativos de los tratamientos sobre la supervivencia ($p > 0.05$). En estas especies, los valores estimados fueron similares entre tratamientos, indicando que las diferentes condiciones experimentales no influyeron de manera significativa en la probabilidad de supervivencia.

En contraste, en *C. flaviflora* se observaron diferencias significativas entre tratamientos. El tratamiento con protección contra herbívoros (T3) presentó una supervivencia significativamente mayor en comparación con los demás tratamientos ($p < 0.05$), los cuales no difirieron entre sí según la prueba post hoc HSD de Tukey.

Tabla 2. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la supervivencia de cada especie (*O. grandiflora*, *C. flaviflora*, *P. sprucei* y *Berberis sp.*).

Especie	Tratamiento	Cuadrado mínimo medio	DE
<i>O. grandiflora</i> NS	T1	1.34 a	0.26
	T2	1.71 a	0.30
	T3	1.97 a	0.33
	T4	1.07 a	0.25
<i>C. flaviflora</i> *	T1	2.4 b	0.39
	T2	3.3 b	0.58
	T3	19.6 a	1170
	T4	3.3 b	0.58
<i>P. sprucei</i> NS	T1	3.68 a	0.71
	T2	4.44 a	1.01
	T3	4.41 a	1.01
	T4	3.69 a	0.716
<i>Berberis sp.</i> NS	T1	1.7 a	0.30
	T2	2.26 a	0.37
	T3	2.58 a	0.42
	T4	2.58 a	0.42

NS: No significativo; *: < 0.05; DE: Desviación estándar

La supervivencia de las plántulas, analizando todas las especies en conjunto, fue evaluada mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial, considerando el efecto de los tratamientos (T1 = control, T2 = protección contra herbívoros y sombra, T3 = protección contra herbívoros y T4 = sombra) (Tabla 3).

Se detectó un efecto significativo de los tratamientos sobre la supervivencia ($p < 0.05$). El tratamiento con protección contra herbívoros (T3) presentó una supervivencia significativamente mayor que el tratamiento control (T1), evidenciado por la asignación de letras distintas en la prueba post hoc HSD de Tukey. Por otra parte, los tratamientos con protección contra herbívoros y sombra (T2) y con sombra únicamente (T4) mostraron valores intermedios y no difirieron significativamente ni del control ni del tratamiento T3.

Tabla 3. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la supervivencia de las plántulas, considerando todas las especies en conjunto

	Tratamiento	Cuadrado mínimo medio	DE
Especies en conjunto *	T1	2 b	0.16
	T2	2.53 ab	0.20
	T3	2.93 a	0.24

	T4	2.24 ab	0.18
--	----	---------	------

*: < 0.05; DE: Desviación estándar

Herbivoría

Los modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial aplicados por especie para evaluar el efecto de los tratamientos (T1 = control, T2 = protección contra herbívoros y sombra, T3 = protección contra herbívoros y T4 = sombra) sobre la presencia de herbivoría en las plántulas (Tabla 4) mostraron respuestas diferenciadas entre especies.

En *O. grandiflora* no se detectaron efectos significativos de los tratamientos sobre la presencia de herbivoría ($p > 0.05$), indicando que la incidencia fue similar entre condiciones experimentales.

En *C. flaviflora* se evidenció un efecto altamente significativo de los tratamientos ($p < 0.0001$). El tratamiento con protección contra herbívoros y sombra (T2) presentó la mayor incidencia de herbivoría y difirió significativamente del tratamiento control (T1), el cual registró los valores más bajos. El tratamiento con protección contra herbívoros (T3) mostró valores intermedios, siendo significativamente mayor que T1, pero menor que T2, mientras que el tratamiento con sombra (T4) presentó una respuesta intermedia sin diferir claramente de T2 y T3.

De manera similar, en *Berberis* sp. se detectaron efectos altamente significativos de los tratamientos ($p < 0.0001$). El tratamiento con protección contra herbívoros (T3) presentó la mayor incidencia de herbivoría y difirió significativamente del control (T1), que registró la menor incidencia. Los tratamientos T2 y T4 mostraron valores intermedios.

En *P. sprucei* se observaron diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$). El tratamiento con sombra (T4) presentó una mayor incidencia de herbivoría y difirió significativamente del tratamiento control (T1), mientras que los tratamientos T2 y T3 mostraron valores intermedios sin diferencias claras respecto a los demás.

Tabla 4. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) para los efectos de los tratamientos sobre la presencia de herbivoría en cada especie. Se utilizó una distribución binomial y test post hoc HSD de Tukey. Los tratamientos fueron T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra.

Especie	Tratamiento	Cuadrado mínimo medio	DE
<i>O. grandiflora</i> NS	T1	-1.007 a	0.26
	T2	-0.38 a	0.23
	T3	-1.19 a	0.27
	T4	-0.59 a	0.26
<i>C. flaviflora</i> ***	T1	-0.07 a	0.22
	T2	-2.07 c	0.35
	T3	-0.93 b	0.24
	T4	-1.25 bc	0.26
<i>P. sprucei</i> *	T1	-0.89 a	-0.40

	T2	-1.39 ab	-0.85
	T3	-1.58 ab	-1.005
	T4	-2.07 b	-1.37
<i>Berberis sp.</i> ***	T1	-0.54 a	0.24
	T2	-1.41 ab	0.28
	T3	-2.33 b	0.39
	T4	-0.69 a	0.24

*: < 0.05; ***: < 0.0001; DE: Desviación estándar

La herbivoría analizando todas las especies en conjunto fue evaluada mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial, considerando el efecto de los tratamientos (T1 = control, T2 = protección contra herbívoros y sombra, T3 = protección contra herbívoros y T4 = sombra), analizando todas las especies en conjunto (Tabla 5).

Se identificó un efecto altamente significativo de los tratamientos sobre la herbivoría (GLM binomial, $p < 0.0001$). El tratamiento con protección contra herbívoros (T3) presentó una incidencia significativamente mayor de herbivoría en comparación con el tratamiento control (T1), según la prueba post hoc HSD de Tukey. Los tratamientos con protección contra herbívoros y sombra (T2) y con sombra únicamente (T4) mostraron valores intermedios y no difirieron significativamente entre sí.

Tabla 5. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) con distribución binomial y post hoc HSD de Tukey para los efectos de los tratamientos aplicados (T1 = control, T2 = protección ante herbívoros y sombra, T3 = protección ante herbívoros y T4 = sombra) sobre la herbivoría de las plántulas, considerando todas las especies en conjunto

	Tratamiento	Cuadrado mínimo medio	DE
Especies en conjunto ***	T1	-0.60 a	0.12
	T2	-1.24 b	0.13
	T3	-1.42 b	0.14
	T4	-1.10 b	0.13

***: < 0.0001; DE: Desviación estándar

La herbivoría fue evaluada mediante un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con distribución binomial, considerando los rasgos foliares (grosor, peso seco y área foliar) como efectos fijos e incluyendo el sitio como efecto aleatorio (Tabla 6). El análisis mostró que el área foliar tuvo un efecto significativo sobre la probabilidad de herbivoría ($p = 0.001$). En contraste, el grosor foliar y el peso seco no presentaron efectos significativos ($p > 0.05$). La variabilidad atribuida al efecto aleatorio de sitio fue baja ($\tau_{00} = 0.00$; ICC = 0.01), lo que sugiere una contribución mínima de las diferencias entre sitios a la variabilidad total observada.

Tabla 6. Resultados del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con distribución binomial que evalúa la relación entre rasgos foliares (grosor, peso seco y área foliar) y la herbivoría, con sitio como efecto aleatorio.

Predictores	Estimados	Herbivoría	
		CI	P
Herbivoría	0.19	0.14 - 0.25	<0.001

Grosor (ml)	0.03	-0.05 - 0.12	0.441
Peso seco (g)	-0.12	-0.31 - 0.07	0.229
Área foliar**	0.01	0.00 - 0.02	0.001
Efectos aleatorios			
σ^2	0.19		
τ_{00} Site	0.00		
ICC	0.01		
N Site	4		
Observaciones	12.03		
R ² Marginal	0.011		
R ² Condicional	0.016		

**> < 0.001; CI: Intervalo de Confianza; σ^2 : varianza residual; τ_{00} Site: varianza del intercepto entre sitios; ICC; Coeficiente de Correlación Intraclase

DISCUSIÓN

Este estudio tuvo como objetivo evaluar la influencia de la herbivoría y de la intensidad lumínica sobre el crecimiento y la supervivencia de plántulas de regeneración natural establecidas en pastizales abandonados del sur del Ecuador. Asimismo, identificar los rasgos funcionales asociados a un mejor desempeño, con el fin de aportar evidencia empírica para estrategias de restauración activa en ecosistemas altoandinos degradados.

Nuestros resultados indican que el desempeño vegetativo temprano de las plántulas (altura, grosor del tallo y número de hojas) estuvo determinado principalmente por la presión biótica ejercida por los herbívoros y, en menor medida, por la intensidad lumínica. En todas las especies evaluadas (*O. grandiflora*, *C. flaviflora*, *P. sprucei* y *Berberis* sp.), los tratamientos con exclusión de herbívoros promovieron mayores valores de altura (Figura 2) y grosor del tallo (Figura 3). En cuanto al número de hojas (Figura 4), se detectó un efecto estadísticamente significativo ($p < 0.0001$) únicamente en *O. grandiflora* y *C. flaviflora*. De manera complementaria, el modelo binomial aplicado considerando el conjunto de especies evidenció un efecto positivo significativo de los tratamientos con protección sobre la supervivencia (Tabla 3), lo que sugiere que, a nivel agregado, la reducción del daño por herbívoros puede favorecer el establecimiento temprano. Estos resultados son consistentes con estudios que señalan que la reducción del daño foliar ocasionado por herbívoros favorece la acumulación de biomasa y el crecimiento, al disminuir la pérdida de tejido y los costos energéticos asociados a su reparación (Brian et al., 2024; Celaya-Michel et al., 2024; Geisler et al., 2022).

Por otro lado, el tratamiento de solo sombra (T4) no generó efectos consistentes sobre el crecimiento, el grosor del tallo ni el número de hojas en las especies estudiadas. Si bien las plántulas de *O. grandiflora* y *C. flaviflora* presentaron tamaños menores bajo condiciones de sombra (Figura 2), no se identificaron patrones claros en el grosor del tallo (Figura 3) ni en el número de hojas (Figura 4). De acuerdo con Chen et al. (2023), en ambientes con baja disponibilidad lumínica la biomasa vegetal tiende a disminuir. Sin embargo, la ausencia de efectos estadísticamente consistentes en nuestros tratamientos sugiere que, en pastizales altoandinos abandonados, donde la radiación solar es elevada y la cobertura arbórea es escasa, la disponibilidad de luz no actuó como un factor limitante para el crecimiento temprano de las plántulas evaluadas. En estos sistemas, las plantas pueden estar expuestas a altos niveles de irradiación solar; no obstante, los resultados obtenidos indican que la manipulación experimental de la sombra no generó respuestas consistentes en los rasgos evaluados. En este contexto, los filtros bióticos, particularmente la herbivoría, podrían desempeñar un papel más determinante que los factores abióticos asociados al ambiente lumínico.

Los modelos binomiales generados para cada especie por separado (Tabla 2) indican que la supervivencia no varió significativamente como resultado de los tratamientos; sin embargo, *C. flaviflora* constituyó una excepción, mostrando un incremento significativo ($p < 0.05$) en la supervivencia bajo la protección de herbívoros (T3). Así, aunque el análisis agregado evidenció un efecto positivo de la exclusión sobre la supervivencia, al desagregar por especie se observa que dicho efecto no fue consistente. Las marcadas diferencias interespecíficas sugieren que algunas especies, como *P. sprucei* y *C. flaviflora*, presentan mayor tolerancia a las condiciones de los pastizales abandonados, mientras que otras, como *Berberis sp.* y *O. grandiflora*, resultan más vulnerables durante las etapas tempranas de establecimiento y crecimiento (Figura 5), lo que refuerza la importancia de la identidad específica y de los atributos funcionales asociados en la determinación de la persistencia.

Estudios recientes muestran que la exclusión de herbívoros o tratamientos de manejo no producen respuestas uniformes entre especies. Por ejemplo, al analizar comunidades de plántulas en bosques tropicales fragmentados, Huanca-Nuñez et al. (2023) encontraron que algunos taxones aumentaron su supervivencia bajo exclusión, mientras que otros no lo hicieron, lo que llevó a cambios en la composición de la comunidad a lo largo del tiempo, evidenciando

respuestas interespecíficas a la misma intervención. Asimismo, Zhang et al. (2025) demostraron que los determinantes de supervivencia y crecimiento variaron entre especies a lo largo de etapas tempranas de restauración, destacando que la identidad de especie y sus atributos funcionales explican mejor las diferencias en desempeño que los tratamientos aplicados.

Se ha reportado que en *P. sprucei* la presencia de plántulas alrededor de individuos adultos evidencia su capacidad de regeneración espontánea bajo las condiciones ambientales locales (Gonzales et al., 2025), donde las plántulas se desarrollan en microambientes con menor irradiación solar debido a la sombra del árbol madre. Sin embargo, las altas tasas de supervivencia observadas en este estudio en áreas de pastizal, caracterizadas por una mayor exposición a la radiación solar y, por lo tanto, a un mayor estrés lumínico, sugieren que *P. sprucei* podría presentar tolerancia a estas condiciones, explicando su buen establecimiento en ambientes abiertos.

Asimismo, se ha documentado que especies del género *Clusia* presentan adaptaciones fisiológicas como el metabolismo ácido crasuláceo (CAM), el cual se asocia con una mayor eficiencia en el uso del agua y una mayor tolerancia a condiciones ambientales estresantes, incluyendo ambientes con alta radiación solar y déficit hídrico (Pachon et al., 2022). En este estudio, los registros microclimáticos obtenidos mediante data loggers evidenciaron que los tratamientos expuestos a la luz alcanzaron intensidades lumínicas considerablemente mayores que los tratamientos bajo sombra artificial (Tabla 1), teniendo la presencia de un ambiente con alto potencial de estrés lumínico en los pastizales evaluados. A pesar de estas condiciones, *Clusia flaviflora* mantuvo altas probabilidades de supervivencia durante el periodo experimental. Investigaciones previas también reportan altas tasas de supervivencia de plántulas de este género en ecotonos secos andinos (Ramírez et al., 2022), lo que respalda su capacidad para persistir en ambientes abiertos sometidos a elevada irradiación solar. En conjunto, estas características sugieren que esta especie podría desempeñar un papel estratégico durante las etapas tempranas de restauración en pastizales altoandinos degradados.

En contraste, la menor supervivencia encontrada en *O. grandiflora* y *Berberis* sp. podría estar asociada a una mayor sensibilidad a las condiciones ambientales de los pastizales abandonados, caracterizados por una elevada irradiación solar. Los registros microclimáticos obtenidos

mediante data loggers mostraron que las parcelas expuestas alcanzaron intensidades lumínicas promedio cercanas a 35 521 lux, considerablemente mayores que en los tratamientos bajo sombra (22 211 lux) (Tabla 1), lo que sugiere la presencia de un ambiente con potencial estrés lumínico que podría afectar el establecimiento de especies menos tolerantes a la radiación solar directa.

Durante el monitoreo en campo se observaron síntomas visibles de estrés en las plántulas de ambas especies, como oscurecimiento foliar, pérdida progresiva de hojas y posterior mortalidad. Estos signos podrían estar asociados a las condiciones ambientales de los pastizales abandonados, caracterizados por alta radiación solar, así como a las condiciones edáficas registradas (Anexo 1), donde se evidencian suelos ácidos y baja disponibilidad de fósforo. En conjunto, estos factores abióticos podrían generar limitaciones adicionales para el establecimiento temprano de las plántulas.

Aunque la exclusión de herbívoros promovió un mayor desempeño vegetativo, estos efectos no se tradujeron consistentemente en mayores probabilidades de supervivencia. Los análisis de supervivencia indicaron que la persistencia estuvo determinada principalmente por la especie (Figura 5) y no por los tratamientos aplicados (Figura 6). Esto sugiere que, si bien la herbivoría influyó en el crecimiento de las plántulas, la mortalidad temprana estuvo más asociada a diferencias interespecíficas y a características intrínsecas de cada especie que a la presión biótica directa. Estudios contemporáneos, como el de Fantinato et al. (2023), documentan que individuos de especies perennes de dunas con mayor crecimiento presentaron menores tasas de supervivencia, indicando que un mayor desempeño en rasgos vegetativos, como el crecimiento rápido, no necesariamente implica mayor persistencia. Este patrón evidencia posibles *trade-offs* entre crecimiento y supervivencia, donde estrategias adquisitivas podrían implicar menores niveles de tolerancia a condiciones ambientales limitantes

El modelo binomial aplicado al conjunto de especies reveló que los tratamientos de protección ante herbívoros no redujeron la herbivoría de manera consistente; por el contrario, se observó una mayor incidencia bajo mallas de protección en comparación con los controles (Tabla 5). Este resultado sugiere que factores adicionales, más allá de la protección física, pueden estar modulando la interacción herbívoro-plántula. Además, el tipo de herbivoría registrado durante el monitoreo sugiere que las estructuras de protección podrían no haber controlado todos los

herbívoros presentes, ya que es posible que hayan limitado principalmente el acceso de herbívoros de mayor tamaño, como mamíferos, mientras que otros herbívoros, como insectos, pudieron seguir accediendo a las plántulas.

En nuestro diseño experimental se utilizó malla metálica y una cubierta superior de color verde en el tratamiento de protección, lo que podría haber generado un efecto de fototaxis. Se ha demostrado que algunos insectos presentan sistemas visuales sensibles a longitudes de onda asociadas al verde, lo que puede influir en su orientación y comportamiento de búsqueda de hospederos (Tokumaru et al., 2024). Al desagregar el análisis por especie (Tabla 4) se observa un patrón similar, no obstante, el efecto es estadísticamente más significativo en *C. flaviflora* y *Berberis sp.* ($p < 0.0001$). La mayor incidencia de herbivoría observada en algunas especies puede estar relacionada con el tamaño foliar. Sin embargo, estudios indican que no solo el tamaño de la hoja influye sobre la herbivoría sino que puede variar entre estaciones y especies, y que simultáneamente depende tanto de factores externos (condiciones ambientales) como características intrínsecas de la hoja (Zhang et al., 2023).

En concordancia con esto, el análisis mediante GLMM mostró que el área foliar fue el único rasgo con un efecto significativo sobre la probabilidad de herbivoría, mientras que el grosor foliar y el peso seco no presentaron efectos detectables (Tabla 6). Este resultado sugiere que rasgos asociados al tamaño de la hoja pueden incrementar la detectabilidad o accesibilidad de las plántulas para los herbívoros. Investigaciones recientes han demostrado que los rasgos funcionales foliares contribuyen de manera desigual a la vulnerabilidad frente a la herbivoría y que algunos rasgos poseen mayor poder predictivo que otros, dependiendo del tipo de daño y del contexto ecológico (Azevedo-Schmidt & Currano, 2024; Heveakore Maraia et al., 2025).

Además, la baja variabilidad atribuida al efecto de sitio indica que esta relación fue relativamente consistente entre parcelas. Sin embargo, dado que el sitio fue incluido en el modelo como un efecto aleatorio, su menor contribución numérica debe interpretarse con cautela. Aun así, los resultados sugieren que las características intrínsecas de las plantas podrían tener un papel importante en la explicación de los patrones de herbivoría observados.

Finalmente, el uso de plántulas regeneradas naturalmente demostró ser una estrategia eficiente para la restauración activa, evidenciando una adecuada capacidad de establecimiento,

crecimiento y supervivencia. La recolección de plántulas en proximidades del área de interés favorece su adaptación a las condiciones locales y reduce los costos y limitaciones asociados a la producción en vivero, al tiempo que permite incorporar la variabilidad natural del sistema (Prieto-Rodao et al., 2023). En este sentido, esta técnica representa una alternativa ecológicamente realista y eficiente para programas de restauración; no obstante, su aplicación puede verse restringida por la disponibilidad de un número suficiente de individuos y por la obtención de plántulas con tamaños adecuados (Prieto-Rodao et al., 2023).

Se recomienda continuar evaluando esta técnica en futuras investigaciones mediante monitoreos de mayor duración que permitan analizar la persistencia del establecimiento en el tiempo, así como evaluaciones de costos operativos y estrategias de manejo que faciliten su replicabilidad. Con base en los resultados obtenidos, se sugiere priorizar especies como *P. sprucei* y *C. flaviflora*, que presentaron un mayor éxito de establecimiento en las condiciones evaluadas. Asimismo, los resultados evidencian que el área foliar se asocia significativamente con la probabilidad de herbivoría, lo que sugiere que rasgos funcionales relacionados con el tamaño de la hoja pueden influir en el desempeño de las plántulas durante las etapas tempranas de establecimiento. En este sentido, futuras intervenciones de restauración podrían considerar la selección de especies que compartan rasgos funcionales similares a los observados en las especies más exitosas, lo que permitiría optimizar los criterios de selección de especies y potencialmente mejorar los resultados de restauración.

REFERENCIAS

Azevedo-Schmidt, L., & Currano, E. D. (2024). Leaf traits linked to structure and palatability drive plant-insect interactions within three forested ecosystems. *American Journal of Botany*, 111(1), e16263. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16263>

Brian, J. I., Shepherd, H. E. R., Pérez-Navarro, M. Á., & Catford, J. A. (2024). Release from aboveground enemies increases seedling survival in grasslands. *Journal of Ecology*, 112(7), <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14318>

Cadena-Zamudio, D. A., Guevara, R., & Ruiz-Guerra, B. (2024). Phenotypic plasticity and insect herbivory of trees in contrasting light environments in a Mexican rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 40, e25. <https://doi.org/10.1017/S0266467424000233>

Calegari, L., Martins, S. V., Busato, L. C., Silva, E., Coutinho Junior, R., & Gleriani, J. M. (2011). Produção de mudas de espécies arbóreas nativas em viveiro via resgate de plantas jovens. *Revista Árvore*, 35(1), 41–50. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000100005>

Celaya-Michel, H., Hinojo-Hinojo, C., Montiel-González, C., & Barrera-Silva, M. Á. (2024). Effect of herbivory on the reforestation of four species of the Fabaceae family in deteriorated arid land (Sonora, Mexico). *Agrociencia*, 58(6), 718–725. <https://doi.org/10.47163/agrociencia.v58i6.2788>

Chazdon, R. L., Brancalion, P. H. S., Lamb, D., Laestadius, L., Calmon, M., & Kumar, C. (2017). *A policy-driven knowledge agenda for global forest and landscape restoration*. *Conservation Letters*, 10(1), 125–132. <https://doi.org/10.1111/conl.12220>

Chen, H., Wang, L., Guo, S., Li, M., Tian, Z., Han, B., Tang, X., & Liu, B. (2023). Effects of light intensity on seedling emergence and early growth of *Liquidambar formosana* Hance. *Forests*, 14(5), 867. <https://doi.org/10.3390/f14050867>

Christmann, T., Palomeque, X., Armenteras, D., Wilson, S. J., Malhi, Y., & Oliveras Menor, I. (2023). Disrupted montane forest recovery hinders biodiversity conservation in the tropical Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 32(5), 793–808. <https://doi.org/10.1111/geb.13666>

Crespo, A., & Inga, D. (2020). Superando barreras para la revegetación a gran escala. En E. Bustamante & E. Zalles (Eds.), *De la parcela al paisaje* (pp. 37–67). *FLACSO Ecuador*. <https://doi.org/10.46546/20203savia>

Fantinato, E., Fiorentin, R., Della Bella, A., & Buffa, G. (2023). Growth-survival trade-offs and the restoration of non-forested open ecosystems. *Global Ecology and Conservation*, 40, e02383. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02383>

Fijamo, V. R., Ribeiro, N., & Massad, T. J. (2023). The effects of herbivory, land-use and climate change on seedling establishment in southern Africa. *South African Journal of Botany*, 159, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.05.022>

Fu, D., Wu, X., Hu, L., Ma, X., Shen, C., Shang, H., Huang, G., He, Y., & Duan, C. (2023). Plant traits guide species selection in vegetation restoration for soil and water conservation. *Biology*, 12(4), 618. <https://doi.org/10.3390/biology12040618>

Gann, G. D., McDonald, T., Walder, B., Aronson, J., Nelson, C. R., Jonson, J., Hallett, J. G., Eisenberg, C., Guariguata, M. R., Liu, J., Hua, F., Echeverria, C., Gonzales, E. K., Shaw, N.,

- Decleer, K., & Dixon, K. W. (2019). International principles and standards for the practice of ecological restoration (2nd ed.). *Restoration Ecology*, 27(S1), S1–S46.
<https://doi.org/10.1111/rec.13035>
- Geisler, M., Buerki, S., & Serpe, M. D. (2022). Herbivory amplifies adverse effects of drought on seedling recruitment in a keystone species of western North American rangelands. *Plants*, 11(19), 2628. <https://doi.org/10.3390/plants11192628>
- González, L., Aguirre, Z., & Gutiérrez, M. (2025). Regeneración natural de *Podocarpus oleifolius* D. Don ex Lamb. y *Podocarpus sprucei* Parl. en el Jardín Botánico “Reinaldo Espinosa”, Loja, Ecuador. *Bosques Latitud Cero*, 15(2), 55–62.
<https://doi.org/10.54753/blc.v15i2.2476>
- Guo, M., Zong, J., Zhang, J., Wei, L., Wei, W., Fan, R., Tang, Z., & Zhang, G. (2024). Effects of temperature and drought stress on the seed germination of a peatland lily (*Lilium concolor* var. *megalanthum*). *Frontiers in Plant Science*, 15, 1462655.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1462655>
- Huanca-Núñez, N., Chazdon, R. L., & Russo, S. E. (2023). Effects of large mammal exclusion on seedling communities depend on plant species traits and landscape protection in human-modified Costa Rican forests. *Journal of Applied Ecology*, 60(12), 2561–2572.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.14531>
- Li, S., Yang, P., Yang, C., Zhang, H., & Gao, X. (2025). The impact of ecological restoration measures on carbon storage: Spatio-temporal dynamics and driving mechanisms in karst desertification control. *Land*, 14(9), 1903. <https://doi.org/10.3390/land14091903>
- Maraia, H., Ré Jorge, L., Wagia, H., & Sam, K. (2025). Effect of seasonality, climate, and leaf traits on insect herbivory and arthropod dynamics across a vertical forest stratification in Papua New Guinea’s lowland rainforest. *Journal of Tropical Ecology*, 41, Article e24.
<https://doi.org/10.1017/S0266467425100163>
- Mazón, M., Samaniego, N., Ojeda-Luna, T., Eguiguren, P., Veintimilla, D., & Maita-Chamba, J. (2023). Needs to effectively carry out ecological restoration processes in Ecuador. *Bosque (Valdivia)*, 44(3), 459–467. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002023000300459>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador [MAE]. (2013). *Modelo bioclimático para la representación de ecosistemas del Ecuador continental*. Subsecretaría de Patrimonio Natural, Proyecto Mapa de Vegetación. Ministerio del Ambiente del Ecuador.

Minga, D, Guzmán, N, Jiménez, M, Verdugo, A (2021). *Plantas nativas de los ecosistemas del Azuay: Un acercamiento conceptual al Jardín Botánico de Cuenca Ecuador*. Universidad del Azuay Casa Editora, 417 pp

Pachon, P., Winter, K., & Lasso, E. (2022). Updating the occurrence of crassulacean acid metabolism (CAM) in the genus *Clusia* through carbon isotope analysis of species from Colombia. *Photosynthetica*, 60(2), 304–322. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.018>

Pendrill, F., Gardner, T. A., Meyfroidt, P., Persson, U. M., Adams, J., Azevedo, T., Bastos Lima, M. G., Baumann, M., Curtis, P. G., De Sy, V., Garrett, R., Godar, J., Dow Goldman, E., Hansen, M. C., Heilmayr, R., Herold, M., Kuemmerle, T., Lathuillière, M. J., Ribeiro, V., Tyukavina, A., Weisse, M. J., & West, C. (2022). Disentangling the numbers behind agriculture-driven tropical deforestation. *Science*, 377(6611), eabm9267. <https://doi.org/10.1126/science.abm9267>

Prieto-Rodao, E., Ricker, M., & Martínez Ramos, M. (2023). Transplanting naturally regenerated tree seedlings for tropical forest restoration: A case study of *Calophyllum brasiliense* and *Vochysia guatemalensis* in Mexico. *Restoration Ecology*, 31(7), e13977. <https://doi.org/10.1111/rec.13977>

Ramírez, L. A., Llambí, L. D., Azocar, C. J., Fernández, M., Torres, J. E., & Bader, M. Y. (2022). Patterns in climate and seedling establishment at a dry tropical treeline. *Plant Ecology*, 223, 1047–1068. <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01257-2>

Reis, L. K., Damasceno Junior, G. A., Battaglia, L. L., & Garcia, L. C. (2021). Can transplanting seedlings with protection against herbivory be a cost-effective restoration strategy for seasonally flooded environments? *Forest Ecology and Management*, 483, 118742. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118742>

Russell, F. L., Rose, K. E., & Louda, S. M. (2010). Seed availability and insect herbivory limit recruitment and adult density of native tall thistle. *Ecology*, 91(10), 3081–3093. <https://doi.org/10.1890/10-0121>

Song, S., Xiong, K., & Chi, Y. (2023). Response of grassland ecosystem function to plant functional traits under different vegetation restoration models in areas of karst desertification. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1239190. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1239190>

Tokumar, S., Tokushima, Y., Ito, S., Yamaguchi, T., & Shimoda, M. (2024). Advanced methods for insect nets: red-colored nets contribute to sustainable agriculture. *Scientific Reports*, 14(1), 2255. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52108-1>

Turchetto, M., Viani, R. A. G., & Rodrigues, M. M. (2016). Can transplantation of forest seedlings be a strategy to enrich seedling production in plant nurseries? *Forest Ecology and Management*, 375, 96–104. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.029>

Valencia, R., Cerón, C., Palacios, W., & Sierra, R. (1999). Los sistemas de clasificación de la vegetación propuestos para el Ecuador. En R. Sierra (Ed.), *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de la vegetación para el Ecuador continental* (pp. 19–28). Proyecto INEFAN/GEF-BIRF & EcoCiencia.

Wei, L., Chen, Q., Yang, X., & Luo, W. (2024). Leaf stomatal and anatomical traits facilitate the coexistence of dominant plant species during succession in a subtropical broad-leaved forest. *Flora*, 320, 152612. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2024.152612>

Xu, C., Silliman, B. R., Chen, J., Li, X., Thomsen, M. S., Zhang, Q., Lee, J., Lefcheck, J. S., Daleo, P., Hughes, B. B., Jones, H. P., Wang, R., Wang, S., Smith, C. S., Xi, X., Altieri, A. H., van de Koppel, J., Palmer, T. M., Liu, L., Wu, J., ... & He, Q. (2023). Herbivory limits success of vegetation restoration globally. *Science*, 382(6670), 589–594. <https://doi.org/10.1126/science.add2814>

Yang, Q., Liu, G., Li, H., Santagata, R., & Yang, Z. (2024). Understanding ecological restoration potential: The role of water resources and slope gradient limits. *Science of the Total Environment*, 912, 169001. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.169001>

Zhang, J., Ge, J., Dayananda, B., & Li, J. (2022). Effect of light intensities on the photosynthesis, growth and physiological performances of two maple species. *Frontiers in Plant Science*, 13, 999026. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.999026>

Zhang, X., Yang, A., Feng, L., Lu, Z., & Wang, B. (2023). Absence of consistent pattern between seasons or among species in effect of leaf size on insect herbivory. *Flora*, 302, 152257. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152257>

Zhang, J., Cardoso, F. C. G., Zhu, H., Cheuk, M. L., Fischer, G. A., & Gale, S. W. (2025). Temporal shifts in the importance of environmental factors and management interventions among species in the early stages of forest restoration. *Journal of Forestry Research*, 36(1), Article 56. <https://doi.org/10.1007/s11676-025-01857-4>

ANEXOS

Anexo 1. Propiedades físico-químicas del suelo en los cuatro bloques de estudio.

Bloque	Densidad aparente (g/cm ³)	pH	MO (%)	Textura	P disponible (mg/g)	CEC (meq/100g)
1	0.929	4.20	19.90	Franco arenoso	< LD	5.63
2	1.021	4.82	20.50	Arenoso franco	< LD	6.26
3	1.062	5.17	21.20	Arenoso franco	0.00088	11.26
4	1.037	4.15	16.90	Franco arenoso	0.014	6.05

MO: Materia orgánica. CIC: Capacidad de intercambio catiónico. P disponible: Fósforo disponible.

Anexo 2. Resumen estadístico de medidas de altura (cm) por especie

Especie	Media (cm)	Desviación Estándar	Mínimo (cm)	Máximo (cm)
<i>Berberis sp</i>	9.21	4.30	1.3	22.1
<i>Clusia flaviflora</i>	7.74	2.72	2.5	18.5
<i>Oreocallis grandiflora</i>	9.17	4.18	1.7	21.5
<i>Podocarpus sprucei</i>	13.03	3.37	2.2	20.0

Anexo 3. Resumen estadístico de medidas de grosor del tallo (mm) por especie

Especie	Media (mm)	Desviación Estándar	Mínimo (mm)	Máximo (mm)
<i>Berberis sp</i>	1.85	0.99	0.36	9.40
<i>Clusia flaviflora</i>	5.62	1.39	0.89	9.94
<i>Oreocallis grandiflora</i>	3.61	1.63	1.03	9.50
<i>Podocarpus sprucei</i>	2.40	0.64	1.10	4.23

Anexo 4. Resumen estadístico del número de hojas por especie

Especie	Media	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo
<i>Berberis sp</i>	11.04	8.35	0.00	53
<i>Clusia flaviflora</i>	9.35	3.16	0.00	37
<i>Oreocallis grandiflora</i>	8.35	5.71	1.00	34
<i>Podocarpus sprucei</i>	49.52	14.95	2.22	92